

CAPÍTULO 9

O ESTUDO FITOPLÂNCTON COM BASE NOS GRUPOS FUNCIONAIS: ORIGENS E UM VISLUMBRE SOBRE SEU FUTURO

Paula Yuri Nishimura¹, Viviane Moschini-Carlos² & Marcelo Pompêo¹

1 - Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 2 - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Campus de Sorocaba, Sorocaba, Brasil.
E-mail: nishimurapy@usp.br

RESUMO

Para compreender o funcionamento dos ecossistemas, os ecologistas vêm tentando agrupar organismos com características similares em estrutura e função, como tamanho, forma, estratégias de vida e fisiologia, na tentativa de encontrar padrões simplificados da complexidade ambiental. O fitoplâncton, em particular, possui inúmeras estratégias para sobreviver às diferentes condições ambientais. Tradicionalmente, os modelos preditivos de padrões de associações do fitoplâncton partem da análise da comunidade a partir de espécies ou grandes divisões taxonômicas, como classes. Porém, o fitoplâncton não é um grupo uniforme, abrangendo organismos de filogenias, tamanhos, formas e estratégias adaptativas diversas. Portanto, o estudo da comunidade fitoplanctônica partindo de grandes divisões taxonômicas é problemático, necessitando de novas abordagens que levem em consideração não apenas a classificação filogenética, mas também a forma e a função destes organismos. Neste contexto, linhas teóricas surgiram a partir de atributos funcionais do fitoplâncton, como alternativa ao agrupamento taxonômico tradicional. Neste trabalho serão apresentados os principais modelos de grupos funcionais existentes atualmente, suas origens, vantagens, desvantagens e perspectivas para o estudo do fitoplâncton no futuro.

1 INTRODUÇÃO

1.1 AS ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS DO FITOPLÂNCTON

Os fitoplanctólogos se apoiam no paradigma postulado pelo microbiologista Baas Becking: “*everything is everywhere, but the environment selects*”, traduzindo, tudo está em todo o lugar, mas o ambiente seleciona (QUISPEL, 1998). Parte-se do pressuposto que organismos microscópicos, dentre eles, o fitoplâncton, possuem propágulos viáveis em praticamente todos os ambientes, devido ao seu pequeno tamanho e fácil dispersão. Porém, os organismos só se estabelecem se o hábitat for adequado e apresentar condições de sustentar os requerimentos de crescimento e sobrevivência da espécie (REYNOLDS, 1984). O ambiente age como um filtro, segregando espécies menos adaptadas daquelas com adaptações e atributos que as permitem sobreviver. Consequentemente, as espécies mais adaptadas são mais propensas a crescer e contribuir para uma maior fração da biomassa da comunidade, i.e. serão dominantes (REYNOLDS, 2006).

Portanto, a composição de espécies no fitoplâncton é inicialmente aleatória e a sucessão autogênica é muitas vezes previsível ao conhecer o ambiente (STRASKRABA et al., 1999). O curto tempo de geração das comunidades pelágicas permitiu a investigação do papel da seleção de atributos no desenvolvimento destas comunidades (ROJO; ALVAREZ-COBELAS, 2000), sendo bem estabelecido que as principais forças que agem sobre a composição de uma comunidade pelágica são as restrições de recursos e energia (REYNOLDS, 2006). Desta forma, é intuitivo pensar que o fitoplâncton será formado por grupos de espécies com atributos específicos para superar estas restrições.

Para compreender o funcionamento dos ecossistemas, os ecologistas vêm tentando agrupar organismos com características similares em estrutura e função, como tamanho, forma, estratégias de vida e fisiologia (KÖRNER, 1993), na tentativa de encontrar padrões simplificados da complexidade ambiental (MAcINTYRE et al., 2002). O fitoplâncton, em particular, possui inúmeras estratégias para sobreviver às diferentes condições ambientais (REYNOLDS, 2006).

Tradicionalmente, os modelos preditivos de padrões de associações do fitoplâncton partem da análise da comunidade a partir de espécies ou grandes divisões taxonômicas, como classes (BRETTUM; HALVORSEN, 2004; FABBRO; DUIVENVOORDEN, 2000; FIETZ et al., 2005; HAJNAL; PADISÁK, 2008; MAULOOD; BONEY, 1981; MOSS, 1973; SOMMER, 1986; WATSON et al., 1997; YUNG et al., 1997). Porém, o fitoplâncton não é um grupo uniforme, abrangendo organismos de filogenias, tamanhos, formas e estratégias adaptativas diversas. Portanto, o estudo da comunidade fitoplanctônica partindo de grandes divisões taxonômicas é problemático, necessitando de novas abordagens que levem em consideração não apenas a classificação filogenética, mas também a forma e a função destes organismos. Neste contexto, duas linhas teóricas principais foram desenvolvidas a partir dos atributos morfo-funcionais do fitoplâncton como alternativa para um grupamento não taxonômico: (1) o modelo de duas estratégias de vida e (2) o modelo de três estratégias de vida.

1.2 MODELO DE DUAS ESTRATÉGIAS DE VIDA: R E K

O modelo de duas estratégias de vida aplica nos organismos fitoplanctônicos os conceitos de Pianka (1970) sobre a seleção r e K. Segundo Pianka (1970), os organismos r-selecionados possuem expectativa de vida curta e grande esforço reprodutivo. Os K-selecionados são organismos com expectativa de vida longa, cuja energia e recursos despendidos para a reprodução é pequena. Margalef (1978) foi pioneiro na utilização de uma abordagem de resposta dos grupos taxonômicos ou associações do fitoplâncton marinho ao estado nutricional e turbulência do ambiente na previsão da ocorrência destes grupos ao longo de gradientes ambientais. Margalef resumiu elegantemente suas idéias em seu famoso modelo de "mandala", no qual diferentes associações do fitoplâncton ocupam diferentes quadrantes em um gradiente nutricional e de turbulência (MARGALEF et al., 1979) (Figura 1). Segundo a mandala, existem quatro estágios em um contínuo sucessional entre

espécies r-selecionadas e K-selecionadas. A sucessão vai do estágio 1, dominado por diatomáceas em um ambiente desestratificado e rico em nutrientes, ao estágio 4, dominado por dinoflagelados capazes de explorar uma coluna d'água estratificada e com recursos nutricionais segregados, compensando a exaustão nutricional da superfície. Estudos utilizando este modelo discutem a alternância da seleção r e K nas associações da comunidade fitoplanctônica, propondo que a sucessão de espécies do fitoplâncton ocorre substituindo espécies r em um ambiente instável por espécies K em um ambiente estável (ARAUZO; ALVAREZ-COBELAS, 1994; DOS SANTOS; CALIJURI, 1998; HARRIS, 1986; MARGALEF, 1978).

Reynolds (1980) aplicou o modelo conceitual de Margalef (1978) no fitoplâncton de água doce, chamando atenção para a ocorrência frequente de condições de altas concentrações de nutrientes e estratificação em lagos rasos. Também foi observado que estas condições ambientais geralmente promovem rápido crescimento de organismos pequenos e competitivos, com atributos clássicos de r-selecionados. Porém, estes organismos tipicamente r-selecionados não se encaixavam no eixo sucessional r-K da mandala de Margalef. Diante destas observações, Reynolds (1980) concluiu que algumas espécies de diatomáceas consideradas exclusivamente r-selecionadas por Margalef (1978), precisavam ser reclassificadas. Reynolds et al. (1983) se referiram a estas diatomáceas como w-selecionadas, com base nas adaptações morfológicas e fisiológicas necessárias para manter o crescimento em baixas intensidades luminosas devido à circulação da coluna d'água. Desta forma, foram inseridas na classificação dos organismos informações sobre adaptações do fitoplâncton para a captação de luz necessária nas diferentes condições ambientais.

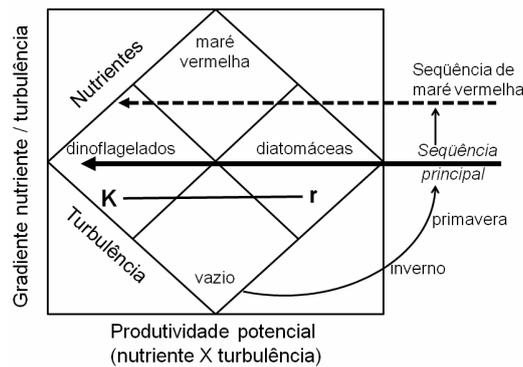


Figura 1: Mandala de Margalef et al. (1978) relacionando mudanças sazonais com a seleção do ambiente pelas formas de vida (r e K). A mandala acomoda a seqüência principal de formas de vida e não espécies, além da seqüência paralela que favorece dinoflagelados formadores de maré vermelha. Modificado de Reynolds (2006).

1.3 MODELO DE TRÊS ESTRATÉGIAS DE VIDA: CRS

Ao incluir uma terceira estratégia de vida, o modelo de Reynolds et al. (1983) baseado na seleção r e K, passou a ter uma notável semelhança com o modelo de três estratégias de vida proposto por Grime (1977) sobre os processos de sucessão ecológica para vegetação terrestre. Segundo Grime (op cit.), existem três estratégias primárias em plantas terrestres, relacionadas com diversas características, como morfologia, alocação de recursos, fenologia e resposta ao estresse. A estratégia competitiva (C-estrategistas) prevalece na vegetação produtiva, relativamente sem distúrbios; a estratégia estresse-tolerante (S-estrategistas) está associada com condições continuamente não-produtivas; e a estratégia ruderal (R-estrategistas) é característica de vegetação severamente perturbada (Figura 2a). Reynolds (1988) adaptou as idéias de Grime (1977) às estratégias de sobrevivência do fitoplâncton, de acordo com as adaptações morfológicas e fisiológicas, classificando os organismos fitoplanctônicos nos três possíveis habitats pelágicos combinando circulação/turbulência e gradiente de recursos (refletindo, respectivamente, na “duração de habitat” e “produtividade do habitat” no modelo de Grime, ver Figura 2a e 2b). Em um ambiente estável, com radiação solar abundante, é esperado que o consumo do fitoplâncton esgote os nutrientes, fazendo com que os recursos disponíveis se tornem menos acessíveis e demande

adaptações especializadas do fitoplâncton. Estes eventos representariam uma verdadeira sucessão autogênica, indo de organismos r-selecionados C-estrategistas para K-selecionados S-estrategistas. A luz disponível e a dependência da profundidade de mistura da coluna d'água compõem o eixo horizontal, uma vez que eventos de mistura interferem na seleção autogenética e selecionam organismos R-estrategistas (Figura 2b). As características morfológicas e fisiológicas dos estrategistas C, R e S do fitoplâncton estão resumidas na Tabela 1.

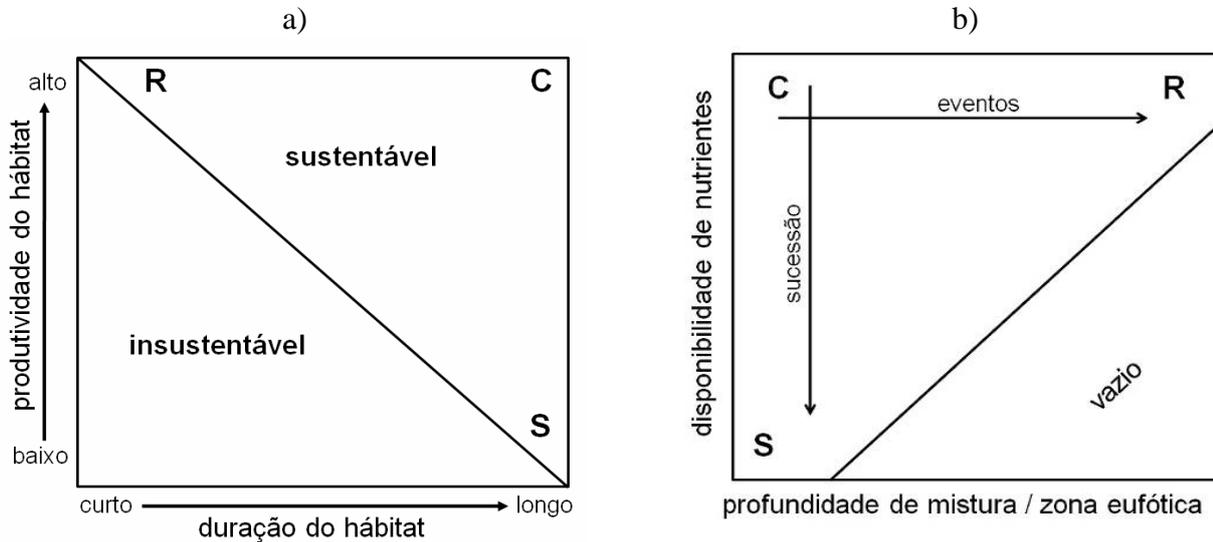


Figura 2: a) Modelo de Grime (1977) para vegetação terrestre sobre a sustentabilidade e insustentabilidade de habitats, mostrando as estratégias primárias de sobrevivência (C, R e S) necessárias para assegurar a sobrevivência no ambiente em relação à produtividade e duração do habitat. b) Modelo de Reynolds (1988) para o fitoplâncton sobre a seleção de espécies em um amplo espectro ecológico (nutrientes e circulação/luminosidade), de acordo com as estratégias primárias de ciclo de vida (C, R ou S), exceto onde os nutrientes e luz são continuamente deficientes (“vazio”). Ambos adaptados de Reynolds (2006).

Tabela 1: Resumo das características morfológicas e fisiológicas dos estrategistas C, R e S na comunidade fitoplanctônica, segundo Reynolds (1988)

	C-estrategistas	R-estrategistas	S-estrategistas
Seleção	r	r ou K (w, segundo Reynolds et al. 1983)	K
Forma	Unicelular	Unicelular, cenobial ou colonial	Unicelular, cenobial ou colonial
Tamanho	Pequeno 10-1 – 103 μm ³	Médio 103 – 105 μm ³	Grande 104 – 107 μm ³
Suscetibilidade à predação pelo zooplâncton	Grande	Média	Pequena
Taxa de sedimentação	Baixa	Média	Alta
Crescimento favorecido em condições de	luz	luz	luz
Gêneros representantes	nutrientes <i>Chlorella</i> <i>Ankyra</i> <i>Chlamydomonas</i> <i>Coenocystis</i> <i>Rhodomonas</i>	<i>Asterionella</i> <i>Aulacoseira</i> <i>Limnothrix</i> <i>Planktothrix</i>	<i>Microcystis</i> <i>Anabaena</i> <i>Gloetrichia</i> <i>Ceratium</i> <i>Peridinium</i> <i>Uroglena</i>

O modelo C-R-S de Grime (1977) para vegetação terrestre nunca foi amplamente aceito pela comunidade científica, dando origem a calorosos debates (LOEHLE, 1988; TILMAN, 1988), ainda em aberto (CRAINE, 2005). A aplicação do modelo C-R-S para o fitoplâncton não recebeu tantas críticas e foi amplamente aplicado (CAPUTO et al., 2008; FABBRO; DUIVENVOORDEN, 2000; HUSZAR ; CARACO, 1998; KRUK et al., 2002; MORABITO et al., 2002).

2 OS GRUPOS FUNCIONAIS DO FITOPLÂNCTON

Ao modelo de estratégias C-R-S seguiu a abordagem de grupos funcionais de fitoplâncton, assembleias ou associações fitoplanctônicas (REYNOLDS, 1997), baseados em atributos morfo-funcionais. Reynolds et al., (2002) sugerem a utilização do termo “grupo funcional” em substituição ao termo “associação”, anteriormente utilizado. O termo “associação” foi adaptado da ecologia de vegetação terrestre e define um grupo de espécies que respondem de forma semelhante a certa condição ambiental. O termo “grupo funcional” é mais apropriado ao fitoplâncton por englobar espécies com morfologia e fisiologia semelhantes, além de semelhanças ecológicas, buscando diferenciar os organismos do fitoplâncton em relação às adaptações e requerimentos específicos (e.g. alta afinidade por fósforo ou carbono, necessidade de esqueleto silicoso, eficiência na captação luminosa). A utilização dos grupos funcionais permite prever a ocorrência de certas espécies nos ambientes, contribuindo para o entendimento e previsão da distribuição e dinâmica de populações naturais do fitoplâncton (REYNOLDS et al. 2002).

2.1 GRUPOS FUNCIONAIS DE REYNOLDS et al., (2002)

Nesta abordagem, grupos de espécies do fitoplâncton, ou seja, os grupos funcionais (GF), foram definidos empiricamente com base na relação superfície/volume das espécies dominantes e na semelhança na resposta a um determinado conjunto de condições ambientais. Na década de 80, época sem os pacotes estatísticos disponíveis atualmente, Reynolds se propôs ao árduo trabalho de identificar espécies que co-ocorriam frequentemente, raramente ou nunca, a partir de abordagem fitossociológica clássica de uma série de dados históricos da comunidade fitoplanctônica em cinco lagos contrastantes do noroeste da Inglaterra (REYNOLDS, 2006). Reynolds identificou 14 GFs que descreviam adequadamente a periodicidade do fitoplâncton ao longo das estações do ano. Desde então, estes GFs sofreram muitas modificações, principalmente pela adição de novos grupos que englobassem espécies de outros ambientes e outras regiões do globo. A maioria dos novos GFs foi delimitada utilizando métodos estatísticos, que, por sua vez, validaram a maioria dos grupos originais.

No livro “*Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory*” (REYNOLDS, 1997) há uma descrição detalhada dos ambientes e dos GFs correspondentes. Em 2002, Reynolds e colaboradores compilaram as informações presentes no livro de Reynolds de 1997 na revisão “*Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton*” (REYNOLDS et al., 2002). Nesta revisão foram apresentados 31 GFs identificados através de códigos alfa-numéricos, denominados códons, formando grupos, em sua maioria, polifiléticos. Por exemplo, os primeiros GFs identificados receberam os códons A, B e C, originalmente aplicado às diatomáceas típicas de florações de primavera nos lagos temperados de diferentes estados tróficos. Os grupos D, N e P também envolvem diatomáceas, porém de ambientes diferentes dos originalmente estudados (lagos temperados). E assim, as espécies do fitoplâncton foram acomodadas em seus respectivos GFs, totalizando atualmente 33 GFs (PADISÁK et al., 2009).

Reynolds et al. (2002) afirmam que a aplicação dos GFs de água doce é uma ferramenta muito robusta no entendimento e na predição da dinâmica de comunidades naturais do fitoplâncton, devido à sensibilidade às latitudes, morfometrias e estados tróficos. Além disso, os GFs levam em consideração apenas as preferências e sensibilidades dos organismos fitoplanctônicos, deixando de lado as relações filogenéticas. Diversos estudos independentes aplicaram e discutiram os GF sensu Reynolds et al. (2002), contribuindo para a confirmação de sua utilidade (DOKULIL; TEUBNER, 2003; KRUK et al., 2002; LEITÃO et al., 2003; NASELLI-FLORES; BARONE, 2003; NIXDORF et al., 2003; PADISÁK et al., 2006). O alto grau de refinamento dos GF leva à necessidade de informações sobre atributos que nem sempre são fáceis de serem obtidos sobre a auto-ecologia de algumas espécies e, às vezes, baseadas no julgamento de um especialista. Portanto, a utilização dos GFs é de difícil aplicação e passível de erros por parte dos usuários (PADISÁK et al., 2009).

2.2 GRUPOS MORFO-FUNCIONAIS DE SALMASO; PADISÁK (2007)

Salmaso; Padisák (2007) se basearam em características morfo-funcionais simples, como mobilidade (presença ou ausência de flagelo), capacidade potencial de obtenção de carbono (mixotrofia), requerimentos nutricionais específicos, tamanho, forma e presença ou ausência de envelope gelatinoso de organismos fitoplanctônicos, para desenvolver os grupos morfo-funcionais do fitoplâncton (GMF), através de análises multivariadas. Estes critérios, além da separação de Cyanobacteria dos demais grupos de algas, resultaram em 31 GMF. O trabalho fornece uma tabela que se assemelha a uma chave de identificação, em que o usuário corre pelas características dicotômicas, até chegar ao GMF em que a espécie se encaixa. Desta forma, a classificação das espécies em seus respectivos GMF é simples e intuitiva. Ao fim do trabalho, os autores concluem que a aplicação dos GMF é uma ferramenta poderosa no estudo da dinâmica sazonal desta comunidade, principalmente ao comparar diferentes lagos. Além disso, por estar baseado em caracteres morfológicos e fisiológicos simples, há a superação de problemas relacionados à acurácia taxonômica e identificação dos organismos. Apesar da aparente simplicidade e fácil aplicação dos GMF, poucos trabalhos utilizaram esta ferramenta (TOLOTTI et al., 2010).

2.3 GRUPOS FUNCIONAIS BASEADOS EM MORFOLOGIA DE KRUK et al., (2010)

Até então, as abordagens de grupos funcionais tentavam definir grupos de espécies que tipicamente eram encontradas juntas, através de uma visão de comunidade *sensu* Clements (1916), na qual a comunidade é vista como um conjunto de entidades funcionais. Análises estatísticas foram utilizadas para reconhecer e classificar tais agrupamentos de espécies. Utilizando uma linha de pensamento comunitária *sensu* Gleason (1926) assume-se que espécies individuais respondem independentemente ao ambiente e, assim, é possível prever a composição da comunidade com base nas respostas das espécies individuais às condições ambientais. Tais condições devem favorecer grupos de espécies com habilidades competitivas similares (WEBB et al., 2002). Partindo da premissa que habilidades competitivas (e.g. assimilação de nutrientes e luz, crescimento, mecanismos de flutuação) dos diferentes grupos de espécies são refletidas nos atributos morfológicos (e.g. tamanho, presença de flagelo ou mucilagem), Kruk et al., (2010) desenvolveram os grupos funcionais baseados em morfologia (GFBM) utilizando atributos apenas morfológicos. Neste contexto, apesar destes GFBMs basearem-se em características apenas morfológicas, os grupos refletem as características morfo-funcionais dos organismos.

Segundo os atributos morfológicos, os organismos fitoplanctônicos podem ser reunidos em sete GFBMs: Grupo I - organismos pequenos com elevada razão superfície/volume (e.g. *Chlorella*, *Synechocystis*, *Chroococcus*); Grupo II - organismos flagelados pequenos com estruturas silicosas (i.e. Chrysophyceae); Grupo III - filamentos grandes com aerótopos (e.g. *Planktothrix*, *Anabaena*, *Cylindrospermopsis*); Grupo IV - organismos de tamanho médio, sem estruturas especializadas (e.g. *Closterium*, *Monoraphidium*, *Pediastrum*); Grupo V - flagelados unicelulares ou de tamanho médio a grande (e.g. Cryptophyceae, Euglenophyceae, Dinophyceae); Grupo VI - organismos não flagelados com esqueleto silicoso (i.e. Bacillariophyceae); Grupo VII - colônias envoltas por mucilagem (e.g. *Botryococcus*, *Aphanocapsa*, *Microcystis*). Por serem baseados em atributos morfológicos de fácil observação, os GFBMs minimizam as falhas da classificação baseada em atributos morfo-funcionais mais complexos: 1) reduz a necessidade de boa resolução taxonômica; 2) aplicação fácil e intuitiva, pode ser utilizada globalmente por usuários menos experientes e tomadores de decisão; 3) reduzido número de GFBMs (KRUK et al., 2010). Apesar de ser uma abordagem relativamente recente, alguns trabalhos demonstraram a eficiência desta ferramenta em diversos ambientes (CARONI et al., 2012; KRUK et al., 2011; PACHECO et al., 2010).

3 PERSPECTIVAS NO ESTUDO FITOPLÂNCTON COM BASE NOS GRUPOS FUNCIONAIS

Atualmente existem diversas possibilidades de classificação ecológica para trabalhar com o fitoplâncton, além da abordagem clássica utilizando espécies individuais e agrupamentos

taxonômicos (e.g. classes). Diante deste novo cenário, não houve um consenso em qual a melhor abordagem para agrupar as espécies visando prever os efeitos das mudanças ambientais na composição da comunidade. Portanto, surgiram alguns trabalhos comparativos entre as diversas abordagens. Utilizando um banco de dados de 211 lagos abrangendo regiões subpolares até tropicais, Kruk et al. (2011) investigaram qual classificação (GF, GFBM, classes taxonômica ou espécies) explica melhor a variação ambiental, através de análises multivariadas e regressões lineares. Os autores concluíram que a composição da comunidade fitoplanctônica é melhor prevista em termos de GFBM. Izaguirre et al. (2012) comparou três classificações (GF, GMF e GFBM) em seis lagos rasos argentinos com diferentes condições de equilíbrio, através de análises multivariadas, explorando a força de cada classificação na discriminação de cada tipo de ambiente. Todas as abordagens separaram claramente os lagos túrbidos com alto impacto humano dos lagos claros com macrófitas. Os autores concluíram que todas as classificações obtiveram resultados satisfatórios e que abordagem funcional é adequada para a análise do fitoplâncton em lagos com elevado impacto humano. Similarmente, Nishimura et al. (em preparação) compararam qual classificação do fitoplâncton (GF, GMF, GFBM, classes taxonômicas e espécies individuais) explica melhor a variação dos dados ambientais em 42 lagos húngaros de diferentes estados tróficos, através de análises multivariadas. Os autores concluíram que todas as abordagens refletem satisfatoriamente a variação do ambiente, não existindo, portanto, uma ferramenta melhor do que outra, apenas diferentes abordagens. Moschini-Carlos et al. (em preparação), comparando as espécies descritoras, classes e grupos funcionais do fitoplâncton em reservatórios com diferentes trofias na Catalunha (Espanha), concluíram todas essas classificações respondem ao gradiente de recursos dos reservatórios. Gallego et al. (2012) investigou a adequação de classificações taxonômicas (espécie, gênero, família) e ecológicas (GF e GFBM) como preditores da riqueza e composição da comunidade fitoplanctônica em 87 lagos artificiais estratificados da região da Andalúzia, escolhidos aleatoriamente. Gênero, família e GF predisseram satisfatoriamente tanto a riqueza quanto a composição da comunidade. GFBM, apesar de ser a ferramenta com utilização mais intuitiva, apresentou pior desempenho na determinação de padrões de riqueza e condições ambientais.

O surgimento de novas abordagens não invalida abordagens anteriores. Cada classificação, seja taxonômico ou funcional, apresenta sua própria complexidade, refinamento, vantagens e desvantagens. Deve-se levar em conta o grau de conhecimento em taxonomia, o tempo e recursos disponíveis para análise e o grau de refinamento necessário para responder à sua pergunta. Cabe ao usuário compreender cada ferramenta e ponderar qual será mais vantajosa visando seus objetivos.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a CAPES pela bolsa doutorado a P. Y. Nishimura, a FAPESP (Projetos nº 2006/ 51705-0, 2008/00784-3, 2009/16652-1) e ao CNPq (Projeto nº 471404/2010-1). Os autores também agradecem a equipe do LabLimno-USP pela ajuda nos trabalhos de campo e laboratório e ao Departamento de Ecologia da Universidade de São Paulo pelo apoio oferecido.

REFERÊNCIAS

- ABE, D. S.; Rocha, O.; Matsumura-Tundisi, T.; Tundisi, J. G. Nitrification and denitrification in a series of reservoirs in the Tietê River, Southern Brazil. **Verh. Internat. Verein. Limnol.**, v. 28, p. 1–4, 2001.
- AGOSTINHO, A. A.; JULIO Jr., H. F.; BORGHETTI, J. R. Considerações sobre os impactos dos represamentos na ictiofauna e medidas para sua atenuação. Um estudo de caso: reservatório de Itaipu. **Revista Universidade Estadual de Maringá**, v. 14, p. 89–107, 1992.
- AGOSTINHO, A. A.; JULIO Jr. H. F.; PETRERE, J. M. Itaipu Reservoir (Brazil). In: COW, I. G. (Ed.). **Impacts of the Impoundment on the Fish Fauna and Fisheries**. Auckland: Fishing News Books, 1994. p. 171-184.

- AGOSTINHO, A. A.; MIRANDA, E. L.; BINI, L. M.; GOMES, L. C.; THOMAZ, S. M.; SUZUKI, H. L. Patterns of colonization in neotropical reservoirs and prognose aging. In: TUNDISI, J. G.; STRASKRABA, M. (Eds.). **Theoretical reservoir and its applications**. Leiden: International Institute of Ecology/Brazilian Academy of Science/Backhuys Publishers, 1999. p. 227-265.
- AGOSTINHO, A. A.; VAZZOLER, A. E. A. M.; THOMAZ, S.M. The high river Paraná Basin: limnological and Ichthyological aspects. In: TUNDISI, J. G.; BICUDO, C. E. M.; MATSUMURA-TUNDISI, T. (Eds.). **Limnology in Brazil**. Rio de Janeiro: Brazilian Academy of Sciences/Brazilian Limnological Society, 1995. p. 59-103.
- AMARAL, B. D.; PETRERE, M. J. The and diversities in the fish assemblages of the Promissão reservoir (SP-Brazil): scales, complexity and ecotone heterogeneity. **Ecohydrology & Hydrobiology**, v. 1, n. 1-2, p. 185–193, 2001.
- ARAUZO, M.; ALVAREZ-COBELAS, M. Phytoplankton strategies and time scale in a eutrophic reservoir. **Hydrobiologia**, v. 291, p. 1-9, 1994.
- ARCIFA, M. S.; MESCHIATI, A. J.; GOMES, E. A. T. Thermal regime and stability of a tropical shallow reservoir: Lake Monte Alegre, Brazil. **Rev. Hydrobiol. Trop.**, v. 23, n. 271–281, 1990.
- BARBOSA, F. A. R.; PADISÁK, J.; ESPÍNDOLA, E. L. G.; BORICS G.; ROCHA, O. The cascading reservoir continuum concept (CRCC) and its application to the Tietê River-basin, São Paulo State, Brazil. In: TUNDISI, J. G.; STRASKRABA, M. (Eds.). **Theoretical reservoir and its applications**. Leiden: International Institute of Ecology/Brazilian Academy of Science/Backhuys Publishers, 1999. p. 425–438.
- BECHARA, J. A.; SÁNCHEZ, S.; ROUX, P. J.; TERRAES, J. C.; QUINTANA, C. F. Variaciones del factor de condicion relativo a la ictiofauna del Rio Paraná Aguas abajo de la represa de Yaciretá, Argentina. **Revista de Ictiología**, v. 7, p. 75–89, 1999.
- BONETTO, A. Austral rivers of South America. In: MARGALEF, R. (Ed.). **Limnology now: a paradigm of planetary problems**. New York: Elsevier Science, 1994. p. 425-472.
- BORGHETTI, J. R.; OSTRENSKY, A. Pesca e aquacultura de água doce no Brasil. In: REBOUÇAS, A.; BRAGA, B.; TUNDISI, T. G. (Eds.). **Águas doces no Brasil**. São Paulo: Instituto de Estudos Avançados/Academia Brasileira de Ciências, 1999. p. 451-474.
- BRAGA, B.; ROCHA, O.; TUNDISI, J. Dams and the environment: the Brazilian experience. **International Journal of Water Resources Development**, v. 14, n. 2, p. 127-140, 1998.
- BRETTUM, P.; HALVORSEN, G. The phytoplankton of Lake Atnsjøen, Norway – a long-term investigation. **Hydrobiologia**, v. 521, n. 1, p. 141-147, 2004.
- CALIJURI, M. C.; DEBERDT, G. L. B.; MINOTI, R. T. A produtividade primária pelo fitoplâncton na represa de Salto Grande. In: HENRY, R. (Ed.). **Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais**. Botucatu: FUNDIBIO/FAPESP, 1999. p.21-38.
- CAPUTO, L.; NASELLI-FLORES, L.; ORDONEZ, J.; ARMENGOL, J. Phytoplankton distribution along trophic gradients within and among reservoirs in Catalonia (Spain). **Freshwater Biol.**, v. 53, n. 12, p. 2543-2556, 2008.
- CARONI, R.; FREE, G.; VISCONTI, A.; MANCA, M. Phytoplankton functional traits and seston stable isotopes signature: a functional-based approach in a deep, subalpine lake, Lake Maggiore (N. Italy). **J. Limnol.**, v. 71, n. 1, p. 84-94, 2012.
- CLEMENTS, F. E. **Plant succession: an analysis of the development of vegetation**. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916.
- CRAINE, J. M. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. **Journal of Ecology**, v. 93, n. 6, p. 1041-1052, 2005.
- DOKULIL, M. T.; TEUBNER, K. Steady state phytoplankton assemblages during thermal stratification in deep alpine lakes. Do they occur? **Hydrobiologia**, v. 502, n. 1, p. 65-72, 2003.
- DOS SANTOS, A. C. A.; CALIJURI, M. C. Survival strategies of some species of the phytoplankton community in the Barra Bonita Reservoir (Sao Paulo, Brazil). **Hydrobiologia**, v. 367, p. 139-152, 1998.

- FABBRO, L. D.; DUIVENVOORDEN, L. J. A two-part model linking multidimensional environmental gradients and seasonal succession of phytoplankton assemblages. **Hydrobiologia**, v. 438, n. 1, p. 13-24, 2000.
- FEARNSIDE, P. M. Hydroelectric dams in the Brazilian Amazon as sources of greenhouse gases. **Environ. Conservation**, v. 22, p. 7-19, 1995.
- FIETZ, S.; KOBANOVA, G.; IZMEST'EVA, L.; NICKLISCH, A. Regional, vertical and seasonal distribution of phytoplankton and photosynthetic pigments in Lake Baikal. **J. Plankton Res.**, v. 27, n. 8, p. 793-810, 2005.
- GALLEGO, I.; DAVIDSON, T. A.; JEPPESEN, E.; PEREZ-MARTINEZ, C.; SANCHEZ-CASTILLO, P.; JUAN, M.; FUENTES-RODRIGUEZ, F.; LEON, D.; PENALVER, P.; TOJA, J.; CASAS, J. J. Taxonomic or ecological approaches? Searching for phytoplankton surrogates in the determination of richness and assemblage composition in ponds. **Ecological Indicators**, v. 18, p. 575-585, 2012.
- GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 53, p. 7-26, 1926.
- GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **Am. Nat.**, v. 111, n. 982, p. 1169-1194, 1977.
- HAJNAL, E.; PADISÁK, J. Analysis of long-term ecological status of Lake Balaton based on the ALMOBAL phytoplankton database European Large Lakes Ecosystem changes and their ecological and socioeconomic impacts. In: NÖGES, T. et al. (Eds.). **Developments in hydrobiology**. Dordrecht: Springer, 2008. v. 199, p. 227-237.
- HARRIS, G. P. **Phytoplankton ecology: structure, function and fluctuation**. London: Chapman & Hall, 1986.
- HENRY, R. The oxigen déficit in Jurumirim Reservoir (Paranapanema River, São Paulo, Brazil). **Jpn. J. Limnol.**, v. 53, p. 379-384, 1992.
- HENRY, R. Termal regime and stability of Jurumirim Reservoir (Paranapanema river, São Paulo, Brazil). **Int. Revue Ges. Hidrobiol.**, v. 78, p. 501-511, 1993.
- HENRY, R.. The thermal structure of some lakes and reservoirs in Brazil. In: TUNDISI, J. G.; BICUDO, C. E. M.; MATSUMURA-TUNDISI, T. (Eds.). **Limnology in Brazil**. Rio de Janeiro: Brazilian Academy of Sciences/Brazilian Limnological Society, 1995, p. 351-363.
- HENRY, R. **Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais**. São Paulo: FUNDBIO/FAPESP, 1999. v. 799.
- HENRY, R.; TUNDISI, J. G. O conteúdo em calor e a estabilidade em dois reservatórios com diferentes tempos de residência. In: TUNDISI, J. G. (Ed.). **Limnologia e manejo de represas**. São Carlos: Escola de Engenharia de São Carlos/Centro de Recursos Hídricos e Ecologia Aplicada/Academia de Ciências do Estado de São Paulo, 1988. v. I, T. I, p. 299-322.
- HUSZAR, V. L. M.; CARACO, N. The relationship between phyto- plankton composition and physical-chemical variables: a comparison of taxonomic and morphological-functional approaches in six tem- perate lakes. **Freshwater Biol.**, v. 40, p. 1-18, 1998.
- HUTCHINSON, G. E. **A treatise on limnology: 1. Geography, Physics and Chemistry**. New York: John Wiley & Sons, 1957.
- IZAGUIRRE, I.; ALLENDE, L.; ESCARAY, R.; BUSTINGORRY, J.; PÉREZ, G.; TELL, G. Comparison of morpho-functional phytoplankton classifications in human-impacted shallow lakes with different stable states. **Hydrobiologia**, v. 698, n. 1, p. 203-2016, 2012.
- KIMMEL, B. L.; LIND, O. T.; PAULSON, L. J. Reservoir primary production. In: THORNTON, K. W.; KIMMEL, B. L.; PAYNE, F. E. (Eds.). **Reservoir limnology: ecological perspectives**. New York: John Wiley & Sons, 1990. p. 133-193.
- KÖRNER, C. Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. In: SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. (Eds.). **Ecological studies: biodiversity and ecosystem function**. Berlin: Springer-Verlag, Berlin, 1993. v. 99, p. 117-140.

- KRUK, C.; HUSZAR, V. L. M.; PEETERS, E. T. H. M.; BONILLA, S.; COSTA, L.; LURLING, M.; REYNOLDS, C. S.; SCHEFFER, M. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. **Freshwater Biol.**, v. 55, n. 3, p. 614-627, 2010.
- KRUK, C.; MAZZEO, N.; LACEROT, G.; REYNOLDS, C. S. Classification schemes for phytoplankton: a local validation of a functional approach to the analysis of species temporal replacement. **J. Plankton Res.**, v. 24, n. 9, p. 901-912, 2002.
- KRUK, C.; PEETERS, E.; VAN NES, E. H.; HUSZAR, V. L. M.; COSTA, L. S.; SCHEFFER, M. Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. **Limnol. Oceanogr.**, v. 56, n. 1, p. 110-118, 2011.
- LEITÃO, M.; MORATA, S. M.; RODRIGUEZ, S.; VERGON, J. P. The Effect of perturbations on phytoplankton assemblages in a deep reservoir (Vouglans, France). **Hydrobiologia**, v. 502, n. 1, p. 73-83, 2003.
- LOEHLE, C. Problems with the Triangular Model for Representing Plant Strategies. **Ecology**, v. 69, n. 1, p. 284-286, 1988.
- MACINTYRE, S.; ROMERO, J. R.; KLING, G. W. Spatial-temporal variability in surface layer deepening and lateral advection in an embayment of Lake Victoria, East Africa. **Limnol. Oceanogr.**, v. 47, p. 656-671, 2002.
- MARGALEF, R. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. **Oceanologica Acta**, v. 1, n. 4, p. 493-509, 1978.
- MARGALEF, R. **Limnología**. Barcelona: Ediciones Omega, 1983.
- MARGALEF, R.; ESTRADA, M.; BLASCO, D. Funcional morphology of organisms involved in red tides, as adapted to decaying turbulence. In: TAYLOR, D. L.; SELIGER, H. H. (Eds.). **Toxic dinoflagellate blooms**. Amsterdam: Elsevier, 1979.
- MATSUMURA-TUNDISI, T.; TUNDISI, J. G. Mixing processes affecting primary production of phytoplankton in Barra Bonita Reservoir. **Verh. Internat. Verein. Limnol.**, v. 26, p. 536-541, 1997.
- MATSUMURA-TUNDISI, T.; TUNDISI, J. G. Zooplankton diversity changes in man-made lakes. Case study of Barra Bonita reservoir, SP, Brazil. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON RESERVOIR LIMNOLOGY OF WATER QUALITY, 4., 2002, Ceske Budejovice. **Proceedings...** Ceske Budejovice: Academy of Sciences of the Czech Republic, 2002. p. 212-215.
- MAULOOD, B. K.; BONEY, A. D. Phytoplankton ecology of the Lake of Menteith, Scotland. **Hydrobiologia**, v. 79, n. 2, p. 179-186, 1981.
- MORABITO, G.; RUGGIU, D.; PANZANI, P. Recent dynamics (1995-1999) of the phytoplankton assemblages in Lago Maggiore as a basic tool for defining association patterns in the Italian deep lakes. **J. Limnol.**, v. 61, p. 129-145, 2002.
- MOSS, B. Diversity in fresh-water phytoplankton. **Am. Midl. Nat.**, v. 90, p. 341-355, 1973.
- NASELLI-FLORES, L.; BARONE, R. Steady-state assemblages in a Mediterranean hypertrophic reservoir. The role of *Microcystis* ecomorphological variability in maintaining an apparent equilibrium. **Hydrobiologia**, v. 502, n. 1-3, p. 133-143, 2003.
- NIXDORF, B.; MISCHKE, U.; RÜCKER, J. Phytoplankton assemblages and steady state in deep and shallow eutrophic lakes – an approach to differentiate the habitat properties of Oscillatoriales. **Hydrobiologia**, v. 502, n. 1-3, p. 111-121, 2003.
- NOGUEIRA, M. G. Phytoplankton composition, dominance and abundance as indicators of environmental compartmentalization in Jurumirim Reservoir (Paranapanema River), São Paulo, Brasil. **Hydrobiologia**, v. 431, p. 115-128, 2000.
- NOGUEIRA, M. G. Zooplankton composition, dominance and abundance as indicators of environmental compartmentalization in Jurumirim Reservoir (Paranapanema River), São Paulo, Brazil. **Hydrobiologia**, v. 455, n. (1):1-18, 2001.

- NOVO, E. M. L.; LOBO, F.; CALIJURI, M. C. Remote sensing and geographical information system application to Inland water studies. In: TUNDISI, J. G.; BICUDO, C. E. M.; MATSUMURA-TUNDISI, T. (Eds.). **Limnology in Brazil**. Rio de Janeiro: Brazilian Academy of Sciences/Brazilian Limnological Society, 1995. p. 283–303.
- PACHECO, J.; IGLESIAS, C.; MEERHOFF, M.; FOSALBA, C.; GOYENOLA, G.; TEIXEIRA DE MELLO, F.; GARCIA, S.; GELOS, M.; GARCIA-RODRIGUEZ, F. Phytoplankton community structure in five subtropical shallow lakes with different trophic status (Uruguay): a morphology-based approach. **Hydrobiologia**, v. 646, n. 1, p. 187-197, 2010.
- PADISÁK, J.; BORIC, G.; GRIGORSZKY, I.; SORÓCZKI-PINTÉR, E. Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the Water Framework Directive: the assemblage index. **Hydrobiologia**, v. 553, p. 1-14, 2006
- PADISÁK, J.; CROSSETTI, L. O.; NASELLI-FLORES, L. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. **Hydrobiologia**, v. 621, p. 1-19, 2009.
- PIANKA, E. On r- and K- selection. **Am. Nat.**, v. 104, p. 592-597, 1970.
- QUIROS, R. The relationship between fish yield and stocking density in reservoirs from tropical and temperate regions. In: TUNDISI, J. G.; STRASKRABA, M. (Eds.). **Theoretical reservoir ecology and its applications**. Leiden: IIE/Brazilian Academy of Sciences/Backhuys Publishers, 1999. p. 67-83.
- QUISPEL, A. Lourens G. M. Baas Becking (1895-1963), inspirator for many (micro)biologists. **Internat. Microbiol.**, v. 1, p. 69-72, 1998.
- REYNOLDS, C. S. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. **Holarctic Ecology**, v. 3, n. 3, p. 141-159, 1980.
- REYNOLDS, C. S. Phytoplankton peridiocity: interactions of form, function and environmental variability. **Freshwater Biol.**, v. 14, p. 111-142, 1984.
- REYNOLDS, C. S. Functional morphology and the adaptative strategies of freshwater phytoplankton. In: SANDGREN, C. D. (Ed.). **Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton**. Cambridge: Cambridge University Press, 1988, p. 388-434.
- REYNOLDS, C. S. Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory. In: KINNE, O. (Ed.). **Excellence in Ecology 9**. Oldendorf: Ecology Institute, 1997. p. 371.
- REYNOLDS, C. S. **Ecology of phytoplankton**. Cambridge: Cambridge University Press, 2006.
- REYNOLDS, C. S.; HUSZAR, V.; KRUK, C.; NASELLI-FLORES, L.; MELO, S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. **J. Plankton Res.**, v. 24, n. 5, p. 417-428, 2002.
- REYNOLDS, C. S.; WISEMAN, S. W.; GODFREY, B. M.; BUTTERWICK, C. Some effects of artificial mixing on the dynamics of phytoplankton populations in large limnetic enclosures. **J. Plank. Res.**, v. 5, p. 203-234, 1983.
- ROCHA, O.; MATSUMURA-TUNDISI, T.; ESPÍNDOLA, E. L. G.; ROCHE, K. F.; RIETZLER, A. C. Ecological theory applied to reservoir zooplankton. In: TUNDISI, J. G.; STRASKRABA, M. (Eds.). **Theoretical reservoir and its applications**. Leiden: International Institute of Ecology/Brazilian Academy of Science/Backhuys Publishers, 1999. p. 29–51.
- ROCHA, O.; MATSUMURA-TUNDISI, T.; SAMPAIO, E. C. Phytoplankton and zooplankton community structure and production related to trophic state in some Brazilian lakes and reservoirs. **Ver. Int. Ver. Limnol.**, v. 26, p. 599–604, 1997.
- ROJO, C.; ALVAREZ-COBELAS, M. A plea for more ecology in phytoplankton ecology. **Hydrobiologia**, v. 424, n. 1, p. 141-146, 2000.
- ROSA, L. P.; SCHAEFFER, R. Greenhouse gas emissions from hydroelectric reservoirs. **Ambio**, v. 23, p. 164–165, 1994.
- RUTTNER, F. **Fundamentals of limnology**. Toronto: University of Toronto, 1963.

- SALMASO, N.; PADISÁK, J. Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). **Hydrobiologia**, v. 578, p. 97–112, 2007.
- SOMMER, U. The periodicity of phytoplankton in Lake Constance (Bodensee) in comparison to other deep lakes of central Europe. **Hydrobiologia**, v. 138, p. 1-7. 1986.
- STRASKRABA, M. Retention time as a key variable of reservoir limnology. In: TUNDISI, J. G.; STRASKRABA, M. (Eds.). **Theoretical reservoir ecology and its applications**. Leiden: IIE/Brazilian Academy of Science/Backhuys Publishers, 1999. p. 385–410.
- STRASKRABA, M.; TUNDISI, J. G. Gerenciamento da qualidade da água de represas. São Carlos: ILEC/IIE, 2000. v. 9.
- STRASKRABA, M.; TUNDISI, J. G.; DUNCAN, A. State-of-art of reservoir limnology and water quality management. In: STRASKRABA, M.; TUNDISI, J. G.; DUNCAN, A. (Eds.). **Comparative reservoir limnology and water quality management**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1993. p. 213-288.
- STRASKRABA, M. T.; JORGENSEN, S. E.; PATTEN, B. C. Ecosystems emerging II. **Dissipation Ecol. Model.**, v. 117, p. 3-39, 1999.
- THORNTON, K. W. Perspectives on reservoir limnology. In: THORNTON, K. W.; KIMMEL, B. L.; PAYNE, F. E. (Eds.). **Reservoir limnology: ecological perspectives**. New York, John Wiley & Sons, 1990. p. 1-14.
- TILMAN, D. **Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities**. Princeton: Princeton University Press, 1988.
- TOLOTTI, M.; BOSCAINI, A.; SALMASO, N. Comparative analysis of phytoplankton patterns in two modified lakes with contrasting hydrological features. **Aquatic Sciences. Research Across Boundaries**, v. 72, n. 2, p. 213-226, 2010.
- TUNDISI, J. G. Distribuição espacial, seqüência temporal e ciclo sazonal do fitoplâncton em represas: fatores limitantes e controladores. **Braz. J. Biol.**, v. 50, n. 4, p. 937-955, 1990.
- TUNDISI, J. G.; MATSUMURA-TUNDISI, T. Integration of research and management in optimizing multiple uses of reservoirs: the experience in South America and Brazilian case studies. **Hydrobiologia**, v. 500, p. 231–242, 2003.
- TUNDISI, J. G.; MATSUMURA-TUNDISI, T. **Limnologia**. São Paulo: Oficina de Textos, 2008.
- TUNDISI, J. G.; MATSUMURA-TUNDISI, T.; CALIJURI, M. C. Limnology and management of reservoir in Brazil. In: STRASKRABA, M.; TUNDISI, J. G.; DUNCAN, A. (Eds.). **Comparative reservoir limnology and water quality management**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1993. p. 25-55.
- WATSON, S. B.; MCCAULEY, E.; DOWNING, J. A. Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrients status. **Limnol. Oceanogr.**, v. 42, p. 487-495. 1997.
- WEBB, C. O.; ACKERLY, D. D.; MCPEEK, M. A.; DONOGHUE, M. J. Phylogenies and community ecology. **Annual Rev. Ecol. Syst.**, v. 33, p. 475–505, 2002.
- WETZEL, R. G. Reservoir ecosystems: conclusions and speculations. In: THORNTON, K. W.; KIMMEL, B. L.; PAYNE, F. E. (Eds.). **Reservoir limnology: ecological perspectives**. New York: John Wiley & Sons, 1990. p. 227-238.
- WETZEL, R. G. **Limnology: lake and river ecosystems**. 3. ed. San Diego: Academic Press, 2001
- YUNG, Y. K.; WONG, C.; BROOM, M.; OGDEN, J.; CHAN, S.; LEUNG, Y. Long-term changes in hydrography, nutrients and phytoplankton in Tolo Harbour, Hong Kong. **Hydrobiologia**, v. 352, n. 1, p. 107-115, 1997.