



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA**

Resistência e Resiliência de Comunidades Microfitobentônicas

Luciene Valladares de Andrade

Rio de Janeiro/RJ
Agosto/2013

Resistência e Resiliência de Comunidades Microfitobentônicas

Luciene Valladares de Andrade

Orientador: Prof. Dr. Alex Enrich Prast

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Prof. Dr. Alex Enrich Prast, UFRJ

Dra. Vera Lúcia de Moraes Huszar, UFRJ

Dra. Renata de Fátima Panosso, UFRN

Rio de Janeiro - RJ
Agosto/2013

Valladares, L., A.

Resistência e Resiliência de comunidades microfitobentônicas.

Dissertação (mestrado) – Programa de pós-graduação em ecologia –
Universidade Federal do Rio de Janeiro – 2013 – Instituto de Biologia – Departamento
de Ecologia.

1- Resistência e Resiliência

2- Microalgas bentônicas

3- Diversidade e Equitabilidade

“A ciência serve para nos dar uma ideia de quão extensa é a nossa ignorância”.

(Félicité Robert de Lamennais)

AGRADECIMENTOS

Às pessoas mais importantes da minha vida, meus pais **Rosa** e **Reinaldo**, por terem feito de mim a pessoa que sou hoje, por sempre fazerem o possível e o impossível por mim e pelos meus irmãos, pelo apoio, compreensão, pelo amor sem medidas e por terem me dado uma família linda que eu tanto amo.

Ao meu orientador **Alex Enrich-Prast**, pela oportunidade, pela confiança e por todos os ensinamentos ao longo da minha vida acadêmica. Sou muito grata por tudo que aprendi até hoje no laboratório.

À **Laura Masuda**, por toda ajuda em todos os processos do trabalho, no planejamento, nos experimentos, nas coletas no mangue, na identificação das algas, nos textos, nas horas de desabafo e acima de tudo pela amizade.

Ao **Luiz Bento**, por sempre ter me ajudado em todas as etapas desde a iniciação científica até o fim do mestrado. Desde me ajudar a planejar cada etapa até as discussões finais. Por me ouvir sempre e me acalmar nas horas mais tensas. Pelos conselhos, pelas ajudas na escrita, pelas incansáveis horas discutindo comigo meus textos ou apresentações e claro, pela amizade.

Ao **Humberto Marotta** que mesmo sem nunca termos trabalhado exatamente no mesmo projeto, sempre me ajudou em tudo que precisei. Obrigada por sempre incentivar e elogiar nosso trabalho, mesmo que ele não esteja tão bom assim, desejando seu famoso “Parabéns”!

Ao **Vinicius Peruzzi** que me divertia nas horas mais cansativas no “terracinho”, por todas as conversas, desabafos, ajudas com equipamentos, sempre quebrando o galho nas horas mais tensas e por todas as caronas!

Aos amigos do Laboratório de Biogeoquímica, pela companhia nesta caminhada, pelas discussões científicas e pelas horas de descontração no dia a dia. **Alexandre Andrade, André Grijó, Angela Sanseverino, Cristiane Caetano, Davi Barreto, Eliane Christina, Fausto Silva, Flávia Sanseverino, Jackson Souza, Karina Tôsto, Leandro Pontual, Lívia Cosme, Luana Pinho, Ricardo Pollery.**

Ao grupo das Microalgas, sem o qual esse trabalho não seria possível. Pelo trabalho no “terracinho”, no sol de 40 graus e embaixo de chuva, nas inúmeras e cansativas coletas no mangue. **Laura Masuda, Leandro Souza, Ana Castilho, Alessandra Soares, Cristiane Caetano, Thadeu Carvalho e Mônica Danilevicz.**

Às amigas do laboratório em especial **Ana Lúcia, Juliana Valle, Roberta Peixoto e Viviane Figueiredo** por dividirem comigo tantos momentos divertidos e difíceis. Obrigada pelo carinho e amizade de sempre.

Às amigas **Juliana Valle, Maria Carolina e Viviane Figueiredo** que se tornaram muito mais do que colegas de laboratório, são hoje sem dúvida minhas melhores amigas, presentes nos momentos mais divertidos e dando força nos mais difíceis. Pelos desabafos, pelas risadas, e pelo carinho inquestionável que temos umas pelas outras.

Ao meu namorado **Bruno Blanco**, por ter feito das horas que seriam tão estressantes, momentos mais leves e divertidos. E mesmo não fazendo parte desse mundo louco da ciência sempre me compreendeu e incentivou.

Ao suporte financeiro do CENPES pela bolsa de mestrado, bem como a funcionária do Programa de Pós Graduação em Ecologia **Márcia Prado** e ao funcionário da graduação em ecologia UFRJ **Gilberto Espíndola.**

RESUMO

Os ecossistemas estão constantemente sujeitos a perturbações causadas por ações antrópicas ou naturais, as quais podem afetar a estabilidade ecológica (resistência e resiliência). O objetivo desta dissertação foi avaliar a resistência e resiliência da comunidade microfitobentônica em ecossistemas aquáticos costeiros. Através de uma revisão bibliográfica, identificamos que diferentes estresses afetam a composição da comunidade do microfitobentos, prevalecendo sempre o grupo mais resistente ou resiliente em uma determinada condição estressante, sendo assim, a diversidade da comunidade é alterada. Além disso, perturbações ambientais podem ocorrer com frequências e intensidades variadas, influenciando a resistência e resiliência do microfitobentos. Quando o estresse é intenso ou ocorre com muita frequência, o risco de mudanças irreversíveis na composição e funções do sistema podem aumentar. Além da revisão bibliográfica, a resistência e resiliência da estrutura de uma comunidade (densidade, diversidade e equitabilidade) de microalgas bentônicas de uma planície hipersalina tropical (Guaratiba, RJ) foi avaliada através de um distúrbio causado pela redução da salinidade. De forma geral, a estrutura da comunidade foi resistente a mudanças na salinidade em uma escala de tempo compatível com as mudanças que ocorrem no ambiente estudado, apenas a densidade da comunidade foi alterada. No entanto, a comunidade se mostrou resiliente, uma vez que, após o distúrbio rapidamente retornou à densidade original. Já quando esse distúrbio se manteve por 45 dias a densidade, diversidade e equitabilidade da comunidade foram alteradas. O distúrbio gerou um aumento da densidade total de microalgas com dominância de *Microcoleus/Leptolyngbya* e *Lyngbya* sp. e, portanto, ocorreu uma redução da diversidade e equitabilidade.

ABSTRACT

Ecosystems are constantly subjected to anthropogenic or natural disturbances, which can affect the ecological stability (resistance and resilience). The aim of this thesis was to evaluate the resistance and resilience of the microphytobenthos community in coastal aquatic ecosystems. We identified different stresses that affect the composition of the microphytobenthos community through a literature review. The most resistant or resilient group always prevail in a certain stressful condition, and the diversity of the community changes. Besides, environmental disturbances may occur with different frequencies and intensities, influencing the resistance and resilience of microphytobenthos. When stress is intense or often occurs, the chance of irreversible changes in composition and function of the system is higher. In addition to the literature review, the resistance and resilience of the community structure (density, diversity and equitability) of benthic microalgae in a tropical hypersaline plain (Guaratiba, RJ) was evaluated through disturbance caused by reduced salinity. In general, the community structure was resistant to salinity changes on a time scale similar to the changes that occur in the environment studied, and only the community density has changed. However, the community proved resilient, returning quickly to the original density. On the other hand, when this disturbance remained for 45 days, both density, diversity and equitability of the community have changed. The disturbance has generated an increase in total density of microalgae with dominance of *Microcoleus/Leptolyngbya* and *Lyngbya* sp. and, therefore, there was a reduction in diversity and equitability.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	1
OBJETIVOS	3
CAPÍTULO 1:	
RESISTÊNCIA E RESILIÊNCIA DO MICROFITOBENTOS EM ECOSSISTEMAS AQUÁTICOS COSTEIROS.....	4
1.1. DEFINIÇÃO DOS CONCEITOS ECOLÓGICOS	4
1.2. FATORES QUE INFLUENCIAM A ESTABILIDADE..	8
1.3. ECOSSISTEMAS AQUÁTICOS COSTEIROS E A COMUNIDADE MICROFITOBENTÔNICA .	11
1.4. O EFEITO DE DIFERENTES TIPOS DE PERTURBAÇÕES NA ESTABILIDADE DA COMUNIDADE MICROFITOBENTÔNICA	13
1.5. CONCLUSÃO	22
CAPÍTULO 2:	
RESISTÊNCIA E RESILIÊNCIA DE UMA COMUNIDADE MICROFITOBENTÔNICA SUBMETIDA À REDUÇÃO DA SALINIDADE.....	25
2.1. INTRODUÇÃO.....	25
2.2. MATERIAIS E MÉTODOS	31
2.2.1 ÁREA DE ESTUDO	31
2.2.2 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL.....	32
2.2.3. VARIÁVEIS BIOLÓGICAS E FÍSICAS.....	35
2.2.4. ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	37
2.3. RESULTADOS	38
2.4. DISCUSSÃO	44
DISCUSSÃO GERAL	48
CONCLUSÃO GERAL.....	50
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	52

INTRODUÇÃO GERAL

Os ecossistemas são submetidos a diversos tipos de perturbações, antrópicas ou naturais, que podem influenciar a estabilidade ecológica (Rykiel, 1985). A estabilidade ecológica de qualquer população/comunidade depende de sua resistência e resiliência (Leps, 1982). Resistência é definida como a capacidade inicial da comunidade de evitar o deslocamento na presença de perturbações (Webster *et al.*, 1975; Harrison, 1979; Leps, 1982 e Connel & Sousa, 1983; Pimm, 1984, McNaughton, 1994 e Loreau *et al.*, 2002) e resiliência é definida como a velocidade com que uma comunidade retorna ao seu estado anterior após ter sido perturbada e deslocada de tal estado (O'Neill *et al.*, 1986; Pimm, 1991; McNaughton, 1994; Tilman & Downing, 1994; Tilman, 1996; Loreau *et al.*, 2002).

A diversidade de táxons de uma comunidade está relacionada com estabilidade (Yachi & Loreau, 1999). Quanto maior a diversidade de uma comunidade maior sua estabilidade, uma vez que há maior possibilidade de um táxon ser capaz de resistir a uma mudança ambiental ou tenha habilidade de se recuperar após um distúrbio. No entanto, após um distúrbio podem ocorrer alterações das abundâncias das espécies presentes, e uma consequente dominância de grupos mais resistentes à nova condição (Allison & Martiny, 2008), ocasionando a redução da diversidade.

Em ambientes aquáticos costeiros a comunidade microfitobentônica passa por uma série de distúrbios, que são eventos casuais que alteram o ambiente e tem possibilidades de repercutir na comunidade ou altera-la diretamente (Rykiel, 1985; Glasby & Underwood, 1996). Dentre estes distúrbios, destacam-se o transporte de sedimentos, gradientes de luz, variações de temperatura, concentrações de nutrientes, mudanças de salinidade e eutrofização (Sdrigotti & Welker, 2002).

A camada superior do sedimento, local colonizado pelo microfitobentos geralmente se caracteriza por elevados teores de matéria orgânica e elevadas taxas de produção primária e respiração (Revsbech & Jorgensen, 1983; Revsbech *et al.*, 1986, Underwood & Kromkamp, 1999). O microfitobentos atua na troca de matéria orgânica dissolvida e de nutrientes, entre o sedimento e a coluna de água (Pinckney *et al.*, 1995) e recicla nitrogênio com eficiência, o que resulta na sua retenção no sedimento (Paerl & Pinckney, 1996; Lomstein *et al.*, 1998). As funções do microfitobentos são cruciais não só para as funções gerais dos sedimentos de águas rasas, mas também para sistemas adjacentes que dependem das áreas superficiais para o recrutamento e fornecimento de alimentos (Larson & Sundbäck, 2008).

Esta dissertação é composta de dois capítulos. No capítulo 1 foi realizada uma revisão da literatura sobre a resistência e resiliência do microfitobentos em ecossistemas aquáticos costeiros, incluindo a importância ecossistêmica do microfitobentos e os fatores que podem influenciar a resistência e resiliência como, por exemplo, a taxa de crescimento dos organismos, a diversidade e a ciclagem de nutrientes. E ao final foi realizada uma compilação de artigos que utilizaram microfitobentos como um objeto de estudo da resistência e resiliência, apresentando a resposta da composição e funções da comunidade frente a uma série de estresses e distúrbios.

No capítulo 2, a influência de mudanças na salinidade foi utilizada experimentalmente para avaliar a resistência e resiliência da estrutura da comunidade microfitobentônica (densidade, diversidade e equitabilidade) de uma planície hipersalina ou apicum. A maioria dos estudos referentes ao efeito da salinidade avaliou o efeito do aumento da salinidade. No entanto, a área de estudo deste trabalho é um ambiente constantemente hipersalino, sendo alterado apenas por marés de sizígia ou

eventos de precipitação. Sendo assim, foi avaliado o efeito da redução da salinidade na estrutura da comunidade microfitobentônica (densidade, diversidade e equitabilidade).

OBJETIVO GERAL

Avaliar a resistência e resiliência de comunidades microfitobentônicas em ecossistemas aquáticos costeiros.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Capítulo 1: Avaliar através de uma revisão bibliográfica os efeitos de diferentes tipos de perturbações na resistência e resiliência de comunidades microfitobentônicas em ecossistemas aquáticos costeiros.

Capítulo 2: Avaliar experimentalmente a resistência e a resiliência da estrutura de uma comunidade microfitobentônica (densidade, diversidade e equitabilidade) submetida experimentalmente ao distúrbio causado pela redução de salinidade.

CAPÍTULO 1:

RESISTÊNCIA E RESILIÊNCIA DO MICROFITOBENTOS EM ECOSISTEMAS AQUÁTICOS COSTEIROS

1.1. Definição dos conceitos ecológicos

O conceito de estabilidade ecológica é um conceito complexo e multifacial que foi proposto para representar a habilidade de um ecossistema resistir a perturbações (Ruteledge *et al.*, 1976; Donohue *et al.*, 2013). Dessa maneira, um ecossistema é considerado estável quando não se altera na presença de um distúrbio ou quando tem a capacidade de retornar ao seu estado de equilíbrio após uma dada alteração. Mais especificamente, esta estabilidade é composta principalmente pelas propriedades de resistência e resiliência de um dado sistema ecológico e pode ser aplicada a comunidade, e ainda, a uma população nele inserida.

Resistência e resiliência são positivamente relacionadas com a estabilidade ecológica, portanto, alta resistência ou alta resiliência conferem alta estabilidade (Leps, 1982). Porém, comumente, resistência e resiliência são inversamente relacionadas (Webster *et al.*, 1975; Ruteledge *et al.*, 1976; Peterson & Stevenson, 1992). Existem diferentes definições envolvendo tais termos. Grimm & Wissel (1997) apontaram 163 diferentes definições para os 70 termos relacionados a resistência e resiliência. E evidenciaram a necessidade de definir que propriedade de estabilidade o estudo em questão se refere, qual situação ecológica se encontra o estado de estabilidade, e ainda se esta condição ecológica é específica ou passível de generalização.

De uma maneira geral, existem principalmente dois principais conceitos que se desdobram em outras definições. O primeiro conceito é o de resistência, o qual se refere a capacidade de um sistema ecológico suportar, ou ainda não se modificar frente a uma

dada alteração. Ou seja, descreve a capacidade inicial de evitar alterações no referido sistema (Webster *et al.*, 1975; Harrison, 1979; Leps, 1982; Connel & Sousa, 1983; Pimm, 1984; McNaughton, 1994 e Loreau *et al.*, 2002). No entanto, este mesmo conceito de resistência já foi denominado de estabilidade (McArthur, 1955), vulnerabilidade (Vincent & Anderson, 1979), inércia (Orians, 1974), sensibilidade (Estberg & Patten 1976) e persistência (Pimm *et al.*, 1984).

O segundo conceito, chamado de resiliência, se refere, principalmente, ao tempo de retorno ao equilíbrio após um determinado distúrbio (por exemplo, O'Neill *et al.*, 1986; Pimm, 1991; McNaughton, 1994; Tilman & Downing, 1994; Tilman, 1996; Loreau *et al.*, 2002). Alguns autores fazem o uso de outros termos para se referir a este mesmo conceito como, por exemplo, ajustamento (Connell & Sousa, 1983), elasticidade (Gigon, 1983; Brang, 2001) e estabilidade matemática (Danielson & Stenseth, 1992).

A segunda vertente se refere ao tempo de retorno ao equilíbrio após um distúrbio, esta definição é chamada por alguns autores de resiliência (por exemplo, O'Neill *et al.*, 1986; Pimm, 1991; McNaughton, 1994; Tilman & Downing, 1994; Tilman, 1996; Loreau *et al.*, 2002). No entanto, certos autores fazem o uso de outros termos para se referir a esta mesma ideia como, por exemplo, ajustamento (Connell & Sousa, 1983), elasticidade (Gigon, 1983) e estabilidade matemática (Danielson & Stenseth, 1992).

A estabilidade ecológica de qualquer população/comunidade depende de sua resistência e resiliência, portanto, alta resistência e alta resiliência conferem alta estabilidade (Leps, 1982). Estes serão os conceitos de estabilidade utilizados ao longo desta revisão, uma vez que são os mais utilizados pela maioria dos autores que estudam esta temática com os organismos do presente trabalho (por exemplo: Larson & Sundbäck, 2008 e Mckew *et al.*, 2011).

Os ecossistemas estão constantemente sujeitos a perturbações causadas por ações antrópicas ou naturais, as quais podem afetar sua estabilidade (Rykiel, 1985). Essas perturbações podem ser um estresse ou um distúrbio e têm capacidade de alterar parâmetros ambientais (por exemplo: biomassa e diversidade). O estresse é caracterizado pela maior duração e menor intensidade e atua reduzindo a taxa de produção de biomassa (Keddy, 2007) e é definido como uma condição externa que induz a mudanças fisiológicas internas nos organismos para um nível abaixo do estado fisiológico ótimo (Welden & Slauson, 1986). Por conseguinte, para tolerar determinado estresse, o organismo deve possuir uma estrutura morfológica ou um mecanismo bioquímico que não está presente na maioria das espécies. Este mecanismo geralmente representa um custo, em termos energéticos ou em termos de mudanças compensatórias em seus processos biológicos. O estresse provoca uma resposta em nível individual, mas pode se refletir na população ou na comunidade (Keddy, 2007). O grau do estresse abiótico sobre o qual os organismos são expostos tem influência direta sobre processos controladores da estrutura e função da comunidade. Sob estresse abiótico extremo, predação e competição podem ser menos intensos e menos importantes, uma vez que poucos organismos conseguem sobreviver (Welden & Slauson, 1986; Menge & Sutherland, 1987; Rai & Gaur, 2001).

Distúrbios diferenciam-se dos estresses por se caracterizarem como eventos de menor duração e maior intensidade, e que resultam na perda de biomassa já produzida. Um exemplo claro de distúrbios são chuvas torrenciais, incêndios, ação de raios, etc. (Craine, 2009). Os efeitos de um distúrbio podem alterar o ambiente e repercutir sobre a comunidade ou alterar diretamente a mesma, através de mudanças na sua composição (Rykiel, 1985; Glasby & Underwood, 1996). Após um distúrbio, podem ocorrer alterações das abundâncias das espécies presentes, podendo ocorrer dominância de

grupos mais resistentes à nova condição (Allison & Martiny, 2008), ocasionando a redução da diversidade e equitabilidade. As reações das comunidades aos distúrbios podem depender da intensidade, frequência, padrão espacial e temporal, regularidade dentre outros aspectos (Craine, 2009).

A estabilidade ecológica pode ser analisada em diferentes níveis de organização ecológica, ou seja, em nível de indivíduo, população, comunidade ou ecossistema. Além disso, muitas variáveis podem ser consideradas quando se avalia os efeitos de uma perturbação sobre parâmetros como biomassa, tamanho populacional, taxa de ciclagem de nutrientes e ainda vários tipos particulares de perturbação (estresse ou distúrbio) como fogo, seca, elevadas salinidades e anoxia (Grimm *et al.*, 1997). Estes autores criaram um "checklist ecológico" que é composto pelos recursos que são mais importantes para a caracterização de uma situação ecológica (Tabela 1). Dentre os diferentes níveis de descrição, vários fatores são capazes de influenciar a estabilidade ecológica.

Tabela 1: Lista constituída de seis características que se deve levar em consideração quando se avalia a estabilidade ecológica. Os pontos da lista de verificação são listados como perguntas na segunda coluna. Algumas respostas típicas para estas questões são listadas na terceira coluna. Adaptado de Grimm *et al.*, 1997.

Características da situação ecológica	Questões para essas características	Exemplos de respostas
(1) Nível de descrição	Qual é o nível de descrição da propriedade da estabilidade examinada?	Individual, população, comunidade, ecossistema,...
(2) Variável de interesse	Qual variável de interesse está sendo considerada?	Biomassa, tamanho populacional, taxa de ciclagem de nutrientes
(3) Estado de referência ou referência dinâmica	Qual é o estado estável da variável de interesse sem influências externas?	Equilíbrio, ciclos, alta ou baixa variabilidade espacial ou temporal,...
(4) Distúrbio	Com o que o distúrbio se parece? O que está sendo perturbado?	Distúrbio de um parâmetro do sistema, distúrbio duradouro ou efeito de curto prazo, intensidade e frequência do distúrbio;
(5) Escala espacial	A qual escala espacial o estudo se refere?	Tamanho da área estudada, a capacidade das espécies de dispersarem, heterogeneidade da área de pesquisa, ...
(6) Escala temporal	A qual escala de tempo o estudo se refere?	Longevidade dos organismos analisados, estrutura temporal na heterogeneidade ambiental, ...

1.2. Fatores que influenciam a estabilidade

A estabilidade ecológica depende de muitos fatores os quais atuam nos diferentes níveis de organização ecológica (indivíduo, população, comunidade, ecossistema; Pimm, 1991). Nesse sentido, dentre os fatores que influenciam a estabilidade destacam-se: características da população (taxa de crescimento, plasticidade fisiológica e dormência), diversidade, fluxo de energia, ciclagem de nutrientes, estrutura da cadeia alimentar e produtividade primária.

A velocidade de recuperação de uma população após um declínio acentuado em sua densidade pode ser dependente da taxa de crescimentos dos organismos. Um estudo recente comparou fungos e bactérias de um solo agrícola em resposta à seca. Os autores verificaram que os fungos que apresentam menor taxa de crescimento foram mais resistentes à seca, porém menos resilientes, ao passo que as bactérias com maiores taxas de crescimento foram menos resistentes, embora, mais resilientes (De Vries *et al.*, 2012).

A estabilidade da composição de uma comunidade frente a distúrbios pode ser dependente das características dos indivíduos da população. Uma população tem maior resistência se contém indivíduos fisiologicamente versáteis, ou seja, que apresentam plasticidade fisiológica (Evans & Hofmann, 2012). Da mesma forma, a estratégia de dormência também contribui para a resistência da população, uma vez que, permite que o organismo reduza sua atividade metabólica, tornando-se inativo durante a ocorrência do distúrbio (Chesson, 2000). Indivíduos em dormência possuem a capacidade de permanecerem vivos e, dessa forma, contribuem para bancos de sementes, mantendo a diversidade de espécies (Chesson, 2000), e essa diversidade contribui diretamente para a estabilidade de comunidades (Loreau & Hector, 2001; Petchey & Gaston, 2002).

A diversidade é um importante fator que influencia a resposta de comunidades à distúrbios. Aspectos da diversidade, tais como riqueza de espécies e equitabilidade

promovem um aumento da resiliência das funções da comunidade de organismos (Griffiths *et al.*, 2000; Wertz *et al.*, 2007; Wittebolle *et al.*, 2009; Van Elsas *et al.*, 2012). Segundo Yachi & Loreau (1999) a estabilidade de um ecossistema é maior quando a comunidade apresenta uma maior riqueza de espécies, visto que existe uma maior probabilidade da ocorrência de espécies com respostas diferenciadas às mudanças ambientais. Alguns estudos revelaram uma relação positiva entre diversidade e a estabilidade de comunidades de plantas (Tilman & Downing 1994, Tilman *et al.*, 1994, Tilman, 1996). Uma elevada diversidade de comunidades pode evitar alterações de processos ecossistêmicos como produção primária e respiração quando ocorre um distúrbio (Loreau *et al.*, 2001). Quanto maior o número de táxons realizando um processo/ função (redundância funcional), maior a probabilidade deste processo não ser afetado pelo distúrbio (Loreau *et al.*, 2002). Dessa forma, um distúrbio pode causar mudanças relevantes na composição de uma comunidade, e no entanto, não afetar os processos realizados pela mesma.

A ciclagem de nutrientes e o fluxo de energia também têm um importante efeito sobre a estabilidade de um ecossistema. Quanto mais elevadas as taxas dos processos biogeoquímicos, mais rápida será a recuperação do sistema (Deangelis, 1991). Quando sistemas com pouca ciclagem de nutrientes são perturbados, a recuperação pode ser lenta, pois existe baixo fluxo de nutrientes (Deangelis, 1991; Larson & Sundbäck, 2008). Um elevado grau de ciclagem de nutrientes permite que um ecossistema mantenha um elevado nível de biomassa, mesmo quando o subsídio ao ambiente é pequeno. O tempo que os nutrientes levam para se tornarem disponíveis depende da estrutura da teia alimentar e dos processos abióticos (O' Neill, 1976; Deangelis, 1991).

A entrada de energia no sistema através de sua produtividade primária também afeta sua estabilidade dinâmica e é diretamente relacionada à habilidade do ecossistema

em responder e se recuperar de distúrbios e/ou estresses (Rosenzweig, 1973; Oksanen *et al.*, 1981; Mcnaughton *et al.*, 1989; Moore *et al.*, 1993). Em condições de estresse, os recursos que normalmente são utilizados para o crescimento e reprodução, passam a ser realocados para manter os mecanismos compensadores do estresse, resultando em uma baixa produtividade primária. Ecossistemas com baixa produtividade são menos resistentes e resilientes à perturbações do que ecossistemas com elevada produtividade (Moore *et al.*, 1993).

Resiliência tem sido extensivamente estudada, através da modelagem de ecossistemas, muitas vezes envolvendo a ciclagem de nutrientes e a complexidade da cadeia alimentar. Há ainda poucos estudos sobre a estabilidade ecológica do meio marinho em geral. A recuperação de comunidades bentônicas macroscópicas foi estudada por alguns autores (Thrush & Dayton, 2002, Sheridan, 2004). No entanto, estudos sobre a estabilidade de comunidades microscópicas ainda são menos abundantes (Underwood & Paterson, 1993; Rosa *et al.*, 2001; Mckew *et al.*, 2011). Nesse sentido, o objetivo deste capítulo foi avaliar através de uma revisão bibliográfica os efeitos de diferentes tipos de perturbações na resistência e resiliência de comunidades microfitobentônicas em ecossistemas aquáticos costeiros.

1.3. Ecossistemas aquáticos costeiros e a comunidade microfitobentônica

A zona costeira é onde a terra, oceanos e atmosfera interagem. Apresenta uma grande diversidade de tipos geomorfológicos e ecossistemas, mostrando uma grande variabilidade em termos de forçantes físicas e biogeoquímicas. A zona costeira desempenha um papel importante nos ciclos biogeoquímicos porque recebe entradas maciças de matéria orgânica terrestre e nutrientes, e é uma das áreas mais geoquimicamente e biologicamente ativas da biosfera, fazendo trocas de grandes quantidades de matéria e energia com o oceano aberto (Gattuso *et al.*, 1998). Os ecossistemas aquáticos costeiros sofrem frequentes variações ambientais naturais e um dos principais exemplos destes ecossistemas em regiões tropicais são os manguezais.

Microorganismos que habitam zonas entre-marés devem ser capazes de tolerar rápidas e repetidas flutuações nas condições ambientais, incluindo temperatura, luz e salinidade (Mckew *et al.*, 2011). Nesses ambientes onde a coluna de água é rasa, processos ecológicos estão relacionados com os microrganismos presentes no sedimento de superfície. Estas comunidades de microrganismos não só impulsionam os processos centrais, como a decomposição e remineralização, mas também a produção de material orgânico novo através da atividade do microfitobentos (Underwood & Kromkamp, 1999).

O microfitobentos é definido como microalgas fotossintéticas eucarióticas e cianobactérias que vivem aderidas ao sedimento (Macintyre *et al.*, 1996). Fazem parte do microfitobentos as diatomáceas, algas verdes, dinoflagelados, euglenofíceas, cianobactérias, dentre outros (Admiraal, 1984). São os produtores primários bentônicos mais onipresentes, estendendo-se desde ambientes rasos a profundidades de até 200 m (Mcgee *et al.*, 2008). O microfitobentos é considerado como o principal interveniente

que constitui uma importante fonte de alimento para a meiofauna e macrofauna, servindo toda a cadeia alimentar em águas costeiras rasas (Miller *et al.*, 1996; Herman *et al.*, 2000; Azovsky *et al.*, 2005; De Troch *et al.*, 2005).

A comunidade microfitobentônica apresenta um importante papel na troca de matéria orgânica dissolvida e de nutrientes, entre o sedimento e a coluna de água (Pinckney *et al.*, 1995). Geralmente, os microrganismos na superfície do sedimento tendem a reciclar nitrogênio com eficiência, o que resulta na sua retenção no sedimento (Paerl & Pinckney, 1996; Lomstein *et al.*, 1998). Assim, as funções do microfitobentos são cruciais não só para as funções ecológicas nos sedimentos de águas rasas, mas também nos sistemas adjacentes que dependem das áreas superficiais para o recrutamento e fornecimento de alimentos (Larson & Sundbäck, 2008).

A comunidade de microalgas que se forma na fina zona fótica (milímetros), pode formar um biofilme altamente ativo na interface água-sedimento. O biofilme pode ser definido como uma comunidade de microrganismos envolvidos em substâncias poliméricas extracelulares - EPS (proteínas, ácidos nucleicos, polissacarídeos, entre outras) aderida a um substrato biótico ou abiótico (Davey & O'Toole, 2000). O biofilme se desenvolve em várias camadas formando os tapetes microbianos ("microbial mat"), que são densas comunidades de microrganismos bentônicos com estratificação vertical, formado devido a diferentes eventos ambientais resultando em precipitados minerais (Stal, 1995). Tapetes microbianos apresentam alta capacidade de produção de mucilagem (EPS), que protege as células da perda de água resultante da alta concentração de sal externa (Seckbach, 2007).

A proteção fisiológica das microalgas a condições extremas pode ser vista como o estabelecimento de refúgios (Herbst, 2001), e, associada às elevadas taxas de crescimento, assim como baixas taxas de predação e competição, permitem uma

manutenção de altas taxas de produtividade (Smith *et al.*, 2009). No entanto, nem todo biofilme se transforma em tapete microbiano, pois para a formação do tapete é necessário que não ocorra seu intenso consumo por herbivoria ou desintegração por cavidades de bioturbação provocada pela fauna bentônica (Fenchel, 1998; Fenchel *et al.*, 1998; Beer & Kühl, 2001).

Em sedimentos costeiros a comunidade do microfitobentos passa por uma série de fatores de estresse, tais como transportes de sedimentos, gradientes de luz, variações de temperaturas, concentrações de nutrientes e gradientes de salinidade (Sdrigotti & Welker, 2002). Nesse sentido, um maior conhecimento da resistência e da capacidade das comunidades microfitobentônicas se recuperarem após algum distúrbio/estresse é importante devido à sua relevância funcional nos ecossistemas aquáticos rasos, e também pela sua influência indireta nos sistemas adjacentes (Larson & Sundbäck, 2008).

1.4. O efeito de diferentes tipos de perturbações na estabilidade da comunidade microfitobentônica

Vários tipos de estresses e distúrbios afetam a estabilidade da comunidade de microfitobentos. A variação dos fatores reguladores do microfitobentos como luz, temperatura, salinidade, disponibilidade de nutrientes e composição do sedimento (Hansson, 1992; Garcia-Pichel *et al.*, 1999) podem afetar a estabilidade da comunidade. Além disso, os ecossistemas costeiros estão sujeitos a uma ampla gama de distúrbios causados por atividades antrópicas, como a eutrofização (Nixon, 1995, Howarth *et al.*, 1996). Veremos a seguir alguns estudos que demonstram a capacidade do microfitobentos de resistir e se recuperar de diferentes tipos de perturbações.

- Eventos de hipóxia

A resiliência da comunidade microfitobentônica à hipóxia (baixo teor de oxigênio), verificada por Larson & Sundbäck (2008), parece estar relacionada com a rápida capacidade de recuperação especialmente de diatomáceas. Isso implica numa rápida restauração da oxigenação da superfície do sedimento e da base da cadeia alimentar, garantindo o suprimento alimentar para herbívoros e novos colonizadores. Os autores verificaram também que o tempo de recuperação está relacionado com a duração da hipóxia. Eventos repetidos de hipóxia podem diminuir a resiliência da comunidade e, eventualmente, aumentar o risco de mudanças irreversíveis na composição e função do microfitobentos, especialmente se o período entre as perturbações é mais curto do que o tempo de recuperação.

-Sedimentação

A capacidade intrínseca da comunidade microbêntica para se recuperar, ou se adaptar a uma mudança física do habitat como a sedimentação, foi estudada por Wulff *et al.* (1997) que demonstrou que a deficiência de oxigênio ocorre mais rapidamente em sedimentos finos do que em sedimentos arenosos, onde a difusão deste gás é mais rápida (Revsbech *et al.*, 1988). Wulff *et al.* (1997) observaram que a migração ativa ascendente de diatomáceas bentônicas (Underwood & Kromkamp, 1999) é um mecanismo chave para restaurar a oxigenação da superfície dos sedimentos por meio da fotossíntese. Além disso, verificaram que a composição da comunidade é alterada quando o sedimento arenoso inicial é substituído por um sedimento mais fino. Em sedimentos mais finos a maior capacidade de movimento parece ser uma vantagem que favorece o predomínio de grandes diatomáceas com capacidade de fazer migração (Paterson, 1986; Jonsson *et al.*, 1994).

-Dessecação

O microfítobentos também pode apresentar uma rápida recuperação à dessecação, uma vez que, as diatomáceas conseguem se manter viáveis no sedimento seco. Mckew *et al.* (2011) observaram que eventos de dessecação nas zonas entre-marés causam um estresse significativo na comunidade de microorganismos afetando o comportamento migratório, diminuição da fotossíntese e da atividade metabólica bem como a reestruturação da comunidade. Mckew *et al.* (2011) notaram que mesmo nos estágios iniciais de dessecação houve alterações na dinâmica das populações de diatomáceas, que desapareceram da superfície do sedimento, devido à estratégia de fuga adotada, migrando para regiões mais úmidas do sedimento. Quando a dessecação está em um estágio crítico, as diatomáceas se mantêm nas partes mais profundas do sedimento. No entanto, após a reinundação ocorreu uma rápida recuperação por diatomáceas bentônicas e da atividade do biofilme (alto nível de resiliência), porém com uma diferente estrutura da comunidade. Comunidades microfítobentônicas, bactérias e arqueias exibiram significativa diminuição da riqueza de espécies e diversidade em períodos de dessecação, sugerindo que a dessecação é um importante estresse que atua selecionando microrganismos adaptados.

-Nutrientes

Larson & Sundbäck (2008) demonstraram que a resiliência é maior em comunidades bentônicas quando a taxa de renovação de nutrientes é elevada. Isto foi aplicável para a comparação da recuperação de comunidades micro, meso e macrobênticas. A resiliência diminui nas comunidades microbentônicas, com altas taxas de renovação de nutrientes, até as comunidades macrobênticas as quais apresentam menores taxas de reposição de nutrientes. Outro importante efeito dos nutrientes no

microfitobentos está na alternância de dominância na sua composição. Estudos mostraram que tanto em sedimentos finos (Camacho & De Wit, 2003) quanto em arenosos (Piehler *et al.*, 2010) adições de nitrogênio tendem a favorecer a dominância de diatomáceas. Em situações de aumento da concentração de nutrientes na coluna d'água a resposta do microfitobentos pode ser variável. Sendo a água intersticial a principal fonte de nutrientes para as microalgas do sedimento, o enriquecimento da água com nutrientes pode não apresentar uma resposta significativa na sua produção primária (Vadeboncoeur & Lodge, 2000).

Quando a comunidade microfitobentônica está em situação de limitação de nutrientes pode ocorrer maior suscetibilidade a mudanças em sua composição e processos, por conta da maior sensibilidade aos estresses. Wulff, *et al.* (2000) observaram que a limitação de nutrientes diminuiu a resistência da comunidade quando expostos à radiação ultravioleta-B (UVB). O microfitobentos pode ser exposto a altos níveis de radiação UVB, especialmente quando crescendo nos sedimentos entre-marés (Peletier *et al.*, 1996). A radiação UVB afeta a comunidade de microalgas bentônicas marinhas através da redução da produtividade e alocação de carbono (Odmark *et al.*, 1988; Wulff *et al.*, 1999), e também promove uma alteração em sua composição de espécies (Santas *et al.*, 1997).

- Temperatura

O microfitobentos é frequentemente exposto a fortes variações de temperaturas e radiação (Coles & Jones, 2000; Serôdio *et al.*, 2005), devido aos períodos de maré baixa em ambientes entre-maré. Dessa forma, pode ocorrer fotoinibição causando danos reversíveis ou até irreversíveis ao aparato fotossintético (Blanchard *et al.*, 1997). A recuperação da fotoinibição de um organismo é dependente da temperatura, porque as

taxas de proteção e reparação são também dependentes deste parâmetro. Se as temperaturas elevadas se mantiverem, as enzimas envolvidas podem não funcionar e a síntese de proteínas pode ser afetada. Campbell *et al.* (2006) mostraram que as algas marinhas tropicais que foram expostas a temperaturas de 45°C não se recuperaram. Além disso, alterações da temperatura podem ocasionar mudanças na estrutura da comunidade microfitobentônica (Eggers, *et al.*, 2012). Quando a comunidade de microfitobentônica do mar Báltico foi submetida experimentalmente a temperaturas elevadas, ocorreu uma mudança na dominância da comunidade em direção a espécies tolerantes a altas temperaturas, e a espécie dominante foi a diatomácea penada *Amphora coffaeiformes* (Eggers, *et al.*, 2012). Apesar disso, após a remoção do estresse células fotoinibidas são capazes de recuperar a atividade fotossintética (Powles, 1984; Schofield *et al.*, 1998, Anning *et al.*, 2001, Tang *et al.*, 2009). Esta capacidade de microalgas bentônicas de se recuperarem da fotoinibição é uma característica fundamental que lhes permite sobreviver a fortes gradientes de irradiância e temperatura em ecossistemas entre-marés (Salleh & McMinn, 2011).

Yun *et al.* (2009) estudaram a atividade fotossintética de diatomáceas bentônicas em resposta às mudanças de temperatura e verificaram que diatomáceas bentônicas pequenas responderam ao aumento da temperatura de forma diferente de diatomáceas grandes. A menor relação área/volume de células grandes pode ser vantajosa em ambientes bentônicos sob condições adversas, tais como temperatura elevada e/ou luz forte. Quando ocorre um aumento de temperatura na superfície do sedimento, as espécies de grandes dimensões com pequenas relações área-volume, espécies tais como *P. elongatum*, podem estar presentes na superfície superior do sedimento. Em contraste, as espécies pequenas com grande relação área-volume, tais como *Nitzschia* sp., migram

para baixo. Montagnes & Franklin (2001) observaram em seu estudo um efeito direto da temperatura sobre o aumento do tamanho de diatomáceas.

- Redução na quantidade e qualidade da luz

A compreensão de como florações de macroalgas afetam as comunidades microbianas bênticas é importante para definir a resposta de ecossistemas costeiros rasos frente à eutrofização (Sundbäck & Mcglathery, 2005). García-Robledo *et al.* (2012) demonstraram em um experimento de três semanas, os efeitos de uma floração de macroalgas sobre o microfitobentos e demonstraram que a composição taxonômica e atividade fotossintética são alteradas em resposta à redução na quantidade e qualidade da luz na camada abaixo da floração de macroalgas. No entanto, em escalas de tempo de horas a dias o microfitobentos pode fotoaclimatar-se às condições de luz prevalente abaixo das macroalgas, aumentando o conteúdo de pigmentos fotossintéticos (Barranguet *et al.*, 1998). As cianobactérias apresentaram maior eficiência fotossintética, se comparadas com as diatomáceas abaixo das macroalgas, o que lhes confere uma vantagem competitiva. García-Robledo *et al.* (2012) concluíram que a fotoaclimatação garante uma alta resiliência da comunidade do microfitobentos quando sujeita aos efeitos prejudiciais da eutrofização, apoiando a hipótese de que a diversidade de produtores primários bentônicos é fundamental para determinar a resposta de ambientes costeiros rasos às perturbações ambientais.

-Salinidade

O estresse abiótico induzido pelas condições hipersalinas, muito comum em ambientes entre-marés, resulta em baixa produtividade do microfitobentos e esse estresse pode superar os fatores limitantes típicos (por exemplo: nutrientes) regulando a produção primária, crescimento e função (Pinckney *et al.*, 1995). Estudos em culturas

de cianobactérias bentônicas (por exemplo, *Microcoleus* sp. e *Spirulina* sp.) mostraram uma redução significativa nas taxas de processos como fotossíntese, respiração e fixação de nitrogênio pelo estresse osmótico (Vonshak *et al.*, 1988; Karsten, 1996). A produção primária no lago estudado por Pinckney *et al.* (1995) também foi parcialmente regulada pela mudança da salinidade da água, ocorrendo um maior crescimento do “microbial mat” quando o estresse osmótico reduziu. Abed *et al.* (2007) observaram que a redução da atividade fotossintética ao longo de um gradiente crescente de salinidade se correlacionou com a redução na abundância e diversidade de cianobactérias. Além disso, a produção de substâncias poliméricas extracelulares por fototróficos mostrou ser estimulada pelo estresse salino (Liu & Buskey, 2000; Abdullahi *et al.*, 2006) garantindo, dessa forma, maior resistência desses organismos.

- Poluição

O petróleo é um poluente de origem antrópica no ambiente marinho e pode afetar a composição das comunidades fitoplactônica, microfitobentônica e epífitica, alterando interações competitivas (Hilmer & Bate, 1983; Spies *et al.*, 1988; Nixon, 1995; Piehler *et al.*, 1997; Carman *et al.*, 2000). Resultados de vários estudos (Carman *et al.*, 2000; Plante-Cuny *et al.*, 1993; Bennett *et al.*, 1999) têm indicado maior resistência de diatomáceas frente à poluição por petróleo. Concentrações sub-letais de poluentes podem selecionar espécies não naturalmente dominantes em ecossistemas estuarinos e costeiros, podendo aumentar a abundância de espécies de algas oportunistas (Capone & Bauer, 1992). Piehler *et al.* (2003) observaram que a dominância de diatomáceas na composição da comunidade do microfitobentos foi favorecida pela poluição do petróleo. Se esta tendência for verdade no meio ambiente, podem ocorrer implicações na ciclagem de nitrogênio em ambientes limitados por nitrogênio, devido à

limitação de cianobactérias fixadoras de nitrogênio. Os autores verificaram que após cinco dias de exposição o microfitobentos retornou as condições iniciais, mostrando alta resiliência, mas não se recuperaram tão rapidamente ou completamente quando foram expostos a maiores concentrações de petróleo. Além disso, a produtividade primária do microfitobentos se mostrou mais resistente à exposição de combustível diesel comparado com estudos anteriores que analisaram a produtividade do fitoplâncton e microalgas epífitas (Piehler *et al.*, 1997).

Observações anteriores de ocorrência de alta mortalidade de crustáceos bentônicos e florações de microalgas bentônicas em ambientes costeiros rasos com sedimentos contaminados com combustível diesel sugerem que as florações de microalgas é uma resposta a redução da pressão de predação por crustáceos (Carman *et al.*, 1997 e Bennett *et al.*, 1999). Carman *et al.* (2000) observaram que além da redução da pressão de herbivoria, a maior disponibilidade de nitrogênio gerada pelo combustível diesel, provavelmente devido à decomposição de organismos mortos pela contaminação, também estimula o crescimento de microalgas bentônicas em sedimentos contaminados. Neste experimento, as diatomáceas foram as responsáveis pelo aumento da biomassa de microalgas. A aparente falta de limitação de nitrogênio e exposição à luz relativamente baixa, provavelmente não foram favoráveis para aumentar o crescimento de cianobactérias.

Larson & Petersen (2007) observaram alterações na proporção de grupos de tamanho de diatomáceas quando submetidas ao efeito tóxico (“anti-fouling biocide copper pyrithione”, CPT), com um aumento geral no tamanho das diatomáceas, sendo que esta mudança de tamanho gerou menor predação. Portanto, a característica de menor relação área-volume confere maior resistência, sendo uma vantagem de sobrevivência em situações de estresse.

O efeito combinado de dois estressores na comunidade do microfitobentos também foi estudado. Larson & Petersen (2007) testaram o efeito combinado do efeito tóxico de um anti-incrustante (CPT) e da adição de nutrientes, e verificaram que onde não houve adição de nutrientes ocorreu uma eliminação inicial de algas menos resistentes e com adição de nutrientes ocorreu a mesma eliminação inicial, no entanto o maior fornecimento de nutrientes e a mudança da pressão de pastoreio permitiu o crescimento de algas oportunistas resistentes. Além disso, os autores verificaram que a proporção de cianobactérias diminuiu sugerindo que estas foram menos resistentes ao CPT do que as diatomáceas. Sundbäck *et al.* (2007) verificaram que os efeitos da exposição em curto prazo ao CPT podem permanecer por semanas, e a concentração mais elevada de nutrientes pode prolongar o tempo de recuperação do sistema, ou seja, diminui a resiliência. Neste experimento as diatomáceas foram dominantes e os autores acreditam que isto pode ter tido um papel importante na resiliência, uma vez que as diatomáceas já demonstraram, em estudos anteriores, uma contribuição para a recuperação mais rápida após diversas perturbações.

1.5. Conclusão

Ambientes aquáticos costeiros sofrem frequentes variações ambientais naturais e antrópicas que influenciam a estabilidade dos ecossistemas afetando direta ou indiretamente diversos organismos que vivem nesses ambientes. Apesar disso, há ainda poucos estudos sobre a estabilidade ecológica do meio marinho em geral, principalmente com comunidades microscópicas.

Os organismos microfítobentônicos apresentam características que lhes permitem sobreviver a rápidas e repetidas flutuações nas condições ambientais de ambientes entre-marés (Mckew *et al.*, 2011). No entanto, diferentes estresses demonstraram afetar a composição da comunidade do microfítobentos, prevalecendo sempre o grupo mais resistente ou resiliente em uma determinada condição estressante, portanto afetando a diversidade do sistema, e podendo alterar a capacidade da comunidade de resistir a outras perturbações.

A importância de diatomáceas bentônicas, por exemplo, no processo de recuperação de comunidades com sedimentos perturbados foi demonstrada por diversos estudos (Wulff *et al.*, 1997; Larson & Sundbäck, 2008; Piehler *et al.*, 2003; Mckew *et al.*, 2011). A capacidade das diatomáceas de realizarem migração vertical permite que os organismos se refugiem, migrando para camadas mais favoráveis do sedimento em condições de dessecação (Mckew *et al.*, 2011) e sedimentação (Wulff *et al.*, 1997), permitindo a sobrevivência nessas condições. Além disso, diatomáceas podem apresentar diferentes tamanhos e a menor relação área/volume das células grandes pode ser vantajosa em ambientes bentônicos sob condições adversas, tais como temperatura elevada, luz forte (Yun *et al.*, 2009) e efeito tóxico (Larson & Petersen, 2007). Neste contexto, mais estudos devem ser realizados no sentido de entender os efeitos do predomínio deste grupo de microalgas nos ambientes aquáticos costeiros, por exemplo, efeitos na teia trófica e nos sistemas adjacentes, ciclagem de nutrientes e etc. uma vez que, distúrbios naturais são frequentes e a poluição antrópica é crescente em ambientes aquáticos costeiros. No entanto, as diatomáceas não são sempre o grupo dominante em condições adversas.

De acordo com García-Robledo *et al.* (2012) em situações de eutrofização que pode facilitar o crescimento excessivo de macroalgas recobrando a lâmina de água, o

grupo dominante são as cianobactérias, ao invés de diatomáceas, uma vez que, cianobactérias podem se foto-aclimatar nessas condições com maior eficiência que diatomáceas. Portanto, neste caso a fotoaclimação das cianobactérias garante uma alta resiliência da comunidade microfitobentônica quando sujeito aos efeitos prejudiciais da eutrofização.

Perturbações ambientais podem ocorrer com frequências e intensidades variadas, e isto afeta a resistência e resiliência do microfitobentos. Em casos onde o estresse é intenso ou ocorre com muita frequência o risco de mudanças irreversíveis na composição e nas funções do sistema pode aumentar (Larson & Sundbäck, 2008; Gaur & Kumar, 1985). Diante disso, torna-se evidente a importância da diversidade de produtores primários bentônicos em ambientes entre-marés, permitindo a permanência dos grupos mais resistentes ou resilientes sob condições adversas.

CAPÍTULO 2:

RESISTÊNCIA E RESILIÊNCIA DE UMA COMUNIDADE MICROFITOBENTÔNICA SUBMETIDA À REDUÇÃO DA SALINIDADE

2.1. Introdução

O termo microfitobentos ou microalgas bentônicas refere-se às microalgas fotossintetizantes eucarióticas e cianobactérias que vivem aderidas ao sedimento (MacIntyre *et al.*, 1996). A comunidade microfitobentônica apresenta um importante papel na troca de matéria orgânica dissolvida e de nutrientes, entre o sedimento e a coluna de água (Pinckney *et al.*, 1995). Em lagoas hipersalinas a produção primária de microfitobentos é muito significativa (Blasutto *et al.*, 2005; Bento *et al.*, 2007) e muitas vezes mais elevada do que a produção fitoplanctônica podendo chegar a 80% da produção primária total (Vadeboncoeur *et al.*, 2001), contribuindo significativamente para a produção do ecossistema (Blasutto *et al.*, 2005).

A abundância, riqueza e distribuição dos organismos em comunidades microfitobentônicas são influenciadas por características abióticas e controles ascendentes, especialmente disponibilidade de luz e nutrientes, salinidade, temperatura e características do sedimento (Macintyre *et al.*, 1996; Miller *et al.*, 1996; Blasutto *et al.*, 2005; Cibic *et al.*, 2007). Diversos estudos têm demonstrado que a salinidade é um fator determinante da diversidade e das funções de comunidades microbianas (Abed *et al.*, 2007; del Giorgio & Bouvier, 2002; Troussellier *et al.*, 2002; Langenheder *et al.*, 2003). Por exemplo, Abed *et al.* (2007) observaram que a redução da atividade fotossintética ao longo de um gradiente crescente de salinidade se correlacionou com as reduções na abundância e na diversidade de cianobactérias. Além disso, outros trabalhos com diferentes microrganismos mostram uma tendência de diminuição da diversidade ao

longo de gradientes de aumento salinidade (Guixa-Boixareu *et al.*, 1996; Benlloch *et al.*, 2002; Jungblut *et al.*, 2005; Rothrock & Garcia-Pichel, 2005).

Mudanças na salinidade podem afetar os organismos basicamente de três maneiras: 1. estresse osmótico com efeito direto no potencial hídrico celular; 2. estresse iônico causado pela absorção ou perda inevitável de íons durante a aclimação osmótica; e 3. mudanças nas relações iônicas celulares, devido a permeabilidade seletiva da membrana (Kirst, 1989). Quase todas as células são capazes de viver com uma variação da concentração de sal, pois se acredita que toda a vida teve origem no oceano, entretanto, durante a evolução o grau de resistência ao sal tornou-se muito divergente entre os organismos presentes hoje (Rai & Gaur, 2001). A resposta inicial rápida ao estresse da salinidade é seguida por ajuste osmótico por meio de transporte diferencial de íons, ou mudanças na concentração de osmólitos orgânicos. Estes processos são metabolicamente controlados e envolvem gasto de energia (Kirst, 1989). A diminuição da salinidade pode resultar em uma redução do estresse fisiológico da comunidade bentônica, contribuindo para uma intensa produção primária no sedimento (Blasutto *et al.*, 2005). Nesse sentido, a precipitação em ambientes hipersalinos pode ser um relevante fator regulador, principalmente em ambientes tropicais (Oliveira *et al.*, 2011), onde se destacam os manguezais.

Manguezais são ecossistemas costeiros característicos das regiões tropicais e são influenciados por uma grande complexidade de fatores ambientais devido a sua localização entre os ambientes marinho, de água doce e terrestre (Schaeffer-Novelli *et al.*, 1995). Os microorganismos que colonizam essas regiões entre-marés devem ser capazes de tolerar flutuações nas condições ambientais, principalmente de temperatura, luz e salinidade (Mckew *et al.*, 2011). Os manguezais apresentam condições propícias para alimentação, proteção e reprodução de muitas espécies animais, sendo

considerados importantes transformadores de nutrientes em matéria orgânica e geradores de bens e serviços (Schaeffer-Novelli *et al.*, 1995). Os manguezais representam a base de inúmeras cadeias alimentares detriticas das águas costeiras adjacentes, devido às altas taxas de produção de detritos (Cintrón & Schaeffer-Novelli, 1981; Saenger *et al.*, 1983).

Alguns manguezais podem apresentar extensas áreas anexas, denominadas de planícies hipersalinas, ou localmente conhecidas como “apicum”. São importantes reservatórios de nutrientes, que podem ser carreados para o manguezal e para as águas costeiras adjacentes pela lavagem das marés e chuvas (Nascimento *et al.*, 1993). Nessas áreas, onde a coluna de água é rasa, as altas temperaturas e a elevada incidência de radiação solar resultam em altas taxas de evaporação. A alta evaporação combinada com baixas taxas de precipitação e reduzida frequência de inundação pelas marés resultam em condições hipersalinas (Blasco, 1984, Zack *et al.*, 1988). Nestas áreas desprovidas de vegetação vascularizada, apenas as marés de sizígia, que são as maiores marés altas, conseguem inundar todo o ambiente (Dias Brito *et al.*, 1982). Nesse sentido, a precipitação é um importante fator que influencia os processos (produção primária e decomposição) deste ecossistema, uma vez que causa variações na salinidade do sedimento. No entanto, se a planície hipersalina está inundada pela maré a influência da precipitação pode ser menor (Leeuw, *et al.*, 1991).

Nesses ambientes caracterizados por condições físicas extremas, as microalgas bentônicas normalmente colonizam o sedimento (Blasco, 1984; Ridd *et al.*, 1997) associadas a uma comunidade bacteriana. Esta associação específica de microalgas e bactérias no sedimento é comumente chamada de “tapete microbiano” (*Microbial mats*) (Pinckney *et al.*, 1995; Bento *et al.*, 2007). Tapetes microbianos apresentam uma alta capacidade de produção de mucilagem, um composto rico em carboidratos que protege

suas células da perda de água resultante da alta concentração de sal externa (Stal, 2007). Mudanças na salinidade podem impactar a composição e a função de comunidades bacterianas (Langenheder *et al.*, 2003; del Giorgio & Bouvier, 2002), sendo portanto consideradas um distúrbio.

Distúrbios são eventos casuais que alteram o ambiente e tem possibilidades de repercutir na comunidade ou alterá-la diretamente (Rykiel, 1985; Glasby & Underwood, 1996). Depois de um distúrbio, membros da comunidade podem desaparecer (mortalidade) ou alterar suas abundâncias relativas (Rykiel, 1985). Um distúrbio também pode provocar alterações na composição da comunidade, seguido de um retorno à composição e função originais. Se a composição da comunidade permanece alterada após um distúrbio, um elevado grau de redundância funcional entre a comunidade microbiana ainda pode permitir-lhes manter seu funcionamento (Allison & Martiny, 2008). Alguns estudos sugerem uma redundância funcional em comunidades microbianas com muitas espécies realizando as mesmas funções (Wohl *et al.*, 2004; Langenheder. *et al.*, 2005; Wertz *et al.*, 2007; Comte & del Giorgio, 2010).

Distúrbio e estabilidade da comunidade estão necessariamente relacionados, pois a estabilidade é definida como a resposta da comunidade a um distúrbio (Rykiel, 1985). A estabilidade ecológica de qualquer comunidade depende de sua resistência e resiliência (Leps, 1982). Apesar de existirem muitas diferentes definições (Grimm & Wissel, 1997), resistência e resiliência podem ser compreendidas como: a capacidade inicial da comunidade de evitar o deslocamento na presença de perturbações (Webster *et al.*, 1975; Harrison, 1979; Leps, 1982 e Connel & Sousa, 1983, Pimm, 1991), e a velocidade com que uma comunidade retorna ao seu estado anterior após ter sido perturbada e deslocada de tal estado (O'Neill *et al.*, 1986; Pimm, 1991; Tilman & Downing, 1994; Tilman, 1996), respectivamente.

Existe uma relação positiva entre a diversidade de táxons e a estabilidade de uma comunidade (Yachi & Loreau, 1999), na qual, quanto mais diversa geneticamente uma comunidade, maior sua estabilidade, uma vez que há maior possibilidade de um táxon ser capaz de resistir a uma mudança ambiental ou tenha habilidade de se recuperar após um distúrbio. Para testar essa hipótese, Griffiths *et al.* (2000) utilizou fumigação com clorofórmio para diminuir a diversidade microbiana do solo, em seguida submeteu a comunidade ao aquecimento e a um metal pesado e mostrou que quando a diversidade era menor ocorreu uma redução da resiliência da decomposição de plantas. Além disso, comunidades de fungos também mostraram uma relação entre o aumento da estabilidade com o aumento da diversidade (Setälä & McLean, 2004; Dang *et al.*, 2005).

Após um distúrbio, podem ocorrer alterações na abundância das espécies presentes, podendo ocorrer dominância de grupos mais resistentes à nova condição (Allison & Martiny, 2008), ocasionando a redução da diversidade e equitabilidade. A equitabilidade também pode ser de grande importância para a estabilidade do ecossistema (Huber *et al.*, 2007). Wittebolle *et al.* (2009) demonstraram que a equitabilidade inicial de uma comunidade é um fator chave para a estabilidade, uma vez que se esta é baixa, a estabilidade da comunidade dependerá da capacidade de sobrevivência da espécie dominante à alteração ambiental. Estes autores verificaram que a estabilidade do processo de desnitrificação foi influenciada pela equitabilidade inicial da comunidade.

A estabilidade da composição da comunidade (diversidade, riqueza e equitabilidade) é mediada em parte pela capacidade individual dos organismos de responder às mudanças ambientais. Por exemplo, a plasticidade fisiológica dos microrganismos pode contribuir para o aumento da resistência da comunidade (Evans *et al.*, 2012). Além disso, a tolerância ao estresse e a estratégia de dormência podem

contribuir para a estabilidade da composição de microrganismos frente às alterações ambientais (Shade *et al.*, 2012). Estes traços e outros associados aos microrganismos, tais como alta abundância, elevada dispersão e o potencial de altas taxas de crescimento sugerem que as comunidades microbianas serão resistentes e resilientes frente a distúrbios (Meyer, 1994; Fenchel & Finlay, 2004). Apesar disso, Shade *et al.*, (2012) em uma revisão verificaram que na maioria dos estudos a composição microbiana de solos (diversidade, riqueza e equitabilidade) geralmente não apresentava resistência aos distúrbios. No entanto, se a composição microbiana não é resistente a um distúrbio, a comunidade ainda pode ser resiliente e retornar rapidamente à composição anterior ao distúrbio (Allison & Martiny, 2008).

O estudo da estabilidade de comunidades microfitobentônicas torna-se relevante uma vez que as funções do microfitobentos são cruciais não só para as funções gerais dos sedimentos de águas rasas, mas também para sistemas adjacentes (Larson & Sundbäck, 2008). Além disso, a relação diversidade e estabilidade têm sido estudadas principalmente em sistemas vegetais (McNaughton, 1977; Tilman, 1996; Wardle *et al.*, 2000), enquanto, estudos experimentais sobre a estabilidade de comunidades microbianas ainda são menos abundantes (Griffiths *et al.*, 2000; Wertz *et al.*, 2007, Bowen *et al.*, 2011; McKew *et al.*, 2011; Baho *et al.*, 2012). Wittebolle *et al.* (2009) sugeriram que mudanças na equitabilidade de comunidades microbianas devem merecer maior atenção em estudos de biodiversidade, uma vez que a equitabilidade pode influenciar a estabilidade das comunidades.

O objetivo do presente estudo foi avaliar experimentalmente a resistência e a resiliência de uma comunidade microfitobentônica submetida ao distúrbio causado pela redução de salinidade.

2.2. Materiais e Métodos

2.2.1. Área de estudo

A área de estudo localiza-se na extremidade leste da Baixada de Guaratiba-Sepetiba, Baía de Sepetiba, litoral do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. Esta região é caracterizada por unidades paisagísticas bastante diferenciadas, destacando-se a Restinga de Marambaia e o Delta do Guandu, além da extensa área de planície costeira, com cerca de 40 Km² (Ferreira & Oliveira, 1985). Nesta área observam-se florestas de mangue e planícies hipersalinas (apicuns), as quais estão sob a proteção da Reserva Biológica e Arqueológica de Guaratiba (RBAG).

A coleta foi realizada no apicum do manguezal de Guaratiba (Rio de Janeiro, Brasil), entre as coordenadas: S 23°00' e O 43°36' (Figura 1). A temperatura média do ar é de 25°C, oscilando pouco ao longo do ano. Já a precipitação mensal é maior entre os meses de dezembro a abril com média de 126 mm e menor de maio a setembro com média de 58 mm (Alerta Rio; www.rio.rj.gov.br/alertario). A topografia do local é plana e os ventos predominantes são Sul - Sudoeste ao longo de todo ano (Pellegrini, 2000).

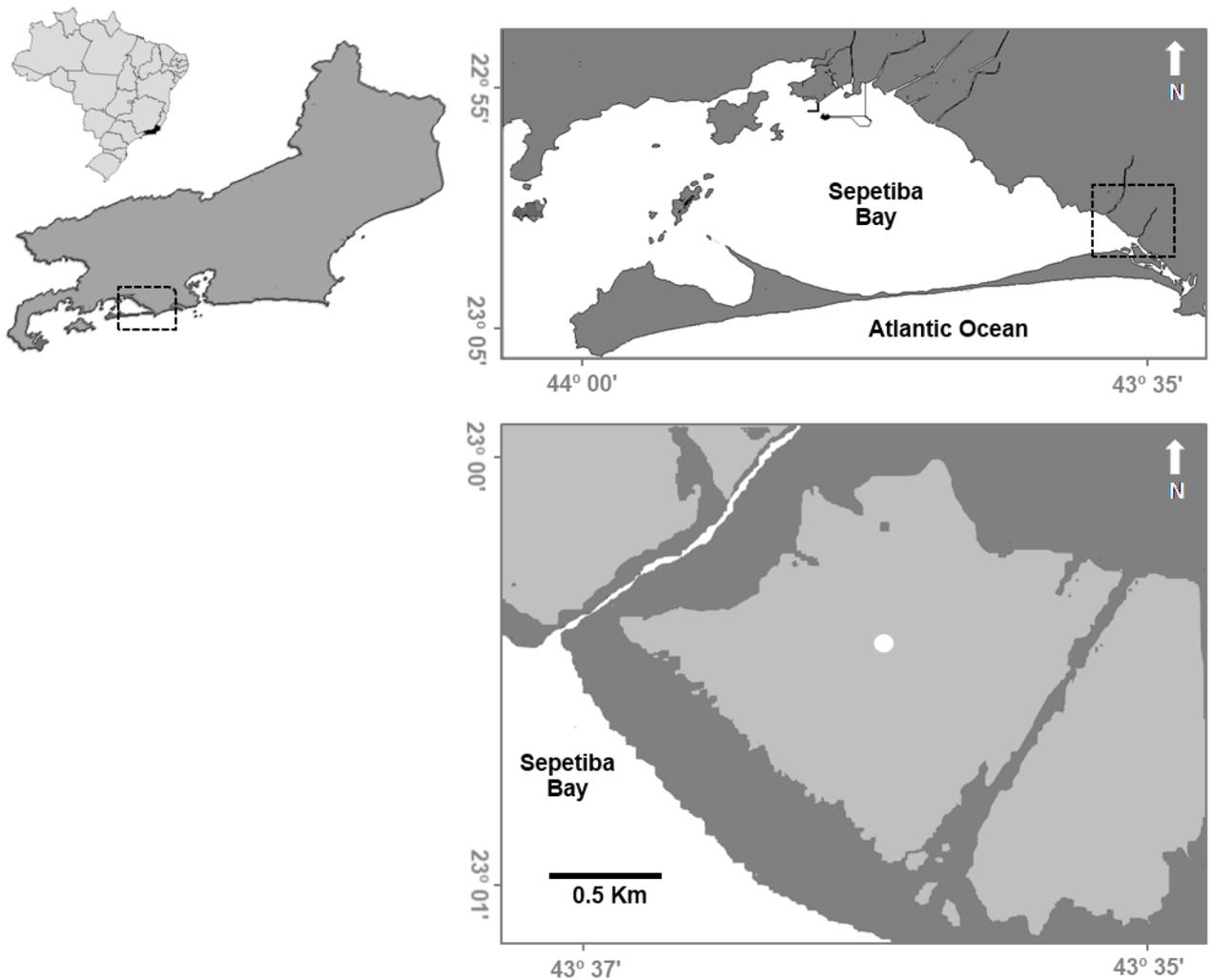


Figura 1. Local de coleta das amostras na planície hipersalina de Guaratiba, Baía de Sepetiba, RJ – Brasil. O ponto branco representa o local exato da coleta. Adaptado de Oliveira *et al.*, 2011.

2.2.2. Delineamento experimental

A coleta de sedimento intacto e colonizado pela comunidade microfítobentônica ($\cong 5$ cm de profundidade) foi realizada utilizando uma pá e ainda no campo o sedimento foi transferido para 9 mesocosmos de plástico (5,5 cm de profundidade e $0,045 \text{ m}^2$ de área). Em laboratório, os mesocosmos foram transferidos para três tanques (14 cm de profundidade e $0,39 \text{ m}^2$ de área), sendo três mesocosmos em cada tanque, contendo água do mar oligotrófica filtrada (Filtro Acqualimp; 50 micrômetros) com salinidade média de 37.

Os tanques ficaram ao ar livre sob condições idênticas de temperatura, irradiação solar e aeração. A aeração foi mantida com pequenas mangueiras de aquário, cada tanque com três entradas de ar provenientes de um compressor de ar. Uma estrutura formada por plástico para estufa agrícola (poro de 150 micras) foi utilizada para que não houvesse variação da salinidade em decorrência de chuvas, ocasionando uma redução de 10% da luz nos tanques. Portanto, as condições ambientais foram as mesmas para todos os tanques, exceto pela salinidade, que foi manipulada. As amostras ficaram um período em estabilização antes do início do experimento (2 semanas) e todas receberam aeração e água do mar.

Após esse período de estabilização, foram realizadas alterações da salinidade e o experimento iniciou, tendo duração de 62 dias. Sendo este tempo dividido em 3 períodos: O período 1 (P1) representando os primeiros 20 dias. O período 2 (P2) entre o 21° e 41° dia e o período 3 (P3) do 42° ao 62° dia.

No sentido de responder as perguntas do presente estudo foi necessária a escolha de uma salinidade que representasse o ecossistema de apicum do manguezal de Guaratiba. Trabalhos prévios nesse apicum evidenciaram que a salinidade se mantém alta ao longo do ano, abrangendo valores de 60 e chegando a 113 (Pelegri, 2000; Chaves *et al.*, 2010). Dessa forma, a salinidade média de 75 foi definida para representar as condições médias as quais o microfitobentos está submetido. Já para representar o ecossistema estudado quando influenciado por eventos de chuva ou maré alta escolheu-se a salinidade de 40. Resultados prévios registraram salinidades mínimas entre 14 e 40 neste mesmo ecossistema (Chaves *et al.*, 2010; Oliveira *et al.*, 2011).

O experimento foi realizado com um controle e dois tratamentos, com três réplicas cada. No controle, a comunidade de microalgas bentônicas permaneceu durante os três períodos P1, P2 e P3 em salinidade 75, representando a salinidade do

ecossistema estudado. O primeiro tratamento foi chamado de Tratamento Resiliência (T. RSL), no qual a salinidade foi alterada ao longo do tempo de experimento, sendo P1 com salinidade 75, P2 com salinidade 40 e P3 com salinidade 75. O outro tratamento foi chamado de Tratamento Resistência (T. RST) e este permaneceu P1, P2 e P3 com salinidade 40 (Fig.2).

Para obtermos a salinidade desejada nos experimentos foi acrescentado Cloreto de sódio PA e para conter a oscilação da salinidade devido à intensa evaporação causando o aumento da salinidade, era acrescentado água mineral. A salinidade 40 foi obtida acrescentando apenas água do mar.

A coleta de material nos mesocosmos foi realizada duas vezes por semana, utilizando-se um core com diâmetro de 1 cm para análises quantitativa, clorofila-*a* e feofetina-*a*. Foi realizado um monitoramento diário nos tanques nos quais foram mensurados salinidade, pH, temperatura e quando necessário era feita a regulação da salinidade. Além disso, duas vezes por semana, após a coleta de material, parte da água de todos os tanques era substituída por água do mar oligotrófica.

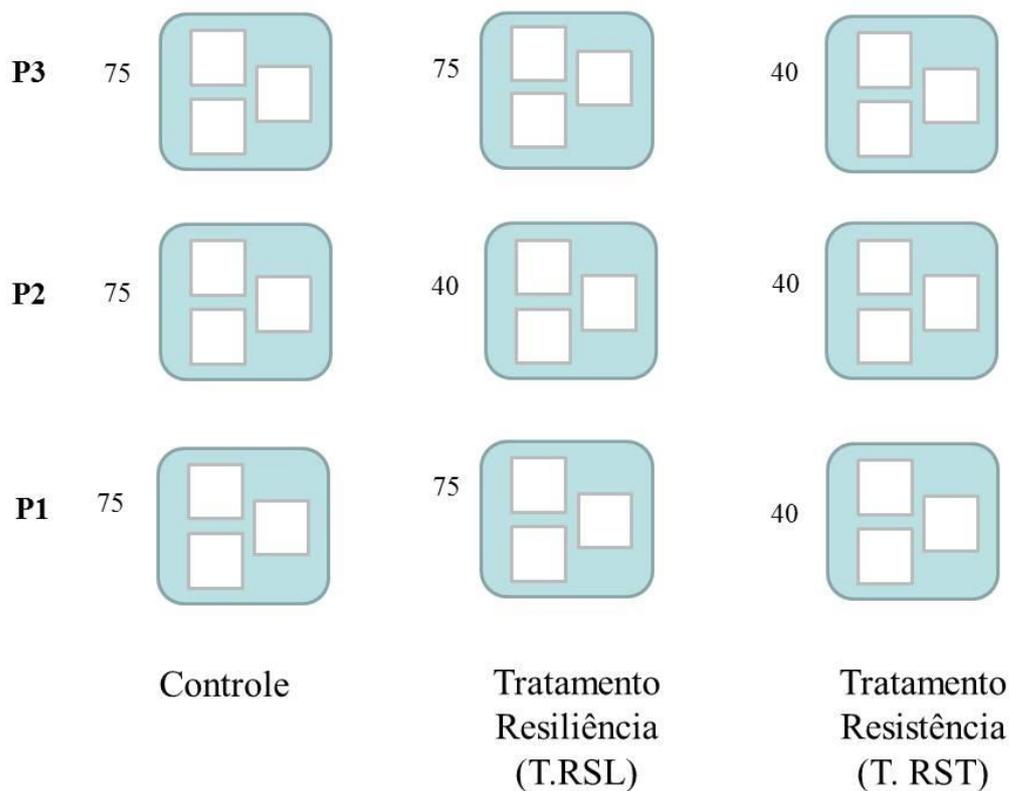


Figura 2: Desenho esquemático do experimento realizado. P1 representa o período 1 do experimento, primeiras três semanas de experimento, P2 representa o período 2, da quarta à sexta semana do experimento e P3 representa as 3 últimas semanas do experimento. 75 e 40 representam a salinidade dos mesocosmos.

2.2.3. Variáveis biológicas e físicas

As amostras para análise da comunidade de microalgas bentônicas foram fixadas com solução de formaldeído neutralizado com hexametileno com concentração final 2% e armazenadas para posterior análise. Antes da análise, as microalgas foram separadas manualmente por raspagem utilizando pequenas escovas e placa de petri, com o objetivo de desagrupar as algas de maneira que facilitasse a identificação dos táxons. Em seguida foram diluídas com água do mar filtrada com filtro GFF. A contagem da comunidade microfítobentônica foi realizada em microscópio óptico Olympus BX51 utilizando uma câmara de contagem Palmer-Malloney (0,1 ml) em magnificação de 200X. Os organismos foram identificados e contados de acordo com os morfotipos, e

quando possível foram identificados a níveis mais específicos de acordo com o sistema de classificação de Anagnostidis & Komárek, 1988.

Os índices de diversidade foram calculados de acordo com o método de Shannon-Weaver, e os índices de equitabilidade calculados segundo o método de Pielou 1975 descrito em Magurran (1988).

✓ Índice de Diversidade de Shannon-Weaver (H'):

$$H' = - \sum (p_i \cdot \ln(p_i))$$

$$p_i = N_i/N \text{ total}$$

Onde:

p_i = Abundância relativa do morfotipo;

N_i = densidade de indivíduos de um morfotipo;

$N \text{ total}$ = densidade total das células

✓ Índice Relativo de Equitabilidade também chamado de Eveness (J'), se situa entre 0 e 1,0 bit/cel (Margalef, 1991). Onde o valor 1,0 representa uma situação em que as espécies são igualmente abundantes.

$$J' = H'/H_{\max}$$

Onde:

H' = índice absoluto;

H_{\max} = é o índice máximo de diversidade: $H_{\max} = \log_2 S$

S = número de morfotipos

As amostras para determinar a concentração de clorofila-*a* e feofitina-*a* foram congeladas e mantidas a -20°C logo após a coleta, até seu processamento. A extração dos pigmentos foi realizada com acetona 90% (v/v) por 12h, a -4°C, no escuro, seguida de centrifugação a 2000 rpm durante 15 minutos para determinar a clorofila-*a* no

sobrenadante através do Método Monocromático, segundo Lorenzen (1967). As absorvâncias foram determinadas em espectrofotômetro nos comprimentos de ondas de 664 e 750 nm.

As medidas de salinidade foram realizadas utilizando um salinômetro Shibuya S10, a radiação utilizando um radiômetro e o pH e temperatura com um pHmetro (Metrohm).

2.2.4. Análises Estatísticas

As comparações estatísticas foram realizadas entre os mesmos períodos dos diferentes tratamentos, uma vez que a comunidade pode sofrer variação ao longo do tempo. A resiliência da comunidade foi avaliada comparando-se o período após o distúrbio (P3 do T. RSL) com o P3 do controle, para os parâmetros diversidade, equitabilidade, densidade total e clorofila-*a*. Já a resistência da comunidade foi avaliada comparando-se o T. RST e o controle, entre os mesmos períodos do experimento (P1, P2 e P3) para cada variável.

Os dados tiveram distribuição normal (Kolmogorov-Smirnov) e a análise estatística utilizada foi uma ANOVA de medidas repetidas com pós-teste de Tukey, usando as médias das réplicas por dia de coleta. Para a comparação de densidade de cada espécie entre os tratamentos foi utilizado um teste *t*. Para todas as análises foi utilizado um nível de significância de 0,05. Todas as análises estatística foram realizadas no GraphPad Prism 5.

2.3. Resultados

Durante todo o período do experimento a temperatura da água dos tanques variou de 22 a 31°C. O pH se manteve relativamente alto, variando de 7,87 à 9,54. A radiação média foi de 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ com máxima de 1400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e mínima de 220 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Para o tratamento controle a média da salinidade foi 75 variando de 68 a 83. No tratamento T.RSL a salinidade média para P1 e P3 foi de 74, e para P2 foi 42. O tratamento T.RST apresentou um valor médio de salinidade de 42 com uma variação entre 40 a 45 (Tabela 1).

Tabela1: Dados abióticos obtidos em P1, P2 e P3 para cada tratamento e controle. Os dados representam a média e desvio padrão de cada período

Período	Radiação($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Salinidade			pH			Temperatura(°C)		
		Controle	T.RSL	T. RST	Controle	T.RSL	T. RST	Controle	T.RSL	T. RST
P1	846,4 ± 547,7	77 ± 2,2	75,3 ± 3,7	40,8 ± 2,1	8,4 ± 0,2	8,2 ± 0,4	8,7 ± 0,2	26,2 ± 2,8	26,1 ± 2,4	26,2 ± 2,3
P2	999,5 ± 353,6	75 ± 5,8	42,6 ± 2,7	42,6 ± 2,6	8,7 ± 0,1	9,0 ± 0,1	9,2 ± 0,3	26,9 ± 3,0	26,2 ± 2,9	27,3 ± 3,6
P3	584,5 ± 367,1	71,8 ± 4,7	72,8 ± 4,7	42 ± 1,9	8,9 ± 0,2	8,7 ± 0,2	9,0 ± 0,3	27,5 ± 2,8	27,4 ± 2,7	26,7 ± 3,8

Considerando que para avaliar a resiliência da comunidade a comparação foi feita entre o Tratamento Resiliência (T. RSL) e o controle no P3 para cada variável, os resultados das análises estatísticas mostraram que não houve diferenças significativas ($p > 0,05$; ANOVA repetida) para todas as variáveis. Os valores médios para T. RSL e controle no P3 respectivamente foram: 0,70 e 0,71 bits cél^{-1} para diversidade, 0,65 e 0,74 para equitabilidade, $0,82 \times 10^8$ e $0,54 \times 10^8 \text{ cel L}^{-1}$ para densidade total e 1913 e 1353 mg m^{-2} para clorofila-*a*. (Figs 3 e 4).

A comparação entre o Tratamento Resistência (T.RST) e o controle em P1 e P2 não apresentaram diferenças significativas ($p > 0,05$; ANOVA repetida) com relação à diversidade, equitabilidade e clorofila-*a*. No P2, a densidade total média do T.RST (2,1

x 10^8 cel L⁻¹) apresentou diferença significativa ($p < 0,05$; ANOVA repetida) comparado ao controle ($0,55 \times 10^8$ cel L⁻¹). Já no P3 houve diferenças significativas entre o T. RST e o controle para todas as variáveis ($p < 0,05$; ANOVA repetida). A diversidade e equitabilidade foram menores significativamente no T. RST (0,58 bits cél⁻¹ e 0,58; respectivamente) do que no controle (0,71 bits cél⁻¹ e 0,74; respectivamente) e a densidade e clorofila-*a* foram significativamente maiores ($1,7 \times 10^8$ cel L⁻¹ e 5417 mg m⁻²) comparadas ao controle ($0,54 \times 10^8$ cel L⁻¹ e 1353 mg m⁻²) (Figs 3 e 4). De maneira geral, o distúrbio causou uma redução da diversidade e equitabilidade, e um aumento da densidade total acompanhado de um aumento da clorofila.

Foram identificados nos três tratamentos um total de 16 táxons: *Microcoleus/Leptolyngbya*, Diatomácea penada não identificada (ni) 1, Diatomácea ni 2, *Oscillatoria* sp.1, *Oscillatoria* sp.2, *Lyngbya* sp., *Pleurosigma/Gyrosigma*, *Phormidium* sp.1, *Phormidium* sp.2, Naviculaceae e *Nitzschia* sp., sendo estes 11 táxons citados os mais abundantes, enquanto, Dinoflagelado tecado ni, Diatomácea cêntrica ni, *Scenedesmus* sp.1, *Scenedesmus* sp.2 e *Navicula* sp. foram menos abundantes. Estes últimos 5 táxons menos abundantes não foram considerados no gráfico uma vez que juntos representaram apenas 2 % da densidade total (Fig. 5).

Microcoleus/Leptolyngbya e *Lyngbya* sp. apresentaram densidade significativamente maior no T. RST do que no controle ($p < 0,05$; teste t). A contribuição relativa foi de 45% (*Microcoleus/Leptolyngbya*) e 29% (*Lyngbya* sp.) no T. RST, conferindo juntas 74 % da densidade total neste tratamento. Enquanto no controle, estes mesmos grupos apresentaram contribuição relativa de apenas 39%, sendo 38% de *Microcoleus/Leptolyngbya* e 1% de *Lyngbya* sp. Além disso, *Microcoleus/Leptolyngbya* apresentou densidade significativamente maior no T.RSL no P2, período do distúrbio, do que no controle, apresentando respectivamente 66% e 38%.

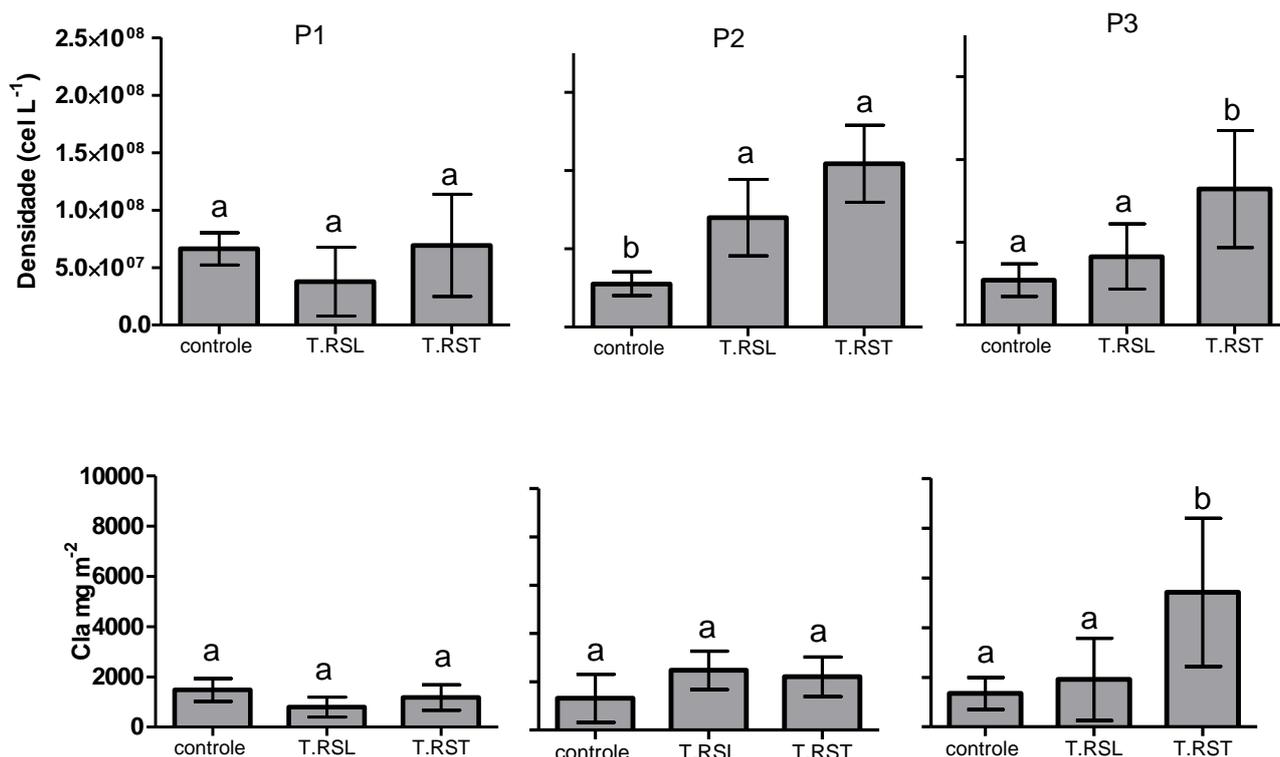


Figura 3: Comparação estatística da densidade celular total e da clorofila-a entre os dois tratamentos e o controle por período (P1, P2 e P3) de experimento. Sendo T.RST, o tratamento resistência e T.RSL, o tratamento resiliência. Letras diferentes significam diferença estatística ($p < 0,05$; ANOVA repetida).

No controle alguns táxons apresentaram densidade mais elevada ($p < 0,05$; teste t) do que no T. RST. Por exemplo, *Phormidium* sp.2, Diatomácea penada ni 1 e *Pleurosigmas/Gyrosigma* apresentaram respectivamente 15%, 16% e 12% , enquanto no T. RST representaram apenas 3%, 5% e 3% do total de microalgas.

Durante o distúrbio (P2 do T.RSL), *Phormidium* sp.2 e *Pleurosigmas/Gyrosigma* tiveram uma menor densidade comparada ao controle, representaram respectivamente apenas 3% e 1% do total de microalgas, enquanto no controle representaram respectivamente 15% e 12%. Já no P3 do T.RSL houve um aumento, os mesmos grupos apresentaram respectivamente 8% e 7% da densidade total. Na comparação entre o T. RSL e o controle no P3, os táxons não apresentaram diferenças significativas de densidades ($p > 0,05$; teste t) (Figs. 5 e 6).

A feofetina-*a* não apresentou diferença significativa entre os Tratamentos e o controle em todos os períodos ($p > 0,05$; ANOVA repetida).

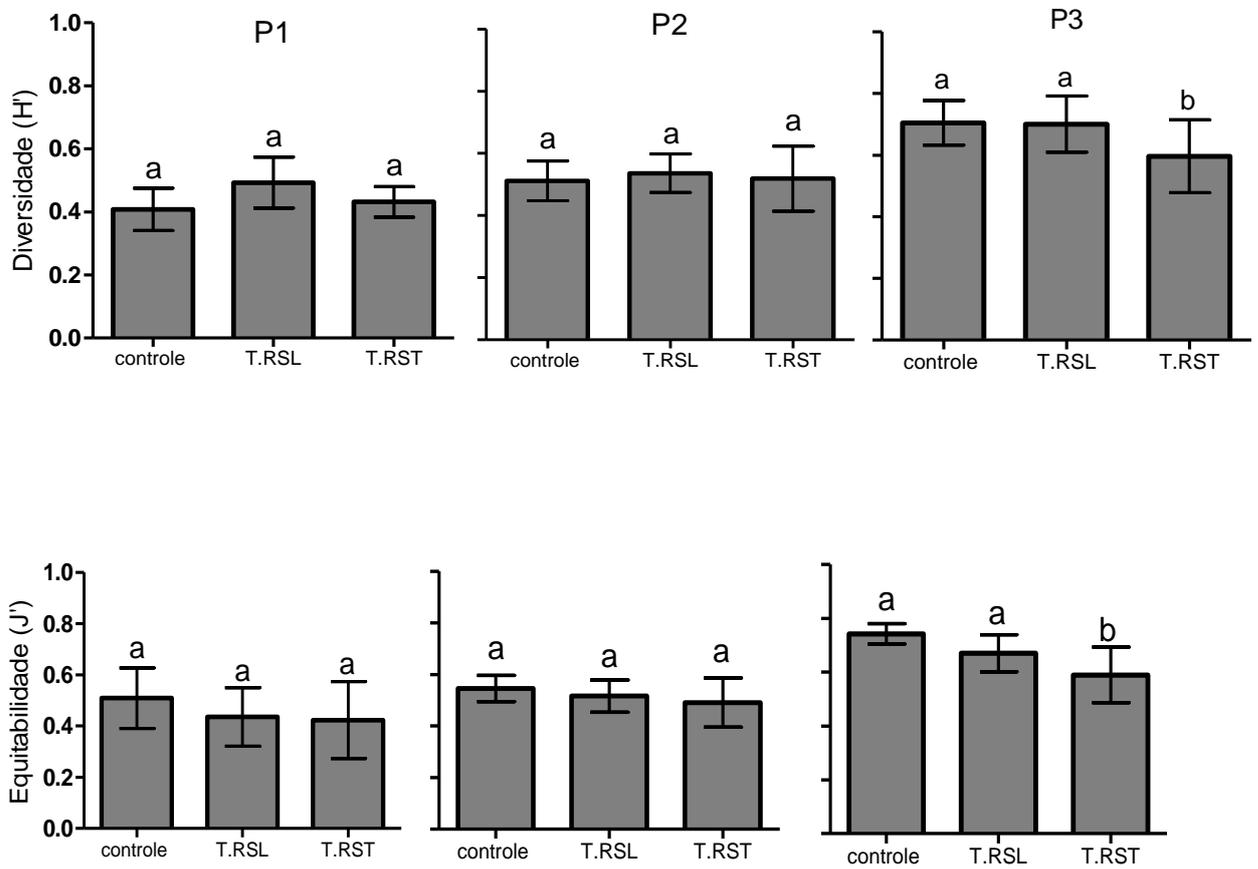


Figura 4: Comparação estatística da diversidade e equitabilidade entre os dois tratamentos e o controle por período (P1, P2 e P3) de experimento. Sendo T.RST, o tratamento resistência e T.RSL, o tratamento resiliência. Letras diferentes significam diferença estatística ($p < 0,05$; ANOVA repetida).

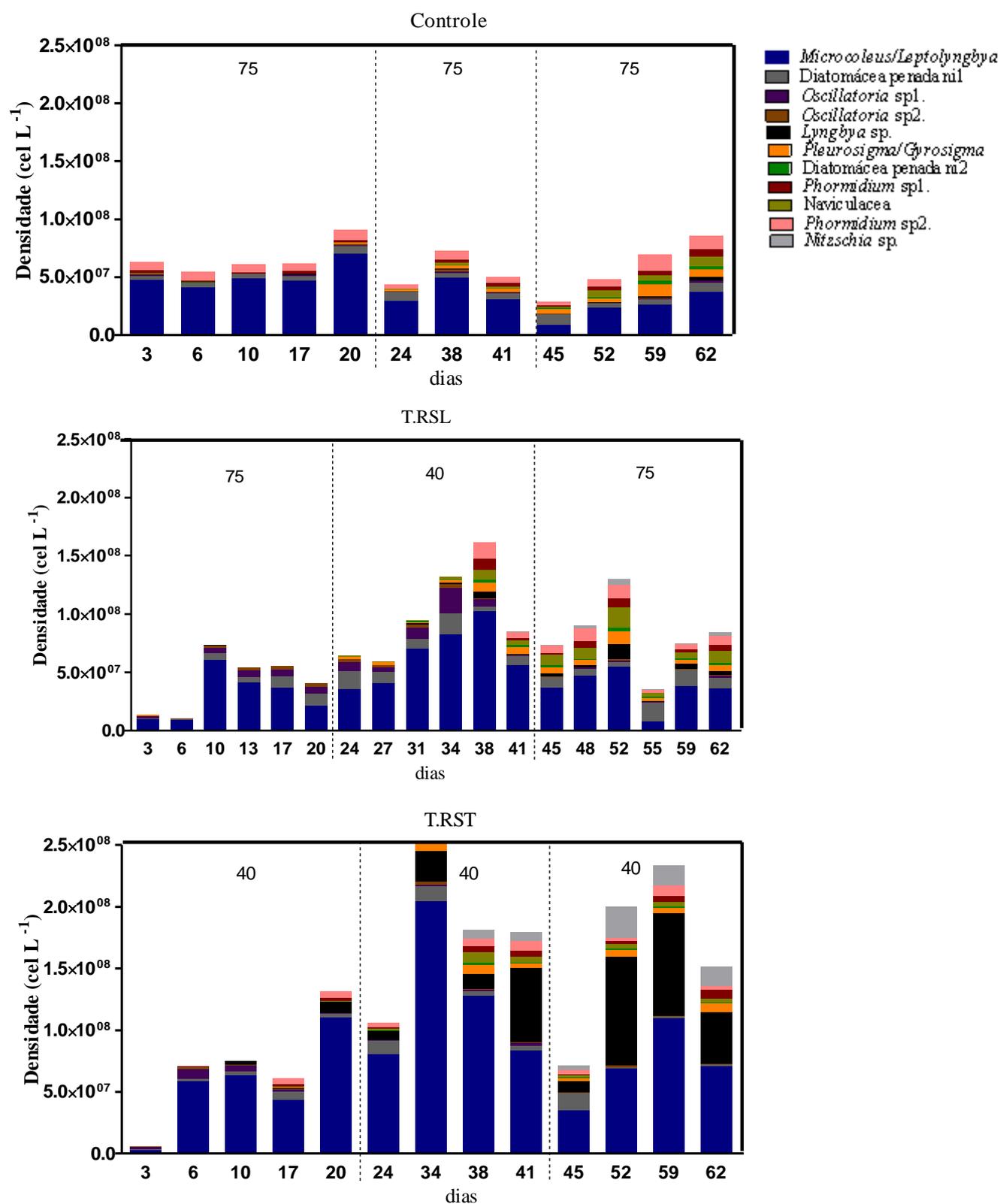


Figura 5: Densidade em cel L^{-1} dos táxons de microalgas ao longo do tempo, considerando a média entre as réplicas. As divisões com as linhas tracejadas representam os períodos P1, P2 e P3. T.RSL representa o Tratamento Resiliência, enquanto T.RST, representa o Tratamento resistência. Os números 75 e 40 no interior dos gráficos representam as salinidades.

2.4. Discussão

A condição hipersalina apresentou maior diversidade e equitabilidade de microalgas bentônicas, quando comparada às menores salinidades, mesmo que associadas a menores densidades totais. Esse resultado contrasta com o efeito negativo da salinidade sobre comunidades bacterianas, archaea e eucariotas (Guixa-Boixareu *et al.*, 1996; Benlloch *et al.*, 2002; Jungblut *et al.*, 2005; Rothrock & Garcia-Pichel, 2005), o qual tem sido frequentemente descrito na literatura. Nesse sentido, baseado nas nossas evidências e segundo as definições de distúrbio (Rykiel, 1985; Glasby & Underwood, 1996), a salinidade reduzida em um ambiente hipersalino pode ser considerada um distúrbio, uma vez que poderia significar modificações às condições mais frequentes.

Ao longo dos dias estudados, nossos resultados indicaram um tempo de resposta ao distúrbio, pois alterações na densidade total ocorreram apenas no período 2 (P2). Portanto, todas as variáveis exceto a densidade evidenciaram que a comunidade se manteve resistente até o P2, indicando resistência da comunidade quando submetida a distúrbios de curta escala de tempo. Já após 45 dias (P3), a estrutura da comunidade foi alterada, indicando que não houve resistência quando o distúrbio foi mantido durante um tempo mais longo. De maneira diferente da comunidade aqui estudada, a maioria das comunidades microbianas não tem apresentado resistência nem a curto prazo, tal como previamente descrito para as microbiota de solos (Allison & Martiny, 2008) e águas marinhas ou interiores (Shade *et al.*, 2012).

Em ambientes extremos, como por exemplo os ambientes hipersalinos, as estratégias ecológicas alternativas à competição por recursos podem ser favorecidas (McCormick, 1996). A tolerância a condições extremas pode permitir espécies

competitivamente inferiores sobreviverem em habitats que são inadequados ao crescimento de outras espécies (Grime, 1979). Em vez de apresentarem um mecanismo que maximize sua capacidade de competir por recursos, a tolerância à "falta de recurso" proveniente do estresse ambiental é um meio de evitar a competição (McCormick, 1996). O apicum é um ambiente que se mantém hipersalino a maior parte do ano e este estudo evidenciou que diversas espécies estão extremamente adaptadas a esta condição.

Portanto, a característica extrema de um ecossistema é específica, pois determinadas espécies podem apresentar maior sobrevivência justamente onde as condições e os recursos são inapropriados a maioria dos seres vivos, na medida em que não conseguem se estabelecer em outros locais mais favoráveis a maior parte dos organismos (Stal, 2007). Nossos dados sugerem que quando a condição hipersalina foi reduzida, ou seja, quando a tolerância a uma condição extrema não seria mais favorecida, *Microcoleus/Leptolynbya* e *Lyngbya* sp. dominaram, provavelmente devido a sua maior capacidade competitiva em relação aqueles que toleravam a condição hipersalina. Por exemplo, *Lyngbya* sp. em condições hipersalinas representou apenas 1% da comunidade e quando a salinidade foi reduzida representou 29%.

Além da perda da diversidade, distúrbios podem reduzir a estabilidade da comunidade, pois a probabilidade de encontrar espécies capazes de sobreviver a mudanças e permitir o funcionamento do ecossistema é maior em uma mais elevada diversidade ("Insurance Hypothesis"; Yachi & Loreau, 1999). Consequentemente, espera-se que um ecossistema que possui maior riqueza de espécies seja mais resistente às perturbações (Loreau *et al.*, 2002). Nesse sentido, a diminuição da diversidade e equitabilidade após longos períodos de distúrbio encontradas neste estudo, sugere que o ambiente estudado pode sofrer reduções da estabilidade.

Apesar de frequentemente as comunidades microbianas não apresentarem resistência aos distúrbios, estas podem ainda ter a capacidade de se recuperar rapidamente, ou seja, serem resilientes (Allison & Martiny, 2008; Shade *et al.*, 2012). Neste estudo, essa tendência foi confirmada após o final do distúrbio, uma vez que detectamos rápida recuperação de densidade quando a salinidade retornou às condições naturais no T.RSL (P3 do T.RSL apresentou densidades semelhantes ao controle). Já a diversidade e equitabilidade não foram alteradas durante o distúrbio no T. RSL, reafirmando a resistência da comunidade à alterações em curta escala de tempo. Sendo o apicum um sistema influenciado diretamente por mudanças em curta escala de tempo, esse estudo sugere que em condições de campo a comunidade de microalgas poderia se manter estável apesar de flutuações da salinidade.

A estabilidade da composição da comunidade (diversidade, riqueza e equitabilidade) é mediada em parte pela capacidade individual dos organismos de responder às mudanças ambientais. Por exemplo, a plasticidade fisiológica (Evans *et al.*, 2012), a tolerância ao estresse e a estratégia de dormência podem contribuir para a estabilidade da composição de microrganismos frente às alterações ambientais (Shade *et al.*, 2012). Estes traços e outros associados aos microrganismos, tais como altas abundâncias, elevada dispersão e o potencial de altas taxas de crescimento sugerem que as comunidades microbianas serão resistentes e/ou resilientes frente a distúrbios (Meyer, 1994; Fenchel & Finlay, 2004). Apesar disso, Shade *et al.*, (2012) em uma revisão verificaram que na maioria dos estudos a composição microbiana de solos (diversidade, riqueza e equitabilidade) geralmente não apresentava resistência aos distúrbios. No entanto, se a composição microbiana não é resistente a um distúrbio, a comunidade ainda pode ser resiliente e retornar rapidamente à composição anterior ao distúrbio (Allison & Martiny, 2008).

Microorganismos em geral apresentam uma série de adaptações que permitem uma rápida recuperação após distúrbios, como, por exemplo, apresentar rápidas taxas de crescimento (Allison & Martiny, 2008). No presente trabalho, alguns táxons da comunidade microfitobentônica tiveram sua densidade reduzida com o distúrbio, por exemplo, *Phormidium* sp2 e *Pleurosigma/Gyrosigma*. Porém, após o fim do distúrbio os mesmos grupos já apresentaram um aumento na densidade, evidenciando a rápida recuperação. No entanto, nem sempre que há um distúrbio a densidade dos táxons é reduzida, alguns podem se beneficiar da nova condição e ter um aumento de densidade. Dessa forma, os táxons que respondem positivamente a um distúrbio precisam diminuir em densidade para devolver à comunidade sua composição original (Allison & Martiny, 2008). Quando ocorreu o distúrbio, *Microcoleus/Leptolynbya* aumentam em densidade, apresentando 38% da comunidade no controle e 66% no T.RSL em P2, ou seja, durante o distúrbio, e passado o período do distúrbio a comunidade retornou rapidamente a densidade aproximada sob salinidades altas, apresentando 39%, evidenciando a resiliência da comunidade quanto à densidade.

De forma geral, a estrutura da comunidade foi resistente a mudanças na salinidade em uma escala de tempo compatível com as mudanças que ocorrem no ambiente estudado. Somente quando esse distúrbio se manteve por 45 dias é que a comunidade foi alterada de forma significativa. Possivelmente, a condição hipersalina mantém uma comunidade diversa que é tolerante a esta condição. Quando ocorre uma mudança ambiental, como a redução da salinidade, outras características dos organismos não relacionadas a tolerância à elevadas salinidades podem se tornar mais vantajosas. Por conseguinte, a diversidade e equitabilidade são alteradas quando esse distúrbio se mantém por uma maior escala de tempo e, portanto, a estrutura da

comunidade é modificada, o que influencia diretamente a estabilidade ecológica, ou seja, a resistência e a resiliência (Yachi & Loreau, 1999; Wittebolle *et al.*, 2009).

Nossos dados revelaram que eventos de redução de salinidade de longa duração apresentam potencial influência na estabilidade da comunidade de microalgas bentônicas de ambientes hipersalinos. Nessas condições, o papel das mudanças no regime de chuvas na regulação das funções do ecossistema pode se tornar cada vez mais importante (Knapp *et al.*, 2002). Modelos climáticos da Terra prevêem a intensificação iminente dos ciclos hidrológicos, o que irá resultar em períodos mais secos e mais eventos intensos de precipitação (Huntington, 2006), especialmente em regiões tropicais (O'Gorman, 2012). Além disso, com as previsões de aumento do nível do mar causadas pelo processo de aquecimento global (Miller & Douglas, 2004), o ecossistema de apicum poderá ser inundado com muito mais frequência, podendo a salinidade deste ambiente hipersalino ser mantida baixa por mais tempo. Como implicação ecológica dos nossos resultados, temos que importantes ecossistemas costeiros podem se tornar mais suscetíveis a alterações na estrutura da comunidade microfitobentônica frente a mudanças globais atualmente em curso.

DISCUSSÃO GERAL

Ambientes aquáticos costeiros sofrem frequentes variações ambientais naturais e antrópicas que influenciam a estabilidade do ecossistema afetando direta ou indiretamente diversos organismos que vivem nesses ambientes. No capítulo 1, através de uma revisão bibliográfica foi verificada a importância de diatomáceas bentônicas no processo de recuperação de comunidades com sedimentos perturbados (Wulff *et al.*, 1997; Larson & Sundbäck, 2008; Piehler *et al.*, 2003; Mckew *et al.*, 2011).

Perturbações ambientais podem ocorrer com frequências e intensidades variadas, e isto pode afetar a resistência e resiliência de microfitobentos. Em casos onde o estresse é intenso ou ocorre com muita frequência o risco de mudanças irreversíveis na composição e funções do sistema podem aumentar (Gaur & Kumar, 1985, Larson & Sundbäck, 2008; Piehler *et al.*, 2003; Mckew *et al.*, 2011).

Ainda neste capítulo, foi possível notar a importância da diversidade de produtores primários bentônicos em ambientes entre-marés, uma vez que dependendo do tipo de estresse/distúrbio, diferentes espécies podem dominar, o que pode alterar a capacidade da comunidade de resistir a futuros estresses. Portanto a diversidade é fundamental para determinar a resposta de ambientes costeiros rasos às perturbações ambientais.

No capítulo 2, a comunidade de microalgas bentônicas da planície hipersalina estudada foi submetida experimentalmente a uma salinidade inferior à que normalmente é encontrada durante 45 dias, e teve sua composição (abundância, diversidade e equitabilidade) alterada. Baseado em nossas evidências a salinidade reduzida, quando mantida por uma longa escala de tempo, pode ser considerada um distúrbio em um ambiente quase constantemente hipersalino, uma vez que alterou as características da comunidade estudada. O distúrbio gerou um aumento da densidade total e da dominância de poucos táxons, ou seja, alterou a equitabilidade e conseqüentemente a diversidade. Foi testado também o efeito do mesmo distúrbio durante 21 dias, e a comunidade foi resistente quanto à diversidade e equitabilidade, porém não apresentou resistência quanto à densidade. No entanto, a comunidade se mostrou resiliente, uma vez que, após o distúrbio rapidamente retornou à densidade original.

Podemos concluir que possivelmente a condição hipersalina encontrada no apicum mantém uma comunidade que é tolerante a esta condição, no entanto, quando

esta condição é modificada por eventos de chuva, por exemplo, pode ocorrer uma redução da salinidade. Este distúrbio, dependendo de sua duração, pode afetar a composição do microfítobentos, uma vez que, alguns táxons podem sobreviver melhor à nova condição e podem ter um aumento de densidade, enquanto outros táxons são desfavorecidos e têm suas densidades reduzidas. Dessa forma, a diversidade e equitabilidade da comunidade são alteradas e, portanto, a estrutura da comunidade é modificada, o que influencia diretamente a estabilidade ecológica.

De maneira geral, a literatura recente nos mostra que as comunidades de microrganismos não tem sido resistentes quanto à composição sob diferentes tipos de distúrbios (Allison & Martiny, 2008; Shade *et al.*, 2012). Este estudo mostra que no caso de ambientes hipersalinos, o tempo do distúrbio é um fator importante. Além disso, na maioria dos casos as comunidades são resilientes, sendo o tempo de retorno dependente do tipo e intensidade do distúrbio. Além disso, é importante salientar que quando há um distúrbio pode ocorrer redução da diversidade como verificado no capítulo 2, e isto, torna a comunidade mais vulnerável. Se algum outro distúrbio afetar a comunidade enquanto esta ainda não se recuperou do primeiro, a estabilidade desta comunidade poderá ser comprometida.

CONCLUSÃO GERAL

A presente dissertação confirmou que as comunidades de microrganismos normalmente não são resistentes quanto à composição sob diferentes tipos de distúrbios, mas também salientou que o tempo do distúrbio é importante para determinar esta resistência. Além disso, nossos dados e a literatura nos mostram que essas comunidades são resilientes. No entanto, em casos onde o distúrbio é intenso, apresenta longa duração ou ocorre com muita frequência o risco de mudanças irreversíveis na

composição e funções do sistema pode aumentar. A diversidade também é fundamental para determinar a resposta de ambientes costeiros rasos às perturbações ambientais. Dependendo do tipo de estresse/distúrbio, diferentes espécies podem dominar, alterando a diversidade e equitabilidade e, conseqüentemente, a estrutura e a estabilidade ecológica da comunidade. Eventos de redução de salinidade apresentam potencial influência na estabilidade da comunidade de microalgas bentônicas de ambientes hipersalinos, portanto, a precipitação e o aumento do nível do mar podem se tornar fatores de extrema importância para a regulação da comunidade desses ambientes.

REFERÊNCIAS

- ABDULLAHI, A.S.; UNDERWOOD, G.J.C.; GRETZ, M. R. (2006). "Extracellular matrix assembly in diatoms (bacillariophyceae). V. Environmental effects on polysaccharide synthesis in the model diatom, *Phaeodactylum tricornutum*". *J Phycol*, 42, 363-378.
- ABED, R. M. M.; KOHLS, K.; DE BEER, D. (2007). "Effect of salinity changes on the bacterial diversity, photosynthesis and oxygen consumption of cyanobacterial mats from an intertidal flat of the Arabian Gulf". *Environmental microbiology*, 9(6), 1384-92.
- ADMIRAAL, W. (1984). "The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms". *Prog Phycol Res*, 3, 269-322.
- ALLISON, S.D. & MARTINY, J.B.H. (2008). "Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities". *Proc Natl Acad Sci* 105, 11512-11519.
- ANAGNOSTIDIS, K. & KOMÁREK, J. (1988). "Modern approach to the classification system of cyanophytes". *Archiv für Hidrobiologie. Algological Studies* 80 (1-4), 327-472.
- ANNING, T.; HARRIS, G.; GEIDER, R. J. (2001). "Thermal acclimation in the marine diatom *Chaetoceros calcitrans* (Bacillariophyceae)". *Eur. J. Phycol.*, 36, 233-41.
- AZOVSKY, A.I.; SABUROVA, M.A.; CHERTOPROOD, E.S.; POLIKARPOV, I. G. (2005). "Selective feeding of littoral harpacticoids on diatom algae: hungry gourmands?" *Mar. Biol.*, 148, 327-337.
- BAHO, D. L.; PETER, H.; TRANVIK, L. J. (2012). "Resistance and resilience of microbial communities--temporal and spatial insurance against perturbations." *Environmental microbiology*, 14(9), 2283-92.
- BALVANERA, P.; KREMEN, C.; MARTINEZ-RAMOS, M. (2005). "Applying community structure analysis to ecosystem function: examples from pollination and carbon storage". *Ecol. Appl.*, 15, 360-375.
- BARRANGUET, C.; KROMKAMP, J.; AND PEENE, J. (1998). "Factors controlling primary production and photosynthetic characteristics of intertidal microphytobenthos". *Mar Ecol Prog Ser*, 173, 117-126.
- BEER, D. D. & KÜHL, M. "Interfacial Microbial Mats and Biofilm". In: *The Benthic Boundary Layer*. BOUDREAU, B. P. & JORGENSEN, B. B. (eds) Oxford University Press, 2001.
- BENLLOCH, S.; LÓPEZ-LÓPEZ, A.; CASAMAYOR, E. O.; ØVREAS, L.; GODDARD, V.; DAAE, F. L.; SMERDON, G. (2002). "Prokaryotic genetic diversity throughout the salinity gradient of a coastal solar saltern". *Environmental microbiology*, 4(6), 349-60.

- BENNETT, A.; BIANCHI, T. S.; MEANS, J. C.; CARMAN, K. R. (1999). "The effects of polycyclic aromatic hydrocarbon contamination and grazing on the abundance and composition of microphytobenthos in salt marsh sediments." *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 242, 1-20.
- BENTO, L.F.J.; SOUZA, B.A.G.; SANTORO, A.L.S.; MAROTTA, H.; ESTEVES, F.A.; ENRICH-PRAST A. (2007). "Microphytobenthic primary production of two tropical shallow lagoon using oxygen micro-sensors". *Acta Limnol Bras* 19, 101–107
- BICUDO, C. E. M. & MENEZES, M. (2006). "Gêneros de algas de águas continentais do Brasil, chave para identificação e descrição". 2º ed. Rima, São Carlos, São Paulo.
- BLANCHARD, G. F.; GUARINI, J. M.; GROS, P.; RICHARD, P. (1997). "Seasonal effect on the relationship between the photosynthetic". *J. Phycol.*, 728, 723-728.
- BLASCO, F. (1984). "The Mangrove Ecosystem: Research Methods". In: The mangrove ecosystem: Research methods. SNEDAKER, S.C. & SNEDAKER, J.G. (eds). UNESCO. Bungay, United Kingdom. 251 p.
- BLASUTTO, O.; CIBIC, T.; VITTOR, C. D.; UMANI, S. F. (2005). "Microphytobenthic Primary Production and Sedimentary Carbohydrates Along Salinity Gradients in the Lagoons of Grado and Marano (Northern Adriatic Sea)". *Hydrobiologia*, 550(1), 47-55.
- BOWEN, J. L.; WARD, B. B.; MORRISON, H. G.; HOBBIE, J. E.; VALIELA, I.; DEEGAN, L. A; SOGIN, M. L. (2011). "Microbial community composition in sediments resists perturbation by nutrient enrichment". *The ISME journal*, 5(9), 1540-8.
- CAMACHO, A. & DE WIT, R. (2003). "Effect of nitrogen and phosphorus additions on a benthic microbial mat from a hypersaline lake". *Aquatic Microbial Ecology*, 32, 261-273
- CAMPBELL, S. J.; MCKENZIE, L. J.; KERVILLE, S. P. (2006). "Photosynthetic responses of seven tropical seagrasses to elevated seawater temperature". *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 330, 455–68.
- CAPONE, D.G. & BAUER, J. E. (1992). "Microbial processes in coastal pollution". *Environmental Microbiology*. 191–237.
- CARMAN, K. R.; BIANCHI, T. S.; KLOEP, F. (2000). "Influence of grazing and nitrogen on benthic algal blooms in diesel fuel-contaminated saltmarsh sediments". *Environmental science & technology*, 34(1), 107-111.
- CARMAN, K.R.; FLEEGER, J.W.; POMARICO, S. M. (1997). "Response of a benthic food web to hydrocarbon contamination". *Limnol. Oceanogr*, 42, 561–571.

- CHAVES, F. D. O.; GOMES, J. R.; LUIZ, M.; SOARES, G. (2010). "Contribuição ao conhecimento e à conservação da planície costeira de Guaratiba, Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro, Brasil". *Revista de Reigião Costeira Integrada*. Número Especial 2- Manguezais do Brasil. 8, 1-12.
- CHESSON, P. (2000). "Mechanisms of maintenance of species diversity". *Annu.Rev.Ecol.Syst.*, 31, 343–366.
- CIBIC, T.; BLASUTTO, O.; FALCONI, C.; FONDA, U. S. (2007). "Microphytobenthic biomass, species composition and nutrient availability in sublittoral sediments of the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea)". *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 75, 50-62.
- CINTRON, G.M. & SCHAEFFER-NOVELLI, Y. (1981). "Proposta para estudo dos recursos de marismas e manguezais". *Bol. Inst. Oceanogr. USP, SP*. 10, 1-13.
- COLES, J. F. & JONES, R. C. (2000). "Effect of temperature on photosynthesis-light response and growth of four phytoplankton species isolated from a tidal freshwater river". *J. Phycol.*, 36, 7–16.
- COMTE, J. & DEL GIORGIO, P.A. (2010). "Linking the patterns of change in composition and function in bacterioplankton successions along environmental gradients". *Ecology* 91, 1466-1476.
- CONNEL J. H. & SOUSA W.P (1983). "On the evidence needed to judge ecological stability". *The American Naturalist June*, 121(6), 789-824.
- CRAINE. (2009). "Resource Strategies of Wild Plants". Princeton University Press.
- DANG, C. K.; CHAUVET, E.; GESSNER, M. O. (2005). "Magnitude and variability of process rates in fungal diversity-litter decomposition relationships". *Ecol Lett* 8, 1129-1137.
- DANIELSON, B.J & STENSETH, N. (1992). "The ecological and evolutionary implications of recruitment for competitively structured communities". *Oikos*, 65, 34-44.
- DAVEY, M.E. & O'TOOLE, G. A. (2000). "Microbial Biofilms: from Ecology to Molecular Genetics". *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 64, 847-867.
- DEANGELIS, D. L. (1991). "Dynamics of nutrient cycling and food webs". Chapman and Hall, London.
- DEANGELIS, D. L.; MULHOLLAND, P. J.; PALUMBO, A. V.; STEINMAN, A. D.; HUSTON, M. A.; ELWOOD, J. W. (1989). "Nutrient dynamics and food web stability". *Annu Rev Ecol Syst*, 20, 71–95.
- DEL GIORGIO, P. A. & BOUVIER, T. C. (2002). "Linking the physiologic and phylogenetic successions in free-living bacterial communities along an estuarine salinity gradient". *Limnology and Oceanography*, 47(2), 471-486.

- DE RUITER, P.; NEUTEL, A. M.; MOORE, J.C. (1995). "Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems". *Science*, 269, 1257–1260
- DE TROCH, M.; STEINARSDÓTTIR, M.B.; CHEPURNOV, V.; ÓLAFSSON, E. (2005). "Grazing on diatoms by harpacticoid copepods: species-specific density-dependent uptake and microbial gardening". *Aquat. Microb. Ecol.*, 39, 135–144.
- DE VRIES, F.T.; LIIRI, M. E.; BJØRNLUND, L.; BOWKER, M. A.; CHRISTENSEN, S.; SETÄLÄ, H. M.; BARDGETT R.D. (2012). "Land use alters the resistance and resilience of soil foodwebs to drought". *Nat. Clim. Chang*, 2, 276–280.
- DIAS-BRITO, D.; MOURA J.A.; BRONNIMANN P. (1982). "Aspectos Ecológicos, Geomorfológicos e geobotânicos da Planície de Maré de Guaratiba- RJ". *Ata do IV Simpósio do Quaternário do Brasil*. 153-174
- DONOHUE, I.; PETCHEY, O.L.; MONTOYA, J.M.; JACKSON, A.L.; MCNALLY, L.; VIANA, M.; HEALY, K; LURGI, M.; O'CONNOR, N.E.; EMMERSON, M.C. (2013). "On the dimensionality of ecological stability." *Ecology Letters*, 16, 421–429
- EGGERS, S. L.; ERIKSSON, B. K.; MATTHIESSEN, B. (2012). "A heat wave and dispersal cause dominance shift and decrease biomass in experimental metacommunities". *Oikos*, 121(5), 721-733.
- ELLIS, J. I. & SCHNEIDER, D. C. (1997). "Evaluation of a gradient sampling design for environmental impact assessment". *Environ.Monit.Assess.* 48, 157–172.
- ESTBERG, G.N. & PATTEN, B. (1976). "The relation between sensitivity and persistence under small perturbations". *Society for Industrial and Applied Mathematics, (Ecosystem analysis and prediction.)*, 151–154.
- EVANS, T. G. & HOFMANN, G. E. (2012). "Defining the limits of physiological plasticity: how gene expression can assess and predict the consequences of ocean change". *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 367, 1733–1745.
- FENCHEL, T. (1998). "Formation of laminated cyanobacterial mats in the absence of benthic fauna". *Aquatic Microbial Ecology*, 14, 235-240.
- FENCHEL, T. & FINLAY, B.J. (2004). "The ubiquity of small species: Patterns of local and global diversity". *Bioscience* 54, 777-784.
- FENCHEL, T.; KING, G.M.; BLACKBURN, T.H. (1998). "Bacteria Biogeochemistry. The ecophysiology of mineral Cycling". 2ª Ed. AcademicPress, San Diego, 306 p.
- FERREIRA, A.M.M. & OLIVEIRA, M.V. (1985). "Contribuição ao estudo Arqueo-Geológico do Quaternário Superior da Baixada de Guaratiba-Setépolis". In: Coletores e Pescadores Pré-Históricos de Guaratiba, Rio de Janeiro. KNEIP, L.M. (ed). UFRJ/EDUFF Rio de Janeiro, Niterói. 29-46.

- FRATERRIGO, J. M. & RUSAK, J. A. (2008). "Disturbance-driven changes in the variability of ecological pattern and processes". *Ecol.Lett.* 11, 756–770.
- GARCIA-PICHEL, F.; KÜHL, M.; NÜBEL, U.; MUYZER, G. (1999). "Salinity dependent limitation of photosynthesis and oxygen exchange in microbial mats". *J Phycol* 35, 84–195.
- GARCIA-PICHEL, F.; PRUFERT-BEBOUT, L.; MUYZER, G. (1996) "Phenotypic and phylogenetic analysis show *Microcoleus chthonoplastes* to be cosmopolitan cyanobacterium". *Appl. Environ.Microbiol.* 62, 3284–3291.
- GARCÍA-ROBLEDO, E.; CORZO, A.; PAPASPYROU, S.; MORRIS, E. P. (2012). "Photosynthetic activity and community shifts of microphytobenthos covered by green macroalgae". *Environmental Microbiology Reports*, 4(3), 316-325.
- GATTUSO, J. P. M.; FRANKIGNOULLE, I.; BOURGE, S.; ROMAINE, A.; BUDDEMEIER, R. W. (1998). "Effect of calcium carbonate saturation of seawater on coral calcification". *Glob. Planet. Chang.*, 18, 37–46.
- GAUR, J.P. & KUMAR, H. D. (1985). "The influence of oil refinery effluents on the structure of algal communities". *Arch. Hydrobiol.* 103, 305–323.
- GIGON. (1983). "Typology and principles of ecological stability and instability". *Mountain Res Development*, 3, 95–102.
- GLASBY, T. & UNDERWOOD, A. (1996). "Sampling to differentiate between pulse and press perturbations". *Environ.Monit.Assess.*, 42, 241-252.
- GRIFFITHS, B. S.; RITZ, K.; BARDGETT, R. D.; COOK, R.; CHRISTENSEN, S.; EKELUND, F.; SØRENSEN, S. J.; BAATH, E.; BLOEM, J.; DE RUITER, P. C.; DOLFING, J.; NICOLARDOT, B. (2000). "Ecosystem response of pasture soil communities to fumigation-induced microbial diversity reductions: an examination of the biodiversity – ecosystem function relationship". *Oikos*, 2, 279-294.
- GRIME, J.P. (1979). "Plant Strategies and Vegetation Processes". Willey, Chichester. 222 p.
- GRIMM, V. & WISSEL, C. (1997). "Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion". *Environmental Research*, 323-334.
- GUERRINI, A.; COLANGELO M. A.; CECCHERELLI V. U. (1998). "Recolonisation patterns of meiobenthic communities in brackish vegetated and unvegetated habitats after induced hypoxia/ anoxia". *Hydrobiol.* 375, 73–87.
- GUIXA-BOIXAREU, N.; CALDERÓN-PAZ, J.; HELDAL, M.; BRATBAK, G.; PEDRÓS-ALIÓ, C. (1996). "Viral lysis and bacterivory as prokaryotic loss factors along a salinity gradient". *Aquatic Microbial Ecology*, 11, 215-227.

- GUNDERSON, L.H.; HOLLING, C.S.; PRITCHARD, J. R. L.; PETERSON, G. D. (2002). "Resilience of large-scale resource systems." In: Resilience and the Behaviour of Large-Scale Systems. GUNDERSON, L.H. & PRITCHARD, L. J.R. (eds), Scope 60, Washington, Island Press. 3–20.
- HANSSON, L. A. (1992). "Factors regulating periphytic algal biomass". *Limnology And Oceanography*, 37(2), 322-328.
- HARRISON, G. W. (1979). "Stability under environmental stress: resistance, resilience, persistence, and variability". *The American Naturalist*, 113(5), 659-669.
- HERBST, D. B. (2001). "Gradients of salinity stress, environmental stability and water chemistry as a templet for defining habitat types and physiological strategies in inland salt waters". *Hydrobiologia*, 466, 209-219.
- HERMAN, P.M.J.; MIDDELBURG, J.J.; WIDDOWS, J.; LUCAS, C.H.; HEIP, C. H. R. (2000). "Stable isotopes as trophic tracers: combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos". *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 204, 79–92.
- HILMER, T. & BATE, G. C. (1983). "Observations on the effect of outboard motor fuel oil on phytoplankton cultures". *Environ. Pollut. Ser. A*, 32, 307–316.
- HOLLING, C.S. (1973). "Resilience and stability of ecological systems". *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 1–23.
- HOWARTH, R. W.; BILLEN, G.; SWANEY, D.; TOWNSEND, A.; JAWORSKI, N.; LAJTHA, K.; DOWNING, J. A.; ELMGREN, R.; CARACO, N.; JORDAN, T.; BERENDSE, F.; FRENEY, J.; KUDEYAROV, V.; MURDOCH, P.; ZHU, Z. L. (1996) "Regional nitrogen budgets of riverine N and P fluxes for the drainage of to the North Atlantic Ocean: natural and human influences". *Biogeochemistry* 35,75–139
- HUBER, J. A.; MARK WELCH, D.B.; MORRISON, H.G.; HUSE, S.M.; NEAL, P.R.; SOGIN, M.L. (2007). "Microbial population structures in the deep marine biosphere". *Science* 318, 97-100.
- HUNTINGTON, T.G. (2006). "Evidence for intensification of the global water cycle: review and synthesis". *J Hydrol* 319(1-4), 83-95.
- JAVOR, B. J. & CASTENHOLZ, R.W. (1984). "Productivity studies of microbial mats, Laguna Guerrero Negro, Mexico". In: Microbial Mats: Stomatolites. COHEN Y., HULVORSON H., CASTENHOLZ R.W. (eds.) Alan R. Liss. Inc, New York, 149-170.
- JONES, S. E.; CHIU, C. Y.; KRATZ, T. K.; WU, J. T.; SHADE, A.; MCMAHON, K. D. (2008). "Typhoons initiate predictable change in aquatic bacterial communities". *Limnology and Oceanography*, 53(4), 1319-1326.

- JONSSON, B., SUNDBACK, K., NILSSON, C. (1994). "An upright life of an epipelagic motile diatom on the behaviour of *Oyrosigraa balticum*". *European Journal of Phycology*, 29, 11-15.
- JUNGBLUT, A. D.; HAWES, I.; MOUNTFORT, D.; HITZFELD, B.; DIETRICH, D. R.; BURNS, B. P.; NEILAN, B. A. (2005). "Diversity within cyanobacterial mat communities in variable salinity meltwater ponds of McMurdo Ice Shelf, Antarctica", 7, 519-529.
- KARSTEN, U. (1996). "Growth and organic osmolytes of geographical different isolates of *Microcoleus chthonoplastes* (Cyanobacteria) form Benthic microbial mats: response to salinity change". *Journal of Phycology*, 32(4), 501-506.
- KEDDY, P. A. (2007). "Plants and Vegetation: Origins, Processes, Consequences". Cambridge University Press, Cambridge, p 680.
- KIRKWOOD, A.E.; BUCHHEIM, J. A.; BUCHHEIM, M. A.; HENLEY, W. J. (2008). "Cyanobacterial diversity and halotolerance in a variable hypersaline environment". *Microb Ecol* 55, 453–465
- KIRST, G. O. (1989). "Salinity tolerance of eukaryotic marine algae". *Annual review of PLANT BIOLOGY*, 21-53.
- KNAPP, A.K.; FAY, P.A.; BLAIR, J.M.; COLLINS, S.L.; SMITH, M.D.; CARLISLE, J.D.; HARPER, C.W.; DANNER, B.T.; LETT, M.S.; MCCARRON, J. K. (2002). "Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in an arid grassland". *Science* 298(5601), 2202–2205
- KOMÁREK, J. & ANAGNOSTIDIS, K. (1989). "Modern approach to the classification system of Cyanophytes, 4: Nostocales". *Algological Studies*, 82, 247-345.
- LANGENHEDER, S.; KISAND, V.; WIKNER, J.; TRANVIK, L. J. (2003). "Salinity as a structuring factor for the composition and performance of bacterioplankton degrading riverine DOC". *FEMS microbiology ecology*, 45(2), 189-202.
- LARSON, F. & PETERSEN, D. (2007). "Combined effects of an antifouling biocide and nutrient status on a shallow-water microbenthic community". *Aquatic Microbial*, 48, 277-294.
- LARSON, F. & SUNDBÄCK, K. (2008). "Role of microphytobenthos in recovery of functions in a shallow-water sediment system after hypoxic events". *Marine Ecology Progress Series*, 357, 1-16.
- LAWTON, J.H. (1992). "Feeble links in food webs". *Nature* 355, 19-20
- LEEUEW, J. D.; DOOL, A. V. D.; MUNCK, W. D.; BEEFTINK, W. G. (1991). "Factors Regime Influencing the Soil Salinity along an Intertidal Gradient". 491, 87-97.
- LEPS, J.; OSBONOVÁ, K. J.; REJMANĚK, M. (1982). "Community Stability, Complexity and Species Life History Strategies". *Springer*, 50(1), 53-63.

- LIU, H. B. & BUSKEY, E. J. (2000). "Hypersalinity enhances the production of extracellular polymeric substances (EPS) in the Texas brown tide alga, *Aureoumbra lagunensis* (Pelagophyceae)". *J Phycol*, 36, 71–77.
- LOMSTEIN, B. A., JENSEN, A. U., HANSEN, J. W., ANDREASE, J.B., HANSEN, L.S., BERNTSEN, J., KUNZENDORF, H. (1998). "Budgets of sediment nitrogen and carbon cycling in the shallow water of Knebel Vig, Denmark". *Aquat. Microb. Ecol.*, 14, 69-80.
- LOREAU, M.; DOWNING, A.; EMMERSON, M.; GONZALEZ. A.; HUGHES. J.; INCHAUSTI. P.; JOSHI, J.; NORBERG, J.; SALA, O. (2002). "A new look at the relationship between diversity and stability". *Biodiversity and Ecosystem Functioning*. Oxford University Press, Oxford. 79-91.
- LOREAU, M. & HECTOR, A. (2001). "Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments". *Nature*, 412, 72–76.
- LOREAU, M.; NAEEM, S.; INCHAUSTI, P.; BENGTSSON, J.; GRIME, J. P.; HECTOR, A.; HOOPER, D.U.; HUSTON, M.A.; RAFFAELLI, D.; SCHMID, D.; TILMAN, D.; WARDLE, D.A. (2001). "Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges". *Science* 294, 804–08
- LORENZEN, C.J. (1967). "Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: spectrophotometric equations". *Limnol. Oceanogr*, 12 (2), 343-345.
- MACARTHUR, R. (1955). "Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability". *Ecology*, 36(3), 533-536.
- MACINTYRE, H.L.; GEIDER, R.J.; MILLER, D.C. (1996). "Microphytobenthos: the ecological role of the "secret garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats. Distribution, abundance and primary production". *Estuaries*, 19,186-201.
- MAGURRAN, A.E. (1988). "Ecological diversity and its measurements". Princeton University Press. Princeton, 177 p.
- MARGALEF, R. (1991). "Ecologia". Barcelona, Omega, 951p.
- MARGESIN, R.; HAMMERLE, M.; TSCHERKO, D. (2007). "Microbial activity and community composition during bioremediation of diesel-oil-contaminated soil: effects of hydrocarbon concentration, fertilizers, and incubation time". *Microbial ecology*, 53(2), 259-69.
- MAY, R.M. (1972). "Will a large complex system be stable?". *Nature* 238, 413-414
- MAY, R.M. (1974). "Stability and Complexity in Model Ecosystems". Princeton University Press, Princeton, NJ.
- MCCANN, K.; HASTINGS, A.; HUXEL, G. (1998). "Weak trophic interactions and the balance of nature". *Nature*, 395, 794–798.

- MCCORMICK, P. V. (1996). "Resource Competition and Species Coexistence in Fresh water Benthic Algal Assemblages". In: *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. STEVENSON, R. J., BOTHWELL, M.L. LOWE, R. L. (eds.). New York: Academic Press, 229-252.
- MCGEE, D.; LAWS, R.A.; CAHOON, L. B. (2008). "Live benthic diatoms from the upper continental slope: extending the limits of marine primary production". *Mar Ecol Prog Ser*, 356, 103–103.
- MCKEW, B. A.; TAYLOR, J. D.; MCGENITY, T. J.; UNDERWOOD, G. J. C. (2011). "Resistance and resilience of benthic biofilm communities from a temperate saltmarsh to desiccation and rewetting". *International Society for Microbial Ecology All*, 5(1), 30-41.
- MCNAUGHTON, S.J. (1977). "Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology". *Am Nat* 111, 515-525.
- MCNAUGHTON, S.J. (1994). "Biodiversity and function of grazing ecosystems. Biodiversity and Ecosystem Function". *Biodiversity and Ecosystem Function* (Schulze ED & Mooney HA, eds) Springer-Verlag, London 361-383
- MCNAUGHTON, S.J.; OESTERHELD, M.; FRANK, D.A.; WILLIAMS, K. J. (1989). "Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats". *Nature*, 341, 142 - 144.
- MENGE, B. A. & SUTHERLAND J. P. (1987). "Community Regulation: Variation in Disturbance, Competition, and Predation in Relation to Environmental Stress and Recruitment". *The American Naturalist*, 130, 730-757.
- MEYER, O. (1994). "Functional groups of microorganisms. In: Biodiversity and Ecosystem Function. SCHULTZE, E.D., MOONEY, H.A. (Springer, Berlin), 67-96.
- MILLER, D.C.; GEIDER, R.J.; MACINTYRE, H. L. (1996). "Microphytobenthos: the ecological role of the “secret garden” of unvegetated, shallow-water marine habitats: II. Role in sediment stability and shallow-water food webs". *Estuaries*, 19(2A), 202–212.
- MILLER, L. & DOUGLAS, B. C. (2004). "Mass and volume contributions to twentieth-century global sea level rise". *Nature* 428, 406-409.
- MONTAGNES, D.J.S. & FRANKLIN, D.J. (2001). "Effect of temperature on diatom volume, growth rate, and carbon and nitrogen content: reconsidering some paradigms". *Limnol Oceanogr*, 46(8), 2008–2018.
- MONTOYA, J. M.; PIMM, S. L.; SOLÉ, R. V. (2006). "Ecological networks and their fragility". *Nature*, 442(7100), 259-64.

- MOORE, J. C.; DE RUITER, P. C.; HUNT, H. W. (1993). "Influence of productivity on the stability of real and model ecosystems". *Science (New York, N.Y.)*, 261(5123), 906-8.
- NASCIMENTO, S.A.; MELO, C.A.R.; BOMFIM, L. (1993). "Estudo da Importância do Apium para o Ecosistema Manguezal". *Relatório Técnico Preliminar. Administração Estadual de Meio Ambiente*. 27 p.
- NEUTEL, A. M.; HEESTERBEEK, J. A. P.; DE RUITER, P. C. S. (2002). "Stability in Real Food Webs: Weak Links in Long Loops". *Science*, 296, 1120–1223.
- NIXON, S. W. (1995). "Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns". *Ophelia*, 41, 199-219.
- ODMARK, S.; WULFF, A.; WANGBERG, S. A.; NILSSON, C.; SUNDBÄCK, K. (1988). "Effects of UVB radiation in a microbenthic community of a marine shallow-water sandy sediment". *Mar. Biol.*, 132, 335–345.
- OKSANEN, L.; FRETWELL, S. D.; ARRUDA, J.; NIEMELA, P. (1981). "Exploitation Ecosystems in Gradients of primary Productivity". *The American Naturalist*, 118, 240-261.
- OLIVEIRA, V. P.; BENTO, L. F. J.; PRAST, A. E. (2011). "Short-term spatial and temporal variation of sediment oxygen dynamics in a tropical tidal salt flat". *Wetlands Ecology and Management*, 19(5), 389-395.
- ORIAN (1974). "Diversity, stability and maturity in natural ecosystems". *Proceedings of the first international congress of ecology*, 64–65.
- O'NEILL, R. V. (1976). "Ecosystem persistence and heterotrophic regulation". *Ecology*, 57, 1244-53.
- O'NEILL, R. V.; DE ANGELIS, D. L.; WAIDE, J. B.; ALLEN, T. F. H. (1986). "A Hierarchical Concept of Ecosystems". *Princeton University Press, Princeton, NJ*. 253 p.
- PAERL, H.W. & PINCKNEY, J. (1996). "A mini-review of microbial consortia: their roles in aquatic production and biogeochemical cycling". *Microb Ecol*, 31, 225–247.
- PATERSON, D. (1986). "The Migratory behaviour of diatom assemblages in a laboratory tidal micro-ecosystem examined by low temperature scanning electron microscopy". *Diatom Research*, 1, 227-239.
- PELETIER, H.; GIESKES, W. W. C.; BUMA, A. G. J. (1996). "Ultraviolet-B radiation resistance of benthic diatoms isolated from tidal flats in the Dutch Wadden Sea". *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 135, 163–168.

- PELLEGRINI, J. A. C. (2000). "Caracterização da planície hipersalina (Apicum) associada a um bosque de mangue em Guaratiba, Baía de Sepetiba, Rio de Janeiro - RJ". Instituto Oceanográfico, São Paulo, USP: 101 p.
- PETCHEY, O.L. & GASTON, K.J. (2002). "Functional diversity (FD), species richness and community composition". *Ecol. Lett.*, 5, 402–411.
- PIEHLER, M. F.; CURRIN, C. A.; HALL, N. S. (2010). "Estuarine intertidal sandflat benthic microalgal responses to in situ and mesocosm nitrogen additions.". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 390(2) 99-105.
- PIEHLER, M. F.; SWISTAK, J. G.; PINCKNEY, J. L.; PAERL, H. W. (1997). "Sub-lethal effects of coastal petroleum pollution on *Spartina alterniflora*". *Chemosphere*, 35(11), 2665-2674.
- PIEHLER, M.F.; WINKELMANN, V.; TWOMEY, L. J.; HALL, N. S.; CURRIN, C. A.; PAERL, H. W. (2003). "Impacts of diesel fuel exposure on the microphytobenthic community of an intertidal sand flat". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 297(2), 219-237.
- PIELOU, E.C. (1975). "Ecological diversity." Wiley-Interscience. New York. 165p
- PIMM, S. L. (1984). "The complexity and stability of ecosystems". *Nature*, 307, 321-326.
- PIMM, S.L. (1991). "The balance of nature?". Univ. Chicago Press, Chicago.
- PIMM, S.L. & LAWTON, J. H. (1977). "On the number of trophic levels". *Nature*, 268, 329-31.
- PINCKNEY, J.; PAERL, H. W.; BEBOUTB, B. M. (1995). "Salinity control of benthic microbial mat community production in a Bahamian hypersaline lagoon". *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 187, 223-237.
- PLANTE-CUNY, M. R.; SALEN-PICARD, C.; GRENZ, C.; PLANTE, R.; ALLIOT, E.; BARRANGUET, C. (1993). "Experimental field study of the effects of crude oil, drill cuttings and natural biodeposits on microphyto- and macrozoobenthic communities in a Mediterranean area". *Marine Biology*, 117(2), 355-366.
- POWLES, S. B. (1984). "Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light". *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 35, 15–44.
- RAI, L.C. & GAUR, J.P. (2001). "Algal Adaptation to Environmental Stressess: Physiological, Biochemical and Molecular Mechanisms". *Springer-Verlag*.
- REVSBECH, N.P & JORGENSEN, B.B (1983). "Photosynthesis of benthic microflora measured with high spatial-resolution by the oxygen microprofile method—capabilities and limitations of the method". *Limnol Oceanogr* 28, 749–756.

- REVSBECH, N.P.; MADSEN, B.; JORGENSEN, B.B. (1986). "Oxygen production and consumption in sediments determined at high spatial resolution by computer simulation of oxygen microelectrode data". *Limnol Oceanogr* 31, 293–304
- REVSBECH, N. P.; NIELSEN, J.; HANSEN, P.K. (1988). "Benthic primary production and oxygen profiles". *Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments*, 176-189.
- RIDD, P.; SAM, R.; HOLLINGS, S.; BRUNSKILL, G. (1997). "Water, salt and nutrient fluxes of tropical tidal salt flats". *Mangroves Salt Marshes 1*, 229–238.
- ROSA, T. L.; MIRTO, S.; MAZZOLA, A.; DANOVARO, R. (2001). "Diferential responses of benthic microbes and meiofauna to fish-farm disturbance in coastal sediments". *Invirnonmental Pollution*, 112, 427-434.
- ROSENZWEIG, M. (1973). "Exploitation in three trophic levels". *Am. Nat*, 107, 275-294.
- ROTHROCK, J.R. & GARCIA-PICHEL F. (2005). "Microbial diversity of benthic mats along a tidal desiccation gradient". 7 (4), 593-601.
- RYKIEL, J.R. (1985). "Towards a definition of ecological disturbance". *Australian Journal of Ecology*, 10, 361-36.
- RUTLEDGE, R. W.; BASORE, B. L.; MULHOLLAND, R. J. (1976). "Ecological Stability: An Information Theory Viewpoint". *J. theor. Biol.* (1976) 57, 355-371
- SAENGER, P.; HEGERL, E. J.; DAVIE, J. D. S. (1983). "Global Status of Mangrove Ecosystems". *The Environmentalist 3 (Supplement)*:1-88.
- SALLEH, S. & MCMINN, A. (2011). "The Effects of Temperature on the Photosynthetic Parameters and Recovery of Two Temperate Benthic Microalgae, *Amphora* Cf. *Coffeaeformis* and *Cocconeis* Cf. *Sublittoralis* (Bacillariophyceae)". *Journal of Phycology*, 47(6), 1413-1424.
- SANTAS, R.; DANIELIDIS, D. B.; LIANOU, C.H. (1997). "UVB radiation and depth interaction during primary succession of marine diatom assemblages of Greece". *Limnol. Oceanogr*, 42, 986–991.
- SCHAEFFER-NOVELLI, Y. (1995). "Manguezal: Ecosystema entre a Terra e o Mar". *Caribbean Ecological Research*. São Paulo. 64p.
- SCHOFIELD, O.; GRZYMSKI, J.; MOLINE, M. M. A.; JOVINE, R. V. M. (1998). "Impact of temperature acclimation on photosynthesis in the toxic red-tide dinoflagellate *Alexandrium fundyense*". *J. Plankton Res.*, 20, 1241–58.
- SDRIGOTTI, E. & WELKER, C. (2002). "The role of a macroalgal covering event on the microphytobenthos community in intertidal sediment (Marano Lagoon, Northern Adriatic Sea)". *Mar Ecol*, 23, 370–383.

- SECKBACH, J. (2007). "Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments". Springer.
- SERÔDIO, J.; VIEIRA, S.; CRUZ, S.; BARROSO, F. (2005). "Short-term variability in the photosynthetic activity of microphytobenthos as detected by measuring rapid light curves using variable fluorescence". *Mar. Biol.*, 146, 903–14.
- SETÄLÄ, H. & MCLEAN, M.A. (2004). "Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of saprophytic fungi". *Oecologia*. 139(1): 98-108.
- SHADE, A.; PETER, H.; ALLISON, S. D.; BAHO, D. L.; BERGA, M.; BÜRGMANN, H.; HUBER, D. H.; LANGENHEDER, S.; LENNON, J. T.; MARTINY, J.B.H.; MATULICH, K.L.; SCHMIDT, T.M.; HANDELSMAN, J. (2012). "Fundamentals of microbial community resistance and resilience". *Frontiers in microbiology*, 3(December), 417.
- SHADE, A.; READ, J. S.; WELKIE, D. G.; KRATZ, T. K.; WU, C. H.; MCMAHON, K. D. (2011). "Resistance, resilience and recovery: aquatic bacterial dynamics after water column disturbance". *Environmental microbiology*, 13(10), 2752-67.
- SHERIDAN (2004). "Recovery of floral and faunal communities after placement of dredged material on seagrasses in Laguna Madre Texas". *Estuar Coast Shelf Sci*, 59, 441–458.
- SMITH, E. P.; ORVOS, D. R.; CAIRNS, J. (1993). "Impact assessment using the before-after-control-impact (BACI) model-concerns and comments". *Can. J.Fish.Aquat.Sci.* 50, 627–637.
- SMITH, V. H.; STURM, B. S. M.; DENOYELLES, F. J.; BILLINGS, S. A. (2009). "The ecology of algal biodiesel production". *Trends in ecology & evolution*, 25(5), 301-9.
- SPIES, R. B.; HARDIN, D. D.; TOAL, J. P. (1988). "Organic enrichment or toxicity? A comparison of the effects of kelp and crude oil in sediments on the colonization and growth of benthic fauna". *J. Exp. Mar. Bid. Ecol*, 124, 261-282.
- STAL, L. J. (1995). "Physiological ecology of cyanobacteria in microbial mats and other communities". *New Phytologist*, 131, 1-32.
- STAL, L.J. (2007). "Cyanobacteria: diversity and versatility, clues to life in extreme environment". In: *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments*. SECKBACH, J. Springer. 661-680
- STEWART-OATEN, A. & BENCE, J. R. (2001). "Temporal and spatial variation in environmental impact assessment". *Ecol.Monogr.* 71, 305–339.
- SUNDBÄCK, K. & MCGLATHERY, K. (2005). "Interactions between benthic macroalgal and microalgal mats". In: *Interactions between macro- and microorganisms in marine sediments*. KRISTENSEN, E. HAESE R.R. KOSTKA, J.E. (eds). AGU Series: Coastal and Estuarine Studies, 60, 7-29.

- SUNDBÄCK, K.; PETERSEN, D. G.; DAHLLÖF, I.; LARSON, F. (2007). "Combined nutrient – toxicant effects on a shallow-water marine sediment system: sensitivity and resilience of ecosystem functions". *Marine Ecology Progress Series*, 330, 13-30.
- TANG, K. W.; SMITH, W. O.; SHIELDS, A. R.; ELLIOTT, D. T. (2009). "Survival and recovery of *Phaeocystis antarctica* (Prymnesiophyceae) from prolonged darkness and freezing". *Proc. R. Soc. B*, 276, 81–90.
- THRUSH, S. F. & DAYTON, P.K. (2002). "Disturbance to Marine Benthic Habitats by Trawling and Dredging: Implications for Marine Biodiversity". *Annu Rev Ecol Syst*, 33, 449–473.
- TILMAN, D. (1996). "Biodiversity: Population Versus Ecosystem Stability". *Ecology* 7, 7350–363
- TILMAN, D.; DOWNING, J. A.; WEDIN, D. A. (1994). "Does diversity beget stability?". *Nature* 371, 113–114.
- TILMAN, D. & DOWNING, J.A. (1994). "Biodiversity and stability in grasslands". *Nature*, 367, 363 - 365
- TROUSSELLIER, M.; SCHÄFER, H.; BATAILLER, N.; BERNARD, L.; COURTIES, C.; LEBARON, P.; MUYZER, G.; SERVAIS, P.; VIVES-REGO, J. (2002). "Bacterial activity and genetic richness along an estuarine gradient (Rhône River plume, France)". *Aquat. Microb. Ecol.* 28, 13-24.
- UNDERWOOD, G.J.C. & KROMKAMP, J. (1999). "Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries". *Adv Ecol Res* 29, 93–153
- UNDERWOOD, G.J.C. & PATERSON, D. (1993). "Recovery of intertidal benthic diatoms after biocide treatment and associated sediment dynamics". *J Mar Biol Assoc UK*, 73, 25–45.
- VADEBONCOEUR, Y.; LODGE, D. M. (2000). "Periphyton production on wood and sediment: substratum-specific response to laboratory and whole-lake nutrient manipulations". *Journal of the North American Benthological Society*, 19 (1), 68-81.
- VADEBONCOEUR, Y.; LODGE, D. M.; CARPENTER, S.R (2001). "Whole-lake fertilization effects on distribution of primary production between benthic and pelagic habitats". *Ecology*, 82(4), 1065-1077.
- VAN ELSAS, J. D.; CHIURAZZI, M.; MALLON, C. A.; KRIŠTUFEK, E. V.; SALLES, J. F. (2012). "Microbial diversity determines the invasion of soil by a bacterial pathogen". *Proc.Natl.Acad. Sci.* 109, 1159–1164.
- VINCENT, T.L. & ANDERSON, L.R. (1979). "Return Time and Vulnerability for a food chain model". *Theoretical Population Biology*, 15, 217-231.

- VONSHAK, A.; GUY, R.; GUY, M. (1988). "The response of the filamentous cyanobacterium *Spirulina platensis* to salt stress". *Arch Microbiol*, 150, 417–420.
- WARDLE, D.A.; HUSTON, M.A.; GRIME, J.P.; BERENDSE, F.; GARNIER, E.; LAUENROTH, W.K.; SETALA, H.; WILSON, S.D. (2000) "Biodiversity and ecosystem function: an issue in ecology". *Bull Ecol Soc Am* 81:235–239
- WEBSTER, J. R.; WAIDE, J. B.; PATTEN, B. C. (1975). "Nutrient recycling and the stability of ecosystems. In: Mineral cycling in southeastern ecosystems". HOWELL, F. G. GENTRY, J. B. SMITH, M. H. (eds.), National Technical Information Service. 1-27.
- WELDEN, C. & SLAUSON, W. (1986). "The Intensity of Competition Versus its Importance: An Overlooked Distinction and Some Implications". *Q.Rev.Biol*, 61, 23-44.
- WERTZ, S.; DEGRANGE, V.; PROSSER, J. I.; POLY, F.; COMMEAUX, C.; GUILLAUMAUD, N.; LE ROUX, X. (2007). "Decline of soil microbial diversity does not influence the resistance and resilience of key soil microbial functional groups following a model disturbance". *Environmental microbiology*, 9(9), 2211-9.
- WETZEL, M. A.; WEBER, A.; GIÈRE, O. (2002). "Recolonisation of anoxic/ sulfidic sediments by marine nematodes after experimental removal of macroalgal cover". *Mar Biol*, 141, 679–689.
- WITTEBOLLE, L.; MARZORATI, M.; CLEMENT, L.; BALLOI, A.; DAFFONCHIO, D.; HEYLEN, K.; VOS, P.D.; VERSTRAETE, W.; BOON, N. (2009). "Initial community evenness favours functionality under selective stress". *Nature*, 458, 623-6.
- WOHL, D.L.; ARORA, S.; GLADSTONE, J.R. (2004). "Functional redundancy supports biodiversity and ecosystem function in a closed and constant environment". *Ecology* 85, 1534-1540.
- WULFF, A.; NILSSON, C.; SUNDBÄCK, K.; WANGBERG, S.A.; ODMARK, S. (1999). "UV radiation effects on microbenthos a four month field experiment". *Aquat. Microb. Ecol.*, 19, 269–278.
- WULFF, A.; SUNDBÄCK, K.; NILSSON, C.; CARLSON, L.; JÖNSSON, B.; SUNDBÄCK, K.; JONSSON, B. (1997). "Effect of Sediment Load on the Microbenthic Community of a Shallow-Water Sandy Sediment". *Estuaries*, 20(3), 547.
- WULFF, A.; WÄNGBERG, S.; SUNDBÄCK, K.; NILSSON, C.; UNDERWOOD, G. J. C. (2000). "Effects of UVB radiation on a marine microphytobenthic community growing on a sand-substratum under different nutrient conditions". *Limnol. Oceanogr*, 45(5), 1144-1152.

- YANNARELL, A.C.; STEPPE, T.F., PAERL, H.W. (2007) Disturbance and recovery of microbial community structure and function following Hurricane Frances. *Environ Microbiol* 9, 576–583.
- YACHI, S. & LOREAU, M. (1999). "Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96, 1463–1468.
- YUN, M. S.; LEE S. H.; CHUNG, I. K. (2009). "Photosynthetic activity of benthic diatoms in response to different temperatures". *Journal of Applied Phycology*, 22(5), 559-562.
- ZACK, A & ROMÁN-MAS, A. (1988). "Hydrology of the Caribbean Island Wetlands". *Ac. Cient.*, 2(2-3), 65-73.