

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE AMBIENTES AQUÁTICOS
CONTINENTAIS

BIANCA RAMOS DE MEIRA

**Abundância e estrutura de tamanho das comunidades de protozoários
planctônicos em uma planície de inundação neotropical: efeitos dos
mecanismos de controle ascendente e descendente**

Maringá
2014

BIANCA RAMOS DE MEIRA

**Abundância e estrutura de tamanho das comunidades de protozoários
planctônicos em uma planície de inundação neotropical: efeitos dos
mecanismos de controle ascendente e descendente**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Dr. Luiz Felipe Machado Velho

Maringá
2014

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

M514a Meira, Bianca Ramos de, 1988-
Abundância e estrutura de tamanho das comunidades de protozoários planctônicos em uma planície de inundação neotropical : efeitos dos mecanismos de controle ascendente e descendente / Bianca Ramos de Meira. -- Maringá, 2014.
45 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2014.
Orientador: Dr. Luiz Felipe Machado Velho.

1. Protista - Comunidades, Ecologia de - Mecanismos "*bottom-up*" / "*top-down*" - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Protoplâncton - Comunidades, Ecologia de - Abundância e estrutura - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Protozoários planctônicos - Comunidades, Ecologia de - Mecanismos "*bottom-up*" / "*top-down*" - Planície de inundação - Alto rio Paraná. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -579.4178209816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

BIANCA RAMOS DE MEIRA

**Abundância e estrutura de tamanho das comunidades de protozoários
planctônicos em uma planície de inundação neotropical: efeitos dos
mecanismos de controle ascendente e descendente**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Dr. Luiz Felipe Machado Velho
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Hugo Miguel Preto de Moraes Sarmiento
Universidade Federal de São Carlos (UFSCAR)

Dr.^a Luzia Cleide Rodrigues
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 07 de março de 2014.

Local de defesa: Auditório, Nupélia, Bloco H-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico este trabalho à minha mãe, pelo apoio irrestrito em toda minha vida.

E em especial, dedico à memória de meu avô Sebastião Ramos.

AGRADECIMENTOS

- * À minha mãe, pelo infinito apoio e amor incondicional.
- * À toda minha família por sempre acreditarem em mim.
- * Ao meu orientador Luiz Felipe Machado Velho (Fe) pela orientação, incentivo e confiança.
- * Ao meu namorado Fernando pela exaustiva ajuda, paciência e compreensão.
- * Ao pessoal do laboratório (Fernando, Bia, Paulão, Orlando e Carlise) por toda ajuda durante os dois anos de mestrado e principalmente na coleta de dados, onde passaram perrengues como na lagoa Capivara.
- * À Bia Trevizan (Biazona) pela grande amizade e por toda ajuda neste trabalho.
- * Aos queridos amigos da turma PEA 2012 parceiros desde as disciplinas às cachaças da vida.
- * Aos professores Fábio e Claudinha, pela amizade e apoio.
- * Ao Programa de Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais (PEA-UEM), pela oportunidade de participar de um curso renomado, onde encontrei tanta alegria ao integrá-lo.
- * Aos professores do PEA, pelos conselhos e conhecimentos transmitidos.
- * Aos amigos do Nupelia (cujos nomes ocupariam muito espaço e não foram especificados pra não ter o risco de alguém ser esquecido).
- * À Aldenir, Jocemara, Salete e João, pela paciência e disposição.
- * Ao Celsão e Seu Ní, por proporcionarem viagens tão agradáveis sempre com bom humor.
- * Ao Tião e Alfredo pelo auxílio nas coletas e pelos risos.
- * À CAPES e ao CNPq, pelo financiamento.
- * À todos do laboratório de fitoplâncton, especialmente Luzia e Susi, pelos dados de fitoplâncton;
- * Aos colegas do laboratório de zooplâncton, que me acolheram, me ensinaram e me aguentaram durante a infinita contagem dos organismos zooplanctônicos, especialmente o Felipinho, que compartilhou comigo o prazer de contar e medir eternamente;
- * À todas as pessoas, que ajudaram direta ou indiretamente na realização deste trabalho, tornando-o possível.

Abundância e estrutura de tamanho das comunidades de protozoários planctônicos em uma planície de inundação neotropical: efeitos dos mecanismos de controle ascendente e descendente

RESUMO

A compreensão do funcionamento dos ecossistemas ocorre, em grande parte, por meio do conhecimento das interações dentro de suas teias alimentares, pelas quais ocorre o fluxo de matéria e energia. As abordagens das interações entre seus componentes são fundamentais para a compreensão das cadeias alimentares, dada a sua importância para a ciclagem de nutrientes, acúmulo de biomassa e fluxo de carbono. Estes organismos podem ser fortemente afetados pela disponibilidade dos recursos e pelo efeito da predação em ambientes aquáticos. A influência dos mecanismos de controle ascendente e descendente sobre a abundância e a estrutura de tamanho das comunidades de protozoários planctônicos (flagelados e ciliados) foi avaliada, com a hipótese de que os mecanismos de controle ascendentes controlam a abundância das comunidades de protozoários enquanto que mecanismos de controle descendentes controlam o padrão de tamanho destes organismos. Como foi previsto, os recursos parecem ser as variáveis mais importantes na determinação da abundância dos protozoários, representados principalmente pelo picofitoplâncton e bactérias. Já para o tamanho, tanto os recursos quanto os predadores tiveram importante papel na estruturação das comunidades. Além disso, a contribuição de recursos para a biomassa dos protozoários se deu principalmente pela herbivoria em todas as frações do fitoplâncton, tanto da superfície quanto no fundo dos ambientes.

Palavras-chave: Protista. Teia alimentar microbiana. Rotíferos. Microcrustáceos. Picofitoplâncton.

Abundance and size structure of planktonic protozoan communities in a neotropical flood plain: effects of control of mechanisms top down and bottom up

ABSTRACT

The understanding of ecosystem functioning occurs, in large part, through knowledge of their interactions within food webs, in which occurs the flow of matter and energy. Studies of interactions between its components are fundamental to the understanding of food chains, given its importance to nutrient cycling, accumulation of biomass and carbon flux. These organisms can be strongly affected by the availability of resources and the effect of predation on aquatic environments. We evaluated the influence of bottom-up and top-down control mechanisms on the abundance and size structure of planktonic protists (flagellates and ciliates), and hypothesized that bottom-up would control the abundance while top-down would affect the size of those organisms. As predicted, resources were the most important variables determining the abundance of protists, mostly by picophytoplankton and bacteria. The size structure was influenced by both resources and predation. Besides, resource contribution to protist biomass was mainly through herbivory in all phytoplankton sizes, both at the surface and the bottom of the environments.

Keywords: Protists. Microbial food web. Rotifer. Microcrustacea. Picophytoplankton.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Limnology and Oceanography*. Disponível em: <<http://aslo.org/lo/instructions/authors.html>>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	11
2	MATERIAL E MÉTODOS	13
2.1	ÁREA DE ESTUDO.....	13
2.2	AMOSTRAGEM	14
2.3	ANÁLISE LABORATORIAL	15
2.4	ANÁLISE DE DADOS	19
3	RESULTADOS	21
3.1	MATRIZ DE DADOS AMBIENTAIS.....	21
3.2	ABUNDÂNCIA E BIOMASSA DOS COMPONENTES PLANCTÔNICOS.....	21
3.3	INFLUÊNCIA DOS MECANISMO DE CONTROLE SOBRE A ABUNDÂNCIA E BIOVOLUME DOS PROTOZOÁRIOS.....	25
3.4	RELAÇÃO ENTRE OS RECURSOS ALIMENTARES E OS PROTOZOÁRIOS EM DISTINTOS ESTRATOS.....	26
4	DISCUSSÃO	29
4.1	PADRÕES DE ABUNDÂNCIA DAS COMUNIDADES.....	29
4.2	INFLUÊNCIA DOS MECANISMOS DE CONTROLE "BOTTOM UP" E "TOP DOWN" SOBRE A ABUNDÂNCIA E ESTRUTURA DE TAMANHO DOS PROTOZOÁRIOS.....	31
4.3	RELAÇÕES TRÓFICAS ENTRE OS RECURSOS ALIMENTARES E AS DIFERENTES CLASSES DE TAMANHO DOS PROTOZOÁRIOS NOS DIFERENTES ESTRATOS.....	34
	REFERÊNCIAS	37

1 INTRODUÇÃO

A compreensão do funcionamento dos ecossistemas ocorre, em grande parte, por meio do conhecimento das interações dentro de suas teias alimentares, pelas quais ocorre o fluxo de matéria e energia (Pomeroy 1974). Nos ecossistemas aquáticos, desde que surgiram os conceitos de cadeia alimentar microbiana (Pomeroy 1974) e de alça microbiana (Azam et al. 1983), os estudos das interações entre seus componentes foram reconhecidos como de fundamental importância para compreender as teias alimentares, dada a sua importância para a ciclagem de nutrientes, acúmulo de biomassa e fluxo de carbono (Weisse 2002).

Os componentes das teias tróficas microbianas podem ser fortemente afetados por mecanismos de controle ascendentes (“*bottom up*”), relacionados à disponibilidade dos recursos no ambiente (Gasol et al. 1995; Simek et al. 2003) e mecanismos descendentes (“*top down*”), relacionados ao efeito da predação (Gasol et al. 1995; Simek et al. 1997; Auer et al. 2004).

O impacto do mecanismo *bottom-up* ocorre geralmente de maneira lenta dentro do ecossistema (Sommer 2008), sendo os recursos alimentares os principais controladores da abundância das comunidades (Weisse 2002, Palijan 2012). A relação predador-presa está ligada diretamente ao tamanho dos organismos, já que não existe predador que se alimente de todo o espectro de tamanho de seus recursos, assim, estes podem selecionar suas presas por classes de tamanho através de uma predação seletiva (Jürgens & Matz 2002). Desta forma, se a abundância e biomassa do nível trófico inferior permanecem inalteradas, os efeitos *top-down* serão certamente visíveis na estrutura de tamanho dos organismos, o que é conhecido por "cascata trófica parcial" (Sommer 2008).

Dentre os componentes microbianos, os protistas heterotróficos (flagelados e ciliados) constituem-se muitas vezes nos principais consumidores de bactérias e fitoplâncton (Weisse 2002; Callieri et al. 2002; Auer et al. 2004; Comte et al. 2006; Palijan 2012). Há indicadores de que estes microrganismos preferem consumir picocianobactéria em vez de bactérias (Callieri et al. 2002; Tarbe et al. 2011; Fontes & Abreu 2012), e que os ciliados podem satisfazer todas as suas necessidades de carbono em uma dieta exclusiva de picofitoplâncton, já que ele representa uma fonte de alimento em oposição as maiores frações de tamanho do fitoplâncton, que podem ser perdidas por sedimentação ou se integrarem à cadeia alimentar

clássica (Pernthaler et al. 1996; Sarmiento 2012). Os ciliados podem exercer grandes impactos sobre a comunidade de flagelados heterotróficos através da predação (Auer & Arndt 2004). Ressalta-se, ainda, que os protozoários atuam como competidores em relação aos rotíferos, podendo ser também consumidos por alguns destes predadores de maior tamanho e por outros organismos zooplânctônicos, como os microcrustáceos (Sorokin & Paveljeva 1972; Drits & Semenova 1984; Müller et al. 1991; Palijan 2012, Agasild et al. 2013).

Em ambientes tropicais, alguns resultados sugerem a existência de um predomínio de produtores primários de pequeno tamanho corporal devido às elevadas temperaturas (Fernando 1994; Brown et al. 2004; Yvon-Durocher et al. 2011). Dessa forma, o domínio do fitoplâncton de pequeno tamanho nos compartimentos pelágicos permite a inserção de níveis tróficos intermediários, o que sugere um aumento em sua complexidade nestes ambientes (Sarmiento 2012).

A fração de menor tamanho do fitoplâncton, o picofitoplâncton (0,2 a 2 μm), apresenta uma elevada contribuição à produção primária em ambientes tropicais, já que este é constituído principalmente por picocianobactérias (Callieri 2008). Estes organismos são tipicamente r-estrategistas e apresentam taxas mais elevadas de crescimento em altas temperaturas do que o fitoplâncton de maior tamanho (Reynolds 2006).

Em relação à distribuição vertical das comunidades nos ecossistemas aquáticos, tem sido observada uma maior abundância fitoplânctônica na superfície dos ambientes, já que neste estrato da coluna de água existe uma elevada disponibilidade de luz, favorecendo os processos fotossintéticos (Sarmiento et al. 2008). Em contrapartida, maiores abundâncias de bactérias heterotróficas são observadas nas camadas mais profundas da coluna de água, pois nos estratos mais profundos é realizada a maior parte do processo de decomposição, determinando uma elevada produção bacteriana (Gomes & Godinho 2003).

Foi realizada a análise da influência dos mecanismos de controle ascendente e descendente sobre a abundância e a estrutura de tamanho das comunidades de protozoários (flagelados e ciliados). Assim, a seguinte hipótese foi testada: mecanismos de controle ascendentes, relacionados à disponibilidade dos recursos no ambiente, controlam a abundância das comunidades de protozoários, enquanto que mecanismos de controle

descendentes, relacionados ao efeito da predação, controlam o padrão de tamanho destes organismos.

A partir desta hipótese, foi predito que i) mecanismos de controle *bottom-up* controlam a abundância de protozoários, sendo encontrada uma relação positiva entre os recursos (bactérias e fitoplâncton) e os protozoários (flagelados e ciliados); ii) mecanismos de controle *top-down* controlam o padrão de tamanho dos protozoários flagelados e ciliados, onde será encontrada uma relação negativa entre o biovolume dos protozoários (flagelados e ciliados) e dos organismos zooplancônicos; e iii) na subsuperfície, os recursos mais importantes para os protozoários (flagelados e ciliados), serão as diferentes frações de tamanho do fitoplâncton; já para os flagelados, que apresentam menores tamanhos corporais, o picofitoplâncton será o recurso mais utilizado. Na camada inferior da coluna de água, acredita-se que as bactérias heterotróficas serão o alimento mais importante, tanto para os ciliados quanto para os flagelados, já que estas predominam em densidades neste estrato da coluna de água.

2 METODOLOGIA

2.1 ÁREA DE ESTUDO

No terço inferior da planície de inundação do alto rio Paraná (Figura 1), que estabelece os limites entre os estados do Paraná e do Mato Grosso do Sul e se constitui no último trecho não represado desse rio em território brasileiro e que drena uma área de mais de 2.800.000 km². Esse trecho da planície de inundação do rio Paraná destaca-se pela sua grande heterogeneidade, devido à presença de inúmeros ambientes, como lagoas de rasas profundidades, sendo estas permanentes ou temporárias, ressacos, canais e rios sustentando uma elevada diversidade de espécies terrestres e aquáticas (Thomaz et al. 2007). Em relação ao grau de trofia, estes ambientes são caracterizados como meso-eutróficos (citação).

Em ambientes tropicais, os sistemas rios-planícies de inundação apresentam variações sazonais associadas às alterações dos níveis hidrométricos que englobam uma fase de inundação e outra de seca (Neiff 1990). Estas variações influenciam diretamente os fatores físicos, químicos e biológicos dos ambientes (Junk et al. 1989) ocasionando mudanças na

características limnológicas, balanços nos processos de respiração e produção e padrões de ciclagem de nutrientes dos diversos ambientes e da calha do rio principal (Thomaz et al. 1991; Neiff 1990).

O padrão de estratificação de lagoas de sistemas rio-planície em tropicais caracteriza-se pela existência de gradientes térmicos acentuados durante os períodos da tarde e noite (Thomaz 1991) e durante a madrugada ocorre a circulação completa da coluna de água, principalmente durante o período de águas baixas, onde as reduzidas profundidades e as baixas temperaturas do ar durante a madrugada favorecem a desestratificação (Thomaz 1991; Lansac-Tôha et al. 1995).

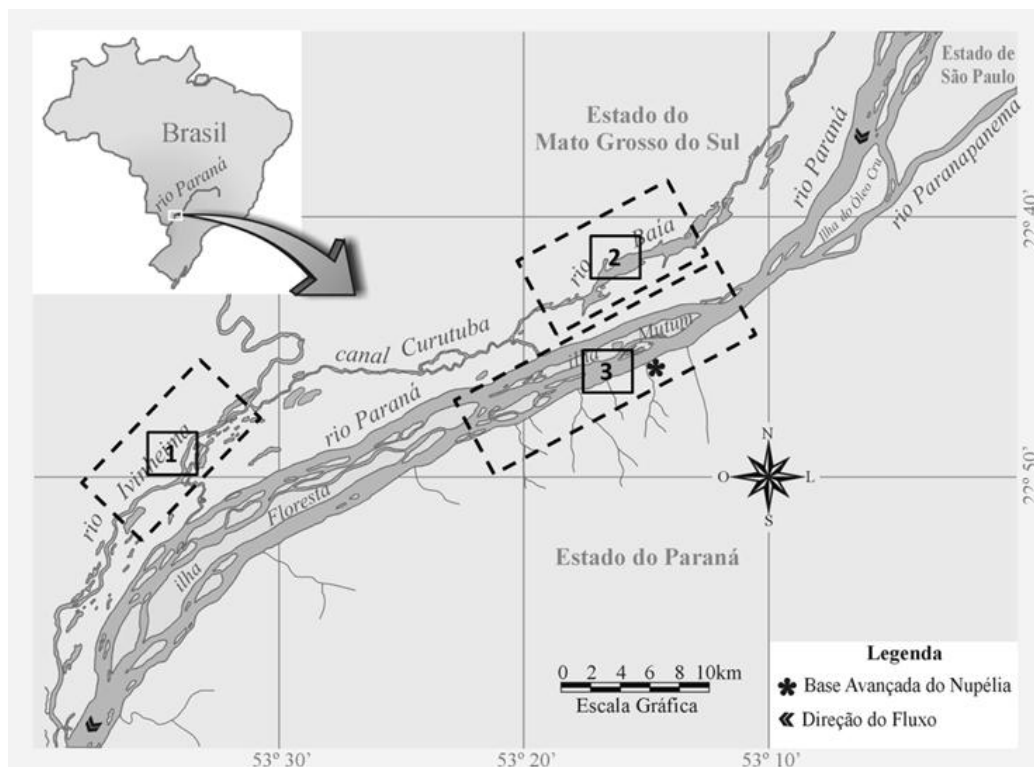


Figura 1: Mapa da planície de inundação do alto rio Paraná com destaque para os três subsistemas: 1) rio Paraná, 2) rio Baía e 3) rio Ivinheima.

2.2 AMOSTRAGEM

A amostragem dos organismos planctônicos foi realizada no período de águas baixas, em 24 ambientes, sendo estes, 12 lagoas conectadas ao canal do rio principal, nove lagoas desconectadas do canal rio principal e três rios pertencentes a três diferentes subsistemas da

planície de inundação do alto rio Paraná (Rio Paraná, Rio Baía e Rio Ivinheima). As coletas foram realizadas à subsuperfície (20 cm abaixo da interface água-ar) de todos os ambientes e próximo ao fundo (20 cm acima do sedimento) dos locais com mais de 1 metro de profundidade, com exceção dos rios, sendo obtidas, desta forma, 42 amostras.

Cinco litros de água foram obtidos para a análise das comunidades microbianas (bacterioplâncton, picofitoplâncton, fitoplâncton, protozoários flagelados e ciliados) com auxílio de frascos plásticos de polietileno (subsuperfície) e garrafa de Van Dorn (fundo).

Para a análise do bacterioplâncton, picofitoplâncton e protozoários flagelados foram reservados 100 mL de água do total coletado de cada amostra. Posteriormente, estas amostras foram fixadas com uma solução composta de formaldeído tamponado com borato, lugol alcalino e tiosulfato de sódio (Sherr & Sherr 1993). Foram separadas alíquotas de 50mL de água, fixadas *in situ* com lugol acético para análise da comunidade fitoplanctônica.

Para as análises dos atributos da comunidade de ciliados planctônicos foram separados 4 litros de água do total coletado. A amostra foi concentrada (de 4L para 100 mL) com auxílio de rede com malha de 5 µm para análise direta *in vivo* em laboratório.

Amostras da comunidade zooplânctônica foram obtidas com o auxílio de uma motobomba, sendo um volume de 200 litros filtrado em rede de plâncton de 68 µm de abertura de malha. As amostras foram fixadas com formaldeído tamponado com carbonato de cálcio em uma concentração final de 4%.

Concomitantemente as amostragens biológicas também foram obtidas as variáveis ambientais que foram constituídas pela temperatura da água, concentração de oxigênio dissolvido (medidor YSI 550A), pH, condutividade elétrica da água (medidores YSI 63), nitrogênio total (Mackereth et al., 1978), fósforo total (Golterman et al., 1978), transparência da água e profundidade (disco de Secchi).

2.3 ANÁLISE LABORATORIAL

- *Bacterioplâncton*

O bacterioplâncton foi analisado a partir da filtragem de subamostras de 200 μL de amostra em filtro preto Nucleopore/Watchman com 0,2 μm de abertura de poro, coradas com aproximadamente 1 mL do fluorocromo 4,6'-diamidino-2-fenil-indole (DAPI) a 0,1 %, durante 15 minutos, no escuro. Em seguida, os filtros foram montados em lâminas, e estocados em freezer a -8°C até a contagem em microscópio. As bactérias foram quantificadas e medidas em aumento de 1000x em microscópio de epifluorescência (OLYMPUS BX51) a partir de imagens dos campos que foram capturadas utilizando-se do Sistema de Análise de Imagem "Image Pro Express", sendo contados dez campos por amostra (Porter & Feig 1980) e medidas 100 células bacterianas.

A densidade foi estimada de acordo com Waterbury et al (1986). Também foram calculados o biovolume em μm^3 (Posch et al. 1997) e a biomassa usando o fator de conversão $C=120*V^{0.72}$ em fg C μm^3 , onde V= biovolume celular (Norland 1993).

- *Picofitoplâncton*

O picofitoplâncton foi estimado baseado na fluorescência natural dos pigmentos (clorofila a e ficobilinas) (Waterbury et al.1986) a partir do mesmo método utilizado para as bactérias, entretanto o volume da subamostra filtrada foi de 2 a 5 mL. As células foram quantificadas em aumento de 1000x em microscópio de epifluorescência (OLYMPUS BX51) equipado com filtros de excitação que selecionam o comprimento de luz que incide sobre a amostra. A fim de detectar o pigmento clorofila *a* foi utilizado o filtro de excitação de luz azul (450 a 490 nm) e para detectar os pigmentos ficoeritrina e ficocianina, presentes em algumas cianobactérias, foi usado o filtro de excitação de luz verde (546 nm) (Waterbury et al.1986). Para as estimativas de densidade foram contados 30 campos ou um mínimo de 100 células (Okada et al. 2007) a partir de imagens capturadas através do Sistema de Análise de Imagem "Image Pro Express". Além disso, 50 células de cada amostra foram medidas em comprimento e largura para as estimativas de biovolume (Waterbury et al.1986) e biomassa, a partir do fator de conversão $1\mu\text{m}^{-3}= 200 \text{ fg C}$ (Weisse 1993).

- *Fitoplâncton*

A densidade fitoplanctônica foi estimada mediante o uso de um microscópio invertido, segundo o método de Utermöhl (Utermöhl 1958). O volume sedimentado foi definido de acordo com a concentração de algas e/ou detritos presentes na amostra e o tempo de sedimentação conforme a altura da câmara de sedimentação, sendo de pelo menos três horas para cada centímetro de altura da câmara (Margalef 1983). A contagem foi feita aleatoriamente, por campos, até a obtenção de 100 indivíduos da espécie mais frequente, sendo o erro inferior a 20%, com um coeficiente de confiança de 95% (Lund et al. 1958). O cálculo dos valores de densidade foram realizados de acordo com APHA (1998). O volume de cada célula foi calculado a partir de modelos geométricos aproximados à forma dos indivíduos como esferas, cilindros, cones, paralelepípedos, pirâmides, elipses e outros (Sun & Liu 2003). A biomassa fitoplanctônica foi estimada através do fator de conversão $1 \mu\text{m}^{-3} = 200 \text{ fg C}$ (Margalef 1983). Este grupo foi classificado de acordo com o tamanho em nanofitoplâncton e microfitoplâncton.

- *Flagelados heterotróficos*

Para a determinação da densidade dos flagelados heterotróficos foram montadas lâminas semipermanentes através de filtragem de subamostras de 10 mL em filtro preto Nucleopore/Watchman de $0,8 \mu\text{m}$ de abertura, corado com DAPI (fluorocromo 4,6'-diamidino-2-fenil-inole, a 0,1%) durante 15 minutos. Após esse procedimento, as lâminas foram armazenadas em refrigerador e, posteriormente, analisadas no aumento de 1000x em microscópio de epifluorescência (OLYMPUS BX51). Os flagelados foram visualizados sob luz UV, sendo a diferenciação e a quantificação dos flagelados pigmentados e heterotróficos, realizada simultaneamente, sob luz azul, utilizando-se como critério a baixa fluorescência e a cor azulada dos nanoflagelados heterotróficos, em contraste com a cor avermelhada dos flagelados autotróficos. Foram contados 100 campos para cálculos de densidade e todas as células encontradas foram medidas em comprimento e largura para estimativas de biovolume celular em μm^3 (Ohno et al. 2013) e biomassa através do fator de conversão $1 \mu\text{m}^{-3} = 220 \text{ fg C}$ (Borsheim & Bratbak 1987). Os flagelados heterotróficos foram separados por classes de tamanho, sendo classificados como $<5 \mu\text{m}$ e $>5 \mu\text{m}$.

- *Ciliados*

A análise dos ciliados foi realizada *in vivo*, para evitar perda de células e alterações nas formas e dimensões celulares dos indivíduos decorrentes da fixação, em microscópio óptico comum, em aumentos de 100x e 400x, com auxílio de bibliografia especializada (Corliss 1979; Foissner et al. 1999).

Além disso, após a conclusão das contagens, uma análise qualitativa de cada amostra foi realizada a fim de identificar espécies raras que não foram registradas nas alíquotas durante a contagem dos ciliados. Para tal, sub-amostras de 1 mL foram analisadas em câmaras de Sedgewick-Rafter.

A partir das medidas de comprimento e largura e das formas geométricas conhecidas das espécies foram estimados os valores de biovolume e biomassa, através do fator de conversão $1\mu\text{m}^3 = 140 \text{ fg C}$ (Müller & Geller 1993). Os ciliados foram agrupados em três classes de tamanho: $<40\mu\text{m}$, $40\text{-}100\mu\text{m}$ e $>100\mu\text{m}$ (Agasild et al. 2013).

- *Zooplâncton*

A densidade da comunidade zooplanctônica (expressa em indivíduos. m^{-3}) foi avaliada a partir da contagem dos organismos, em câmaras de Sedgewick-Rafter, de no mínimo 50 indivíduos de cada grupo (rotíferos, cladóceros, formas jovens e adultos de copépodes) de acordo com a metodologia sugerida por Botrell et al (1976), onde três sub-amostragens subsequentes, obtidas com pipeta do tipo Hensen-Stempel (2,5 mL), foram contadas em microscópio óptico comum. As amostras que apresentaram um reduzido número de organismos foram quantificadas na íntegra.

A partir das medidas corporais e das formas geométricas obtidas de 50 indivíduos de cada grupo, sendo considerado o maior diâmetro, excluindo espinhos, cerdas e ornamentos, foram realizados os cálculos para estimativa de biovolume (rotíferos: Ruttner-Kolisko 1977; microcrustáceos: Lawrence et al. 1986). O teor de carbono foi calculado assumindo que o peso seco tem relação com o carbono na proporção de 10:4, para os microcrustáceos (Gorsky et al. 1988) e 10:1 para rotíferos (Holarek 1999).

2.4 ANÁLISE DOS DADOS

A fim de testar as predições *i* e *ii*, a seleção do modelo apropriado que prediz os padrões observados foi realizada de acordo com o Critério de Informação de Akaike (AIC; Burnham & Anderson 2002). Diferentes modelos foram testados considerando variáveis explanatórias que, de acordo com a literatura, são as principais controladoras da densidade e biovolume de flagelados heterotróficos (HF) e ciliados (CIL). Nesses modelos, os coeficientes *a* e *b* são, respectivamente, o intercepto e o coeficiente angular.

Por exemplo, considerando um controle predominantemente descendente e de acordo com os dados disponíveis os seguintes modelos lineares foram testados a fim de encontrar os melhores modelos que predizem se a densidade e o biovolume de flagelados estão sendo controlados por seus predadores:

- (1) $HF = a + b[\text{densidade ou biovolume de ciliados}]$
- (2) $HF = a + b[\text{densidade ou biovolume de rotíferos}]$
- (3) $HF = a + b[\text{densidade ou biovolume de microcrustáceos}]$

Considerando um controle predominantemente ascendente, o seguinte modelo foi testado a fim de predizer se a densidade e o biovolume de flagelados estão sendo controlados pelos recursos alimentares:

- (4) $HF = a + b[\text{densidade ou biovolume de bactérias}]$
- (5) $HF = a + b[\text{densidade ou biovolume de picofitoplâncton}]$
- (6) $HF = a + b[\text{densidade ou biovolume de nanofitoplâncton}]$

Para os ciliados, considerando um controle predominantemente descendente e de acordo com os dados disponíveis os seguintes modelos lineares foram testados a fim de encontrar aqueles que predizem se a densidade e o biovolume de ciliados estão sendo controlados por seus predadores:

- (1) $CIL = a + b[\text{densidade ou biovolume de rotíferos}]$
- (2) $CIL = a + b[\text{densidade ou biovolume de microcrustáceos}]$

Considerando um controle predominantemente ascendente, o seguinte modelo foi testado a fim de prever se a densidade e o biovolume de ciliados estão sendo controlados pelos recursos alimentares:

(3) $CIL = a + b[\text{densidade ou biovolume de bactérias}]$

(4) $CIL = a + b[\text{densidade ou biovolume de picofitoplâncton}]$

(5) $CIL = a + b[\text{densidade de ou biovolume de nanofitoplâncton}]$

(6) $CIL = a + b[\text{densidade de ou biovolume de microfitoplâncton}]$

(7) $CIL = a + b[\text{densidade de ou biovolume de HF}]$

Os demais modelos testados foram aqueles que consideraram os efeitos conjuntos e nas diferentes combinações possíveis de predadores e recursos.

Considerando todos os modelos candidatos, foram calculadas as diferenças no critério de informação de Akaike (AIC_c) corrigido para pequenas amostras (Δ_i). O modelo apropriado que prediz a variação dos dados possui $\Delta_i = 0$. Entretanto, valores de $\Delta_i < 2$ indicam modelos tão plausíveis quanto o modelo mais adequado (Burnham & Anderson 2002). As análises baseadas no critério de informação de Akaike, são para selecionar os modelos mais adequados, e foram realizadas utilizando o programa Spatial Analysis in Macroecology (SAM) (Rangel et al. 2006).

A fim de testar a predição *iii*, foi realizada uma análise de caminhos (“Path Analysis”; Shipley 2002) que foi utilizada a fim de testar os modelos que descrevem as relações entre as comunidades aquáticas. Foram examinadas as relações entre a biomassa dos diversos tipos de recursos alimentares e os protozoários (flagelados e ciliados), sendo que quatro modelos foram construídos para as teias alimentares planctônicas, dois para flagelados e dois para ciliados, com dados agrupados por estratos da coluna de água (subsuperfície e fundo). As interações entre bactérias, picofitoplâncton, nanofitoplâncton, microfitoplâncton, flagelados heterotróficos e ciliados foram analisadas. De acordo com Legendre & Legendre (2012), a análise de caminhos é uma extensão da regressão linear múltipla, que permite a decomposição e interpretação de relações lineares entre um (pequeno) número de descritores. Uma grande

vantagem desta análise é que nos permite afirmar formalmente e testar uma hipótese a priori sobre as relações causais entre as variáveis. Na análise de caminhos, uma hipótese específica pode ser representada como diagrama de caminho de entrada. A força das relações entre as variáveis é medida pelo coeficientes de caminho (isto é, os coeficientes de regressão parcial padrão). Mais detalhes sobre a análise de caminhos podem ser encontrados em Sokal & Rohlf (1995). O software estatístico SYSTAT (Wilkinson 2010) foi utilizado para a realização desta análise.

3 RESULTADOS

3.1 MATRIZ DE DADOS AMBIENTAIS

Os resultados médios, mínimos e máximos das variáveis ambientais obtidos na subsuperfície e fundo dos ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná são apresentados na tabela 1. Os valores médios encontrados para as variáveis limnológicas apresentaram pouca variação entre os diferentes estratos (Tabela 1).

Tabela 1. Valores médios, mínimos (Min) e máximos (Max) dos parâmetros limnológicos dos ambientes da Planície de inundação do alto rio Paraná.

Variáveis	Unidade	Subsuperfície			Fundo		
		Média	Min	Max	Média	Min	Max
Temperatura da água	°C	30.3	27.8	31.8	29.9	27.6	30.8
Oxigênio dissolvido	mg/l.	4.4	0.4	7.3	3.3	0.1	6.2
Condutividade	µS/cm	39.5	22.5	64.7	40.4	22.6	78.3
pH		6.2	3.5	7.3	6.1	3.8	6.8
Profundidade*	m	-	-	-	3.1	1	8
Transparência da água*	cm	51.8	3.4	95	-	-	-
Nitrogênio total	mg/l	7.1	2.1	14	7.8	2.8	15.4
Fósforo total	µg/l	40	8	162	40	2	94

* Os mesmos valores foram registrados para todas as unidades de amostragem.

3.2 ABUNDÂNCIA E BIOMASSA DOS COMPONENTES PLANCTÔNICOS

As bactérias heterotróficas foram constituídas quase em sua totalidade por pequenos cocos, com diâmetros celulares variando entre 0,4 e 0,8 µm. Os valores de abundância (e biomassa) do bacterioplâncton variaram entre $3,1 \times 10^6$ cels.mL⁻¹ (80×10^2 µg C L⁻¹) e

$2,5 \times 10^7$ cels.mL⁻¹ (570×10^2 μ g C L⁻¹), sendo os maiores valores de ambos os atributos encontrados para os ambientes lênticos, principalmente no estrato superior da coluna de água (Figuras 2A e 3A).

Entre as diversas frações de tamanho do fitoplâncton, o picofitoplâncton foi o que apresentou maiores valores de densidade e biomassa (Figuras 2B e 3B). O picofitoplâncton apresentou tamanhos celulares variando entre 0,8 e 1,5 μ m. A abundância (e biomassa) variaram entre $1,7 \times 10^3$ cels.mL⁻¹ ($0,39$ μ g C L⁻¹) e $4,1 \times 10^5$ cels.mL⁻¹ (37 μ g C L⁻¹). Em geral, os maiores valores de densidade foram observados para os ambientes lênticos, sendo distribuídos semelhantemente entre os diferentes estratos da coluna de água (Figura 2B).

O nanofitoplâncton apresentou valores de densidade variando entre 10 ind.mL⁻¹ a 1800 ind.mL⁻¹, sendo estes distribuídos semelhantemente entre os diferentes ambientes com maiores valores na subsuperfície (Figura 2B). Já seus valores de biomassa foram os mais baixos dentre as frações de fitoplâncton, variando entre 1 fg C L⁻¹ e 23×10^4 fg C L⁻¹. A densidade (e biomassa) do microfitoplâncton variou entre 2 ind.mL⁻¹ e 43×10^2 ind.mL⁻¹ ($5,4 \times 10^2$ e $2,5 \times 10^6$ fg C L⁻¹). Esta fração apresentou maiores valores de densidade nos ambientes lênticos, principalmente no estrato inferior da coluna de água (Figura 2B) e maior biomassa nos ambientes lóticos (Figura 3B).

A comunidade de protozoários ciliados apresentou valores totais de densidade e biomassa variando entre 25 cels.L⁻¹ e 2600 cels.L⁻¹ ($0,049$ μ g C L⁻¹ e 50 μ g C L⁻¹). Estes protistas foram divididos em três classes de tamanho, sendo a classe de maiores ciliados (> 100 μ m) a menos abundante e a classe de ciliados de tamanhos celulares médio (40-100 μ m) a mais abundante (Figura 2C).

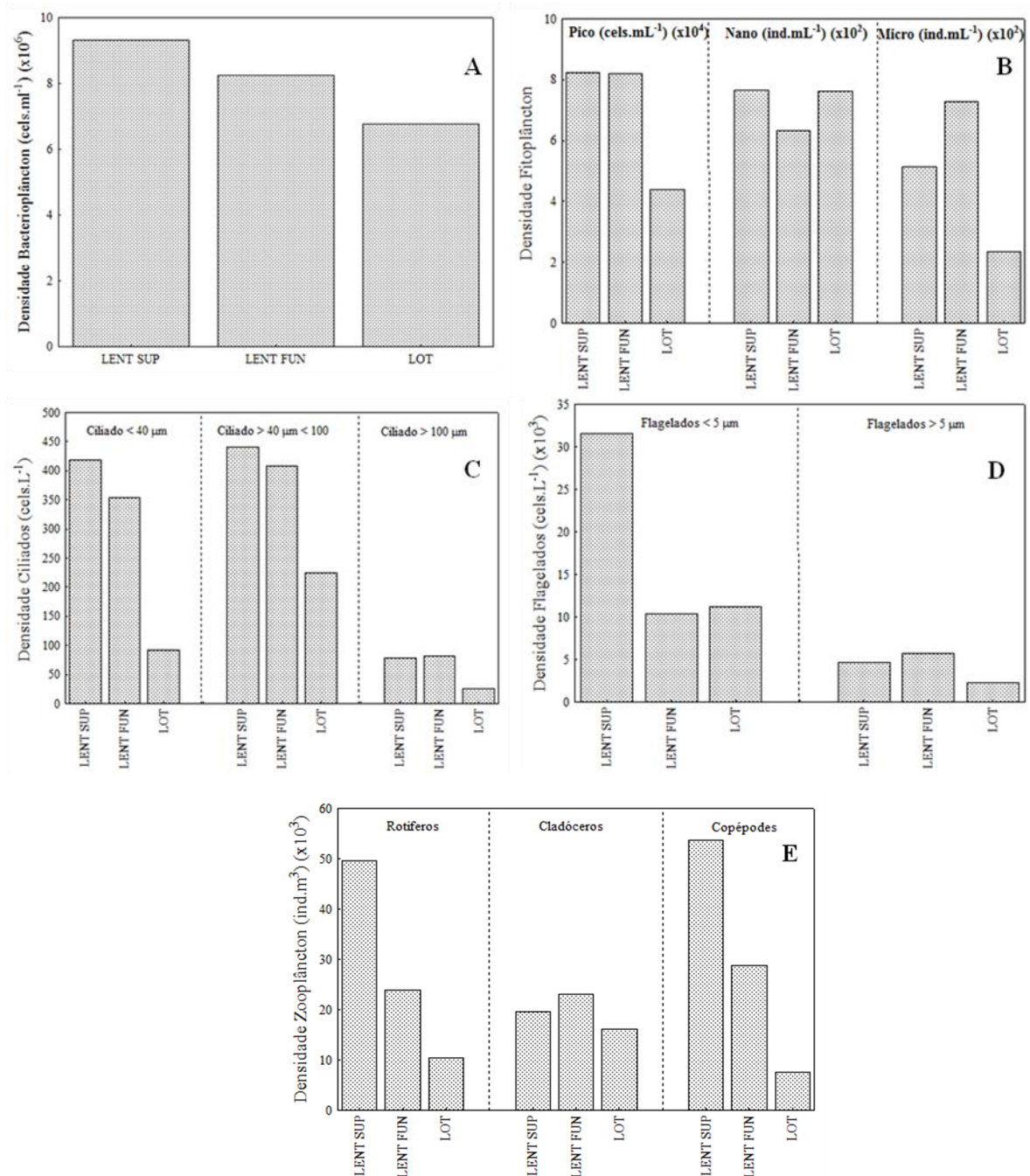


Figura 2. Densidade média dos diferentes componentes plancônicos em distintos ambientes (lênticos: LENT e lóticos: LOT) e estratos da coluna de água (subssuperfície: SUP e fundo: FUN). A) Densidade de bactérias; B) Densidade de fitoplâncton; C) Densidade de ciliados; D) Densidade de flagelados e E) Densidade de organismos zooplancônicos.

A comunidade de flagelados heterotróficos foi classificada em duas categorias, os menores que 5 μm e os maiores que 5 μm . Os valores de densidade variaram de $6,7 \times 10^3$ a

$8,1 \times 10^5$ cels. L^{-1} (Figura 2D) e os de biomassa entre $0,012$ e $1,6 \mu g C L^{-1}$ (Figura 3D). As maiores abundâncias destes protistas foram representadas pela menor fração de tamanho ($<5 \mu m$), em todos os ambientes e estratos da coluna de água (Figura 2D). As maiores biomassas foram observadas para a classe de tamanho de flagelados maiores que $5 \mu m$, nos ambientes lenticos (Figura 3D).

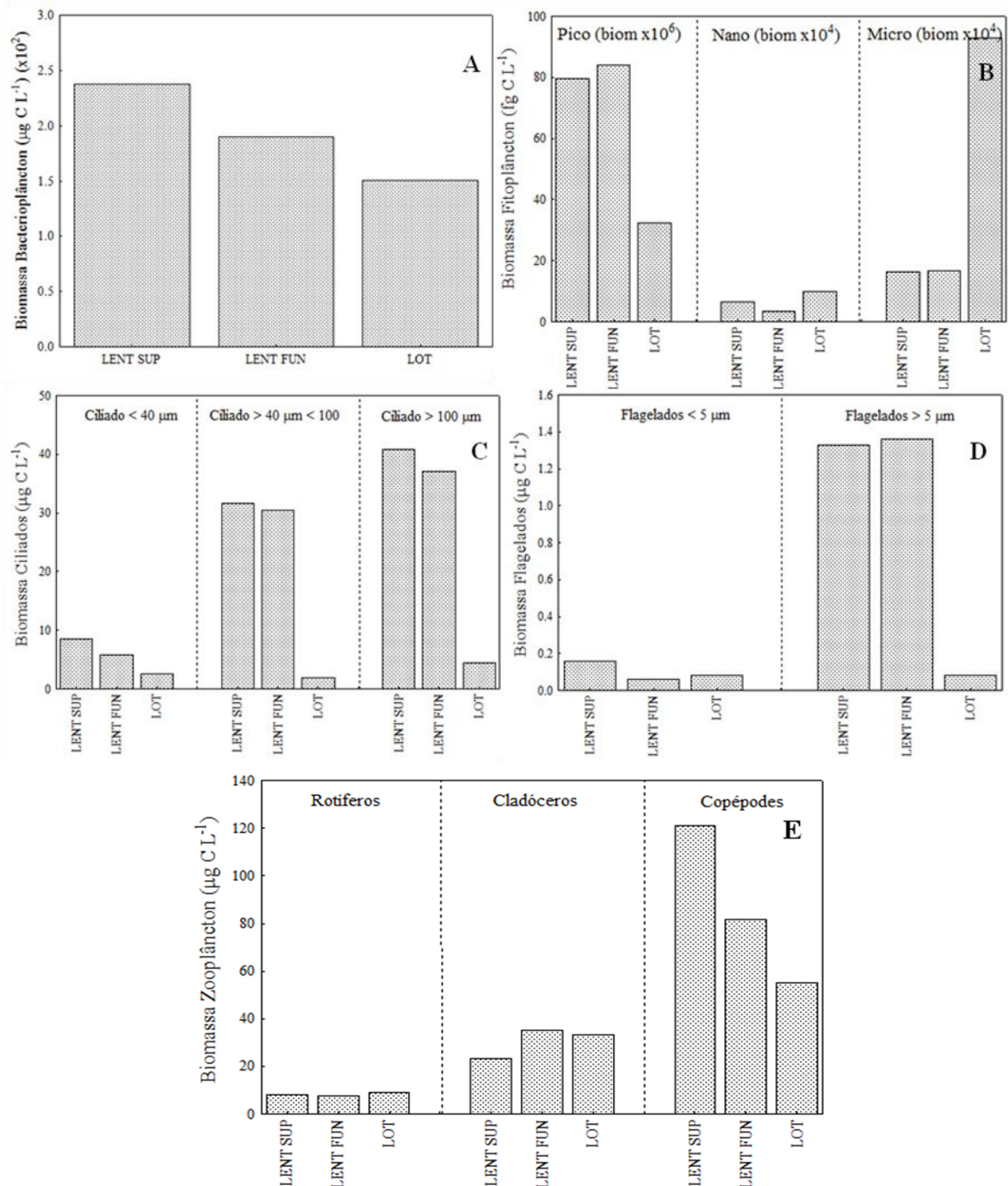


Figura 3. Biomassa média dos diferentes componentes planctônicos em distintos ambientes (lênticos: LENT e lóticos: LOT) e estratos da coluna de água (subsuperfície: SUP e fundo: FUN). A) Biomassa de bactérias; B) Biomassa de fitoplâncton; C) Biomassa de ciliados; D) Biomassa de flagelados e E) Biomassa de organismos zooplanctônicos.

Em geral, as maiores densidades dos organismos zooplanctônicos foram observadas para os rotíferos e copépodes, principalmente na subsuperfície dos ambientes lênticos. Já os cladóceros constituíram o grupo menos abundante, com maiores valores de densidade no fundo de ambientes lênticos (Figura 2E). Em relação à biomassa, o grupo que apresentou maiores valores foram os copépodes, em especial, na subsuperfície dos ambientes lênticos, onde também observaram-se maiores densidades. As menores biomassas foram observadas para os rotíferos (Figura 3E).

3.3 INFLUÊNCIA DOS MECANISMO DE CONTROLE SOBRE A ABUNDÂNCIA E BIOVOLUME DOS PROTOZOÁRIOS

O modelo mais adequado para explicar a variação da densidade de flagelados de acordo com as diferenças AICc (Δi) incluiu somente a densidade de rotíferos. Como o coeficiente de regressão padronizado (coeficientes *beta*) foi positivo, pode-se inferir que o aumento da densidade de flagelados esteve associado a um aumento na densidade de rotíferos (Tabela 2). O segundo modelo mais adequado incluiu apenas a abundância do picofitoplâncton. Porém, outros seis modelos apresentaram $AICc \leq 2$.

Para explicar a variação na densidade de ciliados de acordo com as diferenças AICc (Δi) o modelo mais adequado também incluiu a densidade de rotíferos, com o coeficiente de regressão padronizado (coeficientes *beta*) positivo. Porém, mais dois modelos, incluindo também a densidade de picofitoplâncton e bacterioplâncton, apresentaram $AICc \leq 2$. Assim, as densidade de rotíferos e picofitoplâncton foram as variáveis explanatórias incluídas no segundo modelo e as densidade de rotíferos e bactérias foram as incluídas no terceiro modelo (Tabela 2).

Para explicar as variações de biovolume de flagelados, o modelo mais adequado de acordo com as diferenças AICc (Δi) incluiu os biovolumes de bactérias e rotíferos. Entretanto, outros dois modelos apresentaram $AICc \leq 2$, um com os biovolumes de bactérias, nanofitoplâncton e rotíferos, e outro com bactérias, rotíferos e ciliados (Tabela 2).

Tabela 2. Modelos considerados parcimoniosos para explicação das densidades e biovolumes de flagelados e ciliados. Como critério de seleção de modelos, aqueles com $AICc < 2$ foram considerados os melhores modelos aproximados, de acordo com Burnham & Anderson (2002). w_i é o peso de Akaike e indica a probabilidade de um determinado modelo, dentre todos os testados, ser o mais parcimonioso.

Modelos	coef. β	r^2	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Densidade Flagelados					
*Rotíferos	0.17	0.029	142.212	0	0.091
*Picofitoplâncton	-0.16	0.021	142.531	0.319	0.078
Densidade Ciliados					
*Rotíferos	0.49	0.238	40.805	0	0.165
*Rotíferos, picofitoplâncton	0.49; 0.15	0.258	42.219	1.414	0.081
*Rotíferos, bactérias	0.49; -0.10	0.248	42.747	1.942	0.062
Biovolume Flagelados					
*Bactérias, rotíferos	-0.54; -0.49	0.273	74.25	0	0.263
*Bactérias, nanofitoplâncton, rotíferos	-0.54; 0.17; -0.49	0.302	75.227	0.977	0.161
*Bactérias, rotíferos, ciliados	-0.54; -0.49; -0.13	0.285	76.201	1.951	0.099
Biovolume Ciliados					
*Picofitoplâncton, microfitoplâncton, rotíferos, microcrustáceos	0.32; -0.27; 0.29; -0.30	0.271	63.589	0	0.076
*Picofitoplâncton, nanofitoplâncton, microfitoplâncton, rotíferos, microcrustáceos	0.32; 0.15; -0.27; 0.29; -0.30	0.308	64.472	0.884	0.049
*Picofitoplâncton, microfitoplâncton, rotíferos	0.32; -0.27; 0.29	0.194	64.854	0.531	0.04
*Picofitoplâncton, rotíferos, microcrustáceos	0.32; 0.29; -0.30	0.189	65.094	1.506	0.036
*Picofitoplâncton, microcrustáceos	0.32; -0.30	0.129	65.331	1.743	0.032

Já para o biovolume de ciliados, o modelo mais adequado incluiu os biovolumes de picofitoplâncton ($0.322 \pm 0,97$), microfitoplâncton ($-0.271 \pm 0,16$), rotíferos ($0.29 \pm 0,22$) e microcrustáceos ($-0.30 \pm 0,16$). Porém, outros quatro modelos apresentaram $AICc \leq 2$, sendo que o segundo modelo incluiu as mesmas variáveis explanatórias que o primeiro modelo, apenas com o acréscimo do nanofitoplâncton ($0.151 \pm 0,23$) (Tabela 2).

3.4 RELAÇÃO ENTRE OS RECURSOS ALIMENTARES E OS PROTOZOÁRIOS EM DISTINTOS ESTRATOS

Os resultados da análise de caminhos, no modelo para os flagelados heterotróficos, no estrato da subsuperfície, mostraram um coeficiente de caminho significativamente positivo entre os flagelados heterotróficos maiores que $5 \mu m$ e o picofitoplâncton (Figura 4).

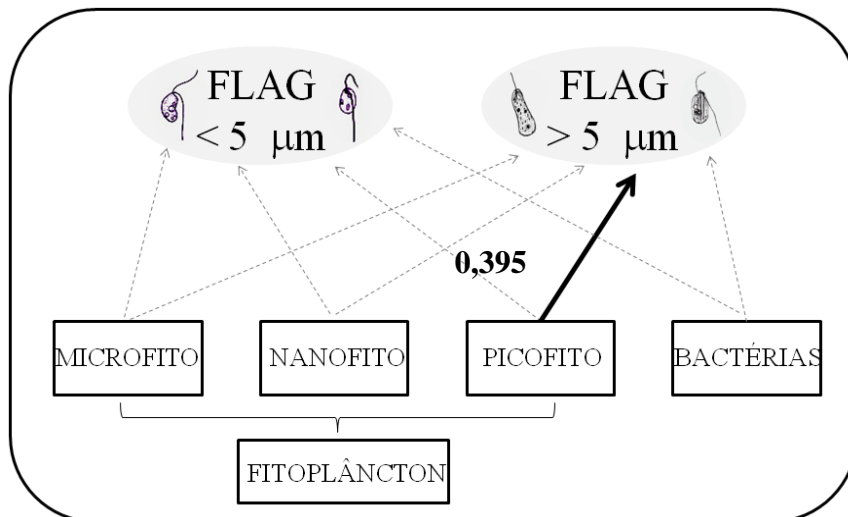


Figura 4. Representação do modelo de análise de caminhos para a comunidade de flagelados heterotróficos na subsuperfície dos ambientes. As setas escuras e grossas indicam coeficientes significativos, sendo as contínuas os coeficientes de caminho positivos e as pontilhadas os negativos.

No estrato inferior da coluna de água, o modelo para os flagelados incluiu dois coeficientes significativos, um deles negativo, entre flagelados heterotróficos maiores que 5 μm e as bactérias, e outro positivo, entre esta mesma fração de flagelados e o nanofitoplâncton (Figura 5).

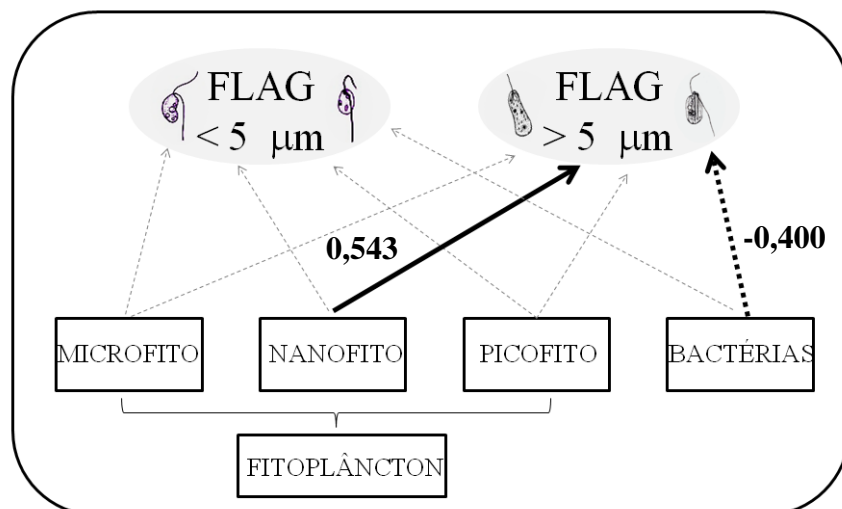


Figura 5. Representação do modelo de análise de caminhos para a comunidade de flagelados heterotróficos na subsuperfície dos ambientes. As setas escuras e grossas indicam coeficientes significativos, sendo as contínuas os coeficientes de caminho positivos e as pontilhadas os negativos.

No modelo para os ciliados, na subsuperfície, dois coeficientes de caminho significativamente positivos foram observados entre ciliados menores que 40 μm e o

nanofitoplâncton e entre os ciliados de 40-100 μm e os flagelados maiores que 5 μm . Um coeficiente significativamente negativo foi encontrado para os ciliados de 40-100 μm e o microfitoplâncton (Figura 6).

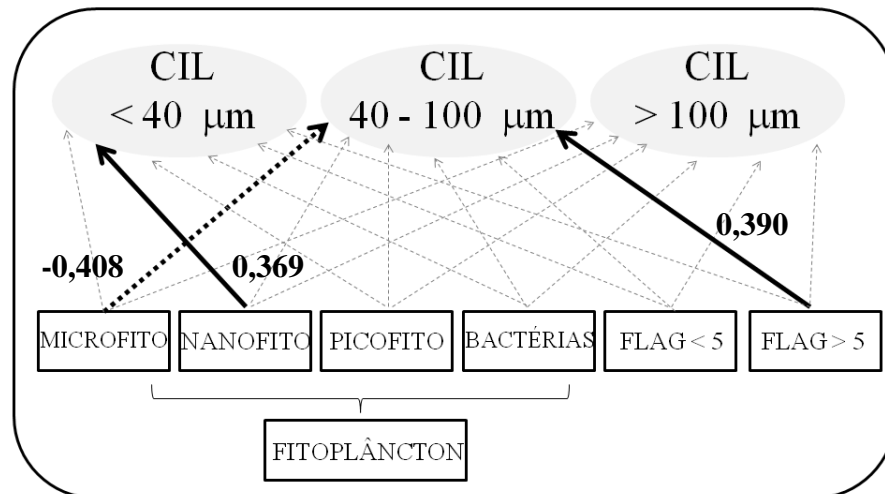


Figura 6. Representação do modelo de análise de caminhos para a comunidade de ciliados na subsuperfície dos ambientes. As setas escuras e grossas indicam coeficientes significativos, sendo as contínuas os coeficientes de caminho positivos e as pontilhadas os negativos.

No região próxima ao fundo, para os ciliados, o modelo incluiu três coeficientes significativamente negativos, entre as três classes de tamanho de ciliados e o microfitoplâncton e três coeficientes significativamente positivos, entre ciliados de 40-100 μm e o picofitoplâncton, ciliados de 40-100 μm e flagelados menores que 5 μm e entre ciliados maiores que 100 μm e picofitoplâncton (Figura 7).

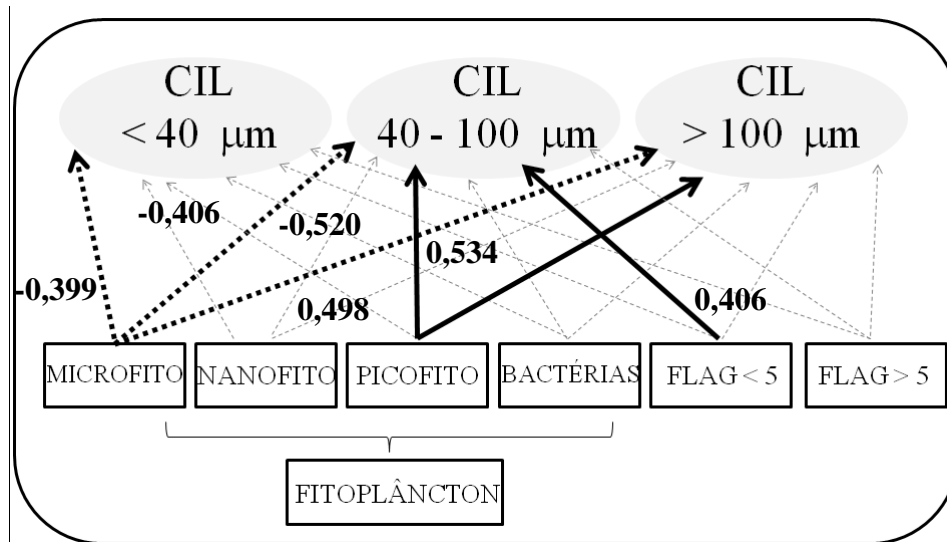


Figura 7. Representação do modelo de análise de caminhos para a comunidade de ciliados na subsuperfície dos ambientes. As setas escuras e grossas indicam coeficientes significativos, sendo as contínuas os coeficientes de caminho positivos e as pontilhadas os negativos.

4 DISCUSSÃO

4.1 PADRÕES DE ABUNDÂNCIA DAS COMUNIDADES

Os valores de densidade e biomassa do bacterioplâncton obtidos neste trabalho foram semelhantes aos encontrados em outros trabalhos realizados para esta mesma planície de inundação (Carvalho et al. 2003). Em ambientes temperados, Comte et al (2006) encontraram densidades bacterianas variando entre 5.95×10^5 e 9.98×10^6 cels.mL⁻¹ e valores de biomassa entre 15,1 $\mu\text{g C L}^{-1}$ e 161 $\mu\text{g C L}^{-1}$, valores um pouco inferiores aos encontrados. O tamanho das células bacterianas registrados aqui também foi semelhante ao encontrado em outros locais, como no rio Loire, localizado na França, onde as células bacterianas apresentaram tamanhos entre 0,7 e 3,5 μm , mas com claro predomínio de bactérias menores que 1 μm (Picard & Lair 2005).

O picofitoplâncton foi o principal produtor primário durante o período amostrado. Os dados encontrados aqui são semelhantes aos de regiões tropicais e superiores aos registrados em regiões temperadas. Sarmiento et al (2008) encontrou para o lago Kivu, na África, densidades de até 2×10^5 cel.mL⁻¹, sendo que a abundância do picofitoplâncton permaneceu elevada durante todo ano. No lago Maggiore, na Itália, por exemplo, o picofitoplâncton não

ultrapassou densidades superiores a $350 \times 10^3 \text{ cel.mL}^{-1}$ (Callieri et al. 2012) e os picos de abundâncias ocorreram somente no verão e início de outono. A abundância do picofitoplâncton superior nas regiões tropicais pode ser atribuída a uma radiação solar constante, maior transparência da água e uma eficiente reciclagem de nutrientes, favorecida pela alta atividade biológica nessas águas quentes (Sarmiento et al. 2008).

O picofitoplâncton apresentou valores de abundância e biomassa superiores em relação às outras frações de tamanho do fitoplâncton e este fato é comum para águas continentais com baixo grau de trofia. Tarbe et al (2011) encontraram para um lago tropical oligotrófico que a biomassa do picofitoplâncton correspondia cerca de 70% da biomassa total do fitoplâncton. Isto é atribuído devido a sua capacidade de obtenção de recursos nessas águas pouco produtivas e às diferenças nas taxas de crescimento intrínsecas entre o picofitoplâncton e células de fitoplâncton maiores (Sarmiento 2012).

Os ciliados apresentaram menores valores de densidade e biomassa do que em outros trabalhos. Picard & Lair (2005) encontraram uma densidade variando entre 55 e $99,1 \times 10^3 \text{ cels.L}^{-1}$ para um rio eutrófico de ambiente temperado, e Comte et al (2006) observou biomassas de ciliados variando entre 4,9 e $9,9 \times 10^2 \mu\text{g C L}^{-1}$ para o lago Bourget, na França. Chen et al (2012) encontraram ciliados de tamanhos corporais entre 15 e 85 μm e um predomínio de ciliados menores que 45 μm , que perfaziam de 79 a 96% da abundância total destes protistas. Jürgens & Jeppesen (2000) também observaram o predomínio de ciliados de pequenos tamanhos celulares (15 - 25 μm). A maior parte da abundância de ciliados foi representada pelos tamanho médios (40-100 μm), seguidos pelos de menores tamanhos (<40 μm).

Para os flagelados heterotróficos, a densidade e biomassa foram inferiores ao observado por outros autores, como Fontes & Abreu (2012) que encontraram densidades variando entre 8×10^5 e $10,83 \times 10^6 \text{ cels.L}^{-1}$ e valores de biomassa entre 4 e $67 \mu\text{g C L}^{-1}$ em ambientes com baixas concentrações de oxigênio. Em relação ao tamanho destes microrganismos, outras pesquisas também encontraram flagelados com tamanhos semelhantes e uma grande representatividade das formas menores que 5 μm (Pecqueur et al. 2011).

Os organismos zooplanctônicos foram representados em maior densidade por copépodes e rotíferos, sendo que muitas vezes, entre os organismos do mesozooplâncton, os copépodes são os mais abundantes predadores em lagos oligotróficos e ecossistemas marinhos (Brett et al. 1994; Sommer & Sommer 2006). A grande contribuição dos rotíferos é devido ao fato de estes organismos serem oportunistas e sua densidade ser caracterizada por variações temporais relativas a mudanças das condições ambientais (Allan 1976). Para os cladóceros, valores semelhantes de densidade foram observados em ambientes da mesma planície de inundação estudada (Rossa et al. 2001).

Em relação à biomassa, o padrão encontrado também foi documentado em outros lagos de ambientes tropicais, com domínio de copépodes e com menores contribuições dos cladóceros para a biomassa total zooplanctônica (Isumbisho et al. 2006). A baixa contribuição da biomassa de rotíferos ocorre devido aos pequeno tamanhos destes organismos em comparação aos outros componentes do zooplâncton, que variam entre 100 e 500 μm (Koste 1978).

4.2 INFLUÊNCIA DOS MECANISMOS DE CONTROLE "BOTTOM UP" E "TOP DOWN" SOBRE A ABUNDÂNCIA E ESTRUTURA DE TAMANHO DOS PROTOZOÁRIOS

Nas últimas décadas, muito se tem discutido sobre a importância dos recursos alimentares (*bottom-up*) e da influência dos predadores (*top-down*) no controle das comunidades de protozoários (Jack & Gilbert, 1997; Agasild et al. 2013). Estes dois mecanismos atuam de maneira simultânea na alteração da abundância e biomassa das comunidades (Gasol et al. 1995) e, desta forma, não se deve avaliar qual destes fatores está atuando isoladamente, mas sim determinar quais características estão sendo afetadas por esses mecanismos.

Os rotíferos foram os únicos possíveis predadores que influenciaram a abundância tanto de flagelados heterotróficos quanto de ciliados, entretanto estes apresentaram uma correlação positiva com os protozoários (Figura 4 e 5). Os rotíferos estão localizados nos níveis intermediários da cadeia alimentar, sendo consumidos por microcrustáceos e atuando

como predadores ou competidores dos protozoários, já que se alimentam destes, além de bactérias heterotróficas e de diversas frações do fitoplâncton (Stoecker & Egloff, 1987).

Estes organismos geralmente não são capazes de suprimir a abundância de protozoários através da pressão de predação, pois os protistas apresentam elevadas taxas de replicação que são consideravelmente maiores que as taxas de predação exercida pelos rotíferos (Pauleto et al. 2009). Portanto, o mecanismo de controle *bottom-up* se sobressaiu em relação ao *top-down*, já que os rotíferos embora aparentemente se beneficiem dos protozoários como recurso, parecem não causar depressão em suas abundâncias.

Além disso, as correlações positivas podem sugerir que ambos estão se beneficiando de um recurso comum, através de um mecanismo de controle *bottom-up*, no caso as bactérias heterotróficas e/ou o picofitoplâncton. Schöl et al (2002) encontraram para o rio Reno que os rotíferos exerciam elevadas taxas de consumo sobre o fitoplâncton, porém, as maiores densidades de fitoplâncton culminaram em elevadas abundâncias dos rotíferos, sendo este fato atribuído a uma regulação desta comunidade por mecanismos *bottom up* de controle.

O biovolume de flagelados heterotróficos foram aparentemente regulados pela predação por rotíferos e ciliados (correlações negativas), além da influência dos recursos alimentares (bactérias e nanofitoplâncton) (Figura 6). Ao contrário dos microcrustáceos, que não conseguem capturar pequenas partículas (menores que 5 μm) de maneira eficaz, os rotíferos conseguem capturar e ingerir partículas de uma ampla gama de tamanho (0,5 a 200 μm), incluindo bactérias, flagelados e ciliados (Rothhaupt 1990).

Correlações entre rotíferos e flagelados heterotróficos têm sido amplamente documentadas em ecossistemas aquáticos (Cushing 1976; Dolan & Gallegos 1991). Arndt (1993) desenvolveu experimentos de longa duração em microcosmos que demonstraram que os rotíferos foram capazes de selecionar diferentes espécies de flagelados de tamanhos semelhantes e que estes pareciam ser o item alimentar preferido desses organismos.

Apesar da predação por rotíferos não diminuir a abundância de flagelados, como discutido anteriormente, estes tiveram efeitos negativos sobre o tamanho destes protozoários, o que pode indicar que estes organismos zooplancctônicos estão exercendo uma predação seletiva em determinadas classes de tamanho.

Da mesma maneira, os ciliados também não apresentaram impactos negativos sobre a abundância dos flagelados, mas alteraram negativamente seu biovolume. Apesar de muitos estudos relatarem os impactos da predação dos ciliados sobre a abundância de flagelados heterotróficos (Jürgens et al. 1996; Chen et al. 2012), pouco foi relatado sobre o efeito *top-down* no tamanho destes microrganismos, uma vez que a maior parte dos trabalhos sobre teia alimentar microbiana utiliza estes organismos como competidores, visando entender os efeitos destes protistas sobre a dinâmica bacteriana (Zingel et al. 2006).

Desta forma, como para os rotíferos, pressupõe-se que a predação dos ciliados está atuando apenas sobre algumas frações de tamanho dos flagelados. Esta relação foi observada por Chen et al (2012), os quais encontraram que os ciliados podem consumir quase que 100% da produção de nanoflagelados, sendo este consumo mais pronunciado para os flagelados menores que 5µm.

Os flagelados são um dos principais consumidores de bactérias em ambientes aquáticos (Gonzalez et al. 1990). Mudanças nas distribuições de tamanho de populações naturais bacterianas têm sido atribuídas a um efeito *top-down*, causado pela pastagem seletiva de protozoários a células maiores do bacterioplâncton (Simek et al. 1995).

O efeito *top-down* foi evidenciado somente para os microcrustáceos (correlação negativa) (Figura 7). As interações entre os microcrustáceos e os ciliados são complexas, e ocorrem por meio de vias diretas e indiretas. Além disso, os ciliados podem apresentar mecanismos de defesa contra predadores, como por exemplo a indução química, que parecem ser mais eficazes contra rotíferos e ineficientes contra crustáceos planctônicos (Lass & Spaak, 2003).

Os microcrustáceos são conhecidos por serem predadores ativos de ciliados planctônicos em diversos ecossistemas aquáticos (Jack & Gilbert 1997; Agasil et al. 2013). Assembleias de copépodes têm mostrado preferência para consumir protozoários ao invés do fitoplâncton, pois possivelmente estes são alimentos de melhor qualidade (Ptacnik et al. 2004). Jack & Gilbert (1997) encontraram fortes efeitos negativos da predação de copépodes sobre os ciliados e que grandes cladóceros exerceram até 90% de supressão através de predação direta sobre alguns grupos de ciliados.

Pesquisas com abordagem experimental mostraram que os efeitos do mecanismo *top-down* podem ser diferentes para as distintas frações de tamanho dos ciliados (Jack & Gilbert 1997). Por exemplo, Jürgens & Jeppesen (2000) observaram que durante o domínio de *Cyclops vicinus*, uma espécie de copépode ciclopídeo, os ciliados de maiores tamanhos celulares foram seletivamente consumidos por estes predadores, e somente pequenos ciliados permaneceram no ambiente. Desta forma, o efeito negativo do biovolume de microcrustáceos sobre o biovolume dos ciliados encontrados pode ser explicado por um evidente efeito de controle *top-down*.

Por outro lado, os recursos alimentares também foram importantes para a manutenção do biovolume de ciliados. Estes protozoários possuem tamanhos bastante variados, e desta forma, consomem recursos com uma ampla gama de tamanhos, como as diversas frações do fitoplâncton (pico, nano e microfitoplâncton).

Portanto, tanto para flagelados quanto para ciliados, os melhores modelos que predizem os valores de biovolume incluíram tanto recursos quanto predadores, indicando que os mecanismos *bottom-up* e *top-down* atuam conjuntamente na determinação do tamanho destes microrganismos.

4.3 RELAÇÕES TRÓFICAS ENTRE OS RECURSOS ALIMENTARES E AS DIFERENTES CLASSES DE TAMANHO DOS PROTOZOÁRIOS NOS DIFERENTES ESTRATOS

Os protozoários possuem um papel fundamental nas cadeias alimentares aquáticas, devido ao fato de consumirem frações autotróficas e heterotróficas do plâncton (Sherr & Sherr 1994). As taxas de ingestão dos recursos alimentares pelos protozoários não foram medidas, porém, os resultados da análise de caminhos revelaram uma maior contribuição do fitoplâncton como recurso em relação às bactérias heterotróficas. Estes resultados corroboram uma recente corrente de pensamento, de que em lagos tropicais, o fitoplâncton, especialmente o picofitoplâncton, que é abundante durante todo o ano, fornecem a maior parte do carbono orgânico para os protozoários (Sarmiento 2012).

O picofitoplâncton e as bactérias heterotróficas estão no intervalo de tamanho do picoplâncton, ocupam uma posição semelhante na rede trófica microbiana, sendo ambos consumidos por protistas e ainda competem por nutrientes inorgânicos (Simek et al. 1996). A preferência de flagelados heterotróficos e ciliados pela herbivoria ao invés da bacterivoria pode fazer com que ocorra uma ligação direta entre os produtores primários e os protistas, aumentando a eficiência da transferência de carbono através da cadeia alimentar microbiana e permitindo uma rápida ciclagem de nutrientes (Chen et al. 2010).

Poucos trabalhos mediram a predação direta de protozoários sobre as bactérias e o picofitoplâncton, simultaneamente, e foram realizados para ambientes tropicais (Sarmiento 2012). Ao contrário das regiões temperadas, em que a contribuição dos pequenos produtores e decompositores varia de acordo com o ambiente, nas regiões tropicais parece ser um consenso de que o picofitoplâncton é a fonte de carbono mais importante para os protistas. Por exemplo, Tarbe et al (2011), estudando as relações tróficas microbianas do lago Tanganyika, relataram que 83% do total de carbono obtido pelos protozoários, a partir da ingestão de organismos picoplantônicos no epilímnio era proveniente do picofitoplâncton.

Foi pressuposto que na subsuperfície dos ambientes haveria uma maior importância relativa do picofitoplâncton em relação às bactérias heterotróficas e esta relação se inverteria na região mais profunda da coluna de água. De fato, a abundância do picofitoplâncton tende a ser menor no hipolímnio devido a menor disponibilidade de luz (Sarmiento et al. 2008), enquanto que nesta camada da coluna de água a biomassa bacteriana é bastante representativa (Stenuite et al. 2009), por mais que estas possam apresentar elevadas densidades no epilímnio. No entanto, os ambientes estudados são caracterizados por apresentarem lagoas com reduzidas profundidades e com estratificação diária da coluna de água. Durante a noite, a ação dos ventos é maximizada, promovendo a mistura da coluna de água e a ressuspensão de nutrientes (Esteves & Amado 2011).

Como evidenciado pelos resultados aqui obtidos, a contribuição dos recursos alimentares variou entre as diferentes classes de tamanhos de flagelados e ciliados, de maneira que não houve predomínio de recursos autotróficos na subsuperfície e heterotróficos no fundo.

Diversos estudos relatam as interações tróficas entre protozoários ciliados e flagelados (Auer & Arndt 2004). Nakano et al (2001) encontraram os ciliados como principais

consumidores de nanoflagelados, consumindo cerca de 80% destes organismos. Chen et al (2012) constataram que ciliados com tamanhos corporais entre 30-45 μm foram responsáveis por 62% do consumo de nanoflagelados heterotróficos, e que pequenos ciliados (15-30 μm) atingiram até 23% deste consumo. Os dados obtidos sugerem resultados diferentes, de forma que a fração de tamanho de ciliados que aparentemente apresentou mais efeitos sobre os flagelados foi a de 40 -100 μm .

De maneira geral, a comunidade de ciliados planctônicos parece estar mais adaptada a se alimentar de uma larga gama de tamanhos de recursos alimentares. Partindo do princípio de uma relação entre predador e presa, a presa ideal está em uma relação de tamanho de 8 para 1 (Jonsson 1986). Portanto os ciliados de tamanho intermediário predarem os maiores flagelados seria mais esperado. Porém, sabe-se que para os microrganismos esta relação não acontece de maneira determinística. Grandes ciliados e até mesmo organismos zooplânctônicos podem se alimentar de partículas do picoplâncton (Horn & Horn 2008).

Quando os ciliados são categorizados em guildas funcionais, o grupo menos representativo é o de predadores (Meira, dados não publicados), que se alimentam de flagelados e outros ciliados, ocupam uma posição trófica superior, apresentam maiores tamanhos celulares e necessitam de elevadas abundâncias de presa para manter suas densidades energéticas (Odum & Barrett 2007). Neste sentido, analisando a comunidade dos ciliados, em geral, são poucas as espécies menores do que 40 μm que potencialmente poderiam se alimentar de flagelados. Desta forma, os resultados obtidos em campo podem diferir substancialmente de abordagens experimentais, que utilizam somente espécies selecionadas de pequenos tamanhos que possuam hábito predador, e, desta forma, estas podem possuir as mais elevadas taxas de ingestão de protozoários, especialmente os menores de 5 μm .

Entre os resultados obtidos, chamou a atenção a relação negativa entre todas as classes de tamanho de ciliados e o microfitoplâncton na camada inferior da coluna de água. Pouco se conhece sobre a relação entre o microfitoplâncton e os ciliados. Todavia, sabe-se que estes podem ingerir partículas alimentares muito maiores que seu tamanho corporal (Sommer & Stibor 2002), dificultando o entendimento das relações tróficas com estas grandes partículas,

baseadas numa diferenciação simples dos organismos em classes de tamanho (Berman & Stone 1994). Assim tais resultados levam a crer que o microfitoplâncton possa exercer uma importante fonte de recurso para os ciliados. Em ambientes estuarinos, Sime-Ngando et al (1995) encontraram ciliados com até 10 grandes células de diatomáceas ingeridas.

Desta forma, a predição (i), de que a abundância dos protozoários seria regulada pela disponibilidade de recursos foi corroborada; a predição (ii) de que o tamanho dos protozoários seria regulado pelos predadores foi parcialmente corroborada, já que também houve influência dos recursos alimentares sobre o biovolume médio destes organismos e a (iii) onde se esperava que para os protozoários os recursos autotróficos seriam mais importantes na subsuperfície e os heterotróficos no fundo dos ambientes foi refutada, já que houve um predomínio de herbivoria independente da profundidade.

Em síntese, os mecanismos de controle *bottom up* e *top down* atuam de maneira simultânea na alteração dos atributos das comunidades de protozoários, sendo que a abundância destas comunidades foi regulada principalmente pela disponibilidade de recursos alimentares e a estrutura de tamanho dos organismos foi regulada tanto pelos recursos quanto pela influência de predadores. A contribuição dos recursos alimentares para a biomassa dos protozoários variou entre as diferentes classes de tamanho, sendo observada uma maior importância relativa da herbivoria independente do estrato da coluna de água.

REFERÊNCIAS

- Agasild, H., P. Zingel, K. Karus, K. Kangro, J. Salujõe, and T. Nõges. 2013. Does metazooplankton regulate the ciliate community in a shallow eutrophic lake? *Fresh. Biol.* **58**: 183–191.
- Allan, J. D . 1976. Life history patterns in zooplankton . *Am. Nat.* **110**: 165-180.
- Alves, G. M., L. F. M. Velho, D. M. Costa, F. A. Lansac-Tôha. 2012. Size structure of testate amoebae (Arcellinida and Euglyphida) in different habitats from a lake in the upper Paraná River floodplain. *Eur. J. Protistol.* **48**: 169–177.
- Apha, Awwa, and Wef. 1998. Standard methods for the examination of water and wastewater. [eds.], American Public Health Association. Washington.

- Auer, B; U. Elzer, and H. Arndt. 2004. Comparison of a pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation. *J. Plank. Res.* **26**: 697-709.
- Azam F., T. Fenchel, J. G. Field, J. S. Gra, L. A. Meyer-Rei, and F. Thingstad. 1983. The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **10**: 257-263.
- Arndt, H.1993. Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) - a review. *Hydrobiol.* **255**: 231-246.
- Balsler, T. C., K. McMahon, D. Bart, D. Bronson, D. Coyle, N. Craig, M. Flores, K. Forshay, S. Jones, A. Kent, and A. Shade. 2006. Bridging the gap between micro- and macroscale perspectives on ecosystem response to disturbance. *Plan. Soil.* **289**: 59-70.
- Berman, T., and L. Stone. 1994. Musings on the Microbial Loop: Twenty Years After. *Microb. Ecol.* **28**: 251-253.
- Boenigk, J., and H. Arndt. 2000. Comparative studies on the feeding behavior of two heterotrophic nanoflagellates: the filter-feeding choanoflagellate *Monosiga ovata* and the raptorial-feeding kinetoplastid *Rhynchomonas nasuta*. *Aquat. Microb. Ecol.* **22**: 243–249.
- Borsheim K.Y., and G. Bratbak. 1987. Cell volume to carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **36**: 171-175.
- Botrell, H. H., A. Duncan, Z. M. Gliwicz, E. Grygierek, A. Herzig, A. Hilbricht-Ilkowska, H. Kurazawa, P. Larsson, and T. Weglenska. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.* **24**: 419-456.
- Brett, M. T., K. Wiackowski, F. S. Lubnow, A. Mueller-Solger, J. J. Elser, and C. R. Goldman. 1994. Species-dependent effects of zooplankton on planktonic ecosystem processes in Castle Lake, California. *Ecol.* **75**: 2243 – 2254.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage and G. B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* **85**: 1771–1789.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretical Approach*. p. 496. Springer Verlag.
- Callieri, C., S. M. Karjalainen, and S. Passoni. 2002. Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore, Italy. *J. Plankton Res.* **24**: 785-796.
- Callieri, C. 2008. Picophytoplankton in freshwater ecosystems: the importance of small-sized phototrophs. *Fresh. Rev.* **1**: 1–28.

- Carvalho, P., S. M. Thomaz, and L. M. Bini. 2003. Effects of water level, abiotic and biotic factors on bacterioplankton abundance in lagoons of a tropical floodplain (Paraná River, Brazil). *Hydrobiologia*. **510**: 67–74.
- Chen, B. H. Liu, M. T. S. Lau. 2010. Grazing and growth responses of a marine oligotrichous ciliate fed with two nanoplankton: does food quality matter for micrograzers? *Aquat. Ecol.* **44**: 113-119.
- Chen, J. Y., A.Y. Tsai, G. C. Gong, and K.P. Chiang. 2012. Grazing Pressure by Ciliates on the Nanoflagellate Community in a Subtropical Pelagic Continental Shelf Ecosystem: Small Ciliates (of <45 μm) are Major Consumers of the Nanoflagellate Community. *Zool. Stud.* **51**: 1308-1318.
- Comte, J., S. Jacquet, S. Viboud, D. Fontvieille, A. Millery, G. Paolini, and I. Domaizon. 2006. Microbial Community Structure and Dynamics in the Largest Natural French Lake (Lake Bourget). *Microb. Ecol.* **52**: 72–89.
- Conty, A., F. G. Criado, and E. Bécares. 2007. Changes in bacterial and ciliate densities with trophic status in Mediterranean shallow lakes. *Hydrobiologia*. **584**: 327-335.
- Corliss, J. O. 1979. The ciliated protozoa – Characterization, Classification and Guide to the Literature. p. 453. Pergamon Press.
- Cushing, D. H. 1976. Grazing in Lake Erken. *Limnol. oceanogr.* **21**: 349-356.
- Dolan, J. R., and C. L. Gallegos. 1991. Trophic coupling of rotifers, microflagellates, and bacteria during fall months in the Rhode River Estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **77**: 147-156.
- Drits, A. V. and T. N. Semenova. 1984. Experimental investigation of the feeding of *Oithona similis* Claus. *Oceanology* **24**: 755-759.
- Esteves, F. A., and A. M. Amado. 2011. Fundamentos de Limnologia. Interciência.
- Fernando, C. H. 1994. Zooplankton, fish and fisheries in tropical fresh-waters. *Hydrobiologia* **272**: 105–123.
- Foissner, W., H. Berger, and J. Schaumburg. 1999. Identification and Ecology of Limnetic Plankton Ciliates. p. 793. [eds.], Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft.
- Fontes, M. L. S., and P. C. Abreu. 2012. A Vigorous Specialized Microbial Food Web in the Suboxic Waters of a Shallow Subtropical Coastal Lagoon. *Microbial. Ecol.* doi: 10.1007/s00248-012-0040-z.

- Gasol, J. M., A. M. Simons, and J. Kalff. 1995. Patterns in the top-down versus bottom-up regulation of heterotrophic nanoflagellates in temperate lakes. *J. Plankton Res.* **17**: 1879-1903.
- Golterman, H. L., R. S. Clyno, and M. A. M. Ohnstad. 1978. *Methods for chemical analysis of fresh water.* Blackwell.
- Gomes, E. A. T., and M. J. L. Godinho. 2003. Structure of the protozooplankton community in a tropical shallow and eutrophic lake in Brazil. *Acta Oecol.* **24**: 153-161.
- Gonzalez, J. M., E. B. Sherr, and B. F. Sherr. 1990. Size-selective grazing on bacteria by natural assemblages of estuarine flagellates and ciliates. *Appl. Environ. Microbiol.* **56**: 583-589.
- Gorsky G., S. Dallot, J. Sardou, R. Fenaux, C. Carre, and I. Palazzoli. 1988. Carbon and nitrogen composition of some North Mediterranean zooplankton and micronekton species. *J. Exp. Mar. Biol.Ecol.* **124**: 133-144.
- Hahn, M. W., and M. G. Höfle. 1999. Flagellate Predation on a Bacterial Model Community: Interplay of Size-Selective Grazing, Specific Bacterial Cell Size, and Bacterial Community Composition. *Appl. Environ. Microbiol.* **65**: 4863-4872.
- Holarek C. E. 1999. Zooplankton entwicklung in zwei Augewa Èssern mit unterschiedlicher hydrologischer Vernetzung. Ph.D. thesis. Univ. of Vienna.
- Horn, H., and Horn, W. 2008. Bottom-up or top-down – How is autotrophic picoplankton mainly controlled? Results of long term investigations from two drinking water reservoirs of different trophic state. *Limnology.* **38**: 302-312.
- Isumbisho, M., H. Sarmiento, B. Kaningini, J. C. Micha, and J. P. Descy. 2006. Zooplankton of Lake Kivu, East Africa, half a century after the Tanganyika sardine introduction. *J. Plankton Res.* **28**: 971-989.
- Jack J. D., and Gilbert, J. J. 1997. Effects of Metazoan Predators on Ciliates in Freshwater Plankton Communities. *J. Euk Microhid.* **44**: 194-199..
- Jonsson, P. R. 1986. Particle size selection, feeding rates and growth dynamics of marine planktonic oligotrichous ciliates (Ciliophora: Oligotrichina). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **33**: 265-277.
- Jürgens, K., S. A. Wickham, K. O. Rothhaupt, and B. Santer. 1996. Feeding rates of macro- and microzooplankton on heterotrophic nanoflagellate. *Limnol. Oceanogr.* **41**: 1833-1839.
- Jürgens, K., and E. Jeppesen. 2000. The impact of metazooplankton on the structure of the microbial food web in a shallow, hypertrophic lake. *J. Plankton Res.* **22**: 1047-1070.

- Jürgens, K., and C. Matz. 2002. Predation as a shaping force for the phenotypic and genotypic composition of planktonic bacteria. *Ant. Van Leeuwenhoek*. **1**: 413–434.
- Koste, W. 1978 . *Rotatoria die Radertiere Mitteleuropas begründet von Max Voight . Monogononta*. Gebrüder Borntraeger .
- Lawrence, S. G., D. F. Malley, W. J. Findlay, M. A. MacIver, and I. L. Delbaere. Methods for estimating dry weight of freshwater planktonic crustaceans from measurements of length and shape. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**: 264-273.
- Lass, S., and P. Spaak. 2003. Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. *Hydrobiol.* **491**: 221–239.
- Legendre, P., and L. Legendre. 2012. *Numerical Ecology*. Elsevier.
- Lund, J. W. G., C. Kipling, and E. D. Le-Cren. 1958. The inverted microscope method of estimating algal number and the statistical basis of estimating by counting. *Hydrobiol.* **11**: 980-985.
- Margalef, R. 1983. *Limnologia*. Omega.
- Mieczan, T. 2007. Relationships among ciliated protozoa and water chemistry in small peat-bog reservoirs (Łęczna-Włodawa Lakeland, Eastern Poland). *Int. J. Oceanogr. Hydrobiol.* **36**: 77-86.
- Monger, B. C., and M. R. Landry. 1992. Size-selective grazing by heterotrophic nanoflagellates: an analysis using live-stained bacteria and dual-beam flow cytometry. *Arch. Hydrobiol.–Beih. Ergebn. Limnol.* **37**: 173-185.
- Müller, H., and W. Geller. 1993. Maximum growth rates of aquatic ciliates protozoa: the dependence on body size and temperature reconsidered. *Arch. Hydrobiol.* **126**: 315-327.
- Müller, H., A. Schöne, R. M. Pinto-Coelho, A. Schweizer and T. Weisse. 1991. Seasonal succession of ciliates in Lake Constance. *Microbiol. Ecol.* **21**: 119-138.
- Nakano S., P. M. Manage, Y. Nishibe and Z. Kawabata. 2001. Trophic linkage among heterotrophic nanoflagellates, ciliates and metazoan zooplankton in a hypereutrophic pond. *Aquat. Microb. Ecol.* **25**: 259-270.
- Norland, S. 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria. p. 303-307. *In* P.F. Kemp, B.F. Sherr, E.B. Sherr, and J.J. Cole [eds.], *Handbook of methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publishers.
- Odum, E., and G. W. Barrett. 2007. *Ecologia da Paisagem*. p.374-411. *In* Odum, E., and G. W. Barrett [eds.], *Fundamentos de ecologia*. Thomson Learning.

- Ohno H., E. Yoshinari, W. Sato-Okoshi, and G. Nishitani. 2013. Feeding and Growth Characteristics of a Diatom-Feeding Flagellate Isolated from the Bottom Sediment of Onagawa Bay, Northeastern Japan. *J. Mar. Sci.* **3**: 9-14.
- Okada, M., Y. Taniuchi, A. Murakami, S. Takaichi, S. Ohtake, and K. Ohki. 2007. Abundance of picophytoplankton in the halocline of a meromictic lake, Lake Suigetsu, Japan. *Limnol.* **8**: 271–280.
- Palijan, G. 2012. Abundance and Biomass Responses of Microbial Food Web Components to Hydrology and Environmental Gradients within a Floodplain of the River Danube. *Microb. Ecol.* doi: 10.1007/s00248-012-0016-z.
- Pauleto, G. M., L. F. M. Velho, P. R. B. Buosi, A. F. S. Brão, F. A. Lansac-Tôha, and C. C. Bonecker. 2009. Spatial and temporal patterns of ciliate species composition (Protozoa: Ciliophora) in the plankton of the Upper Paraná River floodplain. *Braz. J. Biol.* **69**: 517-527..
- Pernthaler, J., K. Simek, B. Sattler, A. Schwarzenbacher, J. Bobkova, and R. Psenner. 1996. Short-term changes of protozoan control on autotrophic picoplankton in an oligo-mesotrophic lake. *J. Plank. Res.* **18**: 443-462.
- Pecqueur, D., F. Vidussi, E. Fouilland, E. Le Floch, S. Mas, C. Roques, C. Salles, M. G. Tournoud, and B. Mostajir. 2011. Dynamics of microbial planktonic food web components during a river flash flood in a Mediterranean coastal lagoon. *Hydrobiologia.* **673**: 13-27.
- Peters, R. H., and K. Wassenberg. 1983. The effect of body size on animal abundance. *Oecol.* **60**: 89-96.
- Picard, V., and N. Lair. 2005. Spatio-temporal investigations on the planktonic organisms of the Middle Loire (France), during the low water period: biodiversity and community dynamics. *Hydrobiol.* **551**: 69–86.
- Pomeroy, L.R. 1974. The ocean's food web: a changing paradigm. *Biosci.* **24**: 499-504.
- Porter, K. G., and Y. S. Feig. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* **25**: 943-948.
- Posch, T., J. Pernthaler, A. Alfreider, and R. Psenner. 1997. Cell-specific respiratory activity of aquatic bacteria studied with the tetrazolium reduction method, cyto-clear slides, and image analysis. *Appl. Environ. Microbiol.* **63**: 867.
- Ptacnik, R., U. Sommer, T. Hansen, and V. Martens. 2004. Effects of microzooplankton and mixotrophy in an experimental planktonic food web. *Limnol. Oceanogr.* **49**: 1435–1445.
- Rangel, T. F. L. V. B., J. A. F. Diniz-Filho, and L. M. Bini. 2006. Towards an Integrated Computational Tool for Spatial Analysis in Macroecology and Biogeography. *Global Ecol. Biogeogr.* **15**: 321-327.

- Reynolds, C. S. 2006. *The Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Rossa, D. C., F. A. Lansac-Tôha, C. C. Bonecker, and L. F. M. Velho. 2001. Abundance of cladocerans in the littoral regions of two environments of the upper Paraná river floodplain, mato grosso do sul, Brazil. *Rev. Brasil. Biol.* **61**: 45-53.
- Rothhaupt, K. O. 1990. Differences in particle size-dependent feeding efficiencies of closely related rotifer species. *Limnol. Oceanogr.* **35**: 16-23.
- Ruttner-Kolisko, A. 1977. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **8**: 71-76.
- Sarmiento, H. 2012. New paradigms in tropical limnology: the importance of the microbial food web. *Hydrobiologia.* **686**: 1–14.
- Sarmiento, H., F. Unrein, M. Isumbisho, S. Stenuite, J. M. Gasol, and J. P. Descy. 2008. Abundance and distribution of picoplankton in tropical, oligotrophic Lake Kivu, eastern Africa. *Fresh. Biol.* **53**: 756–771.
- Schöl, A., V. Kirchesch, T. Bergfeld, F. Schöll, J. Borcharding, and D. Müller. 2002. Modelling the Chlorophyll a Content of the River Rhine –Interrelation between Riverine Algal Production and Population Biomass of Grazers, Rotifers and the Zebra Mussel, *Dreissena polymorpha*. *Int. Rev. Hydrob.* **87**: 295–317.
- Sherr, E. B., and B. F. Sherr. 1993. Preservation and storage of samples for enumeration of heterotrophic protists. p. 207-212. *In* P. Kemp, B. Sherr, E. Sherr, and J. Cole [eds.], *Current Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publishers.
- Sherr, E. B., and B. F. Sherr. 1994. Bacterivory and herbivory: Key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs. *Microb. Ecol.* **28**: 223-235.
- Shipley, B. 2002. *Cause and correlation in biology. A user's guide to path analysis, structural equations and causal inference*. p. 317. Cambridge University Press.
- Simek, K., J. Bodkova, M. Macek, J. Nedoma, and R. Psenner. 1995. Ciliate grazing on picoplankton in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum: A study at the species and community level. *Limnol. Oceanogr.* **40**: 1077- 1090.
- Simek, K., M. Macek, J. Pernthaler, V. Straskrabová, and R. Psenner. 1996. Can freshwater planktonic ciliates survive on a diet of picoplankton? *J. Plankton Res.* **18**: 597-613.
- Simek, K., P. Hartman, J. Nedoma, J. Pernthaler, D. Springmann, J. Vrba, and R. Psenner. 1997. Community structure, picoplankton grazing and zooplankton control of heterotrophic nanoflagellates in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum. *Aquat. Microbiol. Ecol.* **12**: 49-63.

- Simek, K., K. Hornak, M. Masin, U. Christak, J. Nedoma, M. G. Weinbauer, and J. Dolan. 2003. Comparing the effects of resource enrichment and grazing on a bacterioplankton community. *Aquat. Microbiol. Ecol.* **31**: 123-135, 2003.
- Sime-Ngando, T., M. Gosselin, S. Roy, and J. P. Chanut. 1995. Significance of planktonic ciliated protozoa in the Lower St. Lawrence Estuary: comparison with bacterial, phytoplankton, and particulate organic carbon. *Aquat. microbiol. Ecol.* **9**: 243-258.
- Sokal, R. R., F. J. Rohlf. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research.* p. 887. Freeman and Company.
- Sommer, U., and Sommer, F. 2006. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top – down controls on freshwater and marine phytoplankton. *Oecologia.* **147**: 183 – 194.
- Sommer, U. 2008. Trophic Cascades in Marine and Freshwater Plankton. *Int. Rev. Hydrobiol.* **93**: 506–516.
- Sommer, U., and H. Stibor. 2002. Copepoda – Cladocera – Tunicata: The role of three major mesozooplankton groups in pelagic food webs. *Ecol. Res.* **17**: 161–174.
- Sorokin, Y. I., and E. B. Paveljeva. 1972. On the Quantitative Characteristics of the Pelagic Ecosystem of Dalnee lake (Kamchatka). *Hydrobiologia.* **40**: 519-552.
- Stenuite, S., S. Pirlot, A.-L. Tarbe, H. Sarmiento, M. Lecomte, S. Thill, B. Leporcq, D. Sinyinza, J.-P. Descy and P. Servais. 2009. Abundance and production of bacteria, and relationship to phytoplankton production, in a large tropical lake (Lake Tanganyika). *Freshwater Biol.* **54**: 1300-1311.
- Stoecker, D. and D. A. Egloff. 1987. Predation by *Acartia tonsa* Dana on planktonic ciliates and rotifers. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **110**: 53-68.
- Sun, J., and D. Liu. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *J. Plankton Res.* **25**: 1331-1346.
- Tarbe, A. L., F. Unrein, S. Stenuite, S. Pirlot, H. Sarmiento, D. Sinyinza, and J. P. Descy. 2011. Protist Herbivory: a Key Pathway in the Pelagic Food Web of Lake Tanganyika. *Microb. Ecol.* **62**: 314–323.
- Thomaz, S. M., L. M. Bini, and R. L. Bozelli. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia.* **579**: 1–13.
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodic. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* **9**: 1-39.

- Waterbury, J. B., S. W. Watson, F. W. Valois, and D. Franks. 1986. Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus*. p. 71-120. *In* T. Platt and W. K. W. Li [eds.], *Photosynthetic picoplankton*. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.
- Weisse, T. 1993. Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems. p. 327-370. *In* J.G. Jones [eds.], *Advances in microbial ecology*. Plenum Press.
- Weisse, T. 2002. The significance of inter- and intraspecific variation in bacterivorous and herbivorous protists. *Ant. Van Leeuwenhoek*. **81**: 327–341.
- Wilkinson, L. 2010. SYSTAT. Wiley Interdiscip. Rev. Comput. Stat. **2**: 256–257.
- Yvon-Durocher, G., J. M. Montoya, M. Trimmer and G. Woodward. 2011. Warming alters the size spectrum and shifts the distribution of biomass in freshwater ecosystems. *Glob. Change Biol.* **17**: 1681–1694.
- Zingel, P., H. Agasild, T. Nõges and V. Kisand. 2006. Ciliates are the Dominant Grazers on Pico- and Nanoplankton in a Shallow, Naturally Highly Eutrophic Lake. *Microb. Ecol.* **53**: 134–142.