

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

BIANCA TREVIZAN SEGÓVIA DA SILVA

Protozoários flagelados heterotróficos e a cadeia alimentar planctônica em
uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná

Maringá,PR

2011

BIANCA TREVIZAN SEGÓVIA DA SILVA

Protozoários flagelados heterotróficos e a cadeia alimentar planctônica em
uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná

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
Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Dr. Luiz Felipe Machado Velho
Co-orientador: Prof. Dr. Luis Mauricio Bini

Maringá,PR

2011

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

S586p

Silva, Bianca Trevizan Segóvia da, 1985-

Protozoários flagelados heterotróficos e a cadeia alimentar planctônica em uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná / Bianca Trevizan Segóvia da Silva. -- Maringá, 2011.

75 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2011.

Orientador: Dr. Luiz Felipe Machado Velho.

Co-orientador: Dr. Luis Maurício Bini.

1. Protozoários flagelados heterotróficos - Cadeia alimentar - Lagoa rasa - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Cadeia alimentar planctônica. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 22. ed. -579.42171609816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

AGRADECIMENTOS

- * À minha família: Cláudia e Andréa (irmãs), Vera (mãe) e Pedro (pai), por sempre acreditarem em mim.
- * Ao Luiz Felipe Machado Velho (Fê) pela orientação, incentivo e confiança e por demonstrar que é possível estar ao lado dos alunos enquanto professor/orientador.
- * Ao Bini pela colaboração e dedicação nas sugestões para melhoria dos trabalhos.
- * Aos professores Fábio e Claudinha, pela amizade e apoio.
- * Aos queridos amigos do Nupelia (cujos nomes ocupariam muito espaço e não foram especificados pra não ter o risco de alguém ser esquecido).
- * Aos professores e funcionários do Programa de Pós-Graduação e do Nupelia.
- * 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 pela bolsa de mestrado e pelo Programa de Cooperação Acadêmica (PROCAD) e ao CNPq, pelo financiamento.
- * À Natália e todo o pessoal do laboratório de limnologia, pela inestimável ajuda nas análises químicas.
- * Às meninas do laboratório de fitoplâncton, Luzia e Susi, que não se cansam de ajudar, sempre com simpatia.
- * Aos companheiros de coleta, Gu, Paulão, Vânia e Geziele.
- * Ao pessoal gente boa do laboratório de Goiânia, por me receber tão bem.
- * Ao Felipe pelo amor, carinho e compreensão.
- * À Dani, pela amizade valiosa, por me ensinar tanta coisa tanto na vida profissional quanto pessoal.

FOLHA DE APROVAÇÃO

BIANCA TREVIZAN SEGÓVIA DA SILVA

Protozoários flagelados heterotróficos e a cadeia alimentar planctônica em
uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná

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)

Dr. Susicley Jati
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Vinícius Fortes Farjalla
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Aprovada em: 09 de fevereiro de 2011.

Local da defesa: Anfiteatro Prof. “Keshyiu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

The saddest aspect of life right now is that science gathers knowledge faster than society gathers wisdom.

Isaac Asimov

Protozoários flagelados heterotróficos e a cadeia alimentar planctônica em uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná

RESUMO

Considerando o crescente interesse nos organismos pertencentes à cadeia alimentar microbiana, as variações temporais e verticais na densidade da comunidade de flagelados heterotróficos foram investigadas, a fim de estabelecer quais mecanismos atuaram no controle de sua densidade, assim como esclarecer as interações destes e outros organismos planctônicos em uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná. A importância relativa de processos ascendentes e descendentes no controle da densidade da comunidade de flagelados heterotróficos foi quantificada e testada nesse estudo. Os dados foram obtidos entre março de 2007 e fevereiro de 2008, em três pontos distintos da Lagoa Guaraná (Estado do Mato Grosso do Sul, Brasil), sendo que, em cada ponto, foram coletadas amostras em três profundidades diferentes (sub-superfície, meio e fundo). A pesquisa foi estruturada enfocando primeiramente os flagelados heterotróficos, resultando na análise dos efeitos dos mecanismos de controle ascendente e descendente nos diferentes estratos da coluna de água em uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná, no qual se observou da sub-superfície em direção ao fundo, a dissociação gradual da relação bactérias-flagelados devido à presença de grande densidade de cladóceros no estrato mais profundo, que exerceram uma forte pressão de predação sobre os flagelados, por conseguinte, interferindo naquela relação. Posteriormente, destacou-se a relevância dos microrganismos na cadeia alimentar planctônica de uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná, e verificou-se que as cadeias alimentares planctônicas da lagoa estudada tiveram suas dinâmicas fortemente influenciadas pelo regime hidrológico, sendo que o período de águas altas favoreceu as interações entre os organismos da cadeia alimentar microbiana, em detrimento às relações destes com componentes da cadeia alimentar de pastagem.

Palavras-chave: Flagelados. Densidade. Cadeia alimentar planctônica. Elo microbiano. Lagoas rasas. Planície de inundação.

Heterotrophic flagellated protozoan and the planktonic food web in a shallow floodplain lake

ABSTRACT

Considering the growing interest in organisms belonging to the microbial food chain, the temporal and vertical changes in the density of heterotrophic flagellates was investigated, defining which mechanisms control their density, as well as enlighten the interactions between them and the other plankton components, in a shallow lake at the Paraná River floodplain. The relative importance of bottom-up and top-down in controlling the density of the heterotrophic flagellates community was quantified and assessed in this study. Samples were taken monthly, between March 2007 and February 2008, in three distinct sampling sites in Guaraná Lake (State of Mato Grosso do Sul, Brasil) at three depths of each one (surface, middle and bottom). The research was structured primarily focusing on the heterotrophic flagellates, resulting in the analysis of the effects of bottom-up and top-down on heterotrophic flagellates in different layers of the water column in a shallow floodplain lake, in which we observed a gradual decoupling of bacteria-flagellates, from the surface to the bottom of the lake, due to the presence of a high density of cladocerans in the deeper layer, which exert a high predation pressure on the flagellates thus interfering on the previous relation. Afterwards, the importance of the microbes in the planktonic food web of the shallow Paraná River floodplain lake was highlighted and it was noticed that the planktonic food chains dynamics were strongly influenced by the hydrological regime of this lake, as the flood favored the interactions among the components of the microbial food chain over the relations of these with the components of the traditional grazing food chain.

Keywords: Flagellates. Density. Planktonic food web. Microbial loop. Floodplain. Shallow lakes.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Da base ao topo: efeitos dos mecanismos de controle ascendente e descendente sobre os flagelados heterotróficos nos diferentes estratos da coluna de água em uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná

Figura 1	Mapa da planície de inundação do alto rio Paraná com a localização da estação de amostragem na lagoa do Guaraná.....	18
Figura 2	Profundidades médias registradas na lagoa do Guaraná; a linha pontilhada representa a média dos valores de todos os meses estudados.....	23
Figura 3	Distribuição dos escores das amostras ao longo do eixo da PCA, definido pelas variáveis. Temp=Temperatura, PT=Fósforo Total, OD=Oxigênio Dissolvido, Cloro= Clorofila- <i>a</i> , MS=Material em suspensão, Secchi e pH.....	24
Figura 4	Variação vertical e temporal da densidade de HNF na lagoa do Guaraná entre março de 2007 e fevereiro de 2008. A linha vertical associada a cada média indica o erro-padrão que foi calculado com base em três subamostras tomadas em cada profundidade.....	25
Figura 5	Variação vertical e temporal da densidade de bactérias (A) e ciliados (B). A linha vertical associada a cada média indica o erro-padrão que foi calculado com base em três subamostras tomadas em cada profundidade.....	26
Figura 6	Variação vertical e temporal da densidade de rotíferos (A), copépodes (B) e cladóceros (C). A linha vertical associada a cada média indica o erro-padrão que foi calculado com base em três subamostras tomadas em cada profundidade.....	28
Figura 7	Modelo de associação HNF-bactérias ao longo dos estratos em relação à densidade de cladóceros.....	34
Tabela 1	Modelos considerados parcimoniosos para explicação da densidade de HNF a sub-superfície, meio e fundo da lagoa (dentre os 63 modelos testados). Como critério de seleção dos modelos, aqueles com $AICc \leq 2$ foram considerados os melhores modelos aproximados (marcados com asterisco), 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.....	29
Tabela 2	Cinco principais espécies de cladóceros e de rotíferos presentes na lagoa do Guaraná durante o período estudado, em ordem de maior abundância (no total, 21 espécies de cladóceros e 51 espécies de rotíferos foram registradas).....	32

Microrganismos na cadeia alimentar planctônica de uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná

Figura 1	Representação dos modelos de análise de caminhos nos períodos hidrológicos na lagoa do Guaraná (setas grossas indicam coeficientes significativos esperados).....	48
Figura 2	Mapa da planície de inundação do alto rio Paraná com a localização da estação de amostragem na lagoa do Guaraná.....	49
Figura 3	Profundidades médias registradas na lagoa do Guaraná; a linha pontilhada representa a média dos valores de todos os meses estudados.....	53
Figura 4	Distribuição dos escores das amostras ao longo do eixo da PCA, definido pelas variáveis. Temp=Temperatura, PT=Fósforo Total, OD=Oxigênio Dissolvido, Cloro= Clorofila- <i>a</i> , MS=Material em suspensão, Secchi e pH.....	55
Figura 5	Variação sazonal da densidade de bactérias (A), flagelados (B), ciliados (C - separados por Ordem), fitoplâncton (D - organizado por faixas de tamanho) e zooplâncton (E – separados por grupo). Os valores representam o somatório das médias entre as profundidades, classificados como os dois períodos hidrológicos.....	56
Figura 6	Representação do modelo de análise de caminhos no período de potamofase na lagoa do Guaraná (setas grossas indicam coeficientes significativos).....	57
Figura 7	Representação do modelo de análise de caminhos no período de limnofase na lagoa do Guaraná (setas grossas indicam coeficientes significativos).....	58
Tabela 1	Médias dos valores das variáveis abióticas em cada mês estudado. Os valores médios foram estimados com as amostragens realizadas em três profundidades (MS=material em suspensão; Temp=temperatura; OD=oxigênio dissolvido; Cond=condutividade, Cloro=clorofila; NT=nitrogênio total; PT=fósforo total; secchi e pH).....	54

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *International Review of Hydrobiology*. Disponível em: <[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1002/\(ISSN\)1522-2632/homepage/2246_forauthors.html](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1002/(ISSN)1522-2632/homepage/2246_forauthors.html)>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	12
2	DA BASE AO TOPO: EFEITOS DOS MECANISMOS DE CONTROLE ASCENDENTE E DESCENDENTE SOBRE OS FLAGELADOS HETEROTRÓFICOS NOS DIFERENTES ESTRATOS DA COLUNA DE ÁGUA EM UMA LAGOA RASA DA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ.....	14
2.1	Resumo.....	14
2.2	Abstract.....	15
2.3	Introdução.....	16
2.4	Metodologia.....	18
2.4.1	Área de estudo.....	18
2.4.2	Amostragem em campo.....	19
2.4.3	Análise em laboratório.....	19
2.4.4	Análise dos dados.....	21
2.5	Resultados.....	23
2.5.1	Períodos hidrológicos.....	23
2.5.2	Variáveis abióticas.....	24
2.5.3	Variação vertical da densidade de HNF.....	24
2.5.4	Outras comunidades.....	25
2.5.5	Modelos de predição da densidade de HNF.....	28
2.5.6	Variação vertical das comunidades microbianas em relação aos períodos hidrológicos.....	29
2.6	Discussão.....	29
2.6.1	Diferenças na variação vertical das comunidades e a cheia como fator de homogeneização.....	29
2.6.2	Efeitos dos mecanismos ascendentes e descendentes.....	31
2.7	Conclusão.....	36
	Referências.....	37
3	MICROORGANISMOS NA CADEIA ALIMENTAR PLANCTÔNICA DE UMA LAGOA RASA DA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ.....	44
3.1	Resumo.....	44
3.2	Abstract.....	45
3.3	Introdução.....	46
3.4	Metodologia.....	49
3.4.1	Área de estudo.....	49
3.4.2	Amostragem em campo.....	50
3.4.3	Análise em laboratório.....	51
3.4.4	Análise dos dados.....	52
3.5	Resultados.....	53
3.5.1	Períodos hidrológicos.....	53
3.5.2	Variáveis abióticas.....	53
3.5.3	Variação temporal.....	55

3.5.4	Cadeia alimentar planctônica	57
3.6	Discussão.....	58
3.6.1	Interações tróficas.....	58
3.6.2	Cadeia alimentar microbiana como “elo” ou “sumidouro”	64
3.7	Conclusão.....	66
	Referências.....	67
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	75

1 INTRODUÇÃO

Para compreender o funcionamento de qualquer ecossistema, um dos princípios básicos é o conhecimento de sua cadeia alimentar, pela qual há o fluxo de matéria e energia (POMEROY, 1974). Desde que o paradigma do elo microbiano foi reconhecido como de fundamental importância para a compreensão das cadeias alimentares aquáticas, os estudos que tem por objetivo entender a estrutura e funcionamento de ecossistemas começaram a incluir as comunidades microbianas. Basicamente, o elo microbiano estabelece que o carbono orgânico dissolvido liberado pelo fitoplâncton era utilizado pelas bactérias, que eram então predadas por protozoários e estes entravam novamente na cadeia através da predação do zooplâncton. Este novo caminho forma um elo (“loop”) na cadeia tradicional.

Dentre as comunidades microbianas, os protozoários flagelados possuem pequeno tamanho e altas taxas metabólicas (FENCHEL, 1982), o que permite um papel de destaque na rápida ciclagem dos nutrientes, na mineralização de compostos orgânicos e fluxo de matéria orgânica em ambientes aquáticos (AZAM *et al.*, 1983). A fração heterotrófica da comunidade consome bactérias, vírus, cianobactérias, picofitoplâncton e outros protozoários (LAYBOURN-PARRY & PARRY, 2000; MARIOTTINI & PANE, 2003; BETTAREL *et al.*, 2005). Por outro lado, os protozoários são importantes presas de cladóceros, copépodes, larvas de peixes (STOECKER & CAPUZZO, 1990), rotíferos (ARNDT, 1993) e ciliados (WEISSE, 1991; LAYBOURN-PARRY & ROGERSON, 1993; NAKANO *et al.*, 2001).

A abundância das comunidades está, em geral, relacionada a diversos fatores que, além de afetarem esse atributo de forma direta, interagem entre si de forma complexa. A importância relativa desses controles depende de vários fatores que variam espacial e temporalmente (HUNTER & PRICE, 1992). Por exemplo, quanto à distribuição vertical na coluna de água, os flagelados heterotróficos geralmente predominam no hipolímnio (KALFF, 2002), onde ocorre a maior parte da decomposição, tendo em vista que se alimentam preferencialmente de bactérias.

Em uma visão mais geral, a importância de toda a cadeia alimentar microbiana na transferência de matéria e energia para níveis tróficos superiores, em relação à cadeia tradicional, também depende de vários fatores, entre eles, a sazonalidade. Mudanças

sazonais foram verificadas em ambientes marinhos e de água doce, e parecem seguir àquelas da estrutura das outras comunidades planctônicas (e. g. fitoplâncton; NIELSEN & RICHARDSON, 1989; De WEVER, 2006; SHINADA *et al.*, 2008). Além da sazonalidade, as cadeias alimentares são fortemente influenciadas pelo carbono orgânico alóctone, particularmente em lagos húmicos, atribuindo aos protozoários um papel significativo, já que grande parte da produção bacteriana, baseada em carbono alóctone, é disponibilizada para os níveis tróficos superiores através do elo microbiano (LAYBOURN-PARRY & PARRY, 2000).

A planície de inundação do alto rio Paraná é considerada um macrossistema fluvial, com grande heterogeneidade espacial e temporal (NEIFF, 1990). No período de águas altas, ou potamofase, é esperado que a matéria orgânica de origem alóctone, resultante do alagamento de áreas marginais, contribua de forma importante para a produtividade dos ecossistemas. Como consequência, há predomínio do processo de decomposição e um aumento da densidade bacteriana nas lagoas de várzea (THOMAZ *et al.*, 1997; CARVALHO *et al.*, 2003). Já no período de águas baixas, ou limnofase, os ambientes são mais rasos e ocorre ressuspensão do sedimento pela ação do vento, acarretando num incremento de nutrientes e permitindo grande desenvolvimento da comunidade fitoplanctônica (THOMAZ *et al.*, 2004).

Este trabalho investigou a dinâmica dos organismos pertencentes à cadeia alimentar planctônica em uma lagoa da planície de inundação do alto rio Paraná. Primeiramente foram investigadas as variáveis que mais influenciavam a densidade do grupo dos flagelados heterotróficos, considerando uma variação vertical da lagoa. Já no segundo capítulo foi investigada a influência da sazonalidade nas cadeias alimentares planctônicas tradicional e microbiana, inferindo sobre sua importância relativa no fluxo de matéria e energia.

2 Da base ao topo: efeitos dos mecanismos de controle ascendente e descendente sobre os flagelados heterotróficos nos diferentes estratos da coluna de água em uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná

2.1 RESUMO

Variações verticais na densidade da comunidade de flagelados heterotróficos foram investigadas a fim de estabelecer quais mecanismos atuaram no controle de sua densidade, em uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná. A importância relativa de processos ascendentes e descendentes no controle da densidade da comunidade de flagelados heterotróficos foi quantificada e testada nesse estudo. Os dados foram obtidos entre março de 2007 e fevereiro de 2008, em três pontos distintos da Lagoa Guaraná (Estado do Mato Grosso do Sul, Brasil), sendo que, em cada qual, foram coletadas amostras em três profundidades diferentes (sub-superfície, meio e fundo). Observaram-se diferentes relações entre os HNF e outras comunidades, dependendo do estrato analisado. Houve uma dissociação gradual da relação bactérias-flagelados da sub-superfície em direção ao fundo, devido à presença de grande densidade de cladóceros no estrato mais profundo, que exerceram uma forte pressão de predação sobre os flagelados, por conseguinte, interferindo naquela relação.

Palavras-chave: Flagelados, densidade, ascendente, descendente, planície de inundação, lagoas rasas.

From the bottom to the top: effects of bottom-up and top-down on heterotrophic flagellates in different layers of the water column in a shallow floodplain lake

2.2 ABSTRACT

Vertical changes in the density of heterotrophic flagellates were investigated to define which mechanisms control their density in a shallow lake at the Paraná River floodplain. The relative importance of bottom-up and top-down in controlling the density of the heterotrophic flagellates community was quantified and assessed in this study. Samples were taken monthly, between March 2007 and February 2008, in three distinct sampling sites in Guaraná Lake (State of Mato Grosso do Sul, Brasil) at three depths of each one (surface, middle and bottom). We observed different relationships between HNF and other communities, depending on the depth. There was a gradual decoupling of bacteria-flagellates, from the surface to the bottom of the lake, due to the presence of a high density of cladocerans in the deeper layer, which exert a high predation pressure on the flagellates thus interfering on the previous relation.

Keywords: Flagellates, density, bottom-up, top-down, floodplain, shallow lakes.

2.3 INTRODUÇÃO

Desde que o paradigma do elo microbiano foi reconhecido como de fundamental importância para a compreensão das cadeias alimentares aquáticas, os estudos que tem por objetivo entender a estrutura e funcionamento de ecossistemas começaram a incluir outras comunidades, tais como, protozoários flagelados, ciliados, bacterioplâncton e, mais recentemente, o virioplâncton. De acordo com esse paradigma, qualquer mudança nos processos microbianos terá profundo impacto no funcionamento do ecossistema, uma vez que diferentes processos ecossistêmicos (e.g., fluxo de energia e produtividade) são regulados por ciclos biogeoquímicos mediados pelos componentes microbianos (WETZEL, 2001). O estudo desses organismos é, portanto, um assunto de pesquisa fundamental para entender as relações ecológicas complexas que ocorrem nos ambientes aquáticos (MARIOTTINI & PANE, 2003).

Dentre os protozoários, os flagelados possuem pequeno tamanho e altas taxas metabólicas (FENCHEL, 1982), o que permite um papel de destaque na rápida ciclagem dos nutrientes, na mineralização de compostos orgânicos e fluxo de matéria orgânica em ambientes aquáticos (AZAM *et al.*, 1983). Uma das características marcantes do grupo é a diversidade, tanto morfológica quanto fisiológica. A fração heterotrófica da comunidade consome bactérias, vírus, cianobactérias, picofitoplâncton e outros protozoários (LAYBOURN-PARRY & PARRY, 2000; MARIOTTINI & PANE, 2003; BETTAREL *et al.*, 2005), sendo considerados os principais consumidores da biomassa bacteriana em vários ecossistemas planctônicos (PATTERSON & LARSEN, 1991; KALFF, 2002).

Por outro lado, o zooplâncton de água doce é composto por diversos taxa de organismos filtradores, que são conhecidos por exercerem pressão de predação sobre os flagelados (LAYBOURN-PARRY & PARRY, 2000). Para Stoecker & Capuzzo (1990), os protozoários são importantes presas de cladóceros, copépodes e larvas de peixes. Rotíferos também são predadores dos protozoários (ARNDT, 1993). Além desses, os ciliados são considerados predadores eficientes dos flagelados (WEISSE, 1991; LAYBOURN-PARRY & ROGERSON, 1993; NAKANO *et al.*, 2001).

A abundância das comunidades está, em geral, relacionada a diversos fatores que, além de afetarem esse atributo de forma direta, interagem entre si de forma complexa. Entre os fatores que controlam a abundância dos flagelados, podem ser mencionados os

mecanismos de controle ascendente, no qual a disponibilidade de recursos é fator determinante, e descendente que ocorre através da predação por organismos que os exploram como alimento, embora possam também competir com eles por recursos alimentares (LAYBOURN-PARRY & PARRY, 2000).

Vários estudos, considerando diferentes ecossistemas, encontraram um predomínio de controle ascendente sobre os flagelados, desde ambientes marinhos (BERGLUND *et al.*, 2005) até lagos (GASOL *et al.*, 1995) e reservatórios (PEREIRA *et al.*, 2005). Porém, outros indicam que é o mecanismo descendente que predomina no controle dos flagelados (WEISSE, 1991; TZARAS & PICK, 1994; CARRIAS *et al.*, 1998). Estudos abordando as complexidades dos mecanismos de controle ascendentes e descendentes sobre os flagelados ainda são incipientes (LAYBOURN-PARRY & PARRY, 2000).

A importância relativa desses controles depende de vários fatores (e. g., tamanho da cadeia alimentar e posição trófica; BRETT & GOLDMAN, 1997), que variam espacial e temporalmente (HUNTER & PRICE, 1992). Por exemplo, quanto à distribuição vertical na coluna de água, os flagelados heterotróficos geralmente predominam no hipolímnio (KALFF, 2002), onde ocorre a maior parte da decomposição, tendo em vista que se alimentam preferencialmente de bactérias.

O objetivo desse estudo foi investigar os padrões de distribuição vertical da abundância da comunidade de flagelados heterotróficos, identificando os principais fatores bióticos e abióticos que poderiam prever a variação desse atributo. Apesar da proximidade espacial dos estratos na coluna de água, as diferentes condições bióticas e abióticas resultariam em diferenças nos mecanismos de controle dos flagelados em cada um deles. Especificamente, a seguinte hipótese foi testada:

- Os efeitos dos mecanismos ascendentes e descendentes sobre a densidade dos flagelados serão diferentes na sub-superfície, meio e fundo da lagoa. O efeito ascendente predominará, e se tornará gradativamente mais forte ao longo dos estratos em direção ao fundo, levando em consideração que a densidade de bactérias é geralmente maior com o aumento da profundidade, lugar onde ocorre a maior parte da decomposição (TADONLEKÉ *et al.*, 2004; KALFF, 2002).

2.4 METODOLOGIA

2.4.1 Área de estudo

Esse estudo foi realizado na Lagoa do Guaraná que está situada na planície de inundação do alto rio Paraná (Figura 1).

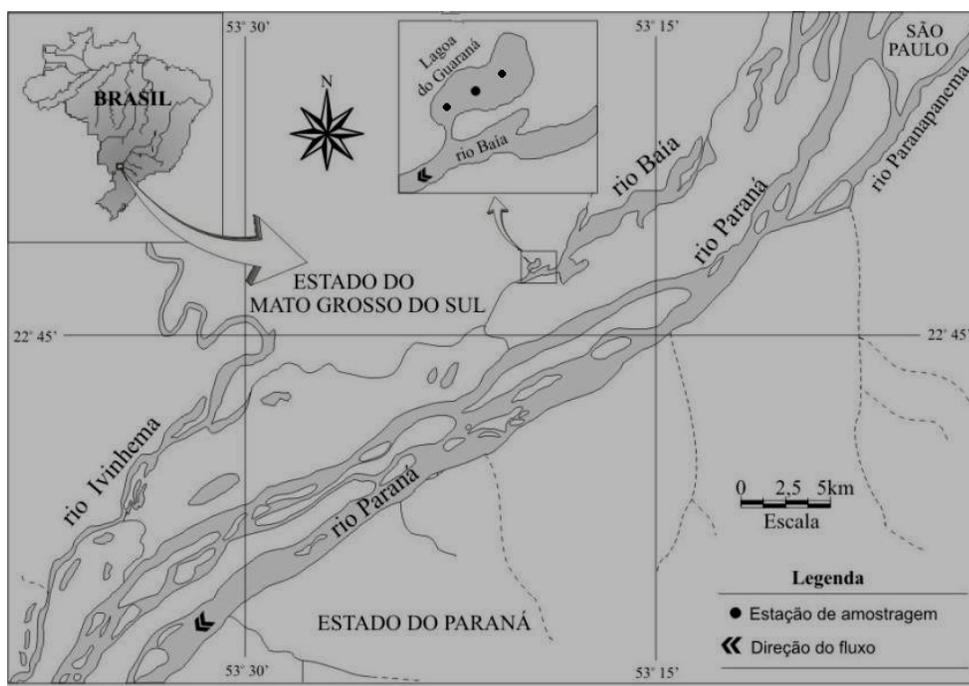


Figura 1. Mapa da planície de inundação do alto rio Paraná com a localização da estação de amostragem na lagoa do Guaraná.

Localizada na margem direita do rio Baía (Estado do Mato Grosso do Sul; 22°43'S e 53°18'W), esta lagoa apresenta comunicação permanente com o mesmo. É considerada uma lagoa húmica, com valor médio de 10 mg/l de carbono orgânico dissolvido registrado em estudo anterior (TEIXEIRA *et al.*, 2008). Recebe águas de tributários locais como o córrego do Boi e o riacho Jandira, os quais drenam regiões não inundáveis da planície. A lagoa do Guaraná tem forma arredondada, com profundidade média de 2,1 metros, comprimento de 386,5 metros e 1.058,3 metros de perímetro, compreendendo uma área total de 4,2 hectares. Suas margens são tomadas por gramíneas (95%), predominantemente *Panicum pernambucense* e arbustos (5%) enquanto a zona litorânea é colonizada por várias

espécies de macrófitas aquáticas, como *Eichhornia azurea* e *Eichhornia crassipes* (THOMAZ *et al.*, 1992; SOUZA-FILHO *et al.*, 2000).

2.4.2 Amostragem em campo

As coletas foram realizadas mensalmente no período da manhã, entre março de 2007 e fevereiro de 2008 em três pontos distintos da lagoa, sendo que em cada um deles, três profundidades (sub-superfície, meio e fundo) foram amostradas.

A coleta foi feita com uma garrafa de Van Dorn de 5 litros. Para a análise da comunidade microbiana as amostras foram acondicionadas em potes de polietileno de 2 litros. Posteriormente, alíquotas de 100 ml foram fixadas com solução de lugol alcalino, formaldeído e tiosulfato em potes de vidro esterilizados para análise de bactérias e flagelados (SHERR & SHERR, 1993). Para análise dos ciliados as amostras foram concentradas utilizando-se rede de plâncton com malha de 10 μ m, acopladas a frascos de polietileno de 500ml. Para o zooplâncton, 25 litros foram filtrados em rede de plâncton com abertura de 68 μ m. As amostras foram concentradas em 150 ml e fixadas solução de formol (4%) tamponado. As amostras para as análises físicas, químicas e de clorofila-*a* foram acondicionadas em potes plásticos de 500 ml.

As seguintes variáveis abióticas foram determinadas em campo: temperatura da água ($^{\circ}$ C), oxigênio dissolvido (mg/L) (Oxímetro YSI55), condutividade (μ S/cm), pH (potenciômetro digital Digimed), profundidade (m) e transparência da água (m) (disco de Secchi). As concentrações de material em suspensão (mgC/L), clorofila-*a* (μ g/L), fósforo total (P-total) (μ g/L) e nitrogênio total (N-Total) (μ g/L) foram determinadas em laboratório seguindo os métodos descritos em TEIXEIRA *et al.* (1965), GOLTERMAN *et al.* (1978) e MACKERETH *et al.* (1978), respectivamente.

2.4.3 Análise em laboratório

Flagelados heterotróficos

A densidade dos flagelados heterotróficos foi estimada a partir da filtragem de subamostras de 5 a 15 ml em filtros Nucleopore pretos com abertura do poro de 0,8 μ m, coradas com 1 ml do fluorocromo DAPI (4,6-diamidino-2-fenilindol) a 0,1% durante 15 minutos no escuro. Os filtros foram montados em lâminas e estas armazenadas em freezer. A contagem foi realizada em microscópio de epifluorescência (Olympus BX51). A

diferenciação dos flagelados foi feita simultaneamente, usando como critério a cor avermelhada dos autotróficos quando submetidos à luz azul em contraste com a cor esverdeada dos heterotróficos, sendo que apenas os dados de flagelados heterotróficos foram considerados neste estudo. Para determinar a densidade dos flagelados de cada lâmina foram contados no mínimo 300 células ou 100 campos sob luz UV, sendo que a contagem foi realizada tanto com objetivas de aumento de 40× e de 100×. A densidade total foi expressa em células/ml.

A classificação proposta por Sieburth *et al.* (1978) tem sido útil para padronizar os estudos das frações heterotróficas do plâncton. De acordo com essa classificação, o nanoplâncton compreende os organismos com tamanho entre 2-20µm. Como os flagelados heterotróficos considerados neste estudo compreenderam esta faixa de tamanho, serão chamados pela sigla HNF (“heterotrophic nanoflagellates”).

Bacterioplâncton

A densidade do bacterioplâncton foi determinada utilizando o mesmo protocolo de filtração, montagem e armazenamento de lâminas descrito para os flagelados. No entanto, foram filtradas subamostras de 0,1 ml de água em filtro preto Nucleopore/Watchman com 0,2 µm de abertura de poro coradas com 1ml do fluorocromo DAPI (4,6-diamidino-2-fenilindol) a 0,1% durante 5 minutos no escuro. As bactérias foram quantificadas em aumento de 1000× em microscópio de epifluorescência (BJORNSSEN, 1986). A densidade total foi expressa em células/ml.

Ciliados

A densidade de ciliados foi estimada *in vivo*, em microscópio óptico Olympus CX41, em aumentos de 100× e 400× (WEISSE, 1991). A densidade total foi expressa em células/ml.

Zooplâncton

Para a quantificação dos organismos zooplantônicos foram realizadas três subamostragens por amostra, com a utilização de uma pipeta tipo Hensen-Stempel. Foram contados, aproximadamente, 50 indivíduos por subamostra, de acordo com a metodologia

sugerida por Botrell *et al.*, (1976), em microscópio óptico Olympus CX41, em aumento de 100×. A densidade foi expressa em indivíduos/L.

As espécies foram registradas em coletas realizadas na lagoa do Guaraná nos meses de março, junho, setembro e novembro de 2007 e fevereiro de 2008 e esses dados foram cedidos pelo Laboratório de Zooplâncton do NUPELIA (Universidade Estadual de Maringá).

2.4.4 Análise dos dados

Com o objetivo de reduzir a dimensionalidade dos dados abióticos e caracterizar limnologicamente os diferentes meses e profundidades de amostragem, uma análise de componentes principais (PCA; MANLY, 1994) foi utilizada. O critério de “broken-stick” foi utilizado para determinar o número de eixos interpretáveis (JACKSON, 1993). Previamente, os dados foram transformados em logaritmos, com exceção do pH, para reduzir a influência de valores discrepantes e para linearizar as relações.

Apesar da reduzida profundidade da lagoa do Guaraná, estudos anteriores que incluíam lagoas rasas já haviam analisado as relações entre os microrganismos (TADONLEKÉ *et al.*, 2004) e destes com o zooplâncton (ADRIAN *et al.*, 2001) entre os diferentes estratos da coluna de água, com resultados apontando diferentes relações dependendo do estrato analisado, apesar da pequena escala espacial vertical. Assim, as relações entre os flagelados heterotróficos e outros organismos microbianos e zooplânctônicos, além da influência de fatores abióticos, foram analisadas em cada estrato da lagoa (sub-superfície, meio e fundo).

Para seleção do melhor modelo que prediz os padrões observados no presente estudo foi calculado 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 de nanoflagelados heterotróficos (HNF). Por exemplo, considerando um controle predominantemente descendente e de acordo com os dados disponíveis os seguintes modelos lineares foram testados:

$$(1) HNF = a + b[\text{densidade de cladóceros}]$$

$$(2) HNF = a + b[\text{densidade de copépodes}]$$

(3) $HNF = a + b[\text{densidade de rotíferos}]$

(4) $HNF = a + b[\text{densidade de ciliados}]$

Evidências que favorecem os modelos 1, 2 e 3 foram encontradas por Stoecker & Capuzzo (1990), Arndt (1993) e Tadonleké *et al.* (2004), respectivamente. O quarto modelo foi incluído de acordo com evidências encontradas por Weisse (1991), Laybourn-Parry & Rogerson (1993) e Nakano *et al.* (2001). Um quinto modelo (5), considerando o efeito conjunto dos predadores, também foi avaliado.

Considerando um controle predominantemente ascendente, o seguinte modelo foi testado:

(6) $HNF = a + b[\text{densidade de bactérias}]$

Diversos estudos demonstram a importância de recursos para o controle da densidade de HNF (SANDERS *et al.*, 1989; WEISSE, 1990; BERNINGER *et al.*, 1991; PATTERSON & LARSEN, 1991; SANDERS *et al.*, 1992; LAYBOURN-PARRY & PARRY, 2000; KALFF, 2002; MARIOTTINI & PANE, 2003).

Os demais modelos testados (7-63) foram aqueles que consideraram os efeitos conjuntos e nas diferentes combinações possíveis de predadores e recursos, bem como o efeito de variáveis ambientais (resumidas pelo primeiro componente principal).

Nesses modelos, os coeficientes a e b são, respectivamente, o intercepto e o coeficiente angular. Em todos os casos, as variáveis explanatórias são as densidades dos grupos indicados.

Considerando todos os modelos candidatos, foram calculadas as diferenças no critério de informação de Akaike (AIC_c) corrigido para pequenas amostras (Δ_i). O melhor modelo que prediz a variação dos dados possui $\Delta_i = 0$. Entretanto, valores de $\Delta_i < 2$ indicam modelos tão plausíveis quanto o melhor modelo (BURNHAM & ANDERSON, 2002). As análises baseadas no critério de informação de Akaike, com o objetivo de selecionar os melhores modelos, foram realizadas utilizando o programa Spatial Analysis in Macroecology (SAM) (RANGEL *et al.*, 2006).

Para testar o efeito da cheia como fator de homogeneização vertical das comunidades microbianas, foi feita uma correlação entre a variância da densidade das comunidades de bactérias, flagelados e ciliados (estimada entre as médias dos três estratos analisados) e a profundidade média da lagoa. A correlação foi feita considerando os meses

da fase de seca (maio-novembro de 2007) e da fase de cheia (dezembro de 2007 e janeiro e fevereiro de 2008). Os meses de março e abril de 2007 não foram incluídos na análise porque representaram uma cheia atípica que ocorreu no ano anterior.

2.5 RESULTADOS

2.5.1 Períodos hidrológicos

Considerando a profundidade média encontrada, os meses de março, abril e dezembro (2007), assim como os meses de janeiro e fevereiro (2008), foram característicos do período de potamofase, enquanto que os outros meses estudados (maio a novembro de 2007) caracterizaram o período de limnofase (Figura 2).

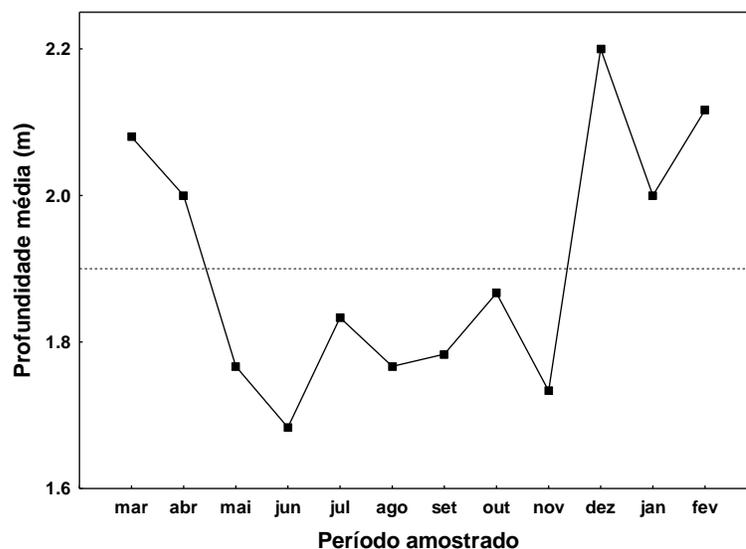


Figura 2. Profundidades médias registradas na lagoa do Guaraná; a linha pontilhada representa a média dos valores de todos os meses estudados.

2.5.2 Variáveis abióticas

De acordo com o critério de “broken-stick”, somente o primeiro eixo da PCA foi retido para interpretação. Esse eixo explicou 37,4% da variação total dos dados. Os escores dos meses demonstraram uma clara diferenciação entre os períodos hidrológicos (Figura 3) e, além disso, a classificação dos meses feita com base na profundidade média coaduna com essa diferenciação. Assim, durante a potamofase (com escores positivos ao longo do

primeiro eixo da PCA), os meses foram caracterizados por maiores valores de temperatura e teores de fósforo total (variáveis positivamente correlacionadas com o primeiro eixo). Por outro lado, durante a limnofase as águas da lagoa do Guaraná tenderam a apresentar maiores valores de oxigênio dissolvido, clorofila-*a*, pH, material em suspensão e Secchi (variáveis negativamente correlacionadas com o primeiro componente principal).

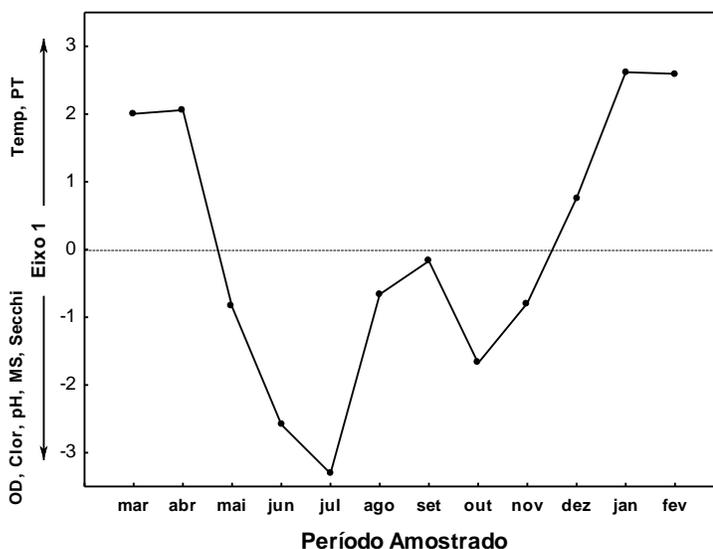


Figura 3. Distribuição dos escores das amostras ao longo do eixo da PCA, definido pelas variáveis. Temp= Temperatura, PT= Fósforo Total, OD= Oxigênio Dissolvido, Cloro= Clorofila-*a*, MS= Material em suspensão, Secchi e pH.

2.5.3 Variação vertical da densidade de HNF

Os nanoflagelados de menor tamanho (2-7 μ m) dominaram durante todos os meses estudados, representando 92,1% da densidade dos HNF. A densidade média de HNF variou entre $0,2 \times 10^3$ cels.ml⁻¹ e $5,57 \times 10^3$ cels.ml⁻¹. A maior densidade dos HNF foi registrada em março e, posteriormente, um evidente decréscimo dos valores foi detectado. A menor variação dos valores entre as profundidades ocorreu em dezembro. Ao longo dos meses, não foram detectadas diferenças consistentes entre as profundidades analisadas (Figura 4).

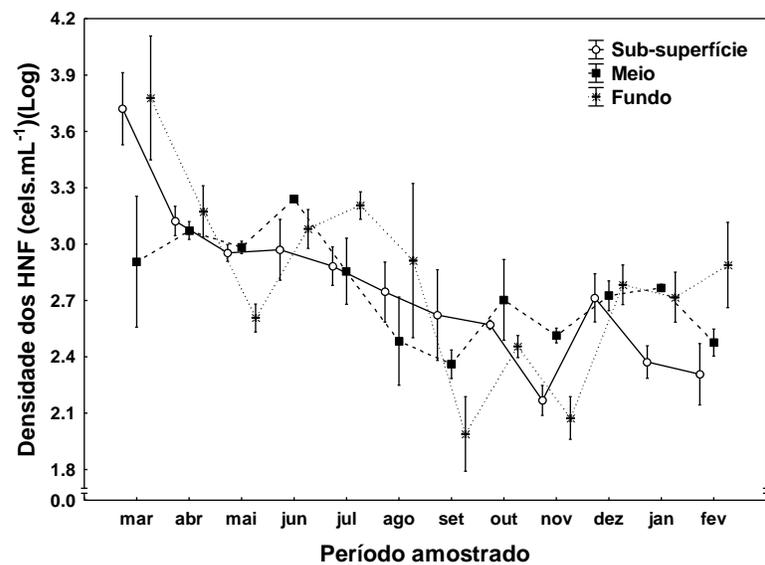


Figura 4. Variação vertical e temporal da densidade de HNF na lagoa do Guaraná entre março de 2007 e fevereiro de 2008. A linha vertical associada a cada média indica o erro-padrão que foi calculado com base em três subamostras tomadas em cada profundidade.

2.5.4 Outras comunidades

Para as bactérias, o menor valor de densidade foi registrado em março, com valores reduzidos também em junho e outubro. Em novembro, a densidade de bactérias aumentou novamente nas três profundidades, atingindo os maiores valores. Os ciliados apresentaram dois picos de densidade, em maio e outubro, sendo que no mês de agosto foram registrados os menores valores. Em geral, não foram verificadas diferenças marcantes na densidade das duas comunidades entre as profundidades (Figura 5).

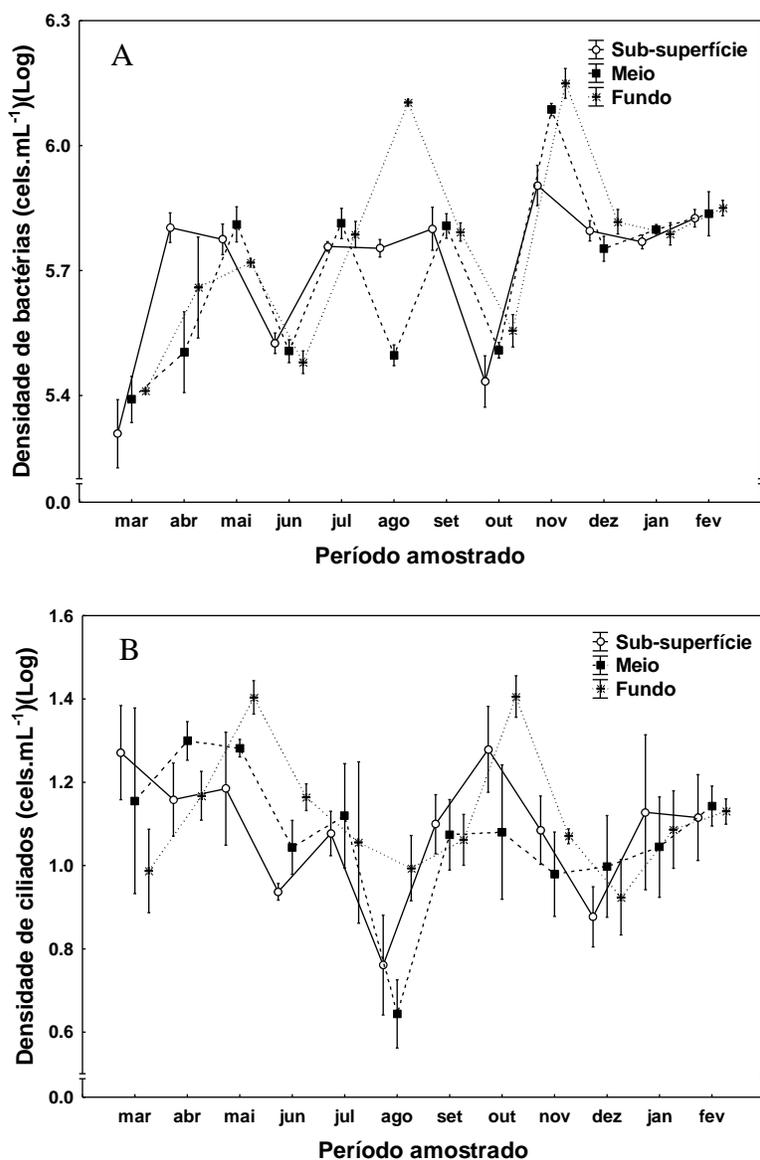
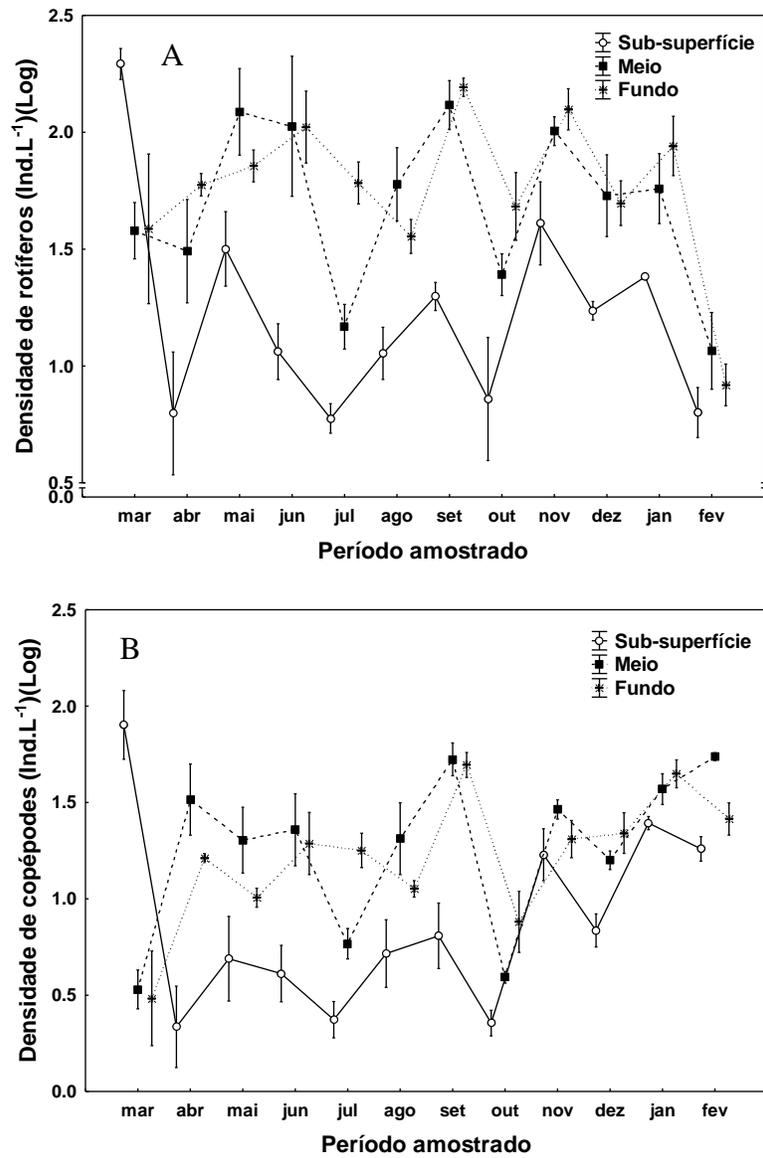


Figura 5. Variação vertical e temporal da densidade de bactérias (A) e ciliados (B). A linha vertical associada a cada média indica o erro-padrão que foi calculado com base em três subamostras tomadas em cada profundidade.

Para a comunidade zooplancônica, menores valores de densidade foram, em geral, encontrados na sub-superfície da lagoa. As oscilações das densidades nas diferentes profundidades seguiram um padrão congruente, com decréscimos dos valores nos meses de julho, outubro, dezembro e fevereiro. De maneira geral, as comunidades de rotíferos e copépodes tiveram oscilações temporais mais parecidas entre si. Por outro lado, os cladóceros apresentaram padrão divergente, principalmente em março quando tiveram

baixa densidade, enquanto que rotíferos e copépodos apresentaram picos de densidade na sub-superfície. Para os cladóceros, maiores densidades foram encontradas no fundo da lagoa na maioria dos meses estudados (Figura 6).



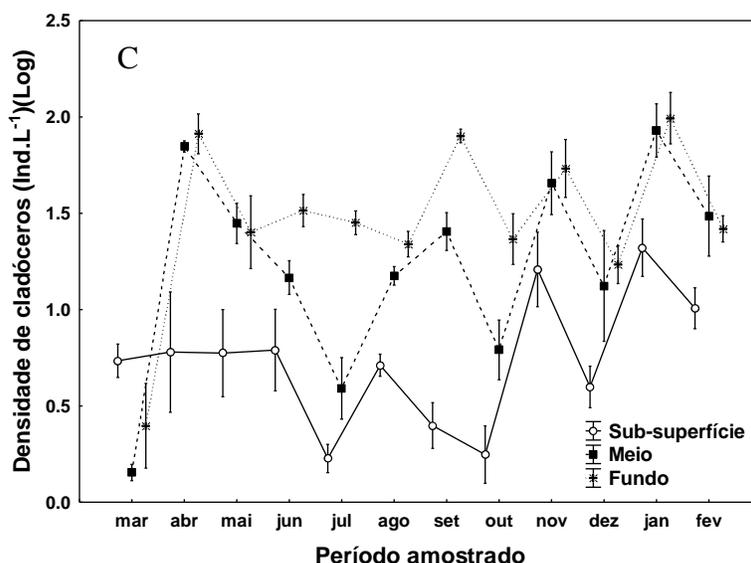


Figura 6. Variação vertical e temporal da densidade de rotíferos (A), copépodes (B) e cladóceros (C). A linha vertical associada a cada média indica o erro-padrão que foi calculado com base em três subamostras tomadas em cada profundidade.

2.5.5 Modelos de predição da densidade de HNF

O melhor modelo aproximado para explicar a variação da densidade de HNF na sub-superfície, de acordo com as diferenças AIC_c (Δ_i), incluiu somente a densidade de bactérias. Como o coeficiente de regressão padronizado (coeficientes *beta*) foi negativo ($-0,631 \pm 0,46$), pode-se inferir que o aumento da densidade de HNF esteve associado com uma redução da densidade de bactérias. No meio da coluna de água, a densidade de bactérias ($beta = -0,584 \pm 0,226$) também foi única variável explanatória incluída no modelo mais parcimonioso para inferência. Porém, outro modelo, incluindo também a densidade de ciliados, apresentou $AIC_c \leq 2$. Assim, as densidades de bactérias ($beta = -0,593 \pm 0,301$) e ciliados ($beta = 0,446 \pm 0,32$) foram as variáveis explanatórias incluídas no segundo melhor modelo para previsão da densidade de HNF no meio da coluna de água. O melhor modelo aproximado para explicação da densidade de HNF no fundo da lagoa incluiu somente a densidade de cladóceros ($-0,621 \pm 0,195$).

Tabela 1. Modelos considerados parcimoniosos para explicação da densidade de HNF a sub-superfície, meio e fundo da lagoa (dentre os 63 modelos testados). Como critério de seleção dos modelos, aqueles com $AICc \leq 2$ foram considerados os melhores modelos aproximados (marcados com asterisco), 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	r^2	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Sub-superfície				
*Bactérias	0.404	15.476	0	0.452
Rotíferos	0.173	19.406	3.93	0.063
Meio				
*Bactérias	0.343	5.693	0	0.266
*Bactérias, Ciliados	0.541	6.091	0.397	0.218
Ciliados	0.190	8.197	2.504	0.076
Fundo				
*Cladóceros	0.424	20.23	0	0.332
Copépodes	0.314	22.33	2.102	0.116

2.5.6 Variação vertical das comunidades microbianas em relação aos períodos hidrológicos

A correlação entre a variância da densidade das comunidades microbianas dos estratos (superfície, meio e fundo) e a profundidade média da lagoa, revelou uma correlação negativa para bactérias (-0,44), flagelados (-0,25) e ciliados (-0,09). Isso significa que quanto maior a profundidade média da lagoa (que ocorre em meses de cheia), menor é a diferença na densidade dessas comunidades entre os estratos da lagoa. Além disso foi possível verificar que quanto menor o organismo considerado, mais forte a correlação.

2.6 DISCUSSÃO

2.6.1 Diferenças na variação vertical das comunidades e a cheia como fator de homogeneização

Os valores máximos de densidade de HNF na lagoa do Guaraná ($0,1 \times 10^3$ a 9×10^3) foram maiores que aqueles encontrados em outros estudos realizados em lagos húmicos temperados. Por exemplo, Kalinowska (2004) e Amblard *et al.* (1995) estimaram densidades que variaram entre $0,8 \times 10^3$ e $1,9 \times 10^3$ e entre $0,3 \times 10^3$ e $3,8 \times 10^3$, respectivamente.

Apenas o zooplâncton de maior porte (microcrustáceos e rotíferos) apresentou diferenças entre as profundidades analisadas. Os padrões verificados sugerem que as menores densidades na sub-superfície, durante o período da manhã, foram determinadas por processos de migração vertical do zooplâncton. Tais migrações verticais, em que os organismos ocupam um estrato mais profundo durante o dia e mais superficial à noite, são explicadas pela seleção de locais com menor vulnerabilidade de predação (por exemplo, a escolha de locais onde a intensidade da luz não é suficiente para uma localização e captura eficiente por predadores visuais; GLIWICZ, 2004).

Temporalmente, dezembro foi o mês que apresentou menor variação da densidade das comunidades entre as diferentes profundidades analisadas, coincidindo com o início do período de cheia. Essa maior similaridade foi mais conspícua considerando os dados de densidade dos organismos de menor porte (bactérias, HNF e ciliados), sendo que no caso das comunidades zooplânctônicas, que realizam migração vertical, a superfície se diferenciou apresentando menor densidade. Considerando os meses característicos de seca e cheia, as comunidades microbianas apresentaram uma correlação negativa entre a variância da densidade e a profundidade média da lagoa, o que indica que no período de cheia as densidades das comunidades nos três estratos ficam mais parecidas entre si, enquanto que no período de seca há uma maior diferença desses valores entre os estratos.

Os efeitos da cheia como fator de homogeneização entre os ambientes das planícies de inundação tem sido registrados em vários ecossistemas (THOMAZ *et al.*, 2007). Estes padrões podem ser atribuídos tanto à maior dissimilaridade no período de limnofase (causada por forças locais como ressuspensão do sedimento), quanto à maior conectividade no período de potamofase (que permite a troca de água, sedimentos, minerais e da biota). A maior similaridade entre os pontos de uma mesma lagoa também foi verificada nas planícies de inundação do Pantanal e da Amazônia (THOMAZ *et al.*, 2007). Porém a maior similaridade entre estratos é uma novidade, adicionando aos registros também um efeito vertical dentro de um mesmo ambiente. Assim, esses resultados reforçam a idéia dos pulsos de inundação como um fator de homogeneização, tanto entre os ambientes quanto dentro de um mesmo ambiente, horizontalmente e verticalmente, principalmente na biota de menor tamanho.

2.6.2 Efeitos dos mecanismos ascendentes e descendentes

A importância relativa de recursos e predadores para determinação da abundância dos organismos é modulada por diversos fatores que variam ao longo do tempo e espaço (GASOL *et al.*, 1995). Os protozoários são componentes importantes na dieta do zooplâncton de maior porte, particularmente, em lagos húmicos (SALONEN & HAMMAR, 1986) sendo essas interações tróficas essenciais para a ligação entre a cadeia alimentar microbiana e a cadeia alimentar clássica (BURNS & SCHALLENBERG, 2001). Portanto, uma relação entre as densidades de HNF e do zooplâncton era uma expectativa desse estudo, e foi observada no fundo da lagoa do Guaraná (Tabela 2).

O controle ascendente exercido pelos cladóceros sobre os HNF no fundo pode ser explicado pela maior densidade destes predadores nesse estrato da lagoa do Guaraná. Tadonleké *et al.* (2004) encontrou resultados similares, com correlações negativas encontradas entre esses dois grupos no hipolímnio dos lagos estudados e afirma que o efeito negativo dos cladóceros aumenta com o aumento de sua abundância.

Os cladóceros são mais conhecidos por exercer forte pressão de predação sobre a comunidade fitoplanctônica na chamada cadeia alimentar tradicional. Porém, vários estudos mostram que a ligação cladóceros-HNF é tão ou mais forte que a primeira. Sanders & Porter (1990), por exemplo, mostraram experimentalmente que os cladóceros conseguiram viver com uma dieta exclusivamente baseada em HNF. Em outro estudo, foi provado que a biomassa algal era insuficiente para sustentar o ciclo de vida de *Daphnia*, e que os HNF aumentaram sua reprodução quando introduzidos na dieta (PICARD & LAIR, 2000). Jürgens *et al.* (1996) mostraram em um estudo experimental que espécies de *Bosmina* e *Ceriodaphnia* exerceram forte impacto de predação em HNF, sendo que suas taxas de predação foram maiores que as de *Daphnia*. Na lagoa do Guaraná, aquelas duas espécies estão entre as mais abundantes durante o período estudado (Tabela 2).

Tabela 2. Cinco principais espécies de cladóceros e de rotíferos presentes na lagoa do Guaraná durante o período estudado, em ordem de maior abundância (no total, 21 espécies de cladóceros e 51 espécies de rotíferos foram registradas).

Cladóceros	Rotíferos
<i>Bosmina hagmanni</i>	<i>Brachionus mirus</i>
<i>Moina minuta</i>	<i>Polyarthra vulgaris</i>
<i>Ceriodaphnia cornuta</i>	<i>Polyarthra dolicoptera</i>
<i>Bosminopsis deitersi</i>	<i>Synchaeta pectinata</i>
<i>Moina reticulata</i>	<i>Lecane curvicornis</i>

Evidências diretas da pressão de predação dos cladóceros sobre os HNF foram descritas em outros estudos laboratoriais e de campo (WEISSE, 1991; JÜRGENS & STOLPE, 1995; ADRIAN & SCHNEIDER-OLT, 1999; AUER & ARNDT, 2004). Gasol *et al.* (1995) estudando diferentes assembléias zooplancônicas, verificaram que os cladóceros foram os que exerceram o maior impacto negativo nos HNF. Assim, os cladóceros exploram tanto os componentes autotróficos quanto heterotróficos da cadeia alimentar, exercendo um papel fundamental na regulação dos processos dos ecossistemas lacustres (PACE & VAQUÉ, 1994; BURNS & SCHALLENBERG, 2001).

Tanto na sub-superfície quanto na camada intermediária da lagoa, as bactérias foram inclusas nos modelos que melhor explicam a densidade de HNF. A predação exercida pelos HNF sobre as bactérias também foi verificada em outros estudos (BERNINGER *et al.*, 1991; PATTERSON & LARSEN, 1991; SANDERS *et al.*, 1989; 1992; LAYBOURN-PARRY & PARRY, 2000; MARIOTTINI & PANE, 2003). Segundo Rejas *et al.* (2005), os HNF foram os maiores predadores da comunidade bacteriana num lago de planície de inundação tropical, enquanto Kent *et al.* (2004) encontraram o mesmo resultado, mas para um lago húmico. Esses dois ambientes representam exemplos de locais com características similares às observadas na lagoa estudada.

A maioria dos flagelados nesse estudo encontrava-se na faixa de tamanho 2-7 μ m. Para Arndt (2000) os grupos de flagelados, quando organizados por classes de tamanho, podem vir a representar nichos alimentares diferentes. Nesse sentido, os flagelados de vida livre que possuem menor tamanho são geralmente bacterívoros (SLEIGH, 2000). Assim

como sugerido por esses resultados, Weisse (1990) concluiu que a maior perda de produção bacteriana se dá pela predação de nanoflagelados heterotróficos com tamanho menor que 10 μm .

Tadonleké *et al.* (2004) registraram relações bactéria-HNF entre estratos de ecossistemas lênticos, porém os resultados significativos foram encontrados apenas para o meta- e o hipolímnio, enquanto que essas relações foram encontradas para a sub-superfície e meio na lagoa do Guaraná. Lembrando que não houve maior densidade da comunidade bacteriana nem dos HNF no fundo, e que a hipótese de que o efeito ascendente se tornaria gradativamente mais forte em direção a esse estrato dependia dessa premissa, a hipótese inicial não foi corroborada.

Em suma, a relação HNF-bactéria foi maior na sub-superfície e ficou mais fraca no estrato intermediário, sendo que no fundo essa relação desapareceu. Simultaneamente, a densidade de cladóceros foi se tornando maior com o aumento da profundidade. Experimentos mostraram que quando os cladóceros são removidos, os HNF conseguem se desenvolver (SALONEN *et al.*, 1992) tornando-se os maiores consumidores de bactérias (JÜRGENS, 1994). Gasol *et al.* (1995), estudando 16 lagos canadenses, constataram que os cladóceros e as bactérias são duas variáveis que predizem a densidade dos HNF razoavelmente bem, como constatado no presente estudo.

A fraca associação entre bactérias-HNF foi analisada por Gasol & Vaqué (1993), que concluíram que quando há um forte controle descendente, os HNF não conseguem atingir a densidade que os recursos potencialmente poderiam sustentar. A interferência da pressão de predação nos HNF e, conseqüentemente, sua fraca relação com as bactérias também foi sugerida em um lago húmico (JONES, 1992) e encontrada em outro estudo mais recente (WIELTSCHNIG *et al.*, 2001). Assim, à medida que a densidade de cladóceros aumenta, a associação bactérias -HNF enfraquece (Figura 7).

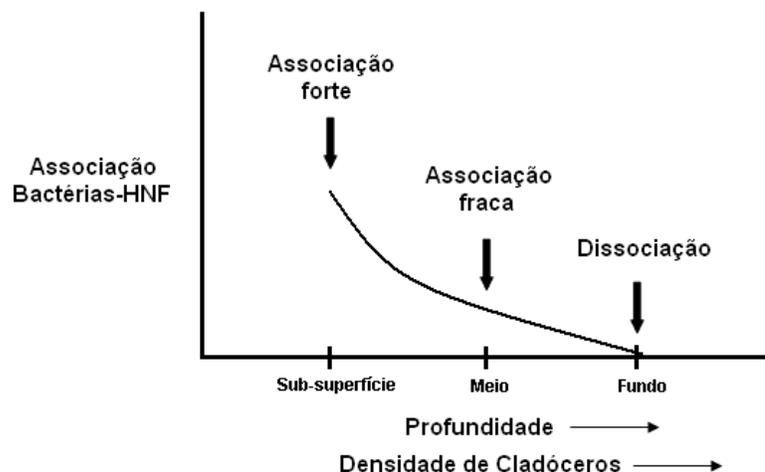


Figura 7. Modelo de associação HNF-bactérias ao longo dos estratos em relação à densidade de cladóceros.

Logo, infere-se que houve uma redução da associação entre os HNF e as bactérias com o aumento da profundidade, provavelmente, devido à migração vertical do zooplâncton na coluna de água que resultou numa maior densidade de cladóceros no fundo da lagoa. Predadores também foram capazes de dissociar a interação zooplâncton-fitoplâncton quando se concentravam nos estratos inferiores, sugerindo um controle descendente no zooplâncton (LÉVESQUE *et al.*, 2010).

Os ciliados foram considerados importantes na determinação da densidade dos HNF no meio da lagoa. Estudos em vários ambientes encontraram uma relação de predação dos ciliados sobre os HNF (WEISSE, 1991; LAYBOURN-PARRY & ROGERSON, 1993; NAKANO *et al.*, 2001). Entretanto, a relação encontrada entre as densidades de ciliados e HNF foi positiva. Entre as espécies de ciliados presentes nesse estrato, as mais abundantes foram *Cyclidium glaucoma*, *Balanion planctonicum*, *Halteria grandinella* e *Tintinidium pusillum* (PAULETO, 2009). Segundo Foissner *et al.* (1999), tanto *C. glaucoma* quanto *H. grandinella* alimentam-se de bactérias, enquanto que *B. planctonicum* consome tanto algas quanto bactérias e *T. pusillum* tem preferência por algas. Considerando os hábitos alimentares dessas espécies de ciliados, interpretamos a relação positiva encontrada entre estes e os HNF como sendo resultado do controle da densidade dessas duas comunidades pelas mesmas variáveis, já que ambos possuem basicamente as mesmas demandas de recursos (bactérias, picofitoplâncton) e também os mesmos predadores (zooplâncton) em

potencial. Conclusão similar foi feita por Auer & Arndt (2004) que também encontrou relações positivas entre ciliados e HNF.

No presente estudo, não foram encontradas relações significativas entre os HNF e copépodes. Em um estudo realizado em um lago mesotrófico, o impacto dos copépodes e náuplios nos HNF também foi considerado insignificante (BURNS & SCHALLENBERG, 1996). Em um experimento *in situ* foi postulada um claro efeito descendente em ciliados por copépodes (calanoidas e ciclopidas) e cladóceros, enquanto que esse efeito para os HNF pareceu ser mais comum em sistemas dominados por cladóceros (ADRIAN & SCHNEIDER-OLT, 1999). Já o experimento conduzido por Jürgens *et al.*, (1996) os levaram a afirmar que os copépodes poderiam ser considerados predadores ineficientes dos HNF. Uma das explicações plausíveis para esses resultados é que os copépodes são predadores raptoriais e selecionam seu alimento com preferência por partículas maiores, enquanto os cladóceros, filtradores, preferem partículas de menor tamanho (MERRELL & STOECKER, 1998; BECKER *et al.*, 2004; YANG *et al.*, 2009). Assim, como visto acima, os copépodes não foram considerados os principais predadores dos HNF neste estudo.

Os rotíferos também não tiveram grande impacto sobre a densidade dos HNF na lagoa do Guaraná. Estudos realizados em lagos temperados também obtiveram resultados semelhantes, mesmo quando os rotíferos dominavam o metazooplâncton (GASOL *et al.*, 1995). Porém, estudos experimentais demonstraram que os rotíferos são capazes de predação os HNF (REJAS *et al.*, 2005). Os gêneros *Polyarthra*, representado por duas das três espécies mais abundantes, e *Brachionus*, com a espécie mais abundante na lagoa durante o período estudado, são predadores reconhecidos de flagelados (ARNDT, 1993; TADONLEKÉ *et al.*, 2004; HOLST *et al.*, 1998). No lago Constance, Weisse (1991) constatou que os HNF sofreram predação pelos rotíferos durante a fase de águas claras. Porém, para Arndt (1993), os rotíferos possuem baixa taxa de predação comparada às taxas de crescimento das bactérias e protozoários e, geralmente, não são capazes de suprimir os componentes microbianos quando comparados aos cladóceros. Os níveis de limiar de alimento para os rotíferos são superiores aos cladóceros, o que faz com que sejam prejudicados quando as concentrações de alimento são reduzidas pela atividade de remoção de cladóceros (WALZ, 1995). Essas vantagens competitivas que os cladóceros possuem

sobre os rotíferos poderiam ser a explicação para a ausência de relações significativas entre rotíferos e HNF encontrada nesse estudo.

Apesar da reconhecida influência das variáveis abióticas sobre todas as comunidades neste ecossistema, quando analisados os estratos da lagoa estas variáveis parecem ter uma menor influência direta que os fatores bióticos.

Algumas ressalvas devem ser feitas quanto à generalidade dos resultados obtidos nesse estudo, já que representam a dinâmica de apenas uma lagoa e resultam de análises de densidade das comunidades planctônica apenas. Para análises trofodinâmicas mais detalhadas, incluindo predação e alimentação dessas comunidades, são necessários estudos experimentais no futuro.

2.7 CONCLUSÃO

Os resultados encontrados refutaram a hipótese proposta, uma vez que as relações entre os flagelados e bactérias tornaram-se gradativamente mais fracas ao longo dos estratos em direção ao fundo. Além disso, não foram encontradas diferenças nas densidades de flagelados entre os estratos.

No presente estudo observaram-se diferentes relações entre os HNF e outras comunidades, dependendo do estrato analisado. As densidades de bactérias e cladóceros foram as variáveis mais associadas com a densidade de HNF. Especificamente, o aumento na densidade de cladóceros nos estratos inferiores resultou na dissociação entre os HNF e as bactérias. Infere-se que quando os estratos inferiores não são considerados, o impacto de cladóceros sobre os HNF pode ser subestimado e, portanto, os padrões encontrados podem ser erroneamente interpretados quando somente um estrato da coluna de água é considerado. Sendo assim, é interessante que os diferentes estratos das lagoas sejam levados em consideração no estudo das relações bactérias-HNF, assim como nos efeitos das cascatas tróficas do zooplâncton sobre as comunidades microbianas.

Finalmente, os resultados obtidos no presente estudo sugerem os HNF como uma importante ligação entre as bactérias e o zooplâncton de maior porte nas cadeias alimentares aquáticas de lagoas rasas de planícies de inundação.

Agradecimentos

Este projeto está vinculado ao projeto PELD- A Planície Alagável do alto rio Paraná: estruturas e processos ambientais, fomentado pelo CNPq, Processo n. 230/98, conveniado com o NUPELIA- UEM.

REFERÊNCIAS

- ADRIAN, R., & B. SCHNEIDER-OLT. 1999: Top-down effects of crustacean zooplankton on pelagic microorganisms in a mesotrophic lake. *J. Plankton Res.* 21: 2175–2190.
- ADRIAN, R., S. A. WICKHAM & N. M. BUTLER, 2001: Trophic interactions between zooplankton and the microbial community in contrasting food webs: the epilimnion and deep chlorophyll maximum of a mesotrophic lake. *Aquat. Microb. Ecol.* 24: 83-97.
- AMBLARD C., J. F. CARRIAS, G. BOURDIER & N. MAURIN, 1995: The microbial loop in a humic lake: seasonal and vertical variations in the structure of different communities. *Hydrobiologia*, 300/301: 71–84.
- ARNDT, H., 1993: Rotifers as predators on components of the microbial web. *Hydrobiologia*, 255/256:231-246.
- ARNDT, H., D. DIETRICH, B. AUER, E. J. CLEVEN, T. GRÄFENHAN, M. WEITERE, A. P. MYLNIKOV, 2000: Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems. In: LEADBEATER, B. S. C. & J. GREEN (eds.). *The Flagellates*. Taylor & Francis, London, p.240–268.
- AUER B. & H. ARNDT, 2004: Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resources and predation. *J. Plankton Res.*, 26: 697–709
- AZAM, F., T. FENCHEL, J. G. FIELD, J. S. GRAY, L. A. MEYER-REIL & F. THINGSTAD, 1983: The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10:257-263.
- BECKER, C., H. FEUCHTMAYR, D. BREPOHL, B. SANTER & M. BOERSMA, 2004: Differential Impacts of Copepods and Cladocerans on Lake Seston, and Resulting Effects on Zooplankton Growth. *Hydrobiologia*, 526:197-207.

- BERGLUND, J., K. SAMUELSSON, T. KULL, U. MUREN & A. ANDERSSON, 2005: Relative strength of resource and predation limitation of heterotrophic nanoflagellates in a low-productive sea area. *J. Plankton Res.* 27: 923–935.
- BERNINGER U. G., B. J. FINLAY & P. KUUPPO-LEINIKKI, 1991: Protozoan control of bacterial abundances in freshwaters. *Limnol. Oceanogr.* 36:139–147.
- BETTAREL, Y., T. SIME-NGANDO, M. BOUVY, R. ARFI, C. AMBLARD, 2005: Low consumption of virus-sized particles by heterotrophic nanoflagellates in two lakes of the French Massif Central. *Aquat. Microb. Ecol.*, 39:205–209.
- BJORNSEN, P. K., 1986: Automatic determinations of bacterioplankton biomass by means of image analyses. *Appl. Environ. Microbiol.*, 51:1199-1204.
- BOTRELL, H. H., A. DUNCAN, Z. M. GLIWICZ, E. GRYGIEREK, A. HERZIG, A. HILLBRICHT-ILKOWSKA, H. KURASAWA, P. LARSSON, T. WEGLENSKA, 1976: A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.* 24:419–456.
- BRETT, M. T., C. R. GOLDMAN, 1997: Consumer versus resource control in freshwater pelagic food webs. *Science*, 275:384-386.
- BURNHAM, K. P. & D. R. ANDERSON, 2002: Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretical Approach. New York, SpringerVerlag, 496p.
- BURNS, C. W. & M. SCHALLENBERG, 1996: Relative impacts of copepods, cladocerans and nutrients on the microbial food web of a mesotrophic lake. *J. Plankton Res.*, 18:683-714.
- BURNS, C. W., & M. SCHALLENBERG, 2001: Calanoid copepods versus cladocerans: Consumer effects on protozoa in lakes of different trophic status. *Limnol. Oceanogr.*, 46:1558-1565.
- CARRIAS, J. F., C. AMBLARD, C. QUIBLIER-LLOBERAS & G. BOURDIER, 1998: Seasonal dynamics of free and attached heterotrophic nanoflagellates in an oligotrophic lake. *Freshw. Biol.* 39: 91-101.
- FENCHEL, T., 1982: Ecology of heterotrophic flagellates IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9:35-42.

- FOISSNER, W., H. BERGER, J. SCHAUMBURG, 1999: Identification and ecology of limnetic plankton ciliates. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft, 3/99:793 pp.
- GASOL, J. M. & D. VAQUÉ, 1993: Lack of coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria: a general phenomenon across aquatic systems? Limnol. Oceanogr., 38:665–670.
- GASOL, J. M., A. M. SIMONS & J. KALFF, 1995: Patterns in the top-down vs bottom-up regulation of heterotrophic nanoflagellates. J. Plankton Res., 17:1879–1903.
- GLIWICZ, M., 2004: Zooplankton. In: O'SULLIVAN, P. E & C. S. REYNOLDS (eds.). The Lakes Handbook Limnology and Limnetic Ecology. Blackwell Publishing, p.461-516.
- GOLTERMAM, H. L., R. S. CLYMO, M. A. M. OHNSTAD, 1978: Methods for physical and chemical analysis of freshwater. London: Blackweel Scientia Publication, 214p.
- HOLST, H., H. ZIMMERMANN, H. KAUSCH & W. KOSTE, 1998: Temporal and spatial dynamics of planktonic rotifers in the Elbe Estuary during Spring. Estuar. Coast. Shelf S., 47:261-273.
- HUNTER, M. & P. W. PRICE, 1992: Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. Ecology, 73:724-732.
- JACKSON, D. A., 1993: Stopping rules in principal component analyses: a comparison of heuristical and statistical approaches. Ecology 74:2204-2214.
- JONES, R. I., 1992. The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains. Hydrobiology, 229:73-91.
- JÜRGENS, K., J. M. GASOL, R. MASSANA & C. PEDRÓS-ALIÓ, 1994: Control of heterotrophic bacteria and protozoans by *Daphnia pulex* in the epilimnion of Lake Ciso. Arch. Hydrobiol., 131:55-78.
- JÜRGENS, K. & G. STOLPE, 1995: Seasonal dynamics of crustacean zooplankton, heterotrophic nanoflagellates and bacteria in a shallow, eutrophic lake. Freshwater Biol., 33:27–38.

- JÜRGENS, K., S. A. WICKHAM, K. O. ROTHHAUPT & B. SANTER, 1996: Feeding rates of macro-and microzooplankton on heterotrophic nanoflagellates. *Limnol. Oceanogr.*, 41:1833–1839.
- KALFF, J., 2002: *Limnology*. New Jersey: Prentice Hall, 592p.
- KALINOWSKA, K., 2004. Bacteria, nanoflagellates and ciliates as components of the microbial loop in three lakes of different trophic status. *Pol. J. Ecol.*, 52: 19–34.
- KENT, A. D., S. E. JONES, A. C. YANNARELL, J. M. GRAHAM, G. H. LAUSTER, T.K. KRATZ & E. W. TRIPLETT, 2004: Annual patterns in bacterioplankton community variability in a humic lake. *Microb. Ecol.*, 48:550-560.
- LAYBOURN-PARRY, J. & A. ROGERSON, 1993: Seasonal patterns of protozooplankton in Lake Windermere, England. *Arch. Hydrobiol.*, 129:25-43.
- LAYBOURN-PARRY, J. E. M. & J. D. PARRY, 2000: Flagellates and the microbial loop. In: LEADBEATER, B. S. C. & J. GREEN (eds.). *The Flagellates*. Taylor & Francis, London, p.216-239.
- LÉVESQUE, S., B. E. BEISNER & P. R. PERES-NETO, 2010: Meso-scale distributions of lake zooplankton reveal spatially and temporally varying trophic cascades. *J. Plankton Res.*, 32:1369-1384.
- MACKERETH, J. F. H., J. HERON, J. F. TALLING, 1978: *Water analysis: some revised methods for limnologists*. Freshwater Biological Association, 36:121.
- MANLY, B.F.J., 1994: *Multivariate statistical methods: a primer*. London: Chapman & Hall, 215p.
- MARIOTTINI G. L. & L. PANE, 2003: Ecology of planktonic heterotrophic flagellates. A review. *Biology Forum*, 96:55-72.
- MERRELL J. R. & D. K. STOECKER, 1998: Differential grazing on protozoan microplankton by developmental stages of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* Poppe. *J. Plankton Res.*, 20:289–304.
- NAKANO S., P. M. MANAGE, Y. NISHIBE & Z. KAWABATA, 2001: Trophic linkage among heterotrophic nanoflagellates, ciliates and metazoan zooplankton in a hypereutrophic pond. *Aquat. Microb. Ecol.*, 25:259-270.
- PACE, M. L. & D. VAQUÉ, 1994: The importance of *Daphnia* in determining mortality rates of protozoans and rotifers in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 39:985–996.

- PATTERSON, D. J. & J. LARSEN, 1991. The Biology of Free-Living Heterotrophic Flagellates. Oxford, Clarendon Press, 518p.
- PAULETO, G. M., 2009: Ciliados no plâncton da planície de inundação do alto rio Paraná (MS/PR–Brasil): estrutura e dinâmica da comunidade. Tese (Doutorado em Ciências Ambientais: Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) – Universidade Estadual de Maringá, Paraná, 82 p.
- PEREIRA, D. G., L. F. M. VELHO, T. A. PAGIORO & F. A. LANSAC-TÔHA, 2005: Abundância de nanoflagelados heterotróficos no plâncton de reservatórios com distintos graus de trofia. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 27: 43-50.
- PICARD, V. & N. LAIR, 2000: The influence of autotrophic and heterotrophic foods on the demography of *Daphnia longispina* under starved, semi-natural and enriched conditions. *J. Plankton Res.* 22:1925-1944.
- RANGEL, T. F. L. V. B., J. A. F. DINIZ-FILHO, L. M. BINI, 2006: Towards an Integrated Computational Tool for Spatial Analysis in Macroecology and Biogeography. *Global Ecology and Biogeography*, 15:321-327.
- REJAS, D., K. MUYLAERT & L. DE MEESTER, 2005: Trophic interactions within the microbial food web in a tropical floodplain lake (Laguna Bufeos, Bolivia). *Revista de Biología Tropical*, 53: 85-96.
- SALONEN K., & T. HAMMAR, 1986: On the importance of dissolved organic matter in the nutrition of zooplankton in some lake waters. *Oecologia* 68:246-253.
- SALONEN, K., P. KANKAALA, T. TOLONEN, T. HAMMAR, M. JAMES, T. R. METSÄLÄ & L. ARVOLA, 1992: Planktonic food chains of a highly humic lake. II. A mesocosm experiment in summer during dominance of heterotrophic processes. *Hydrobiologia*, 229:143-157.
- SANDERS, R. W., K. G. PORTER, S. J. BENNETT & A. E. De BIASE, 1989: Seasonal pattern of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community. *Limnol. Oceanogr.*, 34:673-687.
- SANDERS, R. W. & K. G. PORTER, 1990: Bacterivorous flagellates as food resources for the freshwater crustacean zooplankter *Daphnia ambigua*. *Limnol. Oceanogr.* 35:188-191.

- SANDERS R. W., D. A. CARON & U. G. Berninger, 1992: Relationship between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: an inter- ecosystem comparison. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 86:1–14.
- SHERR, E.B. & B. F. SHERR, 1993: Preservation and storage of samples for enumeration of heterotrophic protists. In: KEMP, P., B. SHERR, E. SHERR & J. COLE (eds.). *Current Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publ., NY, p.207-212.
- SIEBURTH, J. M., V. SMETACEK & J. LENZ, 1978: Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.*, 23:1256-1263.
- SLEIGH, M. A., 2000: Trophic strategies. In: LEADBEATER, B. S. C. & J. GREEN (eds.). *The Flagellates*. Taylor & Francis, London, pp.147-166.
- SOUZA-FILHO, E., E. COMUNELLO, A. C. PETRY, M. R. RUSSO, A. M. SANTOS, R. R. A. ROCHA, R. A. LEIMIG, 2000. Descrição dos locais de amostragem: a planície de inundação do Alto Rio Paraná. Programa PELD/CNPq sítio 6 – Relatório Anual. Disponível em: <http://www.peld.uem.br/Relat2000/2_2_CompBioticoDesLocAmost.PDF>. Acesso em: 01/2011.
- STOECKER, D. K. & J. M. CAPUZZO, 1990: Predation on protozoa: its importance to zooplankton. *J. Plankton Res.*, 12:891-908.
- TADONLEKÉ, R., B. PINEL-ALLOUL, N. BOURBONNAIS & F. R. PICK, 2004: Factors affecting the bacteria-heterotrophic nanoflagellate relationship in oligo-mesotrophic lakes. *J. Plank. Res.*, 26:681-695.
- TEIXEIRA, C., J. G. TUNDISI, M. B. KUTNER, 1965: Plankton studies in a mangrove. II: The standing-stock and some ecological factors. *Bol. Inst. Oceanogr.*, 24:23-41.
- THOMAZ, S. M., F. A. LANSAC-TÔHA, M. C. ROBERTO, F. A. ESTEVES & A. F. LIMA, 1992: Seasonal variation of some limnological factors of lagoa do Guaraná, a várzea lake of the high Paraná river, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 25:269-276.
- THOMAZ, S. M., M. C. ROBERTO, & L. M. BINI, 1997: Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In: VAZZOLER, A. E. A.

- M., A. A. AGOSTINHO, N. S. HAHN (eds.) A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. Maringá: EDUEM, p. 73-102.
- THOMAZ, S. M., L. M. BINI, R. L. BOZELLI, 2007: Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579:1-13.
- TZARAS, A. & F. R. PICK, 1994: The relations between bacterial and heterotrophic flagellate abundance in oligotrophic to mesotrophic temperate lakes. *Mar. Microb. Food Webs.*, 8: 347-355.
- WALZ, N., 1995: Rotifer populations in plankton communities: Energetics and life history strategies. *Experientia*, 51:437-453.
- WEISSE, T., 1990: Trophic interactions among heterotrophic microplankton, nanoplankton and bacteria in Lake Constance. *Hydrobiologia*, 191:111:122.
- WEISSE, T., 1991: The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control. *J. Plankton Res.*, 13:167-185.
- WETZEL, R. G., 2001: *Limnology: Lake and River Ecosystems*. San Diego, Academic Press, 1006p.
- WIELTSCHNIG, C., A. K. T. KIRSCHNER, A. STEITZ & B. VELIMIROV, 2001: Weak coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria in a eutrophic freshwater environment. *Microb. Ecol.*, 2:159–167.
- YANG, E. J., H. KANG, S. YOO & J. HYUN, 2009: Contribution of auto- and heterotrophic protozoa to the diet of copepods in the Ulleung Basin, East Sea/Japan Sea. *J. Plankton Res.*, 31:647-659.

3 Microrganismos na cadeia alimentar planctônica de uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná

3.1 RESUMO

Variações temporais na densidade das comunidades de organismos pertencentes às cadeias alimentares planctônicas microbiana e tradicional foram investigadas, objetivando esclarecer as interações entre estes organismos e a dinâmica da cadeia alimentar planctônica em uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná. Os dados foram obtidos entre março de 2007 e fevereiro de 2008, em três pontos distintos da Lagoa Guaraná (Estado do Mato Grosso do Sul, Brasil). As cadeias alimentares planctônicas da lagoa estudada tiveram suas dinâmicas fortemente influenciadas pelo regime hidrológico, sendo que o período de águas altas favoreceu as interações entre os organismos da cadeia alimentar microbiana, em detrimento às relações destes com componentes da cadeia alimentar de pastagem.

Palavras-chave: Cadeia alimentar planctônica, elo microbiano, planície de inundação, lagoas rasas.

The dry link and wet sink path of the microbes in the planktonic food web of a shallow floodplain lake

3.2 ABSTRACT

Temporal changes in the density of organisms belonging to the microbial and traditional planktonic food webs were investigated, aiming to enlighten the interactions between them and the dynamic of the planktonic food web in a shallow lake at the Paraná River floodplain. Samples were taken monthly, between March 2007 and February 2008, in three distinct sampling sites in Guaraná Lake (State of Mato Grosso do Sul, Brasil). Planktonic food chains dynamics were strongly influenced by the hydrological regime of this lake, as the flood favoured the interactions among the components of the microbial food chain over the relations of these with the components of the traditional grazing food chain.

Key-words: Planktonic food web, microbial loop, floodplain, shallow lakes.

3.3 INTRODUÇÃO

Para compreender o funcionamento de qualquer ecossistema, um dos princípios básicos é o conhecimento de sua cadeia alimentar, pela qual há o fluxo de matéria e energia (POMEROY, 1974). As cadeias alimentares aquáticas têm sido estudadas e discutidas com mais veemência desde o reconhecimento da importância de grupos como bactérias e protozoários no fluxo de matéria e energia. Assim, em poucas décadas houve uma evolução das teorias de cadeia alimentar, que continua a progredir à medida que mais ambientes são estudados.

Até algumas décadas atrás, apenas a cadeia de herbivoria ou cadeia tradicional (envolvendo as relações tróficas entre fitoplâncton, zooplâncton e peixes; LINDEMAN, 1942) era discutida. No entanto, o uso de novas técnicas (e.g. Dapi; PORTER & FEIG, 1980) indicou que os ecossistemas aquáticos apresentavam elevadas densidades de bactérias. Logo, surgiram novas teorias que colocaram em evidência esse grupo, antes negligenciado.

Vários autores contribuíram para a consolidação de uma nova abordagem das cadeias alimentares, como Pomeroy (1974) que destacou o papel dos microorganismos na produção de ecossistemas pelágicos marinhos e já previa o surgimento de um novo paradigma. Mas foram Azam *et. al.* (1983) que sintetizaram toda a discussão sobre a cadeia alimentar microbiana num artigo que se tornaria tão importante na mudança do paradigma anterior, principalmente por ter cunhado o termo elo microbiano (“microbial loop”), que descrevia uma cadeia alimentar planctônica mais complexa e atribuía aos microorganismos um papel muito maior do que era reconhecido na época (FENCHEL, 2008).

Basicamente, o elo microbiano estabelecia que o carbono orgânico dissolvido liberado pelo fitoplâncton era utilizado pelas bactérias, que eram então predadas por protozoários e estes entravam novamente na cadeia através da predação do zooplâncton. Este novo caminho formava um elo (“loop”) na cadeia tradicional. Porém, existem muitos vínculos diretos entre as algas e os microorganismos heterotróficos, estes últimos sendo responsáveis por recuperar e reintroduzir o carbono fixado (bactérias e algas) sob formas de maior tamanho, tornando-as disponíveis para organismos maiores, de níveis tróficos superiores (SHERR & SHERR, 1988).

Entre os vários fatores que modificam a importância da cadeia alimentar microbiana na transferência de matéria e energia para níveis tróficos superiores, em relação à cadeia tradicional, está a sazonalidade. Mudanças sazonais foram verificadas em ambientes marinhos e de água doce, e parecem seguir àquelas da estrutura das outras comunidades planctônicas (e. g. fitoplâncton; NIELSEN & RICHARDSON, 1989; De WEVER, 2006; SHINADA *et al.*, 2008). Além da sazonalidade, as cadeias alimentares são fortemente influenciadas pelo carbono orgânico alóctone, particularmente em lagos húmicos, atribuindo aos protozoários um papel significativo, já que grande parte da produção bacteriana, baseada em carbono alóctone, é disponibilizada para os níveis tróficos superiores através do elo microbiano (LAYBOURN-PARRY & PARRY, 2000). As teias alimentares microbianas são responsáveis pela regeneração de nutrientes e constituem a base de cadeias alimentares dos metazoários em vários ecossistemas. Entretanto, estudos em ecossistemas aquáticos tropicais ainda são escassos, especialmente naqueles ricos em compostos húmicos e rasos, colonizados por macrófitas aquáticas, como as planícies de inundação (THOMAZ, 1999).

A planície de inundação do alto rio Paraná é considerada um macrossistema fluvial, com grande heterogeneidade espacial e temporal. Por possuir um regime hidrológico de grande amplitude, as modificações periódicas no fluxo de energia e matéria implicam em drásticas mudanças nos habitats por modificação das condições físicas e químicas dos corpos de água, acompanhadas por modificações na estrutura biológica (NEIFF, 1990). No período de águas altas, ou potamofase, é esperado que a matéria orgânica de origem alóctone, resultante do alagamento de áreas marginais, contribua de forma importante para a produtividade dos ecossistemas. Como consequência, há predomínio do processo de decomposição e um aumento da densidade bacteriana nas lagoas de várzea (THOMAZ *et al.*, 1997; CARVALHO *et al.*, 2003). Já no período de águas baixas, ou limnofase, os ambientes são mais rasos e ocorre ressuspensão do sedimento pela ação do vento, acarretando num incremento de nutrientes e permitindo grande desenvolvimento da comunidade fitoplanctônica (THOMAZ *et al.*, 2004).

Os objetivos desse estudo foram investigar os padrões temporais da abundância das comunidades planctônicas pertencentes às cadeias alimentares microbiana (bactérias,

ciliados, flagelados heterotróficos) e tradicional (zooplâncton e fitoplâncton), inferindo sobre as interações dessas comunidades em dois períodos hidrológicos.

É esperado que a entrada de material alóctone durante o período de potamofase favoreça o fluxo de matéria e energia através da cadeia alimentar microbiana. No período de limnofase, o desenvolvimento do fitoplâncton deve favorecer o fluxo através da cadeia alimentar tradicional. O modelo esperado para o período de potamofase apresentaria uma forte relação entre os componentes do elo microbiano devido ao aporte de matéria orgânica alóctone, o que leva a um aumento da atividade desses microorganismos. As relações esperadas levariam em conta a predação dos flagelados sobre as bactérias e a predação dos ciliados sobre os flagelados, como proposto no elo microbiano tradicional de ambientes marinhos (AZAM *et al.*, 1983). Os ciliados, por sua vez, seriam os responsáveis pela transferência de matéria e energia para o zooplâncton (Figura 1).

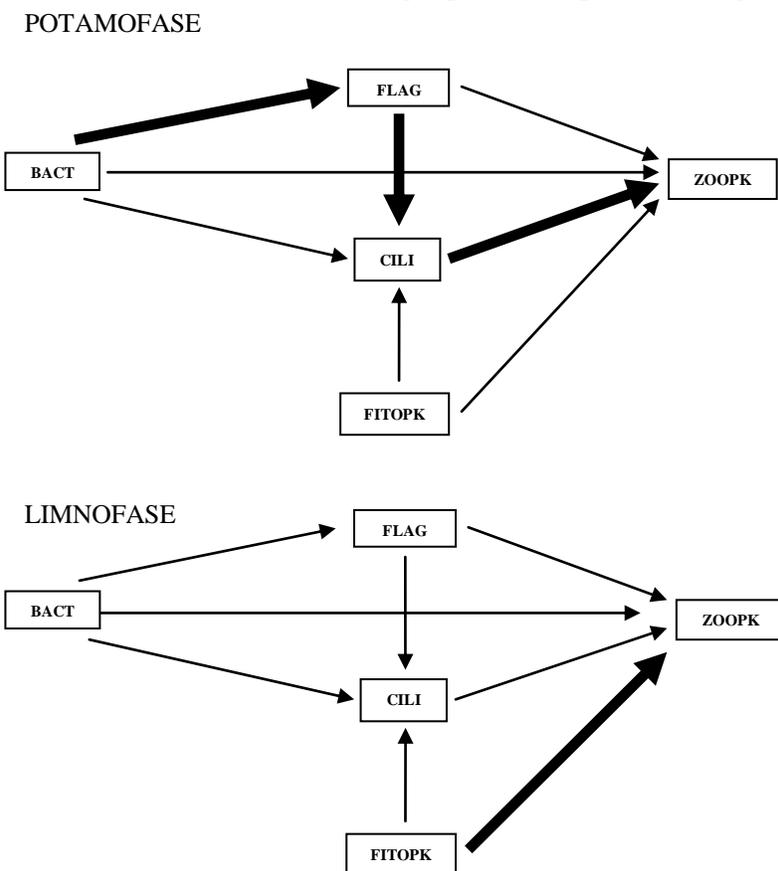


Figura 1. Representação dos modelos de análise de caminhos nos períodos hidrológicos na lagoa do Guaraná (setas grossas indicam coeficientes significativos esperados).

No período de limnofase, relações significativas seriam encontradas entre fitoplâncton e o zooplâncton, sendo a cadeia alimentar tradicional favorecida pelo desenvolvimento da comunidade fitoplanctônica nesse período hidrológico (Figura 1).

3.4 METODOLOGIA

3.4.1 Área de estudo

Esse estudo foi realizado na Lagoa do Guaraná que está situada na planície de inundação do alto rio Paraná (Figura 2).

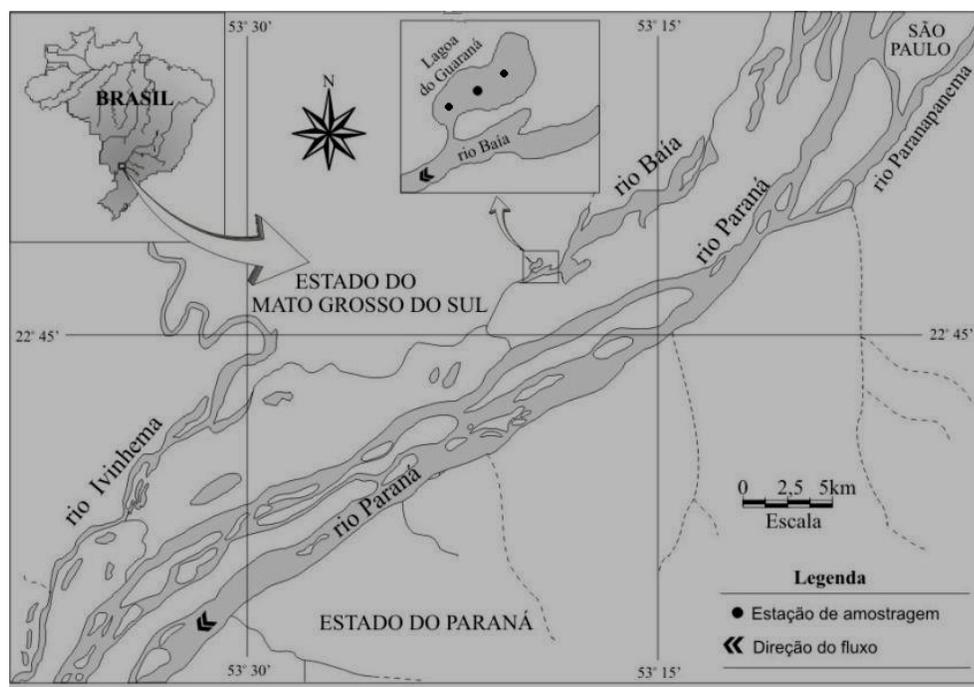


Figura 2. Mapa da planície de inundação do alto rio Paraná com a localização da estação de amostragem na lagoa do Guaraná.

Localizada na margem direita do rio Baía (Estado do Mato Grosso do Sul; 22°43'S e 53°18'W), esta lagoa apresenta comunicação permanente com o mesmo. É considerada uma lagoa húmica, com valor médio de 10 mg/l de carbono orgânico dissolvido registrado em estudo anterior (TEIXEIRA *et al.*, 2008). Recebe águas de tributários locais como o córrego do Boi e o riacho Jandira, os quais drenam regiões não inundáveis da planície. A

lagoa do Guaraná tem forma arredondada, com profundidade média de 2,1 metros, comprimento de 386,5 metros e 1.058,3 metros de perímetro, compreendendo uma área total de 4,2 hectares. Suas margens são tomadas por gramíneas (95%), predominantemente *Panicum pernambucense* e arbustos (5%) enquanto a zona litorânea é colonizada por várias espécies de macrófitas aquáticas, como *Eichhornia azurea* e *Eichhornia crassipes* (THOMAZ *et al.*, 1992; SOUZA-FILHO *et al.*, 2000).

3.4.2 Amostragem em campo

As coletas foram realizadas mensalmente entre março de 2007 e fevereiro de 2008 em três pontos distintos da lagoa, sendo que em cada um deles, três profundidades (sub-superfície, meio e fundo) foram amostradas.

A coleta foi feita com uma garrafa de Van Dorn de 5 litros. Para a análise da comunidade microbiana as amostras foram acondicionadas em potes de polietileno de 2 litros. Posteriormente, alíquotas de 100 ml foram fixadas com solução de lugol alcalino, formaldeído e tiosulfato em potes de vidro esterilizados para análise de bactérias e flagelados (SHERR & SHERR, 1993). Para análise dos ciliados as amostras foram concentradas utilizando-se rede de plâncton com malha de 10 μ m, acopladas a frascos de polietileno de 500ml. Para o zooplâncton, 25 litros foram filtrados em rede de plâncton com abertura de 68 μ m. As amostras foram concentradas em 150 ml e fixadas solução de formol (4%) tamponado. As amostras para as análises físicas, químicas e de clorofila-*a* foram acondicionadas em potes plásticos de 500 ml. No caso da comunidade fitoplanctônica foram coletadas amostras de água à sub-superfície, diretamente com frascos de vidro e fixadas *in situ* com lugol acético.

As seguintes variáveis abióticas foram determinadas em campo: temperatura da água ($^{\circ}$ C), oxigênio dissolvido (mg/L) (Oxímetro YSI55), condutividade (μ S/cm), pH (potenciômetro digital Digimed), profundidade (m) e transparência da água (m) (disco de Secchi). As concentrações de material em suspensão (mgC/L), clorofila-*a* (μ g/L), fósforo total (P-total) (μ g/L) e nitrogênio total (N-Total) (μ g/L) foram determinadas em laboratório seguindo os métodos descritos em TEIXEIRA *et al.* (1965), GOLTERMAN *et al.* (1978) e MACKERETH *et al.* (1978), respectivamente.

3.4.3 Análise em laboratório

Flagelados heterotróficos

A densidade dos flagelados heterotróficos foi estimada a partir da filtração de subamostras de 5 a 15 ml em filtros Nucleopore pretos com abertura do poro de 0,8 μm , coradas com 1 ml do fluorocromo DAPI (4,6-diamidino-2-fenilindol) a 0,1% durante 15 minutos no escuro. Os filtros foram montados em lâminas e estas armazenadas em freezer. A contagem foi realizada em microscópio de epifluorescência (Olympus BX51). A diferenciação dos flagelados foi feita simultaneamente, usando como critério a cor avermelhada dos autotróficos quando submetidos à luz azul em contraste com a cor esverdeada dos heterotróficos, sendo que apenas os dados de flagelados heterotróficos foram considerados neste estudo. Para determinar a densidade dos flagelados de cada lâmina foram contados no mínimo 300 células ou 100 campos sob luz UV, sendo que a contagem foi realizada tanto com objetivas de aumento de 40 \times e de 100 \times . A densidade total foi expressa em células/ml.

Bacterioplâncton

A densidade do bacterioplâncton foi determinada utilizando o mesmo protocolo de filtração, montagem e armazenamento de lâminas descrito para os flagelados. No entanto, foram filtradas subamostras de 0,1 ml de água em filtro preto Nucleopore/Watchman com 0,2 μm de abertura de poro coradas com 1ml do fluorocromo DAPI (4,6-diamidino-2-fenilindol) a 0,1% durante 5 minutos no escuro. As bactérias foram quantificadas em aumento de 1000 \times em microscópio de epifluorescência (BJORNSSEN, 1986). A densidade total foi expressa em células/ml.

Ciliados

A densidade de ciliados foi estimada *in vivo*, em microscópio óptico Olympus CX41, em aumentos de 100 \times e 400 \times (WEISSE, 1991). A densidade total foi expressa em células/ml.

Zooplâncton

Para a quantificação dos organismos zooplânctônicos foram realizadas três subamostras por amostra, com a utilização de uma pipeta tipo Hensen-Stempel. Foram contados, aproximadamente, 50 indivíduos por subamostra, de acordo com a metodologia

sugerida por Botrell *et al.*, (1976), em microscópio óptico Olympus CX41, em aumento de 100×. A densidade foi expressa em indivíduos/L.

As espécies foram registradas em coletas realizadas na lagoa do Guaraná nos meses de março, junho, setembro e novembro de 2007 e fevereiro de 2008 e esses dados foram cedidos pelo Laboratório de Zooplâncton do NUPELIA (Universidade Estadual de Maringá).

Fitoplâncton

A densidade fitoplanctônica foi calculada mediante o uso de um microscópio invertido. O cálculo da densidade foi realizado de acordo com A.P.H.A. (1995), sendo os resultados expressos em indivíduos por mililitros. A separação por faixas de tamanho (picofitoplâncton <2µm; nanofitoplâncton 2-60µm; microfitoplâncton 60-500µm e mesofitoplâncton 0,5-1mm) foi feita de acordo com Reynolds (2006). Os dados de fitoplâncton foram gentilmente cedidos pelo Laboratório de Fitoplâncton do NUPELIA (Universidade Estadual de Maringá).

3.4.4 Análise dos dados

Com o objetivo de reduzir a dimensionalidade dos dados abióticos e caracterizar limnologicamente os diferentes meses e profundidades de amostragem, uma análise de componentes principais (PCA; MANLY, 1994) foi utilizada. O critério de “broken-stick” foi utilizado para determinar o número de eixos interpretáveis (JACKSON, 1993). Previamente, os dados foram transformados em logaritmos, com exceção do pH, para reduzir a influência de valores discrepantes e para linearizar as relações.

A análise de caminhos (“path analysis”; SHIPLEY, 2002) foi usada para examinar a relação causal entre presa e predadores na cadeia alimentar planctônica. Foram construídos dois modelos de cadeia alimentar planctônica nesse estudo, com dados agrupados por períodos hidrológicos (potamofase e limnofase). As interações entre bactérias, flagelados, ciliados (elo microbiano) e entre o fitoplâncton e o zooplâncton (cadeia tradicional) foram analisadas. Nessa análise, as flechas indicam a direção da influência. Os coeficientes obtidos por uma análise de caminhos mostram a magnitude do efeito direto e são equivalentes aos coeficientes de regressão padronizados. A análise foi feita usando o programa SYSTAT (WIKINSON, 2010).

3.5 RESULTADOS

3.5.1 Períodos hidrológicos

Considerando a profundidade média encontrada, os meses de março, abril e dezembro (2007), assim como os meses de janeiro e fevereiro (2008), foram característicos do período de potamofase, enquanto que os outros meses estudados (maio a novembro de 2007) caracterizaram o período de limnofase (Figura 3).

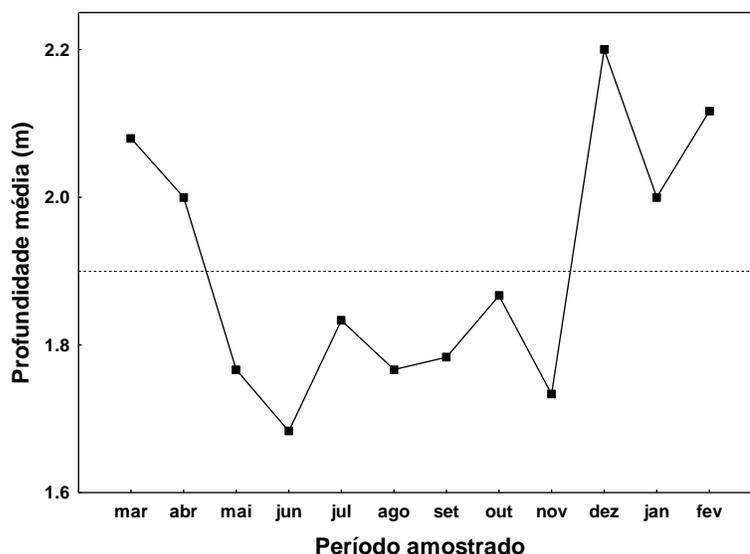


Figura 3. Profundidades médias registradas na lagoa do Guaraná; a linha pontilhada representa a média dos valores de todos os meses estudados.

3.5.2 Variáveis abióticas

Todas as variáveis abióticas variaram conspicuamente ao longo dos meses de estudo. Por exemplo, os valores de fósforo variaram entre 9,14 $\mu\text{gC/L}$ (em julho de 2007) e 57,0 $\mu\text{gC/L}$ (em abril de 2007) e os teores de oxigênio dissolvido variaram entre 1,17 mg/L (março de 2007) e 8,51 mg/L (em junho de 2007; Tabela 1).

Tabela 1. Médias dos valores das variáveis abióticas em cada mês estudado. Os valores médios foram estimados com as amostragens realizadas em três profundidades (MS=material em suspensão; Temp=temperatura; OD=oxigênio dissolvido; Cond=condutividade, Cloro=clorofila; NT=nitrogênio total; PT=fósforo total; secchi e pH).

Mês	MS (mgC/L)	Temp (°C)	OD (mg/L)	Cond (µS/cm)	pH	Secchi (m)	Cloro (µg/L)	NT (µg/L)	PT (µg/L)
Mar/07	0,79	26,77	1,17	46,28	5,87	0,65	7,13	2.235,97	35,60
Abr/07	1,07	27,08	3,47	42,33	6,04	0,65	10,67	294,53	57,00
Mai/07	1,03	24,03	5,85	40,66	7,14	0,43	19,37	274,88	34,09
Jun/07	0,63	19,81	8,51	41,58	7,02	0,90	15,35	675,06	18,73
Jul/07	4,76	18,39	7,28	39,64	6,63	0,87	16,37	2.215,90	9,14
Ago/07	8,51	21,01	6,58	36,54	6,25	0,63	8,33	935,81	35,04
Set/07	0,80	22,97	6,03	36,19	5,88	0,90	10,70	587,22	24,12
Out/07	2,23	25,71	6,29	53,43	6,98	1,32	9,85	1.105,97	16,13
Nov/07	1,57	25,74	6,08	28,97	6,01	0,95	15,88	1.541,84	18,36
Dez/07	0,57	28,08	4,49	43,66	6,47	1,08	10,21	695,47	33,07
Jan/08	0,89	29,37	4,51	32,46	5,91	0,60	5,83	874,97	46,98
Fev/08	0,57	29,08	3,33	39,50	6,10	0,60	6,18	594,35	38,67

De acordo com o critério de “broken-stick”, somente o primeiro eixo da PCA foi retido para interpretação. Esse eixo explicou 37,4% da variação total dos dados. Os escores dos meses demonstraram uma clara diferenciação entre os períodos hidrológicos (Figura 4) e, além disso, a classificação dos meses feita com base na profundidade média coaduna com essa diferenciação. Assim, durante a potamofase, os meses foram caracterizados por maiores valores de temperatura e teores de fósforo total (variáveis positivamente correlacionadas com o primeiro eixo). Por outro lado, durante a limnofase, as águas da lagoa do Guaraná tenderam a apresentar maiores valores de oxigênio dissolvido, clorofila-*a*, pH, material em suspensão e Secchi (variáveis negativamente correlacionadas com o primeiro componente principal).

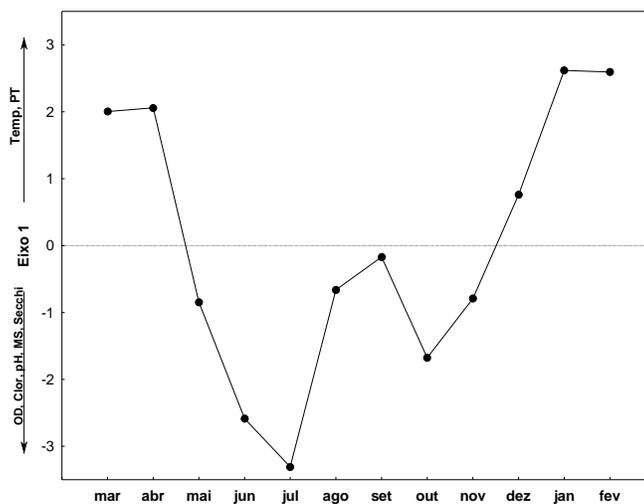


Figura 4. Distribuição dos escores das amostras ao longo do eixo da PCA, definido pelas variáveis. Temp= Temperatura, PT= Fósforo Total, OD= Oxigênio Dissolvido, Cloro= Clorofila-*a*, MS= Material em suspensão, Secchi e pH.

3.5.3 Variação temporal

Entre os componentes microbianos, as bactérias tiveram uma densidade um pouco maior na limnofase, enquanto que para os flagelados, na potamofase, a densidade destes organismos foi mais que duas vezes maior que a densidade registrada na limnofase. No caso dos ciliados, a densidade na limnofase foi maior que na potamofase, com predomínio das ordens Oligotrichida, Prostomatida e Hymenostomatida (Figura 5).

Já para os grupos que fazem parte da cadeia alimentar tradicional, o fitoplâncton apresentou diferença conspícua, com maior densidade na limnofase. Além disso, nota-se o predomínio da faixa de tamanho do nanoplâncton em ambos os períodos, porém com maior participação do microfitoplâncton na limnofase. Outras faixas de tamanho (pico- e mesofitoplâncton) tiveram densidades muito reduzidas (Figura 5).

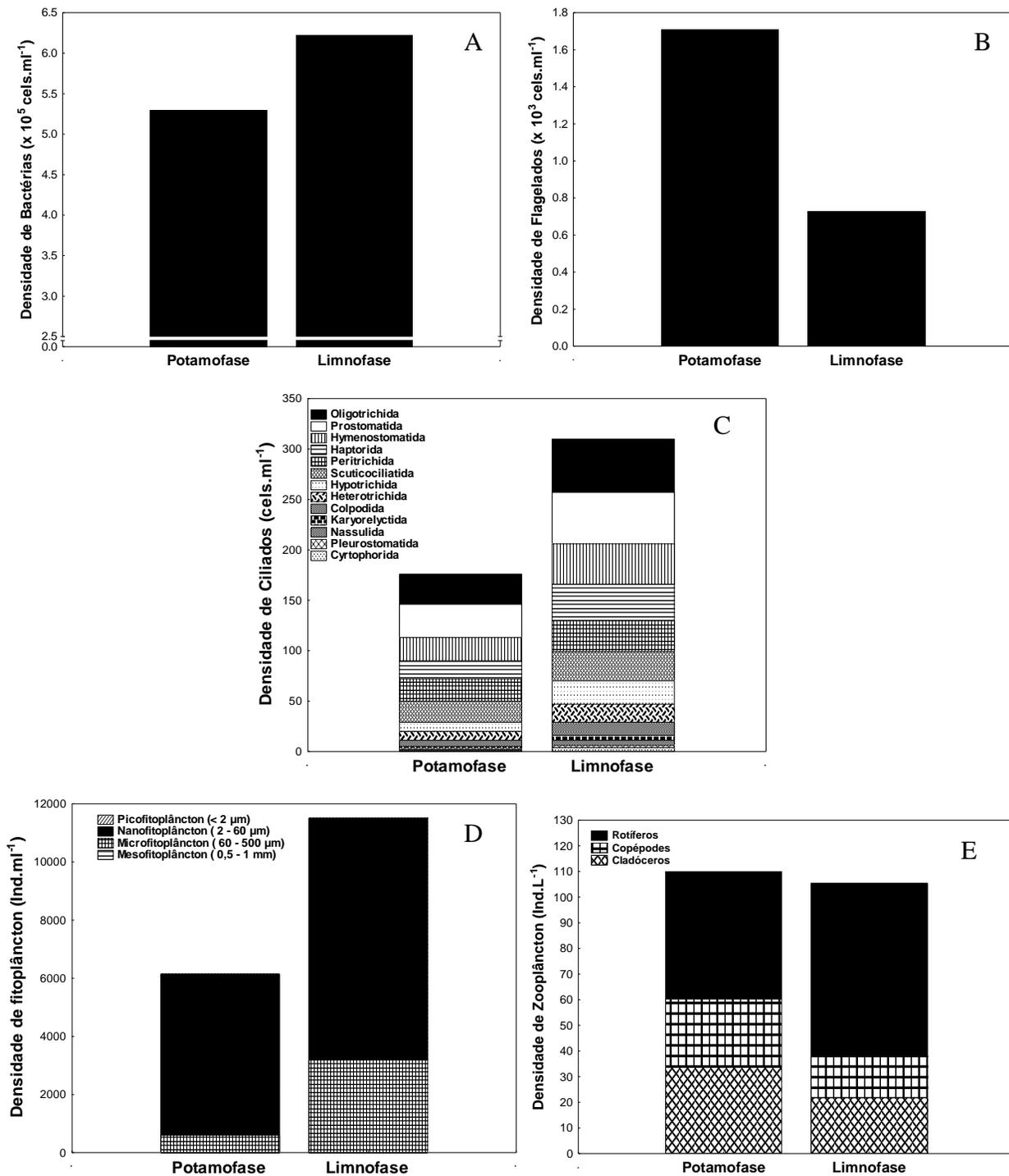


Figura 5. Variação sazonal da densidade de bactérias (A), flagelados (B), ciliados (C - separados por Ordem), fitoplâncton (D - organizado por faixas de tamanho) e zooplâncton (E - separados por grupo). Os valores representam o somatório das médias entre as profundidades, classificados como os dois períodos hidrológicos.

Tanto os cladóceros como os copépodes tiveram densidade um pouco maior na potamofase. Para os rotíferos, a maior densidade foi registrada na limnofase (Figura 5).

3.5.4 Cadeia alimentar planctônica

No modelo de cadeia alimentar planctônica, no período da potamofase, coeficientes de caminho significativamente negativos foram observados entre as bactérias e flagelados (-0,78), entre bactérias e ciliados (-0,82) e entre o fitoplâncton e o zooplâncton (-0,46) ($r^2=0,50$) (Figura 6).

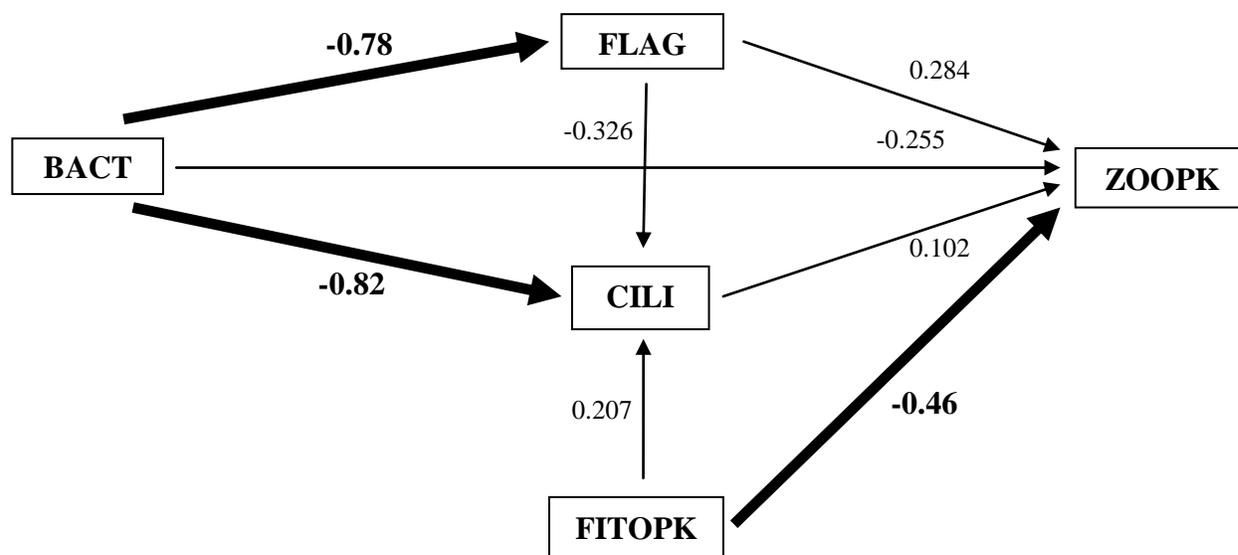


Figura 6. Representação do modelo de análise de caminhos no período de potamofase na lagoa do Guaraná (setas grossas indicam coeficientes significativos).

Já na limnofase, o modelo de cadeia alimentar planctônica incluiu três coeficientes significativos, dois deles negativos, entre flagelados e zooplâncton (-0,41) e entre ciliados e fitoplâncton (-0,46), e um positivo, entre fitoplâncton e zooplâncton (0,58) ($r^2=0,55$) (Figura 7).

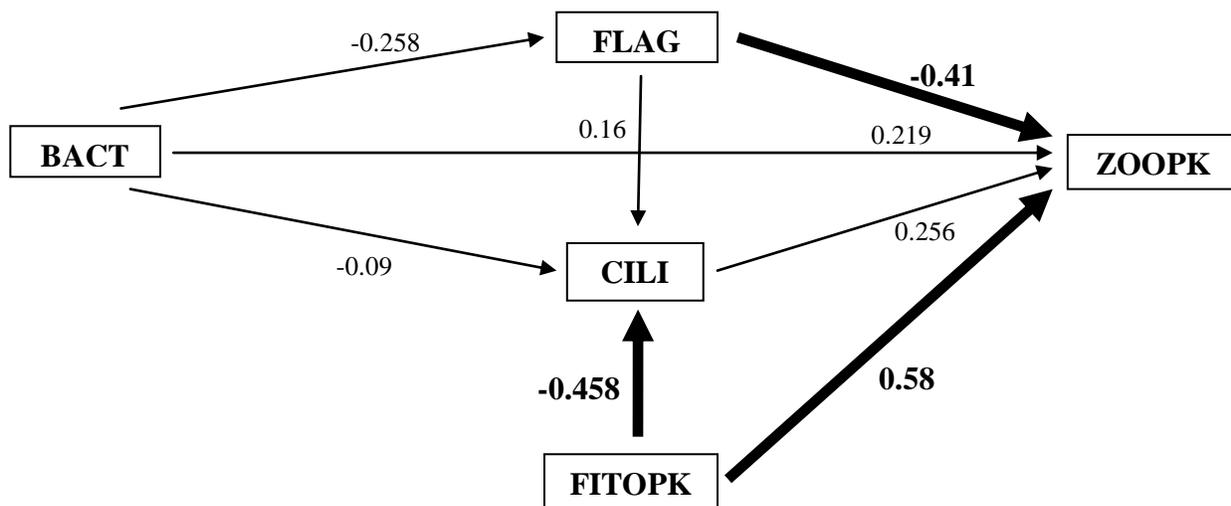


Figura 7. Representação do modelo de análise de caminhos no período de limnofase na lagoa do Guaraná (setas grossas indicam coeficientes significativos).

3.6 DISCUSSÃO

3.6.1 Interações tróficas

Potamofase

Na potamofase o maior nível hidrométrico favorece a entrada de material alóctone (e.g. MOD - matéria orgânica dissolvida), oriundo de material vegetal em decomposição e do solo das áreas inundadas. Além disso, há atuação direta das maiores taxas de precipitação no arraste de carbono orgânico dissolvido (COD) para dentro da lagoa (TEIXEIRA *et al.*, 2008). O COD de origem terrestre é a forma dominante de carbono que chega aos lagos (COLE *et al.*, 2006) e a predominância desse COD nos períodos de cheia já foi verificada em uma lagoa de planície de inundação (FARJALLA *et al.*, 2006). Maiores concentrações de COD foram anteriormente observadas por Thomaz *et al.* (1992) na lagoa do Guaraná, também no período de cheia.

A maior parte de MOD alóctone em lagos húmicos é refratária para a utilização microbiana, porém a exposição à luz aumenta a disponibilidade desses compostos pela quebra de macromoléculas em unidades menores. Ambientes húmicos tropicais possuem maior potencial de mineralização foto-química devido à dinâmica sazonal de aporte de

carbono orgânico dissolvido (COD) alóctone e alta incidência de luz solar durante todo o ano, cuja ação sobre o COD é positiva para o consumo bacteriano. Além disso, a concentração absoluta de MOD que chega às lagoas é muito grande e essa proporção deve ser levada em consideração (LINDELL *et al.*, 1995; ARVOLA *et al.*, 1999b; FARJALLA *et al.*, 2009).

Dessa forma, é esperado que durante a potamofase ocorra uma maior atividade microbiana e, conseqüentemente, uma maior densidade de bactérias, já que essa MOD pode servir de fonte de carbono (ARVOLA *et al.*, 1999a). Porém, as bactérias planctônicas podem oxidar COD em CO₂, e esse é então perdido na respiração em vez de ser convertido em biomassa bacteriana (FARJALLA *et al.*, 2006). Ainda, vários outros fatores físicos e químicos (temperatura e fósforo) e também biológicos (predação) atuam limitando o crescimento do bacterioplâncton em lagos húmicos. Na lagoa do Guaraná, a predação de flagelados e ciliados, como verificado em outros estudos realizados em lagos húmicos (CARLSSON 1995; SARVALA *et al.*, 1999; KENT, 2004; KALINOWSKA, 2004) tiveram impacto significativo no bacterioplâncton, o que fez com que a menor densidade de bactérias fosse registrada na potamofase.

Elevadas taxas predação das bactérias pelos flagelados podem ser explicadas devido à grande quantidade de nanoflagelados de pequeno porte presente na lagoa (92,1% entre 2-7µm) (SEGOVIA *et al.*, Capítulo 1), que são reconhecidamente os maiores responsáveis pela perda da produção bacteriana (SLEIGH, 2000), inclusive em lagos húmicos (SALONEN & JOKINEN, 1988). Os ciliados foram especialmente representados pelas ordens Oligotrichida, Prostomatida e Scuticociliatida nesse período, sendo que, dentre esses, *Halteria grandinella*, *Cyclidium glaucoma* e *Balanion planctonicum* foram as principais espécies encontradas (PAULETO, 2009). As duas primeiras são preferencialmente bacterívoras, sendo que a última apesar de ser reconhecida como algívora, também se alimenta de bactérias (FOISSNER *et al.*, 1999).

Após a ocorrência de cheias, a concentração de sedimentos em suspensão em lagos aumenta drasticamente. Parece haver um consenso de que os protozoários são menos afetados pelo aporte de sedimento que organismos de maior tamanho (JACK *et al.*, 1993; BOENIGK & NOVARINO, 2004). Entre os efeitos da presença de sedimentos em suspensão está a redução da eficiência de alimentação, principalmente de organismos

filtradores. Estudos sobre o efeito de inundação na composição da comunidade zooplanctônica encontraram resultados semelhantes ao deste estudo, em que rotíferos foram afetados negativamente, enquanto que as densidades de flagelados e ciliados aumentaram (MUYLAERT & VYVERMAN, 2006). Porém, alguns gêneros de cladóceros como *Moina*, presentes nesse lago (SEGOVIA *et al.*, Capítulo 1) foram reconhecidos como tolerantes ao sedimento em suspensão (CUKER & HUDSON, 1992), o que poderia explicar a maior densidade destes microcrustáceos nessa fase.

Ainda, nessa fase, o aporte de substâncias húmicas dissolvidas reduz a penetração da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) na coluna de água (JONES, 1992), tendo impacto direto sobre o fitoplâncton. Um deles é o aumento da dominância de fitoflagelados devido a várias vantagens competitivas que esses organismos possuem em relação a outros grupos fitoplanctônicos. A grande densidade de nanofitoplâncton na lagoa do Guaraná durante o todo o período estudado (Figura 5), principalmente das Criptofíceas (NISHIDA, S., dados não publicados, 2011), grupo de algas flageladas potencialmente mixotróficas importante em diversos lagos húmicos (SMOLANDER & ARVOLA, 1988; RODRIGUEZ & PIZARRO, 2007), corrobora essa afirmação. *Cryptomonas marssonii*, espécie com maior densidade registrada nessa lagoa, foi reconhecida como uma espécie capaz de extensas migrações na coluna de água (JONES, 1988), o que resulta em um melhor aproveitamento da PAR (no epilímnio) e dos nutrientes (no hipolímnio), além de serem capazes de predação bacterianas (JONIAK, 2007).

Além disso, a fração de luz absorvida pelos organismos fotossintetizantes diminui e a adesão de células às partículas e aumenta a taxa de afundamento das algas, reduzindo significativamente a densidade fitoplanctônica (ARVOLA *et al.*, 1999b; BOENIGK & GIANFRANCO, 2004; DONOHUE & MOLINOS, 2009), como foi registrado no período de potamofase neste estudo.

O impacto negativo do zooplâncton sobre a comunidade fitoplanctônica durante a cheia (Figura 6), pode então ser explicado por vários fatores. Um deles é, como citado acima, a dominância de algas flageladas, que são mais palatáveis que cianobactérias (GLIWICKZ, 2004). Outra explicação plausível seria que a elevada densidade de microcrustáceos nesse período, aumentaria a pressão de predação sobre o fitoplâncton.

Limnofase

Na limnofase, a reduzida profundidade das lagoas faz com que a ação dos ventos seja maximizada, favorecendo a mistura da coluna de água e a ressuspensão de nutrientes. Além disso, a menor turbidez permite que a radiação solar penetre em maiores profundidades. Assim, neste período, a comunidade fitoplanctônica tende a apresentar maior densidade e biomassa (TRAIN & RODRIGUES, 2004; RODRIGUES 2007; BOVO-SCOMPARIN & TRAIN, 2008). No presente estudo, foi observada, na limnofase, uma maior contribuição da faixa de tamanho de microfitoplâncton, quando comparado a potamofase (Figura 5), o qual foi dominado por Bacillariophyceae, principalmente pelas espécies *Urosolenia eriensis* e *Aulacoseira granulata* v. *granulata* (NISHIDA, S., dados não publicados, 2011), algas filamentosas e, portanto, consideradas pouco edíveis para o zooplâncton.

De maneira geral, em ambientes tropicais, microcrustáceos de grande porte (como *Daphnia*) que poderiam consumir algas filamentosas são pouco abundantes ou ausentes, o que dificulta o controle do fitoplâncton pelo zooplâncton (LAZZARO, 1997). Isso ocorre provavelmente devido às características peculiares de peixes tropicais, que se reproduzem durante o ano todo e são onívoros, e essa reprodução contínua leva a uma pressão de predação permanente de indivíduos planctívoros jovens sobre o zooplâncton de grande porte (LEEuwEN *et al.*, 2007). Logo, em condições que favoreçam os zooplanctívoros, dificilmente o zooplâncton herbívoro conseguirá exercer um controle efetivo sobre a densidade fitoplanctônica, como foi observado neste período.

Relações significativas e negativas entre o fitoplâncton e os ciliados também foram observadas durante a limnofase. A predação sobre organismos fitoplanctônicos por protozoários já foi constatada em vários estudos, sendo que estes, além de exercerem predação eficiente sobre o fitoplâncton de menor porte, também são capazes de consumir os organismos de maior porte, competindo com o meso- e macrozooplâncton por todas as classes de tamanho (SHERR & SHERR, 1994; SHERR & SHERR, 2002; TILLMAN, 2004; PUTLAND & IVERSON, 2007). Alguns ciliados alimentam-se até mesmo de algas filamentosas maiores que eles (SOMMER & STIBOR, 2002), dificultando o entendimento das relações tróficas baseadas numa diferenciação simples dos organismos em classes de

tamanho (BERMAN & STONE, 1994). As ordens Oligotrichida, Colpodida e Haptorida foram as principais representantes dos ciliados, sendo que as espécies mais importantes foram *Tintinidium pusillum*, *Codonella cratera* e *Cyrtolophosis mucicola* (PAULETO, 2009). Todas essas espécies são potencialmente algívoras. *T. pusillum* e *C. cratera* se alimentam de diatomáceas e estavam ausentes na potamofase enquanto *C. mucicola*, por outro lado, têm preferências por clorofíceas, pequenas algas e picocianobactérias (FOISSNER *et al.*, 1999).

Se a influência de herbívoros é predominante, o fitoplâncton deve ser dominado pelas classes de tamanho que são menos edíveis, pois há uma remoção seletiva de pequenas algas (SOMMER & STIBOR, 2002). Quando isso ocorre, o fitoplâncton de maior porte apresenta, em termos de nutrientes, maiores vantagens competitivas (que, em outras condições, favoreceria as células menores) (SAMUELSSON *et al.*, 2002). Assim, a maior densidade de microfitoplâncton encontrado para o fitoplâncton dessa lagoa, na limnofase (Figura 6), pode ser explicada, além das condições físicas e químicas, também pela pressão de predação sobre partículas menores, exercida tanto pelo zooplâncton quanto pelos ciliados (Figura 8).

Porém, as pressões de predação exercidas pelo zooplâncton e pelos ciliados sobre o fitoplâncton parecem diferir em intensidade, sendo que aparentemente os ciliados foram mais efetivos em controlar a densidade fitoplancônica (coeficiente negativo), uma vez que a relação encontrada entre zooplâncton e fitoplâncton foi positiva, implicando que o aumento da densidade do predador não resultou em uma depleção na densidade da presa.

Existem duas diferenças fundamentais entre a pressão de predação exercida pelos protozoários e pelos metazoários. Protozoários têm taxa de crescimento rápido e o crescimento da população acompanhará o aumento da densidade de seu alimento quase sem defasagem temporal. Já os microcrustáceos crescem significativamente mais devagar, e o crescimento do fitoplâncton de maior porte, menos consumido pelos protozoários, pode prosseguir por várias semanas, até esses predadores atingirem o tamanho (individual e populacional) suficiente para exercerem um efeito detectável sobre a população de fitoplâncton. Esta é a razão pela qual proliferações de fitoplâncton geralmente não são formadas por picofitoplâncton (SOMMER & STIBOR 2002). De acordo com essa visão, as relações entre zooplâncton e fitoplâncton teriam que ser negativas, enquanto aquelas entre

os ciliados e fitoplâncton seriam positivas. Porém, o contrário foi encontrado nesse estudo, no período de limnofase. Uma das possíveis explicações seria que a porcentagem de produção fitoplanctônica ingerida pelo protozooplâncton pode ser maior que a ingerida pelo mesozooplâncton (PUTLAND & IVERSON, 2007) o que permite que os protozoários possam equilibrar o fluxo de matéria, em caso de blooms de fitoplâncton (TILLMAN, 2004) resultando na relação negativa entre ciliados e fitoplâncton na limnofase. A relação positiva encontrada entre o zooplâncton e o fitoplâncton pode ter sido facilitada pela dominância dos rotíferos nessa fase, uma vez que são predadores menos eficientes e possuem tempo de geração mais curto que os microcrustáceos (GLIWICZ, 2004) sendo capazes de crescer com menor defasagem temporal.

Em ambientes ou períodos dominados pelo fitoplâncton não edível, o metazooplâncton pode consumir, de forma mais intensa, os elementos da cadeia microbiana. Por exemplo, os flagelados podem ser consumidos na ausência do fitoplâncton edível (HART *et al.*, 2000). Essa pode ser a razão pela qual, na limnofase, período em que o fitoplâncton não-edível apresentou maiores densidades, observou-se relações negativas e significativas entre o zooplâncton e os flagelados, sugerindo uma grande pressão de predação zooplanctônica sobre esses protozoários. Em alguns lagos húmicos já foi verificado que são os flagelados heterotróficos que transferem o carbono alóctone do bacterioplâncton para o zooplâncton (LAYBOURN-PARRY & PARRY, 2000; JÄRVINEN, 2002). De maneira geral, os protozoários são organismos-chave em vários lagos húmicos, constituindo uma importante ligação no fluxo de energia de bactérias para metazoários (HESSEN, 1998).

As bactérias não apresentaram relações significativas com nenhum outro organismo estudado, sugerindo que estavam aparentemente livres de grande pressão de predação, e atingiram maior densidade nesse período hidrológico. Parece ter ocorrido um efeito de cascata trófica, em que as bactérias foram favorecidas pela pressão de predação do zooplâncton sobre os flagelados. Essa redução na pressão de predação direta sobre as bactérias pelos flagelados decorrente da predação do zooplâncton sobre estes últimos, também foi sugerida em outro lago húmico (JONES, 1992). Essa dissociação entre bactérias e flagelados foi verificada por Gasol & Vaqué (1993) que inferiram que isso ocorre porque os flagelados não conseguem atingir a densidade que os recursos (no caso,

bactérias) permitiriam devido a esse controle descendente exercido pelo zooplâncton. Além disso, a mudança na composição dos ciliados, provavelmente, resultou numa mudança de pressão de predação sobre as bactérias para o fitoplâncton.

Em todo o período estudado, a comunidade fitoplanctônica apresentou uma densidade ínfima tanto de picofitoplâncton quanto de mesofitoplâncton (Figura 5). Segundo Joniak (2007), em lagos com grande quantidade de substâncias húmicas, algas autotróficas de grande porte não apresentam elevadas densidades porque as condições (e. g. pouca luz) favorecem as algas nanoplanctônicas, principalmente flagelados mixotróficos, que são capazes de obter energia também através da predação. Por outro lado, a competição com bactérias por nutrientes inorgânicos pode ser o processo que explica a menor densidade do picofitoplâncton. Diferentemente de ambientes marinhos, nos quais o COD produzido pelo fitoplâncton é extremamente importante para as bactérias, em lagos o COD de origem terrestre diminui a força dessa interação positiva entre fitoplâncton e bactérias, e faz com que a competição por nutrientes inorgânicos seja mais importante. Quanto menor o tamanho celular, maior a capacidade de competição por esses nutrientes, o que teoricamente favoreceria tanto o picofitoplâncton quanto as bactérias. Entretanto, a absorção de nutrientes pelas bactérias demanda uma fonte de carbono orgânico, enquanto que para o picofitoplâncton, essa fonte seria a energia solar. Assim, as bactérias são favorecidas quando há muito COD e pouca luz, sendo o contrário verdadeiro para o picofitoplâncton (DRAKARE, 2002). Logo, a reduzida abundância de algas nessa faixa de tamanho (Figura 5) pode ser explicada por essa vantagem competitiva das bactérias.

3.6.2 Cadeia alimentar microbiana como “elo” ou “sumidouro”

Potamofase

Nesse período, as relações entre os componentes microbianos foram mais fortes (e.g., relações significativas entre flagelados e bactérias e entre ciliados e bactérias). Bactérias são capazes de utilizar substâncias húmicas alóctones rapidamente, aumentando assim a atividade do elo microbiano (CARLSSON *et al.*, 1995).

Não foi verificada relação significativa entre os organismos da cadeia microbiana e o zooplâncton, apenas entre o fitoplâncton e o zooplâncton, sugerindo que na potamofase, o fluxo de matéria e energia através da cadeia alimentar de pastagem tradicional tenha

prevalecido. Em experimento feito em um lago húmico com adição de nutrientes (condições estas semelhantes às observadas na lagoa do guaraná – húmica e rica em nutrientes) e aporte de COD de origem terrestre (como na potamofase), o zooplâncton foi sustentado predominantemente pelo fitoplâncton e, nessas condições apesar das bactérias utilizarem grandes quantidades de COD de origem terrestre, muito pouco parece chegar aos níveis tróficos superiores por essa rota. Sem o enriquecimento, no entanto, o caminho autóctone teria sido, possivelmente, menos importante (COLE *et al.*, 2006).

O aporte de carbono alóctone e sua utilização pelas bactérias parecem sustentar um elo microbiano que não interage com a cadeia alimentar tradicional. Assim, o bacterioplâncton seria um “sumidouro” de carbono e agiria principalmente na regeneração de nutrientes (DUCKLOW *et al.*, 1986; COLE *et al.*, 2002). Na lagoa do Guaraná, o elo microbiano na potamofase parece ter funcionado quase como um sistema fechado, tendo em vista a ausência de interações significativas observadas com organismos de outros níveis tróficos. Ainda assim, o papel dos microorganismos nessa fase é fundamental, haja vista que a remineralização de nutrientes é crucial.

Limnofase

Sinistro (2010) sugeriu que, em ambientes tropicais, há uma fraca regulação do fitoplâncton pelo zooplâncton e, aparentemente, na lagoa do Guaraná, essa afirmação foi corroborada, já que a comunidade zooplanctônica foi significativa e negativamente correlacionada apenas com a densidade de flagelados. Assim, tendo em vista a dominância do fitoplâncton de maior tamanho e não edível, os flagelados podem ter sido as presas alternativas da comunidade zooplanctônica durante o período de limnofase.

Estes fatos enfatizam o potencial dos protozoários (flagelados e ciliados) como grupo estabilizador na cadeia alimentar, disponibilizando tanto a produção bacteriana quanto a fitoplanctônica para os organismos de níveis tróficos superiores (MCMANUS, 1991), como foi o caso do zooplâncton nesta lagoa.

Em suma, a limnofase caracterizou-se como um período em que a interação entre os organismos do elo microbiano perdeu força, dando lugar a um ambiente dominado pelo fitoplâncton, porém com “links” entre protozoários e organismos de níveis tróficos superiores.

3.7 CONCLUSÃO

Herbívoros e predadores trocam de presa, e até mesmo de níveis tróficos, de acordo com sua necessidade (POMEROY, 2001). Essa frase sintetiza a dinâmica dos organismos planctônicos na lagoa do Guaraná em dois períodos hidrológicos distintos: os resultados obtidos no presente estudo sugerem que os organismos do zooplâncton foram os principais predadores dos produtores primários na potamofase, enquanto que na limnofase além de “compartilharem” esse recurso alimentar com os ciliados, também foram grandes predadores dos flagelados. Os coeficientes obtidos sugerem ainda que os ciliados, na potamofase, foram os principais consumidores de bactérias enquanto que na limnofase, como citado acima, “alteraram” seu recurso preferencial para fitoplâncton.

Logo, de acordo com os resultados obtidos, a hipótese preconizada foi parcialmente aceita, já que na potamofase o fluxo de matéria e energia parece seguir o caminho da cadeia alimentar tradicional. Já na limnofase, a cadeia tradicional continua a ter grande importância como foi proposto, porém as relações não previstas (e.g ciliados-fitoplâncton e flagelados-zooplâncton) destacaram-se para complementar a complexa teia alimentar planctônica.

Aplicando-se essa hipótese para ambientes de planícies de inundação, é possível afirmar que as cheias favorecem interações entre os organismos do elo microbiano, em detrimento das relações destes com componentes da cadeia alimentar de pastagem, e que a oxidação do COD alóctone por parte das bactérias faz desses organismos um sumidouro na potamofase.

Algumas ressalvas devem ser feitas quanto à generalidade dos resultados obtidos nesse estudo, já que representam a dinâmica de apenas uma lagoa e resultam de análises de densidade das comunidades planctônicas apenas. Para análises trofodinâmicas mais detalhadas, incluindo produção, predação e alimentação dessas comunidades, são necessários estudos experimentais no futuro.

Agradecimentos

Este projeto está vinculado ao projeto PELD- A Planície Alagável do alto rio Paraná: estruturas e processos ambientais, fomentado pelo CNPq, Processo n. 230/98, conveniado com o NUPELIA- UEM.

REFERÊNCIAS

- AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION, 1995: Standard methods for the examination of water and wastewater. Washington, APHA/WEF/AWWA, 1400p.
- ARVOLA, L., P. ELORANTA, M. JÄRVINEN, J. KESKITALO & A. L. HOLOPAINEN, 1999a: Phytoplankton. In: KESKITALO, J. & P. ELORANTA (eds.). Limnology of humic waters. Backhuys Publishers, Leiden. The Netherlands, pp. 137-171.
- ARVOLA, L., K. SALONEN & M. RASK, 1999b: Trophic Interactions. In: KESKITALO, J. & P. ELORANTA (eds.). Limnology of humic waters. Backhuys Publishers, Leiden. The Netherlands, pp. 265-276.
- AZAM, F., T. FENCHEL, J. G. FIELD, J. S. GRAY, L. A. MEYER-REIL & F. THINGSTAD, 1983: The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10:257-263.
- BERMAN, T. & L. STONE, 1994: Musings on the Microbial Loop: Twenty Years After. *Microb. Ecol.*, 28:251-253.
- BJORNSEN, P. K., 1986: Automatic determinations of bacterioplankton biomass by means of image analyses. *Appl. Environ. Microbiol.*, 51:1199-1204.
- BOENIGK, J. & G. NOVARINO, 2004: Effect of suspended clay on the feeding and growth of bacterivorous flagellates and ciliates. *Aquat. Microb. Ecol.*, 34: 181–192.
- BOVO-SCOMPARIN, V. M. & S. TRAIN, 2008: Long-Term variability of the phytoplankton community in an isolated floodplain lake of the Ivinhema River State Park, Brazil. *Hydrobiologia*, 610:331-344.
- CARLSSON P., E. GRANÉLI, P. TESTER & L. BONI, 1995: Influences of riverine humic substances on bacteria, protozoa, phytoplankton, and copepods in a coastal plankton community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 127:213–321.

- CARVALHO, P., S. M. THOMAZ & 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.
- COLE, J. J., S. R. CARPENTER, J. L. KITCHELL & M. L. PACE, 2002: Pathways of organic carbon utilization in small lakes: Results from a whole-lake ^{13}C addition and coupled model. *Limnol. Oceanogr.*, 47:1664–1675.
- COLE, J. J., S. R. CARPENTER, M. L. PACE, M. C. V. BOGERT, J. L. KITCHELL & J. R. HODGSON, 2006: Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon. *Ecol. Letters*, 9:558-568.
- CUKER, B. E. & L. HUDSON, 1992: Type of suspended clay influences zooplankton response to phosphorus loading. *Limnol. Oceanogr.* 37: 566–576.
- De WEVER, A., 2006: Spatio-Temporal Dynamics in the Microbial Food Web in Lake Tanganyika. PhD Thesis, University of Ghent, Ghent, Belgium.
- DONOHUE, I. & J. G. MOLINOS, 2009: Impacts of increased sediment loads on the ecology of lakes. *Biol. Rev.*, 84: 517-531.
- DRAKARE, S., 2002: The role of picophytoplankton in lake food webs. *Acta Universitatis Upsaliensis. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology* 763, 35p.
- DUCKLOW, H. W., D. A. PURDIE, P. J. L. WILLIAMS, J. M. DAVIES, 1996: Bacterioplankton: A sink for carbon in a coastal plankton community. *Science*, 232:865-867.
- FARJALLA, V. F., D. A. AZEVEDO, F. A. ESTEVES, R. L. BOZELLI, F. ROLAND, A. ENRICH-PRAST, 2006: Influence of hydrological pulse on bacterial growth and DOC uptake in a clear-water Amazonian lake. *Microb. Ecol.*, 52:334-344.
- FARJALLA, V. F., A. M. AMADO, A. L. SUHETT, F. MEIRELLES-PEREIRA, 2009: DOC removal paradigms in highly humic aquatic ecosystems. *Environ Sci Pollut Res* 16: 531-538.
- FENCHEL, T., 2008: The microbial loop – 25 years later. *J. Experim. Mar. Biol. Ecol.*, 366:99-103.

- FOISSNER, W., H. BERGER, J. SCHAUMBURG, 1999: Identification and ecology of limnetic plankton ciliates. Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft, 793 pp.
- GASOL, J. M. & D. VAQUÉ, 1993: Lack of coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria: a general phenomenon across aquatic systems? *Limnol. Oceanogr.*, 38:665–670.
- GLIWICZ, M., 2004: Zooplankton. In: O'SULLIVAN, P. E & C. S. REYNOLDS (eds.). *The Lakes Handbook: Limnology and Limnetic Ecology*. Blackwell Publishing, p. 461-516.
- GOLTERMAM, H. L., R. S. CLYMO, M. A. M. OHNSTAD, 1978: *Methods for physical and chemical analysis of freshwater*. London: Blackweel Scientia Publication, 214p.
- HART D., L. STONE & T. BERMAN, 2000: Seasonal dynamics of the Lake Kinneret food web: the importance of the microbial loop. *Limnol. Oceanogr.*, 45:350–361.
- HESSEN, D. O., 1998: Food webs and carbon cycling in humic lakes. In: HESSEN, D. O. & L. J. TRANVIK (eds.). *Aquatic Humic Substances*. Springer-Verlag, New York, NY, pp. 285–315.
- JACK, J. D. & J. J. GILBERT, 1993: The effect of suspended clay on ciliate population growth rates. *Freshwater Biol.*, 29: 385–394.
- JACKSON, D. A., 1993: Stopping rules in principal component analyses: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74:2204-2214.
- JÄRVINEN, M., 2002: Control of plankton and nutrient limitation in small boreal brown-water lakes: evidence from small- and large-scale manipulation experiments. Diss. University of Helsinki.
- JONES, R. I., 1988: Vertical distribution and diel migration of flagellated phytoplankton in a small humic lake. *Hydrobiologia*, 161:75-87.
- JONES, R. I., 1992. The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains. *Hydrobiology*, 229:73-91.
- JONIAK, T., 2007: Seasonal variations of dominant phytoplankton in humic forest lakes. *Oceanol. Hydrobiol. Stud.*, 36:49-59.

- JÜRGENS, K., S. A. WICKHAM, K. O. ROTHHAUPT & B. SANTER, 1996: Feeding rates of macro-and microzooplankton on heterotrophic nanoflagellates. *Limnol. Oceanogr.*, 41:1833–1839.
- KALINOWSKA, K., 2004. Bacteria, nanoflagellates and ciliates as components of the microbial loop in three lakes of different trophic status. *Pol. J. Ecol.*, 52: 19–34.
- KENT, A. D., S. E. JONES, A. C. YANNARELL, J. M. GRAHAM, G. H. LAUSTER, T.K. KRATZ & E. W. TRIPLETT, 2004: Annual patterns in bacterioplankton community variability in a humic lake. *Microb. Ecol.*, 48:550-560.
- LAYBOURN-PARRY, J. E. M. & J. D. PARRY, 2000: Flagellates and the microbial loop. In: LEADBEATER, B. S. C. & J. GREEN (eds.). *The Flagellates*. Taylor & Francis, London, pp.216-239.
- LAZZARO, X., 1997: Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 719-730.
- LEEUWEN, E., G. LACEROT, E. H. NES, L. HEMERIK & M. SCHEFFER, 2007: Reduced top-down control of phytoplankton in warmer climates can be explained by continuous fish reproduction. *Ecological Modelling*, 206:205-212.
- LINDELL, M. J., W. GRANÉLI & L. J. TRANVIK, 1995: Enhanced bacterial growth in response to photochemical transformation of dissolved organic matter. *Limnol. Oceanogr.*, 40:195-199.
- LINDEMAN, R., 1942: The tropho-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23:399-418.
- MANLY, B. F. J., 1994: *Multivariate statistical methods: a primer*. London, Chapman & Hall, 215p.
- MACKERETH, J. F. H., J. HERON, J. F. TALLING, 1978: Water analysis: some revised methods for limnologists. *Freshwater Biological Association*, 36:121.
- MCMANUS, G. B., 1991: Flow analysis of a planktonic microbial food web model. *Mar. Microb. Food Webs*, 5: 145-160.
- MUYLAERT, K. & W. VYVERMAN, 2006: Impact of a flood event on the planktonic food web of the Schelde estuary (Belgium) in spring 1998. *Hydrobiologia*, 559:385-394.

- NEIFF, J. J., 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*, 15: 424-441.
- NIELSEN, T. G. & K. RICHARDSON, 1989: Food chain structure of the North Sea plankton communities: seasonal variations of the role of the microbial loop. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 56: 75-87.
- PAGANO, M., 2008: Feeding of tropical cladocerans (*Moina micrura*, *Diaphanosoma excisum*) and rotifer (*Brachionus calyciflorus*) on natural phytoplankton: effect of phytoplankton size–structure. *J. Plankton Res.*, 30:401-414.
- PAULETO, G. M., 2009: Ciliados no plâncton da planície de inundação do alto rio Paraná (MS/PR–Brasil): estrutura e dinâmica da comunidade. Tese (Doutorado em Ciências Ambientais: Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) – Universidade Estadual de Maringá, Paraná, 82 p.
- POMEROY, L. R., 1974: The ocean's food web, a changing paradigm. *BioScience*, 24: 499-504.
- POMEROY, L. R., 2001: Caught in the food web: Complexity made simple? *Sci. Mar.*, 65:31-40.
- PORTER, K. G., Y. S. FEIG, 1980: The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 25:943-948.
- PUTLAND, J. N. & R. L. IVERSON, 2007: Microzooplankton: major herbivores in an estuarine planktonic food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 345: 63–73.
- REYNOLDS, C. S., 2006: The ecology of phytoplankton. Cambridge University Press, 537p.
- RODRIGUÉZ, P. & H. PIZARRO, 2007: Phytoplankton productivity in a highly colored shallow lake of a South American floodplain. *Wetlands*, 27: 1153-1160.
- RODRIGUES, L. C., 2007: Variação interanual da comunidade fitoplanctônica em ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná: Influência do regime hidrossedimentológico. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 63p.
- SALONEN, K. & S. JOKINEN, 1988: Flagellate grazing on bacteria in a small dystrophic lake. *Hydrobiologia*, 161:203-209.

- SAMUELSSON, K., J. BERGLUND, P. HAECKY & A. ANDERSSON, 2002: Structural changes in an aquatic microbial food web caused by inorganic nutrient addition. *Aquat. Microb. Ecol.*, 29:29–38.
- SARVALA, J., P. KANKAALA, P. ZINGEL & L. ARVOLA, 1999: Zooplankton. In: KESKITALO, J. & P. ELORANTA (eds.). *Limnology of humic waters*. Backhuys Publishers, Leiden. The Netherlands, pp. 173-188.
- SHERR, E. B. & B. F. SHERR, 1988: Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept. *Limnol. Oceanogr.* 33:1225-1227.
- SHERR, E.B. & B. F. SHERR, 1993: Preservation and storage of samples for enumeration of heterotrophic protists. In: KEMP, P., B. SHERR, E. SHERR & J. COLE (eds.). *Current Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publ., NY, p.207-212.
- SHERR, E. B. & B.F. SHERR, 1994: Bacterivory and herbivory: key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs. *Microb. Ecol.* 28:223-235.
- SHERR, E. B. & B.F. SHERR, 2002: Significant of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Anton. Leeuw. Int. J. G.*, 81:293-308.
- SHINADA, A., S. BAN, T. IKEDA, 2008: Seasonal changes in the planktonic food web off Cape Esan, southwestern Hokkaido, Japan. *Plankton Benthos Res* 3: 18-26.
- SHIPLEY, B., 2002: *Cause and correlation in biology. A user's guide to path analysis, structural equations and causal inference*. UK, Cambridge University Press, 317p.
- SINISTRO, R., 2010: Top-down and bottom-up regulation of planktonic communities in a warm temperate wetland. *J. Plankton Res.*, 32:209-220.
- SLEIGH, M. A., 2000: Trophic strategies. In: LEADBEATER, B. S. C. & J. GREEN (eds.). *The Flagellates*. Taylor & Francis, London, pp.147-166.
- SMOLANDER, U. & L. ARVOLA, 1988: Seasonal variation in the diel vertical distribution of the migratory alga *Cryptomonas marssonii* (Cryptophyceae) in a small, highly humic lake. *Hydrobiologia*, 161:89–98.
- SOMMER, U. & H. STIBOR, 2002: Copepoda Cladocera Tunicata: the role of three major mesozooplankton groups in pelagic food webs. *Ecol. Res.*, 17: 161-174.
- SOUZA-FILHO, E., E. COMUNELLO, A. C. PETRY, M. R. RUSSO, A. M. SANTOS, R. R. A. ROCHA, R. A. LEIMIG, 2000: Descrição dos locais de amostragem: a planície de inundação do Alto Rio Paraná. Programa PELD/CNPq sítio 6 – Relatório Anual.

Disponível em: <
http://www.peld.uem.br/Relat2000/2_2_CompBioticoDesLocAmost.PDF>. Acesso em:
01/2011.

- TADONLÉKÉ, R. D., D. PLANAS & A. LUCOTTE, 2005: Microbial food webs in boreal humic lakes and reservoirs: ciliates as a major factor related to the dynamics of the most active bacteria. *Microb. Ecol.*, 49:325–341.
- TEIXEIRA, C., J. G. TUNDISI, M. B. KUTNER, 1965: Plankton studies in a mangrove. II: The standing-stock and some ecological factors. *Bol. Inst. Oceanog.*, 24:23-41.
- TEIXEIRA, M. C., N. F. SANTANA, J. C. R. AZEVEDO & T. A. PAGIORO, 2008: Padrões de variação do carbono orgânico na planície de inundação do alto rio Paraná. *Oecol. Bras.*, 12:57-65.
- THOMAZ, S. M., 1991: Influência do regime hidrológico (pulso) sobre algumas variáveis limnológicas de diferentes ambientes aquáticos da planície de inundação do alto Rio Paraná. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) - Universidade Federal de São Carlos, São Paulo, 294p.
- THOMAZ, S. M., F. A. LANSAC-TÔHA, M. C. ROBERTO, F. A. ESTEVES & A. F. LIMA, 1992: Seasonal variation of some limnological factors of lagoa do Guaraná, a várzea lake of the high Paraná river, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 25:269-276.
- THOMAZ, S. M., M. C. ROBERTO, & L. M. BINI, 1997: Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In: VAZZOLER, A. E. A. M., A. A. AGOSTINHO, N. S. HAHN (eds.) A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. Maringá: EDUEM, p.73-102.
- THOMAZ, S. M., 1999: O papel ecológico das bactérias e teias alimentares microbianas em ecossistemas aquáticos. In: POMPÊO, M. L. M. (ed.). *Perspectivas da Limnologia no Brasil*. São Luis: Editora União, 1999, p. 147-167.
- THOMAZ, S. M., T. A. PAGIORO, L. M. BINI, M. C. ROBERTO & R. R. A. ROCHA, 2004: Limnology of the Upper Paraná Floodplain habitats: patterns of spatio-temporal variations and influence of the water levels. In: AGOSTINHO, A. A., L. RODRIGUES, L. C GOMES, S. M. THOMAZ & L. E. MIRANDA (eds.). *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain*. Maringá: EDUEM. pp. 37-42.

- THOMAZ, S. M., L. M. BINI, R. L. BOZELLI, 2007: Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, 579:1-13.
- TILLMANN, U., 2004: Interactions between planktonic microalgae and protozoan grazers. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 51:156-168.
- TRAIN, S. & L. C. RODRIGUES, 1997: Distribuição espaço-temporal da comunidade fitoplanctônica. In: VAZZOLER, A. E. A. M., A. A. AGOSTINHO, & N. S. HAHN (eds.). *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e sócio-econômicos*. Maringá: EDUEM pp. 105-115.
- TRAIN, S. & L. C. RODRIGUES, 2004: Phytoplankton assemblages. In: THOMAZ, S. M., A. A. AGOSTINHO & N. S. HAHN (eds.). *The Upper Paraná River and its Floodplain*. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, p. 103-124.
- TRAIN, S., L. C. RODRIGUES, S. JATI, V. M. BOVO-SOMPARI, C. C. J. BORSALLI, E. MARENGONI, S. V. NISHIDA & P. C. NEVES, 2008. *Fitoplâncton: a planície de inundação do Alto Rio Paraná*. Programa PELD/CNPq sítio 6 - Relatório Anual. Disponível em: <<http://www.peld.uem.br/Relat2008/pdf/Capitulo03.pdf>>. Acesso em: 11/2010.
- WEISSE, T., 1991: The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control. *J. Plankton Res.*, 13:167-185.
- WILKINSON, L. 2010: SYSTAT. Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics, 2: 256–257.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A pesquisa permitiu salientar a importância do estudo de bactérias e protozoários flagelados e ciliados, organismos pertencentes ao elo microbiano e que têm papel fundamental nas cadeias alimentares planctônicas.

Especificamente, os flagelados heterotróficos constituíram uma importante ligação entre as bactérias e o zooplâncton, sendo que essas relações dependeram do estrato analisado. Além disso, o aumento na densidade de cladóceros nos estratos inferiores resultou na dissociação entre os flagelados heterotróficos e as bactérias. Assim, é interessante que os diferentes estratos das lagoas sejam levados em consideração em estudos visando esclarecer as relações entre os organismos microbianos e destes com organismos de maior porte.

Em uma abordagem temporal, os períodos hidrológicos influenciaram o fluxo de matéria e energia na cadeia alimentar planctônica. No período de águas altas as interações entre os organismos do elo microbiano foram favorecidas, e o fluxo de matéria e energia seguiu o caminho da cadeia alimentar tradicional. Já no período de águas baixas, a cadeia tradicional dividiu as atenções com relações não previstas (e.g ciliados-fitoplâncton e flagelados-zooplâncton), que complementaram a complexa teia alimentar planctônica.

Levando em conta a escassez de estudos enfocando uma visão ecológica desses microrganismos, mais pesquisa é necessária, principalmente devido à complexidade de ecossistemas tropicais, para consolidar o conhecimento sobre as cadeias alimentares planctônicas e suas particularidades nesses ambientes.