

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

JULIANA DÉO DIAS

**A comunidade zooplancônica em lagoas de uma planície de inundação
neotropical: estrutura e papel funcional**

Maringá
2012

JULIANA DÉO DIAS

**A comunidade zooplancônica em lagoas de uma planície de inundação
neotropical: estrutura e papel funcional**

Tese 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 Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Cláudia Costa Bonecker

Coorientadora: Prof.^a Dr.^a María Rosa Miracle

Maringá
2012

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

D541c Dias, Juliana Déo, 1982-
A comunidade zooplânctônica em lagoas de uma planície de inundação neotropical :
estrutura e papel funcional / Juliana Déo Dias. -- Maringá, 2012.
73 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade
Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2012.
Orientadora: Prof.^a Dr.^a Cláudia Costa Bonecker.
Coorientadora: Prof.^a Dr.^a Maria Rosa Miracle.

1. Zooplâncton - Comunidades - Produtividade secundária - Planície de inundação -
Alto rio Paraná. 2. Zooplâncton de água doce - Comunidades, Ecologia de. I.
Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-
Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 22. ed. -592.17641509816
NBR/CIP - 12899 AACR/2

JULIANA DÉO DIAS

**A comunidade zooplancônica em lagoas de uma planície de inundação
neotropical: estrutura e papel funcional**

Tese 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 Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Cláudia Costa Bonecker
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.^a Dr.^a Maria da Graça Gama Melão
Universidade Federal de São Carlos

Prof. Dr. Nadson Ressayé Simões da Silva
Universidade Federal do Pará

Prof.^a Dr.^a Liliana Rodrigues
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 09 de outubro de 2012.

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

AGRADECIMENTOS

A minha família pelo carinho, apoio incondicional, preocupações e por sempre acreditarem em mim.

A Prof. Dra. Cláudia Costa Bonecker (“Claudinha”), mais do que orientadora, uma grande amiga. Agradeço pela orientação, discussões, oportunidades, parceria, confiança e apoio em todas as minhas decisões. Muito do meu “crescimento” durante o doutorado é devido ao grande incentivo e oportunidades que ela sempre investiu em mim.

Aos professores María Rosa Miracle e Eduardo Vicente, da Universidade de Valência, pelas discussões, parcerias e contribuições para o trabalho.

A professora Maria da Graça Gama Melão pelo auxílio com os cálculos da produção secundária.

Ao Nadson, meu amigo mais “nerd”, por sempre me ajudar com as minhas inúmeras dúvidas estatísticas e por me ensinar todos os truques do R, que até hoje eu não descobri onde ele aprende!!!! Muito mais que isso, pela amizade, incentivo e confiança.

Aos professores Fabio Amodêo Lansac-Tôha e Luiz Felipe Machado Velho por toda a ajuda, discussões, conselhos e parcerias.

A Clarice por sempre estar disposta a me ajudar e pela grande amizade.

A Bia, Nati, Paulão e Leandro por toda a ajuda em campo. Foram ótimos meses em Porto Rico!!!!

Ao Alfredo e Tião por não medirem esforços para me ajudar com a parte de campo, sempre se preocupando para que tudo saísse bem, inclusive por perderem momentos de descanso e lazer me ajudando.

A Maria do Carmo (Du), Natalia e Mariane pela ajuda com as análises químicas.

A Leilane, Louizi e Elis pela ajuda com as amostras.

Aos amigos do laboratório de zooplâncton pelos momentos de muito trabalho, descontração e boas risadas. Sem vocês (Clarice, Leilane, Nadson, Elis, Ana, Louizi, Fabiana, Diogo, Danilo, Ciro, Leandro, Deise, Bia, Felipe, Geziele, Fabiana, Ariadine, Adelina, Tassia, Francislaine, Paulão) o laboratório de zooplâncton não seria o mesmo!!!!

Aos amigos: Érica, Mariza, Gustavo, Anderson, André, Natália, Dilermando, Vanessa e Danielle.

Aos amigos de Valência (Espanha): María, Gabriela, Carmen, Cristina, Carlos, Antonio, Mari Loli, Nayeli, Fernando, Javier, María Sahuquillo, Lucía e Olga. “Os echaré de menos chicos”.

Ao Programa de Pós Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais por fornecer a infra-estrutura e pelo auxílio no desenvolvimento da pesquisa.

Aos professores do curso de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, em especial, Dr. Horácio Ferreira Julio Junior, Dr. Ângelo Antonio Agostinho, Dr. Sidinei Magela Thomaz, Dr. Fabio Amodêo Lansac-Tôha, Dr. Luiz Felipe Machado Velho, Dr^a Liliana Rodrigues e Dr. Luiz Carlos Gomes.

Ao pessoal do fitoplâncton pelas agradáveis conversas durante os inúmeros cafezinhos.

Aos membros da banca pela disponibilidade em contribuir com a tese.

A Salete e ao João pela ajuda com a parte bibliográfica.

A Aldenir e a Jocemara por serem tão prestativas sempre que eu precisei.

Ao CNPq pela bolsa de doutorado e a Capes, pela bolsa de doutorado Sanduíche (PDSE).

A Capes/Proex pelo auxílio em congressos internacionais e publicações científicas.

Ao Programa Ecológico de Longa Duração (PELD – Site 6) pelo apoio logístico.

A todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para a realização desta tese.

“Para mí, no hay emoción comparable a la que produce la actividad creadora, tanto en ciencia como en arte, literatura u otras ocupaciones del intelecto humano. Mi mensaje, dirigido sobre todo a la juventud, es que se sienten inclinación por la ciencia, la sigan, pues no dejará de proporcionales satisfacciones inigualables. Ciertamente es que abundan los momentos de desaliento y frustración, pero esto se olvidan pronto, mientras que las satisfacciones no se olvidan jamás.”

Severo Ochoa
(Prêmio Nobel de Fisiologia e Medicina, em
1959)

A comunidade zooplanctônica em lagoas de uma planície de inundação neotropical: estrutura e papel funcional

RESUMO

Um grande avanço para os estudos em ecologia de comunidades é desvendar o papel exercido pelas comunidades nos processos ecossistêmicos, bem como os mecanismos ambientais que regem esses processos. Dentre esses processos ecossistêmicos, ressalta-se a produção secundária zooplanctônica, uma vez que converte dados de densidade e biomassa heterotrófica em uma medida funcional do fluxo de matéria e energia. Apesar da importância de se estimar a contribuição ecossistêmica dos organismos zooplanctônicos, os estudos, ainda, são escassos. Na primeira abordagem deste estudo foi avaliada a produção secundária de rotíferos, cladóceros e copépodes em duas lagoas marginais a planície de inundação do alto rio Paraná, em dois períodos hidrológicos distintos. Os resultados mostraram que grupos zooplanctônicos apresentam contribuição diferente para o fluxo de energia e biomassa na planície de inundação, sendo estes, dependentes da dinâmica trófica dos grupos, além da variabilidade temporal e espacial desse complexo ecossistema. Os copépodes ciclopóides suportam melhor os níveis tróficos superiores, pois possuem maior produção secundária, entretanto, os rotíferos facilitam uma maior taxa de reciclagem de nutrientes no período de águas baixas, devido ao seu maior “turnover”. Além disso, a transferência de energia e biomassa para os níveis superiores é especialmente importante no período de águas baixas, quando a produção secundária dos grupos foi maior. O objetivo da segunda abordagem foi analisar a estrutura da comunidade de rotíferos e o seu papel funcional em lagoas marginais de uma planície de inundação neotropical. Os resultados mostraram que as condições ambientais verificadas no período de águas baixas (maior variação diária) foram importantes na estruturação e na contribuição ecossistêmica das comunidades nas lagoas. Assim, ressalta-se a conectividade espacial entre ambientes na planície, e não apenas a conectividade temporal, mediada pelo pulso de inundação, como um fator importante na descrição da comunidade e para o seu papel funcional no ambiente. Em suma, os resultados contribuíram para o conhecimento da ecologia da comunidade zooplanctônica, visto que apresenta uma medida do papel funcional que os diferentes grupos dessa comunidade desempenham em ambientes de uma planície de inundação neotropical, além de abordar aspectos da estrutura da comunidade de rotíferos e sua contribuição para o ecossistema de planície de inundação.

Palavras-chave: Produção secundária. Fluxo de matéria e energia. Processo ecossistêmico. Rotíferos. Microcrustáceos.

The zooplankton community in neotropical floodplain lakes: structure and functional role

ABSTRACT

A major advance for studies in community ecology is to unravel the role played by communities in ecosystem processes and the environmental mechanisms that rule these processes. Among ecosystem processes, highlights the zooplankton secondary production as an important metrics of the functional role of these heterotrophic organisms in aquatic environments, once it converts data of density and heterotrophic biomass into a functional measure of the flow of matter and energy. Despite the relevance in estimating the contribution from zooplankton organisms to the ecosystem, are lacking studies on this topic. In the first approach we evaluated the secondary production of rotifer, cladoceran and copepods in two marginal lakes of the Upper Paraná River floodplain, in two hydrological periods. Results showed that zooplankton groups have played different roles in the flow of matter and energy in the floodplain, with dependence on the trophic dynamics and biological characteristics of the groups, besides the temporal and spatial variability of this complex ecosystem. Cyclopoid copepods support better the upper trophic levels given their higher secondary production, however rotifers ease a higher rate of nutrient turnover in the low water period, due to their high turnover. Furthermore, the transfer of matter and energy to upper levels is especially important in the low water period, when the groups' secondary production was greater. The goal of the second approach was to analyze the rotifer community structure and its functional role in marginal lakes of a neotropical floodplain. Results evidenced that environmental conditions in the low water period (higher daily variation) were important in the structure and ecosystem contribution of communities in the lakes. Therefore, it is noteworthy the spatial connectivity between environment in the floodplain, and not only the temporal connectivity, mediated by the flood pulse, as important factor in describing the community and for its functional role in the environment. In summary, results contributed with the knowledge on the ecology of zooplankton community, since it presents a measure of the functional role played by the different zooplankton groups in environments of a neotropical floodplain, as well as addressing aspects of the rotifer community structure and its contribution to the floodplain ecosystem.

Keywords: Secondary production. Flow of matter and energy. Ecosystem process. Rotifers. Microcrustaceans.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da revista científica *Journal of Plankton Research* (Capítulo I), disponível em: <<http://plankt.oxfordjournals.org/>> e, *International Review of Hydrobiology* (Capítulo II), disponível em : <<http://www.wiley-vch.de/publish/en/journals/alphabeticIndex/2246>>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	13
2 PRODUÇÃO SECUNDÁRIA DO ZOOPLÂNCTON EM LAGOAS MARGINAIS DE UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL	16
2.1 INTRODUÇÃO	18
2.2 MÉTODOS	20
2.2.1 Área de estudo	20
2.2.2 Delineamento amostral e análise laboratorial	21
2.2.3 Produção secundária do zooplâncton	22
2.2.4 Análise dos dados	23
2.3 RESULTADOS	24
2.3.1 Variáveis ambientais	24
2.3.2 Dinâmica da produção secundária do zooplâncton	26
2.3.3 Relação da produção secundária do zooplâncton com as variáveis ambientais ...	31
2.4 DISCUSSÃO	32
REFERÊNCIAS	37
3 RESPOSTA DA COMUNIDADE DE ROTÍFEROS E DO SEU PAPEL FUNCIONAL EM LAGOAS DE UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL	42
3.1 INTRODUÇÃO	45
3.2 MÉTODOS	46
3.2.1 Área de estudo	46
3.2.2 Delineamento e análise das amostras	48
3.2.3 Análise dos dados	49
3.3 RESULTADOS	50
3.3.1 Variáveis ambientais	50
3.3.2 Estrutura da comunidade	51
3.3.3 Produção secundária	56
3.4 DISCUSSÃO	57

REFERÊNCIAS	64
4 CONSIDERAÇÕES FINAIS	70
APÊNDICE 1 - Presença (+) e ausência (-) das espécies de rotíferos nos períodos de águas baixas e altas nas duas lagoas estudadas na planície de inundação do alto rio Paraná.	71

1 INTRODUÇÃO GERAL

Um grande avanço para os estudos em ecologia de comunidades é desvendar o papel exercido pelas comunidades nos processos ecossistêmicos, bem como os mecanismos ambientais que regem esses processos. Dentre esses processos ecossistêmicos, a produção secundária é uma importante medida do papel funcional de organismos heterotróficos de diferentes níveis tróficos, visto que converte dados de densidade e biomassa heterotrófica (variáveis estruturais) em uma medida funcional do fluxo de matéria e energia, ligando, assim, esses organismos com seu ecossistema (Benke, 1993; Lemke e Benke, 2009).

As planícies de inundação apresentam uma alta diversidade de espécies relacionada com a heterogeneidade espacial e a dinâmica temporal desse ecossistema. A conectividade permite a troca de matéria e energia entre os ambientes (Amoros e Roux 1988; Ward *et al.*, 1999; Pringle 2001) implicando em mudanças na estrutura das comunidades aquáticas e na produção do sistema. Deste modo, ambientes não conectados ao rio tendem a apresentar uma maior variação das condições ambientais o que, por sua vez, tem influência sobre as comunidades aquáticas. Ainda, a conectividade hidrológica promove um constante intercâmbio de fauna com o rio (Ward *et al.* 1999; Aoyagui e Bonecker 2004). A flutuação do nível de água, mediada pelo pulso de inundação, é outro fator importante, pois atua em sua estruturação e funcionamento, controlando as variáveis ambientais, as interações entre os conjuntos de comunidades (Thomaz *et al.*, 2007; Nabout *et al.*, 2009), além da produção do sistema (Cross *et al.*, 2011).

Dentre as comunidades aquáticas presentes em planícies de inundação encontra-se a zooplânctônica (rotíferos, cladóceros e copépodes). Esses organismos desempenham um importante papel na dinâmica e funcionamento desses ecossistemas, pois consomem pequenas algas e, quando predados, transferem essa energia aos níveis tróficos superiores (Lemke e Benke, 2009). Entretanto, estudos que avaliam sua importância para os processos ecossistêmicos são, ainda, escassos (Akbulut, 2000; Melão e Rocha, 2000; Mageed, 2006; Casanova *et al.*, 2009, Kang *et al.*, 2009; Lemke e Benke, 2009; Brito, 2010; Panarelli *et al.*, 2010; Santos, 2010).

A presente tese foi estruturada em dois capítulos, cada um contendo um manuscrito científico. O capítulo I quantifica e avalia a produção secundária de rotíferos, cladóceros e copépodes em duas lagoas com diferentes níveis de influência do rio e em dois períodos

hidrológicos contrastantes, além de determinar as variáveis ambientais que influenciam essa produção em planície de inundação do Brasil. O capítulo II testa, para os rotíferos, a hipótese de que a estrutura de sua comunidade, avaliada em função da riqueza de espécies, abundância e biomassa, e sua contribuição para o fluxo de matéria orgânica e energia (produção secundária) diferem entre os períodos hidrológicos e o tipo de lagoa na planície de inundação estudada. Essas diferenças ocorrem devido a maior variação das condições ambientais no período de águas baixas (ausência de homogeneização) e na lagoa isolada (ausência de conectividade).

REFERÊNCIAS

- Akbulut, N. E. (2000) Short Term Secondary Production e Population Dynamics of Crustacea Rotifera in Three Different Biotops of Neusiedler See (Austria). *Turk. Jour. Zool.*, **24**, 149-158.
- Amoros, C. e Roux, A. L. (1988) Interactions between water bodies within the floodplains of large rivers: function and development of connectivity. In: Schreiber, K. F. (ed.). *Connect. Landsc. Ecol.* Münstersche Geographische Arbeiten, Münster, Germany, pp.125-130.
- Aoyagui, A. S. M. e Bonecker, C. C. (2004) The art status of rotifer studies in natural environments of South America: foodplains. *Acta Sci. Biol. Sci.*, **26**, 385-406.
- Benke, A. C. (1993) Concepts and patterns of invertebrate production in running waters. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, **25**, 15–38.
- Brito, S. L. (2010) *Caracterização limnológica e produtividade secundária das principais espécies de microcrustáceos em dois braços dos reservatórios de Três Marias e Furnas, Minas Gerais, Brasil.* Tese (Doutorado). Universidade Federal de Minas Gerais, 117pp.
- Casanova, S. M. C., Panarelli, E. A. e Henry, R. (2009) Rotifer abundance, biomass, and secondary production after the recovery of hydrologic connectivity between a river and two marginal lakes (São Paulo, Brazil). *Limnologia*, **39**, 292–301.
- Cross, W. F., Baxter, C.V., Donner, K.C. *et al.* (2011) Ecosystem ecology meets adaptive management: food web response to a controlled flood on the Colorado River, Glen Canyon. *Ecol. Appl.*, **21**, 2016–2033.
- Kang, J., Joo, S., Nam, S. *et al.* (2009) Secondary productivity of pelagic zooplankton in Lake Paldang and Lake Cheongpyeong. *J. Ecol. F. Biol.*, **32**, 257-265.
- Lemke, A. M. e Benke, A. C. (2009) Spatial and temporal patterns of microcrustacean assemblage structure and secondary production in a wetland ecosystem. *Freshw. Biol.*, **54**, 1406–1426.
- Mageed, A. A. A. (2006) Biomass, production, and turnover rate of zooplankton in lake Manzala (South Mediterranean Sea, Egypt). *Egypt. J. Aquat. Res.*, **32**, 158-167.

- Melão, M. G. G. (1997) *A comunidade planctônica fitoplâncton e zooplâncton e produtividade secundária do zooplâncton de um reservatório oligotrófico*. Tese (Doutorado). Universidade Federal de São Carlos, 152pp.
- Nabout, J. C., Siqueira, T., Bini, L. M. *et al.* (2009) No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecol.*, **35**, 720–726.
- Panarelli, E. A., Casanova, S. M. C. e Henry, R. (2010) Secondary production and biomass of Cladocera in marginal lakes after the recovery of their hydrologic connectivity in a river-reservoir transition zone. *Lakes Reserv. Res. Manage*, **15**, 319–334.
- Pringle, C. (2001) Hydrologic connectivity and the management of biological reserves: A global perspective. *Ecol. Appl.*, **11**, 981–998.
- Santos, R. M. (2010) *Estrutura das comunidades fitoplanctônica e zooplanctônica, com ênfase na produção secundária do zooplâncton, e fatores ambientais relacionados nos reservatórios do Baixo Rio Tietê, SP*. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal de São Carlos, 380pp.
- Thomaz, S. M., Bini, L. M. e Bozelli, R. L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, **579**, 1-13.
- Ward, J. V., Tockner, K. e Schiemer, F. (1999) Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Reg. Rivers Res. Manage.*, **15**, 125–39.

**2 PRODUÇÃO SECUNDÁRIA DO ZOOPLÂNCTON EM LAGOAS
MARGINAIS DE UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO
NEOTROPICAL¹**

¹Capítulo I formatado de acordo com as normas da *Journal of Plankton Research*.

RESUMO: A produção secundária é uma importante medida do papel funcional de organismos heterotróficos de diferentes níveis tróficos nos ecossistemas aquáticos. Os objetivos foram quantificar a produção de rotíferos, cladóceros e copépodes em duas lagoas e períodos hidrológicos contrastantes, e determinar as variáveis ambientais que influenciam essa produção em uma planície de inundação neotropical. O método do recrutamento foi utilizado para estimar a produção dos rotíferos e, o incremento em biomassa, para cladóceros e copépodes. As condições ambientais variaram nitidamente entre as lagoas e períodos amostrados, com maiores valores de clorofila-a e nutrientes totais na lagoa isolada. A produção de rotíferos foi maior na lagoa isolada, enquanto cladóceros e copépodes, na lagoa conectada. No período de águas baixas houve maior produção secundária dos grupos. Os copépodes apresentaram sempre os maiores valores de produção quando comparados aos demais grupos, entretanto, os rotíferos se destacaram quanto à taxa de renovação (P/B) nas duas lagoas amostradas, durante o período de águas baixas. Assim, mostramos que os grupos zooplancctônicos desempenham diferentes papéis no fluxo de energia e biomassa na planície de inundação, sendo estes, dependentes da dinâmica trófica dos grupos, além da variabilidade temporal e espacial desse complexo ecossistema.

PALAVRAS-CHAVE: processo ecossistêmico, fluxo de matéria e energia, rotíferos, cladóceros, copépodes.

ABSTRACT: The secondary production is an important measure of the functional role of heterotrophic organisms of different trophic levels in aquatic ecosystems. This study aimed to quantify the production of rotifers, cladocerans and copepods in two lakes during different hydrological periods, and to determine which environmental variables influence this production in a neotropical floodplain. The recruitment method estimated the production of rotifers and the biomass increase of cladocerans and copepods. Environmental conditions presented remarkable variations between lakes and periods, with higher values of primary production in the isolated lake. The production of rotifers was greater in the isolated lake, whereas cladocerans and copepods, in the connected lake. The low water period had a higher secondary production of the groups. Copepods always presented the higher production values, but rotifers stood out as for the renewal rate (P/B) in the lakes sampled during the low water period. Therefore, this study evidenced that zooplankton groups play different roles in the flow of energy and biomass in the floodplain, being dependent on the trophic dynamics of the groups, besides temporal and spatial variability of this complex ecosystem.

KEYWORDS: ecosystem process, flow of matter and energy, rotifers, cladocerans, copepods.

2.1 INTRODUÇÃO

Um grande avanço para os estudos em ecologia de comunidades é desvendar o papel exercido pelas comunidades nos processos ecossistêmicos, bem como os mecanismos ambientais que regem esses processos. Dentre esses processos ecossistêmicos, a produção secundária é uma importante medida do papel funcional de organismos heterotróficos de diferentes níveis tróficos, visto que converte dados de densidade e biomassa heterotrófica (variáveis estruturais) em uma medida funcional do fluxo de matéria e energia, ligando, assim, esses organismos com seu ecossistema (Benke, 1993; Lemke e Benke, 2009). Para o ecossistema, este processo promove uma estimativa do quanto de energia heterotrófica de um determinado grupo está disponível para o nível trófico superior. Além disso, a produção secundária de uma comunidade (soma da produção de várias espécies) é uma variável resposta ainda mais importante, pois reflete um nível mais alto de organização biológica (Valentine-Rose *et al.*, 2011), quando comparado a populações.

As planícies de inundação apresentam uma alta diversidade de espécies relacionada com a heterogeneidade espacial e a dinâmica temporal desse ecossistema. A conectividade permite a troca de matéria e energia entre os ambientes (Amoros e Roux 1988; Ward *et al.*, 1999; Pringle 2001) implicando em mudanças na estrutura das comunidades aquáticas e na produção do sistema. Deste modo, ambientes não conectados ao rio tendem a apresentar uma maior variação das condições ambientais o que, por sua vez, tem influência sobre as comunidades aquáticas. Ainda, a conectividade hidrológica promove um constante intercâmbio de fauna com o rio (Ward *et al.* 1999; Aoyagui e Bonecker 2004).

A flutuação do nível de água, mediada pelo pulso de inundação, é outro fator importante a ser considerado em sistemas rio-planície de inundação (Junk *et al.*, 1989; Neiff, 1990), pois atua em sua estruturação e funcionamento, controlando as variáveis ambientais, as interações entre os conjuntos de comunidades (Thomaz *et al.*, 2007; Nabout *et al.*, 2009) e a produção do sistema (Cross *et al.*, 2011).

Dentre as comunidades aquáticas presentes em lagoas de planície de inundação encontra-se a zooplânctônica, constituída principalmente por rotíferos, cladóceros e copépodes. Esses organismos desempenham um importante papel na dinâmica e funcionamento desses ecossistemas, pois consomem pequenas algas e, quando predados, transferem essa energia aos

níveis tróficos superiores (Lemke e Benke, 2009). Assim, estudos de sua produção têm uma importância especial, uma vez que essa comunidade apresenta espécies com curto ciclo de vida e altas taxas reprodutivas, onde apenas variáveis estruturais (densidade e biomassa) não refletem todas as respostas desta comunidade às variáveis ambientais e interações bióticas (Edmondson, 1974; Brito, 2010), e nem o seu papel funcional no ecossistema.

Apesar da importância ecológica de se determinar a produção secundária do zooplâncton existem poucos estudos com esse enfoque. Destes estudos, a maioria aborda a produção secundária das populações de apenas um grupo taxonômico (Peláez-Rodríguez e Matsumura-Tundisi, 2002; Santos-Wisniewski e Rocha, 2007; Casanova *et al.*, 2009; Panarelli *et al.*, 2010; Abra, 2012), enquanto uma menor quantidade aborda os diferentes grupos zooplanctônicos (Akbulut, 2000; Melão e Rocha, 2000; Mageed, 2006; Kang *et al.*, 2009; Santos, 2010).

As variáveis ambientais são conhecidas por influenciar e controlar a produção secundária do zooplâncton em ecossistemas aquáticos (Lehman, 1988; Melão, 1999). A temperatura e a disponibilidade de alimento afetam diretamente as propriedades demográficas e o crescimento corporal. Além dessas variáveis, ressaltam-se, ainda, as que representam características intrínsecas as espécies, como fecundidade, taxas de nascimento, crescimento e mortalidade, biomassa e as interações entre espécies, como competição e predação (Benke, 2010).

Os objetivos deste estudo foram quantificar a produção secundária de rotíferos, cladóceros e copépodes em duas lagoas com diferentes níveis de influência do rio e em dois períodos hidrológicos contrastantes, e determinar as variáveis ambientais que influenciam essa produção em duas lagoas de uma planície de inundação neotropical. Foram testadas três hipóteses: (i) a produção secundária de rotíferos, cladóceros e copépodes difere entre as duas lagoas amostradas (isolada e conectada), (ii) a produção secundária difere entre os períodos hidrológicos (águas baixas e altas), e (iii) as variáveis ambientais tem influência sobre a produção secundária do zooplâncton. Segundo a hipótese (i), é possível prever que a maior variação das condições ambientais na lagoa isolada, devido à ausência de conectividade ao rio, favoreça uma maior produção secundária dos grupos zooplanctônicos. De acordo com a hipótese (ii), prediz-se que o período de águas altas possui menores valores de produção secundária dos grupos devido à presença da inundação. A predição gerada pela hipótese (iii) é que a maior disponibilidade de alimento (maiores valores de clorofila-a e nutrientes) tem uma influência direta na maior produção secundária dos grupos zooplanctônicos.

2.2 MÉTODOS

2.2.1 Área de estudo

A bacia do rio Paraná ocupa em território brasileiro cerca de 802.150 km², e, em sua parte superior, este rio está associado a uma planície de inundação, denominada planície de inundação do alto rio Paraná. Este é o último trecho do rio livre de barragens e apresenta um complexo mosaico de ecossistemas, incluindo ambientes terrestres, de transição e uma grande variedade de ambientes aquáticos, como grandes rios, lagos rasos permanentes, lagos temporário e canais secundários (Agostinho *et al.*, 2004).

Este estudo foi realizado em duas lagoas marginais a planície de inundação. A lagoa Osmar (22°46' S e 53°19' W; 232 m de altitude; Figura 1) é uma pequena lagoa, isolada do rio, que apresenta períodos de reduzido volume de água, seguidos de alagamento; possui forma alongada, área aproximada de 0,006 ha e profundidade média de 1,1 m. O ressaco do Pau Véio (22°44' S e 53°15' W; 233 m de altitude; Figura 1) é uma lagoa com aproximadamente de 3 ha de área, e profundidade média de 1,8 m e apresenta comunicação direta com o rio.

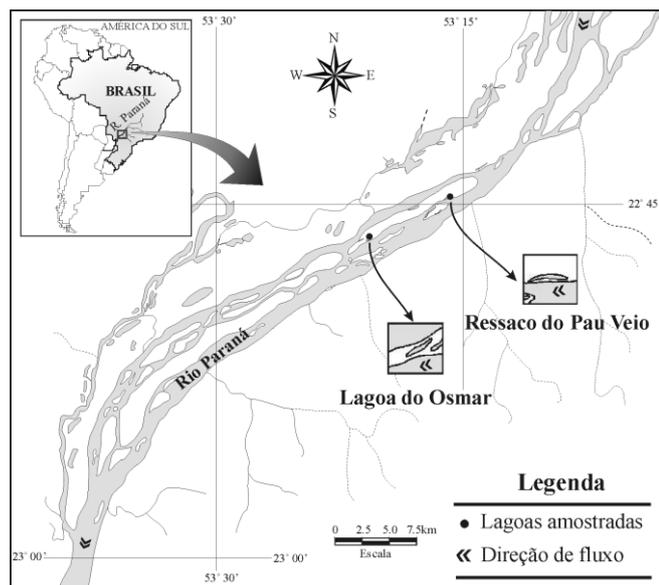


Figura 1. Mapa da área de estudo com localização das lagoas amostradas na planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil).

2.2.2 Delineamento amostral e análise laboratorial

Para estimar a produção secundária, a frequência de amostragens diferiu entre os grupos zooplanctônicos por causa do diferente tempo de geração desses organismos. Assim, para os rotíferos, organismos com menor ciclo de vida, as amostragens foram realizadas diariamente na região limnética das lagoas, isolada e conectada ao rio Paraná, durante 15 dias consecutivos, em dois períodos considerados contrastantes em termos variação do nível de água: o período de águas baixas (08 a 22 de setembro de 2009) e o período de águas altas (23 de fevereiro a 09 de março de 2010). Para os microcrustáceos, o intervalo de amostragem foi a cada 48hs, totalizando um mês (08 de setembro a 06 de outubro de 2009 e de 23 de fevereiro a 23 de março de 2010).

Amostras integradas de toda a coluna de água foram obtidas, no período matutino, acima de 0,5 m do sedimento, com auxílio de moto-bomba. Foram filtrados 500 litros de água por amostra em rede de plâncton (68 μm). Os organismos foram narcotizados por saturação de CO_2 da amostra (adição de água com gás), antes da fixação, para evitar a contração dos organismos e o desprendimento dos ovos. Posteriormente, a fixação das amostras foi realizada com solução de formaldeído (4%), tamponada com carbonato de cálcio e com adição de glicose, outra forma de evitar o desprendimento dos ovos.

As variáveis ambientais foram obtidas com a mesma periodicidade e ao mesmo tempo do que os organismos zooplanctônicos. As seguintes variáveis foram avaliadas: nível de água da lagoa (m), profundidade do ponto de amostragem (m), temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$), concentração de oxigênio dissolvido (mg L^{-1}), pH, condutividade elétrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$), transparência da água (m), material em suspensão total ($\mu\text{g L}^{-1}$), material em suspensão inorgânico ($\mu\text{g L}^{-1}$), material em suspensão orgânico ($\mu\text{g L}^{-1}$), concentração de nitrogênio total ($\mu\text{g L}^{-1}$), nitrato ($\mu\text{g L}^{-1}$), amônia ($\mu\text{g L}^{-1}$), fósforo total ($\mu\text{g L}^{-1}$), fosfato ($\mu\text{g L}^{-1}$) e clorofila-a ($\mu\text{g L}^{-1}$). A temperatura da água e o oxigênio dissolvido foram obtidos *in situ* com auxílio de um oxímetro digital portátil YSI, com termômetro acoplado. O pH e a condutividade foram medidos a partir de potenciômetros digital portátil (Digimed). A transparência da água foi determinada com disco de Secchi de 25 cm de diâmetro. As concentrações de nitrogênio total e fosfato foram determinadas segundo Mackereth *et al.* (1978), e as de nitrato, amônia e fósforo total, de acordo com Giné *et al.* (1980), Koroleff (1976) e Golterman *et al.* (1978), respectivamente. A concentração de material em suspensão total, orgânico e inorgânico foi determinada pelo método da gravimetria (Teixeira *et al.*, 1965). A concentração de clorofila-a

foi determinada pela filtração de alíquotas de água em filtros de fibra de vidro (Whatman GF/F), com extração dos pigmentos com acetona 90%, leitura em espectrofotômetro (663 nm) e correção para outros compostos dissolvidos e turbidez (Golterman *et al.*, 1978).

A abundância dos organismos, em cada amostra, foi estimada a partir de três sub-amostras, obtidas com auxílio de uma pipeta do tipo Hensen-Stempel (2,5 mL), e sendo contados, no mínimo, 50 indivíduos de cada grupo e forma jovem de copépode (náuplios e copepoditos), em câmaras de Sedgewick-Rafter, sob microscópio óptico (Bottrell *et al.*, 1976). Os cladóceros foram quantificados, separadamente, de acordo com as classes de tamanho (neonato, jovem e adulto). Os náuplios e copepoditos foram quantificados em nível de ordem (Calanoida e Cyclopoida). O número de ovos por fêmea dos diferentes grupos zooplancctônicos também foi quantificado. As amostras com um reduzido número de indivíduos foram quantificadas na íntegra.

O peso seco individual das espécies de rotíferos foi calculado a partir do biovolume estimado pelo método descrito por Ruttner-Kolisko (1977), sendo medidos 30 indivíduos de cada espécie. O peso seco individual das espécies de cladóceros e copépodes, incluindo formas jovens, foram obtidos através das regressões peso-comprimento determinadas por Azevedo *et al.* (2012) para as mesmas espécies e formas jovens registradas nos mesmos ambientes deste estudo. As espécies que não possuíam regressões peso-comprimento determinadas nesta planície de inundação tiveram as regressões obtidas a partir da literatura (Dumont *et al.*, 1975; Maia-Barbosa e Bozelli, 2005), sendo considerada a forma e a amplitude do comprimento das espécies na escolha da regressão. Para os cladóceros e copépodes, também foram medidos 30 indivíduos de cada espécie e categoria taxonômica (náuplios e copepoditos, separados por ordem Calanoida e Cyclopoida). Quando não encontrado 30 indivíduos na amostra, todos os indivíduos encontrados foram medidos. A biomassa foi considerada como a multiplicação da densidade (ind m^{-3}) pelo peso seco individual ($\mu\text{g PS}$), expressa em $\mu\text{g PS m}^{-3}$.

2.2.3 Produção secundária do zooplâncton

A metodologia utilizada para a quantificação da produção secundária diária foi diferenciada para os grupos taxonômicos. Para os rotíferos foram utilizadas as espécies que apresentaram ovos e para os microcrustáceos, as espécies com maior densidade nas lagoas e períodos amostrados (mais de 5% da abundância relativa). A produção secundária dos rotíferos foi calculada pelo método do recrutamento descrito por Elster (1954, apud

Edmondson e Winberg, 1971), onde o número de indivíduos, proporção de ovos por fêmea, tempo de desenvolvimento do ovo (obtido pelo método de Bottrell *et al.*, 1976) e biomassa são considerados. Para os microcrustáceos, foi utilizado o método do incremento em biomassa (Winberg *et al.*, 1965), em que são considerados a variação do peso, tempo de desenvolvimento e número de indivíduos de cada classe de tamanho e fase de desenvolvimento. Nesse método, a produção de adultos sem ovos é zero, pois se pode considerar que não há crescimento somático entre o último estágio de forma jovem e o adulto. O peso do ovo de cladóceros e copépodes foi obtido da literatura (Melão, 1997; Santos, 2010), assim como o tempo de desenvolvimento embrionário e pós-embrionário (Espíndola, 1994; Rietzler, 1995; Melão, 1997; Santos-Wisniewski, 1998).

A produção secundária diária dos grupos zooplanctônicos foi calculada pela soma das produções das diferentes espécies, classes de tamanho (cladóceros) e formas jovens (copépodes) para cada grupo separadamente. A produção secundária média foi calculada pela média da produção secundária diária para cada grupo nas lagoas e períodos amostrados. A taxa de renovação ou “turnover” (produção/biomassa) e o tempo de renovação (1/taxa de renovação) são duas medidas da reciclagem de biomassa e da magnitude de utilização da energia. Essas medidas foram calculadas para diferentes grupos zooplanctônicos, nas lagoas e períodos amostrados. Foi calculada a taxa e o tempo de renovação diária para cada grupo e, a partir desses valores, a média para a lagoa e período amostrado.

2.2.4 Análise dos dados

Uma Análise de Componentes Principais (PCA) foi realizada com a finalidade de caracterizar as lagoas e períodos amostrados a partir das condições ambientais e avaliar a variabilidade das mesmas. As variáveis ambientais, exceto o pH e temperatura, utilizados nessa análise foram transformadas em logaritmo natural.

A fim de testar as hipóteses (i) e (ii) foram realizadas análises de variância com medidas repetidas para avaliar se existe diferença na produção secundária dos grupos zooplanctônicos entre as lagoas e períodos amostrados. Os dados utilizados nesta análise foram transformados *a priori* em logaritmo natural e a significância considerada foi de $P < 0,05$.

A relação entre a produção secundária dos grupos zooplanctônicos e as variáveis ambientais, hipótese (iii) deste trabalho, foi avaliada através de correlações de Spearman, com significância de $P < 0,05$. Esta análise foi calculada separadamente em cada lagoa e período

amostrado. As variáveis ambientais autocorrelacionadas foram identificadas através da PCA e retiradas da correlação de Spearman.

Todas as análises estatísticas foram realizadas com o programa R-cran versão 2.14.1 (R Development Core Team, 2011) e auxílio do pacote *vegan* (Oksanen *et al.*, 2011).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Variáveis ambientais

As variáveis ambientais relacionadas à maior disponibilidade de alimento, como clorofila-a, nutrientes totais e dissolvidos (fosfato), foram maiores na lagoa isolada, nos dois períodos hidrológicos amostrados. Entretanto, a concentração de material em suspensão total, inorgânico e orgânico e nitrato são maiores na lagoa conectada, principalmente, no período de águas altas. Além disso, neste mesmo período, o oxigênio dissolvido e a condutividade elétrica foram maiores na lagoa conectada, enquanto, a amônia foi maior na lagoa isolada. No geral, o intervalo de variação das variáveis ambientais foi maior na lagoa isolada do que na conectada (Tabela 1).

Tabela 1. Intervalo de variação das variáveis ambientais nas lagoas e períodos hidrológicos amostrados na planície de inundação do alto rio Paraná e resultados das correlações das variáveis com os eixos da PCA (Prof= profundidade; Transp= transparência; Cond= condutividade elétrica; OD= oxigênio dissolvido; Temp= temperatura; NT= nitrogênio total; PT= fósforo total; MST= material em suspensão total; MSI= material em suspensão inorgânico; MSO= material em suspensão orgânico; AB= águas baixas; AA= águas altas).

	Lagoa isolada		Lagoa conectada		PCA 1	PCA 2
	AB	AA	AB	AA		
Nível (m)	0,9 – 1,7	1,1 – 2,8	1,0 – 2,4	1,5 – 3,2	0,32	-0,09
Prof (m)	1,0 – 2,0	1,3 – 3,0	2,9 – 4,2	3,5 – 5,0	0,27	-0,25
Transp (m)	0,6 – 2,0	0,5 – 2,4	1,6 – 4,2	0,8 – 1,8	0,06	-0,45
pH	5,6 – 6,7	5,9 – 7,4	6,2 – 7,0	6,5 – 7,6	0,32	-0,14
Cond ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	39,2 – 60,3	67,3 – 165,7	48,9 – 66,9	68,7 – 91,2	0,22	0,33
OD ($\mu\text{g L}^{-1}$)	0,3 – 5,4	0,2 – 5,9	0,5 – 4,6	1,5 – 8,6	0,22	-0,30
Temp ($^{\circ}\text{C}$)	19,9 – 23,2	24,5 – 27,9	21,5 – 23,8	27,0 – 29,5	0,33	0,19
NT ($\mu\text{g L}^{-1}$)	426,6 – 1031,7	392,0 – 700,0	352,9 – 920,3	471,3 – 735,0	-0,09	-0,20
PT ($\mu\text{g L}^{-1}$)	26,4 – 98,4	16,4 – 135,0	15,0 – 47,9	15,1 – 125,2	-0,25	0,30
Nitrato ($\mu\text{g L}^{-1}$)	3,5 – 126,7	17,8 – 203,3	18,1 – 226,4	108,6 – 279,9	0,32	-0,06
Amônia ($\mu\text{g L}^{-1}$)	5,2 – 88,2	3,2 – 195,4	16,9 – 107,1	4,1 – 49,4	-0,07	0,05
Fosfato ($\mu\text{g L}^{-1}$)	3,5 – 40,6	5,7 – 16,7	2,7 – 17,2	5,4 – 23,5	-0,08	0,19
Clorof ($\mu\text{g L}^{-1}$)	1,4 – 19,0	0,9 – 17,1	0,6 – 8,1	0,6 – 5,1	-0,18	0,32
MST ($\mu\text{g L}^{-1}$)	0,2 – 1,9	260,0 – 2443,8	0,3 – 2,4	630,0 – 5200,0	0,32	0,26
MSI ($\mu\text{g L}^{-1}$)	0,1 – 1,5	55,0 – 1412,5	0,1 – 1,8	340,0 – 4100,0	0,32	0,25
MSO ($\mu\text{g L}^{-1}$)	0,2 – 0,7	205,0 – 1031,3	0,2 – 0,7	290,0 – 1375,0	0,31	0,26

Os dois primeiros eixos da análise de componentes principais explicaram juntos 69% da variabilidade das variáveis ambientais. O eixo 1 da PCA representa a variação das condições ambientais temporalmente, sendo esta descrita, principalmente, pelos maiores valores de temperatura, nível de água da lagoa e nitrato no período de águas altas e, maiores valores de fósforo total, clorofila-a e nitrogênio total no período de águas baixas. Já o eixo 2, distinguiu a variação das condições ambientais de acordo com o tipo de lagoa, esteve relacionado com maiores valores de condutividade elétrica, clorofila-a e fósforo total na lagoa isolada e menores valores de transparência e oxigênio dissolvido na lagoa isolada, e condições ambientais inversas na lagoa conectada (Tabela 1 e Figura 2).

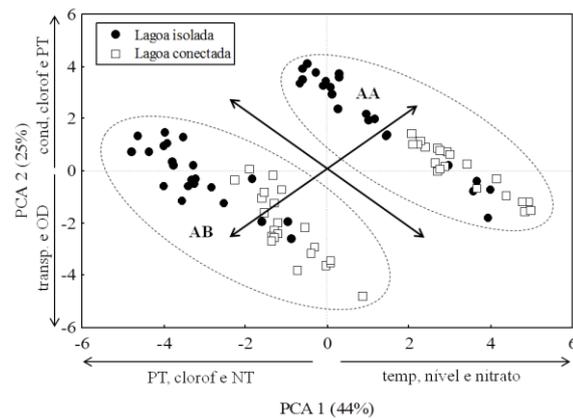


Figura 2. Distribuição das amostras nas lagoas e períodos amostrados na planície de inundação, resumida pela PCA (PT= fósforo total; clorof= clorofila-a; NT= nitrogênio total; transp= transparência; OD= oxigênio dissolvido; cond= condutividade elétrica; AA= águas altas; AB= águas baixas).

2.3.2 Dinâmica da produção secundária do zooplâncton

A produção secundária diária dos rotíferos, na lagoa isolada, variou de 0,48 a 90,10 $\mu\text{g PS m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$, no período de águas baixas e de 0 a 61,75 $\mu\text{g PS m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$, no período de águas altas. As espécies que mais contribuíram para a produção secundária nessa lagoa foram *Keratella tropica*, *Plationus patulus* e *K. cochlearis* (período de águas baixas) e *P. patulus*, *Lecane curvicornis* e *Brachionus quadridentatus* (período de águas altas). Na lagoa conectada, a produção secundária diária variou, no período de águas baixas, entre 0,12 e 3,68 $\mu\text{g PS m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$, e nas águas altas, entre 0 e 4,61 $\mu\text{g PS m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$, e as espécies que mais contribuíram para esses valores foram *Polyarthra dolichoptera* e *P. patulus* nos dois períodos de amostragem, *L. leontina* (águas baixas) e *L. curvicornis* (águas altas) (Figura 3).

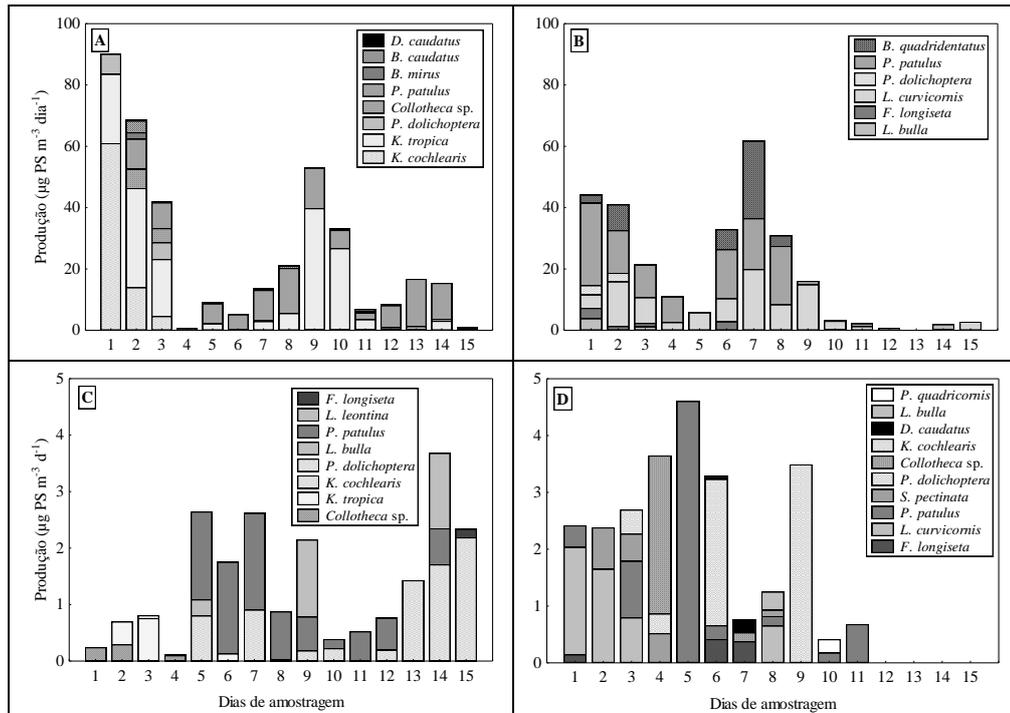


Figura 3. Produção secundária diária de rotíferos nas lagoas isolada (A e B) e conectada ao rio Paraná (C e D) durante o período de águas baixas e altas, respectivamente. Note que os gráficos diferem quanto à escala do eixo y.

A produção diária de cladóceros na lagoa isolada variou de 0,08 a $136,75 \mu\text{g PS m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$ e de 1,02 a $47,42 \mu\text{g PS m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$, nos períodos de águas baixas e altas, respectivamente. As espécies que mais contribuíram para a produção nessa lagoa foram *Bosminopsis deitersi* (águas baixas), *Moina minuta* e *M. reticulata* (águas altas). Na lagoa conectada, a produção diária de cladóceros variou entre 14,03 e $595,55 \mu\text{g PS m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$ no período de águas baixas e entre 1,90 e $79,87 \mu\text{g PS m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$, no período de águas altas. Nessa lagoa, as espécies que mais contribuíram para a produção secundária foram *Daphnia gessneri* (águas baixas e altas) e *Diaphanosoma birgei* e *M. minuta* (águas altas) (Figura 4).

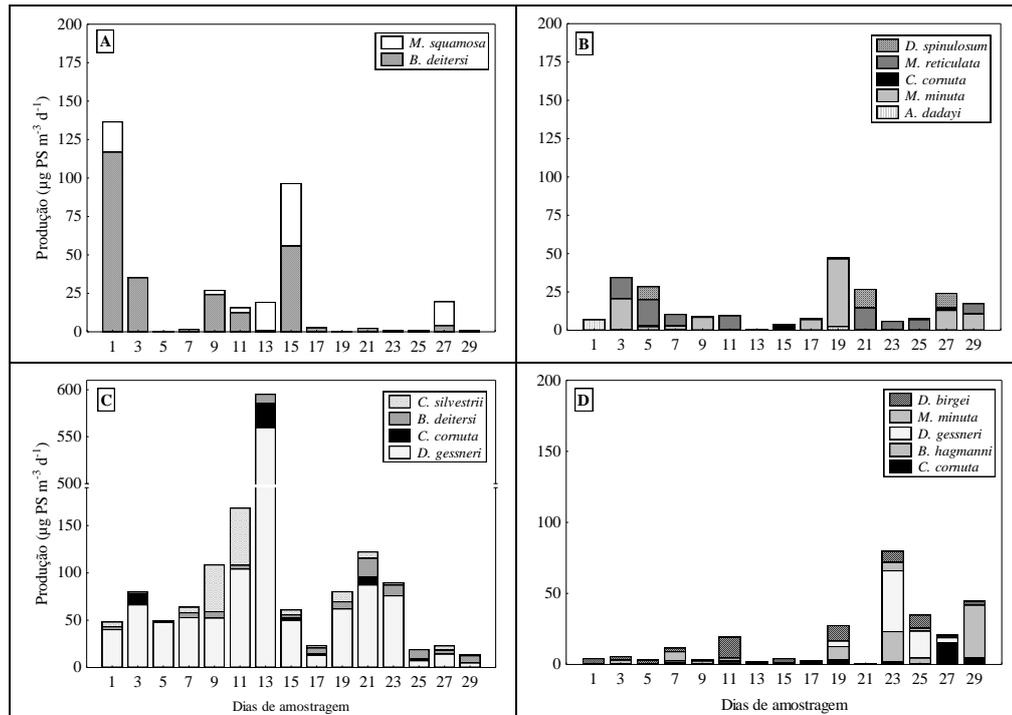


Figura 4. Produção secundária diária de cladóceros nas lagoas isolada (A e B) e conectada ao rio Paraná (C e D) durante o período de águas baixas e altas, respectivamente. Note que os gráficos diferem quanto à escala do eixo y.

Para os copépodes, a produção secundária na lagoa isolada variou de 74,80 a 6.217,39 $\mu\text{g PS m}^{-3} \text{dia}^{-1}$, no período de águas baixas e de 35,05 a 1.535,21 $\mu\text{g PS m}^{-3} \text{dia}^{-1}$, no período de águas altas. Já na lagoa conectada, variou entre 111,39 e 7.542,50 $\mu\text{g PS m}^{-3} \text{dia}^{-1}$ e entre 130,59 e 1.238,09 $\mu\text{g PS m}^{-3} \text{dia}^{-1}$, nos períodos de águas baixas e altas, respectivamente (Figura 5). Os copépodes da ordem Cyclopoida contribuíram mais com a produção secundária do grupo, principalmente, as formas jovens, no período de águas baixas.

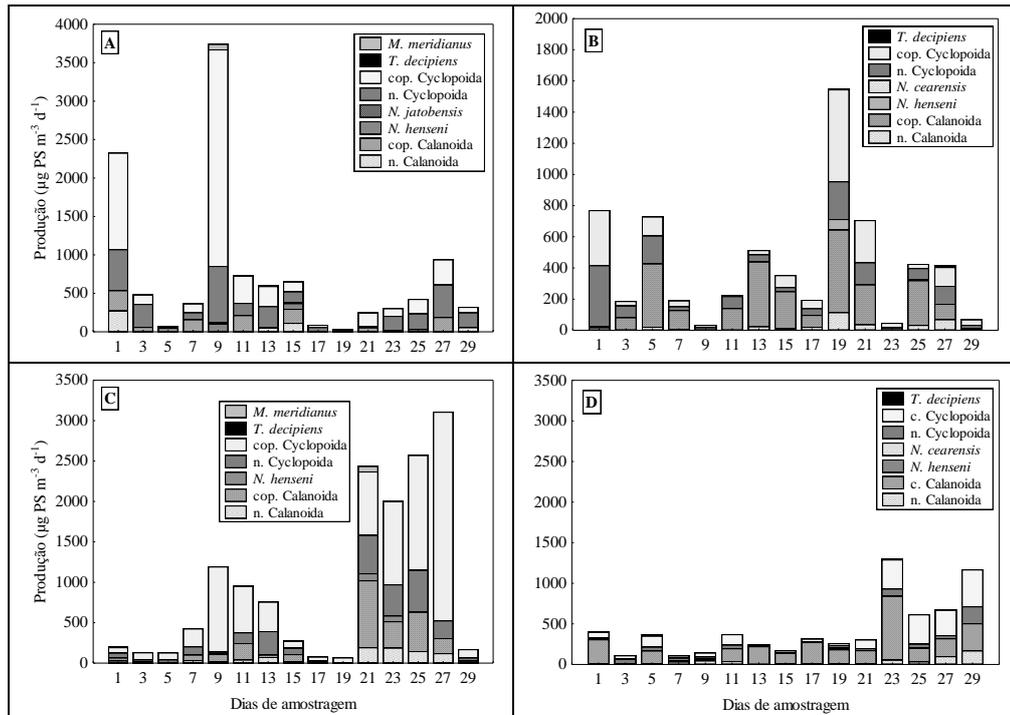


Figura 5. Produção secundária diária de copépodes nas lagoas isolada (A e B) e conectada ao rio Paraná (C e D) durante o período de águas baixas e altas, respectivamente (c = copepoditos; n = náuplios). Note que os gráficos diferem quanto à escala do eixo y.

A produção secundária dos rotíferos diferiu entre as lagoas estudadas ($P < 0,05$), sendo que maiores valores médios foram registrados na lagoa isolada e no período de águas baixas. Os cladóceros, também, apresentaram valores de produção que diferiram significativamente entre as lagoas. Os maiores valores médios de produção para esse grupo foram registrados na lagoa conectada e no período de águas baixas. Para os copépodes, não houve diferença significativa da produção média entre as lagoas nos períodos estudados (Figura 6).

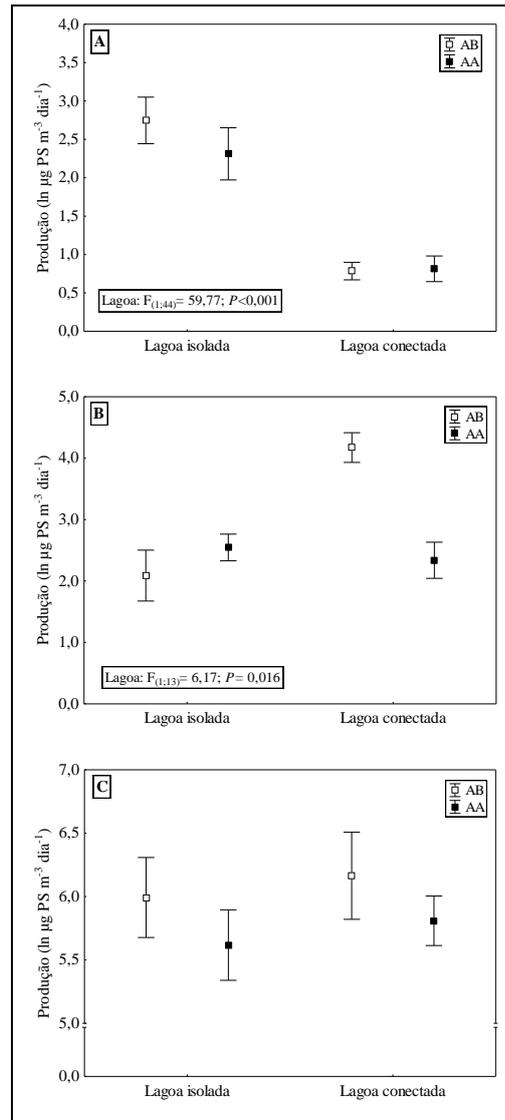


Figura 6. Produção secundária diária média de rotíferos (A), cladóceros (B) e copépodes (C) e resultados significativos da Anova de medidas repetidas nas lagoas isolada e conectada ao rio Paraná e em dois períodos hidrológicos (símbolos= média; barras= erro padrão; AB= águas baixas; AA= águas altas).

Os copépodes apresentaram sempre maiores valores de produção secundária diária, quando comparados aos demais grupos. No geral, a taxa de renovação média dos grupos foi maior na lagoa isolada, principalmente no período de águas altas. Os rotíferos apresentaram maiores valores de taxa de renovação nas lagoas no período de águas baixas; enquanto que, os cladóceros apresentaram um maior “turnover” médio na lagoa isolada, no período de águas altas e os copépodes na lagoa conectada, neste mesmo período (Figura 7).

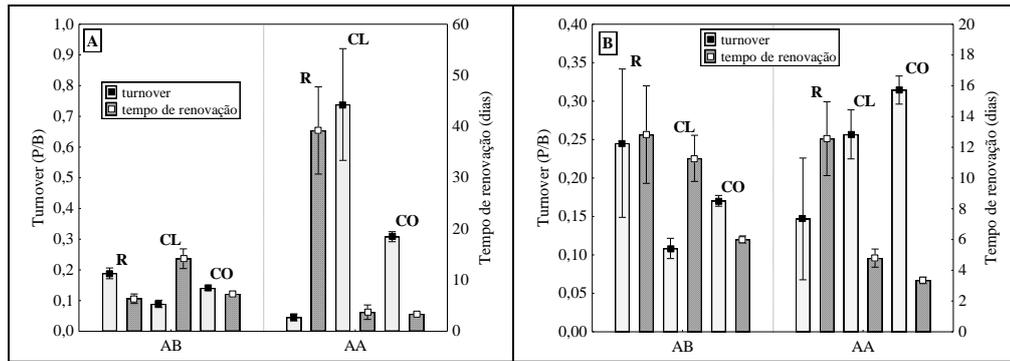


Figura 7. Turnover e tempo de renovação populacional dos grupos zooplancônicos nas lagoas isolada (A) e conectada ao rio Paraná (B) e em dois períodos hidrológicos (colunas= média; barras= erro padrão; R= rotíferos; CL= cladóceros; CO= copépodes). Note que os gráficos diferem quanto à escala do eixo y.

2.3.3 Relação da produção secundária do zooplâncton com as variáveis ambientais

Na lagoa isolada, a produção de rotíferos, cladóceros e copépodes foi positivamente relacionada com a concentração de clorofila-a, no período de águas baixas. A produção dos rotíferos, nesta mesma lagoa, foi associada com a disponibilidade de alimento, como fósforo total e amônia, no período de águas altas. Já na lagoa conectada, só a produção de rotíferos (período de águas altas) e copépodes (período de águas baixas) esteve relacionada com a concentração de clorofila-a. No geral, as variáveis ambientais relacionadas à maior disponibilidade de alimento (clorofila-a e nutrientes), foram positivamente relacionadas com a produção secundária dos grupos, enquanto variáveis abióticas, principalmente, nível de água da lagoa, profundidade e transparência foram inversamente relacionadas à produção dos grupos (Tabela 2).

Tabela 2. Resultados significativos ($P < 0,05$) das correlações de Spearman entre a produção secundária de rotíferos, cladóceros e copépodes com as variáveis ambientais nas lagoas e períodos amostrados (OD= oxigênio dissolvido; MST= material em suspensão total; PT= fósforo total).

Lagoa isolada			
Águas baixas		Águas altas	
Relações	Rho	Relações	Rho
Rotíferos x fosfato	-0.74	Rotíferos x OD	-0.80
Rotíferos x clorofila-a	0.53	Rotíferos x nitrato	-0.65
Cladóceros x nível	-0.68	Rotíferos x transparência	-0.64
Cladóceros x pH	-0.65	Rotíferos x pH	-0.61
Cladóceros x profundidade	-0.64	Rotíferos x MST	-0.61
Cladóceros x transparência	-0.64	Rotíferos x profundidade	-0.59
Cladóceros x fosfato	-0.60	Rotíferos x nível	-0.53
Cladóceros x clorofila-a	0.71	Rotíferos x PT	0.61
Copépodes x nível	-0.66	Rotíferos x amônia	0.69
Copépodes x profundidade	-0.72	Rotíferos x condutividade	0.82
Copépodes x transparência	-0.81	Cladóceros x nível	-0.50
Copépodes x pH	-0.64	Copépodes x temperatura	0.52
Copépodes x clorofila-a	0.64	Copépodes x fosfato	0.54
Lagoa conectada			
Rotíferos x pH	-0.75	Rotíferos x OD	-0.74
Rotíferos x transparência	-0.71	Rotíferos x pH	-0.69
Rotíferos x OD	-0.63	Rotíferos x nível	-0.63
Rotíferos x temperatura	-0.60	Rotíferos x nitrato	-0.62
Rotíferos x nitrato	-0.59	Rotíferos x MST	-0.51
Rotíferos x profundidade	-0.52	Rotíferos x clorofila-a	0.54
Copépodes x nitrato	-0.71	Rotíferos x condutividade	0.63
Copépodes x transparência	-0.53	Rotíferos x amônia	0.68
Copépodes x condutividade	0.58	Cladóceros x profundidade	-0.52
Copépodes x clorofila-a	0.77		

2.4 DISCUSSÃO

Os resultados deste estudo apontaram nítidas diferenças nas condições ambientais entre as lagoas isolada e conectada ao rio e entre os períodos de águas baixas e altas. Essas diferenças observadas entre as lagoas podem ser atribuídas à influência que o rio exerce sobre esses ambientes, uma vez que essa variável é conhecida por promover mudanças nas condições ambientais (Tockner *et al.*, 2000; Thomaz *et al.*, 2007) e difere entre as lagoas. A constante entrada de água do rio na lagoa conectada atua como um tamponador sobre as condições ambientais, uma vez que mantém a entrada de nutrientes (Hein *et al.*, 2003; Roberto *et al.*,

2009) e diminui a amplitude de variação ambiental nas lagoas. Essa explicação é corroborada por nossos resultados, pois, em geral, a lagoa conectada apresentou menor variação das condições ambientais que a lagoa isolada. Além dessas variações espaciais, a flutuação do nível de água, determinada pelo pulso de inundação, é responsável por fortes mudanças temporais nos atributos abióticos e bióticos desse ecossistema (Junk *et al.* 1989; Neiff 1990). De acordo com Thomaz *et al.* (2007), as variáveis ambientais tendem a ser mais similares durante o período de águas altas, incluindo variáveis como clorofila-a e nutrientes totais.

As variáveis ambientais indicadoras de uma maior disponibilidade de alimento, como concentração de clorofila-a e nutrientes totais, foram sempre maiores na lagoa isolada. Além disso, essa lagoa apresentou uma maior densidade e biomassa fitoplanctônica (Rodrigues, comunicação pessoal) no mesmo período estudado. O que pode indicar uma maior produção primária nessa lagoa. A maior influência do rio na lagoa conectada pode ter contribuído com os menores valores das variáveis ambientais, pois o rio Paraná vem apresentando um aumento da transparência da água e uma diminuição da concentração de fósforo total nos últimos 10 anos (Roberto *et al.*, 2009). Esse processo é resultante da retenção de nutrientes e sólidos em suspensão pela cascata de reservatórios localizados a montante. Além disso, os maiores valores de sólidos inorgânicos em suspensão na lagoa conectada, durante o período de águas altas e, também, os menores valores de nutrientes dissolvidos inorgânicos (nitrato e fosfato), provavelmente de origem alóctone, caracterizam a entrada de água do rio nesta lagoa. A menor profundidade da lagoa isolada, provavelmente, favorece uma maior disponibilidade de alimento, uma vez que ambientes mais rasos podem sofrer resuspensão do sedimento autogênico rico em material orgânico devido à ação do vento, acarretando um incremento de nutrientes, o que contribui para o desenvolvimento do fitoplâncton (Thomaz *et al.*, 2004). A menor concentração de nutrientes inorgânicos na lagoa isolada resulta do consumo pelo fitoplâncton, sendo assim, maior o componente total desses elementos (PT e NT), devido à maior biomassa planctônica existente, que incorporou os nutrientes inorgânicos.

Os rotíferos constituem um importante grupo zooplanctônico na planície de inundação do alto rio Paraná, em termos de composição, riqueza de espécies, densidade e biomassa (Azevedo, 2006; Bonecker *et al.*, 2009; Lansac-Tôha *et al.*, 2009). Entretanto, os valores de produção secundária diária dos rotíferos obtidos neste estudo foram baixos, quando comparados a outros estudos em ecossistemas aquáticos (Akbulut, 2000; Melão e Rocha, 2000; Peláez-Rodríguez e Matsumura-Tundisi, 2002; Mageed, 2006; Casanova *et al.*, 2009;

Santos, 2010; Abra, 2012). Essas diferenças podem ser atribuídas às características de cada ecossistema. Outra explicação para esses resultados é a dificuldade da técnica utilizada para estimar a produção deste grupo que possui diferentes estratégias reprodutivas. Muitas espécies de rotíferos são conhecidas por depositar seus ovos na vegetação aquática ou no sedimento, como espécies de Euchlanidae, Lecanidae, Mytilinidae e Lepadellidae, ao contrário de outras que carregam os ovos presos junto ao corpo, como Brachionidae (Koste, 1978). Isso dificulta a determinação da produção secundária para todas as espécies abundantes nas lagoas e períodos hidrológicos estudados. Entretanto, as espécies de rotíferos que mais se destacaram em termos de produção secundária, neste estudo, são as comumente registradas em outros estudos e, são pertencentes às famílias Brachionidae (75% da produção deste estudo), Lecanidae (15%) e Synchaetidae (5%).

A maior produção secundária dos rotíferos na lagoa isolada pode ser atribuída a maior disponibilidade de alimento (concentração de clorofila-a e nutrientes totais). Além disso, o tempo de renovação da água contribui para explicar as diferenças na produção dos rotíferos entre as lagoas. Em ambientes com menor tempo de renovação de água, as espécies se reproduzem e permanecem no ambiente, no entanto, quando o tempo de renovação é maior, como na lagoa conectada ao rio, as espécies são carreadas com uma velocidade maior, o que contribui para uma diluição da produção secundária, acarretando em menores valores deste atributo. Essa explicação pode ser corroborada quando se observa que, no período de águas altas, a produção secundária diária de rotíferos é nula em vários dias, pois nesse período a taxa de renovação de água seria maior ainda em função da inundação, quando comparado ao período de águas baixas.

A produção secundária diária de cladóceros foi similar à registrada em outros ecossistemas aquáticos com condições ambientais similares a da planície de inundação do alto rio Paraná (Brito, 2010; Panarelli *et al.*, 2010; Santos, 2010). As espécies que mais contribuíram para a produção secundária de cladóceros nas lagoas e períodos amostrados apresentam hábitos verdadeiramente planctônicos, assim como o observado em outros estudos de produção secundária desse grupo (Brito, 2010; Panarelli *et al.*, 2010; Santos, 2010). A produção secundária de espécies planctônicas também foi destacada por Lemke e Benke (2009) em uma pequena área úmida nos Estados Unidos, principalmente, no período de verão. Entretanto, neste estudo ressalta-se a espécie litorânea *M. squamosa* com importância para a produção secundária do plâncton.

Ao contrário dos rotíferos, os maiores valores de produção secundária dos cladóceros foram registrados na lagoa conectada ao rio, apesar dos menores valores de clorofila-a. Estudos mostram que os cladóceros podem explorar outros recursos alimentares como os componentes da cadeia alimentar microbiana (Weisse, 1991; Jürgens e Stolpe, 1995; Adrian e Schneider-Olt, 1999; Auer e Arndt, 2004). Desta forma, na lagoa conectada, esses organismos podem ter se beneficiado de outra fonte alimentar que não a da cadeia alimentar tradicional, exercendo, assim, um importante papel na regulação dos processos ecossistêmicos. Em um estudo realizado nesta planície de inundação, Segóvia (2011) encontrou relação entre a densidade de cladóceros e flagelados heterotróficos. Os resultados das correlações de Spearman corroboram essa explicação, pois na lagoa conectada ao rio, nenhuma das variáveis ambientais relacionadas à maior disponibilidade de alimento estiveram associadas com a produção dos cladóceros, sugerindo, assim, que eles podem estar utilizando outro recurso alimentar.

Outro fator importante para explicar essas diferenças espaciais na produção secundária dos cladóceros é a predação pelos peixes, visto que os cladóceros são facilmente predados. A maior densidade de peixes piscívoros na lagoa conectada, como os dos gêneros *Cichla* e *Hoplias* (Julio Jr., comunicação pessoal), controla a densidade de peixes zooplânctívoros, acarretando em uma maior produção por parte do zooplâncton de maior tamanho, como os cladóceros.

A produção secundária dos copépodes registrada nas lagoas foi similar à obtida em outros ecossistemas aquáticos com condições ambientais semelhantes (Zoppi de Roa *et al.*, 1998; Melão e Rocha, 2000; Santos, 2010). Esse grupo apresentou sempre os maiores valores de produção secundária nas lagoas e períodos amostrados quando comparados aos demais, mesmo as condições ambientais sendo tão distintas. Isso se deve ao fato de esses organismos responderem mais lentamente às alterações das condições ambientais. No período de águas baixas, os ciclopóides apresentaram claramente uma maior produção secundária nas duas lagoas, além disso, a produção de ciclopóides foi maior na lagoa com maior disponibilidade de alimento (lagoa isolada). Uma maior importância dos copépodes Cyclopoida para a produção secundária desse grupo foi destacada por Santos-Wisniewski e Rocha (2007) em um reservatório eutrófico do Brasil, e esses autores atribuem esse resultado ao grau de trofia do sistema.

A taxa de renovação (“turnover”) é um importante componente da produção no ecossistema (Benke e Huryn, 2010), pois representa uma medida do fluxo de energia em relação à biomassa e pode variar amplamente entre populações ou comunidades, bem como entre os diferentes ambientes. Neste estudo, a taxa de renovação dos rotíferos foi maior no período de águas baixas, nas duas lagoas, quando comparados aos demais grupos. Isso se deve as variáveis ambientais nesse período hidrológico, que indicaram uma maior disponibilidade de alimento. Assim, os rotíferos, como são organismos oportunistas de pequeno tamanho corporal e que respondem facilmente as variáveis ambientais, foram favorecidos pela maior disponibilidade de alimento; certamente, isso tem uma grande importância para o funcionamento do ecossistema, apesar dos baixos valores de produção observados para esse grupo. Além disso, o tempo de renovação desses organismos foi menor na lagoa isolada. A maior taxa de renovação dos rotíferos no período de águas baixas, juntamente com a capacidade que eles possuem de se alimentar de uma variedade de recursos, contribui para a ciclagem de nutrientes com consequente aumento da liberação de nutrientes na coluna de água. Esses organismos reciclam rapidamente os nutrientes ao produzir excrementos que se dissolvem facilmente nos ambientes aquáticos (Margalef, 1993; Lemke e Benke, 2009).

Maiores valores de “turnover” dos crustáceos zooplânctônicos foram registrados no período de águas altas; isso pode ser devido à maior temperatura observada nesse período, pois esta age diretamente em características intrínsecas dos organismos, como taxa de natalidade, crescimento, mortalidade e fecundidade (Lehman, 1988; Melão, 1999). Esse fato também justifica o menor tempo de renovação dos microcrustáceos registrado nesse período. Além disso, essa explicação pode ser corroborada quando se observam os valores de clorofila-a, que foi menor nesse período, provavelmente, em função do aumento da predação pelo zooplâncton. Durante esse período hidrológico, os cladóceros e copépodes apresentaram maior “turnover” nas lagoas isolada e conectada, respectivamente.

Uma maior disponibilidade de alimento (clorofila-a e nutrientes) esteve relacionada com maiores valores de produção secundária dos grupos zooplânctônicos, visto que a disponibilidade de alimento tem influência direta sobre o crescimento e reprodução (número de ovos produzidos) dos organismos zooplânctônicos. Ao contrário, as variáveis hidrológicas (nível de água, profundidade e transparência) têm um efeito negativo, pois o aumento dessas variáveis representa instabilidade hídrica.

Mesmo considerando as diferenças nas condições ambientais entre as lagoas e períodos hidrológicos, os copépodes foram o grupo mais importante da comunidade zooplanctônica em termos de produção secundária, seguido pelos cladóceros e rotíferos. Assim, esses organismos contribuíram mais para o fluxo de energia e biomassa nos ambientes estudados. Entretanto, não podemos subestimar a importância dos rotíferos em sistemas aquáticos, pois esse grupo apresenta altas taxas reprodutivas e curto tempo de geração, o que sustenta uma maior taxa de renovação.

A hipótese (i) deste trabalho foi confirmada para os rotíferos e cladóceros, pois a produção secundária desses grupos diferiu entre as lagoas. Entretanto, a maior produção primária, juntamente com a menor taxa de renovação de água na lagoa isolada favoreceu os rotíferos que aumentaram sua produção. Ao contrário, na lagoa conectada, a produção de cladóceros foi favorecida, possivelmente, em função de uma maior utilização dos componentes da cadeia alimentar microbiana como recurso alimentar. A hipótese (ii) foi aceita e a menor produção secundária dos grupos foi registrada no período de águas altas, pois a inundação atua como um fator diluidor da produção do sistema. A hipótese (iii) foi aceita, pois as variáveis ambientais indicativas de aumento da produção primária do sistema estiveram positivamente relacionadas com a produção dos grupos. Assim, com este estudo mostramos que os grupos zooplanctônicos desempenham diferentes papéis no fluxo de energia e biomassa na planície de inundação, sendo estes, dependentes da dinâmica trófica dos grupos, além da variabilidade temporal e espacial desse complexo ecossistema. Os copépodes ciclopóides, organismos zooplanctônicos de maior nível trófico, suportam melhor os níveis tróficos superiores, pois possuem maior produção secundária. Entretanto, os rotíferos facilitam uma maior taxa de reciclagem de nutrientes nos períodos de águas baixas, devido ao seu maior “turnover” e tempo de renovação populacional. Ainda, a transferência de energia e biomassa entre o zooplâncton e os níveis tróficos superiores é especialmente importante no período de águas baixas, quando a produção dos grupos foi maior.

REFERÊNCIAS

Abra, J. (2012) *Atributos populacionais e produtividade secundária de rotíferos em ambientes lacustres naturais e artificiais*. Tese (Doutorado). Universidade Estadual Paulista, 276pp.

- Adrian, R. e Schneider-Olt, B. (1999) Top-down effects of crustacean zooplankton on pelagic microorganisms in a mesotrophic lake. *J. Plankton Res.*, **21**, 2175–2190.
- Agostinho, A. A., Thomaz, S. M. e Gomes, L. C. (2004) Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrol. Hydrobiol.*, **4**, 255-268.
- Akbulut, N. E. (2000) Short Term Secondary Production e Population Dynamics of Crustacea Rotifera in Three Different Biotops of Neusiedler See (Austria). *Turk. Jour. Zool.*, **24**, 149-158.
- Amoros, C. e Roux, A. L. (1988) Interactions between water bodies within the floodplains of large rivers: function and development of connectivity. In: Schreiber, K. F. (ed.). *Connect. Landsc. Ecol.* Münstersche Geographische Arbeiten, Münster, Germany, pp.125-130.
- Aoyagui, A. S. M. e Bonecker, C. C. (2004) The art status of rotifer studies in natural environments of South America: foodplains. *Acta Sci. Biol. Sci.*, **26**, 385-406.
- Auer, B., Elzer, U. e Arndt, H. (2004) Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation. *J. Plankton Res.*, **26**, 697–709.
- Azevedo, F. (2006) *Relações ecológicas da riqueza, densidade, massa individual e biomassa das assembléias zooplancônicas em lagoas fechadas da planície de inundação do alto rio Paraná (PR-MS)*. Tese (Doutorado). Universidade Estadual de Maringá, 74pp.
- Azevedo, F., Dias, J. D, Braghin, L. S. M. *et al.* (2012) Length–weight regressions of the microcrustacean species from a tropical floodplain. *Acta Limnol. Bras.*, **24**, 1-11.
- Benke, A. C. (1993) Concepts and patterns of invertebrate production in running waters. *Verh. Inter.Verein. Limnol.*, **25**, 15–38.
- Benke, A. C. (2010) Secondary production as part of bioenergetic theory – contributions from freshwater benthic science. *River Res. Appl.*, **26**, 36-44.
- Benke, A. C. e Hurny, A. D. (2010) Benthic invertebrate production – facilitating answers to ecological riddles in freshwater ecosystems. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **29**, 264–285.
- Bonecker, C. C., Aoyagui, A. S. M. e Santos, R. M. (2009) The impact of impoundment on the rotifer communities in two tropical foodplain environments: interannual pulse variations. *Braz. J. Biol.*, **69**, 529-537.
- Bottrell, H. H., Duncan, A., Gliwicz, Z. *et al.* (1976) Review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.*, **24**, 419-456.
- Brito, S. L. (2010) *Caracterização limnológica e produtividade secundária das principais espécies de microcrustáceos em dois braços dos reservatórios de Três Marias e Furnas, Minas Gerais, Brasil*. Tese (Doutorado). Universidade Federal de Minas Gerais, 117pp.
- Casanova, S. M. C., Panarelli, E. A. e Henry, R. (2009) Rotifer abundance, biomass, and secondary production after the recovery of hydrologic connectivity between a river and two marginal lakes (São Paulo, Brazil). *Limnologia*, **39**, 292–301.

- Cross, W. F., Baxter, C.V., Donner, K.C. *et al.* (2011) Ecosystem ecology meets adaptive management: food web response to a controlled flood on the Colorado River, Glen Canyon. *Ecol. Appl.*, **21**, 2016–2033.
- Dumont, H. J., Van de Velde, I. e Dumont, S. (1975) The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, **19**, 75-97.
- Edmondson, W. T. e Winberg, G. C. (1971) *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters*. Blackwell, Oxford.
- Edmondson, W. T. (1974) Secondary Production. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, **20**, 229-272.
- Espíndola, E. L. G. (1994) *Dinâmica da associação congênica das espécies de Notodiaptomus spp na represa de Barra Bonita, São Paulo*. Tese (Doutorado). Universidade Federal de São Carlos, 363pp.
- Giné, M. F., Bergamin, F., Zagatto, E. A. G. *et al.* (1980) Simultaneous determination of nitrate and nitrite by flow injection analysis. *Anal. Chim. Acta*, **114**, 191-197.
- Golterman, H. L., Clymo, R. S., Ohnstad, M. A. M. (1978) *Methods for physical and chemical analysis of freshwaters*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hein, T., Baranyi, C., Herndi, G. *et al.* (2003) Allochthonous and autochthonous particulate organic matter in floodplains of the River Danube: the importance of hydrological connectivity. *Freshw. Biol.*, **48**, 220-232.
- Junk, W. J., Bayley, P. B. e Sparks, R. E. (1989) The Flood Pulse Concept in River-Floodplain Systems. In: *Proceedings of the International Large River Symposium* (Ed D.P. Dodge), Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, Ottawa.
- Jürgens, K. e Stolpe, G. (1995) Seasonal dynamics of crustacean zooplankton, heterotrophic nanoflagellates and bacteria in a shallow, eutrophic lake. *Freshw. Biol.*, **33**, 27–38.
- Kang, J., Joo, S., Nam, S. *et al.* (2009) Secondary productivity of pelagic zooplankton in Lake Paldang and Lake Cheongpyeong. *J. Ecol. F. Biol.*, **32**, 257-265.
- Koroleff, K. J. H. (1976) Determination of ammonia. In: Grasshoff, E., Kremling, E. (eds). *Methods of seawater analysis*. Verlag Chemie Wheinhein, New York.
- Koste, W. (1978). *Rotatoria- Die Redertiere Mitt Leuropas – I Text Band*. 237pp.
- Lansac-Tôha, F. A., Bonecker C. C. e Velho, L. F. M. *et al.* (2009) Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: interannual variation from long-term studies. *Braz. J. Biol.*, **69**, 539–549.
- Lehman, J. T. (1988) Ecological principles affecting community structure and secondary production by zooplankton in marine and freshwater environments. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 931-945.
- Lemke, A. M. e Benke, A. C. (2009) Spatial and temporal patterns of microcrustacean assemblage structure and secondary production in a wetland ecosystem. *Freshw. Biol.*, **54**, 1406–1426.
- Mackereth, F. J. H., Heron, J. e Talling, J. F. (1978) Water analysis: some revised methods for limnologists. *Freshw. Biol. Assoc. Sci.*, **36**, 117.

- Mageed, A. A. A. (2006) Biomass, production, and turnover rate of zooplankton in lake Manzala (South Mediterranean Sea, Egypt). *Egypt. J. Aquat. Res.*, **32**, 158-167.
- Maia-Barbosa, P. M. e Bozelli, R. L. (2005) Length-weight relationships for five Cladoceran species in an Amazonian lake. *Braz. Arch. Biol. Technol.*, **2**, 303-308.
- Margalef, R. (1993) *Limnología*. Omega, Barcelona.
- Melão, M. G. G. (1997) *A comunidade planctônica fitoplâncton e zooplâncton e produtividade secundária do zooplâncton de um reservatório oligotrófico*. Tese (Doutorado). Universidade Federal de São Carlos, 152pp.
- Melão, M. G. G. (1999) Desenvolvimento e aspectos reprodutivos dos cladóceros e copépodos de águas continentais brasileiras. In: Pompêo, M. L. M. (ed.). *Perspectivas na Limnologia do Brasil*. Gráfica e Editora União, São Luís, MA.
- Melão, M. G. G. e Rocha, O. (2000) Productivity of zooplankton in a tropical oligotrophic reservoir over short periods of time. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, **27**, 2879-2887.
- Nabout, J. C., Siqueira, T., Bini, L. M. *et al.* (2009) No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecol.*, **35**, 720-726.
- Neiff, J. J. (1990) Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*, **15**, 424-441.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R. *et al.* (2011) *vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-2*. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Panarelli, E. A., Casanova, S. M. C. e Henry, R. (2010) Secondary production and biomass of Cladocera in marginal lakes after the recovery of their hydrologic connectivity in a river-reservoir transition zone. *Lakes Reserv. Res. Manage.*, **15**, 319-334.
- Peláez-Rodríguez, M. e Matsumura-Tundisi, T. (2002) Rotifer production in a shallow artificial lake (Lobo-Broa Reservoir, SP, Brazil). *Braz. J. Biol.*, **62**, 509-516.
- Pringle, C. (2001) Hydrologic connectivity and the management of biological reserves: A global perspective. *Ecol. Appl.*, **11**, 981-998.
- R Development Core Team. (2011) *R: Language and environment for statistical computing. R foundation for Statistical Computing*. Accessed through: The R Project for Statistical Computing at <http://www.r-project.org>
- Rietzler, A. C. (1995) *Alimentação, ciclo de vida e análise da coexistência de espécies de na represa de Barra Bonita, São Paulo*. Tese (Doutorado). Universidade de São Paulo, 385pp.
- Roberto, M., Santana, N. e Thomaz, S. (2009) Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Braz. J. Biol.*, **69**, 717-725.
- Ruttner-Kolisko, A. (1977) Suggestion for biomass calculations of plankton rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol.*, **8**, 71-76.
- Santos, R. M. (2010) *Estrutura das comunidades fitoplanctônica e zooplanctônica, com ênfase na produção secundária do zooplâncton, e fatores ambientais relacionados nos reservatórios do Baixo Rio Tietê, SP*. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal de São Carlos, 380pp.

- Santos-Wisniewski, M. J. (1998) *Distribuição espacial e produção secundária da comunidade zooplancônica do Reservatório de Barra Bonita – SP*. Tese (Doutorado). Universidade Federal de São Carlos, 240pp.
- Santos-Wisniewski, M. J. e Rocha, O. (2007) Spatial distribution and secondary production of Copepoda in a tropical reservoir: Barra Bonita, SP, Brazil. *Braz. J. Biol.*, **67**, 223-233.
- Segovia, B. T. S. (2011) *Protozoários flagelados heterotróficos e a cadeia alimentar planctônica em uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná*. Tese (Doutorado). Universidade Estadual de Maringá, 75pp.
- Teixeira, C., Tundisi, J. G. e Kutner, M. B. (1965) Plankton studies in a mangrove IV: size fraction of phytoplankton. *Bol. Inst. Oceanogr.*, **26**, 39-42.
- Tockner, K., Malard, F. e Ward, J. V. (2000) An extension of the flood pulse concept. *Hydrol. Process.*, **14**(16-17), 2861-2883.
- Thomaz, S. M., Pagioro, T. A., Bini, L. M. *et al.* (2004) Limnology of the Upper Paraná Floodplain habitats: patterns of spatio-temporal variations and influence of the water levels. In: Agostinho, A. A., Rodrigues, L., Gomes. *et al.* (eds.). *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain*. EDUEM, Maringá.
- Thomaz, S. M., Bini, L. M. e Bozelli, R. L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, **579**, 1-13.
- Valentine-Rose, L., Rypel, A. L. e Layman, C. A. (2011) Community secondary production as a measure of ecosystem function: a case study with aquatic ecosystem fragmentation. *Bull. Mar. Sci.*, **87**, 913–937.
- Ward, J. V., Tockner, K. e Schiemer, F. (1999) Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Reg. Rivers Res. Manage.*, **15**, 125–39.
- Weisse, T. (1991) The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control. *J. Plankton Res.*, **13**, 167-185.
- Winberg, G. C., Pechen, G. A. e Shusshkina, E. A. (1965) production of planktonic crustaceans in three lakes of different type. *Zool. Zhur.*, **44**, 676-687.
- Zoppi de Roa, Montiel, E. e Betancourt, G. A. (1998) Estimation of copepod production in a flooded savanna of Venezuela. *J. Mar. Syst.*, **15**, 171–176.

3 RESPOSTA DA COMUNIDADE DE ROTÍFEROS E DO SEU PAPEL FUNCIONAL EM LAGOAS DE UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL²

² Capítulo II formatado de acordo com as normas da *International Review of Hydrobiology*.

RESUMO

As comunidades aquáticas podem variar em função de fatores que atuam em escala local, como as condições ambientais e as interações biológicas, e, em escala regional, como o regime hidrológico em planície de inundação. A resposta da comunidade de rotíferos e do seu papel funcional a essa dinâmica em lagoas de planície de inundação foi estudada no alto rio Paraná (Brasil). Amostras integradas foram coletadas diariamente durante 15 dias nos períodos de águas baixas (setembro/2009) e altas (fevereiro/2010). Diferentes métodos estatísticos (como ANOVA, MRT e IndVal) foram aplicados para diferenciar a estrutura da comunidade, biomassa e produção secundária dos rotíferos entre as lagoas e períodos hidrológicos. As condições ambientais apresentaram diferenças entre os períodos e tipos de lagoas, sendo mais variável no período de águas baixas e na lagoa isolada. A temperatura e a conectividade da lagoa com o rio principal foram as variáveis ambientais estruturadoras das comunidades de rotíferos. A comunidade apresentou diferenças entre os períodos hidrológicos na lagoa isolada, mas apresentou uma maior estabilidade na lagoa conectada. A fauna de rotíferos foi rica (91 espécies). A produção foi baixa ($1,55 \mu\text{g PS m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$) e consistente na lagoa conectada (coeficiente de variação 84%), enquanto, na lagoa isolada foi mais variável (coeficiente de variação 104%). Foram registradas 34 espécies indicadoras dos grupos formados pela análise MRT. Os resultados mostraram que as condições ambientais verificadas no período de águas baixas (maior variação diária) foram importantes na estruturação e na contribuição ecossistêmica das comunidades nas lagoas. Assim, ressalta-se a conectividade espacial entre ambientes na planície, e não apenas conectividade temporal, mediada pelo pulso de inundação, como um fator importante na descrição da comunidade e para o seu papel funcional no ambiente.

Palavras-chave: produção secundária, processos ecossistêmicos, conectividade, árvore de regressão multivariada, funcionamento do ecossistema.

ABSTRACT

Aquatic communities may vary according to factors operating on a local scale, such as environmental conditions and biological interactions, and on a regional scale, such as the hydrological regime in floodplains. The response from the rotifer community and its functional role upon this dynamics in floodplain lakes was examined in the Upper Paraná River floodplain (Brazil). Integrated samples were collected daily during 15 days in the low (September 2009) and high (February 2010) water periods. Different statistical methods (e.g. ANOVA, MRT and IndVal) were applied to distinguish the structure, biomass and secondary production of rotifer community between lakes and hydrological periods. Temperature and type of lake were environmental variables structuring rotifer communities. The community presented differences between periods in the isolated lake, but had a higher stability in the connected lake. The rotifer fauna was rich (91 species). The production was low ($1.55 \mu\text{g PS m}^{-3} \text{ day}^{-1}$) and consistent in the connected lake (coefficient of variation 84%), being more variable in the isolated lake (coefficient of variation 104%). We identified 34 indicator species of the groups formed by the MRT analysis. The results indicated that environmental conditions in the low water period (higher daily variation) were important in the structure and ecosystem contribution of communities in the lakes. Thus, stands out the spatial connectivity between floodplain environments, and not only the temporal connectivity, mediated by the

flood pulse, as an important factor in the description of the community and for its functional role in the environment.

Key words: secondary production, ecosystems process, connectivity, multivariate regression trees, ecosystem functioning.

3.1 INTRODUÇÃO

As comunidades aquáticas podem variar em função de fatores que atuam em escala local, como as condições ambientais e as interações biológicas, e, em escala regional, como o regime hidrológico em planície de inundação. A presença e a ausência de inundação têm sido destacadas como estruturadores das condições ambientais e das comunidades aquáticas (NEIFF, 1990, 1997). Na presença da inundação existe uma maior homogeneização dos ambientes em função do aumento da conectividade entre os mesmos (THOMAZ *et al.*, 2007), o que favorece uma constante entrada de matéria orgânica e energia nos ambientes (AMOROS e ROUX, 1988; WARD *et al.*, 1999; PRINGLE, 2001) e a diminuição da variação das condições ambientais. Além disso, a conectividade promove um maior intercâmbio de organismos aumentando, deste modo, a similaridade da distribuição de espécies entre os ambientes. Assim, nesse período destaca-se a importância de fatores regionais para a estruturação das comunidades (THOMAZ *et al.*, 2007). Na ausência de inundação, entretanto, quando há um maior grau de isolamento entre os ambientes, os fatores locais, como as condições ambientais e as interações entre espécies, podem limitar o estabelecimento de algumas espécies que podem ser substituídas por outras. O sucesso de uma espécie no ambiente depende da sua capacidade de consumir e assimilar a biomassa e energia disponível, além de suportar as condições mais variáveis no ambiente (DOWNING e RIGLER, 1984).

Em planícies de inundação, os invertebrados aquáticos desempenham um importante papel no fluxo de matéria e energia nos ecossistemas aquáticos. Dentre esses invertebrados, os rotíferos são caracterizados por consumir e assimilar uma enorme variedade de recursos alimentares (ALLAN, 1976), ocupando diferentes nichos tróficos. São organismos oportunistas, com curto ciclo de vida e alta taxa de renovação e, que respondem rapidamente às alterações das condições ambientais. Essas características contribuem para a sua grande diversidade nos ambientes aquáticos (ALLAN, 1976; BOZELLI, 2000; BONECKER *et al.*, 2009), além de desempenharem um importante papel na conversão da matéria orgânica em produção secundária (WINBERG, 1971; PELÁEZ-RODRÍGUEZ e MATSUMURA-TUNDISI, 2002).

A variação das condições ambientais, em especial dos recursos alimentares, mediada pela presença ou ausência de inundação, desencadeia diferentes respostas entre as espécies de rotíferos, o que por sua vez interfere em seu metabolismo, na estrutura de sua comunidade e

no seu papel funcional no ecossistema. A produção secundária dos rotíferos pode ser uma importante medida do seu papel funcional no ecossistema, porque promove uma estimativa da matéria orgânica e energia disponível para transferência de um nível trófico a outro (WATERS, 1977; BENKE, 1993; LEMKE e BENKE, 2009).

A maioria dos estudos sobre os rotíferos em planície de inundação analisa os atributos da estrutura da comunidade, como composição, riqueza, abundância e biomassa, e suas relações com as variáveis ambientais (ROSSA e BONECKER, 2003; BONECKER *et al.*, 2009; BONECKER *et al.*, 2011). Estudos que mostram o efeito da presença e ausência da inundação sobre o papel funcional (produção secundária) desses organismos são escassos (CASANOVA *et al.*, 2009; ABRA, 2012).

O objetivo deste estudo foi analisar a estrutura da comunidade de rotíferos e o seu papel funcional em lagoas marginais de uma planície de inundação neotropical. Para isso, foi assumida a hipótese de que a estrutura de comunidade (riqueza de espécies, abundância e biomassa) e a sua contribuição ecossistêmica (produção secundária) são distintas entre os períodos hidrológicos e tipo de lagoa na planície de inundação devido a maior variação das condições ambientais no período de águas baixas (ausência de homogeneização) e na lagoa isolada (ausência de conectividade).

3.2 MÉTODOS

3.2.1 Área de estudo

A planície de inundação do alto rio Paraná está localizada na segunda maior bacia hidrográfica da América do Sul em termos de comprimento e área de drenagem (NEIFF, 1995), somente em território brasileiro, essa bacia ocupa uma área de cerca de 800.000 km². Constitui um complexo mosaico formado por uma grande variedade de ambientes aquáticos, de transição e terrestre. Esta planície tem um importante papel ambiental, por ser um sistema com elevada diversidade biológica. Este estudo foi realizado em duas lagoas marginais a esta planície de inundação, que diferem quanto à conexão ao rio principal, uma está isolada (Lagoa do Osmar – 22°46'S e 53°19'W; 232 m de altitude; 0,006 ha de área) e a outra (Ressaco do Pau Veio – 22°44'S e 53°15'W; 233 m de altitude; 3 ha área) permanentemente conectada (Fig. 1).

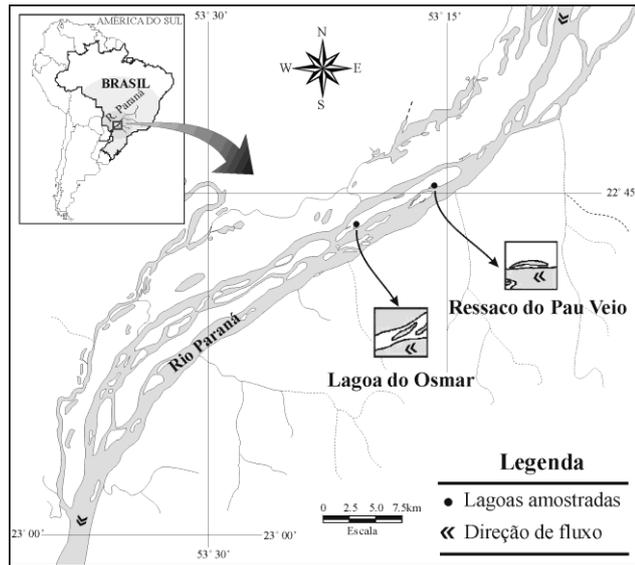


Figura 1. Mapa da área de estudo com localização das lagoas amostradas na planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil).

A flutuação do nível de água na planície de inundação, mediada pelo pulso de inundação, favorece uma dinâmica sazonal típica nos ambientes dessa planície. Assim, menores valores de nível de água são registrados entres os meses de abril e outubro (período de águas baixas) e maiores, de novembro a março (período de águas altas). Essa flutuação do nível de água na planície de inundação é controlada, principalmente, pela dinâmica fluviométrica da bacia de drenagem e pelos reservatórios localizados a montante (MORMUL *et al.*, 2012). Os dois períodos hidrológicos estudados foram contrastantes em termos de variação do nível de água nas lagoas (Fig. 2).

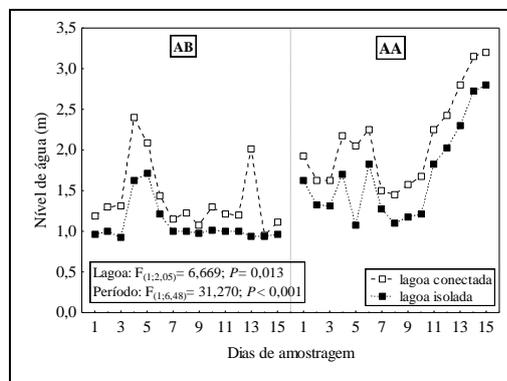


Figura 2. Variação diária do nível de água nas lagoas conectada e isolada durante os dois períodos hidrológicos na planície de inundação do alto rio Paraná (AB= águas baixas; AA= águas altas).

3.2.2 Delineamento e análise das amostras

As amostragens dos rotíferos foram realizadas durante 15 dias consecutivos no período de águas baixas (08 a 22 de setembro de 2009) e águas altas (23 de fevereiro a 09 de março de 2010) nas lagoas isolada e conectada. Amostras integradas da coluna de água foram obtidas com auxílio de moto-bomba, sendo filtrados 500 litros de água por amostra, em rede de plâncton com 68 μm de abertura de malha, sempre no período matutino e acima de 0,5 m do sedimento. Foi aplicado o processo de narcotização dos animais por saturação de CO_2 na amostra (adição de água com gás) antes da fixação, para evitar o desprendimento dos ovos e a contração dos organismos. Posteriormente, as amostras foram fixadas com solução de formaldeído (4%) tamponada com carbonato de cálcio e com adição de glicose.

Juntamente com os rotíferos, foram mensuradas as seguintes variáveis ambientais: nível de água da lagoa (m), profundidade do ponto de amostragem (m), temperatura da água ($^{\circ}\text{C}$), concentração de oxigênio dissolvido (mg L^{-1}), pH, condutividade elétrica ($\mu\text{S cm}^{-1}$), transparência da água (m), material em suspensão total ($\mu\text{g L}^{-1}$), material em suspensão inorgânico ($\mu\text{g L}^{-1}$), material em suspensão orgânico ($\mu\text{g L}^{-1}$), concentração de nitrogênio total ($\mu\text{g L}^{-1}$), nitrato ($\mu\text{g L}^{-1}$), amônia ($\mu\text{g L}^{-1}$), fósforo total ($\mu\text{g L}^{-1}$) e fosfato ($\mu\text{g L}^{-1}$). A disponibilidade de recurso alimentar foi estimada pela concentração de clorofila-a ($\mu\text{g L}^{-1}$).

O nível de água da lagoa foi determinado pela medida de uma régua existente em cada lagoa. A temperatura da água e o oxigênio dissolvido foram obtidos *in situ* com auxílio de um oxímetro digital portátil YSI com termômetro acoplado. O pH e a condutividade elétrica foram obtidos *in situ* com potenciômetros digital portátil (Digimed). A transparência da água foi determinada com disco de Secchi de 25 cm de diâmetro. As concentrações de nitrogênio total e fosfato foram determinadas segundo o procedimento descrito por MACKERETH *et al.* (1978), e as de nitrato, amônia e fósforo total, de acordo com GINÉ *et al.* (1980), KOROLEFF (1976) e GOLTERMAN *et al.* (1978), respectivamente. A concentração de material em suspensão total, orgânico e inorgânico foi determinada pelo método da gravimetria (TEIXEIRA *et al.*, 1965). A concentração de clorofila-a foi determinada pela filtragem de alíquotas de água em filtros de fibra de vidro (Whatman GF/F), extração dos pigmentos com acetona 90%, leitura em espectrofotômetro (663 nm) e correção para outros compostos dissolvidos e turbidez (GOLTERMAN *et al.*, 1978).

As espécies de rotíferos foram identificadas, quantificadas e medidas. A identificação foi realizada com material bibliográfico específico (KOSTE, 1978; NOGRADY e POURRIOT, 1995;

SEGRS, 1995; DE SMET, 1997; NOGRADY e SEGRS, 2002). A quantificação foi realizada através da retirada de sub-amostragens com pipeta tipo Hensen-Stempell (2,5 mL), sendo contados, no mínimo, 50 indivíduos por amostra, em câmaras de Sedgewick-Rafter, sob microscópio óptico (BOTTRELL *et al.*, 1976). Quando não atingido o número mínimo de indivíduos por amostra, estas foram integralmente quantificadas. Ainda, foram quantificadas as fêmeas ovadas e o número de ovos/embriões por fêmea. A abundância foi expressa em indivíduos por metro cúbico.

A biomassa ($\mu\text{g PS m}^{-3}$) foi calculada para as espécies mais representativas (mínimo 70% da abundância da amostra) nas lagoas e períodos amostrados e foi considerada como a multiplicação da abundância (ind m^{-3}) pelo peso seco individual ($\mu\text{g PS}$). O peso seco individual foi obtido pelo biovolume, sendo, medidos o comprimento, largura e altura de, no mínimo, 30 indivíduos de cada espécie e essas medidas aplicadas em equações baseadas nas formas geométricas aproximadas do corpo dos organismos (RUTTNER-KOLISCO, 1977). O biovolume foi convertido em peso úmido, assumindo que $10^6 \mu\text{m}^3$ equivalem a 1 μg de peso úmido (BOTTRELL *et al.*, 1976), e que o peso seco corresponde a 10% do peso úmido (PACE e ORCUTT, 1981).

A produção secundária dos rotíferos foi estimada pelo método do recrutamento (ELSTER, 1954, apud EDMONDSON e WINBERG, 1971) para aquelas espécies que apresentaram ovos. O recrutamento foi calculado como o produto da taxa finita de nascimento ($B = E/De$, onde E é o número de ovos por fêmea e De é o tempo de desenvolvimento do ovo) e do número de fêmeas. A produção secundária corresponde à multiplicação do recrutamento de novos indivíduos pelo peso seco individual das espécies. O tempo de desenvolvimento do ovo foi calculado pela fórmula ($\ln De = \ln a + b \ln T + c \ln T^2$) de BOTTRELL *et al.* (1976), utilizando constantes determinadas para o grupo (a, b e c) e a temperatura (T) diária de cada lagoa.

3.2.3 Análise dos dados

A variação das condições ambientais nas lagoas e períodos estudados foi avaliada através de uma análise de componentes principais (PCA). Os dados foram transformados em logaritmo natural antes da análise, exceto o pH e temperatura.

Uma árvore de regressão multivariada (*Multivariate regression trees*, MRT) foi utilizada com a finalidade de avaliar a estrutura da comunidade de rotíferos (abundância de cada espécie) em função das variáveis ambientais. Este é um método de agrupamento restrito, onde

os grupos são definidos pelas variáveis ambientais com base na dissimilaridade das espécies (DE'ATH, 2002). O tamanho da árvore (número de grupos) foi calculado pelo procedimento de validação cruzada e o modelo com menor erro na validação cruzada (CVRE) foi selecionado (DE'ATH e FABRICIUS, 2000). Nesta análise, a abundância das espécies foi transformada de acordo com método Hellinger (LEGENDRE e GALLAGHER, 2001). Todas as variáveis ambientais mensuradas foram utilizadas na análise, além dessas, foram criadas variáveis categóricas representando os tipos de lagoas e períodos hidrológicos. Essas variáveis foram transformadas em logaritmo natural, exceto pH, temperatura e as variáveis categóricas.

As espécies discriminantes para os grupos definidos pela MRT foram identificadas usando o índice de IndVal, calculado com base na abundância relativa e na frequência de ocorrência de cada espécie (DUFRÊNE e LEGENDRE, 1997). Valor de IndVal próximo a 1 indica que a espécie é abundante somente em um grupo e valor próximo a zero, significa que a espécie ocorre em vários grupos. A significância do teste ($P < 0,05$) foi testada por permutações com 1000 aleatorizações.

A variação da biomassa e da produção secundária entre o tipo de lagoa (isolada ou conectada ao rio), período hidrológico (águas baixas ou altas) foi testada através de uma análise de variância de medidas repetidas. A significância utilizada nesta análise foi $P < 0,05$ e os dados foram transformados a priori em logaritmo natural para atingir a normalidade.

Todas as análises estatísticas foram realizadas com o programa R-cran versão 2.14.1 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2011). A MRT foi calculada com auxílio dos pacotes mvpart (DE'ATH, 2012) e MVPARTwrap (OUELLETTE e LEGENDRE, 2002), o IndVal, com o pacote labdsv (ROBERTS, 2010) e a Anova de medidas repetidas, com o pacote vegan (OKSANEN *et al.*, 2011).

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Variáveis ambientais

A análise de componentes principais explicou 69% da variação das condições ambientais através dos seus dois primeiros eixos. A variação temporal, explicada pelo eixo 1, foi descrita pelos maiores valores de temperatura, nível de água da lagoa e nitrato, e menores valores de fósforo total, clorofila-a e nitrogênio total. A variação espacial, explicada pelo eixo 2, esteve relacionado com maiores valores de condutividade elétrica, clorofila-a e fósforo total e

menores valores de transparência e oxigênio dissolvido na lagoa isolada, e condições ambientais inversas na lagoa conectada ao rio. A dispersão dos escores apontou que no período de águas altas as condições ambientais apresentaram uma variação mais similar. Ao passo que no período de águas baixas, as condições ambientais nas duas lagoas são mais variáveis (Fig. 3).

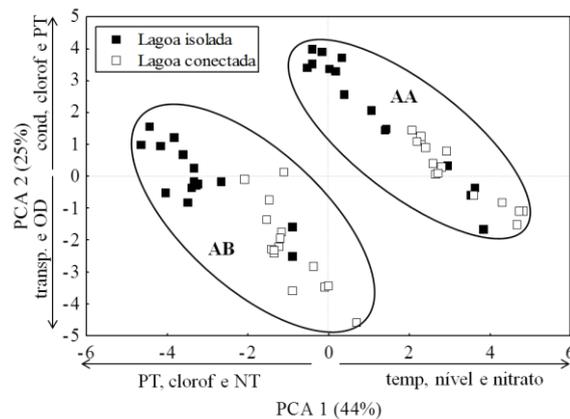


Figura 3. Variação espacial e temporal das condições ambientais sumarizadas pela análise de componentes principais (AA= águas altas; AB= águas baixas; clorof= clorofila-a; PT= fósforo total; OD= oxigênio dissolvido; cond= condutividade elétrica; transp= transparência; temp= temperatura).

3.3.2 Estrutura da comunidade

Foram registradas 91 espécies de rotíferos nas lagoas durante o período de estudo (Apêndice 1), com destaque para a lagoa isolada, onde ocorreram 82 espécies; ao passo que na lagoa conectada ao rio ocorreram 76 espécies. Em relação aos períodos hidrológicos, o maior número de espécies, também, foi registado na lagoa isolada em ambos os períodos (70 espécies no período de águas baixas e, 65, no período de águas altas). Na lagoa conectada ao rio foram registradas 69 espécies no período de águas baixas e 60 espécies no período de águas altas (Apêndice 1). A maior riqueza de espécies de rotíferos ocorreu no período de águas baixas, quando, também, foi constatada uma menor variação diária deste atributo, e se destacando, mais uma vez, a lagoa isolada (Fig. 4).

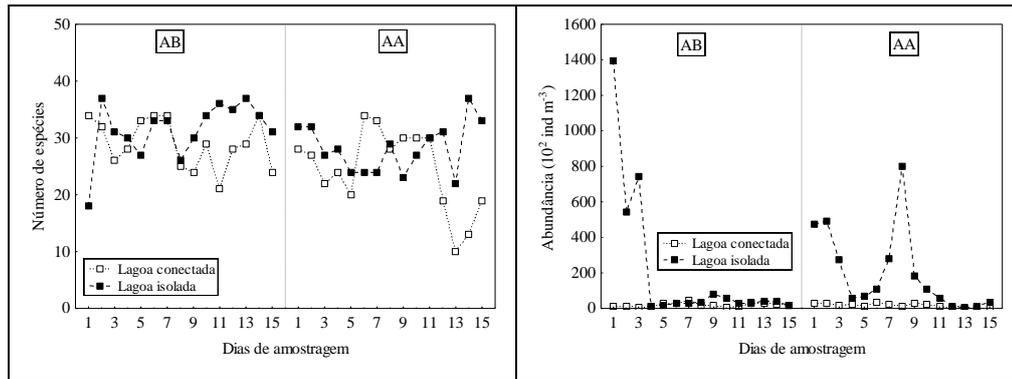


Figura 4. Variação diária da riqueza de espécies e abundância de rotíferos nas lagoas e períodos hidrológicos estudados (AB= período de águas baixas; AA= período de águas altas).

A abundância dos rotíferos também foi maior na lagoa isolada, principalmente, no período de águas baixas, variando entre 1.324 e 139.431 ind m⁻³, e entre 572 e 80.075 ind m⁻³, no período de águas altas (Fig. 4). As espécies mais abundantes nesta lagoa foram *Ascomorpha saltans*, *Keratella cochlearis* e *K. tropica* (período de águas baixas) e *Lecane curvicornis*, *Testudinella patina*, *Dicranophoroides caudatus* e *L. bulla* (período de águas altas). Na lagoa conectada ao rio, a abundância diária variou de 786 a 4.828 ind m⁻³ no período de águas baixas, com predomínio de *Polyarthra dolichoptera*, *A. ecaudis*, *Synchaeta pectinata* e *L. bulla*; e entre 65 e 3.644 ind m⁻³ no período de águas altas, sendo *S. pectinata*, *P. dolichoptera*, *T. patina* e *Platyias quadricornis* as espécies com maior abundância. Em geral, as espécies planctônicas foram mais abundantes no período de águas baixas e espécies não planctônicas no período de águas altas. A variação diária da abundância foi mais estável na lagoa conectada nos dois períodos hidrológicos (AB= coeficiente de variação de 109% na lagoa isolada e 55% na lagoa conectada; AA= 116% na lagoa isolada e 70% na lagoa conectada).

A árvore de regressão multivariada, formada a partir de um modelo mais parcimonioso (CVRE = 0,861), apresentou a formação de três grupos distintos (G1, G2 e G3), e explicou 31,6% (R₂ total) da variação da estrutura da comunidade de rotíferos (abundância de cada espécie), em função das variáveis ambientais. As variáveis explanatórias incluídas no modelo de caracterização da estrutura foram temperatura da água e o tipo de lagoa (isolada ou conectada ao rio). O primeiro nó da MRT foi associado com a temperatura da água (truncamento < 26,9°C) e explicou 17,3% da variância dos dados. Esse nó separou do lado esquerdo (G1) a estrutura da comunidade observada nos dias de amostragem quando ocorreram os maiores valores de temperatura (período de águas altas) e do lado direito (G2 e

G3), a comunidade registrada nos dias com menores valores de temperatura (principalmente, os dias no período de águas baixas). O segundo nó explicou 9,4% da variância dos dados e foi separado em função do tipo de lagoa, formando um grupo com a estrutura da comunidade observada lagoa conectada (G2), e outro com a comunidade na lagoa isolada (G3). Este último grupo foi formado somente pela estrutura da comunidade registrada nesta lagoa nos dias de amostragem quando ocorreram as menores temperaturas (período de águas baixas) (n= 15) (Fig. 5).

Os três grupos formados pela MRT apresentaram 34 espécies discriminantes da relação entre a estrutura da comunidade e as condições ambientais, de acordo com os resultados dos valores indicadores das espécies e a significância da análise ($P < 0,05$), assim distribuídas: G1 apresentou 11 espécies indicadoras, o G2, 9 espécies, e o G3, 14 espécies. As espécies com maiores valores de IndVal no G1 foram *Brachionus quadridentatus*, *Lecane curvicornis*, *Testudinella mucronata* e *Mytilina acanthophora*; no G2, *L. ludwigii*, *Platylabus leloupi*, *Synchaeta pectinata* e *M. ventralis*; e no G3, *Keratella tropica*, *K. lenzi*, *A. saltans* e *K. cochlearis*. A comunidade deste último grupo, além de apresentar o maior número de espécies indicadoras, foi estruturada em sua maioria por espécies não planctônicas (Tabela 1).

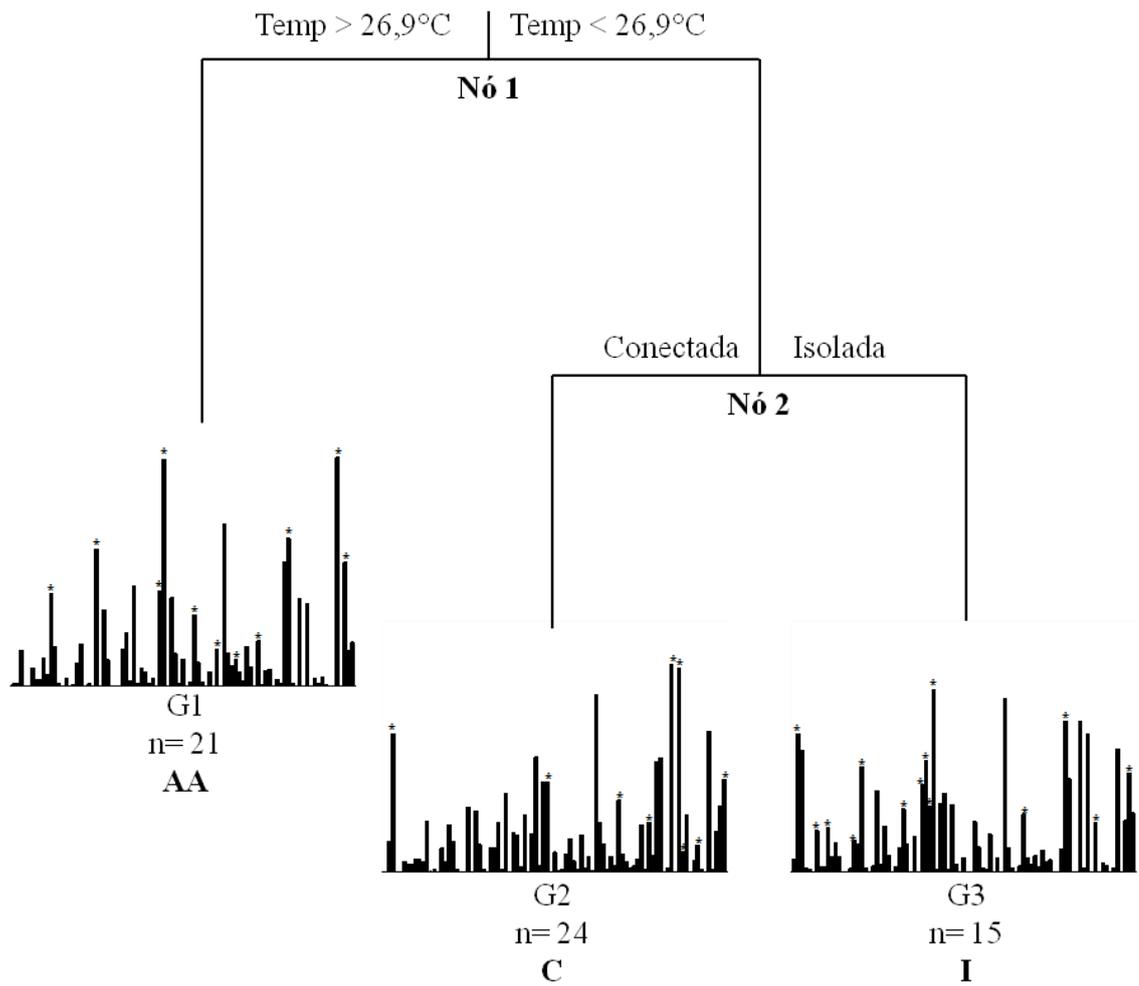


Figura 5. Árvore de regressão multivariada para a estrutura de comunidade de rotíferos explicada pelas variáveis ambientais (n= tamanho da amostra em cada grupo; *= espécies indicadoras em cada grupo; AA= águas altas; C= lagoa conectada; I= lagoa isolada).

Tabela 1. Resultados significativos ($P < 0,05$) da análise de IndVal de acordo com os grupos separados pela MRT. Quanto maior o valor de IndVal mais indicadora é a espécie para o grupo. Hábito: pk = planctônico, npk= não planctônico (Koste, 1978).

Espécies	Grupos	IndVal	P	Hábito
<i>Brachionus quadridentatus</i>	1	0,70	0,001	pk
<i>Dicranophoroides caudatus</i>	1	0,42	0,018	pk
<i>Lecane cornuta</i>	1	0,40	0,018	npk
<i>Lecane curvicornis</i>	1	0,54	0,001	npk
<i>Lecane papuana</i>	1	0,39	0,015	npk
<i>Lecane signifera</i>	1	0,32	0,028	npk
<i>Mytilina acanthophora</i>	1	0,43	0,001	npk
<i>Mytilina bisulcata</i>	1	0,35	0,003	npk
<i>Platyias quadricornis</i>	1	0,42	0,002	npk
<i>Testudinella mucronata</i>	1	0,52	0,001	npk
<i>Testudinella patina</i>	1	0,46	0,001	npk
<i>Ascomorpha ecaudis</i>	2	0,39	0,016	npk
<i>Lecane ludwigii</i>	2	0,66	0,001	npk
<i>Mytilina ventralis</i>	2	0,47	0,002	npk
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	2	0,45	0,002	pk
<i>Platyias leloupi</i>	2	0,55	0,001	pk
<i>Sinantherina</i> sp.	2	0,21	0,014	-
<i>Synchaeta pectinata</i>	2	0,48	0,001	pk
<i>Trichocerca elongata</i>	2	0,22	0,052	pk
<i>Trichotria tetractis</i>	2	0,43	0,001	npk
<i>Ascomorpha saltans</i>	3	0,64	0,001	pk
<i>Brachionus caudatus</i>	3	0,45	0,001	npk
<i>Brachionus mirus</i>	3	0,43	0,002	pk
<i>Cephalodella boettgeri</i>	3	0,24	0,010	npk
<i>Conochilus coenobasis</i>	3	0,55	0,001	npk
<i>Epiphanes clavulata</i>	3	0,37	0,011	npk
<i>Itura deridderae</i>	3	0,48	0,001	npk
<i>Keratella cochlearis</i>	3	0,59	0,001	pk
<i>Keratella lenzi</i>	3	0,65	0,001	pk
<i>Keratella tropica</i>	3	0,73	0,001	pk
<i>Monommata maculata</i>	3	0,49	0,001	npk
<i>Plationus patulus</i>	3	0,39	0,010	npk
<i>Trichocerca bicristata</i>	3	0,49	0,002	pk
<i>Trichocerca bidens</i>	3	0,32	0,048	pk

A biomassa diária de rotíferos foi maior em ambos os períodos na lagoa isolada e em especial no período de águas altas, onde variou entre 38 e 3.664 $\mu\text{g PS m}^{-3}$, em função das espécies *L. curvicornis*, *T. patina* e *D. caudatus*. No período de águas baixas nesta lagoa a

biomassa variou entre 3 e 143 $\mu\text{g PS m}^{-3}$, sendo *K. tropica* e *A. saltans* as espécies que mais contribuíram para esses valores. Na lagoa conectada ao rio, os maiores valores de biomassa também foram observados no período de águas altas, que variou de 24 a 2.402 $\mu\text{g PS m}^{-3}$ (*P. dolichoptera* e *A. ecaudis*), e de 16 a 96 $\mu\text{g PS m}^{-3}$ (*T. patina* e *S. pectinata*) no período de águas baixas. Em geral, a biomassa diária da comunidade nas duas lagoas variou mais no período de águas altas, enquanto que no período de águas baixas se manteve mais estável. Este atributo da comunidade variou significativamente apenas entre os períodos hidrológicos (Fig. 6). Na biomassa, assim como na abundância, destaca-se a importância das espécies não planctônicas no período de águas altas e espécies planctônicas, no período de águas baixas.

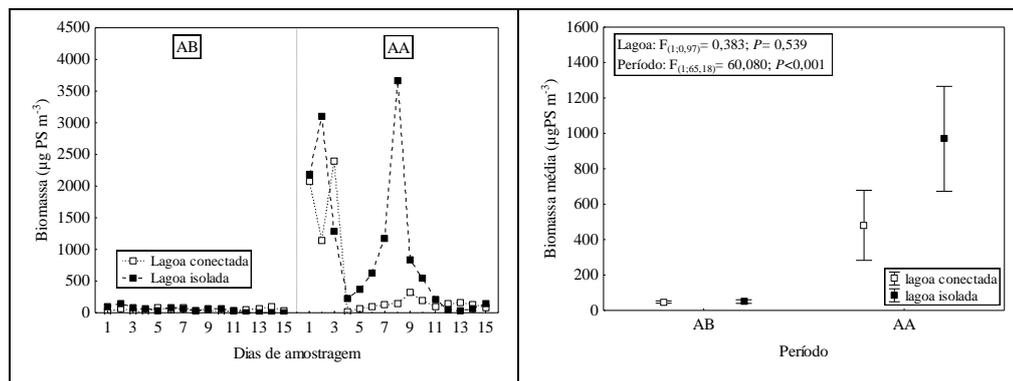


Figura 6. Variação diária e média da biomassa dos rotíferos nas lagoas e períodos hidrológicos amostrados (AB= período de águas baixas; AA= período de águas altas; barras= erro padrão).

3.3.3 Produção secundária

A produção secundária diária dos rotíferos foi significativamente maior na lagoa isolada ($P < 0,05$), principalmente, no período de águas baixas, quando, também, apresentou uma maior variação. Na lagoa isolada a produção variou de 0,48 a 90,10 $\mu\text{g PS m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$, no período de águas baixas e de 0 a 61,75 $\mu\text{g PS m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$, no período de águas altas. Por outro lado, na lagoa conectada ao rio foram constatados valores muito baixos de produção secundária, sendo, ainda similares entre os períodos e pouco variáveis dentro de cada período. A produção secundária diária variou na lagoa conectada variou entre 0,12 e 3,68 $\mu\text{g PS m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$ período de águas baixas, e entre 0 e 4,61 $\mu\text{g PS m}^{-3} \text{ dia}^{-1}$, no período de águas altas (Fig. 7). As espécies que mais contribuíram para a transferência de matéria orgânica e energia aos níveis tróficos superiores na lagoa isolada foram: *Keratella tropica*, *Platyonus patulus* e *K.*

cochlearis (período de águas baixas) e *P. patulus*, *Lecane curvicornis* e *Brachionus quadridentatus* (período de águas altas); enquanto que, na lagoa conectada foram: *Polyarthra dolichoptera* e *P. patulus* (comum nos dois períodos), *L. leontina* (águas baixas) e *L. curvicornis* (águas altas). Em geral, as espécies planctônicas apresentaram maior produção secundária.

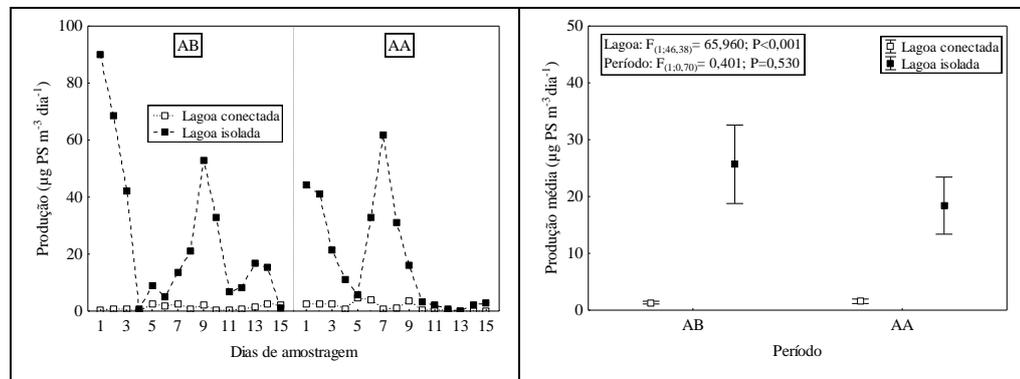


Figura 7. Variação diária e média da produção secundária de rotíferos nas lagoas e períodos hidrológicos amostrados (AB= período de águas baixas; AA= período de águas altas).

3.4 DISCUSSÃO

Os resultados das variáveis limnológicas apontaram nítidas diferenças nas condições ambientais entre os períodos hidrológicos e os tipos de lagoas. Maiores valores de temperatura e nível de água nas lagoas, como já esperado, caracterizaram o período de águas altas, que coincide com o verão, e uma maior similaridade das condições ambientais entre as lagoas, conforme observado na distribuição dos escores da análise de componentes principais (PCA), em função do aumento do nível hidrológico. Assim como ressaltado em outros estudos, a inundação funciona como um fator regional na estruturação dos ambientes (CARVALHO *et al.*, 2001; THOMAZ *et al.*, 2007; AGOSTINHO *et al.*, 2009).

O período de águas baixas, por sua vez, foi caracterizado por maiores valores de clorofila-a e nutrientes totais, indicadores de uma maior disponibilidade de alimento. Uma maior biomassa fitoplanctônica no período de águas baixas (inverno) está relacionada com as misturas diárias da coluna de água, devido à ação dos ventos nestes ambientes rasos, e consequente ressuspensão do sedimento, levando a fertilização do ambiente em função do aumento das concentrações de fósforo e nitrogênio totais na coluna de água. Essa dinâmica das condições ambientais neste período foi observada na planície em estudo e em outras

planícies da América do Sul (CARVALHO *et al.*, 2001; ROCHA e THOMAZ, 2004; ROBERTO *et al.*, 2009).

A lagoa isolada apresentou os maiores valores de clorofila-a e nutrientes totais, refletindo em uma maior biomassa fitoplanctônica. As populações fitoplanctônicas estão confinadas neste ambiente durante grande parte do ano, mantendo a biomassa a partir de processos autogênicos, como a ciclagem interna de nutrientes (TOCKNER *et al.*, 1999). Ressalta-se, ainda, que a biomassa fitoplanctônica nesta lagoa foi maior no período de águas baixas, devido ao alto tempo de retenção da água e a ação de outros fatores locais, conforme descrito anteriormente.

Por outro lado, a lagoa conectada apresentou maiores valores de transparência da água e oxigênio, devido à constante entrada de água do rio na lagoa. Estudo realizado em uma lagoa também conectada ao rio Paraná, mostraram altos valores de oxigênio dissolvido na lagoa após a entrada de água do rio, que apresenta maiores concentrações deste gás (ROCHA e THOMAZ, 2004). Essa explicação, também, é válida para os maiores valores de transparência da água registrados na lagoa, visto que a cascata de reservatórios a montante da área estudada funciona como uma armadilha de sedimento (AGOSTINHO *et al.*, 2005), contribuindo para o aumento da transparência da água do rio ao longo do tempo (ROBERTO *et al.*, 2009).

Os resultados da análise PCA destacaram, ainda, a maior variabilidade das condições ambientais no período de águas baixas, quando ocorre um maior isolamento entre os ambientes, e forças locais tornam os ambientes mais heterogêneos (THOMAZ *et al.*, 2007; AGOSTINHO *et al.*, 2009), como discutido anteriormente. Uma maior variabilidade das condições ambientais também foi verificada na lagoa isolada devido à ausência de conectividade, principalmente, durante o período de águas baixas. Outros estudos apontam que o maior tempo de retenção das águas e o aumento da intensidade dos processos autogênicos (liberação de nutrientes e imobilização biológica) na ciclagem e entrada de nutrientes contribuem para a maior heterogeneidade de ambientes desconectados (TOCKNER *et al.*, 1999; MALARD *et al.*, 2000), como as lagoas localizadas nas ilhas do canal principal do rio Paraná (AGOSTINHO *et al.*, 2000). A conectividade com o rio, também, foi destacada por influenciar a variação limnológica nas lagoas desta planície (SIMÕES, 2010), sendo que as lagoas isoladas apresentaram uma maior instabilidade ambiental.

Essa maior variabilidade ambiental refletiu diretamente na estrutura da comunidade de rotíferos, como observado pelos resultados da análise MRT. Assim, a comunidade de rotíferos

respondeu diferentemente aos dois períodos hidrológicos na lagoa isolada, e a lagoa conectada apresentou uma menor amplitude de variação dos atributos descritores da sua estrutura. Populações de microcrustáceos planctônicos apresentaram uma maior variância com o aumento da variabilidade das condições ambientais, em lagoas da planície estudada (SIMÕES, 2010).

Os rotíferos constituem o grupo mais importante dentro do zooplâncton em termos de composição de espécies na planície de inundação do alto rio Paraná (LANSAC-TÔHA *et al.*, 2009), assim como, em outras planícies em região neotropical (ROBERTSON e HARDY, 1984; VÁSQUEZ e REY, 1989; JOSÉ DE PAGGI e PAGGI, 2007). A riqueza de espécies observada pode ser considerada alta, sendo esse valor relacionado com a elevada quantidade de nichos disponíveis. Estudos mostram que ambientes com uma ampla variedade de recursos, decorrentes de uma elevada variedade de habitats, podem sustentar uma alta riqueza de espécies, como é o caso dos ambientes de planícies de inundação (WARD e STANFORD, 1995; WARD *et al.*, 1999).

A composição de espécies na comunidade foi o único parâmetro da diversidade que variou entre as lagoas e períodos hidrológicos estudados. Eventos ecológicos que modificam as condições ambientais, como a flutuação entre períodos de águas altas e baixas, ou que alterem o balanço competitivo entre as espécies, podem contribuir para a eliminação de algumas espécies e o estabelecimento de outras ao longo do tempo e do espaço (MAIA BARBOSA, 2000). Respostas das espécies às flutuações das condições ambientais têm sido uma das principais discussões para explicar a diversidade de espécies nos ambientes (SIMÕES, 2010), e em especial em sistemas mais dinâmicos (ANDRUSHCHSHYN *et al.*, 2003). Assim, a manutenção da diversidade nas lagoas e períodos foi devido a dinâmica compensatória entre as populações como resposta a variabilidade temporal, medida pelas alterações hidrológicas no sistema, e a diferenciação de nichos entre as espécies (KLUG *et al.*, 2000), refletindo na alteração da composição observada.

A maior abundância dos rotíferos na lagoa isolada esteve relacionada com os maiores valores de clorofila-a e nutrientes totais, indicativos de maior disponibilidade de alimento neste ambiente. Os rotíferos são favorecidos em situações de aumento da biomassa fitoplanctônica, pois consomem rapidamente os recursos disponíveis e investem em reprodução, aumentando suas populações. Outra fonte de recurso alimentar que pode ter contribuído para o aumento do número de indivíduos foi a comunidade perifítica associada

aos bancos de macrófitas submersas registrados nesta lagoa, em especial no período de águas baixas. Os rotíferos são conhecidos na literatura por assimilar uma ampla variedade de recursos alimentares (ALLAN, 1976).

Entretanto, quando em elevada abundância, a competição pelo recurso alimentar se torna um fator estressante para esses organismos, e estes tenderiam a diminuir a produção de ovos. Assim, a redução da taxa de natalidade, o aumento da taxa de mortalidade, devido à escassez de recurso (alimento), e/ou da taxa de emigração faz com que a abundância dos rotíferos seja reduzida. Algumas hipóteses explicam essas flutuações populacionais, como a da quantidade de alimento disponível, discutida anteriormente, e o controle genético, que prediz que em reduzidos tamanhos populacionais, as espécies competem menos e investem mais na reprodução (PIANKA, 1982). Estas flutuações populacionais estocásticas refletiram na maior variação diária do número de indivíduos na lagoa isolada. Uma associação positiva e significativa foi encontrada, ainda, entre a abundância dos rotíferos e a concentração de clorofila-a ($r=0,60$; $P=0,066$) nesta lagoa.

As variáveis ambientais determinantes da estrutura da comunidade dos rotíferos foram temperatura e tipo de lagoa, mostrando que as comunidades estão estruturadas de acordo com o verão (grupo G1, maiores temperaturas) e o inverno (grupos G2 e G3, menores temperaturas), e o tipo de conectividade de cada ambiente (grupo G2 = lagoa conectada e grupo G3 = lagoa isolada). Quando em maiores temperaturas (G1) esta comunidade apresentou menor riqueza de espécies e menor abundância, com predomínio de espécies de maior tamanho corporal, dentre elas as não planctônicas *Lecane curvicornis* (120 μm) (um dos maiores lecanídeos registrado próximo a banco de macrófitas em uma lagoa da planície estudada) e *Testudinella mucronata* (500 μm) (KOSTE, 1978; BONECKER *et al.*, 1998), que foram indicadores (análise de IndVal) para o grupo. O tamanho das espécies influenciou nos maiores valores de biomassa, significativos neste período, tendo visto que a abundância foi menor. O aumento do nível de água na lagoa, mediado pela inundação, determina uma expansão horizontal nestes ambientes (SIMÕES *et al.*, 2012), com conseqüente aumento da troca de espécies entre as regiões litorânea e pelágica, embora não tenha sido observado o aumento da riqueza de espécies neste período. Este fato se deve que, juntamente com a intensa troca de fauna entre os compartimentos das lagoas, ocorre a diluição das populações e a intensificação do escoamento de fauna para fora dos ambientes devido ao maior tempo de renovação de água. Estudos mostram que, durante a inundação, muitas espécies associadas às

macrófitas aquáticas são transportadas da região litorânea para a região pelágica e depois para os rios conectados, o que caracteriza esses ambientes como coletor de fauna (GREEN, 1963; 1975). Esses fatores hidrodinâmicos também explicam a baixa abundância observada.

A separação da estrutura de comunidade dos rotíferos entre as lagoas conectada (grupo G2) e isolada (grupo G3) ocorreu devido a menor ou maior variação diária dos atributos descritores da comunidade. Na lagoa conectada (G2) foi observada uma menor variação, exceto riqueza de espécies. Isto se deve ao fato que nessa lagoa ocorre uma constante troca de fauna com o rio, refletindo em uma maior variação diária deste atributo. Além disso, foi observada, também, uma menor variação diária das condições ambientais, certamente devido a constante influência do rio. A conectividade entre os ambientes da planície é um dos principais fatores na estruturação das comunidades, pois permite um maior intercâmbio faunístico entre estes ambientes, e é de importância relevante para a manutenção da biodiversidade nesse tipo de sistema (TOCKNER et al., 1999; WARD *et al.*, 1999; BINI *et al.*, 2003; ALVES *et al.*, 2005; JOSÉ DE PAGGI e PAGGI, 2008).

Na lagoa isolada (grupo G3), por outro lado, todos os atributos da comunidade apresentaram uma maior variação diária, como resposta a instabilidade ambiental deste tipo de lagoa (SIMÕES, 2010), mediada pela maior variabilidade das condições ambientais observada, principalmente, no período de águas baixas, como discutido anteriormente. Essa variabilidade ambiental, também, parece ter contribuído para a maior abundância e maior quantidade de espécies indicadoras (análise do IndVal) neste grupo, incluindo espécies planctônicas e não planctônicas. No entanto, neste período hidrológico, era esperada uma maior distinção entre as regiões litorânea e pelágica, além da reduzida contribuição de espécies associadas à vegetação marginal na estrutura da comunidade. Porém, o papel descritor destas últimas espécies na formação do grupo está relacionado com a presença de macrófitas aquáticas submersas na região pelágica, como mencionado anteriormente. A contribuição de espécies não planctônicas para a riqueza de espécies em amostras planctônicas é um fato extensamente discutido em planície de inundação; no entanto, esta contribuição é observada principalmente no período de águas altas (LANSAC-TÔHA *et al.*, 2009; PAULETO *et al.*, 2009).

Essa vegetação é considerada como um importante componente dos ambientes de água doce, pois propicia o aumento da estruturação destes ambientes, fornecendo uma ampla superfície de colonização e alimentação, além de vários interstícios para evitar a predação

(STANSFIELD *et al.*, 1997; SCHEFFER, 1999), e, por conseguinte, contribuem para a manutenção da biodiversidade (AGOSTINHO *et al.*, 2007). Estudos que relacionam a riqueza de espécies zooplancônicas e a presença de macrófitas aquáticas apontam uma maior riqueza de espécies na região litorânea vegetada, do que no trecho não vegetado, e esse fato está relacionado com a maior heterogeneidade ambiental propiciada por essa vegetação (MAIA-BARBOSA *et al.*, 2008) e o amplo espectro de nichos ecológicos que podem ser encontrados em regiões colonizadas por macrófitas (LIMA *et al.*, 2003). Além disso, as macrófitas aquáticas servem como substrato para alimentar os rotíferos com algas perifíticas e/ou associadas.

As estruturas das comunidades descritas nos grupos G1 (período de águas altas), G2 (lagoa conectada) e G3 (lagoa isolada) influenciaram na contribuição ecossistêmica dos rotíferos nas lagoas, avaliada pela produção secundária destes organismos. A menor produção secundária dos rotíferos no período de águas altas é atribuída ao maior tempo de renovação da água e, por conseguinte, uma menor biomassa fitoplancônica, como mostrado pelos valores de clorofila-a, e aliado as menores concentrações de nutrientes totais. A influência da disponibilidade de alimento sobre as condições fisiológicas, relacionadas à reprodução, foi discutida anteriormente. Neste período, ainda, a produção secundária foi mantida, principalmente, em função das espécies *Lecane curvicornis*, *Plationus patulus* e *Polyarthra dolichoptera*, sendo as duas primeiras espécies não planctônicas. Assim, destaca-se a contribuição destas espécies não só para a estrutura da comunidade, mas, também para manutenção dos processos ecossistêmicos.

A baixa produção secundária de rotíferos na lagoa conectada é relacionada à reduzida abundância desses organismos, provavelmente, devido a forte pressão de competição com os microcrustáceos. Estudos apontam a relevante superioridade competitiva dos cladóceros sobre os rotíferos (GILBERT, 1988; DEMOTT, 1989), e essa interação pode ter sido potencializada, na lagoa conectada, em função da reduzida disponibilidade de alimento. Nesta lagoa, foi observado, ainda, que os microcrustáceos apresentaram maiores valores de produção secundária (ver capítulo I). Outro fator que explica a menor produção de rotíferos na lagoa conectada é a presença de peixes piscívoros (*Cichla* e *Hoplias*) nesta lagoa, que estariam predando indivíduos de peixes de pequeno porte (JÚLIO JR., comunicação pessoal), e, por conseguinte, resultando no sucesso do estabelecimento de populações de microcrustáceos. Estudos realizados em lagoas da planície estudada mostraram que os microcrustáceos são

itens importantes na dieta da ictiofauna forrageira (LOUREIRO CRIPPA *et al.*, 2009; SANTANA-PORTO e ANDRIAN, 2009; CANTANHÊDE, 2010).

Por outro lado, a maior produção secundária estimada na lagoa isolada foi devida a maior disponibilidade de alimento, que, por sua vez, pode ter sido influenciada por uma maior variação das condições ambientais, além da comunidade perifítica associada aos bancos de macrófitas submersas, conforme discutido anteriormente. Estudos mostram que a produtividade é maior em função da variabilidade espacial em ambientes de planície de inundação (SHIEL *et al.*, 1998; ARMITAGE *et al.*, 2003; SCHÖLL *et al.*, 2012). *Keratella tropica*, *Plationus patulus* e *K. cochlearis* foram as espécies que mais contribuíram para a produção dos rotíferos nesta lagoa, e são caracterizadas por carregar os ovos junto ao corpo (KOSTE, 1978), o que facilita sua visualização e a determinação da sua produção. Assim, os fatores locais bióticos (predação) e abióticos (condições ambientais) nesta lagoa foram importantes para estruturar a comunidade de rotíferos, bem como para a contribuição desses organismos no fluxo de energia e na biomassa disponível para os demais níveis tróficos.

A hipótese deste estudo foi suportada, pois a estrutura da comunidade de rotíferos (riqueza de espécies, abundância e biomassa) foi distinta entre os períodos hidrológicos e tipos de lagoas, bem como a sua contribuição em termos de fluxo de matéria orgânica e energia para o ecossistema (produção secundária). Os resultados mostraram, ainda, que as condições ambientais verificadas no período de águas baixas (maior variação diária) foram importantes na estruturação e na contribuição ecossistêmica das comunidades nas lagoas. Isso demonstra que não somente a inundação é a força motriz para a estruturação e dinâmica dos rotíferos em ambientes de planície de inundação.

Além disso, o isolamento da calha principal do rio contribuiu para a heterogeneidade do habitat (maior variação das condições ambientais) e para a maior disponibilidade de alimento, e, por conseguinte, para a estruturação da comunidade e sua contribuição ecossistêmica. Isso ressalta que a conectividade espacial entre ambientes na planície, e não apenas conectividade temporal, mediada pelo pulso de inundação, é um fator importante na descrição da comunidade e para o seu papel funcional no ambiente. Assim, as lagoas isoladas em planície de inundação representam importantes áreas de estudo de biodiversidade de rotíferos, seja através de propriedades simples de suas comunidades, como os atributos, ou de propriedades mais complexas, como sua contribuição para a dinâmica trófica.

REFERÊNCIAS

- ABRA, J., 2012: Atributos populacionais e produtividade secundária de rotíferos em ambientes lacustres naturais e artificiais. Tese (Doutorado). Universidade Estadual Paulista, 276pp.
- AGOSTINHO, A. A., S. M. THOMAZ e K. NAKATANI, 2000: A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. Eduem, Maringá.
- AGOSTINHO, A. A., S. M. THOMAZ e L. C. GOMES, 2005: Conservation of the Biodiversity of Brazil's Inland Waters. - *Conser. Biol.* **19**: 646-652.
- AGOSTINHO, A. A., S. M. THOMAZ, L. C. GOMES e S. L. S. M. A. BALTAR, 2007: Influence of the macrophyte *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the Upper Paraná River floodplain (Brazil). - *Aquat. Ecol.* **41**: 611-619.
- AGOSTINHO A. A., C. C. BONECKER e L. C. GOMES, 2009: Effects of water quantity on connectivity: the case of the upper Paraná River floodplain. - *Ecohydrol. Hydrobiol.* **9**: 99-113.
- ALLAN, J. D., 1976: Life history patterns in zooplankton. - *Amer. Natur.* **110**: 165-180.
- ALVES, G. M, L. F. M. VELHO, F. A. LANSAC-TÔHA, B. ROBERTSON e C. C. BONECKER, 2005: Effect of the connectivity on the diversity and abundance of cladoceran assemblages in lagoons of the upper Paraná river floodplain. - *Acta Limnol. Bras.* **17**: 317-327
- AMOROS, C. e A. L. ROUX, 1988: Interactions between water bodies within the floodplains of large rivers: function and development of connectivity. In: Schreiber, K. F. (ed.) *Connect. Landsc. Ecol. Münstersche Geographische Arbeiten*, Münster, Germany.
- ANDRUSHCHSHYN, O., K. MAGNUSSON e WILLIAMS, D. D., 2003: Ciliate populations in temporary freshwater ponds: seasonal dynamics and influential factors. - *Freshw. Biol.* **48**: 548-564.
- ARMITAGE, P. D., K. SZOSZKIEWICZ, J. H. BLACKBURN e I. NESBITT, 2003: Ditch communities, a major contributor to floodplain biodiversity. - *Aquat. Cons.* **13**, 165-185.
- BENGTSSON, J., S. BAILLIE e J. LAWTON, 1997: Community variability increases with time. - *Oikos* **78**: 249-256.
- BENKE, A. C., 1993: Concepts and patterns of invertebrate production in running waters. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **25**: 15-38.
- BINI, L. M., L. F. M. VELHO e F. A. LANSAC-TÔHA, 2003: The effect of connectivity on the relationship between local and regional species richness of testate amoebae (protozoa, rhizopoda) in floodplain lagoons of the Upper Parana River, Brazil. - *Acta Oecol.* **24**: 145-S151.
- BONECKER, C. C., F. A. LANSAC-TÔHA e D. C. ROSSA, 1998: Planktonic and Non-Planktonic Rotifers in Two Environments of the Upper Paraná River Floodplain, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Braz. - Arch. Biol. Technol.* **41**: 447-456
- BONECKER, C. C., A. S. M. AOYAGUI e R. M. SANTOS, 2009: The impact of impoundment on the rotifer communities in two tropical foodplain environments: interannual pulse variations. - *Braz. J. Biol.* **69**: 529-537.

- BONECKER, C. C., F. AZEVEDO e N. R. SIMÕES, 2011: Zooplankton body-size structure and biomass in tropical floodplain lakes: relationship with planktivorous fishes. - *Acta Limnol. Bras.* **23**: 217-228
- BOTTRELL, H. H., A. DUNCAN, Z. GLIWICZ, E. GRYIEK, A. HERZIG, A. HILLBRICHT-ILKOWSKA, H. KURASAWA, P. LARSSON e T. WEGLENSKA, 1976: Review of some problems in zooplankton production studies. - *Nor. J. Zool.* **24**: 419-456.
- BOZELLI, R. L., 2000: Zooplâncton. In BOZELLI, R. L., F. A. ESTEVES e F. ROLAND (eds.). Lago Batata: impacto e recuperação de um ecossistema amazônico. IB-UFRJ, SBL, Rio de Janeiro.
- CANTANHÊDE, G., 2010: Peixes de pequeno porte associados à macrófitas aquáticas em uma planície de inundação neotropical. Thesis, Universidade Estadual de Maringá, 67pp.
- CARVALHO, P., L. M. BINI, S. M. THOMAZ, L. G. OLIVEIRA, B. ROBERTSON, W. L. G. TAVECHIO e A. J. DARWISCH, 2001: Comparative limnology of South-American lakes and lagoons. - *Acta Sci. Biol. Sci.* **23**: 265-273.
- CASANOVA, S. M. C., E. A. PANARELLI e R. HENRY, 2009: Rotifer abundance, biomass, and secondary production after the recovery of hydrologic connectivity between a river and two marginal lakes (São Paulo, Brazil). - *Limnologica* **39**: 292–301.
- DE'ATH, G. e K. F. FABRICIUS, 2000: Classification and regression trees: a powerful yet simple. - *Ecology* **81**: 3178–3192
- DE'ATH, G., 2002: Multivariate regression trees: a new technique for modeling species – environment relationships. - *Ecology* **83**: 1105-1117
- DEMOTT, W. R., 1989: The role of competition in zooplankton succession. In SOMMER, U. (ed), *Plankton Ecology*, Springer-Verlag, Berlin.
- DE SMET, W. H., 1997: Rotifera: Dicranophoridae (Monogononta) (Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world: vol. 5). SPB Academics, The Hague.
- DOWNING, J. e F. RIGLER, 1984: A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. (IBP Handbook, 17). Blackwell, Oxford.
- DUFRENE, M. e P. LEGENDRE, 1997: Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. - *Ecol. Monogr.* **67**: 345-366.
- EDMONDSON, W. T. e G. C. WINBERG, 1971: A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters. Blackwell, Oxford.
- GILBERT, J. J., 1988: Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: a review of the evidence, the mechanisms and the effects on zooplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 1286-1303.
- GINÉ, M. F., F. BERGAMIN, E. A. G. ZAGATTO e B. F. REIS, 1980: Simultaneous determination of nitrate and nitrite by flow injection analysis. - *Anal. Chim. Acta.* **114**: 191-197.
- GOLTERMAN, H. L., R. S. CLYMO e M. A. M. OHNSTAD, 1978: Methods for physical and chemical analysis of freshwaters. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- GREEN J., 1963. Zooplankton of the river Sokoto, The Rhizopoda Testacea. - *Proc. Zool. Soc. Lond.* **141**: 497–514.

- GREEN, J., 1975. Freshwater ecology in the Mato Grosso, Central Brazil, IV: Associations of testate Rhizopoda. - *J. Nat. Hist.* **9**: 545–560.
- JOSÉ DE PAGGI, S. e J. C. PAGGI, 2007: Zooplankton. In IRIONDO, MH., J. C. PAGGI e M. J. PARMA (eds.). *The Middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland*. New York: Springer. p. 229-250.
- JOSÉ DE PAGGI, S. J. e J. C. PAGGI, 2008: Hydrological connectivity as a shaping force in the zooplankton community of two lakes in the Paraná River floodplain. - *Internat. Rev. Hydrobiol.* **93**: 659-678.
- KLUG, J., J. FISCHER, A. IVES e B. DENNIS, 2000: Compensatory dynamics in planktonic community responses to pH perturbations. - *Ecology* **81**:387–398.
- KOROLEFF, K. J. H., 1976: Determination of ammonia. In: GRASSHOFF, E., E. KREMLING (eds). *Methods of seawater analysis*. Verlag Chemie Wheinhein, New York.
- KOSTE, W., 1978: *Rotatoria die Radertiere Mitteleuropas begrundet von Max Voight Monogononta*. Gebruder Borntraeger, Berlin.
- LANSAC-TÔHA F. A, C. C. BONECKER, L. F. M. VELHO, N. R. SIMÕES, J. D. DIAS, G. M. ALVES e E. M. TAKAHASHI, 2009: Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: interannual variation from long-term studies. - *Braz. J. Biol.* **69**: 539-549
- LEGENDRE P. e E. D. GALLAGHER, 2001: Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. – *Oecologia* **129**: 271–280.
- LEMKE, A. M. e A. C. BENKE, 2009: Spatial and temporal patterns of microcrustacean assemblage structure and secondary production in a wetland ecosystem. - *Freshw. Biol.* **54**: 1406–1426.
- LIMA, A. F., F. A. LANSAC-TÔHA, L. F. M. VELHO, L. M. BINI e A. M. TAKEDA, 2003: Composition and abundance of Cladocera (Crustacea) assemblages associated to *Eichhornia azurea* (Swartz) Kunth in the Upper Paraná River floodplain. - *Acta Sci. Biol. Sci.* **25**: 41-48.
- LOUREIRO-CRIPPA, V. E., N. S. HAHN e R. FUGI, 2009: Food resource used by small-sized fish in macrophyte patches ponds of the upper Paraná river floodplain. - *Acta Sci. Biol. Sci.* **31**: 119-125.
- MACKERETH, F. J. H., J. HERON e J. F. TALLING, 1978: Water analysis: some revised methods for limnologists. - *Freshw. Biol. Assoc. Sci.* **36**: 117.
- MAIA-BARBOSA, P. M., 2000: *Ecologia de cinco espécies de cladóceros de um lago amazônico impactado por rejeito de bauxita (Lago Batata, Pará – Brasil)*. Tese (Doutorado). Universidade Federal do Rio de Janeiro, 218pp.
- MAIA-BARBOSA, P. M., R. S. PEIXOTO e A. S. GUIMARÃES, 2008: Zooplankton in Littoral Waters of a Tropical Lake: A Revisited Biodiversity. - *Braz. J. Biol.* **68**: 1069-1078.
- MALARD, F., K. TOCKNER e J. V. WARD, 2000: Physico-chemical heterogeneity in a glacial riverscape. - *Landscape Ecology* **15**: 679-695.
- MORMUL, R. P., S. M. THOMAZ, A. A. AGOSTINHO, C. C. BONECKER e N. MAZZEO, 2012: Migratory benthic fishes may induce regime shifts in a tropical floodplain pond. - *Freshw. Biol. - Assoc. Sci.* **57**: 1-11.

- NEIFF, J. J., 1990: Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. - *Interciencia* **15**: 424-441.
- NEIFF, J., 1995: Large rivers of South America: toward the new approach. *Verein. Theor. Ang. Limnol.* **26**:167-180.
- NEIFF, J. J., 1997: El regimen de pulsos en rios y grandes humedales de Sudamerica. In: MALVÁREZ A. I. (ed). *Topicos sobre humedales subtropicales y templados de sudamerica*. Universidade Universidade Buenos Aires, Buenos Aires
- NOGRADY, T. e R. POURRIOT, 1995: Rotifera: The Notommatidae. (Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world: vol. 3). SPB Academics, The Hague.
- NOGRADY, T. e H. SEGERS, 2002: Rotifera: Asplanchnidae, Gastropodidae, Lindiidae, Microcodidae, Synchaetidae, Trochosphaeridae and Filinia. (Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world: vol. 6). SPB Academics, The Hague.
- OKSANEN, J., F. G. BLANCHET, R. KINDT, P. LEGENDRE e R. B. O'HARA, 2011: vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-2. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- OUELLETTE, M. H. e P. LEGENDRE, 2002: MVPARTwrap: Wrap for mvpart function giving a more descriptive tree, an ordination triplot representing this tree, the discriminant species of each node (table 1 of De'ath (2002)), the partial multivariate regression tree. R package version 0.1-0 (2009)
- PACE, M. L. e J. D. ORCUTT, 1981: The relative importance of protozoans, rotifers and crustaceans in a freshwater zooplankton community. - *Limnol. Oceanogr.* **26**: 822-830.
- PAULETO, G. M., L. F. M. VELHO, P. R. B. BUOSI, A. F. S. BRÃO, F. A. LANSAC-TÔHA e C. C. BONECKER, 2009: Spatial and temporal patterns of ciliate species composition (Protozoa: Ciliophora) in the plankton of the Upper Paraná River floodplain. - *Braz. J. Biol.* **69**: 517-527.
- PELÁEZ-RODRÍGUEZ, M. e T. MATSUMURA-TUNDISI, 2002: Rotifer production in a shallow artificial lake (Lobo-Broa Reservoir, SP, Brazil). - *Braz. J. Biol.* **62**: 509-516.
- PIANKA, E. R., 1982: *Ecologia evolutiva*. Ediciones Omega, Barcelona.
- PRINGLE, C., 2001: Hydrologic connectivity and the management of biological reserves: A global perspective. - *Ecol. Appl.* **11**:981-998.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM., 2011: R: Language and environment for statistical computing. R foundation for Statistical Computing. Accessed through: The R Project for Statistical Computing at <http://www.r-project.org>
- ROBERTO, M., N. SANTANA e S. M. THOMAZ, 2009: Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. - *Braz. J. Biol.* **69**: 717-725.
- ROBERTS, D. W., 2010: labdsv: Ordination and multivariate analysis for ecology. R package version 1.4-1

- ROBERTSON, B. A. e E. R. HARDY, 1984: Zooplankton of Amazonian lakes and Rivers. In SIOLI, H. (Ed.). *The Amazon: limnology and landscape ecology of a might tropical river and its basin*. Junk Publishers, Dordrecht, p. 337-352.
- ROCHA, R. R. A. e S. M. THOMAZ, 2004: Variação temporal de fatores limnológicos em ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná (PR/MS – Brasil). - *Acta Sci. Biol. Sci.* 26: 261-271.
- ROSSA, D. C. e C. C. BONECKER, 2003: Abundance of planktonic and non-planktonic rotifers in floodplain lakes of the Upper Paraná River floodplain. - *Amazoniana* **XVII**: 567-581.
- RUTTNER-KOLISKO, A., 1977: Suggestion for biomass calculations of plankton rotifers. - *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol.* **8**: 71-76.
- STANSFIELD, J. H., M. R. PERROW, L. D. TENCH, A. J. D. JOWITT e A. A. L. TAYLOR, 1997: Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish predation: observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure. - *Hydrobiologia* **342/343**: 229-240.
- SANTANA-PORTO, E. A. e I. F. ANDRIAN, 2009: Trophic organization the ichthyofauna of two semi-lentic environments in a flood plain on the upper Paraná River, Brazil. *Acta Limnol. Bras.* **21**: 359-366.
- SHIEL, R., J. D. GREEN e D. L. NIELSEN, 1998: Floodplain biodiversity: why are there so many species? – *Hydrobiologia* **387/388**: 39–46.
- SCHIEFFER, M. 1999: The Effect of Aquatic Vegetation on Turbidity; How Important Are the Filter Feeders? - *Hydrobiologia* **409**: 307-16.
- SCHÖLL, K., A. KISS, M. DINKA e Á. BERCZIK, 2012: Flood-Pulse Effects on Zooplankton Assemblages in a River-Floodplain System (Gemenc Floodplain of the Danube, Hungary) – *Internat. Rev. Hydrobiol.* **97**, 41–54.
- SEGERS, H., 1995: Rotifera. The Lecanidae (Monogononta) (Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world; v. 2). SPB Academics, The Hague
- SIMÕES, N. R. S., 2010: Variabilidade da comunidade zooplanctônica: testando a relação diversidade estabilidade e identificando os efeitos de distúrbios hidrológicos (secas) sobre a estabilidade da comunidade. Tese de doutorado, 65pp.
- SIMÕES, N. R., F. A. LANSAC-TÔHA, L. F. M. VELHO e C. C. BONECKER, 2012: Intra and inter-annual structure of zooplankton communities in floodplain lakes: a long-term ecological research study. - *Rev. Biol. Trop.* **60**: 1819-1836.
- TEIXEIRA, C., J. G. TUNDISI e M. B. KUTNER, 1965: Plankton studies in a mangrove IV: size fraction of phytoplankton. - *Bol. Inst.Oceanogr.* **26**: 39-42.
- TOCKNER, K., D. PENNETZDORFER, N. REINER, F. SCHIEMER e J. V. WARD, 1999: Hydrological connectivity, and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river-floodplain system (Danube, Austria). - *Fresh. Biol.* **41**: 521-535.
- THOMAZ, S. M., L. M. BINI e R. L. BOZELLI, 2007: Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* **579**: 1-13.
- VASQUEZ, E. e J. REY, 1989: A longitudinal study of zooplankton along the lower Orinoco river and its Delta (Venezuela). - *Ann. Limnol.* **28**: 3-18.

- WARD, J. V. e J. A. STANFORD, 1995: Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. - *Reg. Rivers Res. Manage.* **11**: 105-119.
- WARD, J. V., K. TOCKNER e F. SCHIEMER, 1999: Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. - *Reg. Rivers Res. Manage.* **15**: 125-39.
- WATERS, T. F., 1977: Secondary production in inland waters. - *Adv. Ecol. Res.*, **10**: 11-164.
- WINBERG, G. G., 1971: *Methods for the estimation of production of aquatic animals.* Academic Press, New York.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A presente tese contribui para o conhecimento da ecologia da comunidade zooplancônica visto que apresenta uma medida do papel funcional (produção secundária) que os diferentes grupos dessa comunidade desempenham em ambientes de uma planície de inundação neotropical. Além disso, apresenta informações importantes sobre a participação dos rotíferos na dinâmica de lagoas em planície de inundação, considerando sua estrutura e produção secundária.

Na primeira abordagem mostramos que os grupos zooplancônicos desempenham importante papel no fluxo de energia e biomassa na planície de inundação do alto rio Paraná, sendo este, dependente da dinâmica trófica além da variabilidade temporal e espacial desse complexo ecossistema. Os copépodes foram o grupo com maior contribuição para a produção secundária do zooplâncton, entretanto, os rotíferos facilitam uma maior taxa de reciclagem de nutrientes nos período de águas baixas, devido ao seu maior “turnover” e tempo de renovação populacional.

Na segunda abordagem os resultados mostraram que as condições ambientais verificadas no período de águas baixas (ausência de homogeneização) foram importantes na estruturação e na contribuição ecossistêmica das comunidades nas lagoas. Assim, demonstra-se que não somente a inundação é a força motriz para a estruturação e dinâmica dos rotíferos em ambientes de planície de inundação, mas também a sua ausência. O isolamento da calha principal do rio contribuiu para a heterogeneidade do habitat (maior variação das condições ambientais) e para a maior disponibilidade de alimento, e, por conseguinte, para a estruturação da comunidade e da produção secundária. Assim, as lagoas isoladas em planície de inundação representam importantes áreas de estudo de biodiversidade de rotíferos, seja através de propriedades simples de suas comunidades, como os atributos, ou de propriedades mais complexas, como sua contribuição para a dinâmica trófica.

APÊNDICE 1 - Presença (+) e ausência (-) das espécies de rotíferos nos períodos de águas baixas e altas nas duas lagoas estudadas na planície de inundação do alto rio Paraná.

	ÁGUAS BAIXAS		ÁGUAS ALTAS	
	L. isolada	L. conectada	L. isolada	L. conectada
ASPLANCHNIDAE				
<i>Asplanchna sieboldii</i> (Leydig, 1854)	+	-	-	-
BRACHIONIDAE				
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	+	-	+	-
<i>B. budapestinensis</i> Daday, 1885	+	-	-	-
<i>B. calyciflorus</i> Pallas, 1766	-	+	+	+
<i>B. caudatus</i> Barrois & Daday, 1894	+	+	-	+
<i>B. dolabratus</i> Harring, 1914	+	-	-	+
<i>B. falcatus</i> Zacharias, 1898	+	+	+	+
<i>B. mirus</i> Daday, 1905	+	+	+	+
<i>B. quadridentatus</i> Hermann, 1783	+	+	+	+
<i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)	+	-	-	-
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	+	+	+	+
<i>K. lenzi</i> Hauer, 1953	+	+	+	+
<i>K. tropica</i> (Apstein, 1907)	+	+	+	+
<i>Plationus patulus</i> (Müller, 1786)	+	+	+	+
<i>Platyias leloupi</i> Gillard, 1967	-	+	+	+
<i>P. quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	+	+	+	+
COLLOTHECIDAE				
<i>Collotheca</i> sp.	+	+	+	+
CONOCHILLIDAE				
<i>Conochilus coenobasis</i> (Skorikov, 1914)	+	+	+	+
<i>C. dossuarius</i> Hudson, 1885	-	+	-	-
<i>C. unicornis</i> Rousselet, 1892	+	+	-	-
DICRANOPHORIDAE				
<i>Dicranophoroides caudatus</i> (Ehrenberg, 1834)	+	+	+	+
<i>D. claviger</i> (Hauer, 1965)	+	-	-	-
<i>Dicranophorus epicharis</i> Harring & Myers, 1928	+	+	-	-
<i>D. forcipatus</i> (Müller, 1786)	-	-	+	-
<i>D. prionacis</i> Harring & Myers, 1928	+	-	-	-
EPIPHANIDAE				
<i>Epiphanes clavulata</i> (Ehrenberg, 1832)	+	+	+	-
EUCHLANIDAE				
<i>Beauchampiella eudactylota</i> (Gosse, 1886)	+	+	+	+
<i>Dipleuchlanis propatula</i> (Gosse, 1886)	+	+	+	+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	+	+	+	+
<i>E. incisa</i> Carlin, 1939	+	+	+	+
FILINIDAE				
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	+	+	+	+
<i>F. opoliensis</i> (Zacharias, 1898)	-	+	+	-
FLOSCULARIIDAE				
	-	-	-	-

<i>Ptygura</i> sp.	+	-	-	-
<i>Sinantherina</i> sp.	-	+	-	-
GASTROPODIDAE				
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850	+	+	+	+
<i>A. ovalis</i> (Bergendal, 1892)	+	-	-	+
<i>A. saltans</i> Bartsch, 1870	+	+	+	+
HEXARTHRIIDAE				
<i>Hexarthra intermedia</i> (Wiszniewski, 1929)	-	-	+	-
ITURIDAE				
<i>Itura deridderae</i> Segers, 1993	+	+	+	+
LECANIDAE				
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	+	+	+	+
<i>L. cornuta</i> (Müller, 1786)	+	+	+	+
<i>L. curvicornis</i> (Murray, 1913)	+	+	+	+
<i>L. hornemanni</i> (Ehrenberg, 1834)	+	-	-	+
<i>L. leontina</i> (Turner, 1892)	+	+	+	+
<i>L. ludwigii</i> (Eckstein, 1883)	+	+	+	+
<i>L. luna</i> (Müller, 1776)	-	-	+	-
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	+	+	+	+
<i>L. mira</i> (Murray, 1913)	-	-	-	+
<i>L. monostyla</i> (Daday, 1897)	-	+	+	+
<i>L. quadridentata</i> (Ehrenberg, 1830)	+	+	+	+
<i>L. papuana</i> (Murray, 1913)	+	+	+	+
<i>L. proiecta</i> Hauer, 1956	+	+	+	+
<i>L. pyriformis</i> (Daday, 1905)	+	+	-	-
<i>L. rhytida</i> Harring & Myers, 1926	-	-	-	+
<i>L. signifera</i> (Jennings, 1896)	+	+	+	+
<i>L. stichaea</i> Harring, 1913	-	-	-	+
LEPADELLIDAE				
<i>Lepadella ovalis</i> (Müller, 1786)	+	+	+	+
<i>L. patella</i> (Müller, 1773)	+	+	+	+
MYTILINIDAE				
<i>Lophocharis salpina</i> (Ehrenberg, 1834)	+	+	+	+
<i>Mytilina acanthophora</i> Hauer, 1938	+	-	+	+
<i>M. bisulcata</i> (Lucks, 1912)	-	+	+	-
<i>M. ventralis</i> (Ehrenberg, 1830)	+	+	+	+
NOTOMMATIDAE				
<i>Cephalodella boettgeri</i> Koste, 1988	+	+	+	+
<i>C. gibba</i> (Ehrenberg, 1830)	-	-	+	-
<i>Enteroplea lacustris</i> Ehrenberg, 1830	-	+	-	-
<i>Eosphora anthadis</i> Harring & Myers, 1922	+	-	-	-
<i>Eothinia elongata</i> (Ehrenberg, 1832)	+	+	-	-
<i>Monommata grandis</i> Tessin, 1890	+	+	-	-
<i>M. maculata</i> Harring & Myers, 1930	+	+	+	-
<i>Notommata copeus</i> Ehrenberg, 1834	+	+	+	+
<i>N. pachyura</i> (Gosse, 1886)	+	+	+	+
<i>N. cerberus</i> (Gosse, 1886)	+	+	+	+

<i>N. saccigera</i> Ehrenberg, 1830	-	+	-	-
<i>Pleurotrocha robusta</i> (Glascott, 1893)	-	-	+	-
SYNCHAETIDAE				
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	-	+	-	+
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	+	+	+	+
<i>P. vulgaris</i> Carlin, 1943	+	+	+	+
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	+	+	+	+
TESTUDINELLIDAE				
<i>Testudinella mucronata</i> (Gosse, 1886)	+	+	+	+
<i>T. patina</i> (Hermann, 1783)	+	+	+	+
TRICHOCERCIDAE				
<i>Trichocerca bicristata</i> (Gosse, 1887)	+	+	+	+
<i>T. bidens</i> (Lucks, 1912)	+	+	+	+
<i>T. capucina</i> (Wierzejski & Zacharias, 1893)	-	-	+	-
<i>T. cylindrica chattoni</i> Beauchamp, 1907	+	+	+	+
<i>T. elongata</i> (Gosse, 1886)	+	+	+	-
<i>T. iernis</i> (Gosse, 1887)	-	+	+	-
<i>T. inermis</i> (Linder, 1904)	+	-	-	-
<i>T. similis grandis</i> Hauer, 1965	-	+	-	-
TRICHOTRIIDAE				
<i>Macrochaetus sericus</i> (Thorpe, 1893)	+	+	+	+
<i>M. collinsii</i> (Gosse, 1867)	+	+	+	+
<i>Trichotria tetractis</i> (Ehrenberg, 1830)	+	+	+	+
BDELLOIDEA				
	+	+	+	+
