

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

JANIELLY CARVALHO CAMARGO

**Padrões ecológicos da comunidade de protozoários flagelados (Protista: Mastigophora) no plâncton de um sistema rio-planície de inundação tropical**

Maringá  
2013

JANIELLY CARVALHO CAMARGO

**Padrões ecológicos da comunidade de protozoários flagelados (Protista: Mastigophora) no plâncton de um sistema rio-planície de inundação tropical**

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

Orientador: Dr. Luiz Felipe Machado Velho

Coorientador: Prof. Dr. Ludgero Cardoso Galli Vieira

Maringá

2013

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

C172p

Camargo, Janielly Carvalho, 1984-

Padrões ecológicos da comunidade de protozoários flagelados (Protista: Mastigophora) no plâncton de um sistema rio-planície de inundação tropical / Janielly Carvalho Camargo. -- Maringá, 2013.

118 f. : il. color.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2013.

Orientador: Dr. Luiz Felipe Machado Velho.

Coorientador: Prof. Dr. Ludgero Cardoso Galli Vieira.

1. Protozoários flagelados (Protista: Mastigophora) - Comunidades, Ecologia de - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Protozoários flagelados (Protista: Mastigophora) - Análise cienciométrica. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

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

JANIELLY CARVALHO CAMARGO

**Padrões ecológicos da comunidade de protozoários flagelados (Protista: Mastigophora) no plâncton de um sistema rio-planície de inundação tropical**

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

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

Dr.<sup>a</sup> Cláudia Costa Bonecker  
Universidade Estadual de Maringá/Nupélia (UEM)

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

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Priscilla de Carvalho  
Universidade Federal de Goiás (UFG)

Prof. Dr. Roberto Junio Pedroso Dias  
Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF)

Aprovada em: 06 de Dezembro de 2013.

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

*“Dedico esta Tese ao ‘Autor de Todas as Belezas Infinitas do Universo, Deus’, por me conceder força e coragem para vencer todas as barreiras desta etapa tão importante da minha existência. Também dedico esta tese aos meus queridos Pais (Elisete e Ismael), por me presentarem com a vida e com seu amor incondicional” ...*



## AGRADECIMENTOS

A *Universidade Estadual de Maringá* e ao *Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais*, pela oportunidade de aprendizado e aprimoramento dos meus conhecimentos.

A *Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)*, pela concessão de bolsa de estudo e ao *Programa de Excelência (Proex)* pelo apoio financeiro.

Ao *Centro Universitário Unirodon* por me oferecer oportunidade de realizar meu estágio de docência junto aos alunos do Curso Superior em Gestão Ambiental.

A *Superintendência de Educação Ambiental da Secretaria de Estado do Meio Ambiente de Mato Grosso*, por me dispensar em diversas ocasiões que precisei me ausentar do trabalho para concluir meu curso de Doutorado.

A *banca examinadora*, pela atenção e pelas valiosas críticas e sugestões.

Ao meu Orientador, Dr. *Luiz Felipe Machado Velho*, pela oportunidade, apoio, incentivo e amizade, pois mesmo atravessando momentos difíceis em sua caminhada, nunca deixou de me apoiar e ajudar em minha vida acadêmica e profissional. Obrigada de coração!!!

Ao meu Coorientador, Prof. Dr. *Ludgero Cardoso Galli Vieira*, pela atenção, dedicação e por sempre me “socorrer” prontamente nos momentos de dúvida...

A Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> *Simoni Maria Loverde Oliveira*, minha primeira orientadora e professora da Universidade Federal de Mato Grosso, pela amizade, pela parceria para a realização do meu Exame Geral de Qualificação (EGQ) e por ter me possibilitado dar os primeiros passos na pesquisa...

Ao Prof. Dr. *Fábio Amodêo Lansac-Tôha* e a Dr.<sup>a</sup> *Cláudia Costa Bonecker*, pela amizade e carinho, e apoio direto e indireto para a realização dos meus trabalhos acadêmicos conduzidos durante o período de Mestrado e Doutorado.

A todos os *Professores do PEA*, por terem colaborado com meu crescimento estudantil.

A todos os *Funcionários do PEA e do Nupélia*, que direta ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho. Gostaria de agradecer em especial a *Aldenir* e a *Jocemara* por terem me auxiliado com paciência e dedicação, em todas as questões burocráticas; aos barqueiros *Alfredo*, *Lucão* e *Tião*; aos motoristas *Celso Pereira dos Santos (Celsão)* e *Valdenir Ferreira de Souza (Seu Ni)*; e ao Designer Gráfico *Jaime Luiz Lopes Pereira* pela elaboração dos mapas utilizados neste trabalho.

A todas as pessoas que me auxiliaram prestimosamente nos trabalhos de campo e de laboratório, mas em especial: Meu Orientador Dr. *Luiz Felipe Machado Velho*, Dr.<sup>a</sup> *Cláudia Costa Bonecker*, Dr.<sup>a</sup> *Susicley Jati*, *Maria do Carmo (Dú)*, *Adalgisa*, *Ariadne*, *Bruno*, *Bianca Trevisan*, *Carlos Eduardo*, *Danilo*, *Érica*, *Gesiele*, *Juliana*, *Leandro*, *Mariana*, *Natália*, *Paulão* e *Vanessa*.

A Professora MsC. *Rúbia Fantin da Cruz*, por me oferecer uma oportunidade para realizar meu estágio de docência junto aos seus alunos do Curso Superior em Gestão Ambiental do Centro Universitário Unirondon.

A Dr.<sup>a</sup> *Luzia Cleide Rodrigues*, por ter me auxiliado durante o período de licença de meu orientador.

A Química Responsável Técnica do Laboratório de Limnologia Básica do Nupélia, *Maria do Carmo Roberto (Dú)*, por analisar e disponibilizar tão prestimosamente todos os dados físicos e químicos utilizados neste trabalho.

Ao meu querido amigo, Prof. Dr. *Nadson Ressayé Simões*, por me auxiliar prontamente, desde o Mestrado, em todas as minhas dúvidas estatísticas, sempre de maneira prestativa, gentil e cordial. Sem o seu precioso auxílio esta tese não teria sido escrita com a mesma qualidade.

Aos colegas de laboratório: *Adalgisa*, *Ana Paula*, *Ariadne*, *Bianca Trevisan*, *Bianca Ramos*, *Carlos Eduardo*, *Clarice*, *Danilo*, *Diogo*, *Fabiana*, *Fernando*, *Geziele*, *Juliana*, *Leandro*, *Leilane*, *Louizi*, *Nadson*, *Paulão* e *Poliana*. Obrigada pelos momentos de trabalho e descontração.

A todos os meus companheiros de trabalho da Superintendência de Educação Ambiental da SEMA-MT, mas em especial a *Eliane, Flávia Lisieux, Gleidy, Juremy, Joelma, Lenir, Lúcia, Mary, Rosana e Silvana*, que sempre se prontificaram a me ajudar na conciliação entre o trabalho e o estudo e pela amizade e companheiro diários...

A todos meus amigos e amigas de Maringá, mas em especial à *Alice, André, Angélica, Bruna, Cibele, Danicler, Heraldo, Heveline, Jorginho, Mariana, Nadson, Naiara, Rômulo, Sérgio Henrique, Tatiani e Vanessa*, pela amizade e pelos grandes e bons momentos de descontração e companheirismo.

As minhas queridas amigas “*Tati*” e “*Mari*”, pela amizade que me ajudou a superar os momentos de desânimo e a vencer todos os obstáculos que encontrei em Maringá... Obrigada pela convivência diária que muito me amadureceu e ensinou... Agradeço ainda pelos momentos de trabalho e estudo que desfrutamos juntas...

A *Heveline*, minha amiga querida, que desabrochou no jardim do meu coração, sempre me animando com seu jeito engraçado... E participando da minha vida acadêmica...

A todos os meus amigos e amigas da *Sociedade Espírita Eurípedes Barsanulfo*, mas em especial aos caravaneiros da *Campanha de Fraternidade Auta de Souza*, e as minhas queridas amigas do coração *Amanda e Jumara*, por compartilharem comigo vivências e aprendizados profundos, que me ensinaram a enxergar a vida com novos olhos e a ter força para transformar esse sonho em realidade.

Aos meus queridos amigos e irmãos, *Naiara e Danicler*, pela inestimável amizade e carinho. Muito obrigada por me acolherem na etapa final dessa caminhada e por me proporcionarem tantos momentos felizes ao lado de vocês e da família de vocês. Serei eternamente grata pelo apoio e amizade de vocês... Não tenho nem palavras para agradecer... Obrigada!!! Valeu!!!

Ao *Sérgio Henrique*, pelos incontáveis momentos de carinho, felicidade, companheirismo, pelos valiosos conselhos que me possibilitaram seguir em frente nos momentos de dificuldade e finalizar mais essa etapa da minha vida... Agradeço ainda pelas inúmeras vezes que você prestimosamente me buscou e levou no aeroporto ou na rodoviária, sem se queixar de carregar as malas enormes...



A minha amada família: *Alessandro, Aparecida, Cásio, Cláudia, Domingos Antônio (In Memoriam), Édio (In Memoriam), Elisete, Gleicy, Griselda Beatriz, Ismael, Jean Carlos, Matheus, Neusa, Rosa, Odeth e Ovídia (In Memoriam)*, pelo amor incondicional que me possibilitou superar todos os obstáculos e a transformar esse sonho em realidade!!!

Aos meus pais, *Elisete e Ismael*, por me ensinarem a viver e por terem guiado meus passos nesta vida...

A *Espiritualidade amiga* por me inspirar, amparar, proteger e por guiar meus passos...

A *Deus*, Autor de todas as belezas do infinito, meu muito obrigada por esta oportunidade de estudo e aprendizado, pela vida, pelas bênçãos, pela família, pelo Vosso Amor e principalmente, pelas maravilhosas lições de vida que tenho recebido nesses últimos anos...

## **PARA TUDO HÁ UM TEMPO...**

*Para tudo há um tempo, para cada coisa há um momento debaixo dos céus: <sup>1</sup>*  
*Tempo para nascer, e tempo para morrer; tempo para plantar, e tempo para arrancar o que*  
*foi plantado; <sup>2</sup>*  
*Tempo para matar, e tempo para sarar; tempo para demolir, e tempo para construir; <sup>3</sup>*  
*Tempo para chorar, e tempo para rir; tempo para gemer, e tempo para dançar; <sup>4</sup>*  
*Tempo para atirar pedras, e tempo para ajuntá-las; tempo para dar abraços, e tempo para*  
*apartar-se. <sup>5</sup>*  
*Tempo para procurar, e tempo para perder; tempo para guardar, e tempo para jogar fora; <sup>6</sup>*  
*Tempo para rasgar, e tempo para costurar; tempo para calar, e tempo para falar; <sup>7</sup>*  
*Tempo para amar, e tempo para odiar; tempo para a guerra, e tempo para a paz. <sup>8</sup>*  
*Que proveito tira o trabalhador de sua obra? <sup>9</sup>*  
*Eu vi o trabalho que Deus impôs aos homens: <sup>10</sup>*  
*Todas as coisas que Deus fez são boas, a seu tempo. Ele pôs, além disso, no seu coração a*  
*duração inteira, sem que ninguém possa compreender a obra divina de um extremo a outro. <sup>11</sup>*  
*Assim eu concluí que nada é melhor para o homem do que alegrar-se e procurar o bem-estar*  
*durante sua vida; <sup>12</sup>*  
*E que comer, beber e gozar do fruto de seu trabalho é um dom de Deus. <sup>13</sup>*  
*E verifiquei que nada há de melhor para o homem do que alegrar-se com o fruto de seus*  
*trabalhos. Esta é a parte que lhe toca. Pois, quem lhe dará a conhecer o que acontecerá com*  
*o volver dos anos ? <sup>22</sup>*

(Eclesiastes, 3)

# **Padrões ecológicos da comunidade de protozoários flagelados (Protista: Mastigophora) no plâncton de um sistema rio-planície de inundação tropical**

## **RESUMO**

Sobre a comunidade de protozoários flagelados, abordou-se um estudo cienciométrico, para indicar os caminhos da literatura científica mundial produzida sobre esses organismos em diferentes tipos de ambientes, enfatizando principalmente o aspecto ecológico. Representa um dos primeiros grandes inventários faunísticos da comunidade de protozoários flagelados em 36 ambientes (lóticos, semilóticos e lênticos) da planície de inundação do alto rio Paraná, e também um dos primeiros estudos ecológicos a identificar e avaliar os padrões de distribuição espacial desta comunidade nestes ambientes, bem como, um dos primeiros estudos a identificar os fatores reguladores da distribuição espacial destes organismos neste tipo de ecossistema. O número de publicações sobre os flagelados tem crescido significativamente ao longo dos anos. Ao todo foram encontradas 445 publicações a respeito dos flagelados, entretanto, poucos estudos têm abordado aspectos ecológicos desta comunidade (apenas 74 publicações). A maioria das pesquisas tem abordado principalmente às áreas de interesse médico, como, imunologia, bioquímica, genética, biologia molecular e parasitologia. Além disso, as pesquisas sobre os flagelados também evidenciaram concentração nos países que possuem maior desenvolvimento econômico e científico. Os principais resultados encontrados na abordagem ecológica foram: (1) A comunidade de protozoários flagelados possui uma elevada diversidade de espécies na planície de inundação do alto rio Paraná, sendo representada por 171 táxons. (2) A PERMANOVA evidenciou que os padrões de densidade e composição de espécies dos flagelados se diferem tanto entre os tipos de ambientes (lóticos, semilóticos e lênticos) quanto entre os períodos estudados (seca e cheia), demonstrando assim, que a estrutura dessa comunidade é influenciada pela sazonalidade do regime hidrológico e pela conectividade hidrológica dos ambientes estudados. (3) A análise de autocorrelação espacial e o índice de C-score revelou que os flagelados estão espacialmente estruturados nos ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná, em ambos os períodos estudados. (4) A análise de redundância parcial (RDAP) indicou que a maior parte da variação dos atributos da comunidade de flagelados permaneceu inexplicada (variação residual), não podendo ser atribuída nem aos fatores ambientais e nem aos espaciais incluídos na RDAP. (5) Os fatores que podem ter estruturado a variação espacial e sazonal dos flagelados e que não foram incluídos na RDAP, provavelmente, são as interações bióticas (predação e/ou competição) desses organismos com as outras comunidades microbianas, as variações hidrológicas e/ou morfométricas, as variações climáticas e ainda eventos estocásticos. Os resultados obtidos poderão ser usados como ferramenta para o planejamento do desenho amostral de estudos sobre os microrganismos em planícies de inundação. Orientar a adoção de estratégias de manejo e conservação nestes ecossistemas, pois ficou evidente que, ao contrário do que era tradicionalmente postulado, nem todos os microrganismos estão amplamente distribuídos e, por isso, eles também necessitam de áreas voltadas para sua conservação.

**Palavras-chave:** Ciencimetria. Coocorrência. Distribuição espacial. Ecologia de comunidades. Mastigophora. Planície de inundação. Protoplâncton.

## **Ecological patterns of the plankton flagellate protozoa community (Protista: Mastigophora) of a tropical river-floodplain system**

### ***ABSTRACT***

Regarding the flagellate protozoa community, a scientometric study was approached, which focuses on the paths of the world scientific literature produced in different types of environments, focusing primarily on researches on the ecology of these organisms. It represents one of the first major faunal surveys of the flagellate protozoa community in 36 environments (lotic, semilotic and lentic) of the Upper Paraná River floodplain and one of the first studies to identify and assess patterns of spatial distribution of this community in these environments, as well as one of the first studies to identify the factors regulating the spatial distribution of these organisms in this type of ecosystem. The number of publications on flagellate has grown significantly over the years. Altogether 445 studies were found about the flagellate; however, few studies have addressed ecological aspects of this community (only 74 publications). Most research has addressed mainly to the areas of medical interest, as immunology, biochemistry, genetics, molecular biology and parasitology. Besides that, most of the studies on the flagellates are concentrated in countries with greater economic and scientific development. The main results found in the ecological approach were: (1) The flagellate protozoa community possesses a high species diversity in the Upper Paraná River floodplain, being represented by 171 taxa. (2) The PERMANOVA showed that the patterns of density and species composition of flagellate are different between types of environments (lotic, semilotic and lentic) and between study periods (drought and flood), thus indicating that the structure of this community is influenced by the seasonality of the hydrological regime and by the hydrological connectivity of studied environments. (3) The analysis of spatial autocorrelation and the C-score index revealed that flagellate are spatially structured in environments of the Upper Paraná River floodplain, in both periods. (4) The partial redundancy analysis (pRDA) pointed out that most of the variation of attributes of the flagellate community remained unexplained (residual variation), and could not be attributed to environmental or spatial factors included in the pRDA. (5) The factors that may have structured the spatial and seasonal variation of flagellate not included in the pRDA probably are the biotic interactions (predation and/or competition) of these organisms with other microbial communities, hydrological and/or morphometric variations, climatic variations and even stochastic events. The results obtained can be used to better support planning the sampling design of studies on microorganisms in floodplains and also to guide the adoption of conservation and management strategies in these ecosystems, as it became clear that, contrary to what was traditionally postulated, not all microorganisms are widely distributed and therefore they also need areas targeted for conservation.

**Keywords:** Scientometrics. Co-occurrence. Spatial distribution. Community ecology. Mastigophora. Floodplain. Protozoa

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações científicas *Scientometrics* (Manuscrito I) e *Limnologica* (Manuscrito II e III). Disponíveis em:

<<http://www.springer.com/computer/database+management+%26+information+retrieval/journal/11192>>

<[http://www.elsevier-data.de/journals/limno\\_instructions.pdf](http://www.elsevier-data.de/journals/limno_instructions.pdf)>

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>15</b>
	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>17</b>
<b>2</b>	<b>CAMINHOS DA LITERATURA CIENTÍFICA SOBRE PROTOZOÁRIOS FLAGELADOS (PROTISTA: MASTIGOPHORA).....</b>	<b>20</b>
2.1	INTRODUÇÃO.....	23
2.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	25
2.2.1	Coleta dos dados.....	25
2.2.2	Análise dos dados.....	26
2.3	RESULTADOS.....	27
2.3.1	Panorama geral das pesquisas sobre protozoários flagelados.....	27
2.3.2	Panorama geral das pesquisas de cunho ecológico realizadas sobre os protozoários flagelados.....	29
2.4	DISCUSSÃO.....	35
2.4.1	Panorama geral das pesquisas sobre protozoários flagelados.....	35
2.4.2	Panorama geral das pesquisas de cunho ecológico realizadas sobre os protozoários flagelados.....	36
	REFERÊNCIAS.....	41
<b>3</b>	<b>FATORES REGULADORES DA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DA COMUNIDADE DE PROTOZOÁRIOS FLAGELADOS (PROTISTA: MASTIGOPHORA) NA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ.....</b>	<b>45</b>
3.1	INTRODUÇÃO.....	48
3.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	52
3.2.1	Área de estudo.....	52
3.2.2	Amostragens e análise laboratorial.....	56
3.2.3	Análise dos dados.....	57
3.3	RESULTADOS.....	59
3.3.1	Estrutura da comunidade de protozoários flagelados.....	59
3.3.1.1	<i>Composição de espécies.....</i>	<i>59</i>
3.3.1.2	<i>Densidade.....</i>	<i>63</i>

3.3.2	Padrões de distribuição espacial da comunidade.....	65
3.3.3	Fatores reguladores da comunidade de protozoários flagelados.....	68
3.4	DISCUSSÃO.....	70
3.4.1	Estrutura da comunidade de protozoários flagelados: Influência da sazonalidade do regime hidrológico e da conectividade hidrológica sobre os atributos da comunidade.....	70
3.4.2	Fatores reguladores da distribuição espacial dos protozoários flagelados na planície de inundação do alto rio Paraná.....	73
	REFERÊNCIAS.....	76
<b>4</b>	<b>PADRÕES DE COCORRÊNCIA DE PROTOZOÁRIOS FLAGELADOS (PROTISTA: MASTIGOPHORA) NA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ.....</b>	<b>86</b>
4.1	INTRODUÇÃO.....	89
4.2	MATERIAL E MÉTODOS.....	92
4.2.1	Área de estudo.....	92
4.2.2	Amostragens e análise laboratorial.....	96
4.2.3	Análise dos dados.....	96
4.3	RESULTADOS.....	98
4.3.1	Padrões de composição de espécies.....	98
4.3.2	Padrões de coocorrência.....	101
4.4	DISCUSSÃO.....	103
	REFERÊNCIAS.....	107
<b>5</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>114</b>
	APÊNDICE A.....	117
	APÊNDICE B.....	122



## 1 INTRODUÇÃO GERAL

O surgimento e a consolidação do capitalismo como sistema econômico e social vigente na sociedade moderna não podem ser desvinculados da grande transformação mundial que foi o desenvolvimento da ciência e da tecnologia (Oliveira 2002). Com o crescimento da racionalidade no século XIX, que atribuiu ao homem à tarefa de dominar/explorar a natureza, aliada ao também crescente processo de industrialização, o desenvolvimento centrado na ciência e tecnologia passou a ser visto como sinônimo de progresso e dominação (Angotti e Auth 2001).

Assim, diante desse novo cenário de progresso e transformação, houve rápido desenvolvimento da ciência e tecnologia, sobretudo, nas últimas três décadas do século passado. Tanto a ciência quanto a tecnologia são consideradas as principais realizações do mundo atual e, talvez mais do que quaisquer outras atividades, distinguem os dois últimos séculos dos demais (Zancan 2000). Todavia, esse rápido avanço da ciência e da tecnologia tem acontecido de forma assimétrica entre os países, grupos sociais e sexos (Zancan 2000). Segundo Jappe (2007), a atividade científica ainda é altamente concentrada em um número limitado de países industrializados. O desenvolvimento científico tornou-se um fator crucial para o bem-estar social, a tal ponto que uma das distinções entre nações ricas e pobres é hoje feita pela capacidade de criar ou não o conhecimento científico (Unesco 2000).

Deste modo, nas últimas décadas tornou-se cada vez mais evidente a necessidade de se acompanhar e avaliar os avanços da ciência e da tecnologia para se determinar o nível de desenvolvimento alcançado pelas diversas disciplinas do conhecimento (Vanti 2002). Por isso, várias técnicas de avaliação da produção científica (e.g. cienciométrica, bibliometria e informetria) têm sido propostas para se definir prioridades de alocação de recursos para determinados campos do conhecimento e regiões geográficas e ainda para delinear políticas de ensino e pesquisa em instituições públicas e privadas, tanto em nível local quanto em nível global (Spinak 1996; Vanti 2002; King 2004).

Em função disto, a presente tese utilizou uma abordagem cienciométrica (*Caminhos da literatura científica sobre protozoários flagelados - Protista: Mastigophora*) com o objetivo de conhecer o nível atual de desenvolvimento do conhecimento científico mundial produzido a respeito dos protozoários flagelados, enfatizando, especialmente, as pesquisas sobre a ecologia destes organismos. Até o presente momento, as pesquisas sobre a ecologia dos protozoários flagelados ainda não foram sumarizadas por meio de uma abordagem cienciométrica. De maneira geral, os estudos sobre a ecologia dos protozoários flagelados

ainda são bastante primários e incipientes nos mais variados tipos de ecossistemas (Camargo e Velho 2010).

Os “*protozoários flagelados*” (este termo foi utilizado neste estudo para se referir tanto aos fitomastigóforas quanto aos zoomastigóforas) foram escolhidos como objeto deste estudo, primeiro para *i*) preencher essa enorme lacuna sustentada pela falta de informações ecológicas básicas sobre a estrutura e a dinâmica dessa comunidade, sobretudo, em regiões tropicais e principalmente para *ii*) fornecer subsídios empíricos para uma discussão ecológica mais ampla a respeito dos padrões de distribuição espacial dos microrganismos e os fatores que os determinam. Esse debate teórico se intensificou recentemente após a publicação de algumas pesquisas ecológicas de grande impacto no meio científico: teoria neutra da biodiversidade (Hubbell 2001); conceito de metacomunidades (Gilpin e Hanski 1991; Leibold et al. 2004); o cosmopolitismo dos microrganismos (e.g. Finlay e Clarke 1999; Finlay 2002; Finlay e Fenchel 2004; Dolan 2006; Green et al. 2006); partição da variância (Borcard et al. 1992; Anderson e Gribble 1998); padrões de coocorrência (Peres-Neto 2004; Ulrich 2004; Horner-Devine et al. 2007) e etc.

Em geral, todas estas publicações tentaram explicar uma questão ecológica central: “*Quais processos determinam e mantem a diversidade de espécies nas comunidades e, ainda, como eles permitem a coexistência das espécies nos mais variados tipos de ecossistemas?*” Antigamente, os estudos ecológicos eram focados apenas nos processos locais (e.g. variáveis ambientais e interações bióticas) para explicar a manutenção da diversidade de espécies (Huchinson 1959). Porém, recentemente, os estudos passaram a considerar os processos espaciais, mantidos principalmente pela dispersão dos organismos para, explicar a estruturação das comunidades (Leibold et al. , 2004). A habilidade de dispersão de um grupo de organismos vai determinar o quão importante este processo é para a dinâmica local desta comunidade e também para a estrutura observada regionalmente (Beisner et al. 2006).

Deste modo, tornou-se extremamente importante avaliar a influência da dispersão nos mais variados tipos de comunidades e ecossistemas, para uma melhor compreensão deste processo e também para subsidiar a formulação de um padrão ecológico que possa ser generalizado para todas as comunidades biológicas e ecossistemas.

As planícies de inundação oferecem uma ótima oportunidade para se testar empiricamente a influência dos fatores locais (e.g. variáveis ambientais e interações bióticas) e dos fatores regionais (e.g. dispersão) sobre a estruturação das metacomunidades aquáticas (Nogueira et al. 2010). Isso porque o grau de conectividade hidrológica dos ambientes de uma planície oferece uma barreira natural para a dispersão das espécies, especialmente durante a

fase de águas baixas, onde ocorre uma ampliação do grau de isolamento desses ambientes (*sensu* Junk et al. 1989; Neiff 1990). Além disso, estes sistemas também oferecem um cenário empírico ideal para se testar hipóteses sobre os padrões de coocorrência, aninhamento, neutralidade em comunidades aquáticas por causa de suas peculiaridades ambientais já mencionadas acima.

Diante deste contexto, a presente tese buscou no Manuscrito II (***Fatores reguladores da distribuição espacial da comunidade de protozoários flagelados [Protista: Mastigophora] na planície de inundação do alto rio Paraná***): *i*) conhecer a estrutura da comunidade de protozoários flagelados da planície de inundação do rio Paraná; *ii*) avaliar a influência da sazonalidade do regime hidrológico e da conectividade hidrológica sobre a estrutura desta comunidade nestes ambientes; *iii*) identificar o padrão de distribuição espacial dos protozoários flagelados em planícies de inundação e, ainda, *iv*) determinar quais fatores (locais e/ou regionais) regulam a distribuição dessa comunidade neste tipo de ambiente.

Já no Manuscrito III (***Padrões de coocorrência de protozoários flagelados [Protista: Mastigophora] na planície de inundação do alto rio Paraná***), os modelos nulos foram empregados com objetivo de *i*) compreender melhor o papel do ambiente (via conectividade hidrológica) na estruturação espacial da comunidade e a influência da sazonalidade do pulso de inundação sobre os padrões de coocorrência dos protozoários flagelados em planícies de inundação. Por fim, foram oferecidas as conclusões gerais desta tese e as suas contribuições para as discussões da ecologia de comunidades moderna.

## REFERÊNCIAS

- Anderson, M. J., & Gribble, N. A., (1998). Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental component in a multivariate data set. *Austral Ecology*, 23(2), 158-167.
- Angotti, J. A. P., & Auth, M. A., (2001). Ciência e tecnologia: Implicações sociais e o papel da educação. *Ciência & Educação*, 7(1), p.15-27.
- Beisner, B. E., Peres-Neto, P. R., Lindstro, E. S., Barnett, A., & Longhi, M. L., (2006). The Role Of Environmental And Spatial Processes In Structuring Lake Communities From Bacteria To Fish. *Ecology*, 87(12), 2985-2991.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P., (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73(3), 1045-1055.
- Camargo, J. C., & Velho, L. F. M., (2010). Composition and species richness of flagellate protozoa from environments associated to the Baía River (Mato Grosso do Sul State,

- Brazil): influence of the hydrological period and the connectivity. *Acta Scientiarum. Biological Sciences Maringá*, 32(4), 349-356.
- Dolan, J. R., (2006). Microbial biogeography? *Journal of Biogeography*, 33(2), 199-200.
- Finlay, B. J., & Clarke, K. J., (1999). Ubiquitous dispersal of microbial species. *Nature*, 400(26), 828-828.
- Finlay, B. J., (2002). Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 296(5570), 1061-1063.
- Finlay, B. J., & Fenchel, T., (2004). Cosmopolitan Metapopulations of Free-Living Microbial Eukaryotes. *Protist*, 155(2), 237-244.
- Gilpin, M. E., & Hanski, I. A., (1991). *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. Academic Press, London.
- Green, J. L., & Bohannan, B. J. M., (2006). Spatial scaling of microbial biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(9), 501-507.
- Horner-Devine, M. C., Silver, J. M., Leibold, M. A., Bohannan, B. J. M., Colwell, R. K., Fuhrman, J. A., Green, J. L., Kuske, C. R., Martiny, J. B. H., Muyzer, G., Øvreås, L., Reysenbach, A. L., & Smith, V. H., (2007). A comparison of taxon co-occurrence patterns for macro and microorganisms. *Ecology*, 88(6), 1345-1353.
- Hubbell, S.P., (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, p. 1-396.
- Hutchinson, G. E., (1959). Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93(870), 145-159.
- Jappe, A. (2007). Explaining international collaboration in global environmental change research. *Scientometrics*, 71(3), 367-390.
- Junk, W. J., Bayley, P. B., & Sparks, R. E., (1989). The Flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106, 110-127.
- King, D. A. (2004). The scientific impact of nations. *Nature*, 430(15), 311-316.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J., Hoopes, M., Holt, R., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., & Gonzalez, A., (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601-613.
- Neiff, J. J., (1990). Ideas para la interpretacion ecologica del Parana. *Interciencia*, 15, 424-439.

- Nogueira, I. S., Nabout, J. C., Ibañez, M. S. R., & Bourgoïn, L. M., (2010). Determinants of beta diversity: the relative importance of environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities in an Amazonian floodplain. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 22(3), 247-256.
- Oliveira, M. B., (2002). Tecnociência, ecologia e capitalismo. In Loureiro, I., Cevasco, M. E. & Leite J. C. (Eds.), *O Espírito de Porto Alegre* (pp. 109-113). São Paulo: Paz e Terra.
- Peres-Neto, P. R., (2004). Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia*, 140 (2), 352-360.
- Spinak, E. (1996). *Dicionário enciclopédico de bibliometria, cienciometria e informetria*. Caracas: Unesco.
- Ulrich, W., (2004). Species co-occurrences and neutral models: reassessing J. M. Diamond's assembly rules. *Oikos*, 107 (3), 603-609.
- UNESCO, (2000). *Science for the twenty-first century*. Paris, 59p.
- Vanti, N. A. P., (2002), From bibliometry to webometry: a conceptual exploration of several forms of measuring information and knowledge. (Da bibliometria à webometria: uma exploração conceitual dos mecanismos utilizados para medir o registro da informação e a difusão do conhecimento). *Ciência da Informação*, 31(2), 152-162.
- Zancan, G. T., (2000). Educação científica: uma prioridade nacional. *São Paulo em Perspectiva*, 14(3), 3-7.

## 2 CAMINHOS DA LITERATURA CIENTÍFICA SOBRE PROTOZOÁRIOS FLAGELADOS (PROTISTA: MASTIGOPHORA)

### RESUMO

Uma abordagem cienciométrica foi utilizada objetivando conhecer o nível atual de desenvolvimento do conhecimento científico produzido mundialmente a respeito dos protozoários flagelados, enfatizando principalmente as pesquisas sobre a ecologia destes organismos. Os dados utilizados neste estudo foram coletados na *base SciVerse Scopus*, empregando-se o termo “*flagellate protozoa*”. O número de publicações sobre os flagelados cresceu significativamente ao longo dos anos. Ao todo foram encontradas 445 publicações sobre esses organismos, das quais, somente 74 publicações abordaram algum aspecto da ecologia dos flagelados. Dentre as pesquisas não ecológicas, os assuntos mais estudados são relativos à área de interesse médico, tais como a imunologia, bioquímica, genética, biologia molecular e parasitologia. Já dentre as pesquisas de cunho ecológico, a maioria dos assuntos estudados são referentes aos aspectos descritivos da estrutura e da dinâmica dessa comunidade e das relações tróficas desses organismos com outras comunidades microbianas. As informações científicas sobre os flagelados não têm obtido grande impacto na comunidade científica, pois as publicações têm sido pouco citadas. O número coautorias dessas pesquisas praticamente duplicou ao longo dos anos. Os países que mais publicaram pesquisas sobre os flagelados são aqueles que possuem maior desenvolvimento econômico e científico. Em geral, o papel ecológico que os flagelados desempenham no metabolismo de muitos ecossistemas ainda é pouco compreendido, pois a maioria das pesquisas de cunho ecológico foi realizada em ecossistemas aquáticos.

**Palavras-chave:** Cienciométrica. Produção científica. Protoplâncton. Mastigophora. Protozoa.

### Pathways of scientific literature on flagellate protozoa (Protista: Mastigophora)

#### ABSTRACT

Given the rapid progress of science in recent decades the detailed monitoring of a certain area of knowledge is only possible through scientometric techniques. Therefore, in this study, we used a scientometric approach aimed at identifying the current level of development of scientific knowledge in the world about flagellate protozoa, primarily emphasizing researches on the ecology of these organisms. The data used in this study were collected from the database SciVerse Scopus, using the term “*flagellate protozoa*.” The number of studies on the flagellates has grown significantly over the years. Altogether 445 publications were found on these organisms, of which only 74 dealt with some aspect of the ecology of flagellate. Among the non-ecological researches, the most studied topics are mainly related to the areas of medical interest, as immunology, biochemistry, genetics, molecular biology and parasitology. But among ecological researches, most of the topics are related to the descriptive aspects of the structure and dynamics of the community and trophic relationships of flagellate with other microbial communities. Scientific information about flagellate has not had much impact on the scientific community, because the publications have been rarely cited. The number of co-authorship of these studies nearly doubled over the years. The countries with more publications on flagellate are those with greater economic and scientific development. In general, the ecological role that flagellates play in the metabolism of many ecosystems is still poorly understood, since most of the ecological studies was carried out in aquatic ecosystems.

**Keywords:** Scientometrics. Scientific production. Protoplankton. Mastigophora. Protozoa.

## 2.1 INTRODUÇÃO

A ciência é um amplo processo social, cuja suas funções são disseminar os conhecimentos produzidos, assegurar a conservação de padrões, atribuir créditos e reconhecimento para aqueles cujos trabalhos têm contribuído para o desenvolvimento das idéias em diferentes campos (Macias-Chapula 1998). É inquestionável o fato da ciência e da tecnologia terem avançado intensamente nas últimas décadas. Isso tem ocorrido de tal forma, que o crescimento das produções científicas tem assumido uma trajetória exponencial (King 2004). Diante deste contexto de rápido avanço, publicar os resultados das pesquisas torna-se um compromisso inadiável que os pesquisadores são compelidos a assumir para salvaguardar sua propriedade intelectual, transformar o resultado de suas pesquisas em informação acessível e compreensível tanto para comunidade científica quanto para a sociedade em geral e ainda se possível, alcançar o reconhecimento por suas pesquisas (Merton 1957; Okubo 1997). Entretanto, com o impressionante número de artigos publicados a cada ano, torna-se quase impossível um pesquisador acompanhar sozinho e com minúcia o desenvolvimento de todo seu campo de pesquisa (Garfield 1992).

Em função disso, ainda no século passado, surgiram os primeiros esforços para se medir as taxas de produtividade dos centros de pesquisas e, dos pesquisadores individualmente, com objetivo de se definir as instituições e áreas com maiores potencialidades e também para se estabelecer as prioridades no momento de alocação de recursos financeiros (Spinak 1996; Vanti 2002). Atualmente existem diversas técnicas de avaliação utilizadas para medir o progresso da ciência e o fluxo de disseminação de conhecimentos científicos. Dentre estas podemos citar a *cienciometria*, que pode ser definida como o estudo dos aspectos quantitativos de uma determinada disciplina da ciência, por meio de indicadores quantitativos (e.g. número de publicações por ano; número de citações; fator de impacto dos periódicos; etc.) que visam medir os incrementos de produção científica de uma disciplina e/ou de um grupo de pesquisadores de uma área, com a finalidade de delinear o crescimento de um determinado ramo do conhecimento e ainda fornecer subsídios para apoiar o desenvolvimento de políticas científicas, elaborar previsões e orientar a tomada de decisões (Spinak 1996; Macias-Chapula 1998; Rosseau 1998; Spinak 1998; Vanti 2002). Para isso, a *cienciometria* utiliza métodos multidisciplinares advindos de diversas áreas, tais como, estatística, matemática, sociologia, psicologia, informática, filosofia da ciência, entre outras (Van Raan 1997; Macias-Chapula 1998).



De acordo com Vanti (2002), a cienciometria surgiu na antiga União das Repúblicas Socialistas Soviéticas (URSS) e Europa oriental, sendo empregada especialmente na Hungria. Entretanto, a cienciometria só alcançou notoriedade em 1977 com o início da publicação da revista *Scientometrics*, editada originalmente na Hungria e, atualmente, editada na Holanda. Muitas áreas da ciência já têm utilizado a cienciometria para avaliar o seu nível atual de desenvolvimento científico. Entretanto, na ecologia, existem poucas pesquisas cienciométricas (e.g. Budilova et al. 1997; Duarte 1999; Pinto et al. 2002; Melo et al. 2006; Bini et al. 2005; Fazey et al. 2005; Lawler et al. 2006; Carneiro et al. 2008; Neff e Corley 2009; Dias et al. 2012; entre outros). Até o presente momento, apenas as publicações sobre protozoários testáceos (Schwind et al., 2013) foram sumarizadas por meio de uma abordagem cienciométrica.

Os protozoários são organismos unicelulares eucariontes que possuem uma considerável diversidade morfológica e fisiológica, apresentando um notável espectro de adaptações para diferentes condições ambientais, ocupando uma grande variedade de nichos ecológicos (Godinho e Regali-Seleghim 1999). São comumente encontrados em todas as latitudes; no mar; em águas doce, salobra e subterrânea; em fontes termais; na neve; aderidos a rochas e plantas; em lodo de sistemas de tratamento de água e esgoto; no solo e no ar (Turley et al. 1988; Rogerson e Detwiler 1999; Sipaúba-Tavares e Rocha 2003). Esses organismos podem viver nestes ambientes livremente, como parasitas, mutualistas ou comensais de plantas e animais, porém, a maioria dos protozoários é aeróbia e de vida livre, (Godinho e Regali-Seleghim 1999). Outra importante característica deste grupo é a grande diversidade de hábitos alimentares, devido à existência de indivíduos bacteriófagos, detritívoros, herbívoros, carnívoros (inclusive canibais) e também onívoros (Esteves 1998; Godinho e Regali-Seleghim 1999; Sipaúba-Tavares e Rocha 2003).

Os flagelados são considerados os protozoários mais primitivos dentre todos os grupos e, tem no flagelo sua característica principal, sendo esta estrutura o meio mais importante de sua locomoção (Esteves 1998). Eles desempenham um importante papel no metabolismo dos ambientes aquáticos devido à sua grande capacidade de transferir matéria e energia ao longo das cadeias alimentares e também por atuarem significativamente nos processos de remineralização (Azam et al. 1983; Arndt et al 2000). Apesar da importância desta comunidade para o metabolismo dos ecossistemas aquáticos, os estudos ecológicos a respeito destes organismos ainda são incipientes (Camargo e Velho 2010), nestes e principalmente em outros ecossistemas, como por exemplo, solo; coluna de ar; a superfície de plantas, rochas, ou

animais e etc. Segundo estes autores, apenas as frações auto e mixotrófica têm recebido um pouco mais atenção nos estudos sobre o fitoplâncton.

Diante deste contexto, foi utilizada uma abordagem cienciométrica com objetivo de (i) caracterizar as principais subáreas estudadas pelas pesquisas publicadas sobre os protozoários flagelados até outubro de 2013 e (ii) identificar as possíveis tendências espaciais e temporais destas publicações, enfatizando-se principalmente as publicações focadas na ecologia destes organismos, com o intuito de elaborar um panorama atual do nível de desenvolvimento da literatura científica mundial publicada sobre a ecologia dos protozoários flagelados. Para isso, as seguintes questões orientativas foram elaboradas: (1) Existe uma tendência temporal para a produção científica sobre os protozoários flagelados? (2) Quais são os países e continentes que mais produzem informações científicas sobre os protozoários flagelados? (3) Existe uma tendência temporal para as citações e autocitações das pesquisas publicadas sobre a ecologia dos protozoários flagelados? (4) Existe uma tendência temporal para o número de autores por trabalho nas pesquisas publicadas sobre a ecologia dos protozoários flagelados? (5) Quais são os principais tipos de habitats estudados nas publicações focadas na ecologia dos protozoários flagelados? (6) Quais são os principais objetivos perseguidos pelas publicações focadas na ecologia dos protozoários? (7) Quais são os periódicos que mais publicam informações científicas a respeito da ecologia dos protozoários flagelados? (8) Podemos reconhecer uma tendência temporal nas questões investigadas através das palavras-chave citadas nos artigos de cunho ecológico?

## 2.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.2.1 Coleta dos dados

A coleta dos dados cienciométricos utilizados neste estudo foi realizada na *base SciVerse Scopus* (Disponível em: <<http://www.scopus.com>>). O termo de busca adotado foi “*flagellate protozoa*”, entre aspas. Não foi definido um período de pesquisa específico, pois foram contabilizados todos os artigos encontrados sobre o tema pesquisado independente do ano de publicação, sendo que o levantamento foi realizado até 15 de outubro de 2013. Após a busca, os artigos foram classificados em ecológicos e não ecológicos. Das publicações não ecológicas foram extraídas as seguintes informações: o ano de publicação; as subáreas estudadas; o país e o continente de cada publicação. Dos estudos ecológicos foram extraídas as seguintes informações: o nome dos autores; o título da publicação; o periódico onde o

trabalho foi publicado; o ano da publicação; as palavras-chave citadas na publicação; o continente e o país de origem da pesquisa; o tipo de habitat estudado; o(s) eixo(s) temático(s) abordado(s); o objetivo de cada pesquisa e o número total de citações de cada publicação composto pelo número total de autocitações mais o número total de citações por terceiros.

### 2.2.2 Análise dos dados

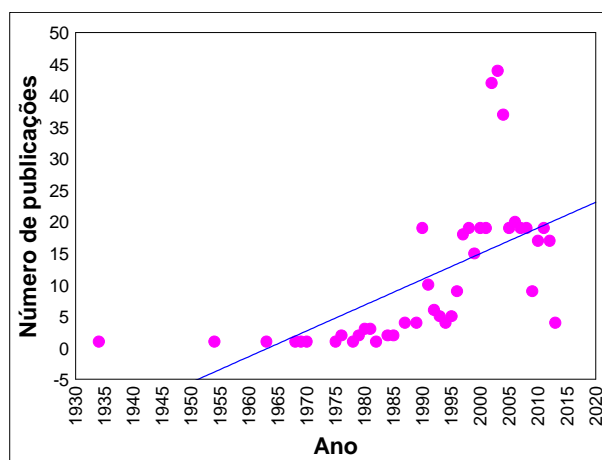
A distribuição temporal do número de publicações, do número de autores e do número de citações foi avaliada por meio de uma análise de regressão simples (Sokal e Rohlf 1991). Nesta análise, as variáveis: número de publicações, número de autores e número de citações foram usadas como variáveis respostas e a variável ano das publicações foi usada como variável explanatória. Já a distribuição temporal das variáveis: número de publicações por habitat e número de publicações por continente foi avaliada através de uma análise de covariância (ANCOVA - Gotelli e Ellison 2004). Para a realização desta análise, as variáveis: número de publicações por habitat e número de publicações por continente foram usadas como variáveis explanatórias; a variável número de artigos foi usada como variável resposta e; a variável ano das publicações foi usada como covariável. Tanto a análise de regressão simples quanto a análise de covariância (ANCOVA) foram executadas com auxílio do software Statistica 7.0 (Statsoft 1996).

Para reconhecer uma tendência temporal nas questões investigadas através das palavras-chave citadas nos artigos de cunho ecológico foi empregada uma análise de componentes principais (PCA), baseada em uma matriz de correlação (Legendre e Legendre 1998). Primeiro, as palavras-chave com significados semelhantes foram agrupadas e depois as palavras-chave “*protozoários flagelados*”, “*protozoários*”, “*flagelados*”, “*Mastigophora*” foram excluídas desta análise para não tendenciar a ordenação, devido à sua alta frequência de ocorrência. Em seguida, foi confeccionada uma matriz com a ocorrência das palavras-chave ao longo dos anos e realizada a ordenação no software PC-ORD 4.10 (McCune e Mefford 1999). Os eixos foram retidos para interpretação segundo o critério de Kaiser Guttman (Autovalores  $>1,0$ ; Jackson 1993).

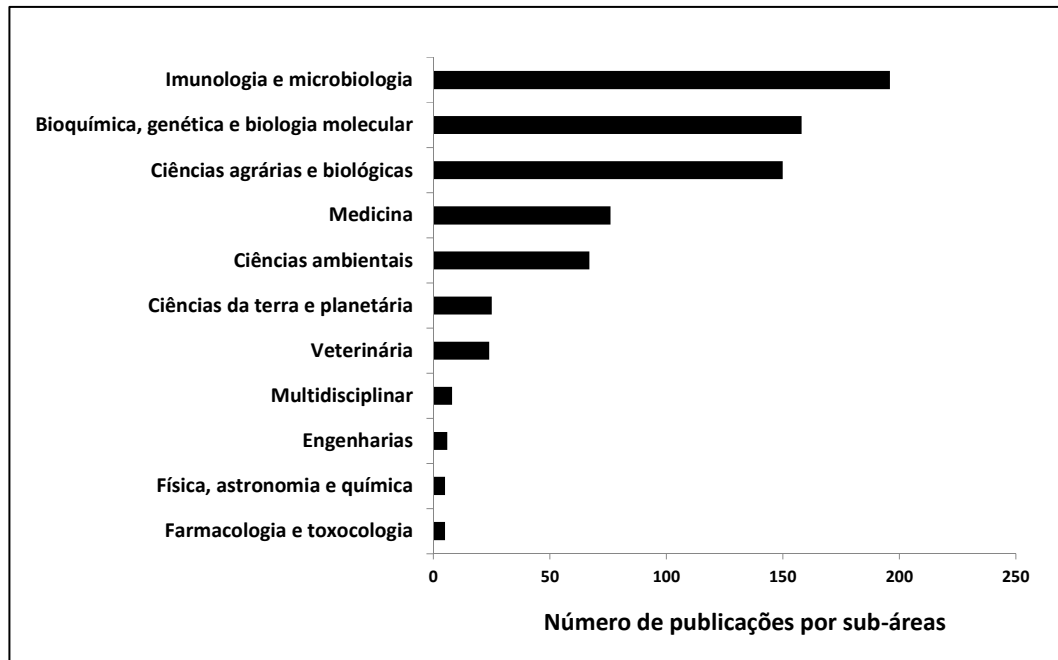
## 2.3 RESULTADOS

### 2.3.1 Panorama geral das pesquisas sobre os protozoários flagelados

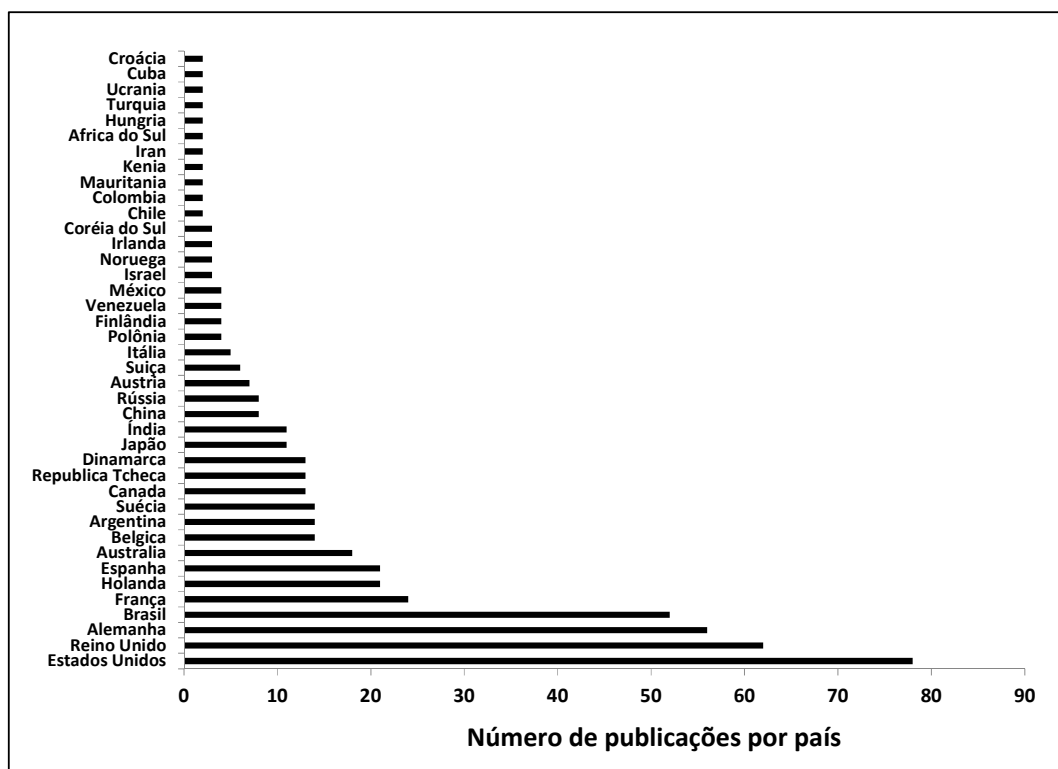
Um total de 445 publicações foram encontradas na base *SciVerse Scopus* utilizando o termo de busca “*flagellate protozoa*” até 15 de outubro de 2013. O número de publicações aumentou significativamente entre os anos de 1934 e 2013 ( $F_{1,37}=78,23$ ;  $R=0,82$ ;  $R^2=0,68$ ;  $R^2_{ajus}=0,67$ ;  $p<0,001$ ; Fig. 1). Aproximadamente 16,6 % destas publicações (74 trabalhos) possuem foco ecológico, enquanto que as demais pesquisas (83,4%) estão voltadas principalmente para as áreas de imunologia, microbiologia, bioquímica, genética, biologia molecular e medicina (Fig. 2). Estas pesquisas foram publicadas principalmente na forma de artigo (85%), trabalhos de revisão (9%) e anais de conferência (4%). As demais formas de publicação, tais como, livros, cartas, erratas, comunicações curtas e notas científicas foram pouco utilizadas pelos autores, pois somente 2% das pesquisas utilizaram esses veículos de publicação. Um total de 41 países desenvolveram pesquisas sobre os protozoários flagelados, porém os países que mais produziram informações científicas foram Estados Unidos (76 publicações), Reino Unido (62 publicações), Alemanha (54 publicações) e Brasil (51 publicações). Juntos, estes países foram responsáveis por 56% das pesquisas existentes até outubro de 2013 (Fig. 3). Em geral, os países do continente europeu (55% das publicações) e do continente americano (33% das publicações) foram os que mais produziram informações científicas a respeito desses organismos (Fig. 4). Os demais continentes contribuíram somente com 12% das pesquisas realizadas até o momento (Fig. 4).



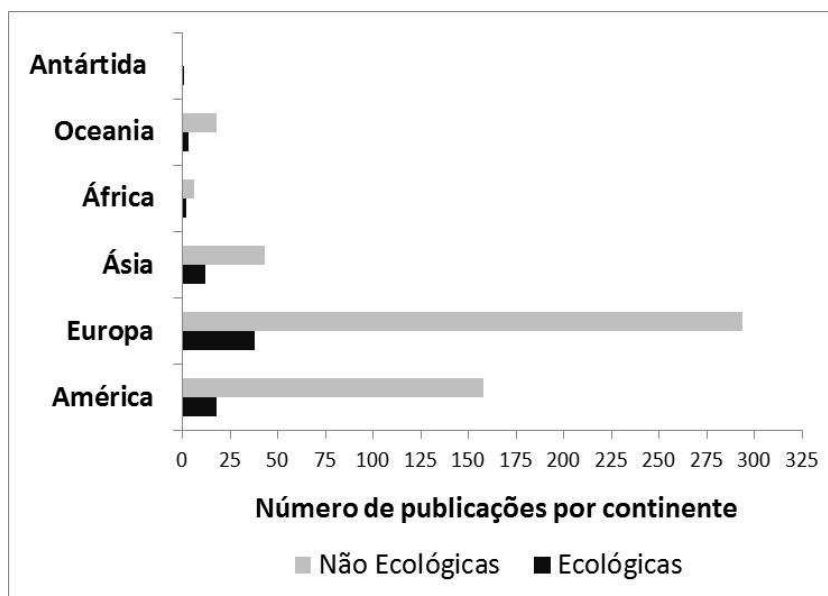
**Fig. 1** Distribuição temporal das publicações selecionadas com o termo “*flagellate protozoa*” (n=445) na base *Scopus* sobre até outubro de 2013.



**Fig. 2** Principais subáreas abordadas pelas publicações selecionadas com o termo “*flagellate protozoa*” (n=445) na base *Scopus* sobre até outubro de 2013.



**Fig. 3** Distribuição geográfica mundial das publicações selecionadas com o termo “*flagellate protozoa*” (n=445) na base *Scopus* sobre até outubro de 2013.



**Fig. 4** Contribuição dos continentes para as publicações ecológicas e não ecológicas selecionadas com o termo “*flagellate protozoa*” na base *Scopus* sobre até outubro de 2013.

### 2.3.2 Panorama geral das pesquisas de cunho ecológico realizadas sobre os protozoários flagelados

Até 15 de outubro de 2013 foram publicadas somente 74 trabalhos de cunho ecológico sobre os protozoários flagelados (Fig. 5). Apesar disso, o número de publicações com este foco aumentou significativamente ao longo dos anos ( $F=15,32$ ;  $R=0,65$ ;  $R^2=0,43$ ;  $p<0,001$ ; Fig. 5). Estas pesquisas foram publicadas em 54 periódicos diferentes, sendo que os periódicos que mais publicaram informações científicas (39% das pesquisas) sobre os flagelados foram *Hydrobiologia* (6 publicações), *Journal Plankton Research* (5 publicações), *Acta Ecologica Sinica* (4 publicações), *Limnology and Oceanography* (3 publicações), *Water Research* (3 publicações), *Acta Scientiarum. Biological Sciences* (2 publicações), *Freshwater Biology* (2 publicações), *Microbial Ecology* (2 publicações), respectivamente (Fig. 6).

Essas 74 pesquisas de cunho ecológico foram desenvolvidas em 30 países diferentes (Fig. 7), porém os países que mais produziram informações científicas foram Alemanha (13 publicações), Brasil (7 publicações), Estados Unidos (7 publicações), China (5 publicações), Japão (4 publicações) e Suécia (4 publicações), respectivamente. Juntos, estes países foram responsáveis por 54% das pesquisas existentes até outubro de 2013 (Fig. 7). Em geral, os países do continente europeu (54% das publicações) e do continente americano (24% das publicações) foram os que mais produziram informações ecológicas a respeito dos flagelados

(Fig. 4). Os demais continentes contribuíram com apenas 22% das pesquisas realizadas até o momento (Fig. 4). A análise de covariância (ANCOVA) demonstrou que a razão de aumento dessas publicações ao longo dos anos variou entre os continentes ( $F=2,42$ ;  $p=0,049$ ).

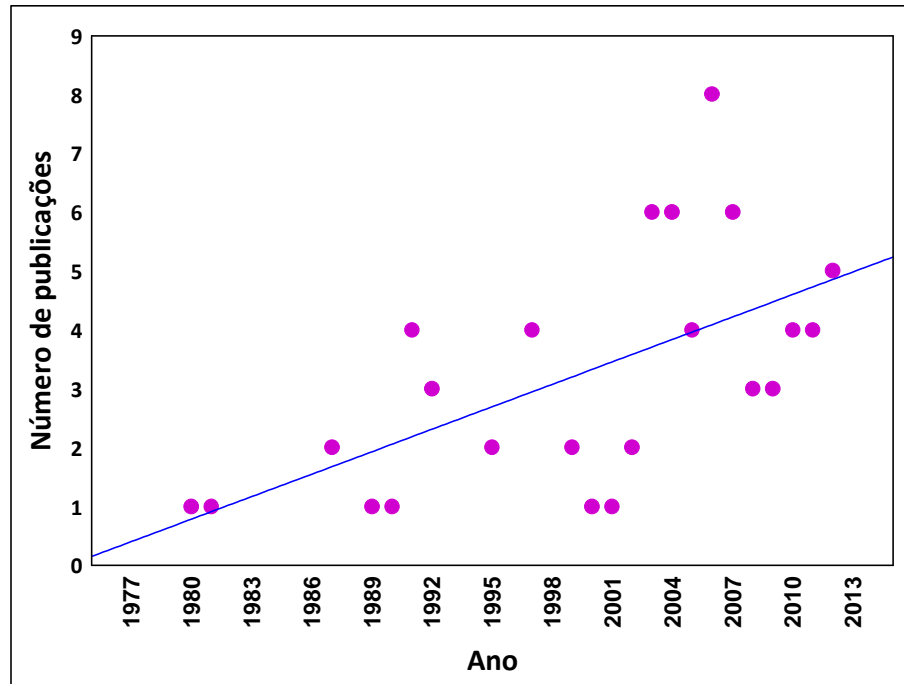
Ao todo, 18 tipos de ambientes/locais diferentes foram estudados nestas 74 publicações selecionadas na base *SciVerse Scopus* (Fig. 8). Dentre estes ambientes, os mais estudados foram microcosmo/ensaio laboratorial (15 pesquisas), rios/riachos (14 pesquisas), mar (11 pesquisas), solo (6 pesquisas), lagos/lagoas continentais (5 pesquisas), planícies de inundação (3 pesquisas), sistemas de tratamento de água (3 pesquisas) e tanques de aquicultura (3 publicações). Os demais tipos de ambiente foram estudados apenas pontualmente (Fig. 8). No entanto, a análise de covariância (ANCOVA) demonstrou que a razão de aumento dessas publicações ao longo dos anos não variou entre os tipos de ambiente ( $F=1,79$ ;  $p=0,1472$ ).

Foi observado um aumento significativo ao longo dos anos no número de autores por trabalho nas pesquisas de cunho ecológico ( $F=9,655$ ;  $R=0,34$ ;  $R^2=0,12$ ;  $p<0,001$ ; Fig. 9). Por outro lado, o número de citações por terceiros, das pesquisas de cunho ecológico, apresentou um padrão inverso, devido sua diminuição significativa ao longo dos anos ( $F=24,95$ ;  $R=0,51$ ;  $R^2=0,26$ ;  $p<0,001$ ; Fig. 10). Já o número de autocitações não sofreu alterações significativas ao longo dos anos ( $F_{1,72}=0,49$ ;  $R=0,082$ ;  $R^2=0,0067$ ;  $p=0,4887$ ; Fig. 10), permanecendo constante e relativamente baixo. Em geral, a maioria das publicações de cunho ecológico não alcançou mais do que 50 citações (Fig. 10). A pesquisa que teve maior número de citações foi desenvolvida por Iseki et al. (2002; 183 citações) no periódico *Nature*, seguida das pesquisas elaboradas por Pedersen (1990; 110 citações); Bringmann e Kuehn (1980; 101 citações); Burford et al. (2003; 77 citações) e Cavalier-Smith e Chao (1995; 66 citações).

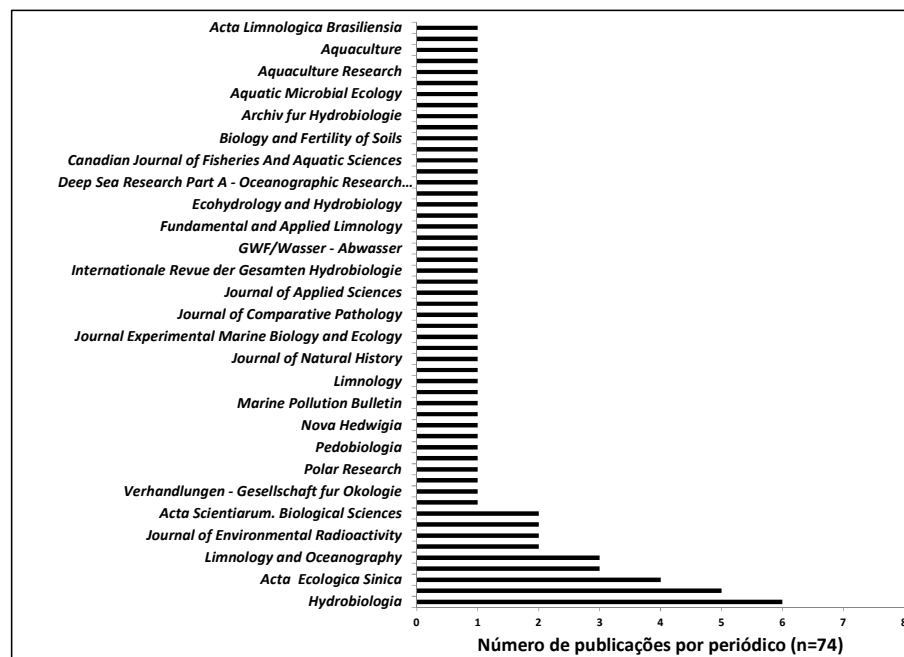
Os objetivos das pesquisas de cunho ecológico, publicadas até outubro de 2013 foram agrupados em 11 categorias (Fig. 11), e os mais pesquisados pela maioria destes estudos foram: *i*) compreender a dinâmica espacial e temporal dos atributos dessa comunidade (28 pesquisas); *ii*) avaliar o papel dos protozoários flagelados nas interações tróficas da cadeia microbiana (15 pesquisas); *iii*) estudar os aspectos bioquímicos, imunológicos e/ou fisiológicos dessa comunidade (9 pesquisas). Os demais objetivos foram avaliados de forma bem mais pontual (Fig. 11). Por fim, foram retiradas 205 palavras-chave das 74 pesquisas ecológicas sobre os flagelados publicadas até outubro de 2013 para determinar a existência de um padrão temporal no foco destas pesquisas. Essas palavras-chave foram ordenadas por meio de uma análise de componentes principais (PCA) e os dois primeiros eixos da PCA explicaram 22% da variabilidade dos dados. Os resultados da PCA revelaram que os trabalhos



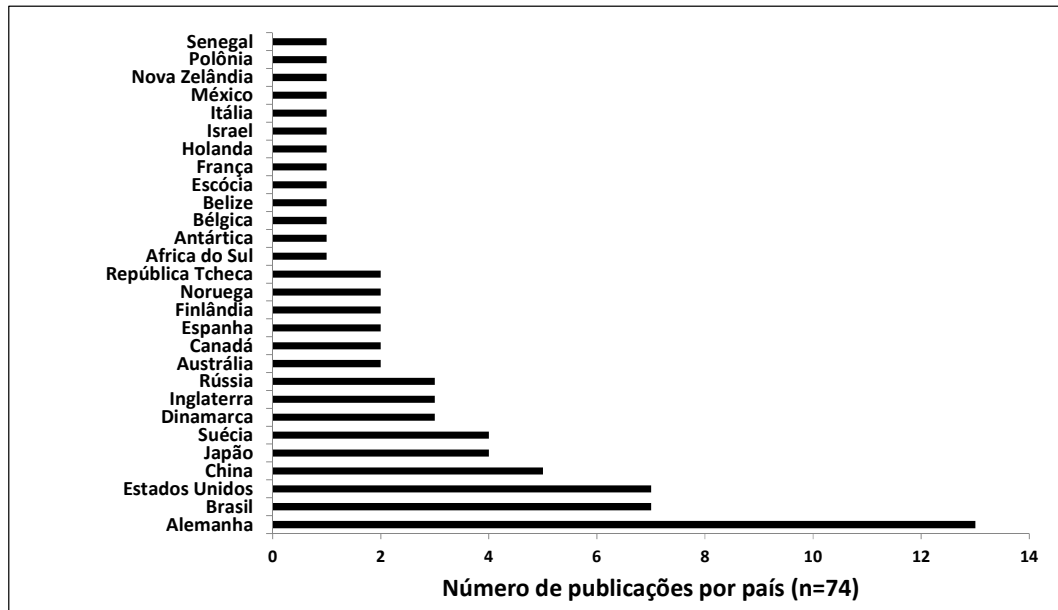
ecológicos não sofreram mudanças de foco expressivas ao longo dos anos, pois não foi observado nenhum padrão temporal claro no gráfico da ordenação (Fig. 12).



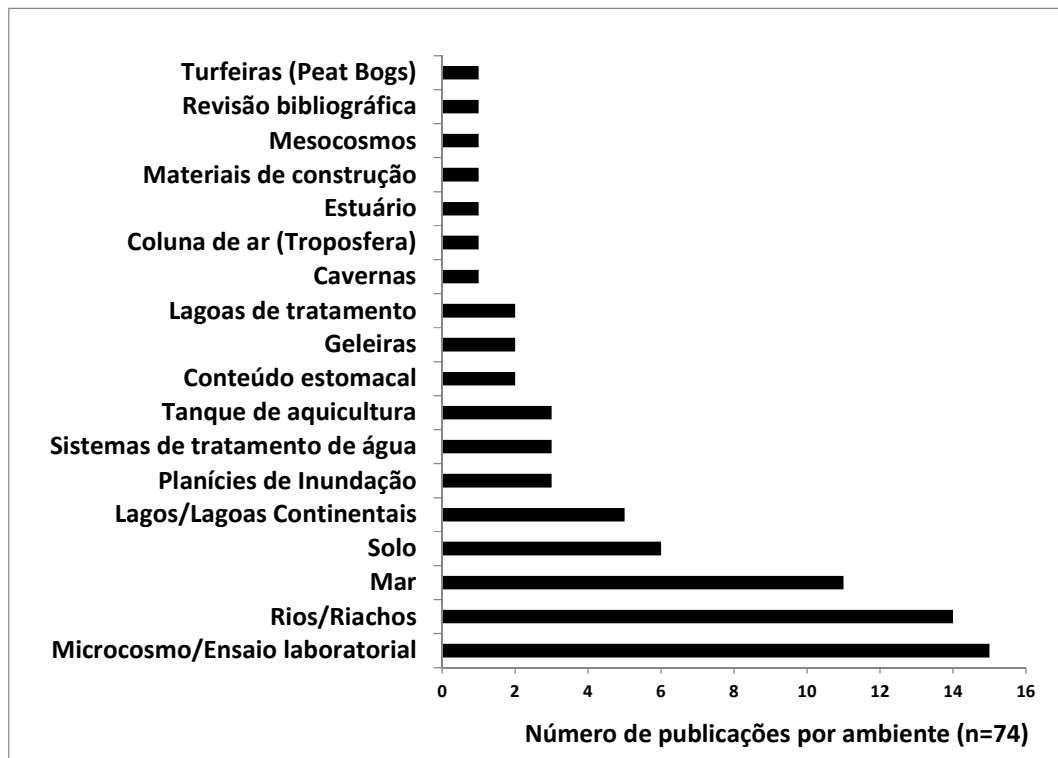
**Fig. 5** Distribuição temporal das publicações de cunho ecológico selecionadas com o termo “*flagellate protozoa*” (n=74) na base *Scopus* sobre até outubro de 2013.



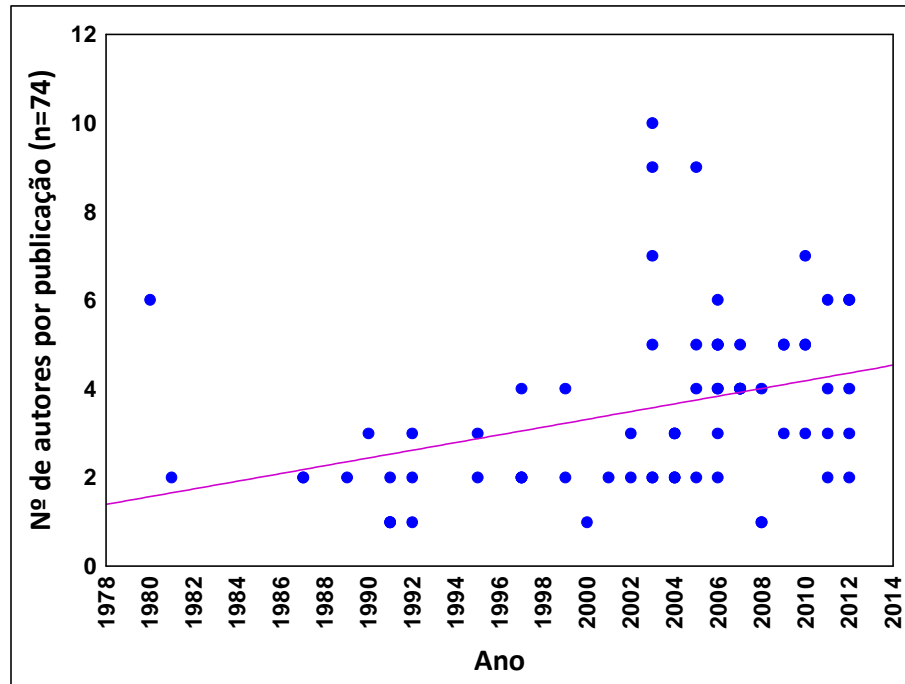
**Fig. 6** Periódicos que apresentaram os resultados das publicações de cunho ecológico selecionadas com o termo “*flagellate protozoa*” (n=74) na base *Scopus* sobre até outubro de 2013.



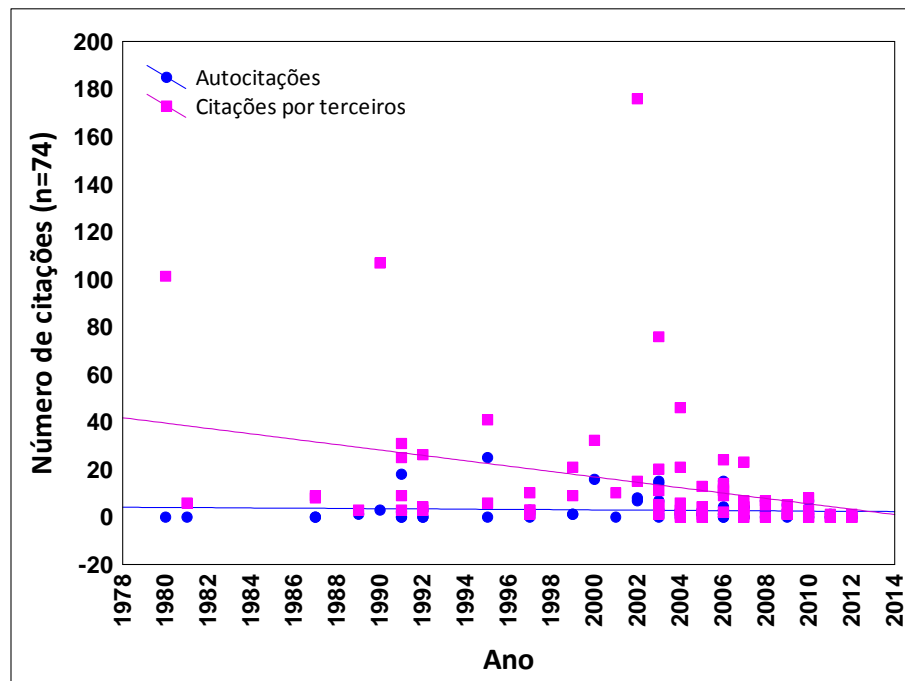
**Fig. 7** Distribuição geográfica mundial das publicações de cunho ecológico selecionadas com o termo “*flagellate protozoa*” (n=74) na base *Scopus* sobre até outubro de 2013.



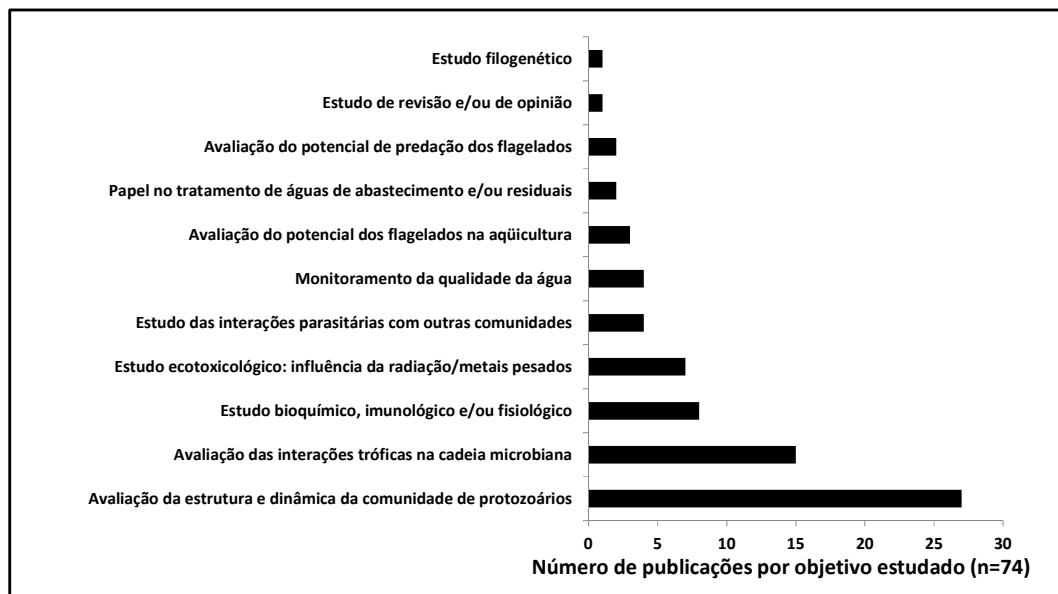
**Fig. 8** Principais ambientes investigados pelas publicações de cunho ecológico selecionadas com o termo “*flagellate protozoa*” (n=74) na base *Scopus* sobre até outubro de 2013.



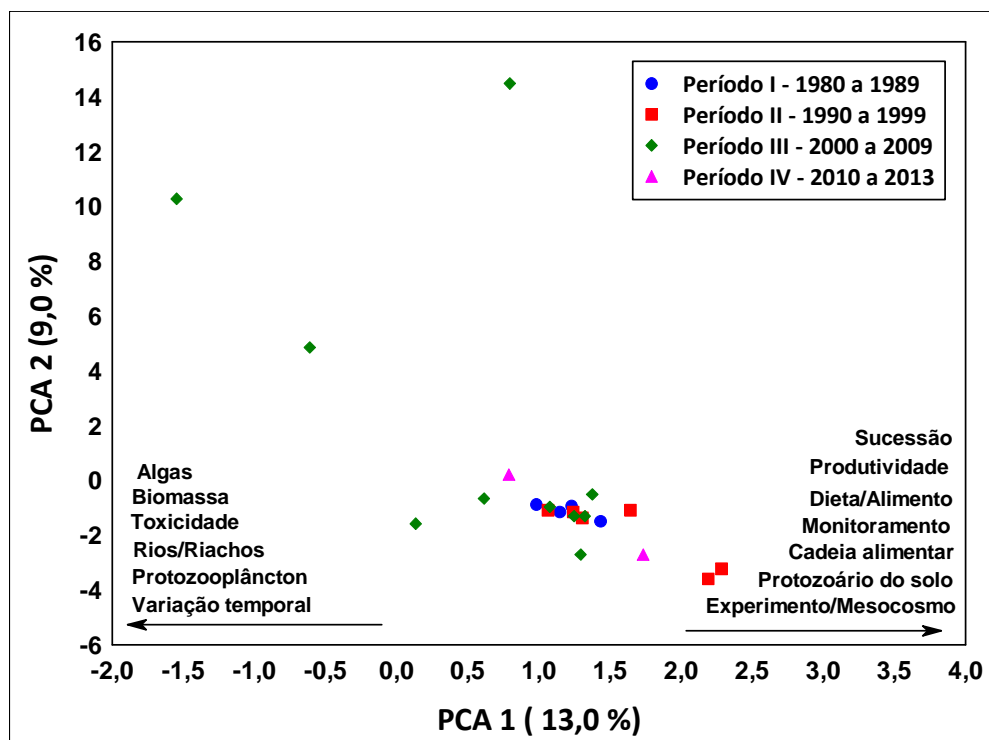
**Fig. 9** Distribuição temporal do número de autores das publicações de cunho ecológico selecionadas com o termo “*flagellate protozoa*” (n=74) na base *Scopus* sobre até outubro de 2013.



**Fig. 11** Distribuição temporal das citações ordenadas por suas fontes (autocitações e citações por terceiros) das publicações de cunho ecológico selecionadas com o termo “*flagellate protozoa*” (n=74) na base *Scopus* até outubro de 2013.



**Fig. 12** Principais objetivos das publicações de cunho ecológico selecionadas com o termo "flagellate protozoa" (n=74) na base *Scopus* até outubro de 2013.



**Fig. 13** Análise de Componente Principais (PCA) realizada com as palavras-chave encontradas nas publicações com cunho ecológico selecionadas com o termo "flagellate protozoa" (n=74) na base *Scopus* até outubro de 2013. Em destaque as palavras-chave que mais contribuíram para a formação dos eixos.

## 2.4 DISCUSSÃO

### 2.4.1 Panorama geral das pesquisas sobre protozoários flagelados

Os resultados encontrados mostraram que nas últimas três décadas a literatura científica mundial, sobre os protozoários flagelados se desenvolveu intensamente. Além disso, três fases distintas puderam ser identificadas através da análise da tendência temporal das publicações sobre este assunto. A primeira fase aconteceu entre os anos de 1935 e 1980, onde por cerca de cinco décadas, as publicações eram muito raras e esparsas, provavelmente, porque nessa fase a cultura de publicar os resultados alcançados ainda não era bem difundida, e porque esse assunto era quase completamente desconhecido pelos pesquisadores e, por conta disto, pouco explorado. A segunda fase ocorreu entre os anos de 1981 e 2000, onde pode ser observado um rápido e intenso incremento das publicações, provavelmente, por causa da tendência natural de desenvolvimento científico e tecnológico ocorrido nas últimas décadas, conforme é relatado por vários autores (e.g. Vanti 2002; Zanotto 2002; Hill 2004; King 2004; Jappe 2007; etc.). A terceira fase aconteceu entre os anos de 2001 e 2013, onde o número de publicações, embora alto, passou a assumir uma tendência de estabilização, provavelmente, por causa do desinteresse dos pesquisadores pelo assunto, que vem perdendo o caráter de inédito observado especialmente nas décadas de 80 e 90.

Os assuntos que foram mais pesquisados ao longo desses anos são relativos principalmente às áreas de interesse médico, tais como, imunologia, microbiologia, bioquímica, genética, biologia molecular e parasitologia. Este direcionamento das pesquisas para um foco em específico pode estar relacionado com o fato de muitas espécies de protozoários flagelados serem causadoras de doenças graves na população humana, como é o caso da espécie *Trypanosoma cruzi* (Carlos J. R. Chagas 1909), causadora da doença de Chagas, ou ainda da espécie *Giardia lamblia* (Lambl 1859) Kofoid & Christiansen, 1915, causadora da giardíase. Além disto, o prejuízo econômico causado por algumas espécies de protozoários flagelados parasitas (e.g. *Ichthyobodo necator* - Henneguy 1883; causador da ictiobodose) em muitas espécies de peixe comerciais (Callahan et al. 2005) pode ser outra causa provável deste direcionamento das pesquisas para algumas destas áreas. Já as pesquisas realizadas na área ambiental, embora um pouco menos expressivas, foram direcionadas principalmente para ambientes aquáticos continentais e marinhos.

Muitos países já produziram algum tipo de informação científica sobre os protozoários flagelados, entretanto, as pesquisas estão concentradas principalmente nos países do

continente europeu (55% das publicações) e em alguns países do continente americano (33% das publicações), especialmente nos países da América do Norte. Os países que mais produziram informações científicas sobre os protozoários flagelados foram justamente aqueles com maior desenvolvimento econômico, como Estados Unidos, Reino Unido e Alemanha, respectivamente. Segundo Jappe (2007), atualmente, a atividade científica ainda é altamente concentrada por poucos países desenvolvidos economicamente. Muitos autores têm demonstrado que a América do Norte e a Europa lideram anualmente a produção de informações científicas em todo mundo (e.g. Hill 2004; Holmgren e Schnitzer 2004; King 2004). Os resultados corroboram essa afirmação ao demonstrar que os estudos sobre os protozoários flagelados também estão mais concentrados em países da América do Norte e Europa. Esse maior número de pesquisas publicadas pelos países desenvolvidos economicamente reflete o grau de investimento financeiro em infra-estrutura, equipamentos e remuneração dos pesquisadores para o desenvolvimento da ciência local (Holmgren e Schnitzer 2004).

Por outro lado, embora os países em desenvolvimento recebam menores investimentos financeiros e ainda enfrentem a barreira do idioma (Fazey et al. 2005), a produção científica deles cresceu bastante nos últimos 20 anos, principalmente a produção do Brasil, México, Argentina e Chile (Hill 2004). Atualmente, o número de publicações por dólar investido em pesquisa e em desenvolvimento é maior na América Latina do que nos Estados Unidos e Canadá (Holmgren e Schnitzer 2004). Os resultados reforçam essa tendência, pois o Brasil também se destacou ao ser considerado o quarto país que mais produziu informação científica sobre os protozoários flagelados. Essa produtividade científica expressiva do Brasil pode ser atribuída ao grande investimento do governo brasileiro em ciência através da criação e melhoria de cursos de pós-graduação, concessão de bolsas de pesquisas e publicação de editais de financiamento de pesquisas desde a década de 1970 (Melo et al. 2006).

#### 2.4.2 Panorama geral das pesquisas de cunho ecológico realizadas sobre os protozoários flagelados

Embora os protozoários flagelados participem de muitos processos biológicos importantes, o papel que eles desempenham no metabolismo de muitos ecossistemas ainda é pouco compreendido, pois os estudos ecológicos conduzidos sobre eles ainda são incipientes. Os resultados encontrados no corroboram essa afirmação, pois até o presente momento foram publicadas apenas 74 pesquisas de cunho ecológico a respeito dos flagelados na Base

*SciVerse Scopus*. Essa carência de estudos sugere que existam, ainda, muitas lacunas teóricas a serem preenchidas neste ramo do conhecimento. É provável que essas lacunas tenham sido geradas pelas grandes dificuldades metodológicas encontradas pelos pesquisadores, durante o processamento e análise das amostras contendo esses organismos, que possuem corpo delgado e bastante sensível, além de extremamente pequenos (Arndt et al. 2000; Kiss et al. 2009). Em função disto, muitos estudos, especialmente os que são realizados em ambientes aquáticos, possuem baixo nível de detalhamento taxonômico, pois os flagelados são tratados apenas como “caixas pretas funcionais” devido à incapacidade de se identificar muitas espécies utilizando métodos de fixação e contagem tradicionais (Kiss et al. 2009).

Apesar do número de pesquisas ecológicas sobre os flagelados ainda ser baixo, a quantidade publicada a cada ano tem aumentado significativamente, especialmente nas duas últimas décadas, conforme demonstrado pelos resultados. As pesquisas de cunho ecológico seguiram o mesmo padrão de variação temporal das pesquisas não ecológicas, sendo que três fases também puderam ser identificadas através da análise de tendência temporal das publicações ecológicas. A primeira fase aconteceu entre os anos de 1980 e 1990, onde as publicações também eram muito raras e esparsas, provavelmente, porque a ecologia dos protozoários flagelados ainda era um assunto quase que completamente desconhecido pelos pesquisadores e, por conta disto, pouco explorado. A segunda fase ocorreu entre os anos de 1991 e 2000, onde pode ser observado um ligeiro incremento das pesquisas ecológicas, provavelmente, por causa do impacto do conceito de “elo microbiano” (Azam et al. 1983), que impulsionou as pesquisas ecológicas ao propor uma nova forma de se pensar o metabolismo dos ecossistemas aquáticos. A terceira fase aconteceu entre os anos de 2001 e outubro de 2013, onde o número de publicações aumentou ainda mais do que na década passada, demonstrando que o interesse dos pesquisadores por este assunto continua crescendo consideravelmente nos últimos anos.

Em geral, os 54 periódicos que publicaram informações ecológicas a respeito dos protozoários flagelados, possuem fator de impacto bastante expressivo, com valor médio de aproximadamente 2,681. Os 10 periódicos que mais publicaram informações ecológicas sobre os flagelados também possuem fator de impacto bastante expressivo, com valor médio de aproximadamente 2,150. Embora alguns autores critiquem a capacidade do fator de impacto de um periódico de expressar a qualidade e a importância das publicações (Rossner et al. 2007), esses resultados são indicativos diretos da qualidade das informações ecológicas produzidas a respeito dos flagelados. Isso porque a qualidade dos periódicos está diretamente relacionada com a qualidade das pesquisas publicadas por eles, pois geralmente o corpo

editorial de um periódico de excelência é composto por revisores de instituições de ensino e pesquisa de alto prestígio científico, o que torna o processo de revisão, por pares, bem mais criterioso e exigente, justificando assim, a relação entre fator de impacto dos periódicos e qualidade dos artigos publicados por eles.

Os resultados encontrados demonstraram que as pesquisas sobre a ecologia dos flagelados também estão mais concentradas nos países do continente europeu (54% das publicações) e nos países do continente americano (24% das publicações). A análise de covariância corrobora esse padrão ao demonstrar que o número de publicações tem crescido de forma desproporcional entre os continentes ao longo dos anos. Em geral, os países que mais produziram informações sobre a ecologia dos flagelados foram Alemanha, Brasil, Estados Unidos, China, Japão e Suécia. Esse resultado reflete a importância do investimento financeiro em pesquisa e ainda demonstra que a distribuição espacial das pesquisas sobre a ecologia dos flagelados está em consonância com a distribuição espacial das demais pesquisas sobre os flagelados, realizadas em outras sub-áreas do conhecimento. Isso evidencia ainda, que os países que mais investem recursos financeiros em pesquisa também são os que produzem uma maior variedade de informações científicas, nos mais variados campos do conhecimento. Por outro lado, a desigualdade na produtividade científica entre países desenvolvidos e países em desenvolvimento, também é reforçada pela cultura acadêmica dos países em desenvolvimento de publicar a maioria de suas pesquisas em periódicos regionais, que não são indexados nas principais bases de dados bibliográficos internacionais (Melo et al. 2006).

Em relação aos habitats estudados, os resultados obtidos mostraram que uma grande variedade de habitats já foi estudada, no entanto, alguns mais do que outros, como é o caso dos rios/riachos, mar, solo, lagos/lagoas continentais, planícies de inundação, sistemas de tratamento de água e tanques de aquicultura. Os ecossistemas aquáticos (lagos, rios, estuários, mares e oceanos) foram os mais estudados, provavelmente, porque a maioria dos protozoários de vida livre, inclusive os flagelados, é tipicamente aquática (Godinho e Regali-Selegim 1999). Essa ocorrência predominante dos flagelados em ambientes aquáticos pode explicar o fato da análise de covariância ter evidenciado que a razão de aumento do número de publicações ecológicas, ao longo dos anos, não variou entre os tipos de habitat.

Já o número de coautorias das pesquisas ecológicas sobre os flagelados, praticamente duplicou ao longo dos anos. Esse resultado corrobora a tendência de aumento significativo das coautorias de artigos internacionais ao longo dos anos observada por outros autores (Archibugi e Coco 2004; Jappe 2007). Segundo Abramo et al. (2011), as pesquisas que



recebem colaborações de outros autores apresentam uma melhor qualidade do que aquelas executadas por apenas um autor. Além disso, de acordo com esses autores, essas publicações normalmente recebem mais citações e costumam ser publicadas em revistas com fator de impacto melhor. Muitos problemas científicos poderiam ser resolvidos muito mais rapidamente, se a cooperação científica entre pesquisadores de países desenvolvidos e países em desenvolvimento fosse maior (Holmgren e Schnitzer 2004).

Por outro lado, o número de citações das pesquisas ecológicas apresentou um padrão inverso, devido à diminuição significativa das citações ao longo dos anos. Em geral, o número de citações depende muito do ano de publicação (Yu e Li 2007) e por isso, normalmente, artigos mais antigos tendem a ser mais citados do que os artigos mais recentes (Carneiro et al. 2008). Além disso, a maioria das pesquisas sobre a ecologia dos flagelados recebeu poucas citações, demonstrando que o interesse dos pesquisadores por este assunto ainda é pequeno, pois o número de citações também reflete o grau de interesse dos pesquisadores sobre um determinado assunto. Somente 5 publicações ecológicas receberam mais do que 50 citações (Iseki et al. 2002: 183 citações; Pedersen 1990: 110 citações; Bringmann e Kuehn 1980: 101 citações; Burford et al. 2003: 77 citações; Cavalier-Smith e Chao 1995: 66 citações). Em geral, os temas pesquisados por estas publicações muito citadas são assuntos de grande relevância ecológica (e.g. fotorregulação; bioindicação e manejo da qualidade da água; ecotoxicologia e relações filogenéticas) e servem de subsídio de muitas ações de gestão ambiental, justificando assim, o grande interesse dos pesquisadores por estas publicações. Em contrapartida, o número de autocitações encontradas nestas pesquisas não sofreu alterações significativas ao longo dos anos, permanecendo constante e relativamente baixo. A citação é influenciada por uma multiplicidade de fatores e as razões que levam um autor a citar de uma determinada forma podem ser sérias ou frívolas (Macias-Chapula 1998). Neste caso, parece que as razões que motivaram os pesquisadores a citarem as publicações ecológicas foram embasadas em critérios sérios.

Ao longo dos anos, as pesquisas sobre a ecologia dos flagelados perseguiram uma ampla gama de objetivos, porém, os objetivos mais estudados foram à estrutura e dinâmica espacial e temporal da comunidade (38% das pesquisas), as interações tróficas dos flagelados com outras comunidades microbianas (20% das pesquisas) e os aspectos bioquímicos, imunológicos e/ou fisiológicos desses organismos (12% das pesquisas). Isso demonstra que os estudos a respeito da ecologia dos flagelados ainda são bastante primários e possuem caráter basicamente descritivo, uma vez que boa parte das pesquisas visou principalmente levantar valores de referência dos atributos básicos desta comunidade, como abundância, composição

e diversidade de espécies. Apesar disso, as informações ecológicas a respeito da estrutura e dinâmica dessa comunidade ainda são bastante incipientes em muitos ecossistemas, pois a maioria dos estudos foi realizada em ambientes aquáticos. Outro aspecto bastante investigado por estas pesquisas foi o papel ecológico dos flagelados nas teias alimentares aquáticas. A mudança de paradigma proposta por Azam e colaboradores (Azam et al. 1983) impulsionou estes estudos, tendo em vista que, muitos pesquisadores buscaram comprovar a importância dos protozoários, entre eles os flagelados heterotróficos, e das bactérias no processo de remineralização de nutrientes e na transferência de energia para os níveis tróficos superiores, em ambientes aquáticos (Auer et al. 2004).

Além disso, a análise de componentes principais demonstrou que o foco dos trabalhos ecológicos sobre os flagelados publicados até outubro de 2013, não sofreu mudanças acentuadas ao longo dos anos. No entanto, os trabalhos mais antigos apresentaram uma ligeira tendência de focar mais as relações tróficas desta comunidade, do que os trabalhos atuais que apresentaram focos mais difusos. Carneiro et al. (2008) também ordenaram as palavras-chaves das publicações sobre o fitoplâncton e conseguiram identificar mudanças temporais muito mais claras na literatura científica sobre o fitoplâncton do que as encontradas na literatura científica a respeito dos flagelados. Isso sugere também que a análise de componentes principais (PCA) consegue realmente captar, através das palavras-chave, as tendências temporais no foco das pesquisas, quando elas existem. Assim, fica claro que os pesquisadores que estudaram a ecologia dessa comunidade não foram motivados a escolherem o objetivo específico de suas pesquisas por causa do impacto da publicação de um determinado assunto, ou por “*modismo científico*”, como comumente é observado em outras áreas, mas por outros critérios de ordem pessoal.

Atualmente, muitos aspectos ecológicos a respeito dos flagelados ainda são pouco explorados e, por conseguinte, pouco compreendidos, dentre eles destacam-se, o uso desses organismos na aquicultura; os padrões biogeográficos e espaciais; as flutuações temporais em longo prazo; o potencial ecotoxicológico; os aspectos filogenéticos e taxonômicos; os aspectos bioquímicos, fisiológicos e imunológicos; o potencial de bioindicação e monitoramento das condições ambientais; a influência do clima global e das mudanças climáticas sobre o metabolismo desses organismos; entre outros. Dessa forma, torna-se fundamental e inadiável o desenvolvimento de pesquisas para a compreensão destes assuntos tão relevantes que ainda não foram explorados, sobretudo, em países com menor desenvolvimento econômico e científico.

É óbvio que a cienciometria não objetiva substituir os especialistas, pelo contrário, objetiva tornar a pesquisa visível e analisável, de modo que os especialistas tenham ao seu alcance informações adequadas e conseqüentemente, possam formular uma opinião mais embasada e ainda identificar quais áreas precisam de maior preocupação e investimento (Rosseau 1998). Assim, os resultados obtidos revelaram um cenário científico carente, pois existem enormes lacunas que precisam ser preenchidas para a compreensão do papel ecológico dos protozoários flagelados, nos mais variados tipos de ecossistemas. Deste modo, é fundamental que os países passem a fomentar e incentivar, ainda mais, a formação de pesquisadores e centros de pesquisa neste campo do conhecimento para que estas lacunas sejam preenchidas o quanto antes, pois estes organismos sustentam uma enorme biodiversidade e são responsáveis pela manutenção de muitos processos ecológicos importantes.

## REFERÊNCIAS

- Abramo, G., D'Angelo, C. A. & Solazzi, M. (2011). The relationship between scientists' research performance and the degree of internationalization of their research. *Scientometrics*, 86(2), 629-643.
- Archibugi, D. & Coco, A. (2004). International partnerships for knowledge in business and academia: A comparison between Europe and the USA. *Technovation*, 24(7), 517-528.
- Arndt, H., Dietrich, D., Auer, B. & Cleven, E. J. (2000). Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems. In Leadbeater, B. S. C & Green, J. C. (Eds.), *The Flagellates* (pp. 240-268). London: Taylor and Francis.
- Auer, B., Elzer, U. & Arndt, H. (2004). Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation. *Journal of Plankton Research*, 26(6), 697-709.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A. & Thingstad, F. (1983). The ecological role of water column microbes in the sea. *Marine Ecology-Progress Series*, 10, 257- 263.
- Bini, L. M., Diniz-Filho, J. A. F., Carvalho, P., Pinto, M. P. & Rangel, T. F. L. V. B. (2005) Lomborg and the litany of biodiversity crisis: what the peer review literature says? *Conservation Biology*, 19(4), 1301-1305.
- Bringmann, G. & Kuehn, R. (1980). Comparison of the toxicity thresholds of water pollutants to bacteria, algae, and protozoa in the cell multiplication inhibition test. *Water Research*, 14(3), 231-241.

- Budilova, E. V., Drogalina, J. A. & Teriokhin, A. T. (1997). Principal trends in modern ecology and its mathematical tools: an analysis of publications. *Scientometrics* 39(2), 147-157.
- Burford, M. A., Thompson, P. J., McIntosh, R. P., Bauman, R. H. & Pearson, D. C. (2003). Nutrient and microbial dynamics in high-intensity, zero-exchange shrimp ponds in Belize. *Aquaculture*, 219(1/4), 393-411.
- Callahan, H. A., Litaker R. W. & Noga E. J. (2005). Genetic relationships among members of the *Ichthyobodo necator* complex: implications for the management of aquaculture stocks. *Journal of Fish Diseases*, 28(2), 111-118.
- Camargo, J. C. & Velho, L. F. M. (2010). Composition and species richness of flagellate protozoa from environments associated to the Baía River (Mato Grosso do Sul State, Brazil): influence of the hydrological period and the connectivity. *Acta Scientiarum. Biological Sciences Maringá*, 32(4), 349-356.
- Carneiro, F. M., Nabout, J. C. & Bini, L. M. (2008). Trends in the scientific literature on phytoplankton. *Limnology*, 9(2), 153-158.
- Cavalier-Smith, T. & Chao, E. E. (1995). The Opalozoan Apusomonas is Related to the Common Ancestor of Animals, Fungi, and Choanoflagellates. *Proceedings The Royal of Society B*, 261(1360), 1-6.
- Dias, J. D., Simões, N. R. & Bonecker, C. C. (2012). Net cages in fish farming: a scientometric analysis (Tanques rede em piscicultura: uma análise cienciométrica). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 24(1), 12-17.
- Duarte, C. M. (1999). Seagrass ecology at the turn of the millennium: challenges for the new century. *Aquatic Botany*, 65(1), 7-20.
- Esteves, F. A. (1998). *Fundamentos de Limnologia*. Rio de Janeiro: Editora Interciência.
- Fazey, I., Fischer, J. & Lindenmayer, D. B. (2005). What do conservation biologists publish? *Biological Conservation*, 124(1), 63-73.
- Garfield, E. (1992). Contract research services at ISI. Citation analysis for governmental, industrial and academic clients. *Current Contents*, 23, 5-13.
- Godinho, M. J. L. & Regali-Selegim, M. H. (1999). Diversidade no reino protista: protozoários de vida livre. In Joly, C. A. & Bicudo, C. E. M. (Eds.), *Microrganismos e Vírus* (pp. 83-91). São Paulo: FAPESP.
- Gotelli, N. J. & Ellison, A. M. (2004). *A primer of ecological statistics*. Massachusetts: Sinauer Associates.

- Hill, D. L. (2004) Latin America shows rapid rise in S&E articles. *InfoBrief-NSF*, 04(336), 1-9.
- Holmgren, M. & Schnitzer, S. A. (2004). Science on the rise in developing countries. *Plos Biology*, 2(1), 10-13.
- Iseki, M., Matsunaga, S., Murakami, A., Ohno, K., Shiga, K., Yoshida, K., Sugai, M., Takahashi, T., Hori, T. & Watanabe, M. (2002). A blue-light-activated adenylyl cyclase mediates photoavoidance in *Euglena gracilis*. *Nature*, 415(28), 1047-1051.
- Jackson, D. A. (1993). Stopping rules in principal components analysis: Comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology*, 74(8), 2204-2214.
- Jappe, A. (2007). Explaining international collaboration in global environmental change research. *Scientometrics*, 71(3), 367-390.
- King, D. A. (2004). The scientific impact of nations. *Nature*, 430(15), 311-316.
- Kiss, A. k., Ács, E., Kiss, K. T & Török, J. K. (2009). Structure and seasonal dynamics of the protozoan community (heterotrophic flagellates, ciliates, amoeboid protozoa) in the plankton of a large river (River Danube, Hungary). *European Journal of Protistology*, 45(2), 121-138.
- Lawler, J. J., Aukema, J. E., Grant, J. B., Halpern, B. S., Kareiva, P., Nelson, C. R., Ohleth, K., Olden, J. D., Schlaepfer, M. A., Silliman, B. R. & Zaradic, P. (2006). Conservation science: a 20-year report card. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(9), 473-480.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) Numerical ecology, 2nd edn. Amsterdam: Elsevier.
- Macias-Chapula, C. A. (1998). O papel da informetria e da cienciomtria e sua perspectiva nacional e internacional. *Ciência da Informação*, 27(2), 134-140.
- McCune, B. & Mefford, M. J. (1999). Pc-Ord. Multivariate analysis of ecological data, version 4.01. MjM Software. Oregon: Gleneden Blach.
- Melo, A. S., Bini, L. M. & Carvalho, P. (2006) Brazilian articles in international journals on Limnology. *Scientometrics*, 67(2), 187-199.
- Merton, R. K. (1957). Social and democratic social structure. In: Merton, R. K. (Ed.), *Social Theory and Social Structure* (pp. 550-561). Glencoe: The Free Press.
- Neff, M. W. & Corley, E. A. (2009). 35 years and 160,000 articles: A bibliometric exploration of the evolution of ecology. *Scientometrics*, 80(3), 659-684.
- Okubo, Y. (1997). Bibliometric indicators and analysis of research systems: methods and examples. Paris: OCDE/GD.

- Pedersen, K. (1990). Biofilm development on stainless steel and PVC surfaces in drinking water. *Water Research*, 24(2), 239-243.
- Pinto, M. P., Bini, L. M. & Diniz-Filho, J. A. F. (2002). Quantitative analysis of the influence of a new ecological paradigm: spatial autocorrelation (Análise quantitativa da influência de um novo paradigma ecológico: autocorrelação espacial). *Acta Scientiarum. Biological Sciences Maringá*, 25(1), 137-143.
- Rogerson, A. & Detwiler, A. (1999). Abundance of airborne heterotrophic protists in ground level air of South Dakota. *Atmospheric Research*, 51(1), 35-44.
- Rossner, M., Epps, H. V. & Hill, E. (2007) Show me the data. *The Journal of Cell Biology*, 179(6), 1091-1092.
- Rousseau, R. (1998). Indicadores bibliométricos e econométricos para a avaliação de instituições científicas. *Ciência da Informação*, 27(2), 149-158.
- Schwind, L. T. F., Dias, J. D., Joko, C. Y., Bonecker, C. C & Lansac-Tôha, F. A. (2013). Advances in studies on testate amoebae (Arcellinida and Euglyphida): a scientometric approach. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 35(4), 549-555.
- Sipaúba-Tavares, L. H. & Rocha, O. (2003). Produção de plâncton (Fitoplâncton e Zooplâncton) para alimentação de organismos aquáticos. São Carlos: RIMA.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1991). Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York: W. H. Freeman and Company.
- Spinak, E. (1996). Dicionário enciclopédico de bibliometria, cienciometria e informetria. Caracas: Unesco.
- Spinak, E. (1998). Indicadores cienciometricos. *Ciência da Informação*, 27(2), 141-148.
- Statsoft Inc. (1996). Statistica for Windows. Computer program manual. Tulsa: Statistica.
- Turley, C. M., Lochte, K. & Patterson, D. J. (1988). A barophilic flagellate isolated from 4.500 m in mid-North Atlantic. *Deep Sea Research*, 35, 1079-1092.
- Van Raan, A. F. J. (1997). Scientometrics: state-of-art. *Scientometrics*, 38(1), 205-218.
- Vanti, N. A. P. (2002) From bibliometry to webometry: a conceptual exploration of several forms of measuring information and knowledge. (Da bibliometria à webometria: uma exploração conceitual dos mecanismos utilizados para medir o registro da informação e a difusão do conhecimento). *Ciência da Informação*, 31(2), 152-162.
- Yu, G. & Li, Y. J. (2007) Parameter identification of the observed citation distribution. *Scientometrics* 71(2), 339-348.
- Zanotto, E. D. (2002). Scientific and technological development in Brazil. The widening gap. *Scientometrics*, 55(3), 411-419.

### 3 FATORES REGULADORES DA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DA COMUNIDADE DE PROTOZOÁRIOS FLAGELADOS (PROTISTA: MASTIGOPHORA) NA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ

#### RESUMO

Atualmente existe um intenso debate acerca dos padrões de distribuição espacial dos microrganismos, que eram tradicionalmente considerados ubíquos. As planícies de inundação oferecem uma boa oportunidade empírica para se produzir informações para subsidiar esse debate. Em função disso, foi delineado para: *i*) conhecer a estrutura da comunidade de protozoários flagelados da planície de inundação do rio Paraná; *ii*) avaliar a influência da sazonalidade do regime hidrológico e da conectividade hidrológica sobre a estrutura desta comunidade nestes ambientes; *iii*) identificar o padrão de distribuição espacial dos protozoários flagelados em planícies de inundação e ainda *iv*) determinar quais fatores (locais e/ou regionais) regulam a distribuição dessa comunidade neste tipo de ambiente. Para isso, foram amostrados 36 biótopos (3 lóticos, 4 semilóticos e 29 lênticos) da planície de inundação do alto rio Paraná, em dois períodos do regime hidrológico (seca e cheia), sendo que a primeira amostragem realizada no período de seca (Setembro/2010) e a segunda no período de cheia (Fevereiro/2012). Os protozoários flagelados foram coletados através da passagem de frasco na subsuperfície da coluna de água de cada ambiente. A comunidade de protozoários flagelados foi representada por 171 táxons nos ambientes estudados. Essa elevada riqueza de espécies foi sustentada principalmente pela ordem Euglenida, que contribuiu com aproximadamente 68% da composição total de espécies. A análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) mostrou que os padrões de abundância e de composição de espécies da comunidade de protozoários flagelados se diferem tanto entre os períodos, quanto entre os tipos de ambientes estudados, demonstrando que a estrutura dessa comunidade é significativamente influenciada pela sazonalidade do regime hidrológico e pela conectividade hidrológica dos ambientes estudados. Em relação aos padrões de distribuição espacial, a análise de autocorrelação espacial mostrou que apenas a estrutura qualitativa (composição de espécies) desta comunidade está espacialmente estruturada, em ambos os períodos do regime hidrológico, enquanto que a estrutura numérica desta comunidade apresenta um padrão de distribuição aleatório. Esse resultado sugere que a hipótese de ubiquidade dos microrganismos não pode ser empregada para os flagelados nesta planície de inundação. A análise de redundância parcial (RDAP) mostrou que a maior parte da variação dos atributos da comunidade de protozoários flagelados permaneceu inexplicada (variação residual), não podendo ser atribuída nem aos fatores ambientais e nem aos fatores espaciais inclusos na RDAP. Alguns fatores que não foram inclusos na RDAP, podem ter estruturado a variação dessa comunidade, podendo-se destacar, entre eles, as interações bióticas (predação e/ou competição) dos flagelados com as outras comunidades aquáticas; variações hidrológicas e/ou morfométricas; variações climáticas e ainda eventos estocásticos. Apenas a abundância foi regulada significativamente pelos fatores ambientais durante o período de cheia, demonstrando que nesse período a estrutura numérica da comunidade de protozoários flagelados segue a dinâmica “*Species Sorting*”.

**Palavras-Chave:** Protoplâncton. Distribuição espacial. Ecologia de comunidades. Pulso de inundação. Planície de inundação.

## Factors controlling the spatial distribution of the flagellate protozoa community (Protista: Mastigophora) in the Upper Paraná River floodplain

### ABSTRACT

Currently, there is much debate about the spatial distribution of microorganisms, which were traditionally considered ubiquitous. Floodplains provide a good empirical opportunity to produce information to support this debate. In this context, this study was designed: *i*) to understand the community structure of flagellate protozoa of the Paraná River floodplain; *ii*) to evaluate the influence of seasonality of hydrological regime and hydrological connectivity on the structure of this community in these environments; *iii*) to identify the spatial distribution pattern of flagellate protozoa in floodplains and *iv*) to determine which factors (local and/or regional) control the distribution of this community in this type of environment. To this end, 36 biotopes were sampled (3 lotic, 29 lentic and 4 semilotic) of the Upper Paraná River floodplain, in two periods of the hydrological regime (drought and flood), the first sampling conducted during the dry period (September 2010), and the second, during the flood period (February 2012). Flagellate protozoa were collected with a flask, under the water surface of each environment. The flagellate protozoa community comprised 171 taxa in the studied environments. This high species richness was mainly represented by the order Euglenida, which contributed about 68% of the total composition of species. The permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) showed that the patterns of abundance and composition of species are different between periods and between types of environments examined, demonstrating that this structure is significantly affected by seasonality of the hydrological regime and connectivity of the environments. Regarding the patterns of spatial distribution, the spatial autocorrelation analysis evidenced that only the qualitative structure (species composition) of this community was spatially structured in both hydrological periods, while the numerical structure showed a random distribution pattern. This result suggests that the microbial ubiquity hypothesis cannot be applied to flagellate of this floodplain. The partial redundancy analysis (pRDA) showed that most of the variation of attributes of flagellate protozoa community remained unexplained (residual variation) and cannot be assigned to neither environmental nor spatial factors included in the pRDA. Some factors that were not included in the pRDA may have structured the variation of this community, including the biotic interactions (predation and/or competition) of flagellates with other aquatic communities; hydrological and/or morphometric variations; climate variability and also stochastic events. Only abundance was significantly controlled by environmental factors during the flood period, demonstrating that in this period the numerical structure of the flagellate protozoa community follows the "*Species Sorting*" dynamics.

**Keywords:** Protoplankton. Spatial distribution. Community ecology. Flood pulse. Floodplain.



### 3.1 INTRODUÇÃO

A ecologia busca, desde os primórdios, entender os padrões de abundância, distribuição e diversidade das espécies. Apesar disso, até pouco tempo ainda se acreditava que esses padrões eram regulados apenas pelo nicho, que permitia a coexistência das espécies em um mesmo habitat (Hutchinson, 1959). Além disso, a maioria dos estudos ecológicos tradicionais assumia que as comunidades biológicas eram fechadas e isoladas, e que somente fatores internos a elas afetavam suas propriedades, bem como as interações ecológicas entre seus componentes (Leibold et al., 2004). Todavia, estudos mais recentes têm demonstrado que a estrutura das comunidades biológicas é resultado da soma de múltiplos processos agindo em várias escalas (Hubbell, 2001). Tem sido proposto ainda que as comunidades locais não são isoladas, pois elas interagem entre si através do fluxo contínuo de indivíduos. Esse intercâmbio dinâmico de indivíduos em grandes escalas foi chamado de metacomunidades por Gilpin e Hanski (1991). Este conceito foi baseado na teoria de metapopulações e tem como axioma central as relações espaciais que até então eram negligenciadas (Leibold et al., 2004).

Mais recentemente Leibold et al. (2004) avaliaram dados teóricos e empíricos de diversas comunidades biológicas e propuseram 4 tipos de metacomunidades baseando-se na importância relativa da heterogeneidade ambiental, dos processos de controle de nicho e dos processos de dispersão para a estruturação das comunidades biológicas. (i) O primeiro tipo de metacomunidade proposto, chamado “*Patch-dynamic*”, assume que as manchas de habitats são todas idênticas (sendo ocupadas ou não) e capazes de conter populações de espécies diferentes. Nesse modelo a diversidade local de espécies é limitada pela dispersão, sendo a dinâmica espacial dominada pela extinção e colonização locais. (ii) O segundo tipo, chamado “*Species-sorting*”, assume que os locais são vistos como heterogêneos em alguns fatores, formando gradientes de recursos suficientemente fortes para determinar a variação na estrutura da comunidade. Neste modelo a dispersão é importante porque permite mudanças na composição de espécies para acompanhar as alterações das condições ambientais locais. (iii) O terceiro tipo, chamado “*Mass effects*”, enfoca os efeitos da imigração e emigração sobre a dinâmica das populações, onde os locais com condições favoráveis são considerados fontes, porque produzem indivíduos excedentes que migram para locais chamados de drenos, que não poderiam persistir sem essa imigração continuada. Nesse modelo a dispersão atua como agente homogeneizador da estrutura da metacomunidade independentemente das condições locais do ambiente. (iv) O quarto tipo chamado “*Neutral*” propõe que todas as espécies são

similares em sua habilidade de competição, movimento e fitness (Hubbell, 2001) e a limitação da dispersão é o mecanismo mais importante que regula a estrutura da metacomunidade.

Os primeiros estudos que tentaram acoplar essa nova perspectiva espacial em seu escopo foram realizados, em sua grande maioria, com macrorganismos (especialmente com plantas e animais de grande porte), ficando os microrganismos quase completamente negligenciados (Green e Bohannan, 2006). Essa escassez de informações a respeito dos padrões de distribuição espacial dos microrganismos é preocupante, pois é provável que os microrganismos sustentem a maior parte da biodiversidade existente e também porque eles desempenham importante papel no funcionamento dos ecossistemas, uma vez que são importantes mediadores de muitos ciclos biogeoquímicos (Green e Bohannan, 2006; Tosvik et al., 2002; Bell et al., 2005; Morin e McGrady-Steed, 2004).

O conhecimento a respeito dos padrões biogeográficos dos microrganismos ainda se alicerça em idéias do início do século passado, mais especificamente na hipótese de “*Bass-becking*” (Baas-Becking, 1934), que defende a idéia de que “*tudo está em todo lugar, mas o ambiente seleciona*”. Essa hipótese atribui à ampla distribuição geográfica dos organismos unicelulares devido ao seu reduzido tamanho e elevada abundância, pois estas características aumentam a taxa e a distância geográfica da dispersão, de tal forma, que a limitação por esta torna-se inexistente, resultando em uma distribuição cosmopolita (Finlay e Clarke, 1999; Finlay, 2002; Fenchel e Finlay, 2004; Finlay e Fenchel, 2004). Entretanto, alguns estudos recentes já têm contestado essa idéia de cosmopolitismo para os microrganismos (Potapova e Charles, 2002; Telford et al., 2006; Vyverman et al., 2007; Heino et al., 2010, entre outros).

Nesse sentido, fica evidente a importância da dimensão espacial na estruturação de todas as comunidades, inclusive as microbianas. Por isso, torna-se necessário o desenvolvimento de pesquisas ecológicas com escalas espaciais mais amplas, capazes de englobar essa nova perspectiva ecológica, sem desconsiderar a importância dos fatores locais sobre as assembléias. É importante ressaltar ainda, que embora tenha crescido o interesse sobre o efeito da dispersão na diversidade de espécies, muitas questões ainda precisam ser respondidas (Cadotte e Fukami, 2005). As planícies de inundação oferecem uma ótima oportunidade para se testar empiricamente a influência dos fatores locais (e.g. variáveis ambientais) e dos fatores regionais (e.g. dispersão) sobre a estruturação das metacomunidades (Nogueira et al., 2010), pois possuem uma enorme diversidade de ambientes lóticos, semilóticos e lênticos. Estes ambientes são submetidos a trocas periódicas de matéria e energia com a paisagem de entorno devido à grande oscilação do nível de água, podendo ser observados dois períodos distintos, o de águas altas ou potamofase e o de águas baixas ou

limnofase (Junk et al., 1989; Neiff, 1990). A alternância sazonal entre estes períodos é considerada a principal função de força que regula o funcionamento e a estrutura das comunidades bióticas nesses “sistemas rio-planície de inundação” (Junk et al., 1989; Neiff, 1990).

Diante deste contexto, utilizaram-se os protozoários flagelados para contribuir com a ampliação do conhecimento a respeito dos padrões de distribuição espacial dos microrganismos. Os flagelados são reconhecidos como importantes componentes das comunidades planctônicas, pois são considerados um dos principais elos de transferência de matéria e energia para os níveis tróficos superiores e também um dos mais importantes remineralizadores de compostos orgânicos (Azam et al., 1983; Arndt et al., 2000). Além de contribuírem de forma bastante expressiva com a produção primária dos ecossistemas aquáticos (Safi e Hall, 1997). Apesar do importante papel ecológico que os flagelados desempenham, os estudos conduzidos sobre eles em todos os tipos de ambientes e locais ainda são bastante primários (Camargo e Velho, 2010), devido principalmente a uma série de problemas metodológicos, que já estão começando a ser solucionados (Kiss et al., 2009). A maioria das pesquisas realizadas com este grupo de organismos foi conduzida em países da Europa e da América do Norte, ficando os países da América Latina, África e Ásia bastante negligenciados, conforme apresentado no Manuscrito I desta tese. Especificamente na planície de inundação do alto rio Paraná, os trabalhos ecológicos a respeito desta comunidade ainda são bastante incipientes, destacando-se apenas os estudos conduzidos por Camargo e Velho (2010) e Silva (2011).

Nesse sentido, tem por objetivos: (1) conhecer a estrutura da comunidade de protozoários flagelados de 36 biótopos (rios, lagoas e canais) pertencentes a três subsistemas (Baía, Ivinheima e Paraná) da planície de inundação do alto rio Paraná, em dois períodos do regime hidrológico (seca e cheia); (2) avaliar a influência da sazonalidade do regime hidrológico e da conectividade hidrológica sobre a estrutura desta comunidade nestes ambientes durante o período estudado; (3) identificar o padrão de distribuição espacial dos protozoários flagelados nestes ambientes; (4) definir quais fatores (ambientais e/ou espaciais) são mais importantes para a estruturação da comunidade de protozoários flagelados nestes ambientes durante os períodos estudados e, por fim, (5) comparar os padrões observados aos padrões preditos pelos modelos teóricos da teoria de metacomunidades (*sensu* Leibold et al., 2004). Esses objetivos foram delineados a partir das seguintes predições:

(I) A flutuação sazonal do regime hidrológico e o grau de conectividade hidrológica dos ambientes aquáticos determinam mudanças na estrutura da comunidade de

protozoários flagelados da planície de inundação do alto rio Paraná. Considerando a abundância, espera-se que os maiores valores sejam observados no período de seca em lagoas fechadas e os menores durante o período de cheia em rios, canais e lagoas abertas, porque as inundações atuam como eventos perturbadores da estrutura numérica das comunidades aquáticas, tendo em vista, seu efeito de diluição. Considerando a composição de espécies, espera-se que os padrões de composição de espécies sejam diferentes entre os vários tipos de ambiente e entre os períodos estudados. Entretanto, espera-se que a composição taxonômica dos flagelados seja mais similar entre os tipos de ambientes durante o período de cheia do que durante o período de seca, considerando o efeito homogeneizador das inundações (*sensu* Thomaz et al., 2007).

(II) Embora, tradicionalmente, os microrganismos sejam considerados amplamente distribuídos (Finlay e Clarke, 1999; Finlay, 2002; Fenchel e Finlay, 2004; Finlay e Fenchel, 2004; entre outros), espera-se que na planície de inundação do alto rio Paraná os protozoários flagelados apresentem distribuição espacial estruturada promovida pela heterogeneidade de habitats e pelo fluxo unidirecional das inundações que dispersa direcionalmente os flagelados pela planície. Em função disto, as comunidades locais mais distantes só serão similares entre si, durante o período de águas altas, porque neste período ocorre um aumento da similaridade biológica e ambiental.

(III) Espera-se que durante o período de seca, a limitação da dispersão das espécies promovida pelo isolamento hidrológico da maioria dos corpos d'água, seja o mecanismo mais importante para a estruturação da comunidade de protozoários flagelados neste período (Thomaz et al., 2007). Por outro lado, espera-se que, durante o período de cheia, somente os fatores ambientais deverão estruturar a comunidade de protozoários flagelados, porque neste período a maioria dos ambientes está conectada aos rios, portanto, não ocorre limitação da dispersão. Desta forma, se durante o período de seca a estrutura da comunidade de protozoários flagelados for realmente regulada por fatores puramente espaciais, pressupõe-se que neste período essa comunidade siga a dinâmica dos modelos "*Patch Dynamics*" e/ou "*Neutral*", propostos por Leibold et al. (2004) e testados empiricamente por Cotteine (2005). Da mesma maneira, se durante o período de cheia a estrutura da comunidade de protozoários flagelados realmente for regulada apenas por fatores puramente ambientais pressupõe-se que neste período essa comunidade siga a dinâmica do modelo "*Species Sorting*". Caso a variação da estrutura desta comunidade for

explicada conjuntamente pelos fatores ambientais e espaciais pressupõem-se que esta comunidade siga a dinâmica do modelo “*Mass Effect*”.

## 3.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 3.2.1 Área de estudo

A área de estudo encontra-se inserida na planície de inundação do alto rio Paraná, que está situada na confluência dos estados brasileiros de Mato Grosso do Sul, Paraná e São Paulo (entre as latitudes de 22°40'S e 23°40'S e entre as longitudes de 53°10'W e 53°40'W), sendo considerado o último trecho não represado do rio Paraná em território brasileiro (Agostinho et al., 1994). A região do alto rio Paraná abrange cerca de um terço da bacia do rio Paraná, ocupando uma área de 891.000 km<sup>2</sup>, que corresponde a 10,5% do território brasileiro (Agostinho et al., 2004). Essa planície tinha originalmente uma extensão de 480 km, mas atualmente sua extensão restringe-se a menos de 230 km de comprimento e 20 km de largura, devido à criação à montante da Usina Hidrelétrica (UHE) Engenheiro Sérgio Mota (comumente conhecida como barragem de Porto Primavera) e à jusante da UHE de Itaipu (Souza-Filho e Steveaux, 1997). Nesse trecho, o rio Paraná apresenta um amplo canal anastomosado com reduzida declividade, que ora circunda pequenas ilhas, ora se estende ao longo de uma grande planície aluvial (Agostinho et al., 1994). Os principais contribuintes do rio Paraná neste trecho são os rios Ivaí, Paranapanema e Piquiri a leste e os rios Amambai, Baía, Iguatemi e Ivinheima a oeste (Agostinho et al., 2002). Todos os afluentes da margem direita desaguam em um conjunto de canais secundários formados pelo rio Baía, canal Curutuba e pelo baixo curso do rio Ivinheima (Agostinho et al., 2002). O clima dessa região, de acordo com o sistema de Köppen, é classificado como Cfa (clima tropical-subtropical), apresentando temperatura média anual de 22°C (com valores mínimos de -4 °C e máximos de 40 °C) e precipitação média anual de 1.400 mm (Itaipu Binacional, 2012).

Apesar da ocupação antrópica de parte da várzea do Rio Paraná e da regularização da descarga da água pelas barragens à montante, a área ainda desempenha papel fundamental na manutenção da biodiversidade regional (Agostinho et al., 2004). Esta região se destaca pela grande heterogeneidade ambiental devido à presença de inúmeras lagoas, ressacos, canais e rios. Em geral, estes ambientes sustentam uma elevada diversidade de espécies terrestres e aquáticas, que é mantida pelo regime de inundação, considerado a principal função de força

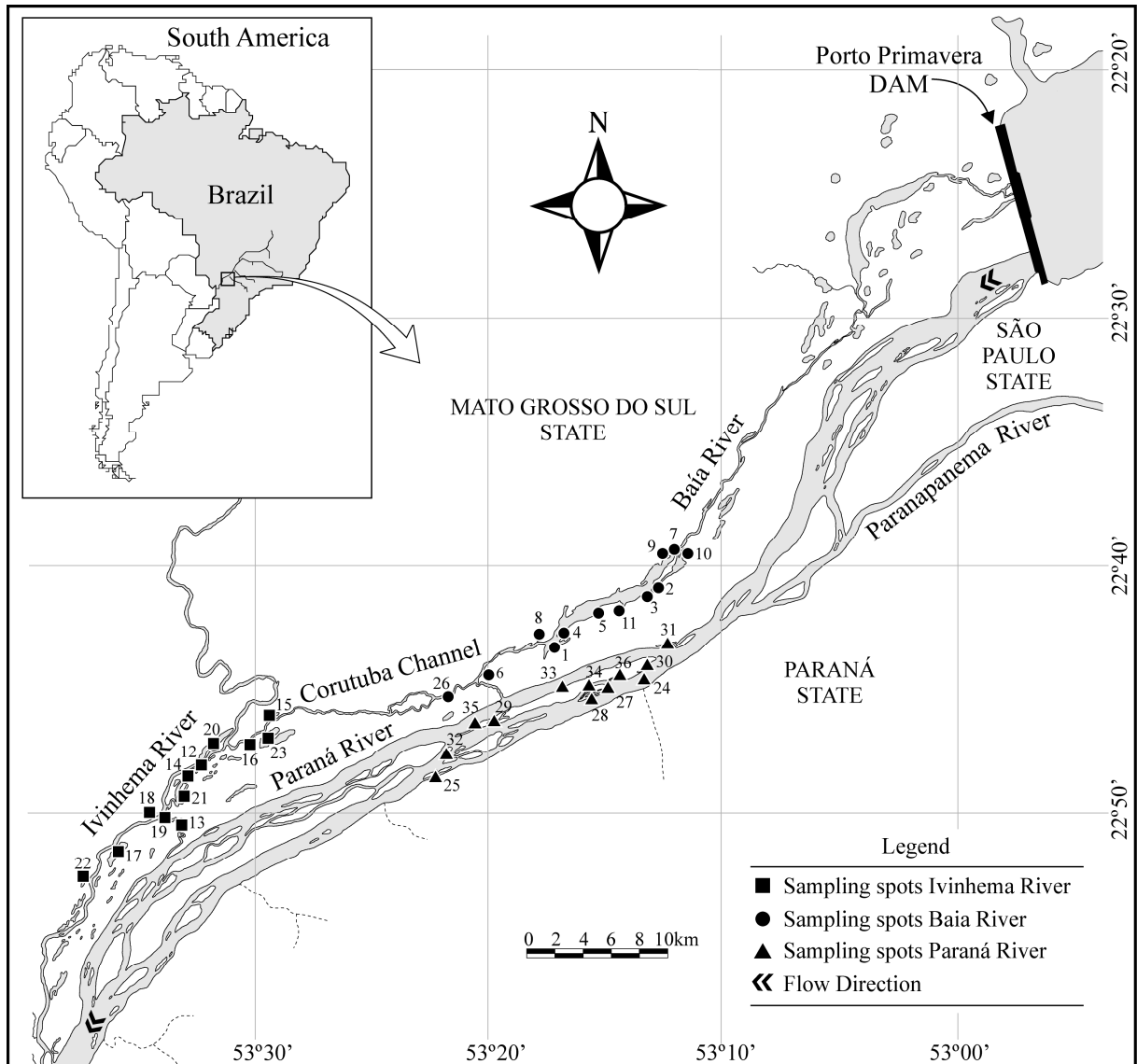
que regula a estrutura das comunidades biológicas e funcionamento desse tipo de ecossistema (Junk et al., 1989; Neiff, 1990). Por causa da grande relevância ecológica desta região foram criadas 3 unidades de conservação dentro desta planície, sendo elas: Parque Nacional de Ilha Grande; Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinheima e Área de Proteção Ambiental das Ilhas e Várzeas do Rio Paraná). Além disso, desde 1999 esta região também tornou área de estudo do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (Peld – Site 6).

Os 36 ambientes estudados (3 lóticos, 4 semilóticos e 29 lênticos) estão localizados nos 3 subsistemas (11 pertencentes ao subsistema Baía, 12 ao subsistema Ivinheima e 13 ao subsistema Paraná) desta planície de inundação (Fig. 1; Tabela 1). Estes ambientes diferem bastante quanto às características físicas e químicas da água, estrutura de habitat, área, profundidade, composição de macrófitas, cobertura da vegetação ripária sobre o corpo aquático, entre outras diferenças determinadas tanto por fatores locais quanto por fatores regionais. Maiores detalhes sobre a localização e a morfometria dos corpos d'água estudados estão disponíveis na Tabela 1.

**Tabela 1**

Nome, localização geográfica e dados morformétricos dos 36 ambientes estudados na planície de inundação do alto rio Paraná (Prof = Profundidade média; Comp = Comprimento total e Per = Perímetro).

Sistema	Tipo	Ambiente	Forma	Localização	Prof (m)	Comp (m)	Per (m)	Área (ha)
Baía	Lótico	Rio Baía	-	22°43'23.16"S; 53°17' 25.5"W	3,20	-	-	-
	Semilótico	Canal Baía	-	22°41'26.94"S; 53°13'29.34"W	2,00	-	-	-
	Fechado	Lagoa Aurélio	Arredondada	22°41'34.68"S; 53°13'50.58"W	1,95	99,20	251,40	0,43
	Fechado	Lagoa Fechada	Alongada	22°42'37.92"S; 53°16'33.06"W	2,46	624,40	1375,90	7,50
	Fechado	Lagoa P. Garças	Alongada	22°42' 1.14"S; 53°15'23.52"W	2,30	317,40	822,50	3,80
	Fechado	Lagoa Traíra	Arredondada	22°44' 45.6"S; 53°20'21.66"W	2,10	108,90	292,40	0,47
	Aberto	Lagoa Gavião	Alongada	22°40'47.94"S; 53°13'53.46"W	2,20	-	-	-
	Aberto	Lagoa Guaraná	Arredondada	22°43'16.68"S; 53°18' 9.24"W	2,10	386,50	1058,30	4,20
	Aberto	Lagoa Maria Luiza	Alongada	22°40'30.18"S; 53°13'11.16"W	3,30	693,30	2579,20	14,70
	Aberto	Lagoa Onça	Arredondada	22°39'48.42"S; 53°12' 1.62"W	2,00	1297,00	3746,30	27,20
Aberto	Lagoa dos Porcos	Alongada	22°42' 4.44"S; 53°14'40.08"W	2,30	781,30	1823,30	6,20	
Ivinheima	Lótico	Rio Ivinheima	-	22°47'59.64"S; 53°32' 21.3"W	3,90	-	-	-
	Semilótico	Canal Ipoitã	-	22°50' 7.56"S; 53°33' 43.5"W	3,20	-	-	-
	Fechado	Lagoa Capivara	Alongada	22°47'56.52"S; 53°32'5.4"W	3,60	746,70	1.702,40	7,20
	Fechado	Lagoa Cervo	Arredondada	22°46'29.58"S; 53°29'46.98"W	2,00	500,80	1.454,60	7,80
	Fechado	Lagoa Jacaré	Arredondada	22°47' 2.04"S; 53°29'49.08"W	2,14	410,70	1.073,80	6,96
	Fechado	Lagoa Ventura	Alongada	22°51' 23.7"S; 53°36' 1.02"W	2,16	2084,82	4.697,30	89,80
	Fechado	Lagoa Zé Paco	Alongada	22°50' 3.72"S; 53°34' 18"W	3,90	755,40	1.599,00	2,70
	Aberto	Lagoa Boca Ipoitã	Alongada	22°50' 7.92"S; 53°33'55.38"W	3,60	334,50	786,20	2,30
	Aberto	Lagoa F. Raimundo	Alongada	22°47' 57.6"S; 53°32'29.16"W	3,20	2918,80	7.151,20	84,90
	Aberto	Lagoa dos Patos	Luva	22°49'33.66"S; 53°33'9.9"W	3,50	2065,60	14.783,80	113,80
	Aberto	Lagoa Peroba	Alongada	22°54' 30.3"S; 53°38' 24.3"W	3,10	686,40	1.980,50	12,20
	Aberto	Lagoa Sumida	Arredondada	22°46'54.78"S; 53°29' 22.2"W	1,60	1894,50	4.681,10	67,40
Paraná	Lótico	Rio Paraná	-	22°45'39.96"S; 53°15' 7.44"W	4,00	-	-	-
	Semilótico	Canal Cortado	-	22°48'43.44"S; 53°22'40.92"W	1,30	-	-	-
	Semilótico	Canal Curutuba	-	22°45' 2.88"S; 53°21'32.22"W	2,70	-	-	-
	Fechado	Lagoa Clara	Irregular	22°45'17.52"S; 53°15'28.62"W	1,20	-	-	0,91
	Fechado	Lagoa Genipapo	Temporária	22°45'33.24"S; 53°16' 5.94"W	0,96	-	-	0,06
	Fechado	Lagoa do Osmar	Temporária	22°46'26.64"S; 53°19'56.16"W	1,10	-	-	0,01
	Fechado	Lagoa Pousada	Alongada	22°44'41.76"S; 53°14' 7.32"W	0,39	859,20	2.907,90	12,70
	Aberto	Lagoa das Garças	Alongada	22°43'27.18"S; 53°13' 4.56"W	2,00	2128,10	4.338,20	14,10
	Aberto	Lagoa Pombas	Irregular	22°47'55.92"S; 53°21'32.58"W	3,30	-	-	-
	Aberto	Ressaco Bilé	Alongada	22°45'13.56"S; 53°17' 9.48"W	1,30	582,60	-	-
	Aberto	Ressaco Leopoldo	Alongada	22°45' 24"S; 53°16' 7.98"W	3,10	966,20	2.046,90	2,95
	Aberto	Ressaco Manezinho	Alongada	22°46'44.7"S; 53°20'56.76"W	2,10	100,00	2.329,70	0,10
	Aberto	Ressaco Pau Veio	Alongada	22°44'50.76"S; 53°15'11.16"W	1,80	1146,40	-	3,00



**Fig. 1.** Localização da área de estudo situada na planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. Onde: 1 a 11 - Ambientes do subsistema Baía (1=Rio Baía; 2=Canal Baía; 3=Lagoa Aurélio; 4=Lagoa Fechada; 5=Lago Pousada das Garças; 6=Lagoa Traíra; 7=Lagoa Gavião; 8=Lagoa Guaraná; 9=Lagoa Maria Luiza; 10=Lagoa Onça; 11=Lagoa dos Patos). 12 a 23 – Ambientes do subsistema Ivinhema (12=Rio Ivinhema; 13=Canal Ipoitã; 14=Lagoa Capivara; 15=Lagoa Cervo; 16=Lagoa Jacaré; 17=Lagoa Ventura; 18=Lagoa Zé Paco; 19=Lagoa Boca Ipoitã; 20=Lagoa Finado Raimundo; 21=Lagoa dos Patos; 22=Lagoa Peroba; 23=Lagoa Sumida). 24 a 26 – Ambientes do subsistema Paraná (24=Rio Paraná; 25=Canal Cortado; 26=Canal Corutuba; 27=Lagoa Clara; 28=Lagoa Genipapo; 29=Lagoa Osmar; 30=Lagoa Pousada; 31=Lagoa das Garças; 32=Lagoa Pombas; 33=Ressaco Bilé; 34=Ressaco Leopoldo; 35=Ressaco Manezinho; 36=Ressaco Pau Véio).



### 3.2.2 Amostragens e análise laboratorial

Todas as amostragens foram realizadas no centro da região pelágica de cada ambiente estudado. A primeira amostragem foi realizada durante o período de seca ou limnofase no mês de setembro de 2010 e a segunda amostragem foi realizada durante o período de cheia ou potamofase, no mês de março de 2012, totalizando 36 estações de amostragem (n=72).

As variáveis abióticas foram coletadas concomitantemente com variáveis bióticas. As variáveis condutividade elétrica, oxigênio dissolvido, pH, profundidade, temperatura e transparência da água foram mensuradas ainda em campo com o auxílio de aparelhos portáteis. Enquanto que as concentrações de clorofila-*a*, fósforo total e nitrogênio total foram determinadas pelo Laboratório de Limnologia Básica, do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura - Nupélia da Universidade Estadual de Maringá, através dos métodos propostos por Zagatto et al. (1981) e Golterman et al. (1978).

As amostras quantitativas para a determinação da densidade total dos protozoários flagelados foram coletadas com passagem de frasco de polietileno (100 ml) na subsuperfície da coluna d' água e fixadas com uma solução composta de formaldeído, lugol alcalino e tiosulfato (Sherr e Sherr, 1993). Posteriormente, foram montadas lâminas semipermanentes através de filtragem de subamostras (25 ml) em filtro preto Nucleopore/Watchman (0,8 $\mu$ m), previamente corado com DAPI (fluorocromo 4,6' - diamidino-2-fenil-inole, a 0,1%). Após esse procedimento, as lâminas foram armazenadas em refrigerador por 24 horas e, posteriormente, analisadas em microscópio de epifluorescência. As contagens foram realizadas no aumento de 400x, onde foram analisados 25 campos ou 300 células (> 7  $\mu$ m) e posteriormente no aumento de 1000x, onde foram contados 100 campos ou 300 células (< 7 $\mu$ m).

Já as amostras qualitativas, para a determinação dos padrões de composição de espécies dos protozoários flagelados foram coletadas com passagem de frasco (2 l) na subsuperfície da coluna de água de cada ambiente. Posteriormente, foram concentradas em um volume conhecido (100 ml), com o auxílio de uma malha de plâncton de 10  $\mu$ m e analisadas “*in vivo*”, com auxílio de microscópio óptico, até que nenhuma nova espécie tenha sido registrada. Os espécimes foram identificados sempre que possível, em nível de espécie, com auxílio de literatura especializada. As identificações foram feitas com base nos caracteres morfológicos e no tipo de natação. Todos os táxons foram apresentados de acordo com o sistema de classificação proposto por Lee et al. (2000).

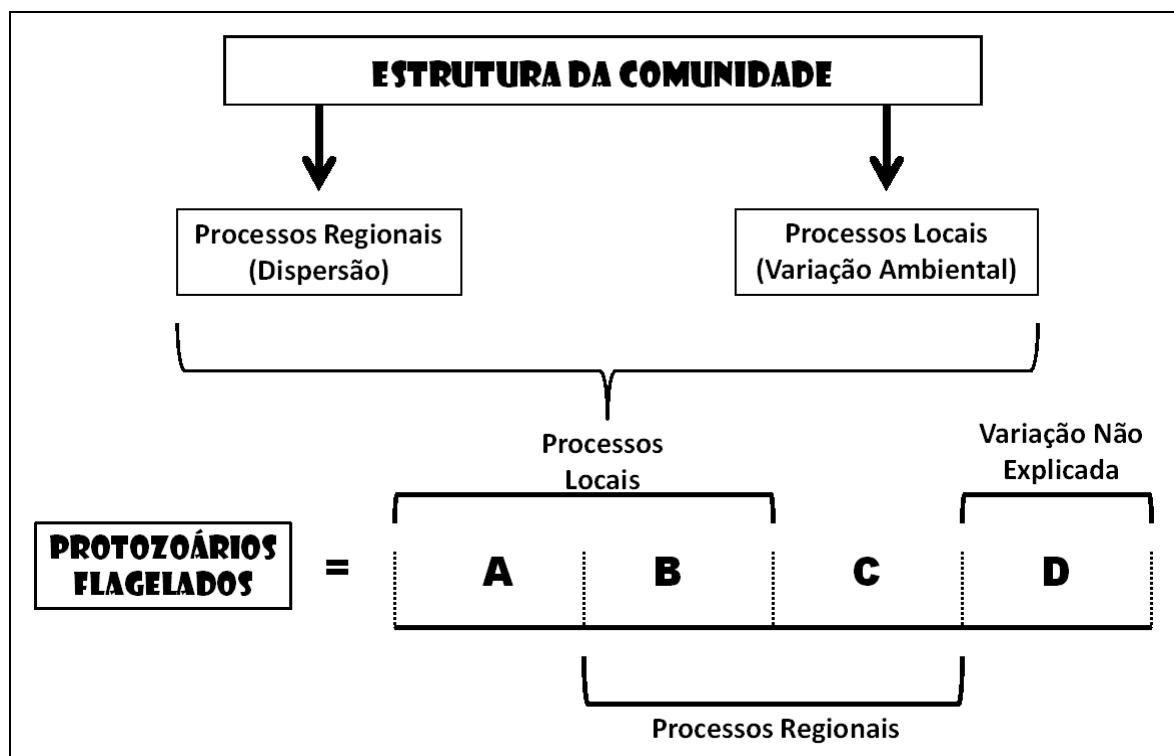
### 3.2.3 Análise dos dados

O efeito da sazonalidade do regime hidrológico e o efeito da conectividade hidrológica sobre a estrutura da comunidade de protozoários flagelados foram avaliados por meio de uma análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA). A PERMANOVA é um teste multivariado não paramétrico, robusto e eficiente, análogo à análise de variância fatorial, que tem sido utilizado para testar hipóteses (Anderson, 2001). A significância estatística ( $p \leq 0,05$ ) dos fatores analisados (grau de conectividade hidrológica, período do regime hidrológico e subsistema estudado) foi determinada utilizando-se permutações de Monte Carlo na matriz de similaridade ( $n=10.000$ ). A PERMANOVA foi executada com auxílio do software R (R Development Core Team, 2007), utilizando o comando ADONIS do pacote Vegan (Oksanen et al., 2007). Ainda para auxiliar na compreensão do efeito da sazonalidade do regime hidrológico e o efeito da conectividade hidrológica, sobre os padrões de distribuição da composição de espécies desta comunidade, foi empregada uma análise de escalonamento multidimensional (MDS - Clarke e Warwick, 1994), que é considerada um bom recurso visual para observar os padrões de similaridade entre grupos de objetos estudados (Clarke e Warwick, 1994). Para a construção das matrizes de similaridade foi utilizado o coeficiente de similaridade de Bray-Curtis. Esta análise foi realizada com o auxílio do software PC-ORD 4.10 (McCune e Mefford, 1999).

Já os padrões de distribuição espacial da densidade total e da composição de espécies da comunidade de protozoários flagelados foram avaliados através de análises de autocorrelação espacial, a partir de correlogramas univariados (I de Moran) e correlogramas multivariados (Mantel), respectivamente. De acordo com estas análises, os dados apresentam estrutura espacial ou autocorrelação espacial quando seus valores observados em pares de locais (relativamente distantes) forem mais similares (autocorrelação positiva) ou menos similares (autocorrelação negativa) do que o esperado para valores observados em pares de locais escolhidos ao acaso (Legendre, 1993). Os correlogramas de Moran foram construídos com o auxílio do software SAM ("*Spatial Analysis in Macroecology*" - disponível em [www.ecoevol.ufg.br/sam](http://www.ecoevol.ufg.br/sam)) (Rangel et al., 2006) e os correlogramas de Mantel com auxílio do Software R (R Development Core Team, 2007), utilizando o comando MANTEL.CORRELOG do pacote Vegan (Oksanen et al., 2007).

Por fim, para determinar quais fatores (espaciais ou ambientais) foram mais importantes para a estruturação da comunidade de protozoários foi empregada uma análise de redundância parcial (RDAP - Borcard et al., 1992; Anderson e Gribble, 1998). A RDAP isola

os efeitos de cada conjunto de variáveis (neste caso ambientais e espaciais), resultando em diferentes componentes de variação (Fig. 2): 1) componentes puramente ambientais; 2) componentes puramente espaciais; 3) componente explicado puramente pela ação combinada de variáveis ambientais e espaciais e 4) variação residual, ou seja, aquela não explicada por nenhum desses componentes. Para sua execução foram considerados preditores ambientais as seguintes variáveis: clorofila-*a*, condutividade elétrica, fósforo total, nitrogênio total, oxigênio dissolvido, pH, temperatura da água e transparência da água. Já como preditores espaciais, a distância entre os ambientes (calculada a partir das coordenadas geográficas) que foi usada para criar matrizes de distância, também conhecidas como matrizes de conectividade (Thioulouse et al., 1995; Legendre et al., 2005; Peres-Neto et al., 2006). A significância estatística desses componentes foi estabelecida por testes de permutação com 10.000 permutações. Esta análise foi realizada com auxílio do Software R (R Development Core Team, 2007), utilizando o comando VARPART do pacote Vegan (Oksanen et al., 2007).



**Fig. 2.** Representação dos resultados da RDAP, enfatizando a influência dos processos locais e regionais na estruturação da comunidade de protozoários flagelados. Onde: [a] = variação atribuída unicamente às variáveis ambientais; [b] = variabilidade na estrutura da comunidade que pode ser explicada pela variação ambiental espacialmente estruturada; [c] = variação atribuída unicamente às variáveis espaciais; [d] = variação residual. Adaptação do esquema publicado por Boccard et al. (1992).

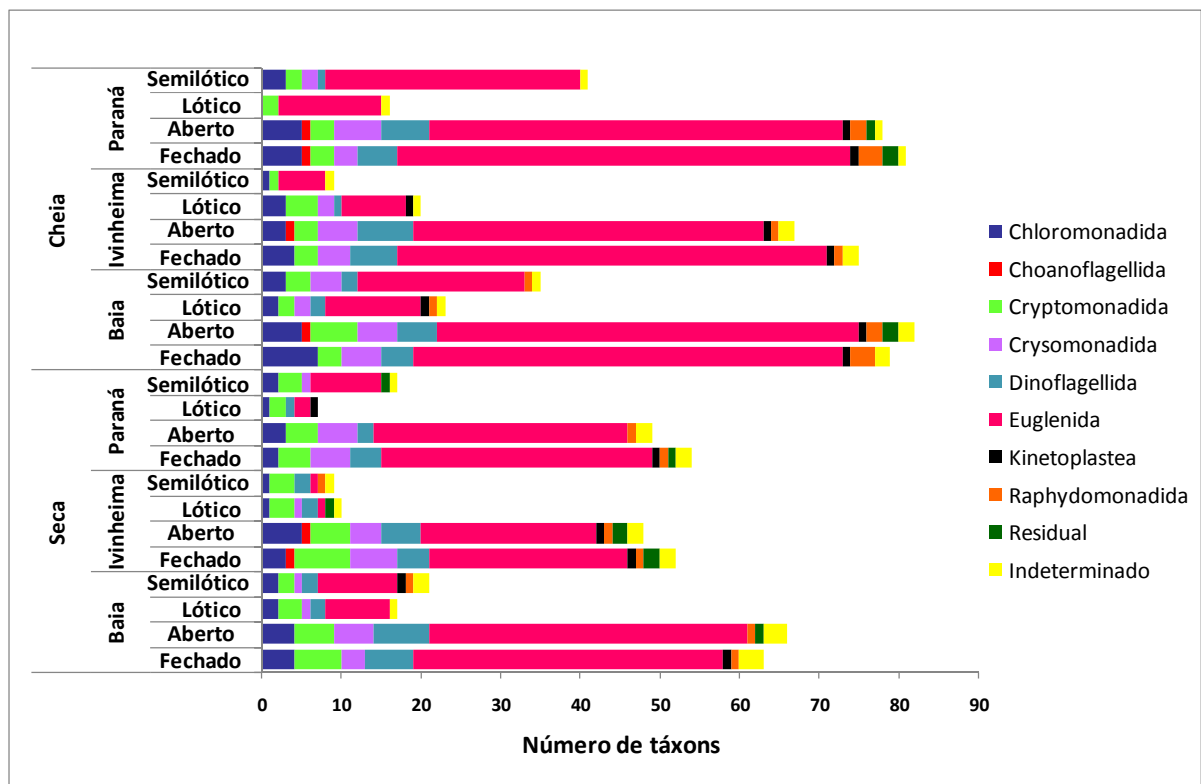
### 3.3 RESULTADOS

#### 3.3.1 Estrutura da comunidade de protozoários flagelados

##### 3.3.1.1 *Composição de espécies*

A comunidade de protozoários flagelados foi representada por 171 táxons (Fig. 3; Apêndice A), pertencentes a 9 grupos, sendo eles: Chloromonadida (10 táxons), Choanoflagellida (2 táxons), Cryptomonadida (9 táxons), Crysomonadida (14 táxons), Dinoflagellida (11 táxons), Euglenida (115 táxons), Kinetoplastea (1 táxon), Raphidomonadida (3 táxons) e um grupo residual (2 táxons). Além disso, 4 táxons não foram identificados em nenhum nível taxonômico. A ordem Euglenida foi a que mais contribuiu com a composição de espécies, sendo responsável por 68% da composição total de espécies dos ambientes estudados, devido à expressiva contribuição dos gêneros *Trachelomonas* (42 táxons), *Euglena* (27 táxons) e *Phacus* (19 táxons), respectivamente.

A MDS revelou que os padrões de distribuição sazonal da composição de espécies são bem mais nítidos do que os padrões de distribuição espacial, pois não foi observada nenhuma separação clara entre os subsistemas e nem entre os tipos de ambientes (lóticos, semilóticos, lênticos) estudados (Stress=0,2663; Fig. 4). Apesar disto, a PERMANOVA mostrou que a composição de espécies difere significativamente tanto entre os períodos quanto entre os subsistemas e tipos de ambientes, porém, esta diferença depende da interação destes fatores, que juntos influenciam os padrões de distribuição espacial e sazonal da composição de espécies de flagelados, na planície de inundação do alto rio Paraná (Tabela 2). A PERMANOVA também mostrou que em cada um dos períodos estudados (seca e cheia) a composição de espécies se difere significativamente tanto entre os diferentes tipos de ambientes, quanto entre os subsistemas estudados (Tabela 2).

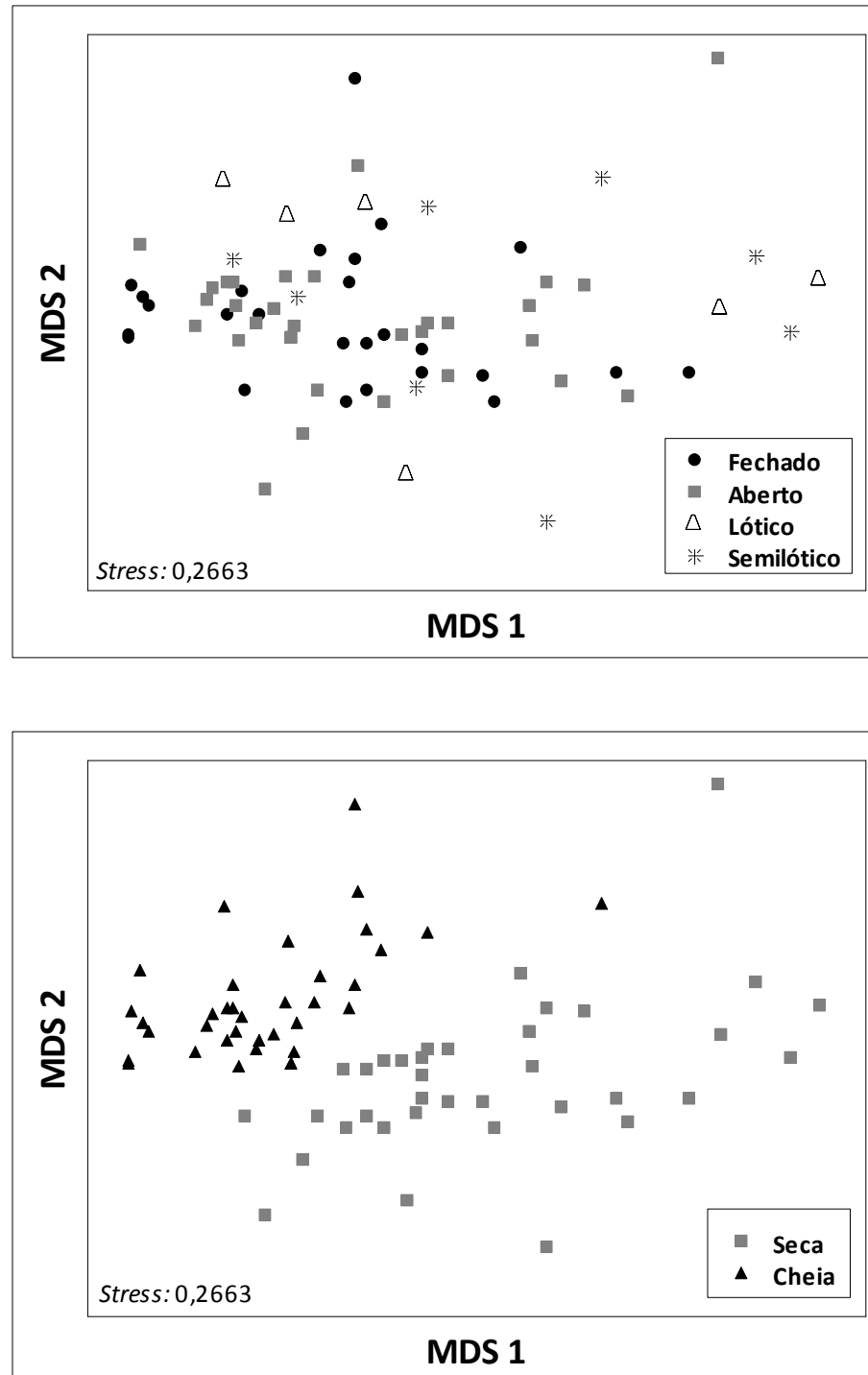


**Fig. 3.** Contribui o dos grupos taxon micos para o n mero total de esp cies da comunidade de protozo rios flagelados de 36 bi topos (com diferentes graus de conectividade hidrol gica) da plan cie de inunda o do alto rio Paran , estudada em dois per odos do regime hidrol gico (seca e cheia).

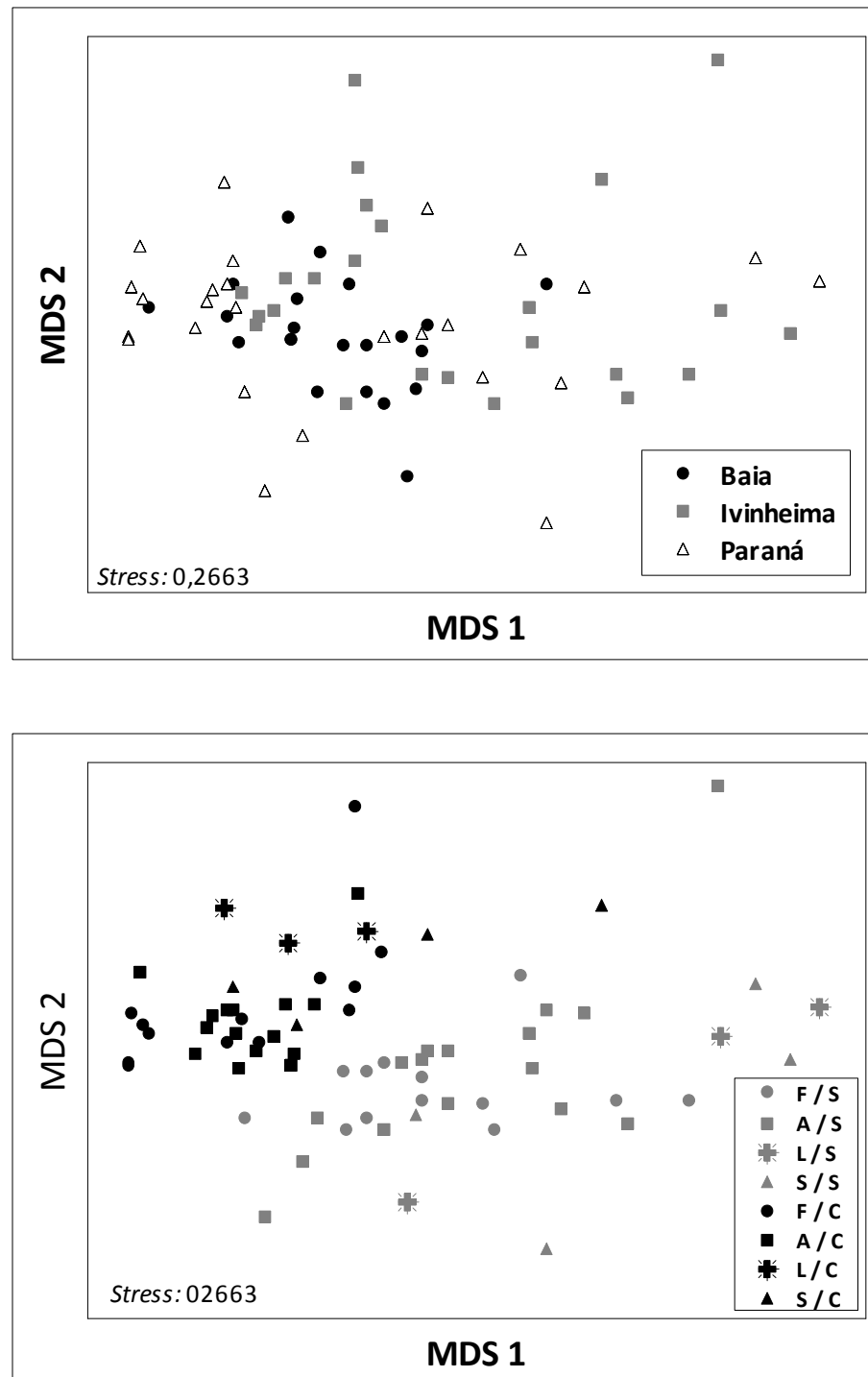
**Tabela 2**

Resultados da An lise de vari ncia multivariada permutacional (PERMANOVA) efetuada com 10.000 permuta es utilizando-se os atributos da comunidade de protozo rios flagelados de 36 bi topos da plan cie de inunda o do alto rio Paran , estudada em dois per odos do regime hidrol gico (seca e cheia). **\*Valores significativos.**

FATORES	COMPOSI�O			DENSIDADE		
	G.L.	F	P	G.L.	F	P
(1) Tipo de ambiente	3	2,368	<b>0,001*</b>	3	7,782	<b>&lt;0,001*</b>
(2) Per�odo estudado	1	15,883	<b>0,001*</b>	1	3,947	<b>0,011*</b>
(3) Subsistema	2	4,695	<b>0,001*</b>	2	3,514	<b>0,002*</b>
Intera�o (1)*(2)	3	1,256	0,131	3	1,09	0,36
Intera�o (1)*(3)	6	1,29	0,052	6	1,092	0,08
Intera�o (2)*(3)	2	2,318	<b>&lt;0,001*</b>	2	1,116	0,337
Intera�o (1)*(2)*(3)	6	1,579	<b>0,002*</b>	6	0,648	0,864
Fatores	COMPOSI�O SECA			COMPOSI�O CHEIA		
(1) Tipo de ambiente	2	1,65	<b>0,0113*</b>	2	2,026	<b>0,0011*</b>
(2) Subsistema	3	3,73	<b>0,0001*</b>	3	3,209	<b>0,0001*</b>
Intera�o (1)*(2)	6	1,317	<b>0,0476*</b>	6	1,589	<b>0,0048*</b>



**Fig. 4.** Ordenação das unidades amostrais segundo a MDS, realizada com dados de presença e ausência das espécies de protozoários flagelados de 36 biótopos (com diferentes graus de conectividade hidrológica) da planície de inundação do alto rio Paraná, estudada em dois períodos do regime hidrológico (seca e cheia). *Onde:* F/S= Fechado/Seca; A/S=Aberto/Seca; L/S=Lótico/Seca; S/S=Semilótico/Seca; F/C=Fechado/Chéia; A/C.



**Fig. 4.** Ordenação das unidades amostrais segundo a MDS, realizada com dados de presença e ausência das espécies de protozoários flagelados de 36 biótopos (com diferentes graus de conectividade hidrológica) da planície de inundação do alto rio Paraná, estudada em dois períodos do regime hidrológico (seca e cheia). *Onde:* F/S= Fechado/Seca; A/S=Aberto/Seca; L/S=Lótico/Seca; S/S=Semilótico/Seca; F/C=Fechado/Cheia; A/C.

### 3.3.1.2 Densidade

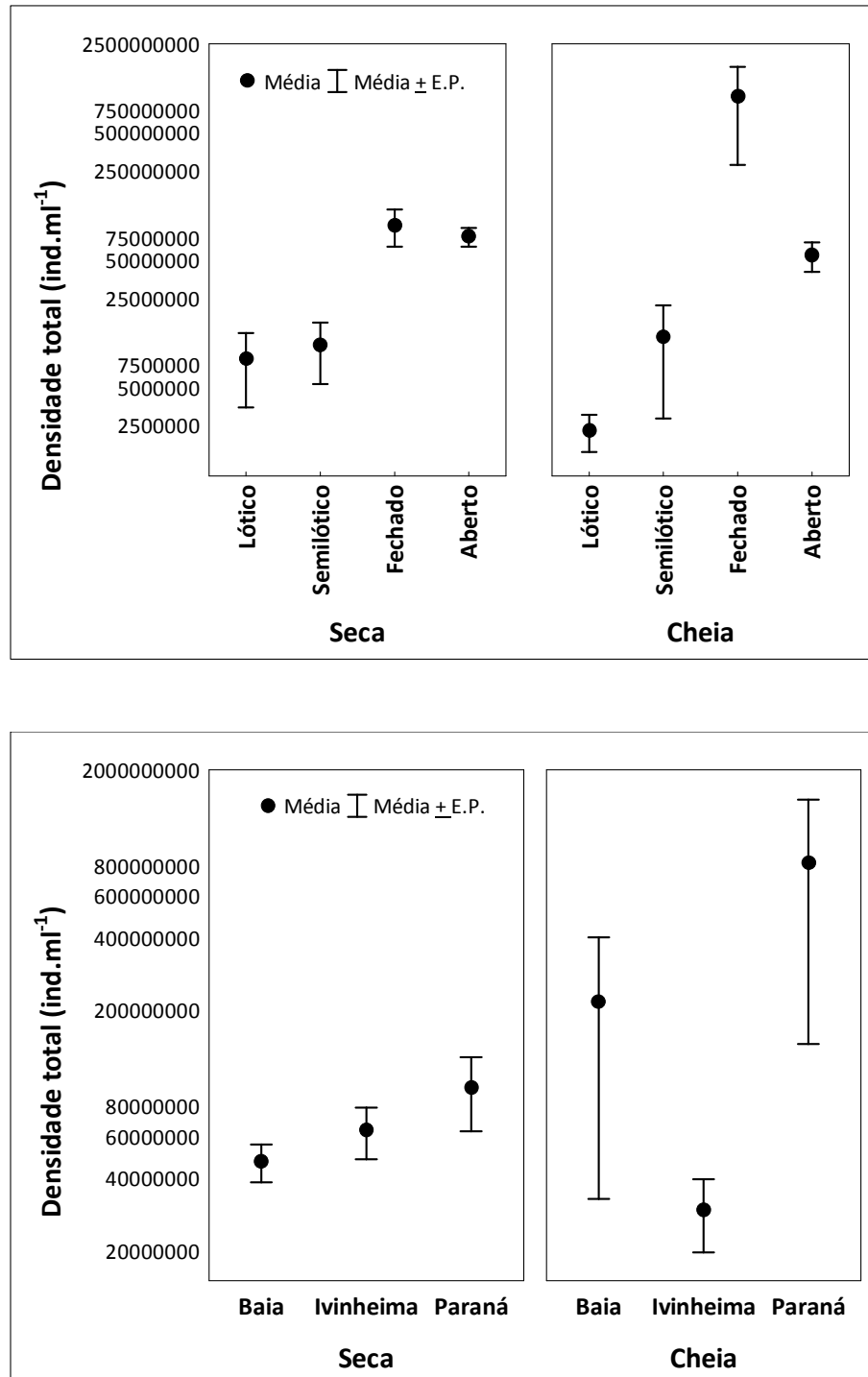
Durante o período estudado, a densidade total da comunidade de protozoários variou entre  $1,0 \times 10^{-5}$  e  $9,4 \times 10^{-9}$  ind.ml<sup>-1</sup>. Em geral, as maiores densidades médias foram encontradas no período de cheia ( $3,7 \times 10^{-5}$  ind.ml<sup>-1</sup>) e as menores densidades no período de seca ( $7,0 \times 10^{-7}$  ind.ml<sup>-1</sup>; Fig. 5; Tabela 3). Em relação ao grau de conectividade, os menores valores médios de densidade foram registrados nos sistemas lóticos e os maiores nas lagoas fechadas, tanto no período de seca quanto de cheia (Fig. 5; Tabela 3). Com relação aos subsistemas, os maiores valores médios de densidade foram observados nos ambientes do subsistema Paraná em ambos os períodos estudados, enquanto que os menores valores médios de densidade foram observados nos ambientes do subsistema Baia, durante o período de seca, e nos ambientes do subsistema do Ivinheima, durante de cheia (Fig. 5; Tabela 3). A PERMANOVA corroborou esse padrão ao evidenciar que a densidade da comunidade de protozoários flagelados apresenta diferenças significativas tanto entre os períodos, quanto entre os subsistemas e tipos de ambientes estudados (Tabela 2).

#### Tabela 3

Valores médios (mínimos-máximos) de densidade total da comunidade de protozoários flagelados de 36 biótopos (com diferentes graus de conectividade hidrológica) da planície de inundação do alto rio Paraná, durante dois períodos do regime hidrológico (Seca e cheia).

<b>Biótopos/Subsistemas</b>	<b>SECA</b>	<b>CHEIA</b>
Fechado	$9,4 \times 10^{-7}$ ( $1,0 \times 10^{-5}$ - $4,4 \times 10^{-8}$ )	$9,7 \times 10^{-8}$ ( $7,1 \times 10^{-6}$ - $9,4 \times 10^{-9}$ )
Aberto	$7,6 \times 10^{-7}$ ( $1,1 \times 10^{-7}$ - $2,3 \times 10^{-8}$ )	$5,5 \times 10^{-7}$ ( $5,5 \times 10^{-6}$ - $2,4 \times 10^{-8}$ )
Lótico	$8,4 \times 10^{-6}$ ( $2,5 \times 10^{-6}$ - $1,9 \times 10^{-7}$ )	$2,3 \times 10^{-6}$ ( $8,4 \times 10^{-5}$ - $3,5 \times 10^{-6}$ )
Semilótico	$1,1 \times 10^{-7}$ ( $3,0 \times 10^{-6}$ - $2,7 \times 10^{-7}$ )	$1,2 \times 10^{-7}$ ( $1,0 \times 10^{-6}$ - $4,3 \times 10^{-7}$ )
Subsistema Baia	$4,7 \times 10^{-7}$ ( $1,9 \times 10^{-7}$ - $9,9 \times 10^{-7}$ )	$2,1 \times 10^{-8}$ ( $3,5 \times 10^{-6}$ - $2,2 \times 10^{-9}$ )
Subsistema Ivinheima	$6,3 \times 10^{-7}$ ( $3,0 \times 10^{-6}$ - $2,0 \times 10^{-8}$ )	$3,0 \times 10^{-7}$ ( $8,4 \times 10^{-5}$ - $1,2 \times 10^{-8}$ )
Subsistema Paraná	$9,5 \times 10^{-7}$ ( $1,0 \times 10^{-5}$ - $4,4 \times 10^{-8}$ )	$8,3 \times 10^{-8}$ ( $2,3 \times 10^{-6}$ - $9,4 \times 10^{-9}$ )
<b>Valor médio do período (ind.ml<sup>-1</sup>)</b>	<b><math>7,0 \times 10^{-7}</math> (<math>1,0 \times 10^{-5}</math> - <math>4,4 \times 10^{-8}</math>)</b>	<b><math>3,7 \times 10^{-8}</math> (<math>8,4 \times 10^{-5}</math> - <math>9,4 \times 10^{-9}</math>)</b>





**Fig. 5.** Variação espacial e sazonal da densidade total da comunidade de protozoários flagelados de 36 biótopos (com diferentes graus de conectividade hidrológica) da planície de inundação do alto rio Paraná Paraná, estudada em dois períodos do regime hidrológico (seca e cheia).

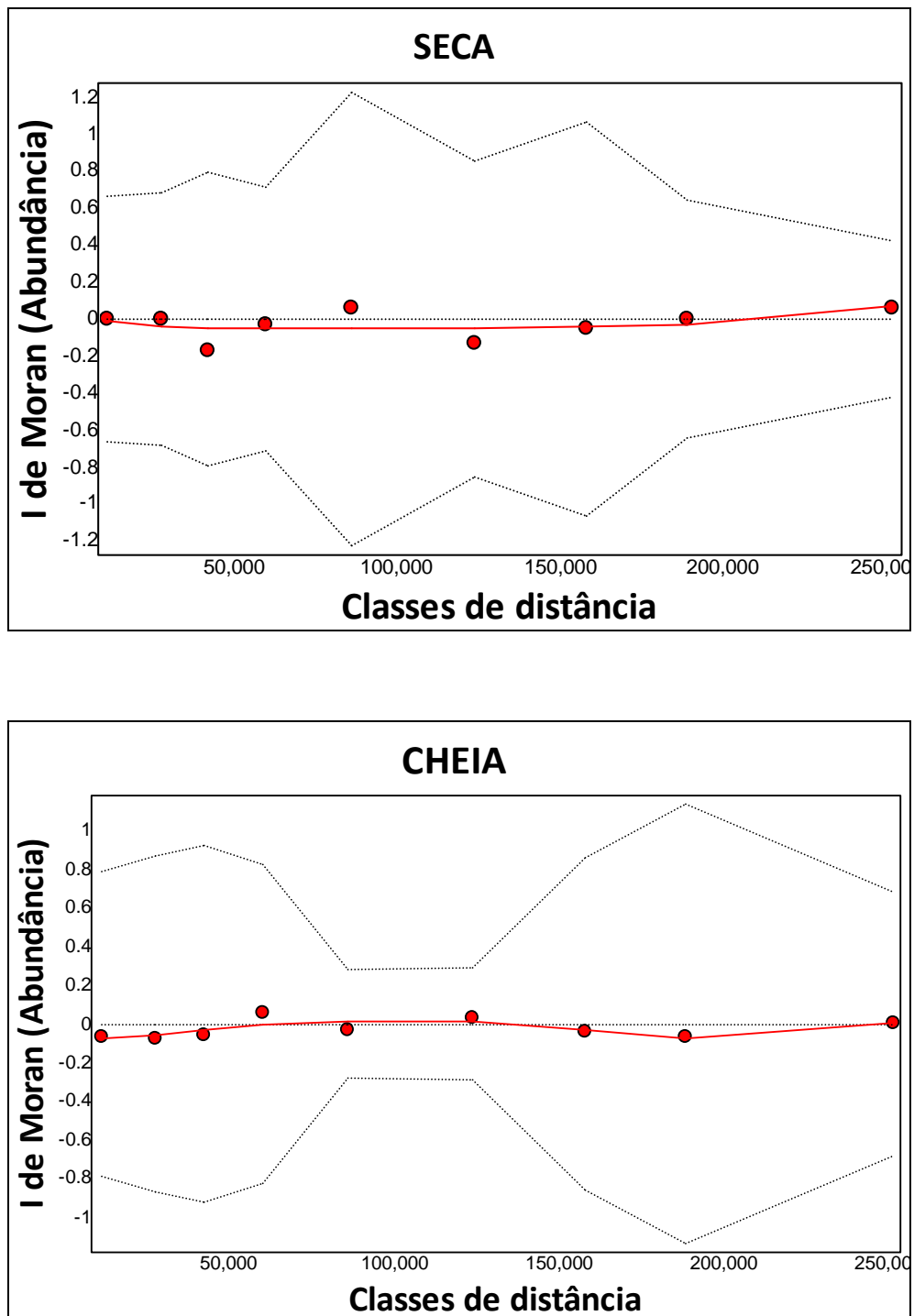
### 3.3.2 Padrões de distribuição espacial da comunidade

Os correlogramas de Moran evidenciaram a ausência de autocorrelação espacial significativa nos dados de densidade total da comunidade de protozoários flagelados em ambos os períodos estudados (Fig. 6; Tabela 4). Isto significa que não é possível interpolar valores de densidade para um determinado ambiente aquático, a partir dos valores de densidade de outros ambientes vizinhos. Por outro lado, as correlações de Mantel evidenciaram a presença de autocorrelação espacial significativa nos dados de presença e ausência desta comunidade, em ambos os períodos estudados (Fig. 7; Tabela 5). No período de seca, o correlograma de Mantel mostrou que a composição de espécies de ambientes geograficamente mais próximos é mais similar entre si, do que o esperado ao acaso, e que a composição de espécies de ambientes geograficamente mais distantes é mais diferente entre si, do que o esperado ao acaso (Fig. 7). Já no período de cheia, o correlograma de Mantel mostrou que a composição de espécies de ambientes geograficamente mais próximos é mais similar entre si do que o esperado ao acaso (Fig. 7).

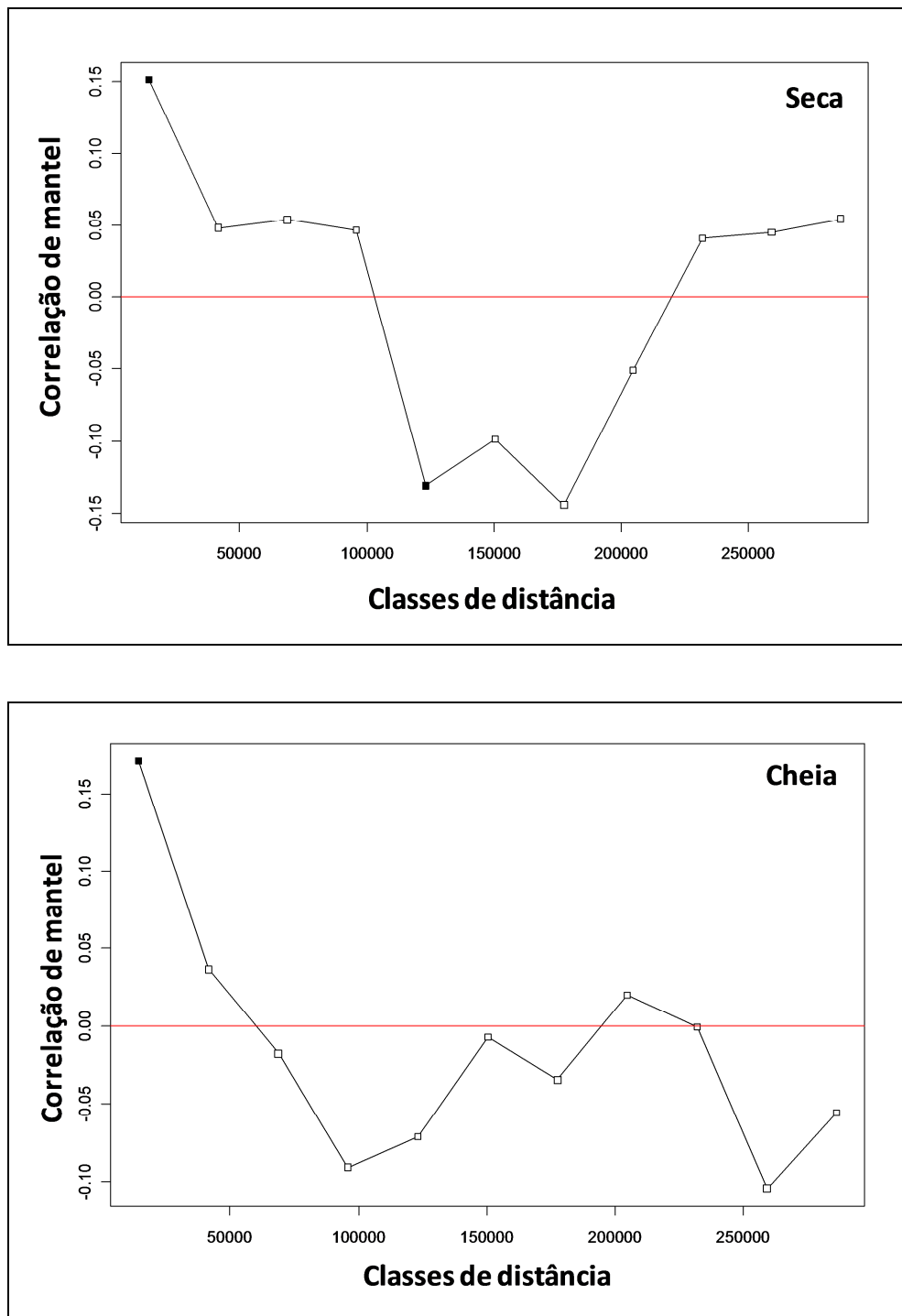
**Tabela 4**

Valores do índice I de Moran calculado para 9 classes de distância utilizando dados de abundância total da comunidade de protozoários flagelados de 36 biótopos da planície de inundação do alto rio Paraná, estudada em dois períodos do regime hidrológico (seca e cheia).

Classes de distância	SECA		CHEIA	
	I	P	I	P
1	0,005	0,71	-0,06	0,49
2	-0,005	0,78	-0,07	0,51
3	-0,17	0,11	-0,06	0,61
4	-0,03	0,99	0,06	0,09
5	0,06	0,29	-0,03	0,95
6	-0,13	0,24	0,03	0,35
7	-0,05	0,81	-0,04	0,84
8	-0,004	0,77	-0,07	0,54
9	0,06	0,24	0,002	0,71



**Fig. 6.** Correlograma de Moran que descreve os padrões espaciais da abundância total da comunidade de protozoários flagelados de 36 biótopos da planície de inundação do alto rio Paraná, estudada em dois períodos do regime hidrológico (seca e cheia).



**Fig. 7.** Correlograma de Mantel que descreve os padrões espaciais dos dados de presença e ausência da comunidade de protozoários flagelados de 36 biótopos da planície de inundação do alto rio Paraná, estudada em dois períodos do regime hidrológico (Seca e Cheia). Os símbolos em preto indicam as correlações significativas.

**Tabela 5**

Resultado das correlações de Mantel calculadas para 11 classes de distância utilizando dados de presença e ausência da comunidade de protozoários flagelados de 36 biótopos da planície de inundação do alto rio Paraná, estudada em dois períodos do regime hidrológico (seca e cheia).

Classes de distância	SECA		CHEIA	
	R	P	R	P
1	<b>1510,00</b>	<b>0,01*</b>	<b>1708,30</b>	<b>0,01*</b>
2	482,44	0,14	364,56	0,24
3	539,49	0,26	-177,96	0,48
4	467,16	0,39	-908,14	0,18
5	<b>-1311,00</b>	<b>0,04*</b>	-712,99	0,20
6	-990,52	0,08	-70,77	0,72
7	-1443,60	0,07	-345,83	0,88
8	-513,26	0,52	197,59	1,00
9	412,20	0,65	-8,94	1,00
10	450,65	0,78	-1043,70	0,48
11	544,44	0,91	-556,24	1,00

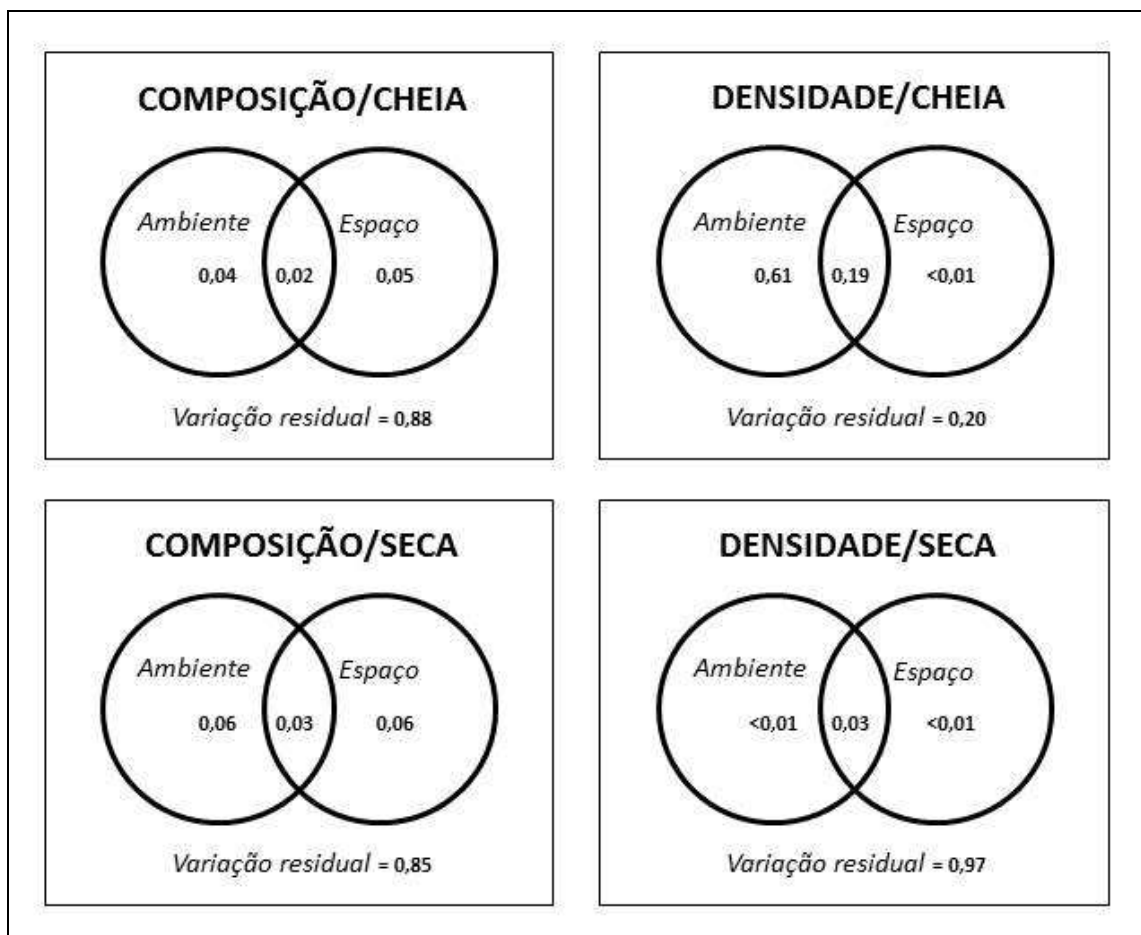
### 3.3.3 Fatores reguladores da comunidade de protozoários flagelados

A Análise de Redundância Parcial (RDAP) mostrou que a maior parte da variação dos atributos da comunidade de protozoários flagelados permaneceu inexplicada (variação residual), não podendo ser atribuída nem aos fatores ambientais e nem aos fatores espaciais (Fig. 8; Tabela 6). Além disso, os efeitos isolados das variáveis ambientais e das variáveis espaciais, sobre a variação da estrutura desta comunidade, além de baixos, não foram significativos em nenhum dos períodos estudados (Fig. 8; Tabela 6). A única exceção ocorreu para os dados de densidade, no período de cheia, cuja maior parte da variação desse atributo (61%) foi explicada significativamente pelas variáveis ambientais (Fig. 8; Tabela 6). Da mesma forma, o efeito compartilhado das variáveis ambientais e espaciais, sobre a variação da estrutura desta comunidade, também foi baixo e pouco expressivo, principalmente para a composição de espécies, independente do período estudado (Fig. 8).

**Tabela 6**

Resultados da partição da variância (RDA) da densidade total e composição de espécies da comunidade de protozoários flagelados de 36 biótopos da planície de inundação do alto rio Paraná estudada em dois períodos do regime hidrológico (seca e cheia). Onde: [a] = “A / E” é o efeito atribuído unicamente às variáveis ambientais; [b] = “E / A” é o efeito que pode ser unicamente atribuído às variáveis espaciais; [c] = “A + E” é variação conjunta explicada pelo espaço e ambiente e [d] = “Residual” é a variação total não explicada por nenhuma das frações anteriores. \*Valores significativos.

FONTE DE VARIACÃO	DENSIDADE TOTAL				COMPOSIÇÃO			
	Seca		Cheia		Seca		Cheia	
	R <sup>2</sup> Aj.	P	R <sup>2</sup> Aj.	P	R <sup>2</sup> Aj.	P	R <sup>2</sup> Aj.	p
[a] Ambiente (A/E)	-0,04	0,549	0,61	<b>0,001*</b>	0,06	0,149	0,04	0,242
[b] Espaço (E/A)	-0,17	0,744	0,00	0,515	0,06	0,122	0,05	0,169
[c] Ambiente + Espaço (A+E)	0,03	...	0,19	...	0,03	...	0,02	...
[d] Residual	0,97	...	0,20	...	0,85	...	0,88	...



**Fig. 8.** Diagrama representado os resultados da partição da variância (RDA) dos atributos (densidade e composição de espécies) da comunidade de protozoários flagelados de 36 biótopos da planície de inundação do alto rio Paraná estudada em dois períodos do regime hidrológico (seca e cheia). Onde: As variáveis físicas e químicas da água foram usadas como variáveis ambientais [A], as coordenadas geográficas como as variáveis espaciais [B] e a variação residual [D] é aquela que não pode ser explicada por nenhuma das frações anteriores.

### 3.4 DISCUSSÃO

#### 3.4.1 Estrutura da comunidade de protozoários flagelados: Influência da sazonalidade do regime hidrológico e da conectividade hidrológica sobre os atributos desta comunidade

Os resultados evidenciaram que os protozoários flagelados contribuem de forma bastante expressiva para a diversidade de espécies da planície de inundação do alto rio Paraná. Grande parte desta diversidade foi sustentada pela ordem Euglenida, que contribuiu com cerca de 68% da composição total do grupo. Este sucesso dos euglenídeos, provavelmente, está relacionado às preferências deste grupo por ambientes ricos em matéria orgânica, amônia e alta demanda bioquímica de oxigênio (Reynolds et al., 2002). Tais preferências devem ter favorecido o sucesso desses organismos, especialmente durante o período de cheia, devido ao grande acúmulo de matéria orgânica alóctone nesta fase do ciclo hidrológico (Junk et al, 1989; Neiff, 1990; Lewis Jr. et al, 2000).

Vários outros grupos de protozoários flagelados foram registrados nos ambientes estudados, em ambos os períodos avaliados, porém, a maior parte destes grupos foi constituída por poucas espécies, sendo quase todas autotróficas ou mixotróficas. É importante ressaltar que embora os flagelados heterotróficos, sobretudo os de pequeno porte, tenham contribuído de forma pouco expressiva para os padrões de composição dos ambientes estudados, é provável que eles possuam uma diversidade de espécies muito mais representativa. Esta baixa diversidade registrada pode estar associada aos métodos de processamento das amostras, pois estes organismos são muito sensíveis ao manuseio, tendo em vista suas células bastante delicadas (Arndt et al., 2000). Além disso, muitas vezes, a identificação em nível específico desses organismos é impraticável por meio da taxonomia tradicional, baseada na morfologia, tendo em vista o tamanho extremamente reduzido que muitos apresentam (entre 1 e 15  $\mu\text{m}$ ).

Em geral, o padrão de composição de espécies reconhecido é bem diferente daquele encontrado em ambientes de clima temperado. Nestes ambientes tem sido observado o predomínio da ordem Crysomonadida, especialmente das espécies do gênero *Spumella* (e.g. Auer e Arndt, 2001; Domaizon et al., 2003; Weitere e Arndt, 2003; Lavrentyev et al., 2004; Comte et al., 2006; Tikhonenkov e Mazei, 2006; Tikhonenkov, 2007; Tikhonenkov e Mazei, 2008; Kiss et al., 2009). Por outro lado, parece existir um padrão geral de composição de espécies para os flagelados em ambientes tropicais, pois estudos realizados em riachos impactados da região Sul do Brasil (Camargo, 2009; Camargo e Velho, 2011), em ambientes

de uma planície de inundação topical (Camargo e Velho, 2010), em riachos naturais da região centroeste do Brasil (Camargo, 2012) e em reservatórios da região semiárida do nordeste do Brasil (Araújo e Costa, 2007) registraram o predomínio qualitativo dos euglenídeos sobre os demais grupos de flagelados, independente do período e regiões estudados.

Segundo a PERMANOVA, os padrões de composição de espécies da comunidade de protozoários flagelados são diferentes, tanto entre os períodos estudados, quanto entre os tipos de ambientes e subsistemas estudados. A variação espacial da composição de espécies esteve, provavelmente, relacionada à hidrodinâmica de cada biótopo que é mantida pela presença ou ausência do fluxo de corrente e também pelo grau de conectividade hidrológica de cada ambiente lântico. Isso porque o aumento da conectividade hidrológica melhora a troca de água, sedimento, nutrientes, propágulos vegetais e demais organismos, micro e macroscópicos, entre os diferentes habitats de uma planície de inundação (Agostinho e Zalewski, 1995; Lewis Jr., 2000; Neiff, 2001; Zalocar de Domitrovic, 2003). Além disso, os ambientes lóticos são colonizados apenas por organismos adaptados ao fluxo da água que afeta a vida aquática, a ciclagem de nutrientes, o transporte de sedimentos, a temperatura da água, a estabilidade da margem do rio, a recarga de aquíferos, dentre outros processos ecológicos (Allan, 1995).

Em contrapartida, a variação sazonal da composição de espécies foi certamente regulada pelo regime de inundação. Muitos autores têm defendido que o organizador temporal dos sistemas rio-planície é a seqüência hidrológica anual mantida pelo pulso de inundação (“*Função de força*” - e.g. Junk et al., 1989; Neiff, 1990; Junk, 1997; Lewis Jr., 2000; Bunn e Arthington, 2002), que cria um mosaico de habitat ao longo da paisagem (Ward et al., 1999), levando a diferentes condições ambientais, ditando mudanças periódicas nas comunidades vegetais e animais, e facilitando intensas interações entre o ambiente terrestre e as fases aquáticas, na zona de transição aquático-terrestre (ATTZ, Junk, 1997). Embora a composição de espécies flutue sazonalmente, a PERMANOVA mostrou que o efeito homogeneizador das inundações (*sensu* Thomaz et al., 2007) não atua sobre os padrões de composição dos flagelados, pois eles permanecem dissimilares entre os diversos ambientes aquáticos da planície, durante o período de cheia. Isso quer dizer que apesar da capacidade de dispersão dos flagelados aumenta consideravelmente durante o período de cheia, nem todas as espécies conseguem permanecer em todos os ambientes. A causa mais provável desta segregação espacial, durante o período de cheia, é o rápido ciclo de vida dos flagelados, que deve favorecer o início de um novo processo sucessional, culminando em novos padrões de composição de espécies.



Em relação à densidade, a PERMANOVA também mostrou que a abundância dos protozoários flagelados se difere, tanto entre os períodos, quanto entre os tipos de ambientes e subsistemas estudados. A variação espacial deste atributo foi, provavelmente, regulada por dois fatores principais: sendo o primeiro, a instabilidade estrutural promovida pela velocidade de corrente dos ambientes lóticos (Reynolds, 1984). Em geral, o plâncton de grandes rios não é numericamente representativo porque o tempo de residência da água não fornece tempo suficiente para o crescimento e reprodução dos organismos que são carregados ao longo da calha do rio (MarGalef, 1960). O segundo fator, foi possivelmente, o grau de conectividade hidrológica dos ambientes lênticos (Agostinho e Zalewski, 1995; Lewis Jr., 2000; Neiff, 2001; Amoros e Bornete, 2002), pois quando um corpo d'água torna-se ligado a um rio, durante a inundação, ocorre um aumento da velocidade de corrente, a intensificação da lavagem mecânica de plantas aquáticas, do sedimento e do material orgânico particulado, determinando assim, mudanças na temperatura da água, na turbidez e no teor de nutrientes, que influenciam grandemente a heterogeneidade de habitats, a diversidade e a estrutura das comunidades biológicas, e ainda, a produtividade do ecossistema (Amoros e bornete, 2002).

Porém, ao contrário do que foi predito inicialmente, as maiores densidades médias de flagelados foram encontradas no período de cheia. Esse padrão de variação da densidade pode ser atribuído a múltiplos fatores. No período de cheia, os maiores valores de densidade observados devem estar diretamente relacionados à maior variedade e disponibilidade de recursos alimentares, tendo em vista, a maior densidade bacteriana e disponibilidade de carbono orgânico dissolvido, observadas neste período, em função do aumento de matéria orgânica de origem alóctone resultante do alagamento das áreas marginais (Thomaz et al., 1997; Carvalho et al. 2003). Já as menores densidades médias observadas no período de seca estão, provavelmente, relacionadas à maior influência de forças locais sobre a estrutura da comunidade. Em geral, as forças que atuam sobre as comunidades aquáticas, no período de seca, em planícies de inundação, são alterações nas características limnológicas e morfométricas dos ambientes aquáticos, maior ação dos ventos e intensificação das interações bióticas (e.g. predação e competição) (Camargo e Esteves, 1995; Tockener et al., 1999; Lewis Jr. et al. 2000; Carvalho et al., 2001; Thomaz et al., 2007).

Por fim, as diferenças de abundância e composição de espécies, observadas entre os três subsistemas desta planície foram registradas, provavelmente, devido às peculiaridades de cada um, pois os principais rios que formam esses subsistemas vêm de diferentes regiões geológicas, possuem propriedades físicas, químicas e hidrológicas diferenciadas, e ainda estão sujeitos a diferentes impactos humanos (Roberto et al., 2009). Estes autores, após

monitorarem por 8 anos as variáveis limnológicas destes três rios, formadores desta Planície, e de alguns ambientes associados à eles, observaram, por exemplo, que *i)* o canal principal do rio Paraná e os habitats conectados à ele têm maior transparência da água e menores concentrações de fósforo do que os ambientes dos outros subsistemas; *ii)* os habitats associados ao subsistema Baía têm maiores concentrações de nitrogênio e fósforo total do que os ambientes dos outros subsistemas, e *iii)* os habitats do rio Ivinheima têm concentrações de N-amônio e P-reativo levemente superiores do que os ambientes dos outros subsistemas. Segundo estes autores, estas diferenças podem ajudar a explicar a distribuição das espécies na várzea e, até mesmo o sucesso de algumas espécies em certos habitats.

Em geral, a sazonalidade do regime hidrológico e o grau de conectividade hidrológica dos ambientes têm sido considerados os macrofatores que mais influenciam a dinâmica espacial e temporal das planícies de inundação e conseqüentemente da biota presente nestes sistemas (Junk, 1989; Neiff, 1990; Ward et al., 1999; Velho et al., 2004; Higuiri et al., 2007). Diversos estudos (Domitrovic, 2002; Bini et al., 2003; Aoyagui e Bonecker, 2004; Train e Rodrigues, 2004; Alves et al., 2005; Algarte et al., 2009; Behrend et al., 2009; Lansac-Tôha et al., 2009; Pauleto et al., 2009; Camargo e Velho, 2010) já têm comprovado empiricamente que o pulso de inundação e o grau de conectividade hidrológica são os mais importantes fatores estruturadores de diversas comunidades aquáticas planctônicas em planícies de inundação tropicais. Os resultados encontrados demonstraram que os padrões de densidade e composição de espécies da comunidade de protozoários flagelados também foram influenciados por estes macrofatores, porém, a primeira hipótese deste estudo não pode ser completamente corroborada, pois o padrão de flutuação espacial e sazonal esperado para a densidade não foi encontrado, e o efeito homogeneizador das inundações sobre a composição de espécies dos flagelados não foi observado.

#### 3.4.2 Fatores reguladores da distribuição espacial dos protozoários flagelados na planície de inundação do alto rio Paraná

Quando uma comunidade biológica apresenta autocorrelação espacial significa que ela está espacialmente estruturada no ambiente (Legendre, 1993; Pinto et al., 2003). Partindo desta premissa, os resultados revelaram que a comunidade de protozoários flagelados da planície de inundação do alto rio Paraná apresenta uma distribuição espacial estruturada em ambos os períodos do regime hidrológico. Entretanto, esse resultado corrobora apenas parcialmente a segunda hipótese predita neste estudo, pois a estrutura numérica desta

comunidade (representada pela densidade) não apresentou padrões espaciais estruturados em nenhum dos períodos estudados. Esse resultado sugere que a capacidade de dispersão pode limitar a probabilidade de chegada das espécies, mas não regula a abundância daquelas que chegaram a estes habitats. Uma possível explicação para este fato é que outros fatores não espaciais devem regular a abundância dos flagelados, como por exemplo, as interações bióticas (e.g. competição e/ou predação).

De acordo com Beisner et al. (2006), a capacidade de dispersão de um determinado grupo de organismos vai determinar o quão importante é este processo para a dinâmica e para a estruturação da comunidade observada. No caso dos protozoários flagelados da planície de inundação do alto rio Paraná, foi observada uma limitação de sua dispersão no período de seca, pois os ambientes mais distantes não apresentaram os mesmos padrões de composição de espécies do que os ambientes mais próximos. Por outro lado, durante a cheia a capacidade de dispersão dos protozoários flagelados foi ampliada por causa das inundações, que promovem o aumento da conectividade hidrológica dos ambientes e também um aumento da previsibilidade dos padrões de composição de espécies dos protozoários flagelados. Entretanto, é importante ressaltar que embora aconteça um aumento da previsibilidade dos padrões de composição de espécies durante o período de cheia, o efeito homogeneizador das inundações (*sensu* Thomaz et al., 2007) parece não manter por muito tempo seu efeito sobre os padrões de composição dos flagelados, conforme foi discutido anteriormente.

Nas planícies de inundação, que possuem uma dinâmica hidrológica bastante complexa, os microrganismos provavelmente seguem um padrão de distribuição espacial diferente do padrão proposto pelo atual paradigma de distribuição espacial dos microrganismos, que defende a idéia de ubiquidade e cosmopolitismo desses organismos considerando sua grande abundância e pequeno tamanho corporal (Finlay e Clarke, 1999; Finlay, 2002; Fenchel e Finlay, 2004; Finlay e Fenchel, 2004). Os resultados obtidos reforçam aqueles encontrados recentemente por vários outros pesquisadores que refutaram a hipótese de ubiquidade dos microrganismos ao demonstrar que eles possuem padrões espaciais estruturados (Potapova e Charles, 2002; Telford et al., 2006; Vyverman et al., 2007; Heino et al., 2010, entre outros). As prováveis causas da distribuição heterogênea dos protozoários flagelados, na planície de inundação do alto rio Paraná, são o fluxo unidirecional da inundação do ano anterior que dispersou direcionalmente os flagelados ao longo da planície e a heterogeneidade ambiental desta planície de inundação. Em geral, as pesquisas ecológicas que investigaram os padrões espaciais de diferentes comunidades biológicas basearam-se apenas na ocorrência das espécies (através de dados de presença ou ausência) e não nos

padrões de autocorrelação espacial destas comunidades. Talvez esse fato possa justificar a diferença entre os padrões aqui observados e aqueles verificados pelos estudos que defendem a idéia de ubiquidade dos microrganismos.

Isso demonstra o quão importante e imprescindível é a avaliação da independência espacial dos dados de uma comunidade biológica ao se desenvolver estudos ecológicos. A dimensão espacial tem sido bastante negligenciada pelos ecólogos, principalmente por impedir a realização de testes clássicos de inferência estatística, tendo em vista a falta de independência dos dados amostrados (Legendre, 1993). Ignorar a estrutura espacial das comunidades biológicas ao planejar o delineamento amostral de um estudo ecológico (experimental ou não) pode acarretar na interpretação equivocada dos resultados, por causa de um fenômeno conhecido como pseudoreplicação (Hurlbert, 1984). Segundo Nogueira et al. (2010), a proposta da teoria neutra (Hubbel, 2001) e os avanços estatísticos (e.g., RDA parcial, teste de mantel parcial e outros) têm promovido um novo e grande debate sobre a importância relativa dos fatores espaciais/regionais e dos fatores ambientais/locais para a estruturação das metacomunidades, mas apesar disso, a resposta para esta questão está longe de ser alcançada.

A RDAP mostrou que uma grande parte da variação da comunidade de protozoários flagelados permaneceu inexplicada (variação residual). Diversos estudos ecológicos realizados com outras comunidades aquáticas (e.g. diatomáceas, fitoplâncton, macroinvertebrados bentônicos) também mostraram que uma grande parcela da variação total dos atributos dessas comunidades permaneceu inexplicada (Beisner et al., 2006; Roque et al., 2008; Nabout et al., 2009; Yang et al., 2009; Heino et al., 2010; Nogueira et al., 2010). Segundo Nogueira et al. (2010), essa grande variação residual acontece quando a comunidade em questão é estruturada por outros fatores que não os inclusos na análise de redundância. No caso dos protozoários flagelados, os outros fatores que também podem ter estruturado a variação dessa comunidade e não foram inclusos na RDAP são: *i*) as interações bióticas (e.g. predação e/ou competição) dos flagelados com as outras comunidades microbianas (e.g., bactérias, ciliados e zooplâncton), pois existe uma vasta literatura científica mostrando que os protozoários flagelados são fortemente controlados pelas interações bióticas, ora por mecanismos ascendentes (Laybourn-Parry e Parry, 2000; Mariottini e Pane, 2003; Bettarel et al., 2005), ora por mecanismos descendentes (Weisse, 1991; Arndt, 1993; Laybourn-Parry e Rogerson, 1993; Laybourn-Parry e Parry, 2000; Nakano et al., 2001); *ii*) as variações hidrológicas e/ou morfométricas (Camargo e Velho, 2010); *iii*) as variações climáticas

(Godinho e Regali-Seleghim, 1999); e ainda *iv*) os eventos estocásticos que organizam aleatoriamente as comunidades biológicas (Sloan et al., 2006).

Em geral, a composição de espécies apresentou uma variação residual (variação inexplicada) bem maior do que a densidade, que no período de cheia teve a maior parte de sua variação (61%) explicada significativamente pelas variáveis ambientais (fatores locais). Assim, pode-se inferir que, nesse período, a estrutura numérica da comunidade de protozoários flagelados seguiu a dinâmica “*Species-Sorting*” conforme postulado por Cottenie (2005). Esse autor verificou em sua metanálise (realizada com 158 pesquisas desenvolvidas com diferentes tipos de táxons, habitats, escalas espaciais, tamanhos corporais e mecanismos de dispersão) que a maioria dos conjuntos de dados analisados (44 %) foi estruturada pela dinâmica “*Species Sorting*”, demonstrando que a heterogeneidade ambiental é o principal fator estruturador em diferentes metacomunidades.

Como a maior parte da variação dos dados da comunidade de protozoários da planície de inundaç o do alto rio Paran  permaneceu inexplicada, a terceira hip tese deste estudo deve ser refutada. Os fatores mais importantes para a estrutura o dessa comunidade, nesta planície foram, provavelmente,  s intera o es bi ticas e as varia o es hidrol gicas (e.g. grau de conectividade hidrol gica e o pulso de inunda o). Todavia, os resultados encontrados s o de relev ncia, pois, oferecem importante aporte te rico para as discuss es acerca dos padr es de distribui o espacial dos microrganismos.

## REFER NCIAS

- Agostinho, A.A., Julio Jr, H.F., Petrere Jr., M., 1994. Itaipu reservoir (Brazil): impacts of the impoundment on the fish fauna and fisheries. In: Cowx, I.G. (Ed.), Rehabilitation of freshwater fisheries. Fishing News Book, Oxford, p. 171-184.
- Agostinho, A.A., Zalewski, M., 1995. The dependence of fish community structure and dynamics on floodplain riparian ecotone zone in Paran  River, Brazil. *Hydrobiologia* 303, 141-148.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Baltar, S.L.S.M.A., Gomes, L.C., 2002. Influence of Aquatic Macrophytes on Fish Assemblages Structure of the Upper Paran  River Floodplain (Brazil). In: Proceedings of the 11th WERS International Symposium on Aquatic Weeds, Moliets et Maa (Fran a), p. 69-72.

- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Gomes, L.C., 2004. Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrol. Hydrobiol.* 4, 255-256.
- Allan, J. D., 1995. *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. Chapman & Hall, 388p.
- Algate, V.M., Siqueira, N.S., Murakami, E.A., Rodrigues, L., 2009. Effects of hydrological regime and connectivity on the interannual variation in taxonomic similarity of periphytic algae. *Braz. J. Biol.* 69(2), 609-616.
- Alves, G.M., Velho, L.F.M., Lansac-Tôha, F.A., Robertson, B., Bonecker, C.C., 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(3), 317-327.
- Anderson, M.J., Gribble, N.A., 1998. Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental component in a multivariate data set. *Austral Ecol.* 23(2), 158-167.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for a non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26(1), 32-46.
- Aoyagui, A.S.M., Bonecker, C.C., 2004. Rotifers in different environments of the Upper Paraná River floodplain (Brazil): richness, abundance and the relationship with connectivity. *Hydrobiologia* 522, 281-290.
- Araújo, M.F.F., Godinho, M.J.L., 2008. Spatial and seasonal variations of planktonic protists (Mastigophora, Sarcodina and Ciliophora) in a river-lacustrine system in northeast Brazil. *Acta Limnol. Bras.* 20(3), 235-244.
- Arndt, H., 1993. Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) - a review. *Hydrobiologia* 255, 231-246.
- Arndt, H., Dietrich, D., Auer, B., 2000. Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems. In: Leadbeater, B.S.C., Green, J.C., (Eds.), *The Flagellates*. Taylor & Francis, London, p. 240-268.
- Auer, B., Arndt, H., 2001. Taxonomic composition and biomass of heterotrophic flagellates in relation to lake trophic and season. *Freshw. Biol.* 46(7), 959-972.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A., Thingstad, F., 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol-Prog. Ser.* 10, 257-263.
- Baas-Becking, L.G.M., 1934. *Geobiologie of Inleiding tot de Milieukunde*. W.P. Van Stockum & Soon, Den Haag, The Hague Netherlands, p. 1-263.

- Behrend, R.D.L., Fernandes, S.E.P., Fujita, D.S., Takeda, A.M. 2009. Eight years of monitoring aquatic Oligochaeta from the Baía and Ivinhema Rivers. . *Braz. J. Biol.* 69(2), 559-571.
- Beisner, B.E., Peres-Neto, P.R., Lindstro, E.S., Barnett, A., Longhi, M.L., 2006. The Role Of Environmental And Spatial Processes In Structuring Lake Communities From Bacteria To Fish. *Ecology* 87(12), 2985-2991.
- Bell, T., Newman, J.A., Silverman, B.W., Turner, S.L., Lilley, A.K., 2005. The contribution of species richness and composition to bacterial services. *Nature* 436, 1157-1160.
- Bettarel, Y., Sime-Ngando, T, Bouvy, M., Arfi, R., Amblard, C. 2005. Low consumption of virus-sized particles by heterotrophic nanoflagellates in two lakes of the French Massif Central. *Aquat. Microb. Ecol.* 39(2), 205-209.
- Bini, L.M., Velho, L.F.M., Lansac-Tôha, F.A., 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 Paraná River, Brazil. *Acta Oecol.* 24(1), 145-151.
- Borcard, D., Legendre, P., Drapeau, P., 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73(3), 1045-1055.
- Cadotte, M.W., Fukami, T., 2005. Dispersal, spatial scale, and species diversity in a hierarchically structured experimental landscape. *Ecol. Lett.* 8, 548-557.
- Camargo, A.F.M., Esteves, F.A., 1995. Influence of water level variation on fertilization of an oxbow lake of Rio Mogi-Guaçu, state of São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia* 299, 185-193.
- Camargo, J.C., 2009. Estrutura e dinâmica da comunidade de protozoários flagelados em córregos tropicais sob influência de atividades humanas. 56f. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais). Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia.
- Camargo, J.C., 2012. Avaliação do potencial bioindicador e dos padrões de distribuição espacial e sazonal dos atributos da comunidade protoplanctônica de córregos tropicais. 47f. Exame Geral de Qualificação (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais). Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia.
- Camargo, J.C., Velho, L.F.M., 2010. Composition and species richness of flagellate protozoa from environments associated to the Baía River (Mato Grosso do Sul State, Brazil): Influence of the hydrological period and the connectivity. *Acta sci., Biol. sci.* 32, 349-356.

- Camargo, J.C., Velho, L.F.M., 2011. Longitudinal variation of attributes from flagellate protozoan community in tropical streams. *Acta sci., Biol. sci.* 33, 161-169.
- Camargo, J.C., Vieira, L.C.G., Velho, L.F.M., 2012. The role of limnological variables and habitat complexity in impacted tropical streams as regulatory factors on the flagellate protozoa community. *Acta Limnol. Bras.* 24, 193-206.
- Carvalho, P., Bini, L.M., Thomaz, S.M., Oliveira, L.G., Robertson, B., Tavechio, W.L.G., Darwisch, A.J., 2001. Comparative limnology of South American floodplain lakes and lagoons. *Acta sci., Biol. sci.*, 23, 265-173.
- Carvalho, P., Thomaz, S.M., Bini, L.M., 2003. Effects of water level, abiotic and biotic factors on bacterioplankton abundance in lagoons of a tropical floodplain (Paraná River, Brazil). *Hydrobiologia* 510, 67-74.
- Clarke, K.R., Warwick. R.M., 1994. *Change in Marine Communities*. Plymouth Marine Laboratory.
- Comte, J., Viboud, S., Fontvielle, D., Millery, A., Paolini, G., Domaizon, I., 2006. Microbial community structure and dynamics in Largest Natural French Lake (Lake Bourget). *Microb. Ecol.* 52(11), 72-89.
- Cottenie, K., 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol. Lett.* 8, 1175-1182
- Domaizon, I., Viboud, S., Fontvieille, D. 2003. Taxon-specific and seasonal variations in flagellates grazing on heterotrophic bacteria in the oligotrophic Lake Annecy – importance of mixotrophy. *Microb. Ecol.* 46(3), 317-329.
- Domitrovic, Y.Z., 2002. Structure and variation of the Paraguay river phytoplankton in two periods of its hydrological cycle. *Hydrobiologia* 472(1-3), 177-196.
- Fenchel, T., Finlay, B.J. 2004. The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity. *BioScience* 54, 777-784.
- Finlay, B.J., Fenchel, T., 2004. Cosmopolitan Metapopulations of Free-Living Microbial Eukaryotes. *Protist* 155, 237-244.
- Finlay, B.J., Clarke, K.J., 1999. Ubiquitous dispersal of microbial species. *Nature* 400(26), 828-828.
- Finlay, B.J., 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science* 296, 1061-1063.
- Gilpin, M.E., Hanski, I.A., 1991. *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. Academic Press, London.



- Godinho, M.J.L., Regali-Seleghim, M.H., 1999. Diversidade no reino protista: protozoários de vida livre. In: Joly, C.A., Bicudo, C.E.M., (Eds.), *Microorganismos e Vírus*. FAPESP, São Paulo, p. 83-91.
- Golterman, H.L., Clymo, R.S., Ohmstad, A.M., 1978. *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Green, J.L., Bohannon, B.J.M., 2006. Spatial scaling of microbial biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 21(9), 501-507.
- Heino, J., Bini, L.M., Karjalainen, S.M., Mykra, H., Soininen, J., Vieira, L.C.G., Diniz-Filho, J.A.F., 2010. Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? *Oikos* 119, 129-137.
- Higuti, J., Velho, L.F.M., Lansac-Tôha, F.A., Martens, K., 2007. Pleuston communities are buffered from regional flood pulses: the example of ostracods in the Paran  River floodplain, Brazil. *Freshw. Biol.* 52, 1930-1943.
- Hubbell, S.P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Amer. Naturalist* 93(870), 145-159.
- Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54(2), 187-211.
- Itaipu Binacional, 2012. Rio Paran . Dispon vel em: <<http://www.itaipu.gov.br/energia/rio-parana>>. Acesso em: 13 nov. 2012.
- Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E., 1989. The Flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106, 110-127.
- Kiss, A.K.,  cs, E., Kiss, K.T., T r k, J.K., 2009. Structure and seasonal dynamics of the protozoan community (heterotrophic flagellates, ciliates, amoeboid protozoa) in the plankton of a large river (River Danube, Hungary). *Eur. J. Protistol.* 45, 121-138.
- Lansac-T ha F.A., Bonecker, C.C., Velho, L.F.M., 2004. Composition, species richness and abundance of the zooplankton community. In: Thomaz S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (Eds.), *The Upper Paran  River and its floodplain: Physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, p. 145-190.
- Lansac-T ha, F.A., Bonecker, C.C., Velho, L.F.M., Sim es, N.R., Dias, J.D., Alves, G.M., Takahashi, E.M., 2009. Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paran  River floodplain: interannual variation from long-term studies. *Braz. J. Biol.* 69(2), 539-549.

- Lavrentyev, P.J., McCarthy, M.J., Klarer, D.M., Jochem, F., Gardner, W.S., 2004. Estuarine microbial food web patterns in a lake Erie Coastal wetland. *Microbial Ecol.* 48(4), 567-577.
- Laybourn-Parry, J., Rogerson, A., 1993. Seasonal patterns of protozooplankton in Lake Windermere, England. *Arch. Hydrobiol.* 129, 25-43.
- Laybourn-Parry, J.E.M., Parry, J.D., 2000. Flagellates and the microbial loop. In: Leadbeater, B.S.C., Green, J. (Eds.), *The Flagellates*. Taylor & Francis, London, p. 216-239.
- Lee, J.J., Leedale, G.F., Bradbury, P., 2000. *Illustrated guide to the Protozoa*. 2nd ed. Society of Protozoologists, Kansas, p. 1432.
- Legendre, P., 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74(6), 1659-1673.
- Legendre, P., Borcard, D., Peres-Neto, P., 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecol. Monogr.* 75, 435-450.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J., Hoopes, M., Holt, R., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7, 601-613.
- Lewis Jr., W.M., Hamilton, S.K., Lasi, M.A., Rodríguez, M., Saunders III, J. F., 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *BioScience* 50(8), 681-693.
- Margalef, R., 1960. Ideas for a synthetic approach to the ecology of running waters. *Int. Revue ges. Hydrobiologia* 45, 133-153.
- Mariottini G.L., Pane, L., 2003. Ecology of planktonic heterotrophic flagellates. A review. *Riv. Biol.* 96(1), 55-71.
- McCune, B., Mefford, M.J., 1999. *Pc-Ord. Multivariate analysis of ecological data*, version 4.01. MjM Software. Gleneden Blach, Oregon, p. 126.
- Morin, P.J., Mcgrady-Steed, J., 2004. Biodiversity and ecosystem functioning in aquatic microbial systems: a new analysis of temporal variation and species richness-predictability relations. *Oikos* 104, 458-466.
- Nabout, J.C., Siqueira, T., Bini, L.M., Nogueira, I.S., 2009. No evidence for environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities. *Acta Oecol.* 35, 720-726.
- Nakano S., Manage, P.M., Nishibe, Y., Kawabata, Z., 2001. Trophic linkage among heterotrophic nanoflagellates, ciliates and metazoan zooplankton in a hypereutrophic pond. *Aquat. Microb. Ecol.* 25, 259-270.
- Neiff, J.J., 1990. Ideas para la interpretacion ecologica del Parana. *Interciência* 15, 424-439.

- Neiff, J.J., 2001. Diversity in some tropical wetland systems of South America. In: Gopal, B., Junk, W. (Eds.), *Wetlands Biodiversity*. The Netherlands: Backhuys Publish, p. 1-32.
- Nogueira, I.S., Nabout, J.C., Ibañez, M.S.R., Bourgoïn, L.M., 2010. Determinants of beta diversity: the relative importance of environmental and spatial processes in structuring phytoplankton communities in an Amazonian floodplain. *Acta Limnol. Bras.* 22(3), 247-256.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'hara, B., Stevens, M.H.H., 2007. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.8-8. 2007. Disponível em: <<http://cran.r-project.org>>. Acesso em: 19 jul. 2013.
- Pace, M.L., Findlay, S.E.G., Lints, D., 1992. Zooplankton in advective environments: The Hudson River community and a comparative analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49, 1060-1069.
- Pauleto, G.M., Velho, L.F.M., Buosi, P.R.B., Brão, A.F.S., Lansac-Tôha, F.A., Bonecker, C.C., 2009. Spatial and temporal patterns of ciliate species composition (Protozoa: Ciliophora) in the plankton of the Upper Paraná River floodplain. *Braz. J. Biol.* 69(2), 517-527.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S., Borcard, D., 2006. Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87, 2614-2625.
- Pinto, M.P., Bini, L.M., Diniz-Filho, J.A.F., 2003. Análise quantitativa da influência de um novo paradigma ecológico: autocorrelação espacial. *Acta sci., Biol. Sci.* 25(1), 137-143.
- Potapova, M.G., Charles, D.F., 2002. Benthic diatoms in USA rivers: distributions along spatial and environmental gradients. *J. Biogeogr.* 29, 167-187.
- R Development Core Team, 2007. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, R Foundation for Statistical Computing. 2007. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: Agosto de 2011.
- Rangel, T.F.L.V.B., Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M., 2006. Towards an integrated computational tool for spatial analysis in macroecology and biogeography. *Global Ecol. Biogeogr.* 15, 321-327.
- Reynolds, C.S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L., Melo, S., 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J. Plank. Res.* 24(5), 417-428.
- Roberto, M.C., Santana, N.F., Thomaz, S.M., 2009. Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Braz. J. Biol.* 69 (2) (Suppl.), 717-725.

- Roque, F.O., Lecci, L.S., Siqueira, T., Froehlich, C.G., 2008. Using environmental and spatial filters to explain stonefly occurrences in Southeastern Brazilian streams: implications for biomonitoring. *Acta Limnol. Bras.* 20(1), 117-130.
- Safi, K.A., Hall, J.A., 1997. Factors influencing autotrophic and heterotrophic nanoflagellate abundance in five water masses surrounding New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Fresh.* 31, 51-60.
- Sherr, E.B., Sherr, B.F., 1993. Preservation and storage of samples for enumeration of heterotrophic protist. In: Kemp, P.F., Sherr, B.F., Sherr, E.B., Cole, J.J., (Eds.), *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publishers, London, p. 207-212.
- Silva, B.T.S., 2011. Protozoários flagelados heterotróficos e a cadeia alimentar planctônica em uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná. 75 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais). Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia.
- Sloan, W.T., Lunn, M., Woodcock, S., Head, I.M., Nee, S., Curtis, T.P., 2006. Quantifying the roles of immigration and chance in shaping prokaryote community structure. *Environ. Microbiol.* 8, 732-740.
- Souza-Filho, E.E., Steveaux, J.C., 1997. Geologia e Geomorfologia do Complexo Rio Baía, Curutuba, Ivinheima. In: Vazzoler, A.E.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S. (Eds.), *A planície de inundação do alto Paraná: Aspectos físicos, biológicos e sócio-econômicos*. Eduem/Nupelia, Maringá, p. 3-72.
- Statsoft Inc, 1996. Tulsa: Statistica. 3v.
- Telford, R.J., Vandvik, V., Birks, H.J.B., 2006. Dispersal limitations matter for microbial morphospecies. *Science*, 312, 1015-1015.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Champely, S., 1995. Multivariate analysis of spatial patterns: a unified approach to local and global structures. *Environ. Ecol. Stat.* 2, 1-14.
- Thomaz, S. M., Roberto, M.C., Bini, L.M., 1997. Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In: Vazzoler, A.E.A.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S., (Eds.), *Planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Eduem/Nupélia, Maringá, p. 74-102.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., Bozelli, R.L., 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain system. *Hydrobiologia* 579, 1-13.

- Tikhonenkov, D.V., Mazei, Y.A., 2006. Distribution of heterotrophic flagellates at the litoral Estuary of Chernaya River (Kandalaksha Bay, White Sea). *Russ. J. Mar. Biol.* 32(6), 276-283.
- Tikhonenkov, D.V., Mazei, Y.A., 2008. Heterotrophic flagellate biodiversity and community structure in freshwater streams. *Inland Water Biol.* 1(2), 129-133.
- Tockner, K., Pennetzdorfer, D., Reiner, N., Schiemer, F., Ward, J.V., 1999. Hydrological connectivity, and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river-floodplain system (Danube, Austria). *Freshw. Biol.* 41, 521-535.
- Torsvik, V., Øvreås, L., Thingstad, T.F., 2002. Prokaryotic diversity – magnitude, dynamics, and controlling factors. *Science* 296, 1064-1066.
- Train, S., Rodrigues, L.C., 2004. Phytoplanktonic assemblages. In: Thomaz S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S., (Eds.), *The Upper Paraná River and its floodplain: Physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, p. 103-124.
- Train, S., Rodrigues, L.C., Bovo, V.M., Borges, P.A.F., Pivato, B.M., 2004. Phytoplankton composition and biomass in environments of the Upper Paraná River. In: Agostinho, A.A., Rodrigues, L., Gomes, L.C., Thomaz, S.M., Mira, L.E., (Eds.), *Structure and Functioning of the Paraná River and its Floodplain*. Eduem/Nupélia, Maringá, p. 63-74.
- Velho, L.F.M., Bini, L.M., Lansac-Tôha, F.A., 2004. Testate amoeba (Rhizopoda) diversity in plankton of the Upper Paraná River Floodplain, Brazil. *Hydrobiologia* 523, 103-111.
- Vyverman, W., Verleyen, E., Sabbe, K., Vanhoutte, K., Sterken, M., Hodgson, D.A., Mann, D.G., Juggins, S., Van De Vijver, B., Jones, V., Flower, R., Roberts, D., Chepurnov, V.A., Kilroy, C., Vanormelingen, P., Wever, A., 2007. Historical processes constrain patterns in global diatom diversity. *Ecology* 88(8), 1924-1931.
- Ward, J.V., Tockner, K., 2001. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshw. Biol.* 46, 807-819.
- Ward J.V., Tockner K., Schiemer F., 1999. Biodiversity of Floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regul. Rivers: Res. Mgmt.* 15, 125-139.
- Weisse, T., 1991. The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control. *J. Plankton Res.* 13, 167-185.
- Weitere, M., Arndt, H., 2003. Structure of the heterotrophic flagellate community in water column of the river Rhine (Germany). *Eur. J. Protistol.* 39(3), 287-300.
- Yang, H., Roger, J.F., Battarbee, R.W., 2009. Influence of environmental and spatial variables on the distribution of surface sediment diatoms in an upland loch, Scotland. *Acta Bot. Croat.* 68(2), 367-380.

Zagatto, E.A.G., Jacintho, A.O., Reis, B.F., Krug, F.J., Bergamin-Filho, H., Pessenda, L.C.R., Mortatti, J., Giné, M.F., 1981. Manual de análise de plantas e águas empregando sistemas de injeção em fluxo. CENA/USP, Piracicaba.

Zalocar de Domitrovic, Y., 2003. Effect of fluctuations of water level on phytoplankton development in three lakes of the Paraná River floodplain (Argentina). *Hydrobiologia* 510, 175-193.

#### **4 PADRÕES DE COCORRÊNCIA DE PROTOZOÁRIOS FLAGELADOS (PROTISTA: MASTIGOPHORA) NA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO DO ALTO RIO PARANÁ**

##### **RESUMO**

Os modelos nulos foram empregados com intuito de se compreender melhor a influência da dispersão (via conectividade hidrológica) e da sazonalidade do pulso de inundação, sobre os padrões de coocorrência dos protozoários flagelados em planícies de inundação. Para isso, 29 ambientes lênticos (16 com conectividade hidrológica e 13 sem conectividade hidrológica) da planície de inundação do alto rio Paraná foram estudados. As amostragens foram realizadas em dois períodos hidrológicos, sendo a primeira realizada no período de seca (Setembro/2010) e a segunda no período de cheia (Fevereiro/2012). Os protozoários flagelados foram coletados através da passagem de frasco na subsuperfície da coluna de água de cada ambiente e posteriormente, foram analisados “*in vivo*”, sob microscópio óptico. As matrizes contendo os dados de presença e ausência foram organizadas pelo critério taxonômico e pelo critério trófico (através da separação das espécies auto/mixotróficas e espécies heterotróficas) para contemplar cenários ambientais distintos. Os padrões de coocorrência dos flagelados foram sumarizados através do índice C ou C-Score. Os modelos nulos mostraram que essa comunidade possui distribuição espacial estruturada na maioria dos ambientes e períodos estudados (80% das matrizes apresentaram segregação), independentemente do critério de organização (taxonômico ou trófico) das matrizes. Quanto à influência do grau de conectividade hidrológica, os modelos nulos mostraram que, em geral, as assembléias de flagelados de ambientes fechados apresentaram mais padrões de segregação, do que as assembléias de ambientes abertos (83% das matrizes). Em relação aos períodos, ao contrário do que foi predito, os flagelados apresentaram padrões de distribuição espacial segregado, tanto no período de seca, quanto no período de cheia (onde se esperava uma distribuição aleatória). As matrizes ordenadas pelo critério trófico mostraram que a fração autotrófica desta comunidade possui padrões de coocorrência mais segregados (80% das matrizes estão estruturadas) do que a fração heterotrófica, que apresentou distribuição aleatória em 40% das matrizes confeccionadas. Em suma, os resultados encontrados sugerem que a comunidade estudada foi regulada predominantemente por processos baseados no controle de nicho, mediados pelas interações competitivas, e principalmente, pela heterogeneidade ambiental. Além disso, os resultados obtidos poderão ser usados para embasar melhor o planejamento do desenho amostral de estudos sobre os microrganismos em planícies de inundação.

**Palavras-Chave:** Mastigophora. Coocorrência. Modelos nulos. Distribuição espacial. Ecologia de comunidades. Planície de inundação.

## Co-occurrence patterns of flagellate protozoa (Protista: Mastigophora) in the Upper Paraná River floodplain

### *ABSTRACT*

Null models have been employed with the purpose to better understand the influence of dispersal (via hydrological connectivity) and seasonality of flood pulse on the co-occurrence patterns of flagellate protozoa in floodplains. For this, 29 lentic (16 with and 13 without hydrological connectivity) of the Upper Paraná River floodplain were investigated. Samples were collected in two hydrological periods, the first in the dry period (September 2010) and the second, during flood (February 2012). Flagellate protozoa were collected with flasks, under the water surface of each environment and were subsequently analyzed "in vivo" under optical microscope. Presence - absence matrices were organized by taxonomic and trophic criteria (through separation of auto/mixotrophic species and heterotrophic species) to encompass different environmental scenarios. Co-occurrence patterns of flagellates were summarized by the C index or C-Score. Null models showed that this community has a structured spatial distribution in most environments and periods studied (80% matrices showed segregation), regardless of the organization criterion (taxonomic or trophic) of matrices. As for the influence of the hydrological connectivity, null models indicated that in general flagellate assemblages of isolated environments presented more patterns of segregation than assemblages of connected environments (83% matrices). In relation to periods, contrary to the predicted, flagellate showed segregated spatial distribution both in the dry period, and in the rainy period (when it was expected a random distribution). Matrices organized by the trophic criterion demonstrated that the autotrophic fraction of this community has more segregated co-occurrence patterns (80% matrices are structured) than the heterotrophic fraction, which presented random distribution in 40% matrices constructed. In summary, the results suggest that the community is predominantly governed by processes based on niche control, mediated by competitive interactions, and mainly by environmental heterogeneity. Moreover, the results obtained can be used to better support planning the sampling design of studies on microorganisms in floodplains.

**Keywords:** Mastigophora. Co-occurrence. Null model. Spatial distribution. Community ecology. Floodplain.

#### 4.1 INTRODUÇÃO

Os padrões de coocorrência das espécies, no espaço e tempo, têm sido amplamente investigados para determinar os mecanismos que promovem a distribuição e a estrutura das comunidades biológicas nos ecossistemas (Peres-Neto, 2004). Entretanto, ainda existe um grande debate teórico entre os ecólogos, sobre quais são os mecanismos responsáveis pelos padrões de coocorrência não aleatórios nas comunidades biológicas (Ulrich, 2004). Esse debate teve como marco histórico o trabalho de Diamond (1975), que interpretou o padrão de distribuição de aves no arquipélago de Bismarck, como resultado de competição interespecífica, e sintetizou suas observações em sete regras de montagem, voltadas para a estruturação das comunidades biológicas. Posteriormente, Connor e Simberloff (1979) reanalisaram os dados de Diamond, através de modelos nulos, e constataram que o padrão de distribuição encontrado por ele não diferia significativamente do esperado ao acaso. A crítica fundamental de Connor e Simberloff aos resultados de Diamond era que os padrões descritos poderiam ser obtidos por diferentes mecanismos ecológicos, tornando assim, impraticável, a determinação precisa dos fatores responsáveis pela estruturação da comunidade de aves (Arita e Rodriguez, 2002).

Por outro lado, o modelo nulo proposto por Connor e Simberloff (1979) foi muito criticado pela comunidade acadêmica por ser muito restritivo, chegando a ser considerado tautológico por alguns autores (Gotelli e Graves, 1996). Passados mais de trinta anos desde a publicação do trabalho de Diamond (1975), muitas propriedades estatísticas dos modelos nulos foram compreendidas e atualmente a elaboração dos modelos nulos tem sido muito facilitada devido à difusão e avanço de técnicas computacionais (Paes e Blinder, 1995). E apesar de já antigo, o assunto ainda vem recebendo crescente atenção nos últimos anos, porque os pesquisadores ainda buscam avaliar a efetividade das regras de montagem propostas por Diamond em 1975 (Gotelli e McCabe, 2002). Além disso, busca também reconhecer, quais são os principais mecanismos responsáveis pela estruturação das diversas comunidades biológicas nos mais distintos ecossistemas e latitudes.

Segundo Connor e Simberloff (1983; 1986), sem utilização de modelos nulos, não existiria maneira confiável de avaliar a consistência das teorias ecológicas, quando se utiliza dados observacionais. Isso porque um modelo nulo é, na realidade, uma tentativa de gerar distribuições de valores, para uma determinada variável de interesse, na ausência do processo causal em questão, possibilitando assim, como nas ciências experimentais, estipular uma “situação controle” para fazer comparações robustas e confiáveis (Connor e Simberloff,



1986). Apesar dos modelos nulos já estarem sendo utilizados em trabalhos ecológicos desde o final da década de 1940 por Palmgren (1949), Cole (1951) e Williams (1951), muitas comunidades biológicas ainda não tiveram seus padrões de coocorrência sumarizados por meio desta técnica.

A maior parte dos estudos que empregou os modelos nulos para fazer inferências sobre a presença de estrutura espacial nas comunidades foi direcionada principalmente para assembleias vegetais e animais, sobretudo, para organismos de grande porte (e.g. Gotelli e Rohde, 2002; Peres-Neto, 2004; Rodríguez-Fernández et al., 2006; Boschilia et al., 2008; Silva et al., 2010; entre outros). Em contrapartida, muitos trabalhos já têm discutido os padrões biogeográficos dos microrganismos (e.g. Finlay e Clarke, 1999; Finlay, 2002; Finlay e Fenchel, 2004; Dolan, 2006; Green et al., 2008; 2006; entre outros), entretanto, poucos estudos têm avaliado, empiricamente, esses padrões, empregando os modelos nulos. Entre eles, destaca-se o trabalho conduzido por Horner-Devine e colaboradores (Horner-Devine et al., 2007), que comprovaram a existência de padrões de coocorrência não aleatórios em bactérias, fungos, algas e protistas, colocando em cheque, dessa forma, o paradigma de distribuição cosmopolita dos microrganismos (Finlay, 2002; Finlay e Fenchel, 2004; Fenchel e Finlay, 2004).

Neste contexto, os protozoários flagelados foram utilizados com objetivo de compreender melhor a influência da dispersão (via conectividade hidrológica) e da sazonalidade do pulso de inundação, sobre os padrões de coocorrência de microrganismos em planície de inundação. Esses organismos são reconhecidos como importantes componentes das comunidades planctônicas, pois são um dos principais elos de transferência de matéria e energia para os níveis tróficos superiores e também um dos maiores remineralizadores de compostos orgânicos (Azam et al., 1983; Arndt et al., 2000). Além disso, podem contribuir de forma bastante expressiva para a produção primária dos ecossistemas aquáticos (Safi e Hall, 1997).

Em geral, muitos fatores bióticos e abióticos já foram apontados como responsáveis pela distribuição espacial e temporal dessa comunidade, nos mais diversos ambientes aquáticos. Entre eles se destacam: a disponibilidade de alimento; a intensidade de predação; a sazonalidade do regime de inundação; o grau de conectividade hidrológica do ambiente estudado; o arranjo estrutural do habitat; a sazonalidade do regime de chuvas; a condutividade elétrica; o pH da água; a disponibilidade de nutrientes; a concentração de oxigênio dissolvido e a temperatura da água (Dolan e Gallegos, 1991; Pace e Funke, 1991; Arndt, 1993; Samuelsson et al., 2006; Camargo e Velho, 2010; Pereira et al., 2010; Camargo e Velho,

2011; Camargo et al., 2012). Entretanto, é muito provável que esses fatores não atuem isoladamente, mas sim em conjunto, ao longo de um gradiente ambiental, como é comumente observado para outras comunidades.

Embora seja incontestável o importante papel ecológico que os protozoários flagelados desempenham nos ecossistemas aquáticos, os estudos conduzidos sobre eles em planícies de inundação são, ainda, bastante primários (Camargo e Velho, 2010). Segundo Camargo e Velho (2010), apenas as frações auto e mixotróficas têm recebido mais atenção, isso porque, frequentemente são consideradas nos estudos sobre o fitoplâncton. Por isso, o efeito do regime hidrológico e da conectividade sobre a estrutura dessa comunidade ainda é pouco compreendido nestes ecossistemas, que se destacam pela grande heterogeneidade ambiental e pela dinâmica de inundação (Junk et al., 1989). Especificamente, na planície de inundação do alto rio Paraná, registram-se apenas os estudos sobre os protozoários flagelados conduzidos por Camargo e Velho (2010) e por Silva (2011).

É importante ressaltar ainda, que a grande maioria dos trabalhos ecológicos, desenvolvidos sobre os protozoários flagelados tem investigado principalmente as relações tróficas (e.g. competição e predação) destes organismos com as demais comunidades aquáticas (e.g. ciliados, bactérias, fitoplâncton e zooplâncton). Em parte, o maior esforço de pesquisa nesta linha se deve ao clássico conceito de elo microbiano, proposto por Azam et al. (1983), que levou os pesquisadores a estudarem as relações tróficas entre as comunidades microbianas, para testarem este paradigma. Por isso, provavelmente, os estudos ecológicos com outras abordagens ficaram em segundo plano. Por exemplo, os padrões de coocorrência das espécies de protozoários flagelados e os fatores responsáveis por esses padrões (e.g. interações competitivas e/ou mutualísticas; segregação de habitats; processos históricos e/ou filogenéticos; etc.) ainda são completamente desconhecidos, devido à ausência de estudos com esta abordagem.

Nesse sentido, o objetivo deste trabalho foi analisar se a comunidade de protozoários flagelados possui padrões de coocorrência não aleatórios e, caso haja, avaliar se estes padrões são influenciados pela sazonalidade do pulso de inundação e pela conectividade hidrológica, em diferentes biótopos da planície de inundação do alto rio Paraná. Para isso, as seguintes hipóteses foram testadas:

(I) O padrão de coocorrência será igual ao esperado ao acaso (aleatório) nas lagoas com conectividade hidrológica durante o período de cheia, pois a inundação facilita a dispersão das espécies e, por conseguinte, reduz a competição por recursos. Desse modo, pressupõe-se que (i) neste período a comunidade será estruturada por processos neutros, uma vez que

a teoria neutra da biodiversidade considera que todos os indivíduos, em uma comunidade, possuem equivalência trófica, e somente a limitação da dispersão regula a estrutura da metacomunidade (Hubbell, 2001).

(II) O padrão de coocorrência será maior do que o esperado ao acaso (segregado) nas lagoas sem conectividade hidrológica, durante o período de seca, pois neste período, a influência dos fatores locais sobre as comunidades aquáticas é mais intensa. Sendo assim, (ii) pressupõe-se que neste período a comunidade será regulada pelos processos baseados no nicho, conforme também é sugerido pelo conceito de “*Baas-Becking*” de que “*tudo está em todo o lugar, mas o ambiente seleciona*” (Baas-Becking, 1934) e pela perspectiva de “*Species-Sorting*” da teoria de metacomunidades (*sensu* Leibold et al., 2004).

(III) As matrizes de presença e ausência dos protozoários flagelados, ordenadas pelo critério taxonômico, não apresentarão padrão de coocorrência segregado, pois nem todas as espécies são potencialmente competidoras, apenas aquelas que utilizam os recursos de uma maneira similar (Simberloff e Dayan, 1991). Portanto, (iii) as matrizes construídas a partir do tipo de nutrição dos flagelados serão mais realistas do que as matrizes baseadas no arranjo taxonômico e, por isso, conseguirão mostrar mais claramente as interações competitivas desta comunidade.

## 4.2 MATERIAL E MÉTODOS

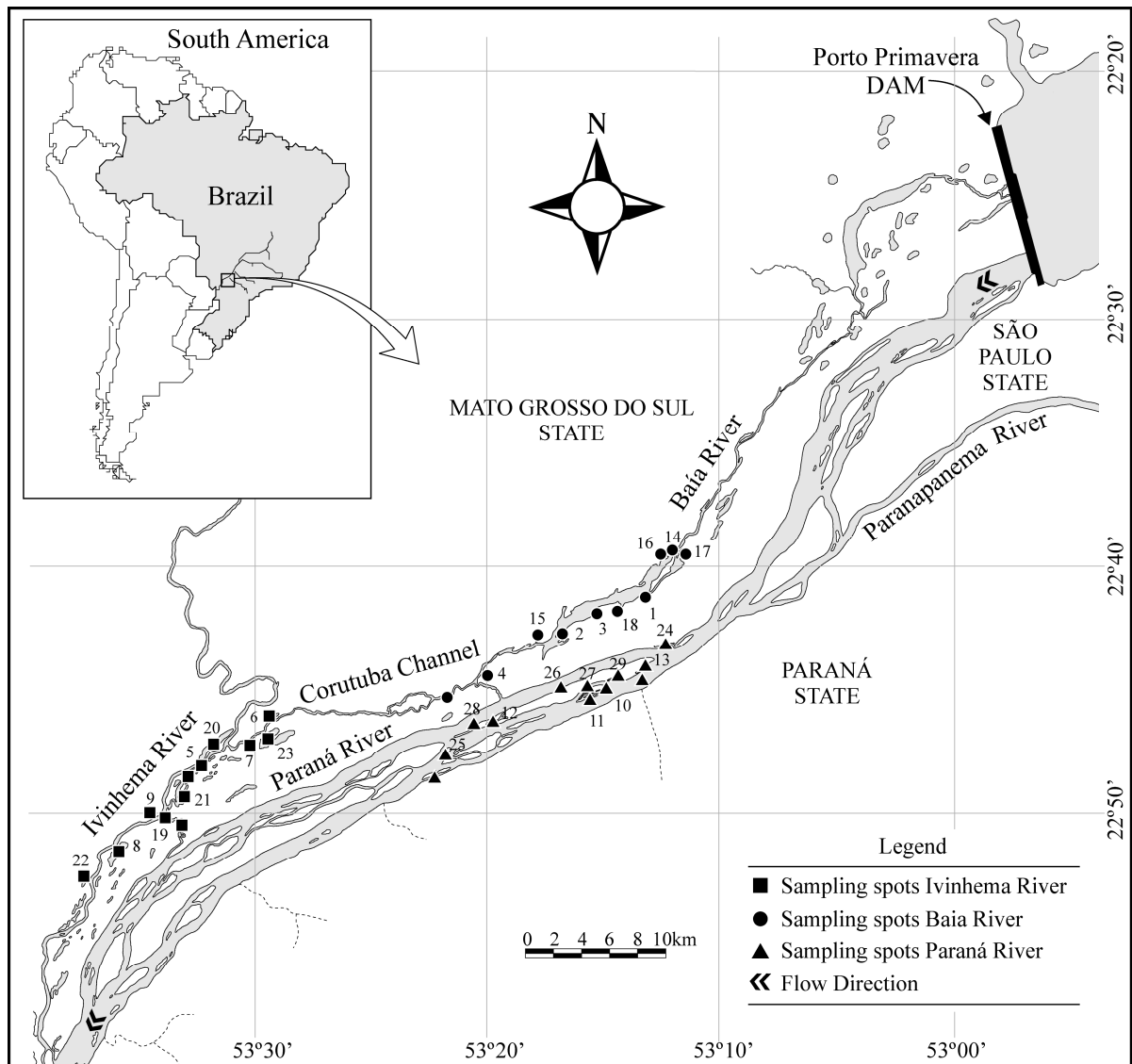
### 4.2.1 Área de estudo

A área de estudo encontra-se inserida na planície de inundação do alto rio Paraná, que está situada na confluência dos estados brasileiros de Mato Grosso do Sul, Paraná e São Paulo (entre as latitudes de 22°40'S e 23°40'S e entre as longitudes de 53°10'W e 53°40'W), sendo considerado o último trecho não represado do rio Paraná, em território brasileiro (Agostinho et al., 1994). A região do alto rio Paraná abrange cerca de um terço da bacia do rio Paraná, ocupando uma área de 891.000 km<sup>2</sup>, que corresponde a 10,5% do território brasileiro (Agostinho et al., 2004). Essa planície tinha originalmente uma extensão de 480 km, mas atualmente sua extensão restringe-se a menos de 230 km de comprimento e 20 km de largura, devido à criação à montante da Usina Hidrelétrica (UHE) Engenheiro Sérgio Mota (comumente conhecida como barragem de Porto Primavera) e a jusante da UHE de Itaipu (Souza-Filho e Steveaux, 1997). Nesse trecho, o rio Paraná apresenta um amplo canal anastomosado com reduzida declividade, que ora circunda pequenas ilhas, ora se estende ao

longo de uma grande planície aluvial (Agostinho et al., 1994). Os principais contribuintes do rio Paraná neste trecho são os rios Ivaí, Paranapanema e Piquiri a leste e os rios Amambai, Baia, Iguatemi e Ivinheima a oeste (Agostinho et al., 2002). Todos os afluentes da margem direita desaguam em um conjunto de canais secundários formados pelo rio Baia, canal Curutuba e pelo baixo curso do rio Ivinheima (Agostinho et al., 2002). O clima dessa região, de acordo com o sistema de Köppen, é classificado como Cfa (clima tropical-subtropical), apresentando temperatura média anual de 22°C (com valores mínimos de -4 °C e máximos de 40 °C) e precipitação média anual de 1.400 mm (Itaipu Binacional, 2012).

Apesar da ocupação antrópica de parte da várzea do Rio Paraná e da regularização da descarga da água pelas barragens à montante, a área ainda desempenha papel fundamental na manutenção da biodiversidade regional (Agostinho et al., 2004). Esta região se destaca pela grande heterogeneidade ambiental devido à presença de inúmeras lagoas, ressacos, canais e rios. Em geral, estes ambientes sustentam uma elevada diversidade de espécies terrestres e aquáticas, que é mantida pelo regime de inundação, considerado a principal função de força que regula a estrutura das comunidades biológicas e funcionamento do ecossistema (Junk et al., 1989; Neiff, 1990). Por causa da grande relevância ecológica desta região foram criadas 3 unidades de conservação dentro desta planície, sendo elas: Parque Nacional de Ilha Grande; Parque Estadual das Várzeas do Rio Ivinheima e Área de Proteção Ambiental das Ilhas e Várzeas do Rio Paraná). Além disso, desde 1999 esta região também tornou área de estudo do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (Peld – Site 6).

Os 29 ambientes lênticos estudados estão inseridos nos três subsistemas da planície aluvial do alto rio Paraná, sendo eles: subsistema Baia (9 ambientes), sub-sistema Ivinheima (10 ambientes) e subsistema Paraná (10 ambientes; Fig. 1). As lagoas analisadas diferem quanto às características físicas e químicas da água, estrutura do habitat, área, profundidade, altura do dique marginal, distância dos canais, composição de macrófitas, cobertura da vegetação ripária sobre o corpo aquático, entre outras diferenças determinadas por processos locais e regionais (Agostinho et al., 2002). Maiores detalhes sobre a localização e a morfometria dos corpos d'água estudados estão disponíveis na Tabela 1.



**Fig. 1.** Mapa de localização da área de estudo situada na planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. Onde: 1=Lagoa Aurélio; 2=Lagoa Fechada; 3=Lagoa Pousada das Garças; 4=Lagoa Traíra; 5=Lagoa Capivara; 6=Lagoa Cervo; 7=Lagoa Jacaré; 8=Lagoa Ventura; 9=Lagoa Zé Paco; 10=Lagoa Clara; 11=Lagoa Genipapo; 12=Lagoa do Osmar; 13=Lagoa Pousada; 14=Lagoa Gavião; 15=Lagoa Guaraná; 16=Lagoa Maria Luiza; 17=Lagoa Onça; 18=Lagoa dos Porcos; 19=Lagoa Boca Ipoitã; 20=Lagoa Finado Raimundo; 21=Lagoa dos Patos; 22=Lagoa Peroba; 23=Lagoa Sumida; 24=Lagoa das Garças; 25=Lagoa Pombas; 26=Ressaco Bilé; 27=Ressaco Leopoldo; 28=Ressaco Manezinho; 29=Ressaco Pau Véio.

**Tabela 1**

Nome, localização geográfica e dados morfométricos dos ambientes estudados na planície de inundação do alto rio Paraná. *Onde:* Prof = Profundidade média; Comp = Comprimento total e Per = Perímetro.

Conexão		Ambiente	Forma	Localização	Prof (m)	Comp (m)	Per (m)	Área (ha)
Fechado	Baía	Lagoa Aurélio	Arredondada	22°41'34.68"S; 53°13'50.58"W	1,95	99,20	251,40	0,43
		Lagoa Fechada	Alongada	22°42'37.92"S; 53°16'33.06"W	2,46	624,40	1.375,90	7,50
		Lagoa Pousada das Garças	Alongada	22°42' 1.14"S; 53°15'23.52"W	2,30	317,40	822,50	3,80
		Lagoa Traíra	Arredondada	22°44' 45.6"S; 53°20'21.66"W	2,10	108,90	292,40	0,47
	Ivinheima	Lagoa Capivara	Alongada	22°47'56.52"S; 53°32'5.4"W	3,60	746,70	1.702,40	7,20
		Lagoa Cervo	Arredondada	22°46'29.58"S; 53°29'46.98"W	2,00	500,80	1.454,60	7,80
		Lagoa Jacaré	Arredondada	22°47' 2.04"S; 53°29'49.08"W	2,14	410,70	1.073,80	6,96
		Lagoa Ventura	Alongada	22°51' 23.7"S; 53°36' 1.02"W	2,16	2.084,82	4.697,30	89,80
		Lagoa Zé Paco	Alongada	22°50' 3.72"S; 53°34' 18"W	3,90	755,40	1.599,00	2,70
	Paraná	Lagoa Clara	Irregular	22°45'17.52"S; 53°15'28.62"W	1,20	-	-	0,91
		Lagoa Genipapo	Temporária	22°45'33.24"S; 53°16' 5.94"W	0,96	-	-	0,06
		Lagoa do Osmar	Temporária	22°46'26.64"S; 53°19'56.16"W	1,10	-	-	0,006
		Lagoa Pousada	Alongada	22°44'41.76"S; 53°14' 7.32"W	0,39	859,20	2.907,90	12,70
Aberto	Baía	Lagoa Gavião	Alongada	22°40'47.94"S; 53°13'53.46"W	2,20	-	-	-
		Lagoa Guaraná	Arredondada	22°43'16.68"S; 53°18' 9.24"W	2,10	386,50	1.058,30	4,20
		Lagoa Maria Luiza	Alongada	22°40'30.18"S; 53°13'11.16"W	3,30	693,30	2.579,20	14,70
		Lagoa Onça	Arredondada	22°39'48.42"S; 53°12' 1.62"W	2,00	1.297,00	3.746,30	27,20
		Lagoa dos Porcos	Alongada	22°42' 4.44"S; 53°14'40.08"W	2,30	781,30	1.823,30	6,20
	Ivinheima	Lagoa Boca Ipoitã	Alongada	22°50' 7.92"S; 53°33'55.38"W	3,60	334,50	786,20	2,30
		Lagoa Finado Raimundo	Alongada	22°47' 57.6"S; 53°32'29.16"W	3,20	2.918,80	7.151,20	84,90
		Lagoa dos Patos	Luva	22°49'33.66"S; 53°33'9.9"W	3,50	2.065,60	14.783,80	113,80
		Lagoa Peroba	Alongada	22°54' 30.3"S; 53°38' 24.3"W	3,10	686,40	1.980,50	12,20
		Lagoa Sumida	Arredondada	22°46'54.78"S; 53°29' 22.2"W	1,60	1.894,50	4.681,10	67,40
	Paraná	Lagoa das Garças	Alongada	22°43'27.18"S; 53°13' 4.56"W	2,00	2.128,10	4.338,20	14,10
		Lagoa Pombas	Irregular	22°47'55.92"S; 53°21'32.58"W	3,30	-	-	-
		Ressaco Bilé	Alongada	22°45'13.56"S; 53°17' 9.48"W	1,30	582,60	-	-
		Ressaco Leopoldo	Alongada	22°45' 24"S; 53°16' 7.98"W	3,10	966,20	2.046,90	2,95
		Ressaco Manezinho	Alongada	22°46'44.7"S; 53°20'56.76"W	2,10	100,00	2.329,70	0,10
Ressaco Pau Veio		Alongada	22°44'50.76"S; 53°15'11.16"W	1,80	1.146,40	-	3,00	

#### 4.2.2 Amostragens e análise laboratorial

Todas as amostragens foram realizadas no centro da região pelágica de cada ambiente lântico estudado. A primeira amostragem foi realizada durante o período de seca ou limnofase, no mês de setembro de 2010, e a segunda amostragem foi realizada durante o período de cheia ou potamofase, no mês de março de 2012, totalizando 29 estações de amostragem (n=58). Os protozoários flagelados foram coletados com frasco (2 l) na subsuperfície da coluna de água de cada ambiente. Posteriormente, as amostras foram concentradas em um volume conhecido (100 ml), com o auxílio de uma malha de plâncton de 10 µm e analisadas “*in vivo*”, sob microscópio óptico, até que nenhuma nova espécie tenha sido registrada durante a análise. Os espécimes foram identificados sempre que possível, em nível de espécie, com auxílio de literatura especializada. As identificações foram feitas com base nos caracteres morfológicos e no tipo de natação. Todos os táxons foram apresentados de acordo com o sistema de classificação proposto por Lee et al. (2000).

#### 4.2.3 Análise dos dados

Para se avaliar os padrões de coocorrência da comunidade de protozoários flagelados da planície de inundação do alto rio Paraná, os dados de presença e ausência desta comunidade foram organizados em matrizes binárias, onde cada linha representou uma espécie e cada coluna um local. Para testar as hipóteses preditas, essas matrizes foram montadas utilizando-se o critério taxonômico (onde todas as espécies foram agrupadas em uma única matriz por causa de suas possíveis relações filogenéticas) e o critério trófico (através da separação das espécies em dois grupos tróficos, considerando o tipo de nutrição das espécies). O enquadramento trófico dos protozoários flagelados foi realizado com base na avaliação das estruturas morfológicas das espécies, durante as análises em microscópio, e nas informações disponíveis em literatura especializada. Ao todo, 15 matrizes de presença e ausência foram confeccionadas (Fig. 2), sendo 5 matrizes taxonômicas e 10 matrizes tróficas, elaboradas com intuito de se avaliar os padrões de coocorrência das espécies de protozoários flagelados, nos seguintes cenários ambientais: a) em todas as lagoas e períodos estudados; b) em lagoas com conectividade hidrológica durante o período de seca; c) em lagoas com conectividade hidrológica durante o período de cheia; d) em lagoas sem conectividade hidrológica durante o período de seca; e) em lagoas sem conectividade hidrológica durante o período de cheia.

O índice C ou C-Score de Stone e Roberts (1990) foi utilizado para resumir os padrões de co-ocorrência das matrizes construídas para as condições ambientais pré-estabelecidas acima. Esse índice calcula o número médio de unidades do tipo “checkerboard” (CU) ou “tabuleiro de xadrez”, termo designado para padrões 0/1 de ocorrência, entre todos os pares de espécies possíveis (Gotelli e Entsminger, 2011). O valor de CU é calculado para cada par de espécies através da seguinte fórmula:

$$CU=(ri-S)*(rj-S)$$

**Onde:**

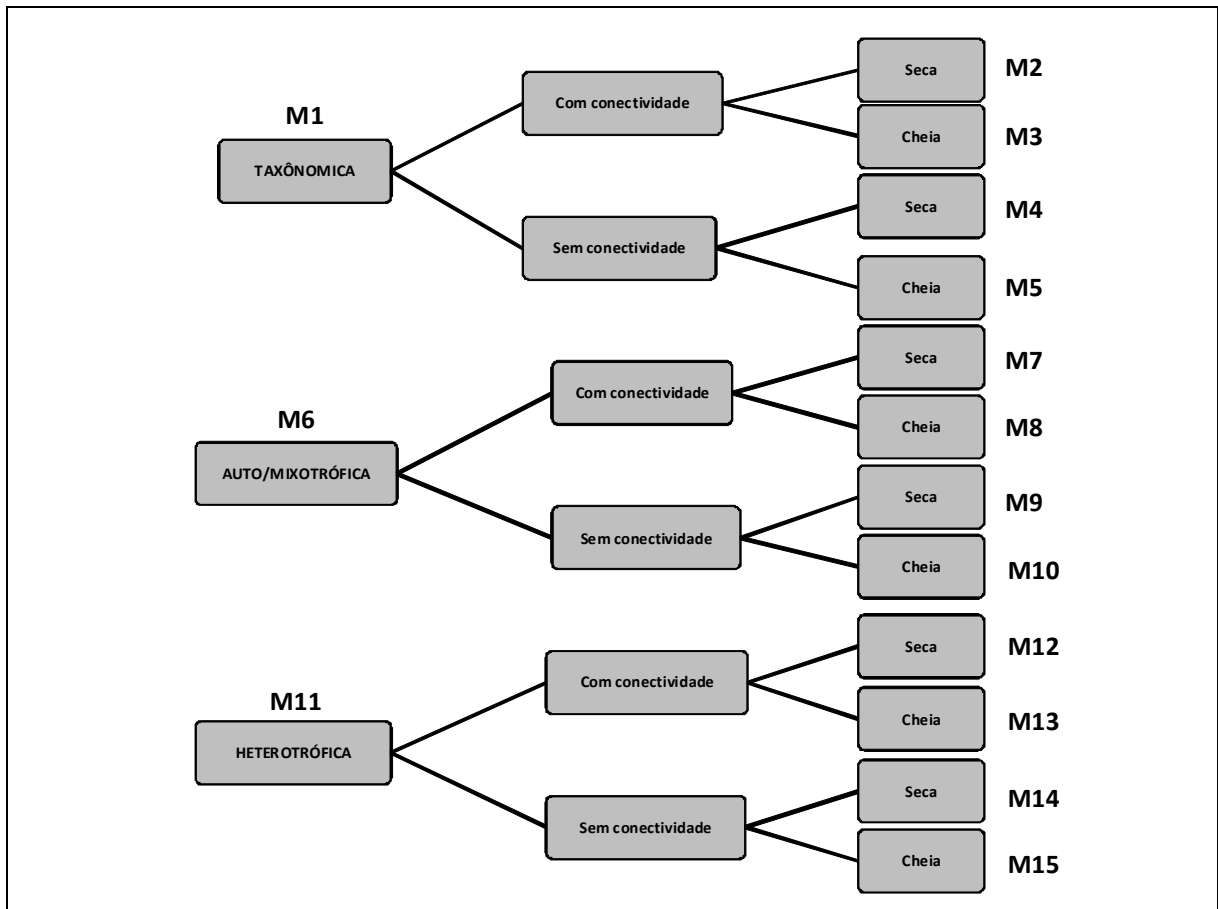
$ri$  = é a soma das ocorrências da espécie  $i$  (total de linhas).

$rj$  = é a soma das ocorrências da espécie  $j$ .

$S$  = é o número de sites onde ambas espécies co-ocorrem.

Esse índice revela se as comunidades estão estruturadas quando o valor de C-Score observado é significativamente maior que o valor esperado ao acaso, sendo que quanto maior esse índice, menos coocorrência existe entre os pares de espécies (Haukisalme e Henttonen 1998; Gotelli e Arnett, 2000). A escolha deste índice foi baseada nos resultados encontrados por Gotelli (2000) que revelaram que o índice C-Score é um dos menos propensos a erros do tipo I (falsos positivos), e um dos que detectam melhor os padrões significativos, mesmo em conjuntos de dados com ruídos. A significância do índice C-Score foi testada usando dois tipos de modelos nulos: *i*) o modelo mais conservador, com a soma das linhas e das colunas fixas ( $F_L \times F_C$ ); e um *ii*) modelo mais realista, com a soma das linhas fixas e a soma das colunas proporcionais ( $F_L \times P_C$ ). Só foram utilizados modelos nos quais a somatória das linhas é fixa ( $F$ ), pois segundo Gotelli (2000) os modelos com a somatória de linhas fixas possuem pouca probabilidade do erro tipo I (falsos positivos). As matrizes de espécies foram aleatorizadas, através de 5000 permutações, para produzir padrões aleatórios que seriam esperados na ausência de interações biológicas ou de efeitos físicos do ambiente (Gotelli e Ellison, 2002). A construção dessas comunidades nulas foi realizada a partir do procedimento de substituição sequencial ou “*Sequential Swap*”, com auxílio do Software EcoSim 7.0 (Gotelli e Entsminger, 2011).





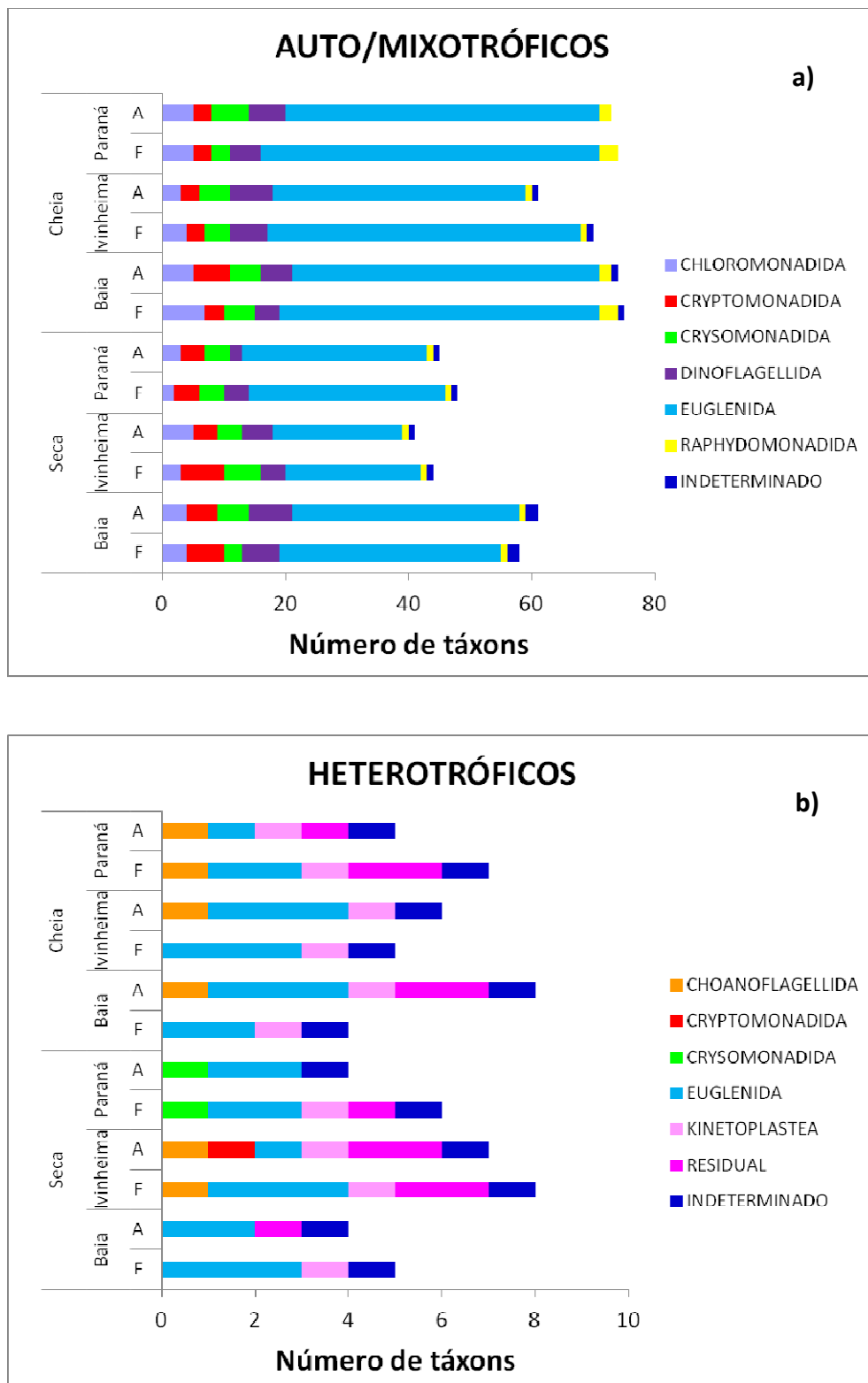
**Fig. 2.** Desenho esquemático das matrizes de presença e ausência construídas para avaliar os padrões de coocorrência dos protozoários flagelados em cenários ambientais distintos. Onde M=Matriz.

## 4.3 RESULTADOS

### 4.3.1 Padrões de composição de espécies

A comunidade de protozoários flagelados foi representada por 166 táxons, pertencentes a 9 grupos taxonômicos (Fig. 3; Apêndice B), sendo eles: Chloromonadida (10 táxons), Choanoflagellida (2 táxons), Cryptomonadida (8 táxons), Crysomonadida (14 táxons), Dinoflagellida (11 táxons), Euglenida (111 táxons), Kinetoplastea (1 táxon), Raphydomonadida (3 táxons), Residual (2 táxons) e 3 táxons indeterminados que não foram identificados em nenhum nível taxonômico. O grupo Euglenida foi o mais especioso e o mais amplamente distribuído dentre todos, devido à expressiva colaboração dos gêneros *Trachelomonas* (40 táxons), *Euglena* (26 táxons) e *Phacus* (18 táxons) para a riqueza de espécies nos ambientes estudados (Fig. 3; Apêndice B).

Todas as espécies identificadas foram agrupadas em duas categorias tróficas, para a confecção das matrizes de presença e ausência utilizadas para o cálculo dos índices de coocorrência dos modelos tróficos (Fig. 3; Apêndice B). Na primeira categoria 147 táxons foram classificados como flagelados auto/mixotróficos, distribuídos em 7 grupos taxonômicos, sendo eles: Chloromonadida (10 táxons), Cryptomonadida (7 táxons), Crysomonadida (13 táxons), Dinoflagelida (11 táxons), Euglenida (100 táxons), Raphydomonadida (3 táxons) e 3 táxons indeterminados (Fig. 3; Apêndice B). Na segunda categoria, 19 táxons foram classificados como flagelados heterotróficos, distribuídos em 7 grupos taxonômicos, sendo eles: Choanoflagellida (2 táxons), Cryptomonadida (1 táxon), Crysomonadida (1 táxon), Euglenida (11 táxons), Kinetoplastea (1 táxon), espécies residuais (2 táxons) e um táxon indeterminado (Fig. 3; Apêndice B).



**Fig. 3.** Número total de espécies e frequência de ocorrência dos protozoários flagelados: **a)** Autotróficos/Mixotróficos e **b)** Heterotróficos, registrados nos ambientes lênticos, com (A) e sem (F) conectividade hidrológica, estudados em três subsistemas (Baia, Ivinheima e Paraná) da planície de inundação do alto rio Paraná, durante dois períodos hidrológicos (seca e cheia).

#### 4.3.2 Padrões de coocorrência

As análises de modelos nulos com os diferentes algoritmos (Fixo<sub>L</sub>-Fixo<sub>C</sub> e Fixo<sub>L</sub>-Proporcional<sub>C</sub>), evidenciaram que 12 das 15 matrizes de presença e ausência, confeccionadas para os distintos cenários apresentaram valores observados de C-Score maiores do que os valores médios simulados, indicando assim, que as combinações de espécies da assembléia de protozoários flagelados de 29 ambientes lênticos da planície de inundação do alto rio Paraná não são casuais ( $p \leq 0,05$ ; Tabela 2). Dentre estas 12 matrizes, 5 apresentaram padrões de segregação significativos evidenciados pelos dois algoritmos utilizados ( $p \leq 0,04$ ; Tabela 2), o que demonstra uma coerência entre os resultados apresentados pelos algoritmos adotados. De maneira geral, as análises de modelos nulos realizados tanto com as matrizes taxonômicas quanto com as matrizes tróficas apresentaram resultados convergentes, independentemente do algoritmo utilizado. Esse resultado sugere que os pares de espécies de protozoários flagelados estão estruturalmente segregados na maioria dos ambientes e períodos estudados ( $p \leq 0,05$ ; Tabela 2).

As análises de modelos nulos realizadas com as matrizes confeccionadas pelo critério taxonômico evidenciaram ainda, a existência de um padrão de segregação significativo para o conjunto total de espécies de protozoários flagelados, presentes em todos os ambientes e períodos estudados ( $p < 0,001$ ; Tabela 2). Quanto aos tipos de ambiente, as análises de modelos nulos, realizadas com estas matrizes, revelaram que os ambientes lênticos, com e sem conectividade hidrológica, apresentaram valores observados de C-Score significativamente maiores que os valores médios simulados, tanto no período de cheia quanto no período de seca ( $p \leq 0,05$ ; Tabela 2). Esse resultado evidencia a existência de padrões de segregação da comunidade protozoários flagelados em todos os períodos e ambientes estudados. Entretanto, o algoritmo Fixo<sub>L</sub>-Proporcional<sub>C</sub> conseguiu demonstrar a existência de padrões de segregação significativos para estas matrizes taxonômicas somente no período de cheia ( $p < 0,001$ ; Tabela 2).

Já os resultados obtidos pelas análises de modelos nulos realizadas com as matrizes confeccionadas pelo critério trófico mostraram que os flagelados auto/mixotróficos apresentaram um maior número de padrões de segregação significativos do que os flagelados heterotróficos ( $p \leq 0,04$ ; Tabela 2). Os modelos nulos mostraram que o conjunto total de espécies de ambas as categorias tróficas (auto/mixotrófica e heterotrófica), possuem padrões de segregação significativos ( $p \leq 0,008$ ; Tabela 2), entretanto, esses padrões foram corroborados por apenas um dos dois algoritmos utilizados. Assim, os flagelados

auto/mixotróficos possuem padrões de segregação significativos, em ambientes sem conectividade hidrológica, em ambos os períodos estudados ( $p \leq 0,03$ ; Tabela 2), e em ambientes com conectividade hidrológica, apenas no período da cheia ( $p < 0,001$ ; Tabela 2). Por outro lado, os flagelados heterotróficos apresentaram padrões de segregação significativos apenas em ambientes com conectividade hidrológica no período de seca ( $p < 0,02$ ; Tabela 2), e em ambientes sem conectividade hidrológica no período de cheia ( $p \leq 0,04$ ; Tabela 2).

**Tabela 2**

Valores de  $C\text{-Score}_{Obs}$  e valores de  $C\text{-Score}_{Sim}$  calculados por meio de 5000 simulações utilizando 15 matrizes de presença e ausência da comunidade de protozoários de 29 ambientes lênticos (com e sem conectividade hidrológica) da planície de inundação do alto rio Paraná, durante dois períodos do regime hidrológico (seca e cheia). **\*\*Valores significativos.**

MATRIZ/MODELO	FIXO-FIXO			FIXO-PROPORCIONAL		
	C-SCORE Obs	C-SCORE Sim	p (Obs $\geq$ Sim)	C-SCORE Obs	C-SCORE Sim	p (Obs $\geq$ Sim)
<b>MATRIZ TAXÔNOMICA</b>						
Conjunto total de espécies de todos ambientes e períodos.	35,175	34,571	<0,001**	35,175	34,651	0,114
Seca/Fechado.	3,561	3,524	0,050**	3,561	3,624	0,278
Seca/Aberto.	4,990	4,944	0,049**	4,990	5,062	0,293
Cheia/Fechado.	4,508	4,425	<0,001**	4,508	3,396	<0,001**
Cheia/Aberto.	5,648	5,555	<0,001**	5,648	5,561	<0,001**
<b>MATRIZ TRÓFICA</b>						
Auto/Mixotróficos - Conjunto total de espécies de todos ambientes e períodos.	37,681	37,141	<0,001**	37,681	37,448	0,340
Auto/Mixotróficos-Seca/Aberto.	5,394	5,343	0,078	5,394	5,503	0,260
Auto/Mixotróficos-Seca/Fechado.	3,833	3,789	0,039**	3,833	2,251	<0,001**
Auto/Mixotróficos-Cheia/Aberto.	5,825	5,714	<0,001**	5,825	5,952	0,172
Auto/Mixotróficos-Cheia/Fechado.	4,616	4,549	0,013**	4,616	3,626	<0,001**
Heterotróficos-Conjunto total de espécies de todos ambientes e períodos.	16,117	15,699	0,164	16,117	13,239	<0,001**
Heterotróficos-Seca/Aberto.	2,242	2,153	0,185	2,242	1,777	0,028**
Heterotróficos-Seca/Fechado.	2,167	2,1681	0,610	2,167	2,037	0,079
Heterotróficos-Cheia/Aberto.	3,745	3,753	0,554	3,745	3,008	0,066
Heterotróficos-Cheia/Fechado.	3,357	2,826	0,025**	3,357	2,339	0,040**

#### 4.4 DISCUSSÃO

Uma questão muito debatida atualmente é se existem padrões gerais em ecologia (Lawton, 1999; Hillebrand, 2004; Lange, 2005; O'hara, 2005). Muitas pesquisas, em planícies de inundação, têm sido realizadas nas últimas décadas na tentativa de se buscar padrões ecológicos para esse tipo de sistema (Gopal et al., 2000; 2001). Todavia, poucos padrões que podem ser generalizados para uma ampla variedade de planícies, em diferentes escalas e latitudes, foram propostos (Carvalho et al., 2001; Ward e Tockner, 2001). Os resultados encontrados não evidenciaram um padrão ecológico geral, mas uma tendência de distribuição espacial bastante robusta para a comunidade de protozoários flagelados, na planície de inundação do alto rio Paraná. Essa comunidade apresentou distribuição espacialmente estruturada na maioria dos ambientes e períodos estudados (80% das matrizes estão estruturadas, isto é, 12 das 15 matrizes confeccionadas apresentaram padrão segregado significativo). Em geral, o algoritmo  $Fixo_L$ - $Fixo_C$  conseguiu expressar melhor esses padrões de segregação, provavelmente, porque ele consegue manter constante a frequência de ocorrência das espécies (somatório das linhas) e o número de espécies por local (somatório das colunas) durante o processo de simulação das comunidades nulas.

Esses resultados sugerem que a comunidade de protozoários flagelados foi regulada predominantemente por processos baseados no controle de nicho, refutando as predições da hipótese I, que previa uma distribuição aleatória durante o período de cheia, e refutando também as predições da hipótese II, que previa uma distribuição estruturada apenas no período de seca. De acordo com Gotelli e Graves (1996), uma organização espacial não aleatória é esperada quando existe a ação de pelo menos um fator estruturador dominante. Alguns autores (Gotelli et al., 1997; Gotelli e McCabe, 2002; Horner-Devine et al., 2007) têm defendido que os principais fatores estruturadores, que podem gerar padrões de coocorrência não aleatórios nas comunidades biológicas são *i*) as interações competitivas ou mutualísticas (segregação ecológica); *ii*) os efeitos históricos e/ou filogenéticos (segregação histórica e/ou geográfica) e a *iii*) heterogeneidade de habitats (segregação de habitats). Entretanto, esses fatores estruturadores não se excluem mutuamente, pelo contrário, muitas vezes eles podem interagir entre si para reforçar os padrões de segregação de uma comunidade (Horner-Devine et al., 2007).

No caso dos protozoários flagelados, os padrões de coocorrência não aleatórios parecem ter sido determinados por mecanismos diferentes em cada período do regime hidrológico. Durante o período de seca, os padrões de coocorrência não aleatórios, dos

protozoários flagelados, devem ter sido determinados pelas interações competitivas, e especialmente, pela heterogeneidade ambiental. Isso porque, neste período, os habitats aquáticos das planícies de inundação ficam mais isolados uns dos outros e, por isso, passam a ser governados pelas forças locais que agem com diferentes intensidades na paisagem da planície, tornando os habitats muito diferentes entre si (Camargo e Esteves, 1995; Thomaz et al., 1997; Tockner et al., 1999; Lewis Jr. et al., 2000; Carvalho et al., 2001; Thomaz et al., 2007). Logo, as características ambientais particulares de cada local (“habitats checkerboards”) devem ter selecionado apenas as espécies que conseguem viver associadas a elas, funcionando como filtros ambientais (Horner-Devine et al., 2007). Além disso, a maior influência dos fatores locais, no período de seca, também deve ter acentuado a intensidade das interações competitivas, devido à maior sobreposição de nichos neste período justificando também, os padrões de coocorrência não aleatórios das espécies de protozoários flagelados.

Por outro lado, no período de cheia, os padrões de segregação espacial dos flagelados, nos ambientes estudados podem ser atribuídos ao rápido ciclo de vida desses organismos, que favorece o início de um novo processo sucessional, e que culmina em novos padrões de composição de espécies, em cada um dos ambientes estudados. Assim, apesar da capacidade de dispersão dos flagelados aumentarem consideravelmente durante o período de cheia, é provável, que nem todas as espécies de protozoários flagelados consigam permanecer em todos os ambientes por muito tempo, conforme já foi discutido anteriormente no Manuscrito II desta tese.

Quanto à influência do grau de conectividade hidrológica sobre os padrões de coocorrência dos protozoários flagelados, a análise de modelos nulos mostrou que as assembléias de flagelados de ambientes fechados apresentaram mais padrões de segregação do que as assembléias de ambientes abertos (em 83% das matrizes de presença e ausência), conforme predito inicialmente. Essa maior segregação em ambientes sem conectividade hidrológica pode ser atribuída à maior influência dos fatores locais sobre a estrutura da comunidade, aliada à intensificação das interações competitivas nestas lagoas. Esse resultado não permite que as hipóteses I e II sejam corroboradas, pois as assembléias de flagelados das lagoas sem conectividade apresentaram padrões de segregação espacial, tanto na seca, quanto na cheia, contrapondo assim, as predições iniciais deste estudo.

É importante ressaltar, ainda, que a caracterização e a designação de guildas ecológicas, embora totalmente independente das análises de coocorrência, é um passo fundamental para avaliação de interações competitivas nas comunidades biológicas (Gotelli e Entsminger, 2007). Os resultados corroboram essa afirmação, pois eles mostraram que a fração autotrófica

desta comunidade apresentou padrões de distribuição bem mais segregados (80% dos dados) do que a fração heterotrófica, que apresentou distribuição aleatória em quase metade das matrizes de presença e ausência confeccionadas (40% dos dados). Essa diferença observada entre as frações se deve, provavelmente, ao fato de que nem todas as espécies apresentam interações competitivas entre si, mas apenas aquelas que utilizam recursos de uma maneira similar (Simberloff e Dayan, 1991). Apesar disso, esses resultados não corroboraram a hipótese III deste estudo, pois as matrizes de presença e ausência, ordenadas pelo critério taxonômico, também conseguiram evidenciar padrões de segregação significativos.

Ficou evidente que as frações desta comunidade não são reguladas pelos mesmos processos ecológicos. A distribuição predominantemente aleatória, dos flagelados heterotróficos, pode estar relacionada à existência de múltiplos fatores governando os padrões de distribuição espacial desta fração da comunidade, pois de acordo com Adler et al. (2007), quando muitos fatores exercem influência sobre uma determinada comunidade, eles podem gerar padrões de distribuição próximos do esperado ao acaso. Segundo Oliveira et al. (2005), isso ocorre porque o efeito de um fator pode anular o efeito de outro, através de mecanismos antagônicos. Os possíveis fatores responsáveis por esse padrão espacial, observado para esta fração da comunidade, foram às interações competitivas, a heterogeneidade ambiental e a pressão de predação exercida sobre eles, pelo zooplâncton (e.g. Stoecker e Capuzzo, 1990; Arndt, 1993; Laybourn-Parry e Parry, 2000) e pelos cilados (e.g. Weisse, 1991; Laybourn-Parry e Rogerson, 1993; Nakano et al., 2001). A predação tem sido apontada como um dos mais importantes mecanismos de controle dessa comunidade (Azam et al., 1983), inclusive por pesquisas realizadas na planície de inundação do alto rio Paraná (Silva, 2011). Por outro lado, os padrões de coocorrência não aleatórios dos flagelados autotróficos devem ter sido regulados, principalmente, pela heterogeneidade ambiental e pelas interações competitivas com as demais espécies de protozoários, e também com as demais espécies fotoautotróficas oriundas do fitoplâncton, que utilizam, de forma bastante similar, muitos recursos ambientais.

De maneira geral, a comunidade de protozoários flagelados teve seus padrões de coocorrência regulados pelos mecanismos de controle baseados no nicho, mediados principalmente, pela heterogeneidade ambiental. Mas isso não quer dizer, que outros mecanismos, como os processos neutros, processos evolutivos ou filogenéticos, não tenham tido influência sobre essa comunidade. Estes são os mecanismos que puderam ser identificados através da escala estudada, mas é bem provável que outros mecanismos, especialmente os processos neutros, também tenham atuado sobre esta comunidade. Segundo Adler et al. (2007), a teoria de nicho e a teoria neutra são muitas vezes tratadas como



explicações mutuamente excludentes para os padrões empíricos das comunidades biológicas. Segundo este autor, esta falsa dicotomia obscurece o fato de que o nicho e os processos neutros podem influenciar simultaneamente a dinâmica das comunidades (Bell, 2001; Hubbell, 2001; Tilman, 2004; Gravel et al., 2006; Leibold e McPeck, 2006; Silvertown et al., 2006).

Portanto, diante dessa perspectiva de complementaridade dos mecanismos de controle (processos baseados no nicho e/ou processos neutros) das comunidades biológicas (Adler et al., 2007), é provável que os processos neutros sejam mais importantes somente a longo prazo e em macroescala, sendo eles os responsáveis pela manutenção dos padrões de diversidade da comunidade de protozoários flagelados, em planícies de inundação, por causa do processo de dispersão de espécies. Esse resultado sugere, ainda, que os protozoários flagelados apresentam padrões de distribuição espacial bastante semelhante aos encontrados em assembléias de macrorganismos. Tais resultados, corroboram, assim, as descobertas recentes a respeito dos padrões biogeográficos dos microrganismos, que não se encontram amplamente distribuídos (Horner-Devine et al., 2007), conforme se acreditava anteriormente (Baas-Becking, 1934). Muitos estudos já têm demonstrado que os microrganismos (bactérias, archaea, fungos, protistas, algas unicelulares) apresentam padrões ecológicos muito semelhantes aos observados para macrorganismos (Horner-Devine et al., 2003; 2004a; 2004b; 2006; Green et al., 2004; Bell et al., 2005; Smith et al., 2005; Van Der Gast et al., 2005; Green e Bohannan, 2006; Horner-Devine e Bohannan, 2006; Martiny et al., 2006).

Em síntese, os resultados encontrados mostraram um padrão inverso do esperado pelas hipóteses preditas, mas revelaram que a heterogeneidade ambiental das planícies de inundação pode determinar os padrões de distribuição espacial não aleatório das assembléias de microrganismos nestes ecossistemas. Além disso, os resultados obtidos poderão ser usados para embasar melhor o planejamento do desenho amostral de estudos sobre os microrganismos, em planícies de inundação, pois ficou evidente que não são apenas os organismos de grande porte que possuem padrões de distribuição espacial segregado e, por isso, eles não são os únicos a necessitarem de áreas voltadas para sua conservação, conforme era postulado anteriormente. Os resultados obtidos podem ainda servir de diretrizes para os gestores delinearem suas estratégias de manejo e conservação em planícies de inundação, que estão cada vez mais em perigo, devido a inúmeras ameaças antrópicas (Agostinho et al., 2000; Gopal et al., 2000; Bunn e Arthington, 2002; Sheldon et al., 2002; Agostinho et al., 2004; Souza-Filho et al., 2004; Thomaz et al., 2007).

## REFERÊNCIAS

- Adler, P.B., HilleRisLambers, J., Levine, J.M., 2007. A niche for neutrality. *Ecol. Lett.* 10, 95-104.
- Agostinho, A.A., Julio Jr, H.F., Petrere Jr., M., 1994. Itaipu reservoir (Brazil): impacts of the impoundment on the fish fauna and fisheries. In: Cowx, I.G., (Ed.), *Rehabilitation of freshwater fisheries*. Fishing News Book, Oxford, p. 171-184.
- Agostinho, A.A., Zalewski, M., 1995. The dependence of fish community structure and dynamics on floodplain riparian ecotone zone in Paraná River, Brazil. *Hydrobiologia* 303, 141-148.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Minte-Vera, C.V., Winemiller, K.O., 2000. Biodiversity in the high Paraná river floodplain. In: Gopal, B., Junk, W.J., Davis, J.A., (Eds.), *Biodiversity in Wetlands: assessment, function and conservation*. Leiden, Backhuys, p. 89-118.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Baltar, S.L.S.M.A., Gomes, L.C., 2002. Influence of Aquatic Macrophytes on Fish Assemblages Structure of the Upper Paraná River Floodplain (Brazil). In: *Proceedings of the 11th WERS International Symposium on Aquatic Weeds, Moliets et Maa (França)*, p. 69-72.
- Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Gomes, L.C., 2004. Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrol. Hydrobiol.* 4, 255-256.
- Arita, H.T., Rodríguez, P., 2002. Ecología geográfica y macroecología. In: Llorente, J., Morrone, J.J., (Eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciências Puras, México, p. 63-80.
- Arndt, H., 1993. Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) - a review. *Hydrobiologia* 255, 231-246.
- Arndt, H., Dietrich, D., Auer, B., 2000. Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems. In: Leadbeater, B.S.C., Green, J.C., (Eds.), *The Flagellates*. Taylor & Francis, London, p. 240-268.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A., Thingstad, F., 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol-Prog. Ser.* 10, 257-263.

- Baas-Becking, L.G.M., 1934. *Geobiologie of Inleiding tot de Milieukunde*. W.P. Van Stockum & Soon, Den Haag, The Hague Netherlands, p. 1-263.
- Bell, G., 2001. Neutral macroecology. *Science* 293, 2413-2418.
- Bell, G., 2005. The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology. *Ecology* 86, 1757-1770.
- Bell, T., Newman, J.A., Silverman, B.W., Turner, S.L., Lilley, A.K., 2005. The contribution of species richness and composition to bacterial services. *Nature* 436, 1157-1160.
- Bonecker, C.C., Costa, C.L., Velho, L.F.M., Lansac-Tôha, F.A., 2005. Diversity and abundance of the planktonic rotifers in different environments of the Upper Paraná River floodplain (Paraná State – Mato Grosso do Sul State, Brazil). *Hydrobiologia* 546, 405-414.
- Boschilia, S.M., Oliveira, E.F., Thomaz, S.M., 2008. Do aquatic macrophytes co-occur randomly? An analysis of null models in a tropical floodplain. *Oecologia* 156, 203-214.
- Bunn, S.E., Arthington, A.H., 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environ. Manage.* 30, 492-507.
- Camargo, A.F.M., Esteves, F.A., 1995. Influence of water level variation on fertilization of an oxbow lake of Rio Mogi-Guaçu, state of São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia* 299, 185-193.
- Camargo, J.C., Velho, L.F.M., 2010. Composition and species richness of flagellate protozoa from environments associated to the Baía river (Mato Grosso do Sul State, Brazil): Influence of the hydrological period and the connectivity. *Acta sci., Biol. sci.* 32, 349-356.
- Camargo, J.C., Velho, L.F.M., 2011. Longitudinal variation of attributes from flagellate protozoan community in tropical streams. *Acta sci., Biol. sci.* 33, 161-169.
- Camargo, J.C., Vieira, L.C.G., Velho, L.F.M., 2012. The role of limnological variables and habitat complexity in impacted tropical streams as regulatory factors on the flagellate protozoa community. *Acta Limnol. Bras.* 24, 193-206.
- Carvalho, P., Bini, L.M., Thomaz, S.M., Oliveira, L.G., Robertson, B., Tavechio, W.L.G., Darwisch, A.J., 2001. Comparative limnology of South American floodplain lakes and lagoons. *Acta sci., Biol. sci.*, 23, 265-173.
- Cole, L.C., 1951. Population cycles and random oscillations. *J. Wildlife Manage.* 15, 233-252.
- Connor, E.F., Simberloff, D., 1979. The assembly of species communities: chance or competition? *Ecology*, 60, 1132-1140.

- Connor, E.F., Simberloff, D., 1983. Interspecific competition and species co-occurrence patterns on islands: null models and the evaluation of evidence. *Oikos* 41, 455-465.
- Connor, E.F., Simberloff, D., 1986. Competition, scientific method, and null models in ecology. *Am. Sci.* 74, 155-162.
- Diamond, J.M., 1975. Assembly of species communities. In: Cody, M.L., Diamond, J.M., (Eds), *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, p.342-444.
- Dolan, J.R., 2006. Microbial biogeography? *J. Biogeogr.* 33, 199-200.
- Dolan, J.R., Gallegos, C.L., 1991. Trophic coupling of rotifers, microflagellates, and bacteria during fall months in the Rhode River Estuary. *Mar. Ecol-Prog. Ser.* 77, 147-156.
- Fenchel, T., Finlay, B.J., 2004. The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity. *BioScience*, 54, 777-784.
- Finlay, B.J., 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science*, 296, 1061-1063.
- Finlay, B.J., Clarke, K.J., 1999. Ubiquitous dispersal of microbial species. *Nature* 400, 828-828.
- Finlay, B.J., Fenchel, T., 2004. Cosmopolitan Metapopulations of Free-Living Microbial Eukaryotes. *Protist* 155, 237-244.
- Gopal, B., Junk, W.J., Davis, J.A., 2000. *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Backuys Publishers, Leiden, Netherlands.
- Gopal, B., Junk, W.J., Davis, J.A., 2001. *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Backuys Publishers, Leiden, Netherlands.
- Gotelli, N.J., 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81, 2606-2621.
- Gotelli, N.J., Arnett, A.E., 2000. Biogeographic effects of red fire ant invasion. *Ecol. Lett.* 3, 257-261.
- Gotelli, N.J., Buckley, N.J., Wiens, J.A., 1997. Cooccurrence of Australian land birds: Diamond's assembly rules revisited. *Oikos* 80, 311-324.
- Gotelli, N.J., Ellison, A.M., 2002. Assembly rules for New England ant assemblages. *Oikos* 99, 591-599.
- Gotelli, N.J., Entsminger, G.L., 2007. *EcoSim: Null models software for ecology*. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465.
- Gotelli, N.J., Graves, J.R., 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA, 1-368.

- Gotelli, N.J., McCabe, D.J., 2002. Species co-occurrence: A meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. *Ecology* 83, 2091-2096.
- Gotelli, N.J., Rohde, K.R., 2002. Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes: a null model analysis. *Ecol. Lett.* 5, 86-94.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M., Messier, C., 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecol. Lett.* 9, 399-409.
- Green, J.L., Bohannon, B.J.M., 2006. Spatial scaling of microbial biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 21, 501-507.
- Green, J.L., Bohannon, B.J.M., Whitaker, R.J., 2008. Microbial Biogeography: From Taxonomy to Traits. *Science* 320, 1039-1043.
- Green, J.L., Holmes, A.J., Westoby, M., Oliver, I., Briscoe, D., Dangerfield, M., Gillings, M., Beattie, A., 2004. Spatial scaling of microbial eukaryote diversity. *Nature* 432, 747-750.
- Haukisalmi, V., Henttonen, H., 1998. Analysing interspecific associations in parasites: alternative methods and effects of sampling heterogeneity. *Oecologia* 116, 565-574.
- Hillebrand, H., 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *Am. Nat.* 163, 192-211.
- Horner-Devine, M.C., Bohannon, B.J.M., 2006. Phylogenetic clustering and overdispersion in bacterial communities. *Ecology* 87, S100-S108.
- Horner-Devine, M.C., Carney, K.M., Bohannon, B.J.M., 2004a. An ecological perspective on bacterial biodiversity. *P. Roy. Soc. Lond. B Bio.* 271, 113-122.
- Horner-Devine, M.C., Lage, M., Hughes, J.B., Bohannon, B.J.M., 2004b. A taxa-area relationship for bacteria. *Nature* 432, 750-753.
- Horner-Devine, M.C., Leibold, M.A., Smith, V.H., Bohannon, B.J.M. 2003. Bacterial diversity patterns along a gradient of primary productivity. *Ecol. Lett.* 6, 613-622.
- Horner-Devine, M.C., Silver, J.M., Leibold, M.A., Bohannon, B.J.M., Colwell, R.K., Fuhrman, J.A., Green, J.L., Kuske, C.R., Martiny, J.B.H., Muyzer, G., Øvreås, L., Reysenbach, A.L., Smith, V.H., 2007. A comparison of taxon co-occurrence patterns for macro and microorganisms. *Ecology* 88, 1345-1353.
- Hubbell, S.P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, p. 1-396.
- Itaipu Binacional, 2012. Rio Paraná. Disponível em: <<http://www.itaipu.gov.br/energia/rio-parana>>. Acesso em: 13 nov. 2012.
- Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E., 1989. The Flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106, 110-127.

- Lange, M., 2005. Ecological laws: what would they be and why would they matter? *Oikos* 110, 394-403.
- Lawton, J.H., 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84, 177-192.
- Laybourn-Parry, J., Rogerson, A., 1993. Seasonal patterns of protozooplankton in Lake Windermere, England. *Arch. Hydrobiol.* 129, 25-43.
- Laybourn-Parry, J.E.M., Parry, J.D., 2000. Flagellates and the microbial loop. In: Leadbeater, B.S.C., Green, J. (Eds.), *The Flagellates*. Taylor & Francis, London, p. 216-239.
- Lee, J.J., Leedale, G.F., Bradbury, P., 2000. *Illustrated guide to the Protozoa*. 2nd ed. Kansas: Society of Protozoologists, p. 1432.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J., Hoopes, M., Holt, R., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7, 601-613.
- Leibold, M.A., Mcpeck, M.A., 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87, 1399-1410.
- Lewis Jr., W.M., Hamilton, S.K., Lasi, M.A., Rodríguez, M., Saunders III, J.F., 2000. Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *BioScience* 50, 681-692.
- Martiny, J.B.H., Bohannan, B.J.M., Brown, J.H., Colwell, R.K., Fuhrman, J.A., Green, J.L., Horner-Devine, M.C., Kane, M., Krumins, J.A., Kuske, C.R., Morin, P.J., Naeem, S., Øvreås, L., Reysenbach, A.L., Smith, V.H., Staley, J.T., 2006. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map *Nature Rev. Microbiol.* 4, 102-112.
- Nakano, S., Manage, P.M., Nishibe, Y., Kawabata, Z., 2001. Trophic linkage among heterotrophic nanoflagellates, ciliates and metazoan zooplankton in a hypereutrophic pond. *Aquat. Microb. Ecol.* 25, 259-270.
- Neiff, J.J., 1990. Ideas para la interpretacion ecologica del Parana. *Interciencia* 15, 424-439.
- Neiff, J.J., 2001. Diversity in some tropical wetland systems of South America. In: Gopal, B., Junk, W. (Eds.), *Wetlands Biodiversity*. The Netherlands: Backhuys Publish, p. 1-32.
- O'hara, R.B., 2005. The anarchist's guide to ecological theory. Or, we don't need no stinkin' laws. *Oikos* 110, 390-393.
- Oliveira, E.F., Minte-Vera, C.V., Goulart, E., 2005. Structure of fish assemblages along spatial gradients in a deep subtropical reservoir (Itaipu Reservoir, Brazil-Paraguay border). *Environ. Biol. Fishes* 72, 283-304.
- Pace, M., Funke, E., 1991. Regulation of Planktonic Microbial Communities by Nutrients and Herbivores. *Ecology* 72, 904-914.

- Paes, E.T., Blinder, P.B., 1995. Modelos nulos e processos de aleatorização: Algumas implicações em ecologia de comunidades. *Oecol. Bras.* II, 119-139.
- Palmgren, P., 1949. Some remarks on the short-term fluctuation in the numbers of northern birds and mammals. *Oikos* 1, 114-121.
- Pereira, D.G., Silva, B.S.T., Camargo, J.C., Velho, L.F.M., Pauleto, G.M., Lansac-Tôha, F.A., 2010. Effects of Eutrophication on Flagellates Associated with *Eichhornia crassipes*: An Experimental Approach. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 95, 72-85.
- Peres-Neto, P.R., 2004. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia* 140, 352-360.
- Rodríguez-Fernández, J., Carvalho, C.J.B., Moura, M.O., 2006. Estrutura de assembléias de Muscidae (Diptera) no Paraná: uma análise por modelos nulos. *Rev. Bras. Entomol.* 50, 93-100.
- Safi, K.A., Hall, J.A., 1997. Factors influencing autotrophic and heterotrophic nanoflagellate abundance in five water masses surrounding New Zealand. *New. Zeal. J. Mar. Fresh.* 31, 51-60.
- Samuelsson, K., Berglund, J., Andersson, A., 2006. Factors structuring the heterotrophic flagellate and ciliate community along brackish water primary production gradient. *J. Plankton Res.* 28, 345-359.
- Sheldon, F., Boulton, A.J., Puckridge, J.T., 2002. Conservation value of variable connectivity: aquatic invertebrate assemblages of channel and floodplain habitats of a central Australian arid-zone river, Cooper Creek. *Biol. Conserv.* 103, 13-31.
- Silva, B.T.S., 2011. Protozoários flagelados heterotróficos e a cadeia alimentar planctônica em uma lagoa rasa da planície de inundação do alto rio Paraná. 75 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- Silva, I.A., Carvalho, G.H., Loiola, P.P., Cianciaruso, M.V., Batalha, M.A., 2010. Herbaceous and shrubby species co-occurrences in Brazilian savannas: the roles of fire and chance. *Community Ecol.* 11, 97-104.
- Silvertown, J., McConway, K., Gowing, D., Dodd, M., Fay, M.F., Joseph, J.A., Dolphin, K., 2006. Absence of phylogenetic signal in the niche structure of meadow plant communities. *Proc. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 273, 39-44.
- Simberloff, D., Dayan, T., 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 22, 115-143.

- Smith, V.H., Foster, B.L., Grover, J.P., Holt, R.D., Leibold, M.A., Noyelles Jr., F., 2005. Phytoplankton species richness scales consistently from laboratory microcosms to the world's oceans. *P. Natl. Acad. Sci. Usa.* 102, 4393-4396.
- Souza-Filho, E.E., Rocha, P.C., Comunello, E., Stevaux, J.C., 2004. Effects of Porto Primavera dam on physical environment of the downstream floodplain. In: Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S., (Eds.), *The Upper Paraná River and its floodplain: Physical aspects, ecology and conservation.* Backhuys Publishers, Leiden, p. 55-74.
- Souza-Filho, E.E., Stevaux, J.C., 1997. Geologia e Geomorfologia do Complexo Rio Baía, Curutuba, Ivinheima. In: Vazzoler, A.E.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S., (Eds.). *A planície de inundação do alto Paraná: Aspectos físicos, biológicos e sócio-econômicos.* Eduem/Nupélia, Maringá, p. 3-72.
- Stoecker, D.K., Capuzzo, J.M., 1990. Predation on protozoa: its importance to zooplankton. *J. Plankton Res.* 12, 891-908.
- Stone, L., Roberts, A., 1990. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia* 85, 74-79.
- Thomaz, S.M., Roberto, M.C., Bini, L.M., 1997. Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In: Vazzoler, A.E.A.M., Agostinho, A.A., Hahn, N.S., (Eds.), *Planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos.* Eduem/Nupélia, Maringá, p. 74-102.
- Thomaz, S.M., Bini, L.M., Bozelli, R.L., 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain system. *Hydrobiologia* 579, 1-13.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proc. Natl Acad. Sci.* 101, 10854-10861.
- Tockner, K., Ward, J.V. 1999. Biodiversity along riparian corridors. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 115, 293-310.
- Ulrich, W., 2004. Species co-occurrences and neutral models: reassessing J. M. Diamond's assembly rules. *Oikos* 107, 603-609.
- Van der Gast, C.J., Lilley, A.K., Ager, D., Thompson, I.P., 2005. Island size and bacterial diversity in an archipelago of engineering machines. *Environ. Microbiol.* 7, 1220-1226.
- Ward, J.V., Tockner, K., 2001. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biol.* 46, 807-819.
- Weisse, T., 1991. The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control. *J. Plankton Res.* 13, 167-185.



Willians, C.B., 1951. Intrageneric competition as illustrated by Moreau's records of east African birds. *J. Anim. Ecol.* 20, 246-253.

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados encontrados na abordagem cienciométrica demonstraram que, embora o número de publicações sobre os protozoários flagelados tenha crescido significativamente ao longo dos anos, ainda existe uma imensa lacuna na literatura científica publicada sobre estes organismos, sobretudo, em países em desenvolvimento econômico e científico. O Brasil, em especial, tem se destacado nas pesquisas sobre os flagelados, porém a maioria destas publicações é voltada para as áreas de interesse médico. Isso porque, o país possui um dos mais importantes e antigos centros de pesquisa da América Latina, voltados para pesquisas na área de saúde pública, o Instituto Oswaldo Cruz, que impulsionou as pesquisas médicas sobre doenças tropicais causadas por protozoários. Além disso, essa expressiva produtividade científica do Brasil também pode ser atribuída ao bom investimento do governo brasileiro em ciência e tecnologia, através da criação e melhoria de cursos de pós-graduação, concessão de bolsas de pesquisas e publicação de editais de financiamento de pesquisas.

Apesar do crescente investimento em pesquisa feito por diversos países, a ecologia dos protozoários flagelados ainda continua praticamente desconhecida. O papel ecológico dos flagelados ainda precisa ser conhecido em quase todos os tipos de ecossistemas, pois a maioria das pesquisas foi desenvolvida apenas em ambientes aquáticos. Além disso, as poucas pesquisas ecológicas realizadas com esses organismos são, ainda, muito primárias e insuficientes. Em função disso, torna-se inadiável a realização de novos estudos ecológicos, para a formação de um arcabouço teórico básico, sobre a estrutura e funcionamento desta comunidade, nos mais diferentes tipos de ecossistemas.

Os resultados observados na abordagem ecológica demonstraram que a comunidade de protozoários flagelados possui uma diversidade de espécies bastante expressiva, na planície de inundação do alto rio Paraná. Embora o inventário faunístico tenha registrado 171 espécies de protozoários flagelados nos ambientes estudados, é provável que a diversidade de espécies seja muito maior, especialmente a diversidade de espécies heterotróficas. Isso porque, as técnicas tradicionais de identificação e também de contagem dos protozoários flagelados não são muito eficientes no registro destas espécies, especialmente aquelas de menor tamanho.

Em virtude disso, é de suma importância o desenvolvimento de novas técnicas, se possível, simples e de baixo custo, para a realização da coleta, fixação, identificação e contagem dos protozoários flagelados de vida livre, sem as limitações metodológicas das técnicas tradicionais.

A comunidade de protozoários flagelados possui uma distribuição espacial fortemente estruturada na planície de inundação do alto rio Paraná. Isso quer dizer que nem todas as comunidades microbianas estão amplamente distribuídas em planícies de inundação, conforme era postulado tradicionalmente. Esta simples constatação tem implicações ecológicas muito importantes, pois além de promover uma mudança de paradigma ecológico, esse resultado impõe mudanças na forma de se planejar e executar as pesquisas com microrganismos em planícies de inundação e também, implica em mudanças nas ações de conservação e manejo de áreas alagáveis.

Além disso, os padrões de coocorrência dos flagelados devem ter sido determinados principalmente pela heterogeneidade ambiental e pelas interações competitivas. Nesse contexto, a dispersão mediada pela conectividade hidrológica parece ter sido o mais importante mecanismo regulador da intensidade das interações bióticas dos flagelados, pois os ambientes isolados apresentaram maior número de matrizes de coocorrência segregadas do que os ambientes conectados a um rio principal. É importante ressaltar, ainda, que as interações competitivas foram bem mais intensas na fração autotrófica/mixotrófica do que na fração heterotrófica dos flagelados, pois as matrizes confeccionadas apenas com as espécies autotrófica/mixotrófica apresentaram padrões de coocorrência bem mais segregados do que as matrizes contendo apenas as espécies da fração heterotrófica.

Por fim, ao analisar os fatores estruturadores (locais/ambientais ou regionais/espaciais) dessa comunidade, pode-se observar que os mecanismos que estruturam essa comunidade são extremamente complexos. Assim, dentro de um contexto de metacomunidades, a estrutura da comunidade de protozoários flagelados, da planície de inundação do alto rio Paraná, pode ser explicada pelo modelo de “*Species-Sorting*” e por processos de controle baseados na teoria de nicho. Por isso, tanto as características ambientais locais, quanto os processos de dispersão de organismos foram importantes para explicar a variação dessa comunidade. No entanto, é provável que outras variáveis, não inseridas na RDAP, possam estar exercendo uma influência maior na estruturação desta comunidade, como por exemplo, as interações bióticas e as variações hidrológicas (e.g. grau de conectividade hidrológica e o pulso de inundação).

## APÊNDICE A

Inventário faunístico das espécies de protozoários flagelados coletadas em 36 biótopos (com diferentes graus de conectividade hidrológica) da planície de inundação do alto rio Paraná, durante dois períodos do regime hidrológico (seca e cheia). Onde: *F*=lagoas sem conectividade hidrológica (fechadas); *A*=lagoas com conectividade hidrológica (abertas); *L*=ambientes lóticos; *S*=ambientes semilóticos (canais).

TÁXONS	SECA												CHEIA															
	BAIA				IVINHEIMA				PARANÁ				BAIA				IVINHEIMA				PARANÁ							
	A	F	L	S	A	F	L	S	A	F	L	S	A	F	L	S	A	F	L	S	A	F	L	S				
<b>CHLOROMONADIDA</b>																												
<i>Chlamydomonas</i> sp. Ehrenberg, 1833	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eudorina elegans</i> Ehrenberg, 1832	X	X	X	X	X	X	-	-	-	X	-	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	X	-	X
<i>Gonium pectorale</i> O.F.Müller, 1773	X	X	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	X	X	X	-	-	X	-	-	X	X	-	X	X	X	-	-
<i>Pandorina morum</i> (O.F. Müller) Bory, 1824	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	X	X	X	-	X
<i>Pleodorina</i> sp. Shaw, 1894	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Polytomella</i> sp. Aragão, 1910	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
<i>Volvox aureus</i> Ehrenberg, 1832	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
Chloromonadida colonial não identificado sp1	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chloromonadida unicelular não identificado sp1	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X
Chloromonadida unicelular não identificado sp2	X	X	-	X	X	X	X	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>CHOANOFLAGELLIDA</b>																												
<i>Codosiga</i> sp. Clark, 1866 (Starmach, 1985)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	
<i>Monosiga</i> sp. W.S. Kent, 1878	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>CRYPTOMONADIDA</b>																												
<i>Chilomonas</i> sp. Ehrenberg, 1832	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chroomonas</i> cf. <i>acuta</i> Utermöhl, 1925	X	X	X	X	-	X	-	X	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cryptomonas</i> cf. <i>curvata</i> Ehrenberg, 1831	X	X	X	-	X	X	-	-	X	-	-	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	-	X
<i>Cryptomonas</i> cf. <i>erosa</i> Ehrenberg, 1832	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X
<i>Cryptomonas</i> cf. <i>marssonii</i> Skuja, 1948	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X
<i>Cryptomonas</i> cf. <i>platyuris</i> Skuja, 1948	-	X	-	-	-	X	X	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Goniomonas</i> sp. Stein, 1878	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pseudocryptomonas</i> sp. C.E.M.Bicudo & G.Tell, 1988	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cryptomonadida não identificado spp.	X	X	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>CRYSOMONADIDA</b>																												
<i>Anthophysa vegetans</i> (O.F. Müller) Stein, 1878	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Catenochrysis</i> cf. <i>synuroides</i> Perman, 1955	X	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chrysodidymus</i> cf. <i>spyroideus</i> Prowse, 1962	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
<i>Dinobryon</i> cf. <i>divergens</i> O.E. Imhof, 1887	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dinobryon</i> cf. <i>sertularia</i> Ehrenberg, 1834	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dinobryon</i> sp1 Ehrenberg, 1834	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
<i>Mallomonas</i> sp1 Perty, 1851	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	-	-	X	-	-	X
<i>Mallomonas</i> sp2 Perty, 1852	X	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-
<i>Mallomonopsis</i> sp. Matvienko, 1941	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Synura</i> sp. Ehrenberg, 1835	X	X	X	-	X	-	-	-	X	X	-	-	X	X	X	X	X	-	X	-	X	X	-	X	X	X	-	X
<i>Uroglena</i> sp. Ehrenberg, 1834	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Uroglenopsis</i> cf. <i>americana</i> (Calkins) Lemmermann, 1899	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-

Chrysomonadida colonial não identificado sp1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
Chrysomonadida colonial não identificado sp2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	-	-	-
<b>DINOFLAGELLIDA</b>																							
<i>Gymnodinium</i> cf. <i>caudatum</i> Prescott, 1944	X	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gymnodinium</i> cf. <i>fuscum</i> (Ehrenberg) F. Stein, 1878	X	X	X	X	X	X	-	-	-	X	-	-	X	-	X	X	-	-	-	X	X	-	-
<i>Gymnodinium</i> sp. F. Stein, 1878	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Katodinium</i> sp. Fott, 1957	X	X	X	X	X	X	-	-	X	-	-	-	X	X	-	X	X	X	-	-	X	-	-
<i>Peridinium</i> cf. <i>cinctum</i> (O.F.Müller) Ehrenberg, 1832	X	X	-	-	X	X	-	-	-	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	-	X	-
<i>Peridinium</i> cf. <i>wisconsinense</i> Eddy, 1930	X	X	-	-	X	-	X	X	-	-	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-
<i>Peridinium</i> sp. Ehrenberg, 1832	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-
Dinoflagelida não identificado sp 1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	X	X	-	-	X	X	-
Dinoflagelida não identificado sp 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
Dinoflagelida não identificado sp 3	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X	X	-	X	X	-
Dinoflagelida não identificado sp 4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-
<b>EUGLENIDA</b>																							
<i>Anisonema acinus</i> Dujardin, 1841	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cyclidiopsis acus</i> Korchikow, 1917	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Entosiphon sulcatum</i> (Dujardin) Stein, 1878	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euglena acus</i> (O.F.Müller) Ehrenberg, 1830	X	X	-	X	X	X	-	-	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	-	X	X	X
<i>Euglena allorgei</i> Deflandre, 1924	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euglena archaeoplastidiata</i> Chadeffaud, 1938	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Euglena clavata</i> Skuja, 1948	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	X	X	-	X	X	-	-
<i>Euglena deses</i> Ehrenberg, 1833	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Euglena ehrenbergii</i> G.A. Klebs, 1883	-	X	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	X	-	-	-	X	X	-
<i>Euglena elastica</i> Prescott, 1944	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euglena fusca</i> (Klebs) Lemmermann, 1910	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>Euglena gaumei</i> Allorge & Lefèvre, 1931	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Euglena limnophila</i> Lemmermann, 1898	X	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-
<i>Euglena megalithus</i> Skuja, 1939	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euglena minuta</i> Prescott, 1944	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	X	X	-	X	X	-	-	X	X	-
<i>Euglena mutabilis</i> F.Schmitz, 1884	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Euglena oxyuris</i> Schmarida, 1846	X	X	X	X	-	X	-	-	X	-	-	-	X	X	X	X	X	X	-	-	X	X	-
<i>Euglena pringsheimii</i> (Skvortzov) Ehrenberg, 1838	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Euglena proxima</i> P.A.Dangeard, 1901	X	X	-	X	X	X	-	-	-	X	X	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	-
<i>Euglena refringens</i> (M.Gojdics) Ehrenberg, 1830	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Euglena spathirhyncha</i> Skuja, 1948	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Euglena splendens</i> P.A.Dangeard, 1901	X	X	X	X	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	X
<i>Euglena spirogyra</i> Ehrenberg, 1832	-	X	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-
<i>Euglena spiroides</i> Lemmermann, 1898	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-
<i>Euglena tripteris</i> (Dujardin) G.A. Klebs, 1883	X	X	-	X	-	-	-	-	X	X	-	-	X	X	X	-	X	X	-	-	X	-	-
<i>Euglena</i> sp1 Ehrenberg, 1838	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euglena</i> sp2 Ehrenberg, 1838	X	X	X	-	X	X	-	-	X	X	-	X	-	-	-	-	X	-	-	-	X	X	-
<i>Euglena</i> sp3 Ehrenberg, 1838	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euglena</i> sp4 Ehrenberg, 1838	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-	-	-	-	-	X
<i>Euglena</i> sp5 Ehrenberg, 1838	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Lepocinclis caudata</i> A.M. Cunha, 1913	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Lepocinclis fusiformis</i> (H.J.Carter) Lemmermann, 1901	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	-	X	-	-	X	X	X

<i>Lepocinclis ovum</i> (Ehrenberg) Lemmermann, 1901	X	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	-	-	X	X	X	X	
<i>Lepocinclis salina</i> F. E. Fritsch, 1914	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	X	
<i>Lepocinclis texta</i> (Dujardin) Lemmerman, 1901	-	X	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	X		
<i>Lepocinclis</i> sp. Perty, 1849	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-		
<i>Menoidium</i> sp. Perty, 1852	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-		
<i>Peranema trichophorum</i> (Ehrenberg) Stein, 1878	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-		
<i>Petalomonas minuta</i> Hollande, 1942	X	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Petalomonas</i> sp. F. Stein, 1859	-	-	-	-	X	-	-	X	-	-	-	-	X	-	-	X	X	-	X	X	X	X	-		
<i>Phacus acuminatus</i> Stokes, 1885	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-		
<i>Phacus contortus</i> Bourrelly, 1952	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	X	X	-	-		
<i>Phacus curvicauda</i> Svirenko, 1915	X	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	X	X	X	-	-	X	-	-	X		
<i>Phacus ephippion</i> Pochmann, 1942	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-		
<i>Phacus horridus</i> Pochmann, 1942	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-		
<i>Phacus lefevrei</i> Bourrelly, 1952	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Phacus longicauda</i> (Ehrenberg) Dujardin, 1841	X	X	-	-	X	-	-	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	-	-	X	X	-	X		
<i>Phacus megalopsis</i> Pochmann, 1942	X	X	X	-	-	-	-	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	-	X	X	-	X		
<i>Phacus orbicularis</i> K.Hübner, 1886	X	X	-	-	X	-	-	-	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	X		
<i>Phacus pleuronectes</i> (O.F. Müller) Dujardin, 1841	X	X	-	X	-	-	-	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	-	-	X	X	-	X		
<i>Phacus pseudooscellans</i> Conrad, 1943	X	X	X	-	-	-	-	X	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-		
<i>Phacus similis</i> H. R. Christen, 1961	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X		
<i>Phacus pyrum</i> (Ehrenberg) W. Archer, 1871	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Phacus stokesii</i> Lemmermann, 1901	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-		
<i>Phacus suecicus</i> Lemmermann, 1913	X	X	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	X		
<i>Phacus tortus</i> (Lemmermann) Skvortzov, 1928	X	X	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-		
<i>Phacus</i> sp1 Dujardin, 1841	X	X	-	X	X	X	-	-	X	X	-	X	X	X	-	X	X	-	-	X	X	X	-		
<i>Phacus</i> sp2 Dujardin, 1841	-	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Phacus</i> sp3 Dujardin, 1841	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Ploetia</i> sp. Larsen & Patterson, 1990	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-		
<i>Rhabdospira</i> sp. Pringsheim, 1963	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Sphenomonas</i> sp. Stein, 1878	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Strombomonas diptera</i> Tell, 1980	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X		
<i>Strombomonas fluvialis</i> (Lemmermann) Deflandre, 1930	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	-	-	-	X	X	-	X	
<i>Strombomonas gibberosa</i> (Playfair) Deflandre, 1930	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X	-	-		
<i>Strombomonas girardiana</i> (Playfair) Deflandre, 1930	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-		
<i>Strombomonas tetraptera</i> Balech & Dastugue, 1938	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Strombomonas triquetra</i> (Playfair) Deflandre, 1930	X	X	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-	X		
<i>Strombomonas verrucosa</i> (E.Daday) Deflandre, 1930	X	X	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	X	-	X	X	X	X	-	-	
<i>Strombomonas</i> sp1 Deflandre, 1930	X	-	X	-	-	X	-	-	X	X	-	X	X	X	-	-	X	-	-	X	X	-	-		
<i>Strombomonas</i> sp2 Deflandre, 1930	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Trachelomonas abrupta</i> Svirenko, 1914	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	X	X	-	-	-	X	-	X	
<i>Trachelomonas acanthophora</i> Stokes, 1887	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X	X	-	-	X	X	-	X
<i>Trachelomonas amphoriformis</i> Osorio Tafall, 1942	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	
<i>Trachelomonas armata</i> (Ehrenberg) F.Stein, 1878	-	X	-	-	X	X	-	-	-	X	-	X	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	
<i>Trachelomonas bernardii</i> Woloszynska, 1912	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X	-	-	X	-	-	X	
<i>Trachelomonas bacillifera</i> Playfair, 1915	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	

<i>Trachelomonas caudata</i> (Ehrenberg) Stein, 1878	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-
<i>Trachelomonas cylindrica</i> Ehrenberg, 1838	X	X	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	X	X	-	X	
<i>Trachelomonas crispera</i> Balech, 1944	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Trachelomonas dastuguei</i> Balech, 1944	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	
<i>Trachelomonas globularis</i> (Averintsev) Lemmermann, 1910	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Trachelomonas hemisphaerica</i> Garcia de Emiliani, 1983	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) F. Stein, 1926	X	X	-	-	X	X	-	-	-	X	-	-	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	X	
<i>Trachelomonas lacustris</i> Drezepolski, 1925	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	-	-	-	X	
<i>Trachelomonas lefevrei</i> Deflandre, 1926	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	
<i>Trachelomonas lemmermanni</i> Deflandre, 1927	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	
<i>Trachelomonas naviculiformis</i> Deflandre, 1926	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	
<i>Trachelomonas magdaleniana</i> Deflandre, 1926	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	
<i>Trachelomonas megalacantha</i> A. M. Cunha, 1914	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-	X	-	-	
<i>Trachelomonas oblonga</i> Lemmermann, 1899	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	X	X	-	-	-	-	X	
<i>Trachelomonas parvicollis</i> Deflandre, 1926	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	
<i>Trachelomonas planctonica</i> Svirenko, 1914	X	X	-	-	X	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Trachelomonas raciborskii</i> Woloszynska, 1912	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	
<i>Trachelomonas robusta</i> Svirenko emend. Deflandre, 1926	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	X	-	-	X	X	-	-	
<i>Trachelomonas rugulosa</i> F. Stein ex Deflandre, 1926	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	
<i>Trachelomonas sculpta</i> Balech, 1944	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-		
<i>Trachelomonas similis</i> Stokes, 1890	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X	X	X	-	X	X	X	X	
<i>Trachelomonas spinosa</i> Stokes, 1888	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Trachelomonas superba</i> Svirenko, 1926	X	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-		
<i>Trachelomonas sydneyensis</i> Playfair, 1915	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	
<i>Trachelomonas tuberculata</i> Middelhoek, 1948	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Trachelomonas volvocina</i> (Ehrenberg) Ehrenberg, 1834	X	X	-	-	-	-	-	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	-	-	X	X	X	X	X	
<i>Trachelomonas volvocinopsis</i> Svirenko, 1914	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	
<i>Trachelomonas westii</i> Woloszynska, 1912	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Trachelomonas woyciekii</i> Koczwara, 1914	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	
<i>Trachelomonas</i> sp1 Ehrenberg, 1833	X	X	-	X	X	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-	X	-	-	-	
<i>Trachelomonas</i> sp2 Ehrenberg, 1833	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Trachelomonas</i> sp3 Ehrenberg, 1833	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Trachelomonas</i> sp4 Ehrenberg, 1833	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Trachelomonas</i> sp5 Ehrenberg, 1833	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Trachelomonas</i> sp6 Ehrenberg, 1833	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Trachelomonas</i> sp7 Ehrenberg, 1833	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Euglenídio heterotrófico não identificado sp1	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Euglenídios autotróficos não identificados spp.	X	X	X	X	X	X	-	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	X	-	X	
<b>KINETOPLASTEIA</b>																									
<i>Bodo</i> spp. Ehrenberg, 1832	-	X	-	X	X	X	-	-	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	-	-	-	
<b>RAPHYDOMONADIDA</b>																									
<i>Chattonella</i> sp. B. Biecheler, 1936	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	-	X	X	X	X	-	-	X	X	-	-	-	-	
<i>Merotrichia</i> sp. Mereschkowsky, 1877	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	

<i>Vacuolaria</i> sp. Cienkowski, 1870	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-
<b>RESIDUAL</b>																									
<i>Collodictyon triciliatum</i> Carter, 1865	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-
<i>Rhipidodendron splendidum</i> F. Stein, 1878	X	-	-	-	X	X	X	-	-	X	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<b>INDETERMINADO</b>																									
Autotrófico não identificado sp1	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Autotrófico não identificado sp2	X	X	-	X	X	X	-	-	X	X	-	-	X	X	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
Autotrófico não identificado sp3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
Heterotróficos não identificados (>10µm) spp.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<b>RIQUEZA TOTAL (Taxa/amostra)</b>	<b>65</b>	<b>63</b>	<b>17</b>	<b>21</b>	<b>48</b>	<b>52</b>	<b>10</b>	<b>09</b>	<b>49</b>	<b>54</b>	<b>07</b>	<b>17</b>	<b>82</b>	<b>79</b>	<b>23</b>	<b>35</b>	<b>67</b>	<b>75</b>	<b>20</b>	<b>09</b>	<b>78</b>	<b>81</b>	<b>16</b>	<b>41</b>	

## APÊNDICE B

Inventário faunístico das espécies de protozoários flagelados coletadas em 29 ambientes lânticos (com e sem conectividade hidrológica) da planície de inundação do alto rio Paraná, durante dois períodos do regime hidrológico (seca e cheia). Onde: F=lagoas sem conectividade hidrológica (fechadas); A=lagoas com conectividade hidrológica (abertas).

TÁXONS	Seca						Cheia					
	Baia		Ivinheima		Paraná		Baia		Ivinheima		Paraná	
	F	A	F	A	F	A	F	A	F	A	F	A
<b>I – FLAGELADOS AUTOTRÓFICOS/MIXOTRÓFICOS</b>												
<b>CHLOROMONADIDA</b>												
<i>Chlamydomonas</i> sp. Ehrenberg, 1833	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eudorina elegans</i> Ehrenberg, 1832	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Gonium pectorale</i> O.F.Müller, 1773	X	X	-	X	-	X	X	X	X	-	X	X
<i>Pandorina morum</i> (O.F. Müller) Bory, 1824	-	-	-	X	-	X	X	X	X	X	X	X
<i>Pleodorina</i> sp. Shaw, 1894	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Polytomella</i> sp. Aragão, 1910	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Volvox aureus</i> Ehrenberg, 1832	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-
Chloromonadida colonial não identificado sp1	X	X	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-
Chloromonadida unicelular não identificado sp1	-	-	-	-	X	-	X	X	X	X	X	X
Chloromonadida unicelular não identificado sp2	X	X	X	X	-	X	-	-	-	-	-	-
<b>CRYPTOMONADIDA</b>												
<i>Chroomonas</i> cf. <i>acuta</i> Utermöhl, 1925	X	X	X	-	X	X	-	X	-	-	-	-
<i>Cryptomonas</i> cf. <i>curvata</i> Ehrenberg, 1831	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X
<i>Cryptomonas</i> cf. <i>erosa</i> Ehrenberg, 1832	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Cryptomonas</i> cf. <i>marssonii</i> Skuja, 1948	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Cryptomonas</i> cf. <i>platyuris</i> Skuja, 1948	X	-	X	-	X	-	-	X	-	-	-	-
<i>Pseudocryptomonas</i> sp. C.E.M. Bicudo & G.Tell, 1988	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cryptomonadida não identificado spp.	X	X	X	X	-	-	-	X	-	-	-	-
<b>CRYSOMONADIDA</b>												
<i>Catenochrysis</i> cf. <i>synuroides</i> Perman, 1955	-	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-
<i>Chrysodidymus</i> cf. <i>spyroideus</i> Prowse, 1962	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Dinobryon</i> cf. <i>divergens</i> O.E. Imhof, 1887	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dinobryon</i> cf. <i>sertularia</i> Ehrenberg, 1834	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-
<i>Dinobryon</i> sp1 Ehrenberg, 1834	X	X	X	X	X	X	-	X	-	-	-	X
<i>Mallomonas</i> sp1 Perty, 1851	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X
<i>Mallomonas</i> sp2 Perty, 1852	-	X	X	-	-	-	X	-	X	X	X	X
<i>Mallomonopsis</i> sp. Matvienko, 1941	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Synura</i> sp Ehrenberg, 1835	X	X	-	X	X	X	X	X	-	X	X	X
<i>Uroglena</i> sp Ehrenberg, 1834	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Uroglenopsis</i> cf. <i>americana</i> (Calkins) Lemmermann, 1899	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-
Chrysomonadida colonial não identificado sp1	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X
Chrysomonadida colonial não identificado sp2	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	-	-
<b>DINOFAGELLIDA</b>												
<i>Gymnodinium</i> cf. <i>caudatum</i> Prescott, 1944	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gymnodinium</i> cf. <i>fuscum</i> (Ehrenberg) F. Stein, 1878	X	X	X	X	X	-	-	X	-	X	X	X
<i>Gymnodinium</i> sp. F. Stein, 1878	X	X	X	X	X	X	-	-	-	-	-	-
<i>Katodinium</i> sp. Fott, 1957	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	-	X
<i>Peridinium</i> cf. <i>cinctum</i> (O.F.Müller) Ehrenberg, 1832	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	-
<i>Peridinium</i> cf. <i>wisconsinense</i> Eddy, 1930	X	X	-	X	-	-	-	X	X	X	-	-
<i>Peridinium</i> sp. Ehrenberg, 1832	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X
Dinoflagelida não identificado sp 1	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X
Dinoflagelida não identificado sp 2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
Dinoflagelida não identificado sp 3	-	X	-	-	-	-	X	-	X	X	X	X
Dinoflagelida não identificado sp 4	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-
<b>EUGLENIDA</b>												
<i>Euglena acus</i> (O.F.Müller) Ehrenberg, 1830	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Euglena allorgei</i> Deflandre, 1924	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
<i>Euglena archaeoplastidiata</i> Chadefaud, 1938	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Euglena clavata</i> Skuja, 1948	-	-	-	-	-	X	X	X	X	-	X	X
<i>Euglena deses</i> Ehrenberg, 1833	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>Euglena ehrenbergii</i> G.A. Klebs, 1883	X	-	-	-	X	X	X	X	-	X	X	X
<i>Euglena elastica</i> Prescott, 1944	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-



<i>Euglena fusca</i> (Klebs) Lemmermann, 1910	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-
<i>Euglena gaumei</i> Allorge & Lefèvre, 1931	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X
<i>Euglena limnophila</i> Lemmermann, 1898	-	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	X
<i>Euglena megalithus</i> Skuja, 1939	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
<i>Euglena minuta</i> Prescott, 1944	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X	X
<i>Euglena mutabilis</i> F.Schmitz, 1884	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>Euglena oxyuris</i> Schmarda, 1846	X	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	X
<i>Euglena pringsheimii</i> (Skvortzov) Ehrenberg, 1838	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Euglena proxima</i> P. A. Dangeard, 1901	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Euglena refringens</i> (M. Gojdics) Ehrenberg, 1830	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
<i>Euglena spathirhyncha</i> Skuja, 1948	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Euglena splendens</i> P. A. Dangeard, 1901	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Euglena spirogyra</i> Ehrenberg, 1832	X	-	X	-	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Euglena spiroides</i> Lemmermann, 1898	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X
<i>Euglena tripteris</i> (Dujardin) G. A. Klebs, 1883	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	-	X
<i>Euglena</i> sp1 Ehrenberg, 1838	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euglena</i> sp2 Ehrenberg, 1838	X	X	X	X	X	X	-	X	X	-	X	-
<i>Euglena</i> sp3 Ehrenberg, 1838	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
<i>Euglena</i> sp4 Ehrenberg, 1838	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Lepocinclis caudata</i> A. M. Cunha, 1913	-	-	-	-	-	X	X	-	X	-	-	-
<i>Lepocinclis fusiformis</i> (H. J. Carter) Lemmermann, 1901	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	X	X
<i>Lepocinclis ovum</i> (Ehrenberg) Lemmermann, 1901	-	X	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Lepocinclis salina</i> F. E. Fritsch, 1914	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Lepocinclis texta</i> (Dujardin) Lemmerman, 1901	X	-	X	X	-	-	-	-	X	X	-	-
<i>Lepocinclis</i> sp. Perty, 1849	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X
<i>Phacus acuminatus</i> Stokes, 1885	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-
<i>Phacus contortus</i> Bourrelly, 1952	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	X	X
<i>Phacus curvicauda</i> Svirenko, 1915	X	X	-	-	X	-	X	-	X	X	-	X
<i>Phacus ephippion</i> Pochmann, 1942	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Phacus horridus</i> Pochmann, 1942	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X
<i>Phacus lefevrei</i> Bourrelly, 1952	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Phacus longicauda</i> (Ehrenberg) Dujardin, 1841	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Phacus megalopsis</i> Pochmann, 1942	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Phacus orbicularis</i> K. Hübner, 1886	X	X	X	-	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Phacus pleuronectes</i> (O. F. Müller) Dujardin, 1841	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Phacus pseudooscillans</i> Conrad, 1943	X	X	-	-	X	X	X	-	-	-	-	X
<i>Phacus pyrum</i> (Ehrenberg) W. Archer, 1871	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phacus stokesii</i> Lemmermann, 1901	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X
<i>Phacus suecicus</i> Lemmermann, 1913	X	X	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X
<i>Phacus tortus</i> (Lemmermann) Skvortzov, 1928	X	X	-	-	X	X	-	X	X	X	X	X
<i>Phacus</i> sp1 Dujardin, 1841	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Phacus</i> sp2 Dujardin, 1841	X	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-
<i>Phacus</i> sp3 Dujardin, 1841	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Strombomonas diptera</i> Tell, 1980	-	X	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-
<i>Strombomonas fluvialtilis</i> (Lemmermann) Deflandre, 1930	-	-	-	-	-	-	X	-	-	X	X	X
<i>Strombomonas gibberosa</i> (Playfair) Deflandre, 1930	X	X	-	-	-	-	-	-	X	-	X	X
<i>Strombomonas girardiana</i> (Playfair) Deflandre, 1930	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>Strombomonas tetraptera</i> Balech & Dastugue, 1938	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-
<i>Strombomonas triquetra</i> (Playfair) Deflandre, 1930	X	X	-	-	-	X	X	-	X	X	-	-
<i>Strombomonas verrucosa</i> (E.Daday) Deflandre, 1930	X	X	-	X	-	X	X	X	-	X	X	X
<i>Strombomonas</i> sp1 Deflandre, 1930	-	X	X	-	X	X	X	X	X	-	X	X
<i>Strombomonas</i> sp2 Deflandre, 1930	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachelomonas abrupta</i> Svirenko, 1914	-	-	-	-	-	-	X	-	X	X	X	-
<i>Trachelomonas acanthophora</i> Stokes, 1887	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X
<i>Trachelomonas amphoriformis</i> Osorio Tafall, 1942	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X
<i>Trachelomonas armata</i> (Ehrenberg) F. Stein, 1878	X	-	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Trachelomonas bernardii</i> Woloszynska, 1912	X	X	-	X	-	-	X	X	X	X	-	X
<i>Trachelomonas bacillifera</i> Playfair, 1915	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Trachelomonas caudata</i> (Ehrenberg) Stein, 1878	-	-	-	-	-	-	X	-	X	X	-	-
<i>Trachelomonas cylindrica</i> Ehrenberg, 1838	X	X	-	-	X	X	-	X	X	X	X	X
<i>Trachelomonas crispa</i> Balech, 1944	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-
<i>Trachelomonas dastuguei</i> Balech, 1944	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>Trachelomonas globularis</i> (Averintsev) Lemmermann, 1910	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) F. Stein, 1926	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X

<i>Trachelomonas lacustris</i> Drezepolski, 1925	-	-	-	-	X	-	X	X	X	X	-	-
<i>Trachelomonas lefevrei</i> Deflandre, 1926	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-
<i>Trachelomonas lemmermanii</i> Deflandre, 1927	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	-
<i>Trachelomonas naviculiformis</i> Deflandre, 1926	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	X	-
<i>Trachelomonas magdaleniana</i> Deflandre, 1926	-	-	-	X	-	-	X	X	X	X	X	X
<i>Trachelomonas megalacantha</i> A. M. Cunha, 1914	-	-	-	-	-	-	-	X	-	X	X	-
<i>Trachelomonas oblonga</i> Lemmermann, 1899	X	X	-	-	-	-	X	X	X	X	-	-
<i>Trachelomonas parvicollis</i> Deflandre, 1926	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	-
<i>Trachelomonas planctonica</i> Svirenko, 1914	X	X	-	X	X	X	-	-	-	-	-	-
<i>Trachelomonas raciborskii</i> Woloszynska, 1912	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	X
<i>Trachelomonas robusta</i> Svirenko emend. Deflandre, 1926	-	-	-	-	-	-	X	X	X	-	X	X
<i>Trachelomonas rugulosa</i> F. Stein ex Deflandre, 1926	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-
<i>Trachelomonas sculpta</i> Balech, 1944	-	-	-	-	-	X	-	-	X	-	X	-
<i>Trachelomonas similis</i> Stokes, 1890	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	X	X
<i>Trachelomonas spinosa</i> Stokes, 1888	-	-	-	-	X	-	X	X	X	-	-	-
<i>Trachelomonas superba</i> Svirenko, 1926	X	X	-	-	X	-	-	-	X	X	X	X
<i>Trachelomonas sydneyensis</i> Playfair, 1915	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	X
<i>Trachelomonas tuberculata</i> Middelhoek, 1948	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-
<i>Trachelomonas volvocina</i> (Ehrenberg) Ehrenberg, 1834	X	X	-	-	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Trachelomonas volvocinopsis</i> Svirenko, 1914	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Trachelomonas westii</i> Woloszynska, 1912	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-
<i>Trachelomonas woycickii</i> Koczwarra, 1914	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	X
<i>Trachelomonas</i> sp1 Ehrenberg, 1833	X	X	X	X	X	X	-	-	X	-	-	X
<i>Trachelomonas</i> sp2 Ehrenberg, 1833	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachelomonas</i> sp3 Ehrenberg, 1833	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachelomonas</i> sp4 Ehrenberg, 1833	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachelomonas</i> sp5 Ehrenberg, 1833	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trachelomonas</i> sp6 Ehrenberg, 1833	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Euglenídeos autotróficos não identificados spp.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<b>RAPHYDOMONADIDA</b>												
<i>Chattonella</i> sp. B. Biecheler, 1936	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Merotrichia</i> sp. Mereschkowsky, 1877	-	-	-	-	-	-	X	X	-	-	X	-
<i>Vacuolaria</i> sp. Cienkowski, 1870	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	X
<b>INDETERMINADO</b>												
Autotrófico não identificado sp1	X	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Autotrófico não identificado sp2	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	-	-
Autotrófico não identificado sp3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<b>II - FLAGELADOS HETEROTRÓFICOS</b>												
<b>CHOANOFAGELLIDA</b>												
<i>Codosiga</i> sp. Clark, 1866 (Starmach, 1985)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X
<i>Monosiga</i> sp. W. S. Kent, 1878	-	-	X	X	-	-	-	X	-	X	-	-
<b>CRYPTOMONADIDA</b>												
<i>Chilomonas</i> sp. Ehrenberg, 1832	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-
<b>CRYSOMONADIDA</b>												
<i>Anthophysa vegetans</i> (O. F. Müller) Stein, 1878	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-
<b>EUGLENIDA</b>												
<i>Anisonema acinus</i> Dujardin, 1841	-	-	-	-	X	X	-	-	-	-	-	-
<i>Cyclidiopsis acus</i> Korchikow, 1917	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Entosiphon sulcatum</i> (Dujardin) Stein, 1878	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-
<i>Menoidium</i> sp. Perty, 1852	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	X	-
<i>Peranema trichophorum</i> (Ehrenberg) Stein, 1878	-	X	-	-	-	-	-	X	X	-	-	-
<i>Petalomonas minuta</i> Hollande, 1942	X	X	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-
<i>Petalomonas</i> sp. F. Stein, 1859	-	-	X	-	-	X	X	-	X	X	X	X
<i>Ploetia</i> sp. Larsen & Patterson, 1990	X	-	-	-	-	-	-	X	-	X	-	-
<i>Rhabdospira</i> sp. Pringsheim, 1963	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sphenomonas</i> sp. Stein, 1878	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Euglenídeo heterotrófico não identificado sp1	-	-	-	X	-	-	-	X	-	-	-	-
<b>KINETOPLASTEIA</b>												
<i>Bodo</i> spp. Ehrenberg, 1832	X	-	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<b>RESIDUAL</b>												
<i>Collodictyon triciliatum</i> Carter, 1865	-	-	X	X	-	-	-	X	-	-	X	X
<i>Rhipidodendron splendidum</i> F. Stein, 1878	-	X	X	X	X	-	-	X	-	-	X	-
<b>INDETERMINADO</b>												
Heterotróficos não identificados (>10µm) spp.	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<b>RIQUEZA TOTAL (Taxa/amostra)</b>	<b>63</b>	<b>65</b>	<b>52</b>	<b>48</b>	<b>54</b>	<b>49</b>	<b>79</b>	<b>82</b>	<b>75</b>	<b>67</b>	<b>81</b>	<b>78</b>