

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

CRISLAINE COCHAK

**Papel relativo de dispersores biológicos na montagem de comunidades
de protistas ciliados**

Maringá
2019

CRISLAINE COCHAK

Papel relativo de dispersores biológicos na montagem de comunidades de protistas ciliados

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

Área de concentração: Ecologia e Limnologia

Orientador: Dr. Luiz Felipe Machado Velho

Maringá
2019

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

C661p Cochak, Crislaine, 1990-
Papel relativo de dispersores biológicos na montagem de comunidades de protistas ciliados / Crislaine Cochak-- Maringá, 2019.
37 f. : il.(algumas color.)
Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2019.
Orientador: Dr. Luiz Felipe Machado Velho.
1. Protistas Ciliophora - Ecologia, Comunidades de. 2. Protistas Ciliophora - Sucessão. 3. Protistas Ciliophora - Dispersão. 4. Protistas Ciliophora - Colonização. 5. Ciliados planctônicos (Ciliophora) - Ecologia, Comunidades de. 6. Ciliados de água doce - Ecologia, Comunidades de. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. - 579.491782
NBR/CIP - 12899AACR/2

CRISLAINE COCHAK

Papel relativo de dispersores biológicos na montagem de comunidades de protistas ciliados

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

COMISSÃO JULGADORA

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

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

Prof. Dr. Pablo Augusto Poletto Antiqueira
Universidade de Campinas (Unicamp)

Aprovado em: 26 de fevereiro de 2019.

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

“A mente que se abre a uma nova ideia
jamais voltará ao seu tamanho original”

Albert Einstein

AGRADECIMENTOS

Ao longo de todo o processo que levou à realização deste trabalho tive a sorte e o privilégio de ter conhecido pessoas realmente fantásticas, sem as quais não teria sido possível chegar até aqui, e das quais nunca me vou esquecer. Tive também a sorte de contar com o apoio daqueles que mais uma vez, e em mais uma importante etapa da minha vida estiveram realmente comigo. Assim, com todas as palavras que aqui dedico sei que não conseguirei de todo descrever a quão privilegiada me sinto.

Agradeço a Deus, Fundamento de toda paz, doce alívio e verdadeira sabedoria, pelas oportunidades de crescimento neste período de mestrado e pela zelosa companhia!

Ao meu Orientador, Prof. Felipe, gostaria de deixar um agradecimento muito especial. Por me ter dado a oportunidade de integrar o seu extraordinário grupo de trabalho, por me ter sempre recebido com um sorriso contagiante, por estar sempre pronto para ajudar e por ter acreditado nas minhas capacidades. Vai sempre ser uma referência na minha vida profissional.

A minha mãe, Elisabete Correa Cochak, meu infinito agradecimento. Sempre acreditou em minha capacidade e me achar A MELHOR de todas, mesmo não sendo. Isso só me fortaleceu e me fez tentar não ser A MELHOR, mas a fazer o melhor de mim. Obrigada pelo amor incondicional!

Agradeço aos meus irmãos pelo apoio e incentivo nas minhas escolhas, em especial minha irmã Elaine que sempre torceu pela minha vitória e me deu forças para continuar a minha vida pelos meus ideais, pela sua presença e pela sua paciência, seu apoio incontestável. Obrigado pelo seu amor. Agradeço a ela do fundo do meu coração.

O meu querido amigo, Jair Brugnago por ser tão importante na minha vida, sempre ao meu lado, me pondo para cima e me fazendo acreditar que posso mais que imagino. Devido a seu companheirismo, amizade, paciência, compreensão, apoio, alegria e amor. Obrigada!

A todos os meus grandes amigos, aqueles que como sempre riem comigo e sofrem comigo ... a vocês que sabem quem são ... muito obrigada.

“Eu poderia suportar, embora não sem dor, que tivessem morrido todos os meus amores, mas enlouqueceria se morressem todos os meus amigos.”

(Fernando Pessoa)

À CAPES, pela bolsa concedida.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais e a todos os professores, pelos ensinamentos.

Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá, por toda estrutura necessária para a realização do trabalho.

Papel relativo de dispersores biológicos na montagem de comunidades de protistas ciliados

RESUMO

Vertebrados e invertebrados são conhecidos como vetores biológicos importantes na dispersão de comunidades neotropicais terrestres (e.g. plantas, animais). Entretanto, seu papel para formação e manutenção da comunidade microbiana em ecossistemas aquáticos é, em geral, subestimado. O objetivo foi avaliar o papel relativo de diferentes vetores biológicos (anfíbios e odonatas) na dispersão e consequente estruturação das comunidades de protozoários ciliados. Foi realizado um experimento ao ar livre, simulados em potes de polietileno, durante 33 dias, foram designados 4 tratamentos um controle com apenas ação do vento, sem adição de propágulos um com adição de propágulos a partir de lavagens de odonatas, um com adição de propágulos a partir de lavagens de anfíbios e um com adição de propágulos a partir de lavagens de ambos os vetores. Foram registradas 54 espécies de ciliados, distribuídos em 9 ordens, sendo as mais representativas Hymenostomatida e Peritrichia. Vetores animais representam uma via importante para a dispersão de ciliados. A riqueza de espécies e abundância de ciliados evidenciaram um aumento significativo em seus valores, marcadamente após o 12º dia de experimento. Para a composição de espécies, diferenças foram evidenciadas entre os tratamentos, dentro de cada tempo e entre os distintos tratamentos ao longo do experimento. A dinâmica da dispersão de protistas ciliados foi potencializada quando mediada por vetores biológicos, especialmente anfíbios. Enfatizando que a natureza do propágulo (formas de resistências ou ativas) parece ter papel relevante na capacidade de dispersão e colonização, determinando a estrutura e dinâmica das comunidades de protistas ciliados.

Palavras-chave: Colonização. Sucessão. Dispersão potencial. Dispersão efetiva. Microorganismos. Dispersão passiva.

Relative role of biological dispersal vectors in the assembly of ciliate communities

ABSTRACT

Vertebrates and invertebrates are known as important biological vectors in the dispersal of terrestrial neotropical communities (e.g. plants, animals). However, its role in the formation and maintenance of the microbial community in aquatic ecosystems is, in general, greatly underestimated. The objective was to evaluate the relative role of different biological vectors (amphibians and odonates) in the dispersion and consequent structuring of ciliate protozoan communities. An experiment was carried out in the open air, simulated in polyethylene pots, for 33 days, 4 treatments were designated a control with only the action of the wind, without addition of propagules one with addition of propagules from odonatas washes, one with addition of propagules from amphibian washes and one with addition of propagules from washes of both vectors. There were 54 species of ciliates, distributed in 9 orders, being the most representative Hymenostomatida and Peritrichia. The results showed that animal vectors represent an important pathway for the dispersion of ciliates. The species richness and abundance of ciliates showed a significant increase in their values, markedly after the 12th day of experiment. For the species composition, differences were evidenced between the treatments, within each time, as well as between the different treatments throughout the experiment. The dynamics of the dispersion of ciliary protists was enhanced when mediated by biological vectors, especially amphibians. Emphasizing that the nature of the propagule (forms of resistance or active) seems to play a relevant role in the dispersion and colonization capacity, determining the structure and dynamics of the ciliate protist communities.

Keywords: Colonization. Succession. Potential dispersal. Effective dispersal. Microorganisms. Passive dispersal.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Hydrobiologia*. Disponível em: <http://www.springer.com/life+sciences/ecology/journal/10750>.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	11
2	MATERIAL E MÉTODOS	13
2.1	<i>Área de estudo.....</i>	13
2.2	<i>Delineamento experimental</i>	13
2.3	<i>Amostragem e análise laboratorial</i>	15
2.4	<i>Análise dos dados</i>	15
3	RESULTADOS	16
4	DISCUSSÃO.....	27
5	CONCLUSÃO.....	31
	REFERÊNCIAS	32

1 INTRODUÇÃO

Melhorar o conhecimento sobre a distribuição e abundância de espécies, como elas variam entre escalas espaciais e temporais, e os mecanismos que as influenciam são questões centrais em estudos ecológicos (Logue et al., 2011). A intensidade de dispersão entre *habitats* é crucial para a dinâmica das comunidades, uma vez que, uma dispersão limitada ou excessiva pode alterar a configuração das comunidades locais (Winegardner et al. 2012). Diferentes mecanismos e estratégias de dispersão são adotados por grupos variados de organismos e, basicamente, a dispersão pode ser classificada como ativa ou passiva (Soininen, 2016). A dispersão ativa é caracterizada por movimentos individuais de organismos (Bilton, Freeland, & Okamura, 2001). No entanto, para que ocorra a dispersão passiva os organismos necessitam de vetores para se dispersar, podendo estes serem vetores físicos como o vento e o fluxo hídrico, ou biológico pela ação de animais (Foissner, 2011).

Apesar de o fluxo hídrico ser considerado um dos principais vetores para dispersão passiva dos organismos em ambientes aquáticos (Padial et al., 2014), outros fatores, como por exemplo, a ação vento que tem um papel importante no transporte de propágulos a longas distancias (i. e. entre diferentes bacias hidrográficas) (Allen, 2007), embora a eficiência desse transporte seja dependente do tamanho corporal do organismo (Damschen et al., 2008; Wilkinson et al., 2012) e a dispersão mediada por animais, pode transportar os organismos à montante dos corpos de água, em direção contrária ao fluxo hídrico, ou até mesmo para locais isolados, com ausência de conectividade (Kelly et al., 2001). Assim, o sucesso da dispersão entre os *habitats* pode variar entre as espécies ou grupos taxonômicos em função de diversas características dos organismos (Cohen & Shurin, 2003), como o tamanho do corpo (Finlay, 2002; Rundle et al., 2007; Bie et al., 2012), histórias de vida (i.e. tamanho populacionais – Finlay, 2002 Fenchel & Finlay, 2004), produção de estágios de resistência (Foissner, 2006; Incagnone et al., 2015) e a identidade dos vetores de dispersão (Vanschoenwinkel et al., 2008; Frisch et al., 2012). Por exemplo, o reduzido tamanho corporal de microrganismos, aliado a características como rápido ciclo de vida e grandes tamanhos populacionais, confere a eles maiores taxas de dispersão (Bie et al., 2012) permitindo que os mesmos acompanhem rapidamente as alterações nas condições ambientais locais, quando comparados com organismos de grande porte (Van der Guth et al. 2007; Korhonen et al., 2010).

Protozoários ciliados são na grande maioria, de vida livre, encontrados em uma grande variedade de *habitats* aquáticos e ambientes terrestres úmidos, embora também existam espécies em associação com outros seres vivos, seja de forma harmoniosa (comensalismo e mutualismo) ou até parasitas de animais (Foissner, 2007). Algumas espécies,

para enfrentar condições extremamente adversas, como o transporte via vetores físicos ou biológicos, formam um estágio dormente resistente à dessecação, chamado formas de resistência, retornando a forma ativa quando a condição ambiental volta a ser favorável (Foissner et al., 2002; Panov & Caceres, 2007). Portanto, para compreender a distribuição dos microrganismos aquáticos em um ecossistema, um dos critérios é analisar seu potencial de dispersão passiva, que pode ser facilitado por formas de resistência (Weisse, 2008).

A colonização de novos *habitats* é fortemente influenciada pela capacidade de adaptação das espécies às condições ambientais locais. Indivíduos de uma população, quando dispersados para fora de seu *habitat* original, podem não se adaptar os ambientes com características distintas e/ou ocupados por outras populações (e.g., competidores ou predadores) (Leturque & Rousset, 2002). Em consequência, há um grande debate na literatura sobre quais são os principais processos ecológicos que determinam as estruturas das comunidades (adaptação, colonização) e qual é a importância da dispersão para cada um destes processos. Há uma necessidade em se aprofundar o conhecimento sobre a influência dos processos de dispersão na dinâmica de comunidades. Uma ferramenta bem fundamentada para investigar tais questões é através de abordagens experimentais, nessas abordagens as comunidades de protozoários têm sido consideradas modelos adequados para tais investigações, devido ao fato de serem facilmente manipulados (Louette & De Meester, 2005). Uma série de animais são conhecidos por transportar propágulos dos mais diversos microrganismos, como os anfíbios (Vanschoenwinkel et al., 2008b), aves aquáticas (Rogers, 2014), besouros aquáticos (Beladjal & Mertens, 2009), mamíferos (Vanschoenwinkel et al., 2008a), odonatas (Maguire, 1959; 1963), entre outros. Esses animais visitam continuamente corpos d'água durante suas migrações e/ou em suas atividades vitais diárias e apresentam grandes probabilidades de transporte dos propágulos para um novo *habitat* (Bohonak & Whiteman, 1999). Contudo, a dispersão dos microrganismos torna-se efetiva somente após o estabelecimento bem-sucedido dos propágulos dispersos (Weisse, 2008; Incagnone et al., 2015).

Portanto, com o objetivo de avaliar a influência dos vetores biológicos (anfíbios e odonatas) na dispersão da comunidade de ciliados, buscou-se responder as seguintes questões: i) A participação de vetores biológicos no processo de dispersão de ciliados acarretará no incremento dos valores de abundância e riqueza de espécies, em alteração na composição de espécies em relação a dispersão mediada apenas pela ação do vento: ii) Em tratamentos com a influência de ambos os vetores biológicos (anfíbios e odonatas), maior e mais rápida será a alteração na riqueza, abundância e composição da comunidade de ciliados.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O experimento na Base Avançada do Núcleo de Pesquisas em Limnologia Ictiologia e Aquicultura (Nupélia), no Município de Porto Rico –PR.

Esta região está inserida no bioma mata atlântica, sendo que as formações florestais na área de estudo estão reduzidas a fragmentos e matas ciliares formando cordões próximos às margens do rio Paraná (Campos & Souza 1997; Souza & Kita, 2002), caracterizada pela assimetria entre ambos os lados do vale, sendo a margem esquerda mais elevada, marcada por paredões formados por rochas sedimentares do Período Cretáceo e esparsas áreas de inundação (Souza Filho & Stevaux, 2004). O clima da região é do tipo Cfa (clima – tropical subtropical) conforme o sistema de Köppen. O regime pluviométrico varia de 1400 a 1600 mm/ano, apresentando o máximo de chuvas no verão e o mínimo no inverno e a umidade relativa anual é de 65 a 70%, temperatura média anual varia de 23 a 24°C, sendo janeiro o mês mais quente e julho o mês mais frio (Ibge 1990; Iapar 2000).

2.2 Delineamento experimental

Os experimentos foram realizados ao ar livre, em 128 microcosmos artificiais, simulados em potes de polietileno de um litro, usando paletes de madeira adaptados para oferecer suporte aos microcosmos. A posição de cada microcosmo foi aleatorizada, sendo todos cobertos com rede de 500 μm para evitar a contaminação por qualquer outro vetor animal durante todo o experimento. Cada microcosmo foi preenchido com 800 ml de água, coletada no rio Paraná e previamente filtrada através de filtros de fibra de vidro GF/C (Whatman) que retém partículas maiores que 1,2 μm , a fim de retirar todos os organismos presentes na água, restando somente bactérias como fonte de recurso, sem a interferência de predadores. Uma vez preenchidos, os microcosmos ficaram expostos às condições ambientais durante 33 dias (período experimental) em um local potencial para a colonização de espécies provenientes do rio Paraná e das intermediações. Para evitar que nos dias de precipitação a chuva causasse a diluição dos microcosmos, uma tenda foi armada sob as unidades experimentais.

Foram utilizados dois vetores biológicos, um da classe Amphibia e outro da classe Odonata. Para a Classe Amphibia, foram utilizados indivíduos de *Scinax fuscovaris*, em virtude de apresentarem grande abundância na região, e indivíduos de *Pantala flavescens* da Classe Odonata. Essa espécie apresenta uma grande área de distribuição, e pode ser

considerada cosmopolita. Para adição dos propágulos, os vetores animais (odonatas e anfíbios) foram coletados todos os dias, manualmente, foram utilizadas redes entomológicas para auxiliar na captura dos indivíduos de Odonata, após foram lavados em água filtrada (filtros 1,2 micrometros), com auxílio de um cotonete. Cada vetor foi lavado separadamente. A água contendo os propágulos de cada vetor foi colocada em seus respectivos microcosmos com auxílio de uma seringa, simulando o processo de dispersão. Foram acrescentados 10 ml de água contendo os propágulos para tratamentos individual com apenas um vetor, e 5 ml de cada vetor no tratamento com a combinação dos dois vetores, todos os dias, durante todo o experimento (Fig 2.) Após a lavagem, os vetores foram devolvidos ao seu local de origem. No caso do vetor anfíbio, foi solicitada uma licença ao Conselho Nacional de Controle de Experimentação Animal –CONCEA (CEUA nº 9995190118).

A fim de testar a influência de cada vetor biológico, como anfíbios e odonatas, na dispersão de protistas ciliados, foram designados 4 diferentes tratamentos. Assim, foram designados: i) controle, tendo como vetor apenas a ação do vento (V), ou seja, sem adição de propágulos durante todo o experimento; ii) tratamento com adição de propágulos de Odonata (V+O); iii) tratamento com adição de propágulos de indivíduos de anfíbio (V+A), eiv) tratamento simulando a ação dos dois vetores (Odonata/anfíbio) (V+O+A) (Fig.1), todos contendo 4 réplicas. Considerando as condições oligotróficas do rio Paraná, com o objetivo de assegurar a disponibilidade de nutrientes e recurso alimentar para o estabelecimento e desenvolvimento de populações de ciliados que alcançaram os microcosmos, 20 microlitros da concentração de Nitrogênio (NO_3 : 27500 mg/L) e Fósforo (PO_4 5250 mg/L) foram adicionados a cada dois dias, até o fim do experimento.

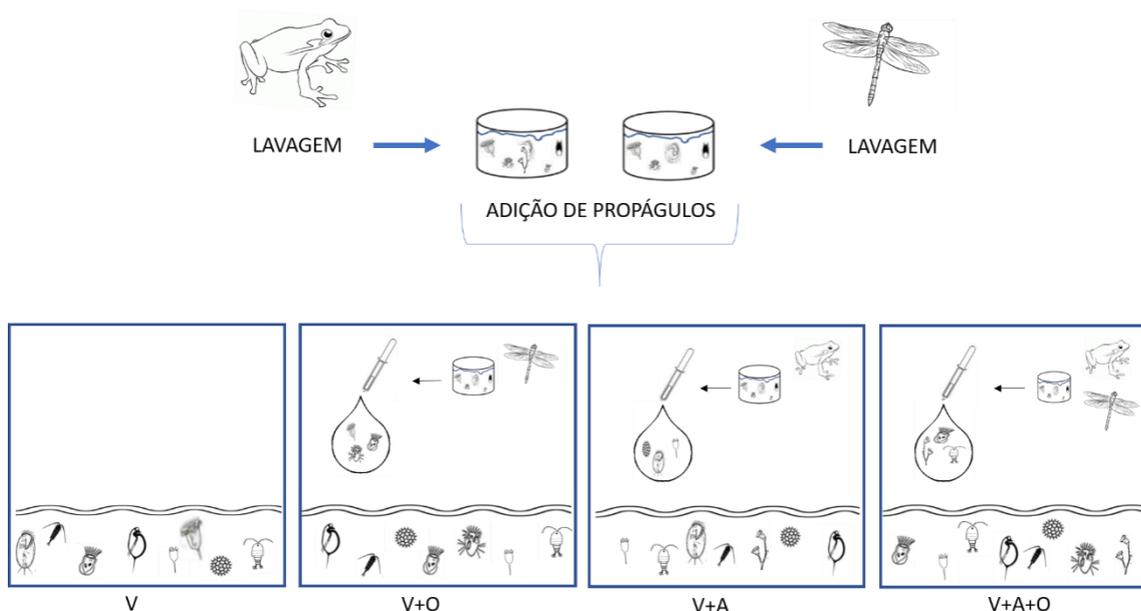


Fig.1: Esquema da montagem do experimento, apresentando 3 tratamentos com adição de propágulos e um controle com apenas a ação do vento, cada um composto por 4 réplicas. Onde V = vento (Controle); V+O = Odonata; V+A = anfíbio e V+A+O = anfíbio e Odonata.

2.3 Amostragem e análise laboratorial

A fim de verificar a variação nos padrões de abundância, riqueza de espécies e composição da comunidade de ciliados ao longo do tempo, as amostras dos ciliados planctônicos foram obtidas nos dias 0 (no início do experimento), 1, 3, 7, 12, 19, 26 e 33 (oito amostragens), com 16 amostras por dia (quatro réplicas de cada tratamento), totalizando 128 amostras até o final do experimento.

Para estimar a abundância de ciliados (cels.L^{-1}), amostras de água ($\cong 800\text{mL}$) de um microcosmo de cada tratamento foram concentradas em rede de malha de $10\mu\text{m}$, em um volume final de 100 mL. A fim de evitar perdas e alterações no tamanho e forma das células causadas pela fixação, as análises foram realizadas "*in vivo*", seguindo a metodologia proposta por Madoni (1984). Com o objetivo de registrar espécies raras não encontradas durante a contagem, análises qualitativas foram realizadas usando câmaras de Sedgewick-Rafter. A identificação das espécies foi realizada ao menor nível taxonômico possível com auxílio de bibliografia especializada (Foissner & Berger, 1996; Foissner et al., 1999).

2.4 Análise dos dados

Para descrever a riqueza acumulativa de espécies de ciliados foi utilizada curva de acumulação de espécies. Essa análise permitiu observar a tendência com que novas espécies foram registradas em cada tratamento em função do tempo de experimento.

Com o objetivo de testar diferenças na abundância e riqueza de espécies da comunidade de protistas dentro de cada tratamento entre cada tempo e entre cada tratamento em um determinado tempo, foram realizadas Análises de Variância Uni-Fatorial (ANOVA *One-way*). Quando diferenças significativas foram encontradas, o teste *post hoc* de Tukey (HSD) foi realizado. Anteriormente a essas análises, foram testados os pressupostos de normalidade e homoscedasticidade. Foram considerados significativos os valores de $p < 0,05$. As análises de Variância Uni-Fatorial (ANOVA *One-way*) e o teste *post hoc* de Tukey foram realizadas no software R (R Core Team, 2017).

Para verificar as diferenças na composição de espécies entre os distintos tratamentos, primeiramente foi realizada o método de ordenação escalonamento multidimensional não métrico (NMDS), com a medida de distância de Bray-Curtis sendo aplicada à matriz de dados de abundância das espécies. Para testar diferenças estatísticas nos padrões de composição observados, uma análise de variância multivariada permutacional foi utilizada (PERMANOVA) (Anderson, 2001). Considerando que nos tempos iniciais do experimento, muitas réplicas de cada tratamento não registraram nenhuma espécie de ciliado, o que inviabilizou as análises, a diferença na composição de espécies foi analisada apenas a partir do décimo segundo dia do experimento (T12). A NMDS e PERMANOVA foram executadas com auxílio do software R (R Core Team, 2017) utilizando pacote *vegan* (Oksanen et al., 2017)

3 RESULTADOS

Foram registradas 54 espécies de ciliados, pertencentes a 9 ordens, dentre as quais Hymenostomatida (12 espécies) e Peritrichia (9 espécies) foram as mais especiosas (Tabela1). Das espécies registradas, sete espécies ocorreram apenas no tratamento com anfíbios, seis espécies apenas no tratamento com propágulos de Odonata, cinco espécies apenas em tratamentos controle (vento) e cinco espécies exclusivamente em tratamentos com anfíbios com odonatas. As demais espécies ocorreram em dois ou mais tratamentos (Tabela1) (fig. 2).

Tabela 1: Listade espécies de ciliados encontradas em cada tratamento durante o experimento. Onde, V = vento (Controle); V+O = Odonata; V+A = anfíbio; V+O+A = Odonata e anfíbio.

Ordem		Vetores			
		V	V+O	V+A	V+O+A
Colpoda	<i>Cyrtolophosis mucicola</i>	+	+	+	+
	<i>Colpoda steinii</i>	+			
	<i>Colpoda cucullus</i>	+			
Cyrtophorida	<i>Chilodonella uncinata</i>	+	+	+	+
	Cyrtophoridan.i			+	+
	<i>Dysteria fluviatilis</i>			+	
	<i>Pseudochilodonopsis algivora</i>		+		
	<i>Pseudochilodonopsis</i> sp.		+		+
Gymnostomatida	<i>Didinium nasutam</i>			+	+
Hymenostomatida	<i>Cinetochilum margaritaceum</i>	+	+	+	+
	<i>Ctedoctema acanthocryptum</i>	+	+	+	
	<i>Cyclidium glaucoma</i>	+	+	+	+
	<i>Dexiostoma campylum</i>				+
	<i>Disemastostoma tetraedricum</i>			+	
	<i>Frontonia atra</i>			+	+
	<i>Frontonia augusta</i>				+
	<i>Glaucoma scintillans</i>		+		
	Hymenostomatidan.i				+
	<i>Ophryoglenasp.</i>		+		
	<i>Paramecium aurelia</i>			+	+
	<i>Uronema nigricans</i>		+		
	Hypotrichida	<i>Aspidisca lunceus</i>	+		+
<i>Aspidisca cicada</i>		+	+	+	+
<i>Euplotes moebiusi</i>				+	+
Hypotrichida sp.1				+	
Hypotrichida sp.2				+	
<i>Oxytricha</i> sp. 1				+	+
<i>Oxytricha</i> sp. 2				+	+
<i>Stylonychia</i> sp.				+	+
Peritrichida	<i>Vorticella aquadulcis</i>	+	+	+	+
	<i>Vorticella campanula</i>			+	+
	<i>Vorticella aconvallaria</i>	+	+	+	+
	<i>Vorticella natans</i>	+	+	+	+
	<i>Vorticella octava</i>	+			
	<i>Vorticella picta</i>	+		+	
	<i>Vorticella</i> sp.1	+	+	+	+
	<i>Vorticella</i> sp.2				+
	<i>Vorticella</i> sp.3		+		

Pleurostomatida	<i>Acineria uncinata</i>	+		+	
	<i>Chilodontopsis depressa</i>	+	+	+	+
	<i>Litonotus alpestris</i>	+			+
	<i>Litonotus lamela</i>	+		+	+
	<i>Litonotus</i> sp.			+	+
	<i>Pleurostomatida</i> sp.				+
Prostomatida	<i>Colep shirtus</i>	+		+	+
	<i>Platyophrya vorax</i>			+	
	<i>Urotricha</i> sp.	+		+	
	<i>Urotrichia farcta</i>	+		+	+
Nassulida	<i>Drepanomonas revoluta</i>				
Oligotrichida	<i>Balanion planctonicum</i>	+		+	+
	<i>Halteria grandinella</i>	+		+	+
Outros	Ciliado sp.1	+			
	Ciliado sp.2	+			
	Ciliado sp.3	+			

Os primeiros ciliados foram observados, já a partir do tempo T1, por espécies com hábito alimentar essencialmente bacterívoro como *Chilodonella uncinata* e *Colpoda steinii*. Espécies algívoras, mas também com hábito bacterívoro, como *Uronema negricans*, *Urotricha* sp., *Urotrichia farcta*, *Chilodontopsis depressa*, *Vorticella campanulla* e *Dextrotricha campylum*, foram observadas pela primeira vez a partir do tempo T3. Por fim, a colonização de espécies de hábito onívoro, como *Coleps hirtus* e espécies do gênero *Frontonia*, *Stilonichia* e *Oxytricha*, se deu a partir do tempo T12, espécies consideradas predadoras, como *Litonotus* spp., *Platyophrya vorax* e *Didinium nasutum*.

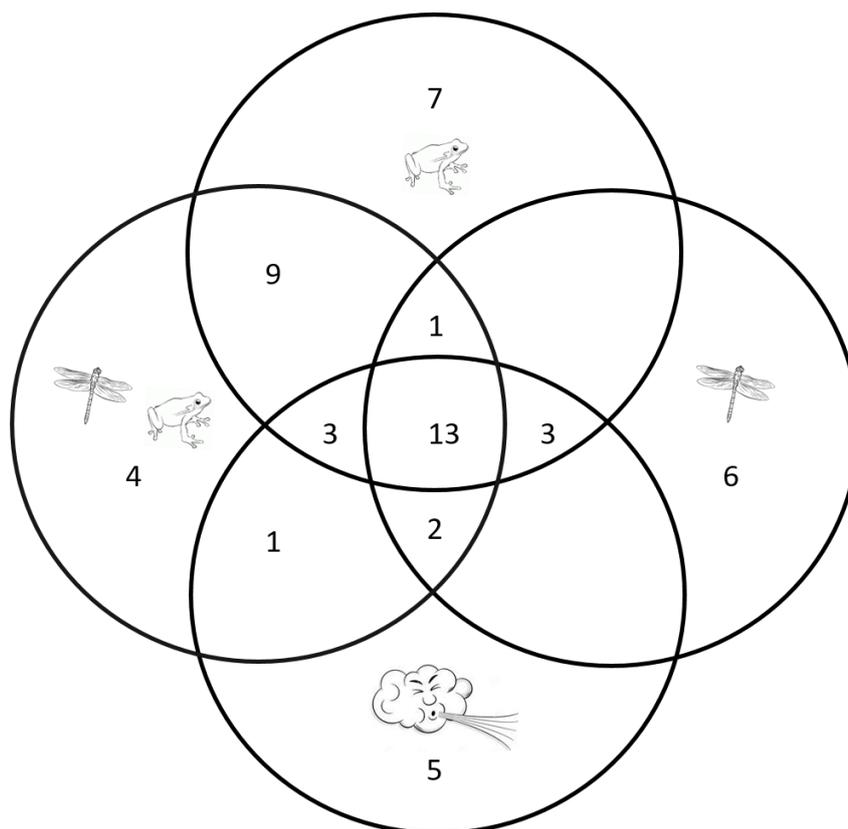


Fig. 2 Diagrama de *Venn* demonstrando o total de espécies de protistas ciliados que ocorreram exclusivamente em cada tratamento (vetores biológicos e vento), e espécies compartilhadas entre os tratamentos.

Os resultados, evidenciados a partir das curvas de acumulação de espécies, mostraram um incremento no número de espécies de ciliados ao longo do tempo, para todos os tratamentos. Foram observadas, 36 espécies no tratamento com anfíbio, 34 espécies em tratamentos com odonatas mais anfíbios, 29 espécies em tratamentos controle e 24 espécies em tratamentos com odonatas (Fig. 3). A acumulação de espécies de protistas ciliados, ao longo do tempo, para os diferentes vetores, foi consideravelmente consistente, de modo que novas espécies eram registradas a cada tempo amostral. Desse modo, não foi possível observar uma estabilização das curvas de acumulação nos diferentes tratamentos, o que sugere que mais espécies poderiam ser encontradas se o período amostral fosse ampliado.

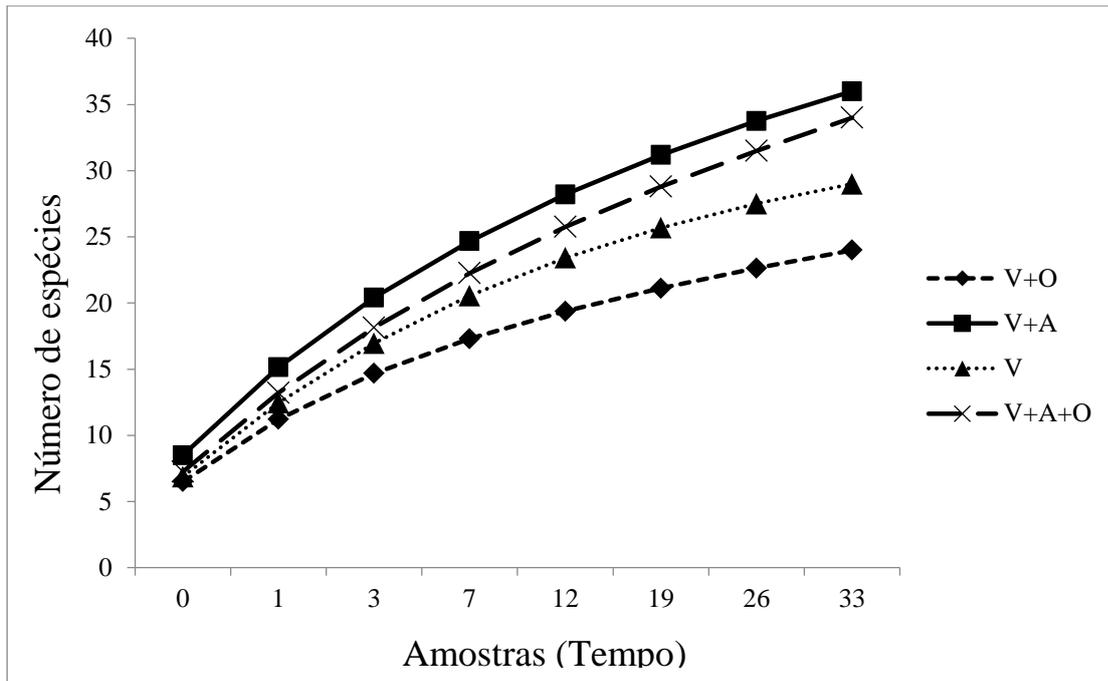


Figura3. Curva de acumulação de espécies de protistas ciliados para os quatro tratamentos ao longo dos 33 dias experimentais. Onde V = controle V+O = Odonata; V+A = anfíbio; V+O+A = anfíbio e Odonata.

Em relação à riqueza de espécies, os valores registrados foram variáveis entre os tratamentos e, especialmente, ao longo do tempo. Inicialmente, os valores de riqueza são marcadamente reduzidos e tal condição se mantém até o tempo T3 (fig.4). Alterações importantes dentro e entre cada tratamento começam a ocorrer apenas após o tempo T12. (Fig.4) Assim, a riqueza variou entre nenhuma espécie, no início do experimento, especialmente nos tempos T0 e T1, a 15 espécies nos tratamentos com anfíbios e tratamentos com anfíbios e odonatas no tempo T26 (Fig.4)

Como esperado, em um processo de colonização, uma tendência clara de aumento na riqueza de espécies, para todos os tratamentos ao longo do tempo. Observa-se uma pequena redução nos valores deste atributo no último dia do experimento, essencialmente para os tratamentos que continham anfíbios e tratamentos que continham ambos os vetores (Fig.5).

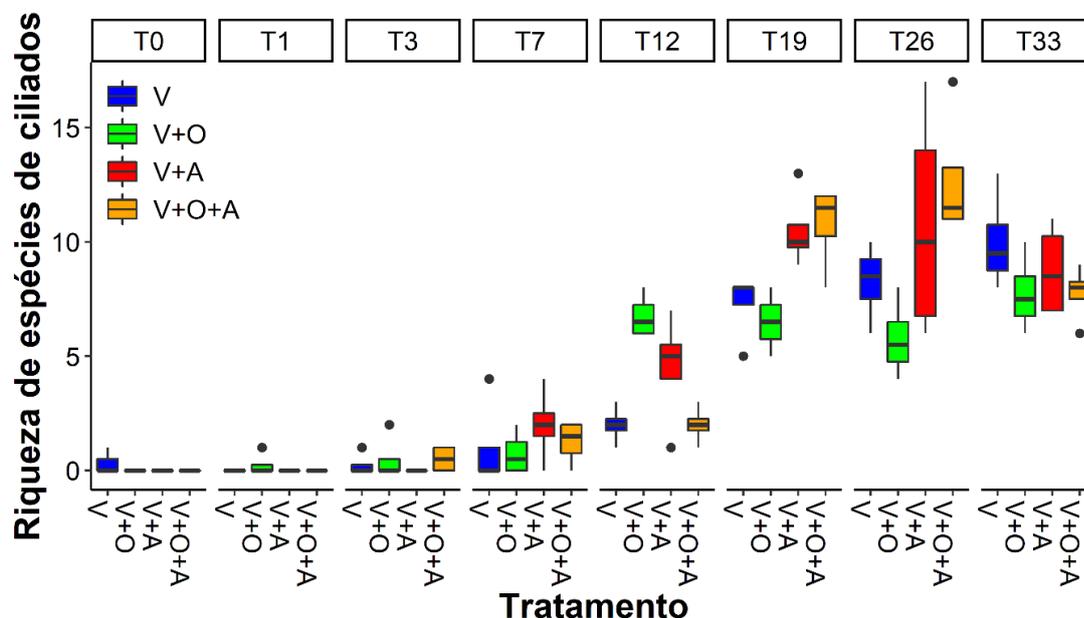


Figura 4. Variação da riqueza da comunidade de protistas ciliados para cada tempo do experimento. A linha central denota o valor mediano, a caixa representa percentis 25% e 75%, as barras representam respectivamente o menor e o maior valor dentro de 1,5 vezes a amplitude interquartil abaixo dos limites percentuais e os pontos indicam outliers. Onde, V = vento (Controle); V+O = Odonata; V+A = anfíbio e V+O+A = anfíbio e Odonata. Os dados da riqueza foram logaritimizados.

Diferenças significativas na riqueza de espécies, entre os tratamentos, em cada tempo, ocorreram apenas no tempo T12 (Tabela 2). Os resultados do teste *post-hoc* de Tukey (HSD) mostraram que essas diferenças significativas foram obtidas somente entre os tratamentos com ambos os vetores vs. tratamentos com odonatas e tratamentos controle vs. tratamentos com odonatas ($p < 0,001$) (Tabela 3).

Tabela 2. Análise de variância Uni-Fatorial (*One-Way ANOVA*) e teste *post hoc* de Tukey (HSD) para diferenças na riqueza de espécies entre os tratamentos, em cada tempo. Onde V = vento (controle); V+O = Odonata; V+A = anfíbio; V+O+A = Odonata mais anfíbio. Os valores de p em negrito indicam significância a $p < 0,05$, df = graus de liberdade, SS = soma dos quadrados, MS = quadrado médio.

<i>One-way ANOVA</i>	Df	SS	MS	F value	Pr(>F)
RIQUEZA					
T1	3	0,1875	0,0625	1	0,426
T3	3	0,687	0,2292	0,579	0,64
T7	3	5,187	1,729	0,686	0,578
T12	3	57	19,000	8,769	>0,001

T19	3	39,69	13,229	2,433	0,115
T26	3	66,69	22,23	1,332	0,31
T33	3	13,69	4,562	1,36	0,302
Tukey HSD		Pr(> t)			
TEMPO 12					
V+A+O × V+O		<0,001			
V × V+O		<0,001			

No entanto, as diferenças para cada tratamento, ao longo do tempo, foram significativas para todos os tratamentos ($p < 0,001$) (Tabela3). Os resultados do teste *post-hoc* de Tukey (HSD) evidenciaram que essas diferenças, para cada tratamento, foram significativas entre vários tempos, especialmente entre os tempos iniciais e finais do experimento (Tabela3).

Tabela 3. Análise de variância Uni-Fatorial (*One-Way ANOVA*) e teste *post hoc* de Tukey (HSD) para diferenças na riqueza de espécies dentro de cada tratamento, ao longo do tempo. Onde V= Vento (controle); V+O = Odonata; V+A anfíbio; V+O+A = Odonatamais anfíbio. Os valores de p em negrito indicam significância a $p < 0,05$, df = graus de liberdade, SS = soma dos quadrados, MS = quadrado médio.

One-way (ANOVA) ENTRE TRATAMENTOS							
Tratamentos	df	SS	MS	F value	Pr(>F)		
V	7	469,0	67,00	34,31	0,001		
V+O	7	315,35	45,05	32,63	0,001		
V+A	7	618,9	88,41	15,7	0,001		
V+O+A	7	743,7	106,2	53,12	0,001		
Tukey HSD	Pr(> t)	Tukey HSD	Pr(> t)	Tukey HSD	Pr(> t)	Tukey HSD	Pr(> t)
V		V+O		V+A		V+O+A	
T0×T19	0,001	T0×T12	0,001	T0×T19	0,001	T0×T19	0,001
T0×T26	0,001	T0×T19	0,001	T0×T26	0,001	T0×T26	0,001
T0×T33	0,001	T0×T20	0,001	T0×T33	0,001	T0×T33	0,001
T1×T19	0,001	T0×T33	0,001	T1×T19	0,001	T1×T19	0,001
T1×T26	0,001	T1×T12	0,001	T1×T26	0,001	T1×T26	0,001
T1×T33	0,001	T1×T19	0,001	T1×T33	0,001	T1×T33	0,001
T3×T19	0,001	T1×T26	0,001	T3×T19	0,001	T3×T19	0,001
T3×T26	0,001	T1×T33	0,001	T3×T26	0,001	T3×T33	0,001
T7×T19	0,001	T3×T12	0,001	T3×T33	0,001	T3×T26	0,001
T7×T26	0,001	T3×T19	0,001	T7×T19	0,001	T7×T19	0,001
T12×T19	0,001	T3×T26	0,001	T7×T26	0,001	T7×T26	0,001

T12×T26	0,001	T3×T33	0,001	T7×T33	0,001	T7×T33	0,001
T12×T33	0,001	T7×T19	0,001	T12×T19	0,001	T12×T19	0,001
T12×T33	0,001	T7×T33	0,001	T12×T26	0,001	T12×T26	0,001
	0,001	T7×T12	0,001			T12×T33	0,001
		T7×T26	0,001			T26×T33	0,001

Para os valores de abundância de ciliados, observaram-se padrões muito similares àqueles descritos para a riqueza. Assim, foram variáveis entre os tratamentos e, especialmente, ao longo dos tempos (Fig. 6). Tais variações na abundância tornaram-se expressivas a partir do tempo T12, tendo em vista que, nos primeiros tempos do experimento (início da colonização), os valores deste atributo foram extremamente reduzidos (Fig.5).

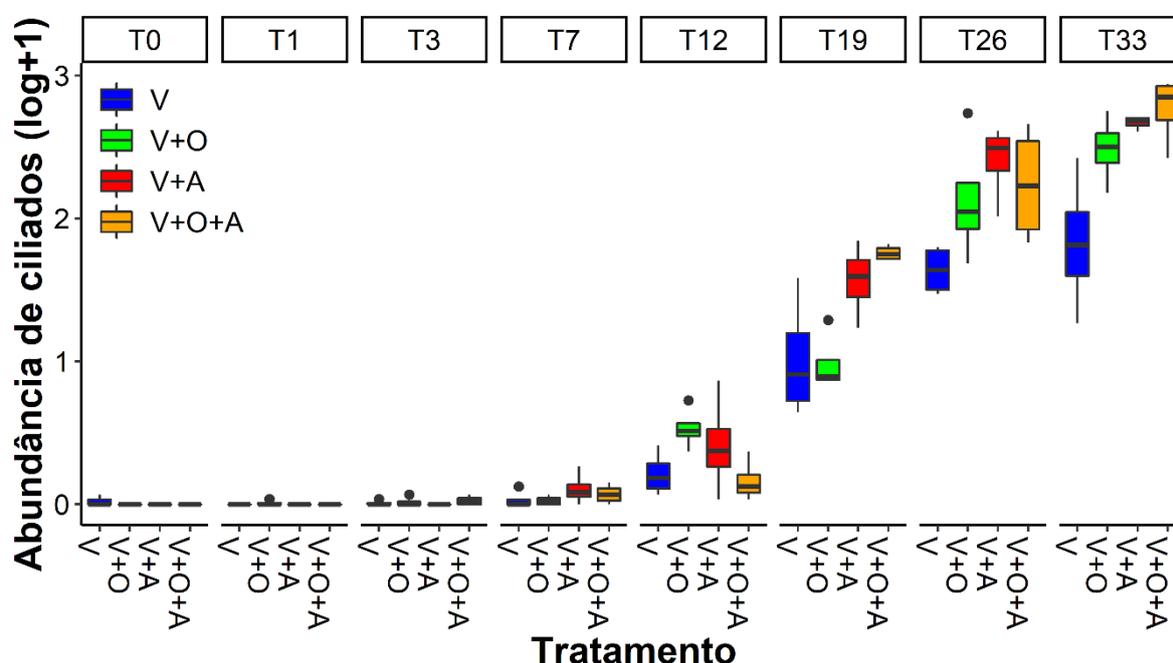


Figura5. Variação da Abundância da comunidade de protistas ciliados para cada tempo do experimento. A linha central denota o valor mediano, a caixa representa percentis 25% e 75%, as barras representam respectivamente o menor e o maior valor dentro de 1,5 vezes a amplitude interquartil abaixo dos limites percentuais e os pontos indicam outliers. Os dados de abundância foram logaritmizados. Onde, V = vento (Controle); V+O = Odonata; V+A = anfíbio e V+O+A = anfíbio e Odonata.

A abundância de ciliados variou entre zero (especialmente no início do experimento) a 869000 ind.L⁻¹ em uma amostra do tratamento contendo ambos os vetores no Tempo 33 (Fig.5)

Diferenças significativas na abundancia de ciliados entre os tratamentos, em cada tempo, ocorreram apenas nos tempos P19 ($p < 0,001$) e P33 ($p < 0,001$), (Tabela 4). Os resultados do teste *post-hoc* de Tukey (HSD) evidenciaram diferenças significativas para

todos com tratamentos controles ($p < 0,004$) e ainda entre tratamentos de odonatas vs. Anfíbios e odontas vs. Ambos os vetores ($p = 0,001$) (Tabela 4).

Tabela 4. Análise de variância Uni-Fatorial (*One-Way ANOVA*) e teste *post hoc* de Tukey (HSD) para diferenças na abundância de espécies entre os tratamentos, em cada tempo. Onde, V = vento (Controle); V+O = Odonata; V+A = anfíbio e V+O+A = Odonata e anfíbio). Os valores de p negrito indicam significância a $p < 0,05$, df = graus de liberdade, SS = soma dos quadrados, MS = quadrado médio.

<i>One-way ANOVA</i>	Df	SS	MS	F value	Pr(>F)
ABUNDÂNCIA					
T1	3	1302	434	1	0,426
T3	3	8681	2894	0,769	0,533
T7	3	157552	52517	1,052	0,405
T12	3	13185330	4395110	1,761	0,208
T19	3	5,936 10^9	1,979 10^9	9,616	<0,001
T26	3	1,272 10^{10}	4,240 10^{10}	1,611	0,239
T33	3	6,277 10^{11}	2,0921 10^{11}	6,715	<0,001
Tukey HSD		Pr(> t)			
T19					
V+O+A vs. V+O	0,002				
V+A vs. V+ O	0,044				
V vs. V+ O	0,005				
T33					
V vs. V+O+A	0,004				
V vs. V+ A	0,043				

Diferenças para cada tratamento, ao longo do tempo, foram significativas para todos os tratamentos (Tabela 7). Os resultados do teste *post-hoc* de Tukey (HSD) evidenciaram que essas diferenças, assim como para a riqueza, foram significativas especialmente entre os tempos iniciais e finais do experimento (Tabela 5). Maior número de diferenças significativas foi observado para tratamentos com anfíbios e, principalmente, com ambos os vetores (Tabela 5).

Tabela 5. Análise de variância Uni-Fatorial (*One-Way ANOVA*) e teste *post hoc* de Tukey (HSD) para diferenças na abundância de espécies entre cada tratamento ao longo do tempo. Onde, V = Vento (Controle); V+O = Odonata; V+A = anfíbio e V+O+A = Odonata e anfíbio. Os valores de p negrito indicam significância a $p < 0,05$, df = graus de liberdade, SS = soma dos quadrados, MS = quadrado médio.

One-way (ANOVA) ENTRE TRATAMENTOS

ABUNDÂNCIA	DF	SS	MS	F value	Pr(>F)
V	7	37612	5373	3,28	0,014
V+O	7	461842	65977	6,15	0,001

V+A	7	883666		126238	47,07	0,001	
V+O+A	7	1424389		203484	13,81	0,001	
Tukey HSD	Pr(> t)	Tukey HSD	Pr(> t)	Tukey HSD	Pr(> t)	Tukey HSD	Pr(> t)
V		V+O		V+A		V+O+A	
T0×T33	0,049	T0×T33	0,001	T0×T26	0,001	T0×T33	0,001
T0×T33	0,027	T1×T33	0,002	T0×T33	0,001	T1×T33	0,001
T3×T7	0,028	T3×T33	0,002	T1×T26	0,001	T3×T33	0,001
T3×T33	0,027	T7×T33	0,002	T1×T33	0,001	T7×T33	0,001
T12×T33	0,027			T3×T26	0,001	T12×T33	0,001
				T3×T33	0,001	T19×T33	0,001
				T7×T26	0,001	T26×T33	0,001
				T7×T33	0,001		
				T12×T26	0,001		
				T19×T26	0,001		
				T19×T33	0,001		
				T26×T33	0,001		

Os resultados da NMDS mostram uma segregação entre os tratamentos e uma clara separação temporal na composição da comunidade de ciliados, sendo esta distinta entre os tempos 12 e 19, enquanto que nos tempos 26 e 33 não foi evidenciada uma diferença considerável (Fig. 6). As alterações na composição de espécies de ciliados nos tratamentos controle se deram de maneira mais lenta ao longo do tempo, enquanto que nos outros tratamentos (anfíbios e ambos os vetores), no tempo 19, a composição de espécies era semelhante à encontrada no final do experimento (tempo 33) (Fig. 6). A PERMANOVA confirmou estatisticamente as diferenças significativas, ao longo do tempo, dentro de cada tratamento a partir do 12º dia de experimento (Tabela 6 e 7).

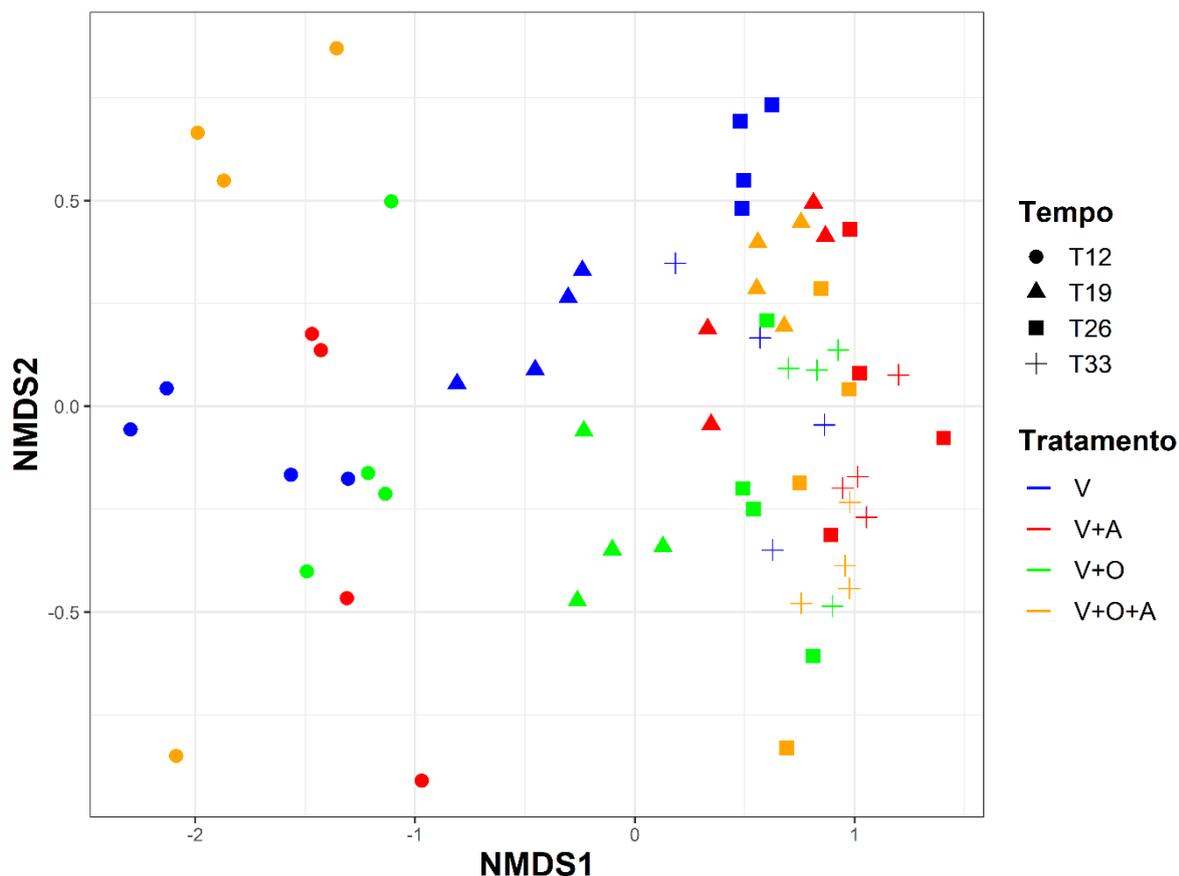


Fig. 6 Ordenação pelo método de Escalonamento Multidimensional Não Métrico (NMDS) baseada na composição da comunidade de ciliados entre os diferentes tempos e tratamentos. Onde, V = vento (Controle); V+O = Odonata; V+A = anfíbio e V+O+A = Odonata e anfíbio.

Tabela 6: Resultados da Análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) efetuada com 999 permutações utilizando-se os atributos da comunidade de protozoários ciliados em relação aos tratamentos. Onde, V = vento (Controle); V+O= odonata; V+A=anfíbio e V+O+A= odonata e anfíbio. Valores em negrito indicam significância ($p < 0,05$).

TEMPOS	PERMANOVA ENTRE TRATAMENTOS							
	TRATAMENTOS							
	V		V+A		V+O		V+O+A	
	F	p	F	p	F	p	F	p
T12 × T19	7,67	0,029	7,56	0,026	4,28	0,019	9,39	0,029
T12 × T26	13,77	0,030	11,77	0,031	4,65	0,030	6,41	0,028
T12 × T33	9,32	0,037	17,23	0,030	6,11	0,038	8,80	0,025
T19 × T26	12,35	0,025	6,67	0,034	3,03	0,055	3,40	0,033
T19 × T33	6,41	0,033	14,51	0,032	9,54	0,029	14,01	0,026
T26 × T33	2,63	0,039	2,94	0,059	1,41	0,213	2,27	0,048

Tabela 7: Resultados da Análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) efetuada com 999 permutações utilizando-se os atributos da comunidade de protozoários ciliados em relação aos tempos. Onde, (V = vento (Controle); V+O= odonata; V+A=anfíbio e V+O+A= odonata e anfíbio. Valores em negrito indicam significância ($p < 0,05$).

PERMANOVA ENTRE TEMPOS								
TRATAMENTOS	TEMPO12		TEMPO19		TEMPO26		TEMPO 33	
	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>
V+O × V+A	2,08	0,044	4,61	0,036	3,20	0,560	5,78	0,024
V+O × V	3,13	0,055	3,27	0,027	5,32	0,035	4,24	0,033
V+O × V+O+A	4,91	0,025	13,67	0,028	1,76	0,112	1,85	0,164
V+A × V	1,47	0,218	5,06	0,027	6,65	0,032	5,01	0,025
V+A × V+O+A	1,90	0,050	2,46	0,064	0,56	0,617	2,76	0,029
V × V+O+A	2,36	0,054	11,36	0,026	3,17	0,031	4,26	0,032

4 DISCUSSÃO

A colonização e estabelecimento de espécies em novos *habitats* foram estudados para diferentes comunidades (Simberloff e Wilson, 1970; Schoener, 1974; Smith, 1979, Rey, 1981) e os fatores que determinam tais processos foi a base teórica para a consolidação da teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur & Wilson, 1967). O entendimento dos processos de colonização de novos *habitats* é especialmente interessante para microrganismos, devido a elevada capacidade de dispersão atribuída aos mesmos (Cáceres & Soluk, 2002). Estudos anteriores demonstraram que a dinâmica de colonização de microrganismos, geralmente, segue um modelo previsível, ou seja, uma sucessão de espécies, cuja fase primária geralmente exibe o seguinte padrão: inicialmente, bactérias colonizam seguidas por diatomáceas e flageladas autotróficos (geralmente menos que dez dias), posteriormente ciliadas, e por fim espécies maiores com um espectro de alimentação mais amplo (Railkin, 1995; Struder & Kypke, 1999; Zhang et al., 2012, 2013; Wang et al., 2016). Esse padrão de colonização foi descrito anteriormente por outros autores (Biddanda e Pomeroy, 1988; Caron, 1991; Railkin, 1995; Artolozaga 1997; Struder & Kypke, 1999).

Todavia, os resultados obtidos demonstram que a maior disponibilidade de recursos alimentares induz um incremento na abundância de espécies de ciliados. O insucesso na colonização desses protistas nos tempos iniciais pode ser resultado das condições ambientais dos microcosmos, principalmente em relação à escassez de recursos alimentares, o que pode ter contribuído para um padrão randômico nos tempos iniciais do experimento. Deste modo, a

colonização de um novo *habitat* representa a habilidade do organismo de sobreviver ao transporte, chegar ao novo local e persistir na comunidade presente e estabelecer-se no novo ambiente (Cáceres & Soluk, 2002, Icagnone, 2015). Neste sentido, há três fatores importantes que moldam a distribuição de uma espécie: o ambiente abiótico, a capacidade das espécies se dispersarem entre *habitats* e as interações com outras espécies (i.e. interações interespecíficas, como competição e predação) (Godsoe et al., 2015; Zong, 2017).

Vetores animais representam uma via importante para a dispersão de ciliados. Tal achado corrobora com estudos que relatam a importância dos anfíbios como vetores de dispersão para invertebrados de água doce (Moore, 1971; Bohonak & Whiteman, 1999; Lopez 1999; Lopez, 2005, Vanschoenwinkel et al., 2008b). Evidenciaram variações significativas da composição de espécies de ciliados, entre os distintos tratamentos ao longo do experimento, decorrente da contribuição dos diferentes vetores para a dispersão de ciliados planctônicos, além da ocorrência de um maior número de espécies exclusivas. Esse resultado pode estar relacionado a características morfométrica do grupo, pois anfíbios apresentam uma grande área corporal, e ainda, a uma pele mucosa, possibilitando uma maior capacidade de adesão dos propágulos de ciliados a serem dispersos, proporcionando certa umidade determinante para que mais espécies consigam suportar o transporte através desse vetor (Bohonak e Whiteman, 1999; Vanschoenwinkel et al., 2008b). Apesar disso, registros de dispersão de invertebrados de água doce por anfíbios ainda são escassos.

Odonatas apresentaram uma importante participação na dispersão de ciliados, tendo em vista que o mesmo apresentou o segundo maior número de espécies exclusivas, influenciando, assim, as diferenças na composição das espécies. A participação de odonatas como dispersores de microrganismos aquáticos se deve ao contato frequente das mesmas com diferentes corpos da água, possibilitando a captação e/ou deposição de propágulos (Parsons et al., 1966). Outro fator que também ajuda a explicar a captação e/ou deposição de propágulos é a forma de oviposição de fêmeas de Odonata, por serem epifíticas, propágulos podem se aderir às pernas, asas, tórax ou abdômen do vetor após deixar o ambiente aquático, dispersando com elas uma variedade de microrganismos aquáticos, como ciliados (Kristiansen, 1996; Persons et al., 1996), o movimento contínuo deste dispersor representa um componente importante da dispersão passiva (Russo et al., 2006). Williams (1929, 1935) e Tulloch (1929) relataram vários registros de migrações de odonata em diferentes áreas geográficas, apresentando um papel importante na dispersão (i.e algas, protozoários) de longo alcance e também de curto alcance (i.e entre lagos, rios, etc). Outros estudos baseados

colonização de pequenos corpos isolados de água, relataram a presença de algas, ciliados e rotíferos a partir da lavagem de libélulas (Maguire, 1959, 1963; Stewart & Schlichting, 1966; Parsons, 1966), tornando-as um vetor potencial para determinar a estrutura dessas comunidades. O fato de a composição ter sido diferente nos diferentes tratamentos mostra que provavelmente os vetores estejam dispersando espécies diferentes, seja pelo contato com ambientes diferentes ou por conta das próprias características inerentes a cada um, como citado acima.

Quanto à abundância total de ciliados, ocorreu um aumento significativo na densidade após uma semana de experimento, assim que os microcosmos começaram a apresentar uma maior disponibilidade de recursos alimentares disponíveis para os ciliados, como foi observado. Segundo Velho et al., (2005), uma correlação positiva entre concentrações de ciliados e recursos sugere que a disponibilidade de alimento prevalece na determinação da distribuição de abundância desses organismos. O curto ciclo de vida dos ciliados pode ter permitido colonizar e estabelecer populações em um curto período de tempo, fazendo com que a colonização da comunidade aumentasse rapidamente (Korhonen et al., 2010; Ptatscheck & Traunspurger, 2014). Assim, a estrutura da comunidade de ciliados mudou após o período de exposição de 12 dias. Estudos têm mostrado que, para a comunidade de ciliados, um tempo de colonização de aproximadamente 10 dias geralmente suficiente para a avaliação das variações temporais (Coppellotti & Matarazzo, 2000; Xu et al., 2009). O estabelecimento e desenvolvimento da comunidade após no tempo de 33 dias foi fundamental para uma melhor avaliação do potencial dos vetores biológicos na dispersão de ciliados.

Ressaltamos, o fato, das espécies da ordem Hypotrichida, terem aparecido em elevadas abundância no final do experimento. Espécies dessa ordem tem a capacidade de formar cistos de resistência, sendo que o período de encistamento pode durar semanas, e geralmente é determinado pela ocorrência de recursos alimentares (Deitmer, 1987), ou seja, o surgimento de condições favoráveis para seu crescimento e reprodução (Finlay & Steban, 1998). Assim, apesar das espécies dessa ordem não terem sido registradas nos primeiros dias de experimento, propágulos em forma de resistência poderiam ter alcançado os microcosmos em períodos anteriores.

Ciliados de a ordem Hymenostomatida podem ser onívoros e/ou detritívoros, sendo algumas espécies comumente associadas à matéria em decomposição. Desta forma, a presença

de representantes desta ordem parece ser beneficiada em ambientes com maior disponibilidade de matéria orgânica (Chen et al., 2008). O predomínio da ordem Peritrichia está relacionado a capacidade da maioria das espécies de se aderir a substratos ou organismos aquáticos (Gilbert & Schroder, 2003). Estes resultados encontrados estão de acordo com o padrão de composição observado no estudo de Buosi et al., (2015), que registraram grande contribuição de espécies das ordens Hymenostomatida e Peritrichida em fitotelmos de bromélias, em paredões rochosos as margens do rio Paraná, na mesma região desse estudo. Isso evidencia o grande potencial de dispersão das espécies dessas ordens através de vetores. Possivelmente, a dispersão dessas espécies é facilitada pelo fato delas ocorrerem em elevada abundância nos distintos ambientes de sistemas rio-planície de inundação (Velho et al., 2013; Negreiros et al., 2017), podendo servir como fonte de propágulos.

Em geral, os padrões de composição, abundância e riqueza de espécies encontradas também corroboram as hipóteses levantadas de que os atributos da comunidade variam temporalmente e entre vetores. O padrão temporal evidenciado para a riqueza de espécies, com redução nos valores deste atributo no final do experimento, pode ser devido a altas densidades de espécies predadoras e/ou onívoras nessa fase do experimento, como *Coleps hirtus* (Buonanno, 2014), *Didinium nasutum* (Chakraborty et al., 2007), *Acineria uncinata* (Foisner, 1996) e também espécies do gênero *Litonotus* (Morelli, 2002). Assim, uma maior dominância dos mesmos (principalmente de *Coleps hirtus*) pode ter influenciado negativamente a riqueza de espécies. (Leibold et al., 2004; Xu et al., 2005). Essa relação do efeito do predador na riqueza de espécies tem sido documentada em outros estudos (Shurin & Allen, 2001; Kneitel & Chase, 2004; Wojdak, 2005). Outra explicação plausível para essa redução na riqueza de espécies no fim do experimento é que, embora estes ciliados apresentem tamanhos reduzidos, o que favorece a dispersão entre os *habitats*, os mesmos podem não ter se estabelecido nos microcosmos (Viana, 2013), pois o compartilhamento de recursos entre espécies em uma comunidade com uma maior densidade populacional leva à redução da disponibilidade de recursos para novas espécies que poderiam chegar àquele local (MacArthur et al., 1972). Portanto a elevada competição nos microcosmos pode reduzir a riqueza de espécies e aumentara dominância de competidores superiores (Mouquet & Loreau, 2003, Cadotte, 2006), processo observado para vários grupos taxonômicos da comunidade microbiana (Tonn 1982, McGrady-Steed & Morin, 2000, Petchey et al, 2002).

Os maiores valores de abundância e riqueza de espécies e diferenças na composição de espécies para tratamentos que continham ambos os vetores, pode estar relacionado com as

altas taxas de dispersão, que acabou facilitando o processo de colonização e estabelecimento das espécies (Leibold et al., 2004). Quando a pressão de propágulo é muito intensa, aumentam as chances de espécies colonizarem um ambiente (Incagnone et al., 2015). Assim, a entrada de novas espécies pode impactar quantitativamente a dinâmica da comunidade, através de um fator conhecido como efeitos de massa (Chaparro, 2018). Embora a escala espacial de amostragem de vetores tenha sido limitada, as altas variedades de propágulos viáveis sugerem que a dispersão de protistas ciliados mediados por vetores biológicos acarreta uma dispersão de espécies e genótipos entre *habitats* locais. Em geral, corpos de água atraem um número significativo de vetores, onde os mesmos desempenham suas necessidades vitais diárias, que pode resultar na dispersão de um grupo diversificado de invertebrados que habitam esses sistemas aquáticos, desempenhando um papel significativo como vetores de dispersão passiva.

5 CONCLUSÃO

A primeira predição de que presença dos vetores biológicos acarretaria no incremento dos valores de abundância e riqueza de espécies, bem como em alteração na composição de espécies de ciliados em relação à dispersão mediada apenas pela ação do vento, foi aceita, uma vez que ambos os vetores se destacaram com um maior potencial de dispersão neste estudo.

Na comunidade estudada, a dinâmica de dispersão local foi intensa quando mediada pelo vento em combinação com os vetores biológicos, anfíbios e odonatas, corroborando a segunda predição, de que em tratamentos que continham ambos os vetores biológicos, maior e mais rápida seria a alteração na riqueza, abundância e composição da comunidade de ciliados.

Características como formas de resistências podem ser consideradas eficientes na capacidade de dispersão e colonização em uma escala temporal de 33 dias, deste modo, considerar escalas de tempo é fundamental para conclusões mais precisas.

REFERÊNCIAS

- Allen, M. R., 2007. Measuring and modelling dispersal of adult zooplankton. *Oecologia* 153: 135–143.
- Anderson, M. J., 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Auckland, NZL: Department of Statistics, University of Auckland.
- Artolozaga, I., E. Santamaria, A. Lopez, B. Ayo & J. Iriberry, 1997. Succession of bacterivorous protists on laboratory-made marine snow. *J Plankton Res* 19:1429–1440.
- Bie, T., L. Meester, L. Brendonck, K. Martens, B. Goddeeris, D. Ercken, H. Hampel, L. Denys, L. Vanhecke, K. Gucht, J. Wichelen, W. Vyverman, & S. A. J. Declerck, 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters* 15: 740–747.
- Buonanno, F., A. Anesi, G. Guella, S. Kumar, D. Bharti, A. La Terza, L. Quassinti, M. Bramucci & C. Ortenzi, 2014. Chemical Offense by Means of Toxicysts in the Freshwater Ciliate, *Colepshirius*. *J Eukaryot Microbiology* 61:293–304.
- Buosi, P., A. Cabral, L. Utz, C. Ludgero, G. Vieira & L. Velho, 2015. Effects of seasonality and dispersal on the ciliate community inhabiting bromeliad phytotelmata in riparian. Vegetation of a large tropical river. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 62: 737–749.
- Beladjal, L., K. Dierckens & J. Mertens, 2007. Dispersal of fairy shrimp *Chirocephalus diaphanus* (Branchiopoda: Anostraca) by the trout (*Salmo trutta*). *Journal of Crustacean Biology*. 27: 71–73.
- Beisner, B. E., P. R. Peres-Neto, E. S. Lindström, A. Barnett, & M. L. Longhi, 2006. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87: 2985–2991.
- Biddanda, J. J. A. & L. R. Pomeroy, 1988. Microbial aggregation and degradation of phytoplankton-derived detritus in seawater. I. Microbial succession. *Mar. Ecology* 42, 79–88.
- Bilton, D. T., J. R. Freeland & B. Okamura, 2001. Dispersal in freshwater invertebrates: mechanisms and consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32, 159–181, 2001.
- Bohonak, A. J. & H. H. Whiteman, 1999. Dispersal of the fairy shrimp *Branchinecta coloradensis* (Anostraca): effects of hydroperiod and salamanders. *Limnology and Oceanography* 44, 487–493.
- Cáceres, C. E., 1998. Interspecific variation in the abundance, production and emergence of *Daphnia* diapausing eggs. *Ecology* 79:1699–1710.
- Cadotte, M. W. (2006). "Dispersal and species diversity: a meta-analysis." *The American Naturalist* 167(6): 913–924.
- Caron, D. A., 1991. Heterotrophic flagellates associated with sedimenting detritus. In Patterson, D. J. & Larsen, J. (eds), *The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates*. Systematics Association, Clarendon Press, Oxford, Special Vol. 45, pp. 77–92.
- Chakraborty, A., M. Singh, D. Lucy & P. Ridland. 2007. Predator-prey model with prey-taxis and diffusion, *Math. Comput. Model.* 46, pp. 482–498.
- Connell, J. H. & W. P. Sousa, 1983. On the evidence needed to judge ecological stability or persistence. – *The American Naturalist* 121(6): 789–824.
- Colwell, R. K., 2009. EstimateS 8.2 User's Guide: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.2, Copyright.
- Coppellotti, O. & P. Matarazzo, 2000. Ciliate colonization of artificial substrates in the Lagoon of Venice. *J Mar Biol Assoc UK* 80:419–427.

- Deitmer, J.W., 1987, Loss of electrical excitability during encystment of the hypotrichous ciliate *Stylonychia mytilus*, *Naturwissenschaften*, (in press).
- Figuerola, J., & A. J. Green, 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biol.* 47, 483–494. 2002.
- Frisch, D., K. Cottenie, A. Badosa, & A. J. Green, 2012. Strong spatial influence on colonization rates in a pioneer zooplankton metacommunity. *PLoS ONE* 7: e40205.
- Fenchel, T., & B. J. Finlay, 2004. The Ubiquity of Small Species: Patterns of Local and Global Diversity. *BioScience* 54: 777.
- Finlay, B. J., 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science* 296: 1061–1063.
- Finlay, B. J. & G. F. Esteban, 1998. Freshwater protozoa: biodiversity and ecological function. *Biodiversity Conservation* 7:1163–1186
- Foissner, W., 2006. Biogeography and dispersal of microorganisms: A review emphasizing protists. *Acta Protozoologica* 45: 111–136.
- Foissner W. & H. Berger, 1996. A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes and waste waters, with notes on their ecology. *Freshwater Biology* 35, 375–482.
- Foissner, W. & H. Berger. J. Schaumburg, 1999. *Identification and Ecology of Limnetic Plankton Ciliates*. Informationsberichte des Bayer. Landesamtes Wasserwirtschaft Heft 3/99, 1–793.
- Foissner, W., 2011. Dispersal of protists: the role of cysts and human introductions. In FONTANETO, D. *Biogeography of microscopic organisms: is everything small everywhere?* Cambridge University Press, Cambridge, U.K., pp. 61–87.
- Foissner, W., S. Agath & H. Berger, 2002. Soil ciliates (Protozoa, Ciliophora) from Namibia (Southwest Africa), with emphasis on two contrasting environments, the Etosha region and the Namib Desert. *Denisia*, 5:1–145. 2002.
- Gilbert, J. J. & T Schroder. T, 2003. The ciliate epibiont *Epistylis pygmaeum*: selection for zooplankton hosts, reproduction and effect on two rotifers *Freshwater Biology*. vol. 48, p. 878-893.
- Godsoe, W., R. Murray & M. J. Plank, 2015. The effect of competition on species' distributions depends on coexistence, rather than scale alone. *Ecography*, DOI: 10.1111/ecog.01134.
- Gotelli, N. J. & R. K. Colwell, 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology*. 4: 379-391.
- Hairton, N. G. Jr., R. A. Van Brunt. C. M, Kearns & D. R, Engstrom, 1995. Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology* 76:1706–1711
- Hairton, N. G Jr. & C. E Cáceres, 1996. Distribution of crustacean diapause: micro and macroevolutionary pattern and process. *Hydrobiologia* 320:27–44.
- Iapar (Instituto Agronômico do Paraná) 2000. Cartas climáticas do Estado do http://200.201.27.90/site/sma/Cartas_Climaticas/Cartas_Climaticas.htm. Acesso em: 16/09/2017.
- Ibge (Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística) 1990. *Geografia do Brasil: região sul*. v.2. IBGE, Rio de Janeiro.
- Incagnone, G., F. Marrone. L. Naselli-Flores. R. Barone & L. Robba, 2015 How do freshwater organisms cross the “dry ocean”? A review on passive dispersal and colonization processes with a special focus on temporary ponds. *Hydrobiologia*, 103-123
- Kneitel. J. M, J. M. Chase, 2004. Disturbance, predator, and resource interactions alter container community composition. *Ecology*. 85: 2088–2093.
- Kelly, L. C., D. T. Bilton & S. D. Rundle, 2001. Genetic differentiation and dispersal in the

- Canary Island caddisfly *Mesophylaxaspersus* (Trichoptera: Limnephilidae). *Heredity* 86:370–77, 2001.
- Korhonen, J. J., J. Soininen & H. Hillebrand, 2010. A quantitative analysis of temporal turnover in aquatic species assemblages across ecosystems. *Ecology* 91, 508–517.
- Kristiansen, J., 1996. Dispersal of freshwater algae—a review. *Hydrobiologia*. 336, 151–157.
- Leturque, H. & F. Rousset, 2002. Dispersal, kin competition, and the ideal free distribution in a spatially heterogeneous population. *Theor. Popul. Biol.* 62:169–80.
- Logue, J. B., N. Mouquet, H. Peter, H. Hillebrand, & Metacommunity Working Group, 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in ecology & evolution*, 26(9), 482–49. 2011.
- Lopez, L. C. S. et al., 2002. Bromeliad ostracods pass through amphibian (*Scinax xerpeus*) and mammalian guts alive. *Hydrobiologia* 485: 209–211, 44, 487–493.
- Lopez, L. C. S., et al., 2005. Phoretic behaviour of bromeliad annelids (Dero) and ostracods (Elpidium) using frogs and lizards as dispersal vectors. *Hydrobiologia* 549: 1522.
- Louette, G. & L. De Meester, 2005. High dispersal capacity of cladoceran zooplankton in newly founded communities. *Ecology* 86, 353–359.
- Lousier, J. D., 1982. Colonization of decomposing deciduous leaf litter by testacea (Protozoa, Rhizopoda): Species succession, abundance, and biomass. *Oecologia* 52:381–388.
- MacArthur, R., 1955. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36: 533–536.
- McGrady-Steed, J. & P. J. Morin, 2000. Biodiversity, density compensation, and the dynamics of populations and functional groups. *Ecology*, 81, 361–37.
- Maguire, B. Jr., 1959. Passive overland transport of small aquatic organisms. *Ecology* 40: 312.
- Maguire, B. Jr., 1963. The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecol. Monogr.* 33: 161–85.
- Mazei, Y. A., D. V. Tikhonenkov & A. P. Mylnikov, 2005. The species structure of community and abundance of heterotrophic flagellates in small freshwater bodies. *Zool. Zh.* 84: 1027–1040.
- Morelli, A., N. Ricci, & F. Verni, 2002. Action of *Litonotus* (predator) toxicysts on the electric properties of *Euplotes* (prey) cell membrane. *Ital. J. Zool.*, 69:103–107.
- Mouquet, N. & M. Loreau, 2003. Community patterns in source-sink metacommunities. *The American naturalist* 162(5): 544–557.
- Negreiros, O. P., B. T. Segovia, F. M. Lansac-Tôha, B. R. Meira, P. R. B. Buosi, A. F. Cabral & L. F. M. Velho, 2017. Structure and dynamic of planktonic ciliate community in a large Neotropical river: The relevance of the pluviosity and tributaries in the biodiversity maintenance. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 29, 1–17 (e101).
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. Mcglinn & H. Wagner, 2017. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4–2. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Padial, A. A., F. Ceschin, S. A. J. Declerck, L. De Meester L & C. C. Bonecker, 2014. Dispersal Ability Determines the Role of Environmental, Spatial and Temporal Drivers of Metacommunity Structure. *PLoS ONE* 9(10): e111227. doi:10.1371/journal.pone.0111227.
- Panov, V. E. & C. Cáceres, 2007. Role of diapause in dispersal of aquatic invertebrates. *Springer*. 87–195, 2007.

- Parsons, W. M., H. E. Schlichting & K. W. Stewart, 1966. Inflighttransport of Algae and Protozoa by selected Cklonata. *Trans. am.microsc. Sot.* 85: 520-527.
- Petchey, O. L., T. J. Casey, L. Jiang, P. T. McPhearsonm& J. Price, 2002. Species richness, environmental fluctuations, and temporal change in total community biomass. *Oikos*, 99, 231–240.
- Railkin, A. I., 1995. Heterotrophic flagellates on artificial substrates in the White Sea. *Cytology* 37:951–957.
- Rey, J. R., 1981. Ecological biogeography of *Spartina* islands in North West Florida. - *Ecol. Monogr.* 51: 237-265. - and Strong, D. R., Jr. 1983. Immigration and extinction of salt marsh arthropods on islands: an experimental study. -*Oikos* 41: 396-401.
- Rogers, D. C., 2014. Larger hatching fractions in avian dispersed anostracan eggs (Branchiopoda). *Journal of Crustacean Biology* 34: 135–143, 2014.
- Rundle, S. D., D. T. Bilton, & A. Foggo, 2007. By wind, wings or water: body size, dispersal and range size in aquatic invertebrates In Hildrew, A. G., D. G. Raffaelli, & R. Edmonds×Brown (eds), *Body size: the structure and function of aquatic ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge: 186–209.
- Russo, S. E., et al, 2006. Incorporating animal behaviour into seed dispersal models: implications for seed shadows. – *Ecology* 87: 3160–3174
- Schlichting, H. E., 1961. Viable species of algae and protozoa inthe atmosphere. *Llyodia* 24: 81–88.
- Smith, G. B, 1979. Relationship of Eastern Gulf of Mexico mmunities to the species equilibrium theory of hy of islands: insular biogeography. - *J. Biogeogr* 96-314.
- Strong, D. R. Jr. & J.R. Rey, 1982. Testin Wilson equilibrium with the arthropods of the miniature: *Spartina* archipelago of Oyster Bay, Florida. - *Am. Zool.* -360.
- Shurin, J. B. & E. G. Allen, 2001. Effects of competition, predation,and dispersal on species richness at local and regional scales.*Am.Nat.*, 158, 624–637.
- Simberloff, D. S, 1969. Experimental zoogeograp A model for insular colonization. - *Ecology* 50: - and Wilson, E. O. 1969. Experimental zoogeography o islands: the colonization of empty islands. - *Ecology* 5 278-296.
- Soininen, J., 2016. Spatial structure in ecological communities—a quantitativeanalysis. *Oikos* 125:160–166. doi:10.1111/oik.02241.
- Stewart, K. W. & H. E. Schlichting, 1966. Dispersal of algae and protozoa by selected aquatic insects. *J. Ecology*54: 551–562.
- Tulloch, J. B. G., 1929. Dragonfly migration. *Entomologist*, 62, 213.
- Tonn, W. M. & J. J. Magnuson, 1982. Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. *Ecology* 63: 1149–1166.
- Vanschoenwinkel, B., S. Gielen, H. Vandewaerde, M. Seaman & L. Brendonck, 2008b. Relative importance of different dispersal vectors for small aquatic invertebrates in a rock pool metacommunity. *Ecography* 31: 567-577.
- Vanschoenwinkel, B., A. Waterkeyn, T. Vandecaetsbeek, O. Pineau, P. Grillas& L. Brendonck, 2008a. Dispersal of freshwater invertebrates by large terrestrial mammals: a case study with wild boar (*Sus scrofa*) in Mediterranean wetlands. *Freshwater Biology* 53: 2264–2273.
- Velho L. F. M., F. M. Lansac-Tôha, P. R. B. Buosi, B. R. Meira, A. F. Cabral &Lansac-Tôha F. A. 2013 Structure of planktonic ciliates community (Protist, Ciliophora) from an urban lake of southern Brazil. *Acta Sci. Biol. Sci.* **35**: 531–539.
- Viana, D. S., L. Santamaria, T. C. Michot& J. Figuerola, 2013. Migratorystrategies of waterbirds shape the continental×scale dispersal of aquatic organisms.*Ecography*36, 430 – 438.

- Xu, M. Q., H. Chao, D. G. Deng, W. S. Feng & H. Xu, 2005. The temporal and spatial distribution, composition and abundance of Protozoa in Chaohu Lake, China: relationship with eutrophication. *Eur. J. Protistol.* 41, 183–192.
- Xu H., G. K. Min, J. K. Choi, S. J. Kim, J. H. Jung & B. J. Lim, 2009. An approach to analyses of periphytic ciliate communities for monitoring water quality using a modified artificial substrate in Korean coastal waters. *J Mar Biology.* 89:669–679.
- Zhang, W., H. Xu, Y. Jiang, M. Zhu & K. A. S. I-Reshaid, 2012. Colonization dynamics in trophic-functional structure of periphytic protist communities in coastal waters. *Mar. Biology* 159, 735–748.
- Zhang, W., H. Xu, Y. Jiang, M. Zhu, K. A. S & Al-Rasheid, 2013. Colonization dynamics of periphytic ciliate communities on an artificial substratum in coastal waters of the Yellow Sea, Northern China. *J. Mar. Biology.* 93, 57–6.
- Zhong, X., G. Xu, H. Xu, 2017. An approach to analysis of colonization dynamics in community functioning of protozoa for bioassessment of marine pollution. *Ecology Indic.* 78, 526 – 530.
- Wang, Z., G. Xu, Z. Yang & H. Xu, 2016. An approach to determining homogeneity of body-size spectrum of biofilm-dwelling ciliates for colonization surveys. *Ecology.* 61, 865–870.
- Weider, L. J., A. Hobaek, T. J. Crease, & H. Stibor, 1996. Molecular characterization of clonal population structure and biogeography of Arctic apomictic *Daphnia* from Greenland and Iceland. *Mol. Ecology.* 5: 107–118.
- Weisse, T., 2008. Distribution and diversity of aquatic protists: an evolutionary and ecological perspective. *Biodivers. Conservation.* 17, 243–259.
- Williams, C. B., 1929. Some records of dragonfly migration. *Entomologist*, 62, 145-8.
- Williams, C. B., 1935. Further collected records relating to insect migration. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 81, 114-15.
- Wilkinson, D. M., S. Koumoutsaris, E. A. D. Mitchell & I. Bey, 2012. Modelling the effect of size on the aerial dispersal of microorganisms. *Journal of Biogeography* 39, 89–97.
- Winegardner, A. K., B. K. Jones, T. Siqueira, & K. Cottenie, 2012. The terminology of metacommunity ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 27, 253–254.
- Wojdak, J. M., 2005. Relative strength of top-down, bottom-up, and consumer species richness effects on pond ecosystems. *Ecology.* 75, 489–504.