

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

DONISETE APARECIDO DAS CANDEIAS

A predação por peixes em sinergia com o estado trófico determina a estrutura de tamanho da comunidade zooplanctônica em lagoas rasas de uma planície neotropical, Brasil

Maringá
2020

DONISETE APARECIDO DAS CANDEIAS

A predação por peixes em sinergia com o estado trófico determina a estrutura de tamanho da comunidade zooplanctônica em lagoas rasas de uma planície neotropical, Brasil

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

Orientadora: Dr.^a Claudia Costa Bonecker

Maringá
2020

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

C216p

Candeias, Donisete Aparecido das, 1992-

A predação por peixes em sinergia com o estado trófico determina a estrutura de tamanho da comunidade zooplancônica em lagoas rasas de uma planície neotropical, Brasil / Donisete Aparecido das Candeias. -- Maringá, 2020.
40 f. : il. (algumas color.).

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2020.

Orientadora: Dr.^a Claudia Costa Bonecker.

1. Zooplâncton de água doce - Ecologia de ecossistemas - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Zooplâncton de água doce - Estado trófico - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Zooplâncton de água doce - Tamanho corporal - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 4. Zooplâncton de água doce - Predação - Planície de inundação - Alto rio Paraná I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -592.176409816

DONISETE APARECIDO DAS CANDEIAS

A predação por peixes em sinergia com o estado trófico determina a estrutura de tamanho da comunidade zooplanctônica em lagoas rasas de uma planície neotropical, Brasil

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 e aprovada pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

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

Prof. Dr. Carlos Eduardo Gonçalves Aggio
Universidade Estadual do Norte do Paraná (UENP)

Dr.^a Susicley Jati
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 29 de maio de 2020.

Local de defesa: Realizado via acesso remoto através do aplicativo Google Meet.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar gostaria de agradecer a Deus por ter me dado forças para ter chegado até aqui, mesmo diante de tantas adversidades.

A Universidade Estadual de Maringá e ao Nupélia pelo suporte logístico e estrutural para a realização deste trabalho.

Ao programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais pela oportunidade de realização deste curso.

Ao corpo discente deste curso pelos conhecimentos passados.

Aos bibliotecários da Biblioteca Setorial do Nupélia, Salete e João pelo auxílio com as bibliografias solicitadas.

Ao todos os membros do laboratório de zooplâncton por terem me recebido tão bem e me auxiliado nas diversas dúvidas que tive durante a identificação das espécies.

Um agradecimento em especial ao doutorando Dieison André pela força com as análises estatísticas deste trabalho.

Á chefe de nosso laboratório, e minha orientadora Claudinha por ter me recebido tão bem deste nosso primeiro contato por e-mail até a data desta defesa. Valeu Claudinha, obrigado pela força, mesmo em momentos que eu pensei em desistir por diversos motivos, você foi uma grande amiga e me deu um grande apoio que foi essencial para que eu chegasse até aqui.

Agradeço a minha namorada Ester, pelo grande apoio que me deu desde o momento que decidi prestar a prova de seleção para esse programa de mestrado.

Agradeço muito um amigo que fiz em Maringá, Gilmar de Souza, que foi a primeira pessoa com quem tive contato nesta cidade, e foi companheiro de muitas cervejas e altos, papos e histórias durante esses anos nesta cidade.

Agradeço a Capes pela bolsa de mestrado e ao CNPq pelo aporte financeiro junto ao programa PELD.

Por fim agradeço a todas as pessoas que de alguma forma colaboraram com a realização deste trabalho, bem como meu crescimento pessoal e profissional.

Vocês foram essenciais para que isso se tornasse possível. Meu muito obrigado a todos.

*A mente que se abre a uma nova ideia
jamais voltará ao tamanho original.*

(Albert Einstein)

A predação por peixes em sinergia com o estado trófico determina a estrutura de tamanho da comunidade zooplanctônica em lagoas rasas de uma planície de inundação neotropical, Brasil

RESUMO

O tamanho corporal do zooplâncton é influenciado por diversos fatores, que no ecossistema natural, podem agir de forma direta, ou interagir, afetando indiretamente a estrutura da comunidade. Temperatura da água, disponibilidade de alimento, estado trófico e predação por vertebrados são os principais fatores que influenciam na estrutura de tamanho desta comunidade. Aqui investigamos como estes fatores podem agir sobre a essa característica do zooplâncton de forma direta ou indireta, mediada pela interação entre os fatores. Para isso, utilizamos um modelo de equação estrutural que permite investigar complexas interações em ecossistemas naturais. O estado trófico e a predação por peixes foram os principais estruturadores de tamanho do zooplâncton. O estado trófico influenciou positivamente o zooplâncton de pequeno porte, e indiretamente o zooplâncton de grande porte, mediado pelo aumento na abundância dos peixes. Os resultados indicaram que a estrutura de tamanho da comunidade foi regulada por mecanismos top-down (predação) e bottom-up (disponibilidade de nutrientes), entretanto a magnitude das relações foi variável. Portanto, os resultados do estudo evidenciam que em ecossistemas aquáticos tropicais existe uma complexa teia de interações que determinam a estrutura da comunidade zooplanctônica.

Palavras chave: Tamanho do corpo. Zooplâncton tropical. Predação. Estado trófico.

Fish predation in synergy with the trophic state determines the size structure of the zooplanktonic community in shallow lakes of a neotropical flood plain, Brazil

ABSTRACT

The zooplankton body size is influenced by several factors, which in the natural ecosystem, can act directly, or interact, indirectly affecting the community structure. Water temperature, food availability, trophic status and predation by vertebrates are the main factors that influence the size structure of this community. Here we investigate how these factors can act on this characteristic of zooplankton directly or indirectly, mediated by the interaction between the factors. For this, we use a structural equation model that allows investigating complex interactions in natural ecosystems. The trophic state and the predation by fish were the main size planners of zooplankton. The trophic state positively influenced the small zooplankton, and indirectly the large zooplankton, mediated by the increase in fish abundance. The results indicated that the community size structure was regulated by top-down (predation) and bottom-up (nutrient availability) mechanisms, however the magnitude of the relationships was variable. Therefore, the results of the present study show that in tropical aquatic ecosystems there is a complex web of interactions that determine the structure of the zooplankton community.

Keywords: Body size. Zooplankton Tropical. Predation. Trophic status.

Dissertação elaborada e formatada
conforme as normas de publicação da
revista *Aquatic Sciences*.

Disponível em:
<https://www.springer.com/journal/27/>

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	11
2 MATERIAIS E MÉTODOS	15
2.1 Área de estudo	15
2.2 Amostragem em campo da comunidade zooplanctônica e análise laboratorial ..	16
2.3 Amostragem em campo das variáveis preditoras e análise laboratorial	17
2.4 Análise de dados	18
3 RESULTADOS	21
3.1 Comunidade zooplanctônica	21
3.2 Fatores determinantes da estrutura de tamanho da comunidade zooplanctônica	24
4 DISCUSSÃO	25
REFERÊNCIAS	30
APÊNDICE A -Valores das variáveis explanatórias (M= média, DP = desvio padrão) estimados por lagoa (L1= Ventura, L2= Zé do Paco, L3= Capivara, L4= Jacaré, L5= Osmar, L6= Genipapo, L7= Clara, L8= Traíra, L9= Pousada, L10= Fechada, L11= Pousada das garças, L12= Aurélio), nos 6 períodos de amostragem, na planície de inundação do alto rio Paraná. T = temperatura da água (°C), S= transparência da água (m), Fito = abundância de fitoplâncton (ind ml ⁻¹), Peixes = abundância de peixes potencialmente predadores (ind m ⁻²), PT = fósforo total (µg L ⁻¹) IET = índice de estado trófico de cada lagoa, de acordo com o valor médio, Class = classificação da lagoa de acordo com o índice (O = oligotrófico, M = mesotrófico	37
APÊNDICE B - Valores mínimo, médio e máximo das variáveis explanatórias, estimados para as 12 lagoas, nos 6 períodos de amostragem, na planície de inundação do alto rio Paraná.....	38
APÊNDICE C – Inventário faunístico da comunidade zooplanctônica registrada nas 12 lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná, nos períodos de inverno e verão, em 2000, 2001, 2010 e 2011.....	38
APÊNDICE D - Lista das espécies de peixes potencialmente zooplanctófagos.....	39

1 INTRODUÇÃO

Porque os seres vivos possuem tamanhos tão diferentes? E quais fatores moldam essa enorme variação de tamanho, que é observada na natureza? Essas têm sido, desde os primeiros ecólogos, duas questões centrais na ecologia (Hutchinson 1959; Hutchinson e MacArthur 1959). Agora, nós sabemos que o tamanho corporal de um organismo reflete diretamente múltiplos fatores, como relações com o ambiente, tanto biótico quanto abiótico, sendo, portanto, um traço da história de vida das espécies, processos de seleção natural, adaptação e evolução (Peters 1985). O tamanho do corpo talvez seja a propriedade mais fundamental, e está relacionada a diversas características biológicas dos organismos (White et al. 2007).

Essa característica tem sido amplamente reconhecida e utilizada como um fator-chave em análises de estrutura nos ecossistemas (Basset e Angelis 2007; Quintana et al. 2015). Em ecossistemas aquáticos, o tamanho do corpo é de fundamental importância, porque as redes de transferência de energia seguem espectros de tamanho regulares, que são progressivamente crescentes, e as relações top-down e bottom-up dependentes de tamanho, são muito mais evidentes, quando comparado aos ecossistemas terrestres, onde as interações competitivas em um mesmo nível trófico recebem mais importância, tendo o tamanho do corpo um papel de menor destaque (Woodward e Hildrew 2002). Neste sentido, a estrutura de tamanho do corpo em comunidades aquáticas é de fundamental importância pois alterações nesta estrutura de tamanho podem refletir no funcionamento e transferência de energia no ecossistema (Aka et al. 2000).

A comunidade zooplancônica é um grupo chave no ecossistema aquático, porque faz a ligação entre os produtores primários e os consumidores (Aka et al. 2000). Esta comunidade é amplamente heterogênea, sendo composta por organismos que medem de poucos micrômetros até alguns milímetros, e apresentam variados aspectos comportamentais, alimentares, reprodutivos, competitivos e estruturais distintos entre as espécies/grupos de tamanhos diferentes (Allan 1976). Devido a essa amplitude de características, a comunidade pode ser influenciada por variados fatores ambientais presentes no ecossistema. A forma de resposta dos organismos pode ser variada uma vez que com essa amplitude de características presentes, a forma de resposta pode ser diferente entre os indivíduos com características distintas (Sampaio et al. 2002) e isso

reflete na estruturação de tamanho corporal da comunidade como um todo (Havens et al. 2015).

Temperatura da água, estado trófico da água, disponibilidade de alimento e predação por peixes são os principais fatores que influenciam no tamanho corporal do zooplâncton (Parra et al. 2009). Individualmente, todos os fatores são amplamente conhecidos na maneira como afetam a estrutura de tamanho do zooplâncton. Entretanto, em ambiente natural estes fatores podem agir simultaneamente ou de forma sinérgica e afetar com diferentes graus de magnitude, a comunidade zooplanctônica, refletindo em sua estrutura de tamanho corporal (Sampaio et al. 2002).

A temperatura da água é considerada um fator chave na estruturação do tamanho da comunidade zooplanctônica, afetando o tamanho do zooplâncton tanto diretamente (e.g., afetando as taxas metabólicas das espécies) quanto indiretamente (e.g., influenciando outros fatores como abundância de fitoplâncton) (Daufresne et al. 2009). Diretamente, a temperatura influencia nos requerimentos fisiológicos do zooplâncton, e o seu aumento é relacionado a diminuição no tamanho do corpo desses indivíduos (Garzke et al. 2015). Em temperaturas mais elevadas, os indivíduos, tendem a crescer rapidamente e atingir o estágio de maturação reprodutiva mais cedo (Forster et al. 2012), aumentando assim a abundância de espécies de pequeno e médio porte (Daufresne et al. 2009). Indiretamente, a temperatura pode influenciar o zooplâncton via abundância do fitoplâncton (Fanesi et al. 2016), que é um dos principais recursos alimentares do zooplâncton (Litchman e Klausmeier 2008). Uma alta abundância do fitoplâncton resulta em uma maior disponibilidade de alimento para o zooplâncton, que tendem a ser dominado por espécies pequeno e médio porte, que se reproduzem mais rápido com a maior disponibilidade de recursos (Bonecker et al. 2011). Já é uma baixa abundância de fitoplâncton favorece os organismos de maior porte, que dominam por serem melhores competidores, com taxa de filtração mais eficiente, e se alimentarem de uma ampla variedade de recursos. A maior vantagem competitiva desses indivíduos, e consequente dominância na comunidade, leva a redução dos indivíduos de médio e menor porte, principalmente (Hipótese da Eficiência do Tamanho –SEH- (Brooks e Dodson 1965).

O estado trófico é relacionado com características tanto com bióticas (fitoplâncton), quanto abióticas (nutrientes e transparência da água) do ecossistema aquático (Lamparelli 2004), e pode influenciar a variabilidade do tamanho do

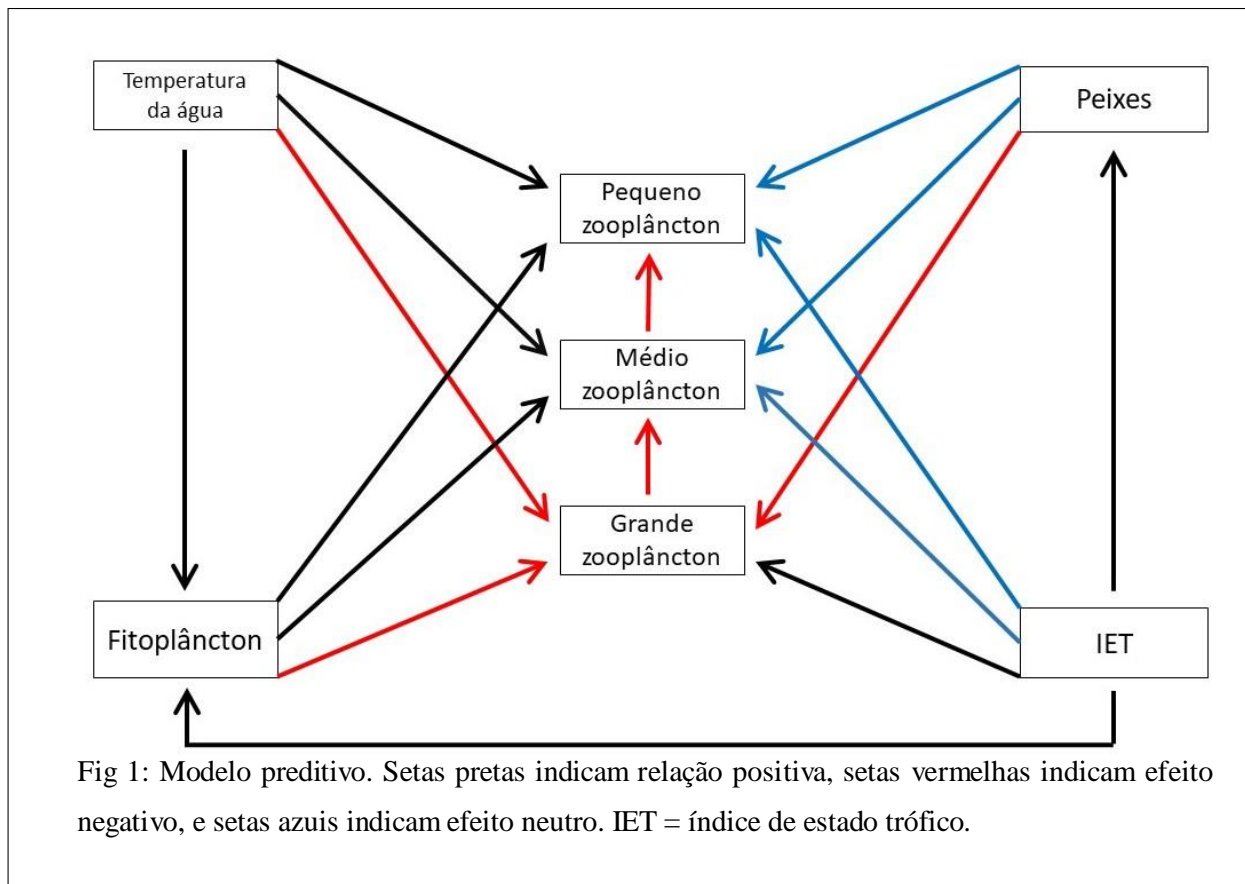
zooplâncton diretamente através de alterações na transparência da água (Gelós et al. 2010), indiretamente mediado por efeitos no fitoplâncton (i.e, disponibilidade de nutrientes) (Souza et al. 2018), ou ainda indiretamente por efeitos na abundância de peixes potencialmente predadores (Declerck et al. 2003). De forma direta, com a redução do estado trófico ocorre o aumento da transparência da água, implicando em maior vulnerabilidade do zooplâncton a predação, sendo também o oposto verdadeiro; com aumento do estado trófico, a transparência diminui e conseqüentemente a predação no zooplâncton também é reduzida (Turesson e Brönmark 2007). Como consequência da menor predação o zooplâncton de maior tamanho tende a aumentar (Bramm et al. 2009). Em contrapartida o zooplâncton de tamanho médio e pequeno normalmente não sofrem influência direta da redução da transparência, porque são abaixo do espectro de tamanho para predação visual (Aka et al. 2000; Iglesias et al. 2011), sendo regulados por fatores adicionais que são influenciados, pelo estado trófico, como alterações na comunidade de fitoplâncton (Ger et al. 2016). Tipicamente, baixos níveis de nutrientes favorecem o pequeno fitoplâncton, que são melhores competidores por nutrientes do que o fitoplâncton de maior tamanho (Burson et al. 2018). Comumente altos níveis de nutrientes favorecem as algas maiores e filamentosas (Quintana et al. 2015). O zooplâncton de maior porte é prejudicado quando algas grandes são abundantes, porque seu aparelho filtrador sofre entupimento (Tönno et al. 2016), favorecendo o zooplâncton de médio e pequeno porte, que exploram com maior facilidade alimentos de baixa qualidade, sendo menos seletivos (Ghadouani et al. 2003; Rejas et al. 2005). Ainda, sob alta disponibilidade de nutrientes, os peixes de pequenos porte tendem a ser muito abundantes (Jeppesen et al. 2000; Egertson e Downing 2004), o que leva a uma maior predação sobre o grande zooplâncton, favorecendo assim o zooplâncton de tamanho médio e pequeno, que estão abaixo do espectro de tamanho para predação visual e são favorecidos pela redução da competição (Jeppesen et al. 2000; Iglesias et al. 2011).

Até o momento, sabe-se pouco sobre como múltiplos fatores interagem para influenciar a variabilidade de tamanho corporal do zooplâncton, pois, a maioria dos estudos analisa o efeito de fatores isolados, como temperatura (Mortzfeld et al. 2019) e predação (Taylor e Cox 2019); contudo, é amplamente conhecido que na natureza, múltiplos fatores interagem e mudanças em um direcionador pode afetar outros, afetando indiretamente o tamanho das espécies (Öhlund et al. 2014). Contudo estudos que abordam a influência destes fatores sobre a comunidade zooplancônica são

incipientes em ambientes naturais de regiões tropicais, mesmo considerando os fatores isolados. Portanto, considerando a importância do zooplâncton para a cadeia energética (Allan 1976), e a heterogeneidade dos ecossistemas aquáticos continentais (Meerhoff et al. 2007), é fundamental conhecer como diferentes fatores regulam direta e/ou indiretamente a estrutura de tamanho da comunidade zooplânctônica nestes ambientes.

Levando em conta a heterogeneidade do ambiente natural hipotetizamos que múltiplos fatores podem agir sobre a estrutura de tamanho da comunidade zooplânctônica. Desta forma, esse estudo teve como objetivo analisar como quatro fatores (temperatura da água, estado trófico, recursos alimentares e predação) influenciam diferentes classes de tamanhos do zooplâncton direta e indiretamente. Nós predizemos que diretamente: (i) a temperatura da água é relacionada positivamente com o zooplâncton de pequeno e médio porte, e negativamente, com o zooplâncton de grande porte; (ii) O fitoplâncton é relacionado positivamente com zooplâncton de pequeno e médio porte, e negativamente, com o zooplâncton de grande porte; (iii) o estado trófico é relacionado positivamente com o zooplâncton de grande porte, não tendo efeito direto sobre o zooplâncton de médio e pequeno porte; (iv) Os peixes de pequeno porte serão negativamente relacionados com o zooplâncton de grande porte e positivamente, com o zooplâncton de médio porte, não tendo efeito direto sobre o zooplâncton de pequeno porte (Fig. 1).

É predito também que indiretamente: (v) a temperatura será relacionada positivamente com o pequeno e médio zooplâncton, e negativamente com o grande zooplâncton, mediado pela relação com o fitoplâncton; (vi) o estado trófico da água será relacionado negativamente com o zooplâncton de maior porte, e positivamente, com o zooplâncton de pequeno e médio porte, via relação com o fitoplâncton; (vii) o estado trófico ainda será relacionado negativamente com o grande zooplâncton, e positivamente com o zooplâncton médio, via positiva relação com o peixes planctívoros; (viii) os peixes de pequeno porte serão positivamente relacionados com o médio e pequeno zooplâncton, via relação negativa com o grande zooplâncton (Fig. 1).



2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

Este estudo foi desenvolvido em 12 lagoas fechadas, na planície de inundação do alto rio Paraná (Fig. 2). As lagoas fazem parte das três principais sub-bacias, sendo quatro lagoas associadas ao rio Baía, quatro ao rio Paraná e quatro ao rio Ivinhema. As amostragens foram realizadas durante o inverno de 2000, verão de 2001, e inverno e verão de 2010 e 2011, totalizando seis períodos de amostragem, sendo três na seca (inverno) e três na cheia (verão) (72 amostras). Este delineamento foi escolhido a fim de abranger uma maior heterogeneidade de ambientes, ao longo do espaço e do tempo, pensando em diferentes gradientes de temperatura, recursos, produtividade e predação. Todas as amostragens foram realizadas durante o programa PELD – Pesquisas ecológicas de longa duração, sitio PIAP, “Planície de Inundação do alto rio Paraná”.

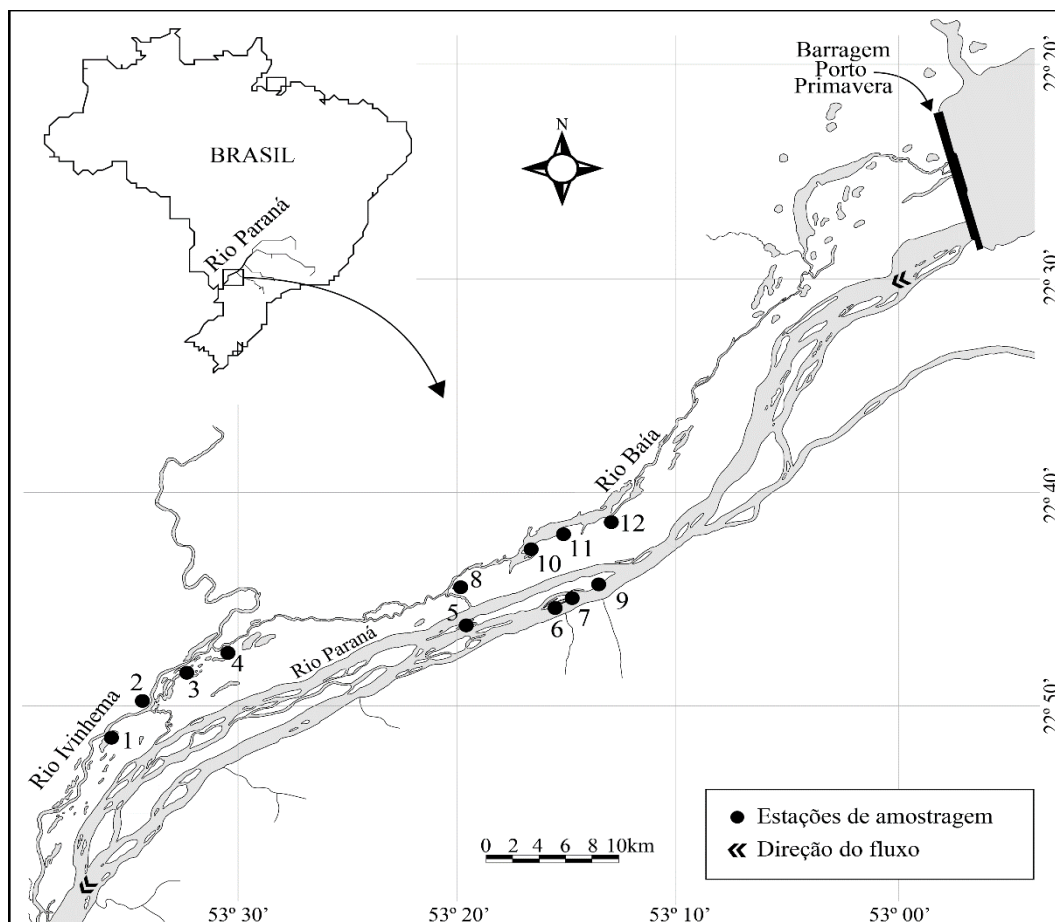


Fig. 2: Localização dos ambientes amostrados na planície de inundação do alto rio Paraná (PR/MS): 1= Ventura (22° 51' S, 53° 36' W), 2= Zé do Paco (22° 45' S; 53° 15' W), 3= Capivara (22 ° 47' S, 53o 32' W), 4= Jacaré (22° 42' S; 53° 15' W), 5= Osmar (22° 46' S, 53° 19'), 6= Genipapo (22 ° 45' S, 53o 16' W), 7= Clara (22° 50' S, 53° 34' W), 8= Traíra (22 ° 41' S; 53o 13' W), 9= Pousada (22° 44' S, 53°14' W), 10= Fechada (22° 42' S; 53° 16' W), 11=Pousada das Garças (22° 47' S, 53° 29' W) e 12= Aurélio (22° 41' S, 53° 13' W).

2.2 Amostragem em campo da comunidade zooplânctônica e análise laboratorial

As amostragens do zooplâncton foram realizadas a subsuperfície (entre 0.5 e 1.0 m), na região pelágica de cada lagoa. As amostras foram coletadas com auxílio de uma bomba motorizada, sendo filtrados 600 litros de água por amostra em rede de plâncton com 68 μ m de abertura de malha. O material coletado foi acondicionado em frascos de polietileno devidamente etiquetados e fixados em solução de formaldeído (4%), tamponado com carbonato de cálcio (CaCO₃).

Em laboratório a identificação de espécies foi realizada com auxílio de bibliografia especializada (Koste 1978, Matsumura Tundisi 1986, Segers, 1995, Elmoor-Loureiro 1997).

A abundância dos indivíduos (rotíferos, cladóceros e copépodes) foi avaliada com auxílio de microscópio óptico, e estimada a partir de no mínimo 3 subamostras, obtidas com pipeta do tipo Hensen-Stempel (2,5 ml). Foram contados ao menos 50 indivíduos em câmaras de Sedgewick-Rafter modificada, seguindo a metodologia de Bottrell et al. (1976). Amostras com número reduzido de indivíduos foram quantificadas na íntegra, e os resultados finais de todas as amostras expressos em indivíduos m^{-3} .

A estimativa da estrutura do tamanho do corpo da comunidade foi obtida considerando as espécies abundantes de cada grupo, em cada lagoa, separadamente, considerando todos os meses. Para a seleção das espécies, foram analisadas a abundância relativa das espécies, e consideradas as espécies em que a soma das abundâncias compunham no mínimo 80% da soma total da abundância por grupo, em cada amostra.

A estrutura de tamanho corpóreo foi obtida a partir da medida de comprimento do corpo. Foram medidos no máximo 30 indivíduos de cada espécie de cada grupo, selecionadas como descrito anteriormente, e ainda 30 indivíduos de cada fase jovem de copépode (náuplio e copepodito), em cada amostra. As medidas foram realizadas com auxílio de microscópio óptico Olympus, equipado com retículo micrometrado e objetiva de 10x. Para os rotíferos foi considerado o maior eixo corpóreo dos indivíduos analisados, excetuando-se os espinhos. Para os cladóceros, o tamanho foi estimado pela medida da distância entre a extremidade superior da cabeça (sem o elmo, quando presente), até o fim da carapaça, sem os espinhos, e para os copépodes (copepoditos e adultos), foi considerado o eixo entre a cabeça e a inserção da furca, e para os náuplios, o maior eixo corpóreo.

2.3 Amostragem em campo das variáveis preditoras e análise laboratorial

A análise da temperatura da água e a amostragem do fitoplâncton também foi realizada a subsuperfície da região pelágica de cada lagoa. A temperatura ($^{\circ}C$) foi

medida com auxílio de um termômetro analítico, e para o fitoplâncton, amostras foram obtidas diretamente com frascos de vidro (100 ml) e fixadas *in situ* em lugol acético. A análise quantitativa dessa comunidade (ind ml^{-1}) foi feita em 100 campos aleatórios, segundo o método de (Utermöhl 1958), utilizando microscópio invertido Zeiss, modelo Axiovert 135. O fitoplâncton foi considerado como recurso alimentar disponível para o zooplâncton.

A amostragem dos peixes de pequeno porte foi realizada em período diurno, com auxílio de arrastos simples da região central em direção à região litorânea das lagoas, utilizando rede de arrasto de 20 m de comprimento com 0,5 cm de abertura de malha. Os peixes foram anestesiados com benzocaína, acondicionados em sacos plásticos e mantidos em gelo até o laboratório. A identificação dos peixes foi feita com material a fresco (Ota et al. 2018) e a abundância indexada por unidade por captura de esforço (CPUE) e expressas em indivíduos m^{-2} . Foram considerados os peixes de pequeno porte, potencialmente zooplânctófagos, conforme bibliografia para peixes tropicais (Cassemiro et al. 2002; Pelicice e Agostinho 2006; Santana-Porto e Andrian 2009)

2.4 Análise de dados

O estado trófico de cada lagoa, em cada mês, foi estimado a partir do índice de estado trófico (IET) proposto por Carlson (1977) e modificado por Toledo et al. (1983) para ambientes tropicais. Para esse cálculo, são utilizadas as variáveis transparência da água (m), e concentrações de fósforo total (P-Total) ($\mu\text{g. L}^{-1}$) e clorofila *a* ($\mu\text{g. L}^{-1}$). A transparência da água foi estimada com disco de Secchi de 30 cm de diâmetro e corda graduada de 5 em 5 cm. Para análise das outras variáveis, amostras de água foram obtidas, também a sub-superfície com garrafa de Van Dorn (5 litros), que foram acondicionadas em frascos de polietileno (250 mL) e preservados em freezer (-20°C). Em laboratório, as concentrações de P-Total foram estimadas segundo o método proposto por Mackereth et al. (1987), e de clorofila *a*, proposto por Golterman (1978), sendo os cálculos realizados de acordo com a metodologia descrita por Wetzel e Likens (2000).

Considerando os resultados destas variáveis, foi calculado o IET para cada uma delas, de acordo com as seguintes equações:

$$\text{IET (CHL)} = 10 \{6 - [(2,04 - 0,695 \ln \text{CHL}) / \ln 2]\}$$

$$\text{IET (Secchi)} = 10 [6 - (0,64 + \ln \text{Secchi}) / \ln 2]$$

$$\text{IET (PT)} = 10 [6 - \ln (80,32 / \text{PT}) / \ln 2]$$

A determinação do IET de cada lagoa e mês foi estimada a partir da média ponderada dos índices relativos as variáveis descritas anteriormente, atribuindo-se menor peso a transparência da água, como sugerido por (Toledo et al. 1983) Assim o cálculo do IET utilizou-se a seguinte fórmula:

$$\text{IET(Médio)} = \text{IET Secchi} + 2 [\text{IET.PT} + \text{IET.CHL}]/5$$

Sendo:

$\ln \text{Secchi}$ = Logarítmo natural do valor de Secchi;

$\ln \text{CHL}$ = Logarítmo natural do valor de clorofila *a*;

$\ln 2$ = Logarítmo natural de 2;

PT = Valor de fósforo total;

IETSecchi = Valor calculado para o Secchi

IET.PT = Valor calculado para o fósforo total

IET.CHL = Valor calculado para clorofila *a*

IET. Médio = Média ponderada considerando o valor calculado de Secchi, Fósforo e Clorofila *a*.

De acordo com o IET médio, o ambiente é classificado em oligotrófico, quando os valores do IET foram ≤ 44 , mesotrófico, ≥ 45 IET ≤ 54 , e eutrófico, ≥ 55 IET.

Os indivíduos zooplanctônicos foram divididos em três classes de tamanho corpóreo, sendo considerados: (i) pequenos os que apresentaram tamanho médio inferior a 300 μm ; (ii) médios, aqueles que apresentaram tamanho médio variando entre 301 e 600 μm , e (iii) grandes, aqueles com tamanho superior a 601 μm (Bonecker et al. 2011).

Foi construída uma matriz de dados de abundância do zooplâncton de cada tamanho corpóreo, temperatura da água, abundância fitoplanctônica, abundância de

peixes, e o IET obtidos em cada lagoa e mês. Os dados foram log transformados (\log^{x+1}) para minimizar a sua variabilidade.

A partir desta matriz de dados, nós avaliamos as relações específicas entre as três classes de tamanho do zooplâncton e os fatores que poderiam influenciar a abundância dessas classes (temperatura da água, recurso alimentar, estado trófico e abundância dos predadores, Tabelas 2 e 3, Apêndice II), usando modelos de equação estrutural do tipo piecewiseSEM (Lefcheck 2016). Os modelos de equações estruturais são uma ferramenta adequada para avaliar efeitos diretos e indiretos em sistemas ecológicos (Grace et al. 2010). Especificamente, nós analisamos como cada fator influenciou direta e indiretamente as classes de tamanho do zooplâncton, mediado por efeitos entre os fatores. Os modelos estruturais foram construídos usando modelos lineares generalizados de efeitos mistos (GLMM) na função `GlmnPQL` do pacote NLME (Pinheiro e Bates 2000), assumindo a identidade dos lagos como fator randômico e usando uma distribuição `negative.binomial` para corrigir a overdispersão dos dados.

O número de variáveis no modelo também foi reduzido usando o critério de informação de Akaike, corrigido para pequeno tamanho amostral (AICc), que foi implementado no pacote piecewiseSEM (Lefcheck 2016). Com esse método, nós simplificamos os modelos e tornamos mais robustos os resultados adquiridos. Nesse caso, a variável retida foi a temperatura da água (Tabela 1). Nós comparamos o modelo completo, que incluía todas as variáveis que poderiam influenciar as classes de tamanhos do zooplâncton, com o modelo reduzido (sem a variação retida), utilizando valores de AICc dos modelos ($AIC_{\text{completo}} - AIC_{\text{modelofinal}}$) (Tabela 1). Foi considerado $\Delta AICc > 2$ unidades para distinguir os modelos, ou seja, se o modelo final sem a variável retirada apresentar AICc maior que duas unidades em relação ao modelo completo, então esse modelo foi mais parcimonioso. O modelo final diferiu do modelo completo em $\Delta AICc = 69,91$ unidades (Tabela 1). Foi checada a multicolinearidade entre as variáveis no modelo através do fator de inflação da variância (VIF), assumindo $VIF > 5$ como adequado. A significância dos modelos foi testada através da máxima verossimilhança e o ajuste foi testado usando o teste de Shipley's de direta separação, através da estatística de Fisher's C. Aqui foi utilizado o valor de $P < 0.05$ como adequado, pois indica que cada caminho dentro do modelo foi adequado, e os efeitos indiretos foram obtidos multiplicando os coeficientes padronizados das rotas desejadas.

Todas as análises foram realizadas com o programa computacional R (R Core Team 2016).

Tab. 1. Seleção de modelos pelo critério de informação de Akaike (AICc). CTZ = Classes de tamanho do zooplâncton.

Modelo	Variáveis removidas	AICc	Δ AICc	Fisher's C	P
CTZ – Modelo completo	-	78.73	171.77	2.73	0.255
1	Temperatura	60.42	101.86	2.42	0.297

Fonte: Candeias, 2020.

3 RESULTADOS

3.1 Comunidade zooplanctônica

Em geral, a comunidade zooplanctônica foi representada, principalmente, por indivíduos de menor tamanho ($\leq 300 \mu\text{m}$), representado pelos rotíferos; e por um menor número de indivíduos de maior tamanho ($\geq 601 \mu\text{m}$), com a maior contribuição dos copépodes (formas adultas e copepoditos). Os cladóceros estiveram representados, em sua maioria, por indivíduos de tamanho médio ($\geq 301 \mu\text{m}$ e $\leq 600 \mu\text{m}$), e os copépodes também ocorreram nessa classe de comprimento (copepoditos) e na de menor tamanho (náuplios) (Fig. 3).

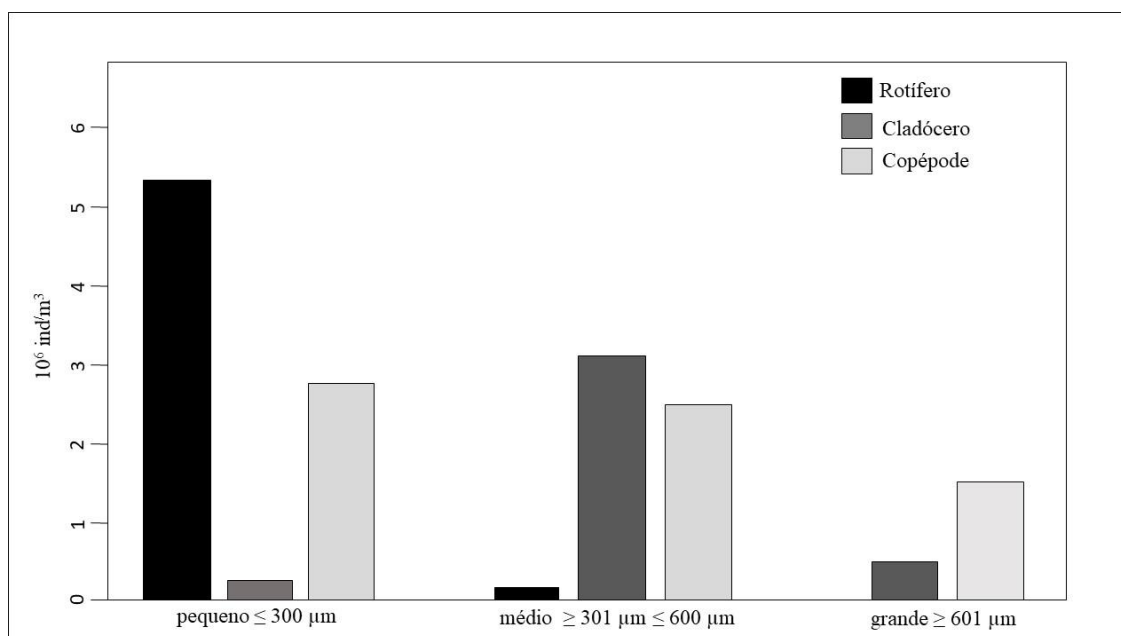


Fig. 3: Distribuição da abundância do zooplâncton (ind/m^3) por classe de tamanho, registrada em 12 lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná, durante os períodos de inverno e verão.

A comunidade zooplanctônica foi representada por 63 espécies (Apêndice I), sendo que as principais espécies que descreveram a estrutura da comunidade pertenceram a 20 famílias, além da contribuição das formas jovens de copépodes (náuplios e copepoditos). Algumas famílias estiveram presentes em mais de uma classe de tamanho, como Trichocercidae (rotífero), Bosminidae, Moinidae, Sididae e Daphniidae (cladóceros), Cyclopidae (copépode), e ainda as formas jovens de copépodes (copepoditos de ciclopoídes e calanóides). Ressalta-se, ainda, que os copepoditos de ciclopoídes estiveram presentes nas três classes de tamanho (Fig. 4a,b,c).

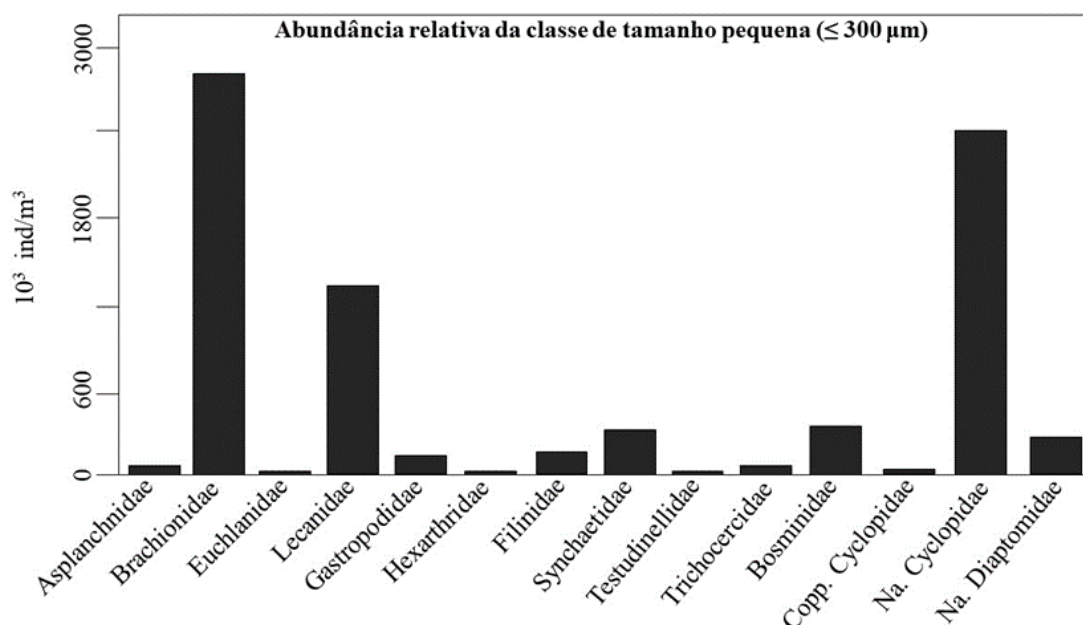


Fig. 4a. Distribuição da abundância (ind/m³) zooplanctônica das famílias zooplanctônicas e formas jovens de copépodes (Na. = náuplios e Copp. = copepoditos), na classe de tamanho pequena.

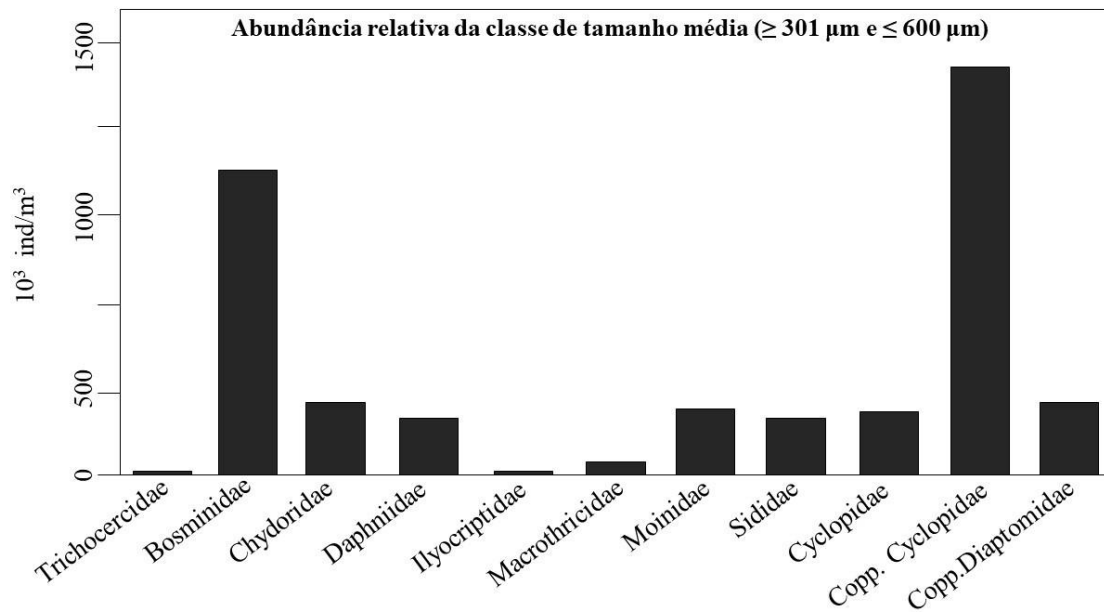


Fig. 4b. Distribuição da abundância (ind/m^3) zooplanctônica das famílias zooplanctônica e formas jovens de copépodes (Na. = náuplios e Copp. = copepoditos), na classe de tamanho média.

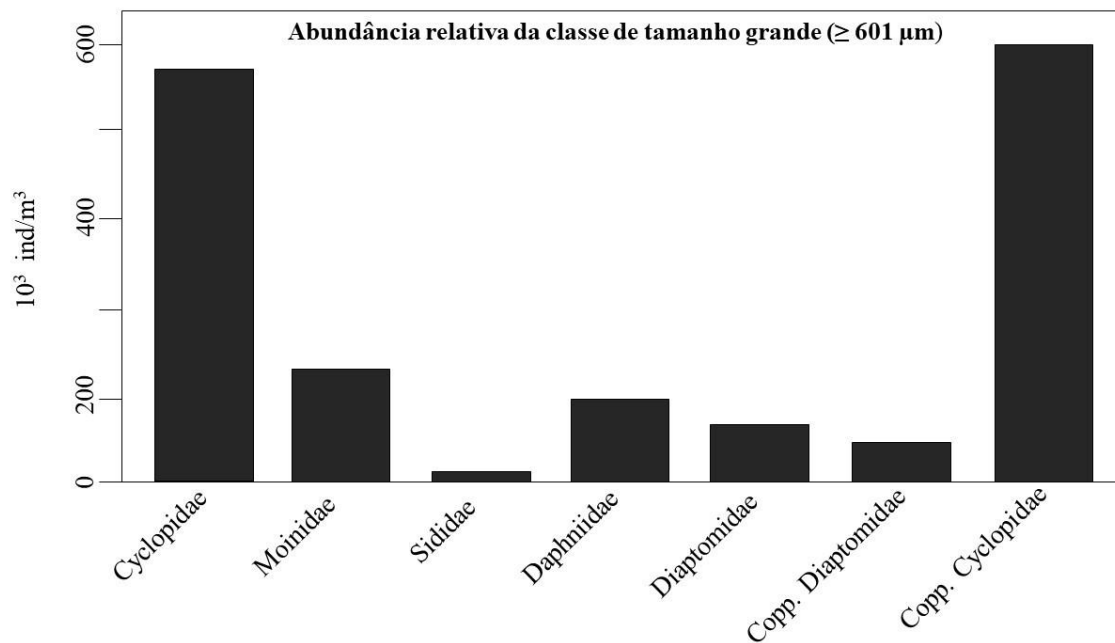


Fig. 4c. Distribuição da abundância (ind/m^3) zooplanctônica das famílias zooplanctônica e formas jovens de copépodes (Na. = náuplios e Copp. = copepoditos), na classe de tamanho grande.

3.2 Fatores determinantes da estrutura de tamanho da comunidade zooplânctônica

O modelo de equação estrutural mostrou que o estado trófico e a abundância dos potenciais predadores (peixes de pequeno porte) foram os principais estruturadores das classes de tamanho do zooplâncton, explicando 51%, 31% e 29% da variação na abundância do pequeno, médio e grande zooplâncton, respectivamente (Figura 5).

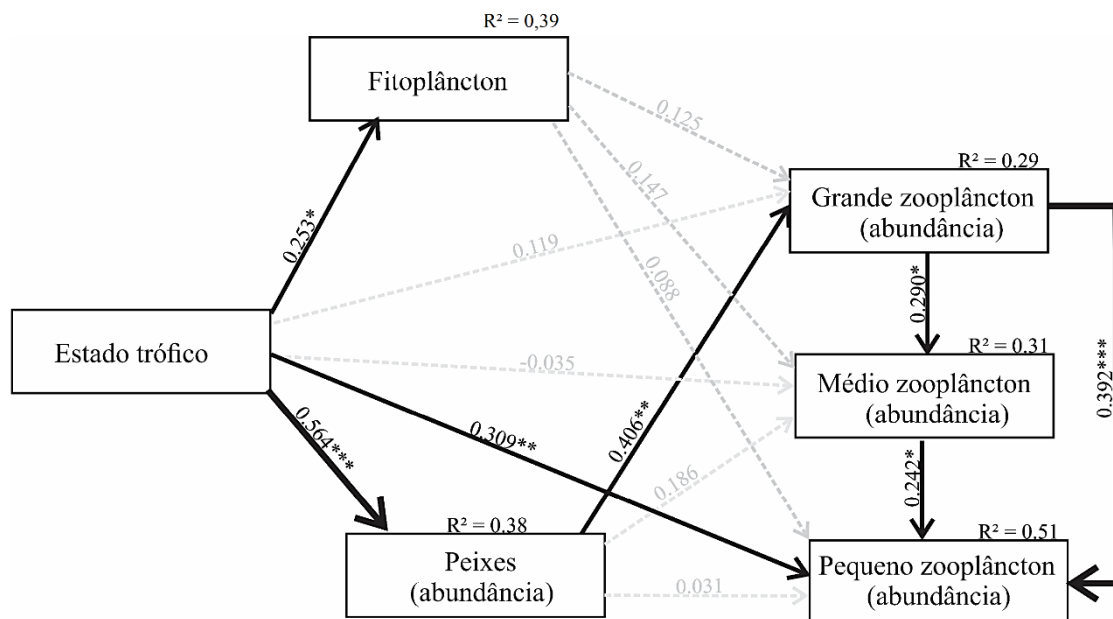


Fig. 5. Modelo de equação estrutural indicando as relações entre as classes de tamanhos do zooplâncton e os principais direcionadores da distribuição dessas classes (estado trófico, abundância de potenciais planctívoros e fitoplâncton). As linhas pretas contínuas representam as relações positivas e as linhas cinzas pontilhadas representam as relações não significativas. Os asteriscos sobre os números representam o tamanho da significância dos coeficientes, sendo ($*P < 0,05$, $**P < 0,01$, $***P < 0,001$). Os valores explicados do R^2 são mostrados sobre as caixas das variáveis utilizadas no modelo.

Especificamente, o estado trófico foi relacionado diretamente ao aumento da abundância do zooplâncton de pequeno porte ($\beta = 0,309$), enquanto os potenciais predadores foram relacionados diretamente ao aumento da abundância do zooplâncton de maior tamanho ($\beta = 0,406$) (Fig. 5).

O estado trófico também foi relacionado indiretamente ao aumento da abundância do zooplâncton de maior tamanho, mediado pelo aumento na abundância de potenciais predadores ($r = 0,228$) (Fig. 5). Os peixes, ainda, foram relacionados

indiretamente ao aumento da abundância do zooplâncton de menor tamanho ($r = 0,159$) e médio tamanho ($r = 0,117$) via aumento do zooplâncton grande (Fig. 5).

As categorias de tamanho do zooplâncton também estiveram relacionadas entre si, influenciando as alterações da abundância de cada grupo (indivíduos pequeno, médio e grande). O grande zooplâncton foi diretamente relacionado ao aumento da abundância do médio ($\beta = 0,290$), e pequeno zooplâncton ($\beta = 0,392$), e o médio zooplâncton foi relacionado ao aumento na abundância do pequeno zooplâncton ($\beta = 0,242$) (Fig. 5). Indiretamente, o grande zooplâncton também foi relacionado ao aumento na abundância do pequeno zooplâncton, via aumento na abundância do médio zooplâncton (Fig.5) ($r = 0,007$). Ao contrário do esperado, o fitoplâncton, apesar de ter sido influenciado pelo estado trófico ($r = 0,253$), não teve importância para a estruturação de tamanho do zooplâncton (Fig. 5).

4 DISCUSSÃO

Os resultados evidenciaram que o estado trófico e a abundância de peixes pequenos foram os principais direcionadores da estruturação do tamanho corporal do zooplâncton, corroborando com as expectativas. Entretanto, ao contrário do que era esperado, o fitoplâncton e a temperatura tiveram uma importância menor, portanto, não influenciaram (ambos diretas ou indiretamente) as classes de tamanho do zooplâncton.

A retirada da temperatura no modelo para explicar a variação de tamanho do zooplâncton, certamente está relacionada com a reduzida variação nos locais estudados, visto que outros estudos, realizados em uma grande escala latitudinal de regiões temperadas (Havens et al. 2015), ou experimentos de laboratório com condições de temperatura controladas (Garzke et al. 2015) onde o zooplâncton é analisado sob uma grande variação de temperatura, apontaram resultados opostos ao que foi encontrado neste estudo. Este resultado é consistente com a ideia de que em lagos tropicais a temperatura tem um efeito menor para o zooplâncton, do que em ambientes temperados (Parra et al. 2009).

O fitoplâncton também não foi relacionado ao zooplâncton, possivelmente porque em lagos rasos de regiões tropicais é comumente observado o predomínio de algas grandes e filamentosas, e estas são pouco sujeitas a herbivoria pelo zooplâncton

(Domingues et al. 2017). Devido as altas temperaturas em lagos tropicais, é comum que se tenha alta densidade de algas fitoplancônicas que apresentam uma baixa qualidade alimentar para o zooplâncton. Portanto, nesses lagos relação entre o fitoplâncton e o zooplâncton normalmente é fraca, o que exige que o zooplâncton explore outros recursos alimentares para se manter, não tendo assim, o fitoplâncton papel central na sua alimentação (Lazzaro 1997). Um estudo anterior realizado por Bomfim et al. (2018), na mesma planície, mostrou que uma elevada abundância de rotíferos e cladóceros ocorreu juntamente com as maiores abundâncias de ciliados planctônicos. Os autores observaram, ainda, que os indivíduos de menor tamanho ($\leq 200\mu\text{m}$) foram os que mais tiveram relacionados com esse recurso. Neste estudo, a comunidade também foi representada, em sua maioria, por indivíduos de tamanho pequeno ($\leq 300\mu\text{m}$), incluindo os rotíferos e cladóceros. Segóvia et al (2014) também verificaram que, bactérias, flagelados planctônicos e detritos são recursos comumente utilizados pelo zooplâncton

O estado trófico, foi relacionado diretamente com a abundância de zooplâncton de pequeno porte, provavelmente, devido aos recursos alimentares disponíveis nas lagoas. Ambientes com transparência reduzida e alta carga de nutrientes, favorecem o desenvolvimento de algas maiores (Domingues et al. 2017), que apesar de não serem edíveis para o zooplâncton pequeno (Hart e Bychek 2011), podem beneficiar o desenvolvimento desses invertebrados através da liberação de carbono orgânico dissolvido na água, que serve como fonte de alimento para as bactérias (Jankowski et al. 2014; Segovia et al. 2014; Domingues et al. 2017), e o aumento da comunidade microbiana estimula o aumento da abundância do zooplâncton de menor tamanho (Domingues et al. 2017), considerando que as bactérias servem de alimento para os mesmos (Auer et al. 2004). Não foi incluído a comunidade microbiana no modelo deste estudo por falta de dados; entretanto outros estudos confirmam a forte relação do aumento do estado trófico e pequenos organismos zooplanctônicos, associados através da cadeia microbiana (Jankowski et al. 2014). De acordo com Ventelä et al. (2002), a comunidade microbiana constitui uma importante fonte de alimento para o zooplâncton, sendo em alguns casos mais importante que o consumo de fitoplâncton. Isso corrobora com os resultados aqui descritos anteriormente, e reforçam a ideia de que o zooplâncton possivelmente consumiu outros itens alimentares, e beneficiando o zooplâncton de

pequeno porte, que podem se reproduzir mais rapidamente com recursos disponíveis (Bomfim et al. 2018).

Foi possível observar, ainda, que o estado trófico foi relacionado positivamente e de forma indireta com o zooplâncton de grande porte, mediado pelo aumento dos peixes potencialmente predadores. Os peixes sempre foram associados à impactos de cima pra baixo no zooplâncton reduzindo o zooplâncton de grande porte (Jeppesen et al. 2000; Iglesias et al. 2011). Entretanto, os resultados indicaram que a carga aumentada de peixes devido à elevação do estado trófico, beneficiou o zooplâncton de grande porte (fig. 5). Inicialmente, é necessário considerar que a maioria dos estudos que indicam o efeito negativo promovidos pelos peixes foram realizados com foco em comunidades dominadas por grandes cladóceros filtradores e estes se apresentavam em baixa abundância nos ambientes estudados. Regiões tropicais normalmente grandes herbívoros como *Daphnias*, são substituídos por espécies congêneres de menor tamanho (Lázzaro 1997). Ainda, assembleias de peixes em regiões tropicais são comumente dominadas por predadores onívoros, não tendo o zooplâncton papel central na sua alimentação (Lázzaro 1997). Assim, é possível que os peixes tenham sido relacionados positivamente ao zooplâncton grande em decorrência da maior disponibilidade de alimentos para estes vertebrados, porém a predação tenha sido menos importante; e os peixes podem ter beneficiado o zooplâncton de maior porte através de mecanismos secundários (Attayde e Hansson 2001). Estudos indicam que o efeito dos peixes pode ir além dos efeitos esperados pela predação, e efeitos negativos esperados podem ser compensados por efeitos positivos indiretos (Attayde 2001). O aumento da abundância desses predadores parece ter influenciando por meio de mecanismos ascendentes, como a da liberação de nutrientes via excreção, na coluna de água, contribuindo com a acentuação do estado trófico (Vanni e Layne 1997; Attayde e Hansson 2001). Em ambientes eutróficos é possível observar uma grande variedade de recursos alimentares e, em especial, para zooplâncton onívoro, como é o caso de alguns indivíduos zooplânctônicos de maior tamanho (Auer et al., 2004; Segovia et al., 2015). Isto pode ser corroborado pela elevada a abundância de Cyclopidae (copepoditos e adultos), que possuem hábitos onívoros (Perbiche-Neves et al. 2007), na classe de maior de tamanho. Os grandes herbívoros (*Daphniidae* e *Moinidae*) apresentaram uma menor abundância, reforçando, ainda, a ausência de relação com o fitoplâncton, seu recurso preferencial (Allan, 1976). Vários estudos apontaram que a disponibilidade de alimento é o fator

regulador da abundância e do tamanho dos indivíduos em uma comunidade (Havens 1998; Jeppesen et al., 2010).

Neste sentido, efeitos positivos do estado trófico, reportados pelos nutrientes (diretamente ou indiretamente) parecem ser mais importantes para estruturação do tamanho corpóreo do zooplâncton do que os efeitos negativos mediados pela predação. Portanto, uma vez que as populações do zooplâncton de maior tamanho são capazes de coexistir com peixes e ser beneficiada pela presença destes, os efeitos diretos dos peixes, induzindo a mortalidade destas populações, pode ser bastante limitado (Vanni 1987; Declerck et al. 2003), e pode ser potencialmente compensado por efeitos positivos indiretos, como a disponibilidade de nutrientes (Vanni et al. 1997). Os resultados corroboram com estudos de Attayde e Hansson (2001), sendo assim possível sugerir que os peixes podem alterar a composição da comunidade zooplanctônica de grande porte indiretamente alterando a quantidade e a qualidade de seus recursos alimentares, tendo uma magnitude igual ou superior os efeitos da predação (Jurgens 2000; Jeppesen et al. 2002). Pode-se sugerir ainda que mesmo a predação tendo recebido menor importância, com a maior disponibilidade de nutrientes, o zooplâncton de maior tamanho pode ter compensado a pressão de predação com a substituição das perdas por meio do recrutamento de novos indivíduos, tendo em vista que a disponibilidade de recursos é um fator preponderante na produção de ovos (Neves et al. 2003).

É amplamente conhecido que organismos maiores possuem vantagens competitivas devido a sua alta eficiência de filtração para obtenção de alimento, o que os torna excelentes competidores, principalmente sobre os indivíduos menores (Bomfim et al., 2018); no entanto encontramos relação positiva e direta entre todas as classes de tamanho do zooplâncton, mediada pela influência dos peixes sobre o zooplâncton de maior tamanho., parece claro que os mecanismos de competição esperados entre o zooplâncton de maior tamanho e as demais classes de tamanho não foram evidentes, possivelmente porque a sinergia dos efeitos do estado trófico com os peixes atenuaram os efeitos secundários da competição exploratória (Hall et al. 1976).

Os resultados indicam portanto, que a perspectiva de que os efeitos do predador nos níveis tróficos mais baixos não podem ser vistos apenas como simples efeitos “descendentes” (mecanismo top-down), porque eles podem ocorrer através de

mecanismos “ascendentes” (mecanismo bottom-up) (Gillooly e Dodson 2000; Attayde e Hansson 2001). Este estudo pode que a estrutura de tamanho da comunidade zooplancônica é regulada simultaneamente por consumidores e recursos, mais a importância relativa dos controles top-down e bottom-up pode ser altamente variável (Bruce et al. 2010).

É possível afirmar, portanto, que a maioria das predições não foi corroborada, e diversos fatores específicos de regiões tropicais podem ter contribuído para os resultados encontrados. A pequena variação de temperatura (Parra et al. 2009), a baixa relação fitoplâncton-zooplâncton (Lazzaro 1997), lagos ricos em nutrientes constante de algas grandes (Quintana et al. 2015), onívoros generalizados pelos peixes (Iglesias et al. 2011), e o zooplâncton predominantemente de menor tamanho, comparado às regiões temperadas (Hart e Bychek 2011), certamente influenciaram os padrões encontrados. Na planície de inundação do Alto rio Paraná os ecossistemas estudados normalmente apresentam uma grande heterogeneidade ambiental, o que pode favorecer a alta diversidade de espécies e também as relações positivas entre o zooplâncton e os peixes. Isso porque, em ecossistemas heterogêneos a disponibilidade de habitats e esconderijo é maior, o que favorece presas e evita exclusão competitiva e reduz a intensidade de predação (Ortega et al. 2018).

Com os resultados encontrados é possível assumir que os modelos que descrevem os direcionadores do tamanho corporal do zooplâncton são desafiados quando aplicados em regiões tropicais (Gillooly e Dodson 2000). Ecossistemas aquáticos tropicais possuem teias de interações mais complexas, quando comparado a ambientes temperados (Gillooly and Dodson 2000). Nosso estudo reforça essa ideia, de que ambientes tropicais possuem condições heterogêneas complexas, e as previsões criadas podem não ser as ideais para explicar as interações que ocorrem nestes ecossistemas, e entender como a cadeia energética é afetada.

Assim, concluí-se que a estrutura de tamanho da comunidade zooplancônica é influenciada por múltiplos fatores presentes tanto por vias diretas quanto por vias indiretas, corroborando nossa hipótese. Ainda a força do efeito e os meios que estes efeitos ocorrem é altamente diversa, principalmente devido a heterogeneidade presente nos locais estudados. Devido a esse aspecto, sugerimos que novos estudos sejam realizados considerando fatores que aqui não foram analisados, como a comunidade

microbiana, para entender melhor o impacto do ambiente no tamanho corporal do zooplâncton, e assim o funcionamento dos ecossistemas aquáticos continentais tropicais.

REFERÊNCIAS

- Aka M, Pagano M, Saint-Jean L, et al (2000) Zooplankton variability in 49 shallow tropical reservoirs of Ivory Coast (West Africa). *Int Rev Hydrobiol*. [https://doi.org/10.1002/1522-2632\(200008\)85:4<491::AID-IROH491>3.0.CO;2-G](https://doi.org/10.1002/1522-2632(200008)85:4<491::AID-IROH491>3.0.CO;2-G)
- Allan JD (1976) Life History Patterns in Zooplankton. *Am Nat*. <https://doi.org/10.1086/283056>
- Attayde JL, Hansson LA (2001) The relative importance of fish predation and excretion effects on planktonic communities. *Limnol Oceanogr* 46:1001–1012. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.5.1001>
- 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. *J Plankton Res* 26:697–709. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh058>
- Basset A, L. Angelis D (2007) Body size mediated coexistence of consumers competing for resources in space. *Oikos* 116:1363–1377. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15702.x>
- Bomfim FF, Braghin LSM, Bonecker CC, Lansac-Tôha FA (2018) High food availability linked to dominance of small zooplankton in a subtropical floodplain. *Int Rev Hydrobiol* 103:26–34. <https://doi.org/10.1002/iroh.201701923>
- Bonecker CC, Azevedo F de, Simões NR (2011) Zooplankton body-size structure and biomass in tropical floodplain lakes: relationship with planktivorous fishes. *Acta Limnol Bras* 23:217–228. <https://doi.org/10.1590/s2179-975x2012005000005>
- Bonner N, Peters RH (1985) The Ecological Implications of Body Size. *J Appl Ecol*. <https://doi.org/10.2307/2403351>

- Bramm ME, Lassen MK, Liboriussen L, et al (2009) The role of light for fish-zooplankton-phytoplankton interactions during winter in shallow lakes - A climate change perspective. *Freshw Biol* 54:1093–1109. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02156.x>
- Brooks JL, Dodson SI (1965) Predation, body size, and composition of plankton. *Science* (80-) 150:28–35. <https://doi.org/10.1126/science.150.3692.28>
- Brucet S, Boix D, Quintana XD, et al (2010) Factors influencing zooplankton size structure at contrasting temperatures in coastal shallow lakes: Implications for effects of climate change. *Limnol Oceanogr* 55:1697–1711. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.4.1697>
- Burson A, Stomp M, Greenwell E, et al (2018) Competition for nutrients and light: testing advances in resource competition with a natural phytoplankton community. *Ecology* 99:1108–1118. <https://doi.org/10.1002/ecy.2187>
- Casemiro FA, Hahn NS, Fugi R (2002) Avaliação da dieta de *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000 (Osteichthyes, Tetragonopterinae) antes e após a formação do reservatório de Salto Caxias, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Sci - Biol Heal Sci* 24:419–425
- Daufresne M, Lengfellner K, Sommer U (2009) Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proc Natl Acad Sci U S A* 106:12788–12793. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>
- Souza M da C, Crossetti LO, Becker V (2018) Effects of temperature increase and nutrient enrichment on phytoplankton functional groups in a brazilian semi-arid reservoir. *Acta Limnol Bras* 30:. <https://doi.org/10.1590/s2179-975X7517>
- Declerck S, Geenens V, Podoor N, et al (2003) Intraspecific density dependence in the dynamics of zooplankton under hypertrophic conditions. *Can J Fish Aquat Sci* 60:919–928. <https://doi.org/10.1139/f03-077>
- Domingues CD, da Silva LHS, Rangel LM, et al (2017) Microbial Food-Web Drivers in Tropical Reservoirs. *Microb Ecol* 73:505–520. <https://doi.org/10.1007/s00248-016-0899-1>
- Egertson CJ, Downing JA (2004) Relationship of fish catch and composition to water

- quality in a suite of agriculturally eutrophic lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 61:1784–1796. <https://doi.org/10.1139/F04-109>
- Elmoor-Loureiro L (1997) Manual de identificação de cladóceros Limnicos do Brasil. Brasília: Universa
- Fanesi A, Wagner H, Becker A, Wilhelm C (2016) Temperature affects the partitioning of absorbed light energy in freshwater phytoplankton. *Freshw Biol*. <https://doi.org/10.1111/fwb.12777>
- Forster J, Hirst AG, Atkinson D (2012) Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. *Proc Natl Acad Sci U S A* 109:19310–19314. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210460109>
- Garzke J, Ismar SMH, Sommer U (2015) Climate change affects low trophic level marine consumers: warming decreases copepod size and abundance. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3130-4>
- Gelós M, Teixeira-de Mello F, Goyenola G, et al (2010) Seasonal and diel changes in fish activity and potential cascading effects in subtropical shallow lakes with different water transparency. *Hydrobiologia* 646:173–185. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0170-6>
- Ger KA, Urrutia-Cordero P, Frost PC, et al (2016) The interaction between cyanobacteria and zooplankton in a more eutrophic world. *Harmful Algae* 54:128–144. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.12.005>
- Ghadouani A, Pinel-Alloul B, Prepas EE (2003) Effects of experimentally induced cyanobacterial blooms on crustacean zooplankton communities. *Freshw Biol* 48:363–381. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01010.x>
- Gillooly JF, Dodson SI (2000) Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans. *Limnol Oceanogr* 45:22–30. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.1.0022>
- Grace JB, Michael Anderson T, Han O, Scheiner SM (2010) On the specification of structural equation models for ecological systems. *Ecol Monogr*. <https://doi.org/10.1890/09-0464.1>

- Hall DJ, Threlkeld ST, Burns CW, Crowley PH (1976) The Size-Efficiency Hypothesis and the Size Structure of Zooplankton Communities. *Annu Rev Ecol Syst.* <https://doi.org/10.1146/annurev.es.07.110176.001141>
- Hart RC, Bychek EA (2011) Body size in freshwater planktonic crustaceans: An overview of extrinsic determinants and modifying influences of biotic interactions. *Hydrobiologia* 668:61–108. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0400-y>
- Havens KE, Pinto-Coelho RM, Beklioglu M, et al (2015) Temperature effects on body size of freshwater crustacean zooplankton from Greenland to the tropics. *Hydrobiologia* 743:27–35. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2000-8>
- Hutchinson GE (1959) Why are there so many kinds of Animals? *Am Nat* XCIII
- Hutchinson GE, MacArthur RH (1959) A Theoretical Ecological Model of Size Distributions Among Species of Animals. *Am Nat.* <https://doi.org/10.1086/282063>
- Iglesias C, Mazzeo N, Meerhoff M, et al (2011) High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: Evidence from lakes, fish exclosures and surface sediments. *Hydrobiologia* 667:133–147. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0645-0>
- Jankowski KJ, Schindler DE, Horner-Devine MC (2014) Resource availability and spatial heterogeneity control bacterial community response to nutrient enrichment in lakes. *PLoS One* 9:. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086991>
- Jeppesen E, Jensen JP, Sondergaard M, et al (2000) Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: Changes along a phosphorus gradient. *Freshw Biol* 45:201–218. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00675.x>
- Jeppesen E, Jensen JP, Søndergaard M (2002) Response of phytoplankton, zooplankton, and fish to re-oligotrophication: An 11 year study of 23 Danish lakes. *Aquat Ecosyst Heal Manag.* <https://doi.org/10.1080/14634980260199945>
- Jeppesen E, Meerhoff M, Holmgren K, et al (2010) Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia* 646:73–90. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0171-5>
- Jurgens K (2000) The impact of metazooplankton on the structure of the microbial food

- web in a shallow, hypertrophic lake. *J Plankton Res.*
<https://doi.org/10.1093/plankt/22.6.1047>
- Lamparelli MC (2004) Graus de trofia em corpos d'água do Estado de São Paulo: avaliação dos métodos de monitoramento. *Inst Biociências.*
<https://doi.org/10.11606/T.41.2004.tde-20032006-075813>
- Lazzaro X (1997) Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? *SIL Proceedings, 1922-2010* 26:719–730. <https://doi.org/10.1080/03680770.1995.11900811>
- Lefcheck JS (2016) piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods Ecol Evol* 7:573–579.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12512>
- Litchman E, Klausmeier CA (2008) Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton. *Annu Rev Ecol Syst* 39:615–639.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173549>
- Matsumura Tundisi T (1986) Latitudinal distribution of Calanoida copepods in freshwater aquatic systems of Brazil. *Rev Bras Biol*
- Meerhoff M, Iglesias C, De Mello FT, et al (2007) Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshw Biol* 52:1009–1021.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01748.x>
- Mortzfeld BM, Taubenheim J, Klimovich A V., et al (2019) Temperature and insulin signaling regulate body size in Hydra by the Wnt and TGF-beta pathways. *Nat Commun* 10:1–13. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11136-6>
- Neves IF, Rocha O, Roche KF, Pinto AA (2003) Zooplankton community structure of two marginal lakes of the River Cuiabá (Mato Grosso, Brazil) with analysis of Rotifera and Cladocera diversity. *Braz J Biol.* <https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000200018>
- Öhlund G, Hedström P, Norman S, et al (2014) Temperature dependence of predation depends on the relative performance of predators and prey. *Proc R Soc B Biol Sci* 282:. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2254>

- Ortega JCG, Thomaz SM, Bini LM (2018) Experiments reveal that environmental heterogeneity increases species richness, but they are rarely designed to detect the underlying mechanisms. *Oecologia*. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4150-2>
- Ota RR, Deprá G de C, da Graça WJ, Pavanelli CS (2018) Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes: Revised, annotated and updated. *Neotrop Ichthyol*. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170094>
- Parra G, Matias NG, Guerrero F, Boavida MJ (2009) Short term fluctuations of zooplankton abundance during autumn circulation in two reservoirs with contrasting trophic state. *Limnetica*
- Pelicice FM, Agostinho AA (2006) Feeding ecology of fishes associated with *Egeria* spp. patches in a tropical reservoir, Brazil. *Ecol Freshw Fish* 15:10–19. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2005.00121.x>
- Perbiche-Neves G, Serafim Jr M, Ghidini AR, Brito L (2007) Spatial and temporal distribution of Copepoda (Cyclopoida and Calanoida) of an eutrophic reservoir in the basin of upper Iguazu River, Paraná, Brazil. *Acta Limnol Bras*
- Pinheiro JC, Bates DM (2000) Extending the Basic Linear. In: *Mixed Effect Models in S & S-Plus*
- Quintana XD, Arim M, Badosa A, et al (2014) Predation and competition effects on the size diversity of aquatic communities. *Aquat Sci* 77:45–57. <https://doi.org/10.1007/s00027-014-0368-1>
- R Core Team (2016) R Development Core Team. *R A Lang Environ Stat Comput*. <https://doi.org/http://www.R-project.org>
- Rejas D, Declerck S, Auwerkerken J, et al (2005) Plankton dynamics in a tropical floodplain lake: Fish, nutrients, and the relative importance of bottom-up and top-down control. *Freshw Biol* 50:52–69. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01306.x>
- Sampaio E V, Rocha O, Matsumura-Tundisi T, Tundisi JG (2002) Composition and abundance of zooplankton in the limnetic zone of seven reservoirs of the Paranapanema River, Brazil. *Brazilian J Biol* 62:525–545. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842002000300018>

- Santana-Porto E a., Andrian IF (2009) Trophic organization the ichthyofauna of two semilentic environments in a flood plain on the upper Paraná River, Brazil. *Acta Limnol Bras* 21:359–366
- Segovia BT, Pereira DG, Bini LM, et al (2014) The Role of Microorganisms in a Planktonic Food Web of a Floodplain Lake. *Microb Ecol* 69:225–233. <https://doi.org/10.1007/s00248-014-0486-2>
- Taylor Q, Cox CL (2019) Evidence of predation risk increases with body size in a diminutive snake. *J Zool* 307:141–148. <https://doi.org/10.1111/jzo.12627>
- Toledo A, Talarico M, Chinez S, Agudo E (1983) A aplicação de modelos simplificados para avaliação do processo de eutrofização em lagos e reservatórios tropicais. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENGENHARIA SANITÁRIA E AMBIENTAL
- Tönno I, Agasild H, Kõiv T, et al (2016) Algal diet of small-bodied crustacean zooplankton in a cyanobacteria-dominated eutrophic lake. *PLoS One* 11:1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154526>
- Turesson H, Brönmark C (2007) Predator-prey encounter rates in freshwater piscivores: Effects of prey density and water transparency. *Oecologia* 153:281–290. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0728-9>
- Utermöhl H (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *SIL Commun* 1953-1996 9:1–38. <https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>
- Vanni MJ (1987) Effects of food availability and fish predation on a zooplankton community. *Ecol Monogr* 57:61–88. <https://doi.org/10.2307/1942639>
- Vanni MJ, Layne CD (1997) Nutrient recycling and herbivory as mechanisms in the “top-down” effect of fish on algae in lakes. *Ecology* 78:21–40. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0021:NRAHAM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0021:NRAHAM]2.0.CO;2)
- Vanni MJ, Layne CD, Arnott SE (1997) “Top-down” trophic interactions in lakes: Effects of fish on nutrient dynamics. *Ecology* 78:1–20. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[0001:TDTIIL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[0001:TDTIIL]2.0.CO;2)

White EP, Ernest SKM, Kerkhoff AJ, Enquist BJ (2007) Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends Ecol Evol* 22:323–330. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.03.007>

Woodward G, Hildrew AG (2002) Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *J Anim Ecol*. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00669.x>

APÊNDICE A -Valores das variáveis explanatórias (M= média, DP = desvio padrão) estimados por lagoa (L1= Ventura, L2= Zé do Paco, L3= Capivara, L4= Jacaré, L5= Osmar, L6= Genipapo, L7= Clara, L8= Traíra, L9= Pousada, L10= Fechada, L11= Pousada das garças, L12= Aurélio), nos 6 períodos de amostragem, na planície de inundação do alto rio Paraná. T = temperatura da água (°C), S= transparência da água (m), Fito = abundância de fitoplâncton (ind ml⁻¹), Peixes = abundância de peixes potencialmente predadores (ind m⁻²), PT = fósforo total (µg L⁻¹) IET = índice de estado trófico de cada lagoa, de acordo com o valor médio, Class = classificação da lagoa de acordo com o índice (O = oligotrófico, M = mesotrófico, E = eutrófico).

	T		S		Fito		PT		Cl _a		Peixes		IET		
	M	DP	M	DP	M	DP	M	DP	M	DP	M	DP	M	DP	Class.
L1	25,1	4,6	0,62	0,38	807	381	48,5	16,4	15,3	18	505	432	51,1	10,2	M
L2	25,1	5,0	1,68	0,78	1028	575	24,2	12,3	5,2	2,2	73	68	58,3	17,5	E
L3	25,7	4,4	0,92	0,55	2532	3087	74,8	70,8	11,3	16	176	256	57,4	10,2	E
L4	24,8	4,3	1,08	0,76	2787	2460	44,4	20,2	37,1	52	312	578	55,4	9,2	E
L5	25,1	3,4	1,15	0,88	1332	1278	42,1	18,5	9,6	8,2	249	238	51,9	13,3	M
L6	24,9	4,1	1,16	0,68	430	487	33,9	16,5	6,5	7,9	497	857	50,2	5,1	M
L7	24,1	3,7	1,22	0,77	441	410	26,6	11,9	4,5	3,5	118	145	41,4	13,5	O
L8	25,0	3,9	1,01	0,34	4492	5721	92,3	93,8	25,2	29	619	1194	61,9	14,6	E
L9	26,1	3,6	1,08	0,56	26157	37353	102,1	103	30,9	28	691	874	67,0	19,4	E
L10	25,0	3,6	0,71	0,38	1010	557	77,9	39,1	22,1	35	517	541	54,2	6,8	M
L11	26,3	4,9	1,13	0,57	1263	1075	49,8	15,9	11,3	8,5	234	369	59,1	10,4	M
L12	25,3	3,8	0,98	0,37	2411	2490	93,1	43,7	13,2	4,3	121	109	59,7	13,9	M

APÊNDICE B - Valores mínimo, médio e máximo das variáveis explanatórias, estimados para as 12 lagoas, nos 6 períodos de amostragem, na planície de inundação do alto rio Paraná.

	Mínimo	Médio	Máximo
Temperatura da água (°C)	17,3	25,3	31,8
Fitoplâncton (ind ml ⁻¹)	40	3.837	90.991
Transparência da água (m)	0,20	1,06	3,98
Fósforo total (µg L ⁻¹)	9	53,83	270,93
Clorofila <i>a</i> (µg L ⁻¹)	0,5	15,4	143,3
IET	25	55	79
Peixes (ind m ²).	2	340	2.752

APÊNDICE C – Inventário faunístico da comunidade zooplancônica registrada nas 12 lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná, nos períodos de inverno e verão, em 2000, 2001, 2010 e 2011.

ROTIFERA

Asplanchnidae

Asplanchna sieboldi Leydig, 1854

Brachionidae

Brachionus calyciflorus Pallas 1766

Brachionus dolabratus Harring, 1915

Brachionus falcatus Zacharias, 1898

Brachionus forficula Wierzejski, 1891

Brachionus mirus Daday, 1905

Kellicotia bostoniensis Rousselet, 1908

Keratella americana Carlin, 1943

Keratella cochlearis Gosse, 1851

Keratella lenzi Hauer, 1953

Keratella tropica Apstein, 1907

Platyonus patulus O. F. Müller, 1786

Platytas quadricornis quadricornis Daday, 1905

Euchlanidae

Euchlanis dilatata Ehrenberg, 1832

Filiniidae

Filinia longiseta Ehrenberg, 1834

Filinia opoliensis Zacharias, 1891

Filinia terminalis Plate 1886

Gastropodidae

Ascomorpha ecaudis Perty, 1850

Ascomorpha ovalis Bergendal, 1892

Gastropus hyptopus Ehrenberg, 1938

Hexarthridae

Hexarthra intermedia Wiszniewski, 1929

Lecanidae

Lecane bulla Gosse, 1886

Lecane cornuta O.F. Muller, 1786

Lecane curvicornis Murray, 1913

Lecane leontina Turner, 1892

Lecane luna O. F. Müller, 1776

Lecane papuana Murray, 1913

Lecane proiecta Hauer, 1956

Lecane quadridentata Ehrenberg, 1832

Testudinellidae

Testudinella patina patina Hermann, 1783

Trichocercidae

Trichocerca bicristata Gosse, 1886

Trichocerca cylindrica cylindrica Imhof, 1891

Trichotria tetractis var. *similis* Stenroos, 1830

Synchaetidae

Polyarthra dolichoptera Idelson, 1925

Polyarthra vulgaris Carlin, 1943

Synchaeta oblonga Ehrenberg, 1831

Synchaeta pectinata Ehrenberg 1832

CLADOCERO

Bosminidae

Bosmina frey De Mello & Hebert, 1994
Bosmina hagemanni Stingelin, 1904
Bosmina tubicen Brehm, 1939
Bosminopsis deitersi Richard, 1895

Chydoridae

Alonella dadayi Birge, 1910
Anthalona verrucosa Sars, 1901
Chydorus eurynotus Sars, 1901
Chydorus pubescens Sars, 1901
Disparalona hamata Birge, 1879
Euryalona brasiliensis Brehm & Thomsen, 1936
Karualona muelleri Richard, 1897

Daphniidae

Ceriodaphnia cornuta Sars, 1886
Ceriodaphnia silvestrii Daday, 1903
Daphnia gessneri Herbst, 1967

Ilyocriptidae

Ilyocryptus spinifer Herrich, 1884

Macrothricidae

Machothrix squamosa Sars, 1901

Moinidae

Moina micrura Kurz, 1874

Moina minuta Hansen, 1899

Moina reticulata Daday, 1905

Sididae

Diaphanosoma birgei Korineck, 1981
Diaphanosoma brevireme Sars, 1901

Diaphanosoma spinulosum Herbst, 1975

COPEPODA**Cyclopidae**

Thermocyclops decipiens Kiefer, 1929
Thermocyclops minutus Lowndes, 1934

Diaptomidae

Notodiaptomus henseni Dahl, 1894
Notodiaptomus iheringi Wright, 1935

APÊNDICE D - Lista das espécies de peixes potencialmente zooplânctófagos

Astyanax fasciatus (Cuvier, 1819)

Apareiodon affinis (Steindachner, 1879)

Aphyocharax anisitsi (Eigenmann & Kennedy, 1903)

Apistogramma commbrae (Regan, 1906)

Astronotus crassipinnis (Heckel, 1840)

Aphyocharax dentatus (Eigenmann & Kennedy, 1903)

Acestrorhynchus lacustris (Lütken, 1875)

Astyanax lacustris (Lütken, 1875)

Piabarchus stramineus (Eigenmann, 1908)

Characidium zebra (Eigenmann, 1909)

Crenicichla britskii (Kullander, 1982)

Cyphocharax modestus (Fernández-Yépez, 1948)
Cyphocharax nagelii (Steindachner, 1881)
Cichlasoma paranaense (Kullander, 1983)
Eigenmannia virescens (Valenciennes, 1836)
Hyphessobrycon eques (Steindachner, 1882)
Hoplerythrinus unitaeniatus (Spix & Agassiz, 1829)
Leporinus lacustris (Amaral Campos), 1945
Moenkhausia gracilima Eigenmann, 1908
Moenkhausia bonita Benine, Castro & Sabino, 2004
Piabarcus analis (Eigenmann, 1914)
Pimelodella avanhandavae. (Eigenmann, 1917)
Pimelodella gracilis (Valenciennes, 1835)
Roeboides descalvadensis (Fowler, 1932)
Serrapinnus calliurus (Boulenger, 1900)
Steindachnerina insculpta (Fernández-Yépez, 1948)
Serrasalmus marginatus Valenciennes, 1837
Serrapinnus notomelas (Eigenmann, 1915)
Serrasalmus maculatus Kner, 1858