

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA JÚLIO DE MESQUITA FILHO – UNESP
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS - CAMPUS DE BOTUCATU
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – ZOOLOGIA

O papel da comunidade zooplanctônica em estados limnológicos alternativos em uma lagoa rasa

Maria Carolina de Almeida Castilho

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade Estadual
Paulista – Campus de Botucatu, como
parte dos requisitos para a obtenção do
título de Doutora em Ciências Biológicas,
Área de concentração: Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Raoul Henry

Botucatu, 2018

“Aponta pra fé e rema”

L.H., 2007

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Castilho, Maria Carolina de Almeida.

O papel da comunidade zooplanctônica em estados
limnológicos alternativos em uma lagoa rasa / Maria
Carolina de Almeida Castilho. - Botucatu, 2018

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista
"Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de
Botucatu

Orientador: Raoul Henry

Capes: 20502001

1. Zooplâncton. 2. Herbivoria. 3. Lagoas. 4.
Fitoplâncton de água doce. 5. Limnologia.

Palavras-chave: estados alternativos; lagoa rasa; pressão
de herbivoria; zooplâncton.

Agradecimentos

Ao Prof. Raoul pela confiança e incentivo depositado em meu trabalho ao longo destes quatro anos. Por todas as oportunidades que me deu para ministrar cursos, contribuindo enormemente com minha experiência didática.

À Dra. Carla Ferragut coordenadora do projeto “Influência da heterogeneidade espacial sobre a estrutura das comunidades algais, zooplancônicas, zoobentônicas e de macroinvertebrados associados à macrófitas aquáticas nas Lagoas das Ninfeias e do Barbosa em diferentes estados limnológicos” no qual minha tese está inserida, agradeço pela confiança e troca de experiência nestes quatro anos. Foi enriquecedor trabalhar em parceria com outro grupo de pesquisa e conhecer um pouco mais sobre a dinâmica das comunidades algais.

À profa. Dra. Maria José dos Santos Wisniewski responsável por iniciar minha formação como limnóloga.

Ao prof. Dr. Luc de Meester pela oportunidade de integrar sua equipe por quatro meses, foi uma valiosa experiência. A todos os colegas do laboratório de Ecologia, Evolução e Conservação, em especial Dr. Sameer Padhye, Ms. Fábio Toshio Hanashiro, Dr. Pieter Lemmens e Dr. Andros Gianuca que contribuíram com o andamento da minha pesquisa na KULeuven.

Ao Prof. Dr. Marcos Gomes Nogueira e à Profa. Dra. Virgínia Sanches Uieda, com os quais tive a oportunidade de fazer estágio docência, agradeço pela experiência adquirida ao acompanhar dois grandes professores.

Ao Dr. Jorge Portinho pela amizade, incentivo e troca de ideias constantes, desde que cheguei a Botucatu até minha estada na Bélgica. E pelas valiosas sugestões nesta fase final de escrita.

Ao Dr. Danilo Naliato pela amizade e constante disposição em contribuir com ótimas sugestões e análises.

Aos meus pais por sempre me incentivarem a seguir na carreira acadêmica. E toda minha família, Bil, Gabriela, Lala, Lucas, Geórgia e Bruno por todo apoio.

À Dra. Lidiane Cristina Silva por me receber em São Carlos e pela luz inicial nas análises de diversidade funcional.

À Ms. Daniela Petrim pela longa amizade, constante incentivo, grande ajuda com a bibliografia da minha qualificação. E principalmente, pela enorme paciência em ajudar a rodar as análises de diversidade funcional.

À Luana, Dani e Matinho por todo apoio e amizade nesta fase final. Marco Aurélio por contribuir com a elegância do Capítulo II.

À Thais, Stephanie, Dany, Camila e Jaque pela amizade e incentivo.

À Natália Kaori por me recepcionar em Botucatu assim que cheguei.

A todos os amigos do laboratório, Jorge, Danilo, Matinho, Marco Aurélio, Eduardo, Ju, Dani, Luana, Reinaldo, Carol, Mirian, Paula, Maria Inês, Ana Liz, James, Carolzinha, Ana, Marina, Joyce, Laís, Fran, Valter, Pedro e Érica por todas as risadas e conversas. Vocês tornaram o trabalho mais leve e divertido.

A todos os amigos da Seção de Ecologia do Instituto de Botânica, Thiago, Mayara, Diego, Richard, Simone baiana, Simone, Samantha, Krysna, Elaine, Stéfano e Lucineide pela ajuda nas coletas e me receber tão bem no Botânico.

Ao Dr. Thiago Rodrigues Santos pela constante troca de informações e ideias ao longo destes quatro anos de doutorado.

Ao Prof. Dr. Carlos Bicudo e a Profa. Dra. Denise Bicudo por nos recepcionarem tão bem durante nossas coletas na Lagoa das Ninféias.

À Dorinha por toda ajuda nas coletas, simpatia e muitas risadas.

Ao Hamilton pela ajuda no departamento e por contribuir com o bom andamento de todas as coletas do projeto.

A Dona Maria por manter nosso laboratório limpo e principalmente pelo seu bom humor contagiante.

Ao Miguel e Joaquim pela ajuda nas coletas na Lagoa do Barbosa.

A todos os professores do departamento de Zoologia pelo conhecimento transmitido.

A todos os técnicos do IBB, em especial Hamilton, Flávio, Sílvio e Carol, sempre dispostos a solucionar pequenos imprevistos. As secretárias Ju e Roseli sempre tão solícitas e eficientes.

A todos os funcionários da Seção de Pós-Graduação, em especial ao Davi que sempre me atendeu prontamente.

E finalmente à Capes, pela concessão da bolsa de doutorado no Brasil e doutorado sanduíche no exterior - PDSE.

Sumário

Introdução Geral	7
Capítulo I: Papel dos grupos funcionais zooplanctônicos em estados limnológicos alternativos em uma lagoa rasa tropical	12
Resumo	13
Introdução	14
Objetivos e hipóteses	17
Materiais e Métodos	18
Resultados	24
Discussão	49
Conclusões	54
Referências	55
Capítulo II: Biomassa e pressão de herbivoria do zooplâncton em estados limnológicos alternativos de lagoa tropical	59
Resumo	60
Introdução	61
Objetivos e hipóteses	63
Materiais e Métodos	64
Resultados	69
Discussão	95
Conclusões	100
Referências	101
Capítulo III: Herbivoria por cladóceros pelágicos e associados a macrófitas	106
Resumo	107
Introdução	108
Objetivos e hipóteses	110
Materiais e Métodos	111

Resultados.....	114
Discussão	124
Conclusões.....	127
Referências	128
Comentários Finais	132

Introdução Geral

Devido a sua grande distribuição em todo o mundo, lagos rasos são ambientes que desempenham importantes serviços ecossistêmicos (aquicultura, irrigação agrícola, produtividade biológica e abastecimento de água). São também suscetíveis às atividades humanas e representam um dos tipos de ecossistemas mais rapidamente afetados por perturbações externas, como mudanças climáticas (Jeppensen et al., 2009; Moss et al., 2009). São bastante sensíveis à variabilidade climática, como em balanços hidrológicos envolvendo evaporação e precipitação, pois têm grande razão superfície/volume (Coops et al., 2003).

Além dos fatores acima citados, lagos rasos podem responder também de forma diferente dos outros sistemas aquáticos a perturbações externas, pois são capazes de mudança em estados distintos, os chamados estados alternativos (Meerhoff et al., 2012), tornando-se instáveis diante destas perturbações.

Lagos rasos são reconhecidos pela alternância entre dois estados limnológicos, águas claras e águas turvas (Scheffer et al., 1993). Este processo de mudança é devido à flutuação nas concentrações de nutrientes, que sustenta abundante comunidade fitoplanctônica, atuando nos mecanismos biológicos e físico-químicos relacionados à presença e ausência de macrófitas e turbidez da água.

A teoria dos estados alternativos surgiu de estudos realizados em lagos rasos na região temperada (Scheffer et al., 1993; 2001). Na última década, investigações realizadas nas regiões tropicais e subtropicais buscaram comprovar a aplicação desta teoria nestes ambientes (Jeppensen et al., 2007; Meerhof et al., 2007; Kosten et al.; 2012). Estes estudos apontam que flutuações na concentração de nutrientes, mudanças no nível da água e aumento na temperatura são fatores que desencadeiam a alternância do estado de águas claras ao estado de águas turvas, dominado por algas verdes filamentosas.

Em ambientes temperados sabe-se que o zooplâncton desempenha relevante papel na mudança entre os estados alternativos (Lampert, 1986). A biomassa zooplanctônica é essencial para quantificação de interações tróficas, o que leva a avanços nas avaliações do papel do zooplâncton na dinâmica trófica do ambiente (Bozelli & Huszar, 2003). A medida da biomassa é também útil para avaliar a herbivoria exercida por organismos zooplanctônicos sobre o fitoplâncton (Matsumura-Tundisi, 1999; Espíndola et al., 2000).

Mudanças na biomassa e comprimento corporal dos organismos zooplanctônicos podem ser responsáveis pela mudança do estado de águas turvas para as águas claras (Roelke et al., 2007). Uma vez que uma maior biomassa zooplanctônica representa grande pressão de herbivoria, acarretando um decréscimo na abundância fitoplanctônica. Segundo Lampert (1986), o zooplâncton é capaz de consumir de 80-100% da biomassa fitoplanctônica em um ambiente. Os organismos zooplanctônicos selecionam o fitoplâncton pelo tamanho e constituição, alterando a composição e a biomassa fitoplanctônica (Symons et al., 2012).

O crescimento do macrozooplâncton é maior com o aumento da biomassa fitoplanctônica, indicando que a pressão de herbivoria é maior nas águas claras do que nas águas turvas (Muylaert et al., 2003).

Na região tropical, grandes *Daphnia* são ausentes, e *Diaphanosoma* e *Moina* são os principais cladóceros filtradores (Fernando, 2002). Em experimentos de herbivoria, Pagano (2008) observou que há partição alimentar entre *Diaphanosoma*, *Moina* e *Brachionus*. *Diaphanosoma* é menos eficiente no controle de florações algais, preferindo espécies menores de algas.

Assim, conhecer mais sobre os fatores que influenciam a relação entre tamanho corporal e taxas de herbivoria da comunidade zooplanctônica levará a uma melhor compreensão do funcionamento das comunidades planctônicas e redes alimentares.

O impacto das atividades humanas nas últimas décadas causou aceleração nas taxas de extinção de espécies (Pimm et al., 2014). A perda de espécies reduz as taxas de processos ecossistêmicos, afetando o funcionamento do ecossistema e o provimento de serviços ecossistêmicos (Naeem et al., 2012).

As medições clássicas de biodiversidade, como a riqueza de espécies e índices de diversidade (Shannon, Simpson) baseiam-se em 3 pressupostos: i) todas as espécies são iguais e tem a mesma importância no ambiente; ii) todos os indivíduos são iguais (independente do tamanho); iii) a abundância de cada espécie foi avaliada corretamente (Magurran, 2004).

Há uma relação positiva entre a biodiversidade e o funcionamento do ecossistema (Cardinale et al., 2012). No entanto, o funcionamento do ecossistema varia mesmo quando a riqueza é mantida constante (Cardinale et al., 2006). Esta variação ocorre por diferenças de dimensão do nicho e aspectos evolutivos entre as espécies presentes. Isto faz necessário o uso de índices biológicos que integram semelhanças ecológicas das espécies, pois muitas vezes há diferença no uso de recursos e na eficiência de absorção destes recursos (Carroll et al., 2011). Devido a

tais diferenças, a extinção de determinada espécie pode ter grande impacto na dinâmica ecossistêmica.

Os índices de diversidade funcional incorporam informações sobre traços funcionais, fornecendo uma única métrica para identificar semelhanças e diferenças ecológicas entre as espécies, constituindo importante ferramenta para elucidar mecanismos biológicos no funcionamento do ecossistema (Hillebrand & Matthiessen, 2009; Litchman et al., 2013).

Para o zooplâncton, os traços funcionais mais utilizados são aqueles associados ao hábito alimentar, à preferência de habitat, à forma de captura do alimento, à reprodução e às taxas de crescimento (Barnett et al., 2007; Litchman et al., 2013). Os traços referidos permitem fazer inferências sobre as relações tróficas existentes nos ambientes aquáticos.

A dinâmica de sistemas tropicais e subtropicais é menos conhecida, embora as diferenças em termos de estrutura da cadeia alimentar e a predominância de macrófitas (incluindo vegetação flutuante) em sistemas tropicais sejam muito diferentes e mais complexas daquelas de ambientes temperados (Meerhoff et al., 2007; Von Ruckert & Giani, 2008). Diante disso, buscamos compreender o papel do zooplâncton em uma lagoa rasa na região tropical, relacionando a estrutura da comunidade zooplancônica e sua pressão de herbivoria às variáveis limnológicas controladoras da eventual alternância de estados.

No primeiro capítulo apresentamos os resultados obtidos durante um ano de coletas mensais na Lagoa das Ninféias, onde a abundância e grupos funcionais do zooplâncton do ambiente são associados a possíveis estados alternativos, caracterizados pela flutuação sazonal das variáveis limnológicas.

No segundo capítulo relacionamos a biomassa zooplancônica da Lagoa das Ninféias e sua pressão de herbivoria, calculada com dados observacionais de biomassa zooplancônica e fitoplancônica, à alternância de estados, com resultados obtidos em coletas bimestrais ao longo do ano de 2014.

No terceiro capítulo, trazemos dados de estudo experimental sobre as taxas de herbivoria de dez espécies de Cladocera. Buscamos relacionar a pressão de herbivoria à variação de temperatura, simulando cenários de mudança climática. Também buscamos identificar interações positivas e antagônicas, testando competição entre as espécies em estudo.

Referências

- Barnett, AJ, Finlay, K & Beisner, BE. 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshwater Biology*, 52, 796–813.
- Bozelli, RL & Huszar, VLM. 2003. Comunidades Fito e Zooplanctônicas Continentais em Tempo de Avaliação. *LIMNOtemas. Sociedade Brasileira de Limnologia*, 3:1-32.
- Cardinale BJ, Srivastava DS, Emmett Duffy J, Wright JP, Downing AL, Sankaran M & Jouseau C. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443, 989–992. (doi:10.1038/nature05202)
- Cardinale BJ et al. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59–67. (doi:10. 1038/nature11148)
- Carroll IT, Cardinale BJ & Nisbet RM. 2011. Niche and fitness differences relate the maintenance of diversity to ecosystem function. *Ecology* 92, 1157–1165. (doi:10.1890/10-0302.1)
- Coops, H, Bekliog̃lu, M & Chrisman, TL. 2003. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems - workshop conclusions. *Hydrobiologia* 506, 23–27.
- Espíndola, ELG, Matsumura-Tundisi, T, Rietzler, AC & Tundisi, JG. 2000. Spatial heterogeneity of Tucuruí Reservoir (State of Pará, Amazonia, Brazil) and distribution of zooplankton species. *Revista Brasileira de Biologia*, 60: 179-194.
- Fernando CH. 2002. Zooplankton and tropical freshwater fisheries. In: Fernando CH (ed) *A guide to tropical freshwater zooplankton. Identification, Ecology and Impact on Fisheries*, Backhuys Publishers, Leiden, pp 255–280.
- Hillebrand H & Matthiessen B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecol. Lett.* 12, 1405–1419. (doi:10.1111/j.1461-0248.2009.01388.x)
- Jeppesen, E, Meerhoff, M, Jakobsen, BA, Hansen, RS, Sondergaard, M, Jensen, JP, Lauridsen, TL, Mazzeo, N & Branco, C. 2007. Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation: the successful strategy depends on lake size and climate. *Hydrobiologia* 581, 269–288.
- Kosten, S, Vernooij, M, Van Nes, EH, Sagrarios, MLG, Clevers, JGP & Scheffer, M. 2012. Bimodal transparency as an indicator for alternative states in South American lakes. *Freshwater Biology*, 57:1191–1201.
- Lampert, W, Fleckner, W, Rai, H & Taylor, BE. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. *Limnol. & Oceanogr.*, 31(3):478-490.
- Litchman, E, Ohman, MD & Kiorboe, T. 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research*, 35: 473–484.
- Magurran, AE. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science Ltd, Oxford.

Matsumura-Tundisi, T. 1999. Diversidade de zooplâncton em represas do Brasil. In: HENRY, R. ed. Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais. Botucatu, FUNDIBIO/FAPESP. p.39-54.

Meerhoff M, Iglesias C, Teixeira de Mello F, Clemente JM, Jensen E, Lauridsen TL, Jeppesen E. 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biol* 52:1009–1021.

Meerhoff M, Teixeira-de Mello F, Kruk C, Alonso C, Gonzalez- Bergonzoni I, Pacheco JP et al. 2012. Environmental warming in shallow lakes: a review of potential changes in community structure as evidenced from space--for-time substitution approaches. *Adv Ecol Res* 46:259–349.

Muylaert, K, Declerk, S, Geenens, V, Wichelen, JV, Degans, H, Vandekerckhove, J, der Gucht, KV, Vloemans, N, Rommens, W, Rejas, D, Urrutia, R, Sabbe, K, Gillis, M, Decler, K, De Meester, L & Vyverman, W. 2003. Zooplankton, phytoplankton and the microbial food web in two turbid and two clearwater shallow lakes in Belgium. *Aquatic Ecology*, 3:137–150.

Naeem S, Duffy JE & Zavaleta E. 2012. The functions of biological diversity in an age of extinction. *Science* 336, 1401–1406. (doi:10.1126/science.1215855)

Pagano, M. 2008. Feeding of tropical cladocerans (*Moina micrura*, *Diaphanosoma excisum* and rotifer *Brachionus calyciflorus*) on natural phytoplankton: effect of phytoplankton size-structure. *Journal of Plankton Reserch* 30 (4):401-414.

Pimm SL, Jenkins CN, Abell R, Brooks TM, Gittleman JL, Joppa LN, Raven PH, Roberts CM & Sexton JO. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* 344, 1246752. (doi:10.1126/science.1246752)

Roelke, DL, Zohary, T, Hambright, DK, & Montoya, JV. 2007. Alternative states in the phytoplankton of Lake Kinneret, Israel (Sea of Galilee). *Freshwater Biology*, 52:399–411.

Scheffer, M, Hosper, SH, Meijer, ML, Moss, B, Jeppesen, E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol. Evol.* 8, 275–279.

Scheffer, M, Carpenter, S, Foley, JA, Folke, C & Walker, B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591–596.

Symons, CC, Arnott, SE & Sweetman, JN. 2012. Grazing rates of crustacean zooplankton communities on intact phytoplankton communities in Canadian Subarctic lakes and ponds. *Hydrobiologia*, 694:131–141.

Von Ruckertand, G & Giani, A. 2008. Biological interactions in the plankton community of a tropical eutrophic reservoir: is the phytoplankton controlled by zooplankton? *Journal of Plankton Research*, 30 (10):1157-1168.

**Capítulo I: Papel dos grupos funcionais
zooplanctônicos em estados limnológicos alternativos
em uma lagoa rasa tropical**

Resumo

Estados alternativos em lagos rasos são caracterizados pela alternância do domínio de macrófitas em águas claras e fitoplâncton em águas turvas. Os fatores controladores característicos dos estados alternativos de ambientes lacustres são de natureza abiótica e biótica, tais como a disponibilidade de nutrientes (fósforo) no sedimento e na coluna d'água, variação da profundidade da zona eufótica, grau de mistura hidráulica, profundidade do local, re-suspensão do sedimento, herbivoria e predação. Diversos estudos foram desenvolvidos nas regiões temperadas e boreal enfocando a teoria dos estados alternativos demonstrando que a estrutura da cadeia alimentar difere nos dois estados. Conhecer o papel do zooplâncton nos estados alternativos é fundamental para compreensão deste fenômeno. A diversidade funcional leva em consideração atributos das espécies que relacionam a estrutura das comunidades ao funcionamento dos ecossistemas. Buscamos verificar a participação da comunidade zooplanctônica, utilizando grupos funcionais como ferramenta para elucidar seu papel na alternância dos estados de águas claras e águas turvas numa lagoa rasa na região tropical. Para acompanhar as modificações na estrutura da comunidade zooplanctônica e indicar as variáveis limnológicas controladoras, foram realizadas coletas mensais durante um ano em três estações de amostragem (uma na região limnética e duas na região litorânea, com presença de bancos de macrófitas) na Lagoa das Ninféias. O ano de 2014 foi atípico com relação ao regime de chuvas, o que influenciou a flutuação sazonal das variáveis limnológicas nas diferentes regiões da lagoa. Foi observada alternância entre o estado de águas claras, no período seco, e o estado de águas turvas no período chuvoso. O primeiro estado é caracterizado por elevados valores de material em suspensão, de condutividade elétrica e de nutrientes totais. No segundo estado, radiação subaquática mais elevada foi observada. Os táxons mais representativos em abundância durante o estudo foram *Polyarthra vulgaris*, *Kellicotia bostoniensis*, *Bosminopsis deitersi* e as formas jovens de Cyclopoida. Não foi observada marcante correlação entre a distribuição dos grupos funcionais e as variáveis limnológicas durante o estudo. Por outro lado, gêneros de Cladocera mostram através de sua distribuição preferências quanto aos estados alternativos. *Daphnia* é comum nas águas claras e os demais cladóceros se tornaram mais abundantes nas águas turvas. Diferentemente do observado para estados limnológicos alternativos em lagos rasos de ambientes temperados e boreais, o zooplâncton não exerceu forte influência na alternância destes estados.

Palavras-chave: zooplâncton, herbivoria, pressão de predação, águas claras, águas turvas, estados alternativos.

Introdução

Os estados alternativos em lagos rasos são caracterizados pela alternância do predomínio de macrófitas em águas claras e fitoplâncton em águas turvas (Scheffer, 1993; Scheffer et al., 2001). Os fatores controladores característicos dos estados alternativos de ambientes lacustres são de natureza abiótica e biótica, tais como a disponibilidade de nutrientes (fósforo) no sedimento e na coluna d'água, variação da profundidade da zona eufótica, grau de mistura hidráulica, profundidade do local, re-suspensão do sedimento, herbivoria e predação (Bayley & Prather, 2003; Roelke et al., 2007).

Em relação à concentração de nutrientes, em especial de fósforo total, quando há predomínio de algas e águas turvas varia de intermediária a alta (Jeppensen et al., 1998), e no estado alternativo de águas claras, predomínio de vegetação submersa e baixas concentrações de fósforo são constatados.

A decomposição das plantas aquáticas, quando senescentes, desencadeia a mudança para o estado de águas turvas (Roelke et al., 2007). A decomposição da matéria orgânica oriunda da degradação das macrófitas no sedimento pode levar a condições anóxicas na superfície do sedimento. Nesta condição há liberação de fósforo, o que permite um aumento das populações fitoplanctônicas na coluna d'água e a diminuição da penetração da luz, caracterizando o estado de águas turvas (Scheffer & van Nes, 2007).

Nas águas turvas, o desaparecimento das macrófitas causa perda da diversidade da fauna, pois os animais associados à vegetação também desaparecem e, conseqüentemente uma elevada biomassa algal é observada (Scheffer et al., 2001), pois as populações de seus predadores ficam reduzidas. Assim, as macrófitas desempenham um importante papel nos mecanismos de *feedback* no período de águas claras, pois diminuem a re-suspensão do sedimento, facilitando a sedimentação, absorvem nutrientes tendo as algas como competidores e servem de refúgio para organismos zooplancônicos, protegendo-os de predadores (Van Nes et al., 2007). O controle do zooplâncton sobre o fitoplâncton é favorecido pela presença de vegetação, pois as macrófitas aquáticas funcionam como refúgio para grandes herbívoros, como *Daphnia*, protegendo-os de peixes planctívoros (Lampert et al., 1986; Scheffer et al., 2007).

Além disso, as macrófitas excretam substâncias alelopáticas que impedem o desenvolvimento de algumas espécies de algas. Por outro lado, as águas turvas determinam uma diminuição da penetração de luz, reduzindo o desenvolvimento da

vegetação submersa (Scheffer et al., 1993), o que pode gerar elevadas concentrações de nutrientes e predomínio de fitoplâncton.

Além dos fatores biológicos, a variação no nível da água do lago também pode afetar o estabelecimento das macrófitas, sendo um gatilho para alternância dos estados (Scheffer et al., 2007).

Diversos estudos foram desenvolvidos nas regiões temperadas e boreal demonstrando que a estrutura da cadeia alimentar difere nos dois estados alternativos (Lampert et al., 1986; Luecke et al., 1990; Scheffer et al., 2007; Williamson et al., 2007). Lampert et al. (1986) associaram a variação sazonal na densidade de *Daphnia* em um lago eutrófico, à mudança de estado do ambiente lacustre. Elevadas densidades foram registradas no final da primavera, enquanto que baixas densidades observadas no início do verão. Isto provavelmente ocorreu devido a forte herbivoria seletiva exercida sobre o fitoplâncton no final da primavera. De tal forma, que apenas espécies de algas com baixo valor nutricional, clorofíceas coloniais e cianofíceas, dominaram no início do verão, determinando um declínio da população de *Daphnia*. Outra explicação atribuída à redução da densidade deste cladócero é que no início do verão, com o aumento da temperatura, há maior consumo de zooplâncton por peixes planctívoros e invertebrados.

A dinâmica de sistemas tropicais e subtropicais é menos conhecida, sabe-se apenas que o controle do zooplâncton no fitoplâncton é menos evidente, pois as interações são mais complexas do que aquelas observadas na região temperada (Meerhoff et al., 2007; Von Ruckert & Giani, 2008).

Em estudo envolvendo vários ambientes lacustres da América do Sul, Kosten et al. (2012) concluíram que organismos zooplanctônicos pouco atuam na mudança de estados, pois a presença de peixes planctívoros e invertebrados predadores do zooplâncton na região litoral, próximo aos bancos de macrófitas, impedem que estas plantas sejam utilizadas como refúgio pelo zooplâncton. Assim, os organismos desta comunidade exercem uma baixa pressão de pastagem sobre algas e o perifiton desta região, pouco afetando a transparência da água.

Portanto, conhecer a estrutura da comunidade zooplanctônica de ambientes tropicais é fundamental para elucidar a dinâmica dos estados alternativos em lagos rasos tropicais.

As medições clássicas de biodiversidade, como a riqueza de espécies e índices de diversidade (Shannon, Simpson) baseiam em três pressupostos: i) todas as espécies são iguais e tem a mesma importância no ambiente; ii) todos os indivíduos

são iguais (independente do tamanho); iii) a abundância de cada espécie foi avaliada corretamente (Magurran, 2005).

Há uma relação positiva entre a biodiversidade e o funcionamento do ecossistema (Cardinale et al., 2012). No entanto, as funções ecossistêmicas variam mesmo quando a riqueza é mantida constante (Cardinale et al., 2006). Esta variação é devida a diferenças na realização do nicho e aspectos evolutivos entre as espécies presentes. Isto torna necessário o uso de índices biológicos que integram semelhanças ecológicas das espécies, pois muitas vezes há diferença no uso de recursos e na eficiência de absorção destes recursos (Carrol et al., 2011). Devido a tais diferenças, a extinção de determinada espécie tem grande impacto na dinâmica ecossistêmica.

A diversidade funcional leva em consideração atributos das espécies que relacionam a estrutura das comunidades ao funcionamento dos ecossistemas. Dentre estes atributos, estão características morfológicas, comportamentais e ecofisiológicas (Rosado et al., 2013; Litchman et al., 2013). Ao levar em conta atributos ecologicamente relevantes das espécies, a diversidade funcional apresenta-se como boa preditora de processos e funcionamento ecossistêmicos (Tilman et al., 1997; Díaz & Cabido, 2001; Bello et al., 2010; Mouillot et al., 2011).

Para o zooplâncton, os traços funcionais mais utilizados são aqueles associados ao hábito alimentar, à preferência de habitat, à forma de captura do alimento, à reprodução e às taxas de crescimento (Barnett et al., 2007; Litchman et al., 2013). Os traços referidos permitem fazer inferências sobre as relações tróficas existentes nos ambientes aquáticos.

Diante disto, este estudo propõe verificar a participação da comunidade zooplanctônica, elucidando o seu papel na alternância dos estados de águas claras e águas turvas numa lagoa rasa na região tropical. Se a composição e a abundância das espécies zooplanctônicas variam em função de alteração dos estados, qual será o grupo funcional predominante em cada estado?

Objetivos e hipóteses

Objetivo geral: Identificar a variação anual da estrutura e do papel funcional da comunidade zooplanctônica e relacionar tais variações aos estados limnológicos alternativos, águas claras e águas turvas.

Hipóteses: O ecossistema selecionado (a Lagoa das Ninféias) é um ambiente artificial, pequeno e controlado, com elevada cobertura de macrófitas, e apresenta alternância entre os dois estados, águas claras e águas turvas como reportado para lagos rasos temperados. Estes dois estados limnológicos afetam a dinâmica da comunidade zooplanctônica presente neste ecossistema.

Objetivos específicos: i) comprovar a ocorrência de estados limnológicos alternativos na Lagoa das Ninféias; ii) avaliar a duração e a mudança de estado no ambiente por meio da medida da profundidade da zona eufótica; iii) determinar se há variação na concentração de nutrientes nos dois estados alternativos; iv) definir eventuais variações mensais nas condições limnológicas das estações de amostragem selecionadas (região Pelágica, região Litorânea Funda e região Litorânea Rasa); v) identificar a variação anual, baseada em amostragem com frequência mensal, da estrutura do zooplâncton nas três estações de coleta; vii) identificar os fatores ambientais que controlam a dinâmica da comunidade zooplanctônica.

Materiais e Métodos

Área de Estudo

A Lagoa das Ninféias está localizada no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI) (23°38' S, 46°37' W) e inserida na malha urbana de São Paulo. É um açude formado pelo barramento do córrego Pirarungaua, com finalidade paisagística no Jardim Botânico de São Paulo (Figura 1). É um reservatório raso e mesotrófico que possui área de 5.433m², profundidade máxima de 3,6m, profundidade média 1,3m e tempo de residência de 7,2 dias. Apresenta extensa região litorânea e com grande abundância de macrófitas aquáticas (Bicudo et al., 2002).

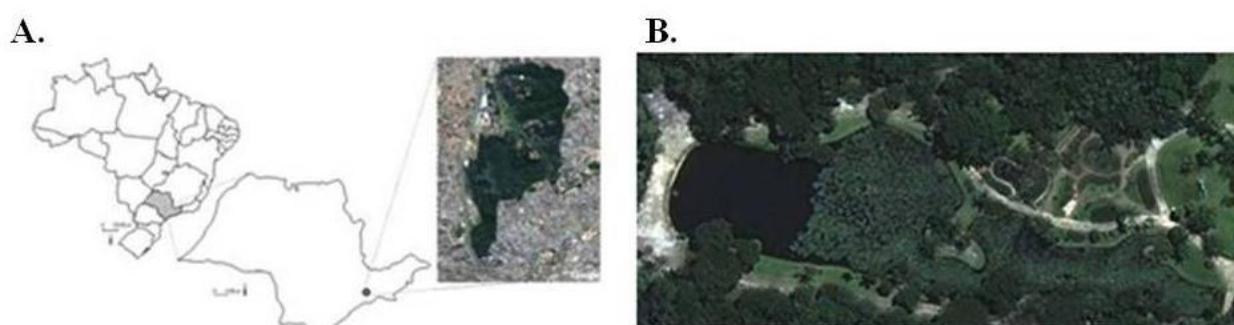


Figura 1. (A) Mapa do Brasil destacando o Estado de São Paulo e a localização aproximada do PEFI; (B) Lagoa das Ninféias, vista do satélite (<http://www.earth.google.com> em 20/11/2009).

Delineamento amostral

Para acompanhar as modificações na estrutura da comunidade zooplancônica e indicar as variáveis abióticas controladoras, foram realizadas coletas em três estações de amostragem (uma na região limnética e duas na região litorânea, com presença de bancos de macrófitas, uma de maior profundidade (> 1m) e outra mais rasa (< 1m) na Lagoa das Ninféias (Figura 2). Em cada uma das três estações correspondentes às distintas regiões, três locais foram objeto de medidas, distribuídos transversalmente, segundo gradiente de profundidade: Local 1 - região de menor profundidade (margem direita); Local 2 - região mais profunda e Local 3 - região de menor profundidade (margem esquerda) (Figura 2). As coletas foram mensais (de janeiro a dezembro de 2014) envolvendo período chuvoso (janeiro a abril e novembro a dezembro) e seco (maio a outubro) (Figura 3).

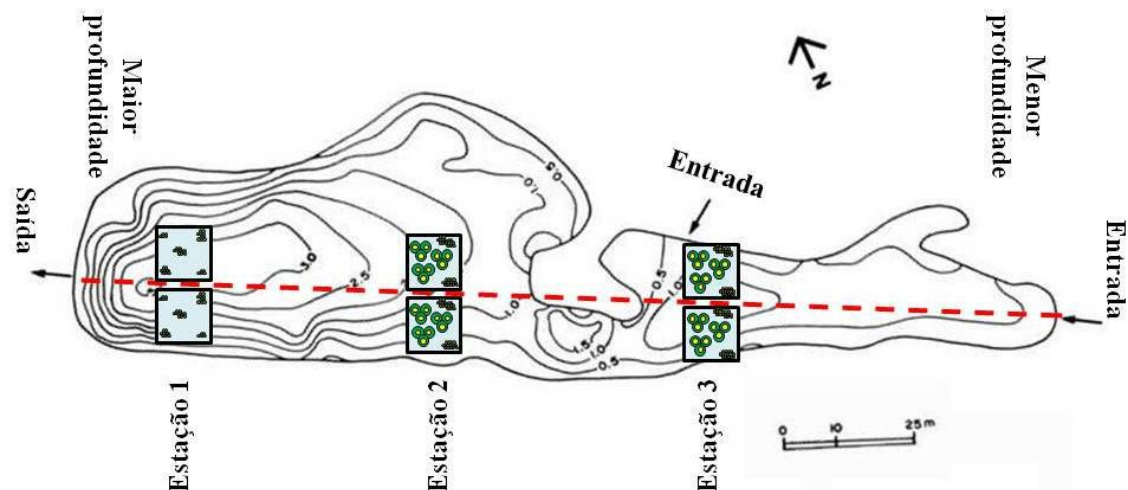


Figura 2. Distribuição das estações de amostragem segundo gradiente de profundidade da Lagoa das Ninféias. (Fonte: Santos,2017).

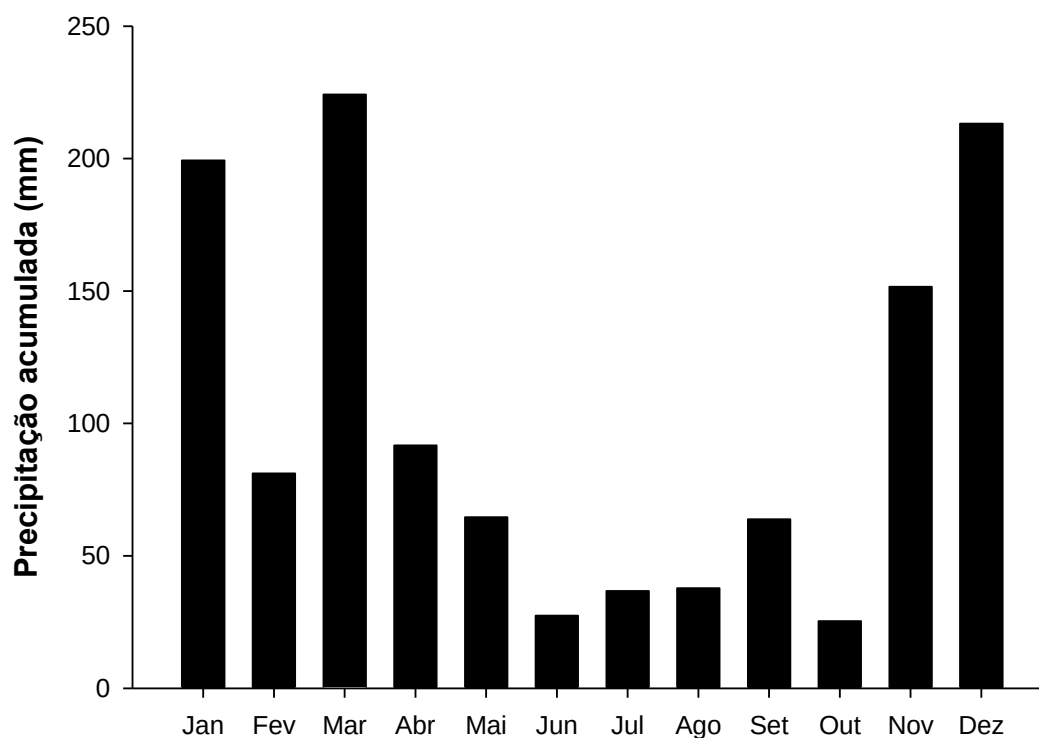


Figura 3. Variação mensal da precipitação acumulada (mm) no período de estudo.

Variáveis abióticas

Foram determinadas as seguintes variáveis nas estações de amostragem: transparência da água (medida pela profundidade do disco de Secchi), radiação subaquática (através do uso de luxímetro Li-CorLI-250A), temperatura da água,

profundidade da coluna de água, condutividade elétrica e pH da água (através de sonda subaquática multiparâmetros).

Os dados de precipitação foram fornecidos pela Estação Meteorológica do Instituto Astronômico e Geofísico da Universidade de São Paulo, campus da Água Funda, que se localiza cerca de 200 metros da Lagoa das Ninféias.

Com auxílio de garrafa de Van Dorn foram coletadas amostras da superfície, do meio e fundo da coluna de água, que foram integradas manualmente, para posterior determinação de oxigênio dissolvido (Golterman et al., 1978), formas de carbono inorgânico dissolvido (Mackereth et al., 1978) e nitrogênio total e fósforo total (Valderrama, 1981).

Variáveis bióticas

Clorofila-a

Amostras de água foram filtradas em filtro de fibra de vidro Whatman GF/F para a determinação da clorofila-a. A extração da clorofila-a (corrigida da feofitina) foi feita com etanol (90%) segundo Sartory & Grobbelaar (1984).

Foi obtida a concentração da clorofila a para o fitoplâncton, epipélton e epifítton.

Macrófitas aquáticas

Para determinar a cobertura de macrófitas foi utilizado o método do quadrado, através da contagem de folhas de *Nymphaea* spp. presentes dentro de cada um dos 100 quadrículos (dimensões: 10 cm x 10 cm) de um quadrado de PVC de 1m² (Thomaz et al., 2004).

Análise quantitativa e qualitativa da comunidade zooplanctônica

Foram coletadas três amostras (margem direita, meio e margem esquerda) para cada uma das três estações de coleta (região pelágica, região litorânea funda e região litorânea rasa). Para cada amostra foi filtrado um volume de 100 a 50 litros de água com motobomba de sucção, integrando a coluna d'água, em uma rede de plâncton com abertura de 50 µm. Para evitar a contração dos organismos, o processo de narcotização com saturação de CO₂ foi realizado através da adição de água gaseificada. As amostras foram armazenadas em frascos de vidro, e fixadas com formol em concentração de 4%.

Os organismos zooplanctônicos presentes foram contados em sub-amostras até a amostra toda em placa de acrílico quadriculada sob microscópio estereoscópio, com aumento de 50x para Cladocera e Copepoda. As contagens de Rotífera e

náuplios de Copepoda foram feitas em câmara de Sedgewick-Rafter sob microscópio óptico, com aumento de 100X. As identificações foram realizadas com o auxílio de microscópio óptico com aumento de até 2000x e bibliografia especializada (Koste, 1978; Reid, 1985; Elmoor-Loureiro, 1997; Orlova-Bienkowskaja, 1998; Jersabek et al., 2003; Silva, 2003; Elmoor-Loureiro, 2006; Segers, 2007; Perbiche-Neves et al., 2015).

Riqueza de espécies

Consiste no número total de táxons identificados nas amostras.

Frequência de ocorrência das espécies

As espécies encontradas nas amostras foram classificadas em constantes (presentes em mais de 80% das amostras), freqüentes (presentes em 50% a 80% das amostras), comuns (presentes em 20% a 50%) e raras (presentes em menos de 20%), segundo Dajoz (1983).

Índices biológicos

Para medida da estrutura da comunidade, foram utilizados os índices de diversidade de Shannon-Wiener (bits ind^{-1}), Simpson (1-D) e equitabilidade de espécies (Magurran, 2004).

Diversidade Funcional

Foram selecionados cinco atributos funcionais referidos na literatura para o cálculo da diversidade funcional (Barnett et al., 2007; Litchman et al., 2013). Para maior confiabilidade dos dados, todas as espécies analisadas devem apresentar os mesmos atributos funcionais (Pakeman 2014).

Os cinco atributos selecionados foram comprimento corporal, hábitat, grupo trófico, hábito alimentar e tipo de reprodução.

O tamanho corporal traz importantes inferências a respeito da sobrevivência, crescimento e alimentação dos animais (Litchman et al., 2013). Para obtenção deste item foram selecionados 30 indivíduos de cada espécie e obtido o comprimento corporal através da medição no programa de captura de imagem Axiovision.

Os organismos foram classificados como pelágicos ou litorâneos para o atributo hábitat. Os organismos denominados litorâneos são aqueles que vivem associados a algum tipo de substrato, como macrófitas, ou aderidos ao sedimento. Os organismos classificados como pelágicos incluem aqueles que vivem em suspensão na coluna d'água, verdadeiramente planctônicos (Barnett et al., 2007).

Com relação ao grupo trófico, os organismos foram classificados seja como herbívoros, pequenos onívoros (alimentam-se de algas, detritos e bactérias) ou grandes onívoros (alimentam-se de algas e de pequenos rotíferos e cladóceros).

Quanto ao hábito alimentar, foram classificados em suspensívoros filtradores (busca ativa de alimento, isto é, uma corrente de água é gerada pelo animal para trazer o alimento até as cerdas filtradoras), suspensívoros com aparelho bucal (a busca de alimentos é passiva, visto que os aparelhos bucais dos organismos são usados para captura de alimento), suspensívoros com cílios (a busca também é passiva e a captura de alimento ocorre pelos cílios), raspadores (alimentam-se de material aderido a macrófitas ou ao sedimento), raptorais (são considerados predadores verdadeiros e a busca por alimento é ativa), sugadores (engloba os rotíferos que utilizam um mástax reversível para capturar algas e outros rotíferos).

Quanto à reprodução os organismos foram classificados em dois grupos, aqueles que realizam reprodução sexuada e outro cuja reprodução é predominantemente assexuada. No primeiro grupo foram incluídos os copépodos, e no segundo grupo estão os cladóceros e rotíferos.

Para análise da estrutura funcional da comunidade, os seguintes atributos foram utilizados: riqueza funcional (FRic), uniformidade funcional (FEve) e dispersão funcional (FDis).

A riqueza funcional (FRic) representa o volume do espaço funcional ocupado pela comunidade, enquanto que a uniformidade funcional (FEve) é a regularidade de abundância neste volume (Villéger et al., 2008). A dispersão funcional (FDis) representa a distância média das espécies no espaço multidimensional de traços funcionais para o centroide de todas as espécies, sendo que esta medida pode levar em consideração as abundâncias relativas das espécies, deslocando a posição do centroide entre as espécies mais abundantes e, em seguida, ponderar as distâncias das espécies por sua abundância relativa. A matriz de distância utilizada para os cálculos dos índices funcionais foi Gower (Laliberté & Legendre, 2010). Todos os índices funcionais foram calculados usando o pacote FD disponível no programa estatístico R (R para Computação Estatística, Viena, Áustria).

Análise de Similaridade

A similaridade foi calculada a partir da matriz de densidade das espécies durante o período seco e chuvoso. A similaridade foi estimada pelo método de

associação média (UPGMA) usando o índice de Jaccard. As análises de similaridade foram executadas no programa Past 3.14.

Análise dos Componentes Principais (ACP)

Foi aplicada uma análise dos componentes principais (ACP) para a ordenação espacial e temporal das variáveis limnológicas das três estações de coleta ao longo do ano. A análise foi feita no software R Cran Program (2016). A ACP calcula escores (componentes principais), que concentram informações e reduzem as dimensões das variáveis. Os resultados foram ilustrados em gráficos biplot.

Análise de Redundância (RDA)

As relações entre as densidades das espécies mais abundantes e dos grupos funcionais zooplancônicos com as variáveis ambientais foram descritas através de uma análise de redundância (RDA), utilizando o pacote vegan 2.3.5 (Oksanen, 2016) no software R Cran Program (2016). Os dados abióticos e biológicos foram transformados usando $\log x+1$. A RDA é uma forma de ordenação forçada que examina quanto da variância de um grupo de variáveis explica outro grupo de variáveis, e é uma análise multivariada análoga à regressão linear simples.

Resultados

Foi observada marcante variação sazonal nas três regiões da Lagoa das Ninféias, com valores mais elevados de temperatura da água, CO_2 livre, condutividade, material em suspensão e nutrientes (fósforo total e nitrogênio total) registrados na estação chuvosa, de janeiro a abril e novembro e dezembro (Tabela 1). A cobertura de macrófitas também foi maior no período chuvoso (Figura 4). Os valores mais elevados da razão $Z_{\text{DS}}/Z_{\text{MAX}}$ foram registrados durante o período seco, de junho a outubro, nas três regiões de estudo (Figura 5). Na região Litorânea Rasa, a razão foi igual a 1 em praticamente todo período indicando que a luz atingiu o sedimento da lagoa.

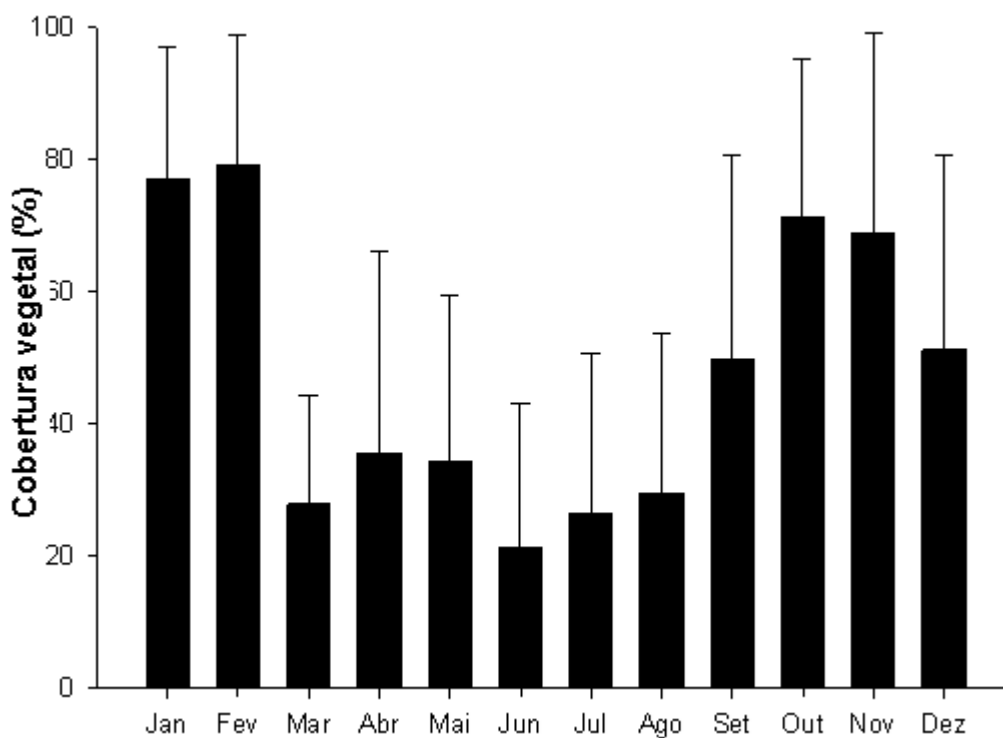


Figura 4. Variação mensal da cobertura de macrófitas na região litorânea da Lagoa das Ninféias (n = 6).

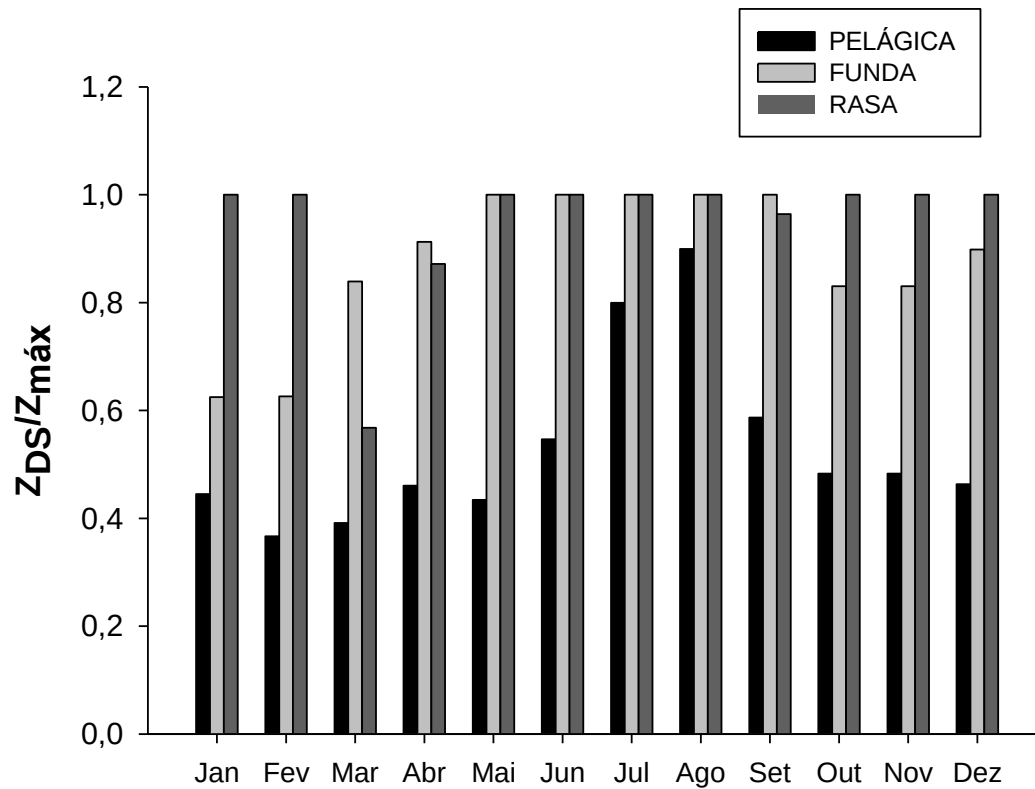


Figura 5. Variação mensal da razão Secchi/Profundidade (Z_{DS}/Z_{MAX}) das três regiões de estudo (P = pelágica; F = litorânea funda e R = litorânea rasa) da Lagoa Ninféias de janeiro a dezembro de 2014.

Tabela 1. Valores médios $\pm$ desvio padrão (n=3) das variáveis limnológicas das regiões pelágica (P), litorânea funda (F) e litorânea rasa (R) da lagoa das Ninféias. Temp=temperatura da água (°C), Luz=radiação subaquática($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{S}$), MS=material em suspensão (mg/L), OD=oxigênio dissolvido(mg/L), CO_2 =gás carbônico livre (mg/L), Cond=condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$), PT=fósforo total ($\mu\text{g}/\text{L}$), NT=nitrogênio total ($\mu\text{g}/\text{L}$), Clo a=clorofila a do fitoplâncton ($\text{mg}.\text{m}^{-3}$).

Mês	Estação	Temp	Luz	MS	OD	CO_2	Cond	pH	PT	NT	Clo a
jan/14	P	22,24	9,37	6,41	7,12	15,70	90,50	6,34	21,99	811,80	18,80
		0,46	2,12	1,99	0,46	4,47	42,71	0,13	2,92	397,84	13,10
	F	23,17	8,40	8,67	6,20	8,67	43,22	6,59	31,52	570,58	34,56
		0,27	7,52	3,04	0,48	5,01	0,38	0,24	7,95	269,47	12,00
	R	22,80	8,20	5,21	6,56	12,69	47,00	6,43	29,70	282,37	22,95
		0,13	8,10	1,65	0,77	3,00	1,80	0,10	8,24	88,19	9,30
fev/14	P	22,38	8,45	13,22	3,64	22,79	99,05	6,39	38,25	541,67	53,53
		0,11	0,61	2,58	0,34	5,81	18,13	0,02	6,99	173,62	20,28
	F	22,74	11,09	7,06	4,71	13,55	48,22	6,45	31,41	289,60	14,35
		0,12	1,01	1,37	0,30	2,38	0,69	0,06	5,26	154,95	5,30
	R	22,11	13,10	7,41	6,03	10,21	51,50	6,53	44,62	524,80	28,80
		0,35	5,38	2,59	0,89	2,19	3,97	0,11	13,86	127,80	24,57
mar/14	P	23,03	10,86	7,86	5,49	5,37	69,17	6,79	13,57	362,68	15,82
		0,51	2,04	2,32	0,37	0,63	18,87	0,03	1,58	108,79	15,99
	F	25,83	22,50	8,36	7,46	3,58	52,53	6,91	19,66	243,33	23,51
		0,63	5,60	3,48	1,06	0,68	2,13	0,09	4,56	14,50	22,52
	R	26,55	30,75	9,39	8,50	4,29	56,83	6,87	23,22	216,59	29,00
		1,18	2,04	2,20	1,34	0,34	4,07	0,04	10,87	65,45	19,27
abr/14	P	21,00	10,69	3,28	4,73	8,00	57,86	6,70	18,66	42,19	11,35
		0,11	3,63	1,51	0,10	2,74	3,72	0,14	4,19	3,57	3,36
	F	21,20	16,16	4,13	6,15	8,91	59,08	6,60	17,09	38,34	11,35
		0,07	2,63	0,21	0,50	1,46	12,93	0,07	1,10	3,20	1,68

		Temp	Luz	MS	OD	CO ₂	Cond	pH	PT	NT	Clo <i>a</i>
mai/14	R	20,74	26,24	3,44	6,65	7,40	52,44	6,67	13,68	33,08	20,44
		0,08	21,01	0,25	0,58	0,78	0,92	0,04	0,96	3,43	11,59
	P	16,72	8,14	4,06	5,67	7,12	51,53	6,76	14,99	25,53	3,22
		0,04	1,88	0,14	0,13	1,25	2,62	0,07	0,91	1,80	3,55
	F	16,93	17,36	4,53	6,18	8,96	48,33	6,67	14,05	20,94	9,37
		0,07	7,36	0,70	0,23	2,13	0,29	0,12	1,27	2,54	2,03
	R	16,73	22,69	5,07	6,72	10,32	48,83	6,57	18,97	27,74	13,47
		0,56	6,10	0,68	0,46	0,94	0,29	0,04	3,87	3,21	3,55
	P	17,52	11,87	3,09	6,17	5,51	60,44	6,90	14,41	17,51	11,42
		0,23	4,52	0,32	0,18	1,52	5,13	0,15	1,03	3,32	3,04
	F	18,41	17,67	3,48	6,77	5,09	52,44	6,93	14,10	22,53	10,40
		0,10	0,74	0,39	0,19	0,63	1,17	0,06	1,03	9,55	2,25
jun/14	R	18,91	31,17	3,36	6,57	6,09	50,67	6,80	12,63	35,33	5,61
		0,24	5,17	1,14	0,07	0,25	0,76	0,03	0,55	2,87	2,77
	P	15,51	13,64	1,57	5,30	4,71	47,63	6,96	7,15	89,37	2,09
		0,01	2,22	0,31	0,84	1,78	0,62	0,16	0,08	125,79	0,72
	F	15,60	25,84	1,99	4,23	2,94	46,11	7,16	6,74	11,47	1,67
		0,06	19,15	0,10	1,31	0,46	0,19	0,07	1,12	0,59	1,58
jul/14	R	14,86	29,38	2,65	5,42	3,34	45,17	7,10	5,99	15,99	2,64
		0,29	7,69	0,61	0,45	0,74	1,04	0,12	1,89	2,83	2,32
	P	16,47	12,33	2,36	7,33	4,37	51,98	6,81	8,89	7,03	3,17
		0,23	5,47	0,13	0,63	1,06	2,88	0,21	1,56	1,32	1,52
	F	17,69	19,68	3,36	8,31	7,01	47,56	6,83	9,70	10,19	4,39
		0,40	7,06	0,54	0,93	6,89	0,51	0,43	1,94	6,99	0,73
ago/14	R	19,14	20,98	3,11	8,50	4,72	47,50	6,87	7,39	27,89	4,74
		0,33	8,26	0,63	1,38	0,63	1,32	0,09	2,59	1,46	3,64
	P	19,66	12,03	3,50	6,98	5,83	52,62	6,78	15,33	16,32	13,16
	F										
set/14	P										

		Temp	Luz	MS	OD	CO ₂	Cond	pH	PT	NT	Clo <i>a</i>
		0,35	0,27	0,13	0,37	1,05	3,39	0,08	0,97	1,10	1,43
	F	21,99	17,67	3,50	7,28	4,60	48,94	6,86	16,25	16,33	13,36
		0,62	6,39	0,43	0,14	1,14	3,47	0,11	1,38	2,44	0,63
	R	22,34	19,58	4,73	6,25	6,55	46,39	6,74	14,90	13,48	9,52
		0,87	6,26	0,23	0,33	1,77	3,93	0,09	0,61	3,08	3,36
out/14	P	21,06	7,56	4,60	5,27	2,56	53,37	7,19	12,86	10,15	18,01
		0,25	1,17	0,29	0,77	0,34	2,28	0,06	1,54	1,82	1,58
	F	22,74	11,74	5,21	6,47	1,73	50,17	7,35	20,97	10,36	33,83
		0,19	3,80	1,28	0,62	0,24	0,58	0,06	5,08	0,16	10,36
	R	22,14	16,44	5,03	4,60	2,60	52,17	7,19	18,45	19,28	16,48
		0,39	6,24	0,63	0,50	0,53	1,76	0,10	2,51	5,42	5,71
nov/14	P	20,76	14,66	4,60	6,67	5,21	48,41	6,88	14,42	25,96	13,77
		0,17	9,79	0,35	0,71	0,51	1,19	0,05	1,34	2,46	2,03
	F	21,10	22,41	4,40	6,03	5,28	43,54	6,89	16,84	24,00	19,41
		0,07	1,49	0,40	1,30	1,10	1,01	0,09	2,51	2,39	1,68
	R	19,87	25,27	14,87	7,62	5,36	44,40	6,93	23,92	31,40	28,19
		0,38	1,01	15,17	0,86	1,71	1,35	0,13	2,68	5,84	10,84
dez/14	P	22,59	9,06	5,13	4,71	17,05	78,49	6,52	24,25	47,19	9,01
		0,64	2,88	1,21	0,64	10,13	21,05	0,35	7,26	21,81	3,70
	F	24,36	17,61	5,00	5,84	8,53	60,11	6,70	28,49	38,40	11,72
		0,31	11,01	1,91	0,18	4,10	0,96	0,17	6,39	4,34	2,54
	R	24,12	25,20	4,73	5,26	7,50	60,33	6,73	31,60	38,03	20,06
		1,02	19,19	0,46	0,22	2,28	2,08	0,15	3,33	1,70	4,61

Análise de componentes principais (ACP)

Foi realizada análise de componentes principais com 10 variáveis limnológicas para a região Pelágica e com 13 para as regiões Litorânea Funda e Litorânea Rasa. Para a ACP da região litorânea foram incluídas as variáveis clorofila *a* do epipélon, clorofila *a* do epifítton e cobertura de macrófitas. As variáveis nitrogênio total, fósforo total, material em suspensão, oxigênio dissolvido, pH, condutividade elétrica, clorofila do fitoplâncton, clorofila do epipélon, clorofila do epifítton, cobertura de macrófitas, temperatura, radiação subaquática e CO₂ livre foram significativas de acordo com o teste de Monte Carlo ($p \leq 0,5$).

A análise dos componentes principais explicou de 52% a 54% da variância dos dados referentes à região Pelágica (Figura 6A), Litorânea Funda (Figura 6B) e Litorânea Rasa (Figura 6C). Os dois primeiros componentes principais revelam uma separação sazonal entre as variáveis limnológicas nas três regiões da lagoa. No eixo positivo do primeiro componente principal estão ordenadas as amostragens dos meses chuvosos (janeiro, fevereiro, março, abril, novembro e dezembro) que são correlacionadas positivamente com as variáveis NT, PT, MS, Cloa, Cond e CO₂ livre (Tabela 2), com valores mais elevados registrados no período chuvoso.

Tabela 2. Escores significativos na correlação de Pearson (r) das variáveis limnológicas com os eixos 1 e 2 das ACP.

Variáveis limnológicas		Pelágica		Litorânea Funda		Litorânea Rasa	
		Eixo 1	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 1	Eixo 2
Temperatura da água (°C)	Tem						
Luz ($\mu\text{mol/S/cm}^2$)	Luz			-0,203		-0,113	0,169
Material em suspensão (mg L^{-1})	MS	0,405		0,308	-0,150	0,271	
CO ₂ livre (mg L^{-1})	CO ₂	0,320	0,297	0,265	0,333	0,140	-0,135
Condutividade ($\mu\text{S/cm}$)	Cond	0,102					
Fósforo total (mg L^{-1})	PT	0,219		0,247	-0,155	0,333	
Nitrogênio total (mg L^{-1})	NT	0,632	0,539	0,628	0,155	0,280	-0,281
Cobertura de macrófitas (%)	Cob			0,108	-0,185	0,128	
Clorofila epifítton (mg L^{-1})	CloaEpif			0,255	0,719	-0,194	-0,858
Clorofila <i>a</i> (mg m^{-3})	Cloa	0,509	-0,778	0,499	-0,497	0,802	

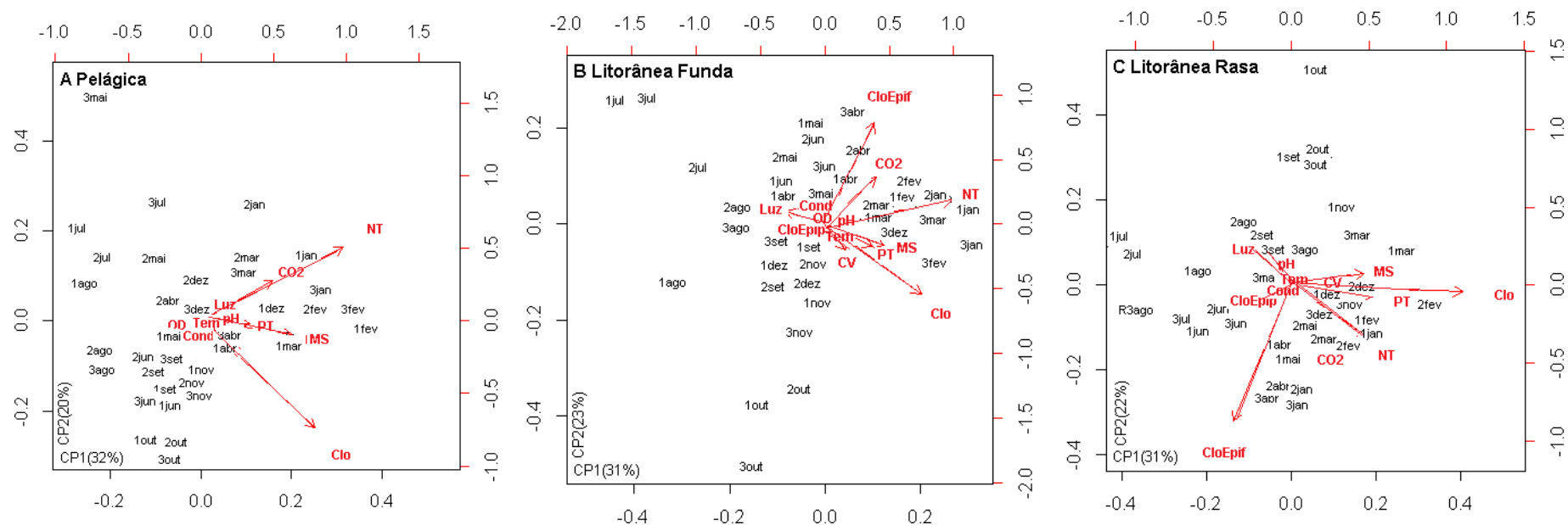


Figura 6. Biplot da APC para as variáveis limnológicas das regiões Pelágica (A), Litorânea Funda (B) e Litorânea Rasa (C) no período de janeiro a dezembro de 2014 na lagoa das Ninféias (números 1, 2 e 3, frente aos meses do ano representam as tréplicas para cada estação de amostragem. Luz=radiação subaquática ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{S}$), MS=material em suspensão (mg/L), Cond=condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$), PT=fósforo total ($\mu\text{g}/\text{L}$), NT=nitrogênio total ($\mu\text{g}/\text{L}$), Clo= clorofila a do fitoplâncton (mg/L), CloEp= clorofila a do epifíton (mg/L), CloEpi= clorofila a do epipélton (mg/L), CV =cobertura de macrófitas).

Riqueza

A maior riqueza de espécies foi registrada na região Litorânea Rasa em março, com 46 táxons e, a menor riqueza foi encontrada na região Pelágica em janeiro, com 18 táxons. O grupo Rotifera foi o mais especioso em todo período de estudo e nas três regiões da lagoa (Figura 7).

A riqueza total de espécies na Lagoa das Ninféias foi constituída por 115 táxons, destes 72 espécies foram comuns a todas as regiões, 9 exclusivas da região Pelágica, 14 da Litorânea Funda e 20 da Litorânea Rasa (Tabela 3). Foram identificadas 82 espécies de Rotifera, 7 de Copepoda e 26 de Cladocera.

Táxons comuns às três regiões foram 39 de Rotifera, cinco de Copepoda e 10 de Cladocera (Tabela 3). Táxons exclusivos da região Pelágica foram dois rotíferos e cinco cladóceros. Na região Litorânea Funda, foram inventariados 12 táxons com ocorrência exclusiva, sendo 10 rotíferos e dois cladóceros. Na região Litorânea Rasa foram encontrados 13 táxons com ocorrência exclusiva, um copépode, 10 rotíferos e dois cladóceros.

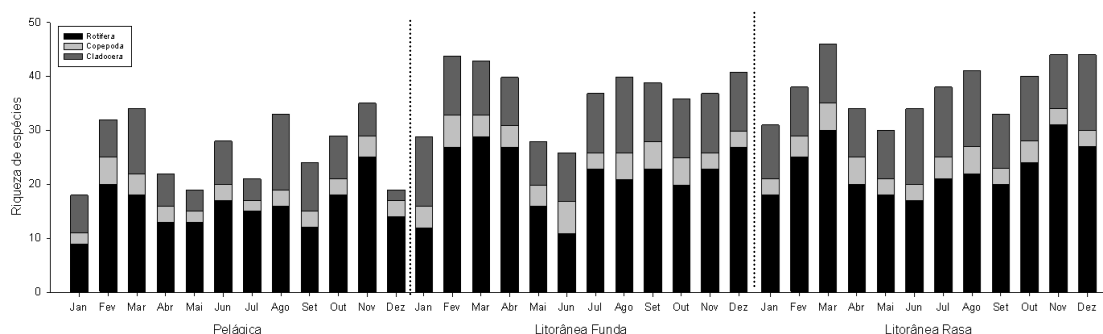


Figura 7. Variação mensal (janeiro a dezembro de 2014) da riqueza de espécies zooplanctônicas nas regiões pelágica e litorânea (funda e rasa) da Lagoa das Ninféias.

Frequência de ocorrência

A maioria das espécies amostradas na lagoa das Ninféias foi de ocorrência rara, identificadas em menos de 20% das amostras (Tabela 3). Os táxons constantes verificados em todas as regiões foram formas jovens de Copepoda e o cladóceros *Bosminopsis deitersi* (Tabela 3).

Tabela 3. Frequência de ocorrência das espécies zooplanctônicas nas três regiões (pelágica, litorânea funda e litorânea rasa) e grupo funcional de cada espécie da Lagoa das Ninféias em amostras coletadas de janeiro a dezembro de 2014 (FO=Frequência de ocorrência; R=rara, Co=comum, F=frequente, Ct=constante; HSPC=herbívoro suspensívoro pelágico com cílios, HSP=herbívoro sugador pelágico, OR=onívoro raptorial, HSLC=herbívoro suspensívoro litorâneo com cílios, HSPAB=Herbívoro suspensivo pelágico com aparelho bucal, HRL=herbívoro rapaspador litorâneo, HSPF=herbívoro suspensívoro pelágico filtrador).

Espécies	Grupo funcional	Pelágica		Funda		Rasa		Total	
		%	FO	%	FO	%	FO	%	FO
Rotifera									
Anuraeopsis fissa Gosse, 1851	HSPC	14	R	31	Co	56	F	33	Co
Anuraeopsis sp.	HSPC	0		3	R	3	R	2	R
Ascomorpha agilis Zacharias, 1893	HSP	0		0		3	R	1	R
Ascomorpha ecaudis Perty, 1850	HSP	3	R	0		3	R	2	R
Ascomorpha saltans Bartsch, 1870	HSP	11	R	6	R	8	R	8	R
Ascomorpha ovalis (Bergendal, 1892)	HSP	47	F	47	Co	42	Co	45	Co
Ascomorpha sp.	HSP	19	R	44	Co	36	Co	33	Co
Asplanchnopus sp.	OR	6	R	3	R	6	R	5	R
Asplanchna cf. priodonta Gosse, 1850	OR	0		3	R	0		1	R
Brachionus angularis Gosse, 1851	HSPC	0		0		3	R	1	R
Brachionus plicatilis (Müller, 1786)	HSPC	0		0		3	R	1	R
Brachionus sp.	HSPC	17	R	6	R	0		7	R
Cephalodella gibba (Ehrenberg, 1838)	HSPC	0		11	R	8	R	6	R
Cephalodella megalcephala (Glascott, 1893)	HSPC	0		0		3	R	1	R
Cephalodella misgurnus Wulfert, 1937	HSPC	0		3	R	0		1	R
Cepahlodella sp.1	HSPC	50	F	75	Ct	67	F	64	F
Cepahlodella sp. 2	HSPC	0		6	R	6	R	4	R
Collotheca sp.	HSLC	14	R	11	R	6	R	10	R
Colurella obtusa Gosse 1886	HSLC	0		3	R	0		1	R
Colurella sp.	HSLC	8	R	6	R	11	R	8	R
Conochilus coenobasis (Skorikov, 1914)	HSLC	50	F	28	Co	8	R	29	Co
Conochilus natans (Seligo, 1990)	HSLC	28	F	22	Co	6	R	19	R
Conochilus unicornis (Rousselet, 1892)	HSLC	44	F	44	Co	22	Co	37	Co
Epiphanes clavatula (Ehrenberg, 1832)	HSLC	0		3	R	0		1	R
Epiphanes sp.	HSLC	3	R	6	R	0		3	R
Euchlanis dilatata Ehrenber, 1832	HSLC	6	R	3	R	11	R	6	R
Gastropus minor (Rousselet, 1892)	HSLC	0		0		3	R	1	R
Gastropus sp.	HSLC	11	R	14	R	8	R	11	R
Kellicotia bostoniensis (Rousselete, 1908)	HSPC	92	Ct	69	F	25	Co	62	F
Keratella americana (Carlin, 1943)	HSPC	81	Ct	83	Ct	58	F	74	F
Keratella cochlearis (Gosse, 1851)	HSPC	36	Co	56	F	50	F	47	Co

Especies	Grupo funcional	Pelágica		Funda		Rasa		Total	
		%	FO	%	FO	%	FO	%	FO
<i>Keratella quadrata</i> (Muller, 1786)	HSPC	3	R	0		0		1	R
<i>Keratella sp.</i>	HSPC	50	F	58	F	44	Co	51	F
<i>Lecane aculeata</i> (Jakubski, 1912)	HSLC	0		0		6	R	2	R
<i>Lecane cf. bifurca</i> (Bryce, 1892)	HSLC	0		3	R	0		1	R
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1886)	HSLC	0		6	R	14	R	6	R
<i>Lecane bulla bulla</i> (Gosse, 1851)	HSLC	3	R	6	R	6	R	5	R
<i>Lecane curvicornis</i> (Murray, 1913)	HSLC	0		0		3	R	1	R
<i>Lecane doryssa</i> Harring, 1914	HSLC	0		3	R	6	R	3	R
<i>Lecane elsa</i> Hauer 1931	HSLC	6	R	19	R	19	R	15	R
<i>Lecane cf. glypta</i> Harring & Myers 1926	HSLC	0		3	R	0		1	R
<i>Lecane hamata</i> (Stokes, 1896)	HSLC	0		0		3	R	1	R
<i>Lecane hornenamni</i> (Ehrenberg, 1834)	HSLC	3	R	3	R	3	R	3	R
<i>Lecane imbricata</i> Carlin, 1939	HSLC	0		3	R	0		1	R
<i>Lecane leontina</i> (Turner, 1982)	HSLC	0		0		3	R	1	R
<i>Lecane ludwigi</i> (Eckstein, 1883)	HSLC	0		8	R	6	R	5	R
<i>Lecane luna</i> (Müller, 1776)	HSLC	8	R	17	R	33	Co	19	R
<i>Lecane lunares</i> Ehrenberg, 1832)	HSLC	3	R	19	R	19	R	14	R
<i>Lecane monostyla</i> (Daday, 1897)	HSLC	0		6	R	8	R	5	R
<i>Lecane ormnetasse</i>	HSLC	0		0		3	R	1	R
<i>Lecane papuana</i> Murray 1913	HSLC	6	R	25	Co	25	Co	19	R
<i>Lecane pyriformes</i> (Daday, 1905)	HSLC	0		0		3	R	1	R
<i>Lecane proiecta</i> Hauer, 1956	HSLC	3	R	6	R	3	R	4	R
<i>Lecane quadridentata</i> (Ehrenberg, 1830)	HSLC	0		0		3	R	1	R
<i>Lecane stenroosi</i> (Meissner, 1908)	HSLC	6	R	8	R	14	R	9	R
<i>Lecane subtilia</i> Harring and Myers, 1926	HSLC	0		3	R	3	R	2	R
<i>Lecane sp.</i>	HSLC	17	R	11	R	22	Co	17	R
<i>Lepadella minor</i> Koch-Althaus, 1963	HSPC	3	R	17	R	6	R	8	R
<i>Lepadella cf. minuta</i> (Weber & Montet 1918)	HSPC	0		3	R	0		1	R
<i>Lepadella patela</i> (Müller, 1786)	HSPC	6	R	19	R	42	Co	22	Co
<i>Lepadella sp.</i>	HSPC	8	R	6	R	8	R	7	R
<i>Macrocaethus sp.</i>	HSLC	0		0		8	R	3	R
<i>Monophidium sp.</i>	HSLC	0		0		3	R	1	R
<i>Monomatta sp.</i>	HSLC	22	Co	64	F	67	F	51	F
<i>Platonus macracanthus</i> (Daday, 1905)	HSPC	0		6	R	17	R	7	R
<i>Platonus patulus</i> (Müller, 1953)	HSPC	3	R	3	R	11	R	6	R
<i>Platys quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	HSPC	3	R	14	R	14	R	10	R
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	HSP	19	R	33	Co	28	Co	27	Co
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	HSP	67	F	69	F	78	F	71	F
<i>Polyarthra sp.</i>	HSP	11	R	0		6	R	6	R
<i>Scaridium sp.</i>	HSLC	0		3	R	3	R	2	R
<i>Synchaeta sp.</i>	HSP	6	R	8	R	8	R	7	R
<i>Squatinella sp.</i>	HSPC	3	R	6	R	8	R	6	R

Espécies	Grupo funcional	Pelágica		Funda		Rasa		Total	
		%	FO	%	FO	%	FO	%	FO
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	HSPC	14	R	6	R	14	R	11	R
<i>Testudinella</i> sp.	HSPC	0		11	R	0		4	R
<i>Trichocerca bicristata</i> (Gosse, 1887)	HSP	8	R	0		0		3	R
<i>Trichocerca bidens</i> (Lucks, 1912)	HSP	6	R	3	R	6	R	5	R
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski & Zacharias, 1893)	HSP	0		8	R	3	R	4	R
<i>Trichocerca cylindrica</i> (Sudzuki 1956)	HSP	3	R	47	Co	36	Co	29	Co
<i>Trichocerca cylindrica chatonni</i> (de Beauchamp, 1907)	HSP	3	R	17	R	31	Co	17	R
<i>Trichocerca cylindrica similis</i> (Wierzejski, 1983)	HSP	0		0		3	R	1	R
<i>Trichocerca elongata</i> (Gose, 1886)	HSP	0		3	R	0		1	R
<i>Trichocerca stylata</i> (Gosse, 1851)	HSP	0		3	R	0		1	R
<i>Tricocherca</i> sp.	HSP	0		8	R	19	R	14	R
<i>Trichotria tetractis</i> (Ehrenberg, 1830)	HSLC	0		0		6	R	2	R
<i>Trochosphaera</i> sp.	HSLC	0		0		3	R	1	R
Bdeloidea	HSLC	3	R	6	R	8	R	6	R
Copepoda									
Náuplio Calanoida	HSPAB	92	Ct	86	Ct	69	F	82	Ct
Náuplio Cyclopoida	HSPAB	81	Ct	86	Ct	92	Ct	86	Ct
Náuplio Harpacticoida	HRL	17	R	19	R	17	R	18	R
Copepodito Calanoida	HSPAB	92	Ct	89	Ct	64	F	81	Ct
Copepodito Cyclopoida	OR	89	Ct	89	Ct	92	Ct	90	Ct
Copepodito Harpacticoida	HRL	11	R	31	Co	69	F	37	Co
<i>Argyrodiaptomus furcatus</i> Sars, 1901	HSPAB	3	R	3	R	2	R	6	R
<i>Argyrodiaptomus</i> sp.	HSPAB	44	Co	44	Co	28	Co	39	Co
<i>Notodiaptomus iheringi</i> Wright 1935	HSPAB	3	R	6	R	3	R	16	R
<i>Notodiaptomus</i> sp.	HSPAB	11	R	19	R	0		10	R
<i>Acantocyclops</i> sp.	OR	0		0		3	R	1	R
<i>Mesocyclops</i> sp.	OR	11	R	39	Co	22	Co	24	Co
<i>Thermocyclops decipiens</i> (Kiefer, 1929)	OR	19	R	56	F	31	Co	35	Co
<i>Thermocyclops minutus</i> (Lowndes, 1934)	OR	14	R	17	R	19	R	17	R
Cladocera									
<i>Acroperus tubinamba</i> Sinev & Elmoor-Loureiro, 2010	HRL	0		0		8	R	3	R
<i>Alona glabra</i> Sars, 1901	HRL	3	R	8	R	3	R	5	R
<i>Alona gutatta</i> Sars, 1862	HRL	8	R	14	R	3	R	8	R
<i>Alona intermedia</i> Sars, 1862	HRL	3	R	0		3	R	2	R
<i>Alona ossiani</i> Sinev, 1998	HRL	6	R	8	R	8	R	7	R
<i>Alona yara</i> Sinev & Elmoor-Loureiro, 2010	HRL	0		3	R	0		1	R
<i>Alona verrucosa</i> (Sars, 1901)	HRL	3	R	0		0		1	R
<i>Alona</i> sp.	HRL	44	Co	89	Ct	92	Ct	75	F
<i>Alonella dadayi</i> Birgei, 1910	HRL	19	R	50	F	67	F	45	Co
<i>Alonella clathratula</i> Sars, 1896	HRL	3	R	0		0		1	R

<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard, 1895	HSPF	92	Ct	97	Ct	86	Ct	92	Ct
<i>Camptocercus australis</i> Sars, 1896	HRL	17	R	44	Co	58	F	40	Co
		Pelágica		Funda		Rasa		Total	
Espécies		%	FO	%	FO	%	FO	%	FO
<i>Chydorus eurynotus</i> Sars, 1901	HRL	3	R	0		0		1	R
<i>Chydorus pubescens</i> Sars, 1901	HRL	17	R	36	Co	36	Co	30	Co
<i>Chydorus</i> sp.	HRL	33	Co	75	F	89	Ct	66	F
<i>Coronatella poppei</i> (Richard, 1897)	HRL	0		0		3	R	1	R
<i>Daphnia ambigua</i> Scourfield, 1947	HSPF	28	Co	17	R	0		15	R
<i>Daphnia gessneri</i> Herbest, 1967	HSPF	6	R	3	R	6	R	5	R
<i>Daphnia laevis</i> Birge, 1878	HSPF	6	R	0		0		2	R
<i>Daphnia</i> sp.	HSPF	31	Co	8	R	0		13	R
<i>Ephemeroporus tridentatus</i> (Bergamin, 1931)	HRL	6	R	28	Co	31	Co	21	Co
<i>Flavalona iheringula</i> (Kotov & Sinev, 2004)	HRL	3	R	3	R	0		2	R
<i>Graptoleberis occidentalis</i> Sars, 1901	HRL	0		0		39	Co	13	R
<i>Ilyocryptus spnifer</i> Herrick, 1882	HRL	19	R	69	F	94	Ct	61	F
<i>Kurzia polyspina</i> Hudec, 2000	HRL	3	R	0		0		1	R
<i>Leydigiopsis ornata</i> Daday, 1905	HRL	0		3	R	8	R	4	R
<i>Macrothrix paulensis</i> (Sars, 1900)	HRL	36	Co	89	Ct	72	F	66	F
<i>Macrothrix</i> sp.	HRL	36	Co	89	Ct	72	F	66	F
<i>Simocephalus latirostris</i> Stingelin 1906	HSPF	0		3	R	3	R	2	R
<i>Simocephalus serrulatus</i> (Koch 1841)	HSPF	0		3	R	6	R	3	R
<i>Simocephalus vetulus</i> (Müller, 1776)	HSPF	0		0		6	R	2	R
<i>Simocephalus</i> sp.	HSPF	0		44	Co	36	Co	27	Co

Densidade absoluta da comunidade zooplanctônica

Em termos de densidade absoluta, o grupo Rotifera foi o mais expressivo nas três regiões da Lagoa (Figura 8). Na região Litorânea Rasa, foram obtidas as densidades mais elevadas no período chuvoso (em janeiro e fevereiro com 1875140 ind/m³ e 1453510 ind/m³, respectivamente) (Figura 8C). Na região Pelágica, houve um incremento na densidade do grupo Cladocera em maio (149602 ind/m³) e junho (245987 ind/m³) em relação aos três meses anteriores, devido à elevada abundância do gênero *Daphnia* (Figura 8A). Na região Litorânea Funda, os cladóceros foram mais abundantes em fevereiro (197684 ind/m³) (Figura 8B).

As espécies zooplanctônicas da Lagoa das Ninféias foram distribuídas nos seguintes grupos funcionais: organismos herbívoros raspadores litorâneos (aqui denominados G1), os herbívoros suspensívoros pelágicos filtradores (G2), os herbívoros suspensívoros pelágicos contendo aparelhos bucais (G3), os onívoros raptorais (G4), os herbívoros suspensívoros pelágicos com cílios (G5), os herbívoros sugadores pelágicos (G6) e os herbívoros suspensívoros litorâneos com cílios (G7).

Na região Pelágica o grupo funcional G5, que engloba rotíferos como *Kellicottia bostoniensis*, foi o mais numeroso, com elevadas densidades de maio (852410 ind/m³) até dezembro (264868 ind/m³) (Figura 9A). O grupo G3, constituído por copépodos Calanoida, foi mais abundante em abril (147281 ind/m³), diminuiu em maio (26862 ind/m³) e aumentou em dezembro (64600 ind/m³).

O grupo G5 também foi o mais abundante na região Litorânea Funda de abril (226946 ind/m³) a dezembro (300526 ind/m³) (Figura 9B). O grupo G6, que engloba rotíferos do gênero *Polyarthra*, foi dominante em janeiro (933980 ind/m³), julho (368337 ind/m³), agosto (336733 ind/m³) e setembro (98049 ind/m³). O grupo G1, que inclui os cladóceros litorâneos como *Chydorus*, ocorreu em maiores densidades de março (38877 ind/m³) a dezembro (41942 ind/m³).

O grupo G6, que engloba os herbívoros sugadores pelágicos, foi dominante na região Litorânea Rasa durante todo o estudo, com exceção de junho quando o grupo G5, que corresponde aos herbívoros suspensívoros com cílios pelágicos, foi o mais numeroso com 107484 ind/m³ (Figura 9C). O grupo G1, que inclui os herbívoros raspadores litorâneos, foi de grande importância em fevereiro (27366 ind/m³).

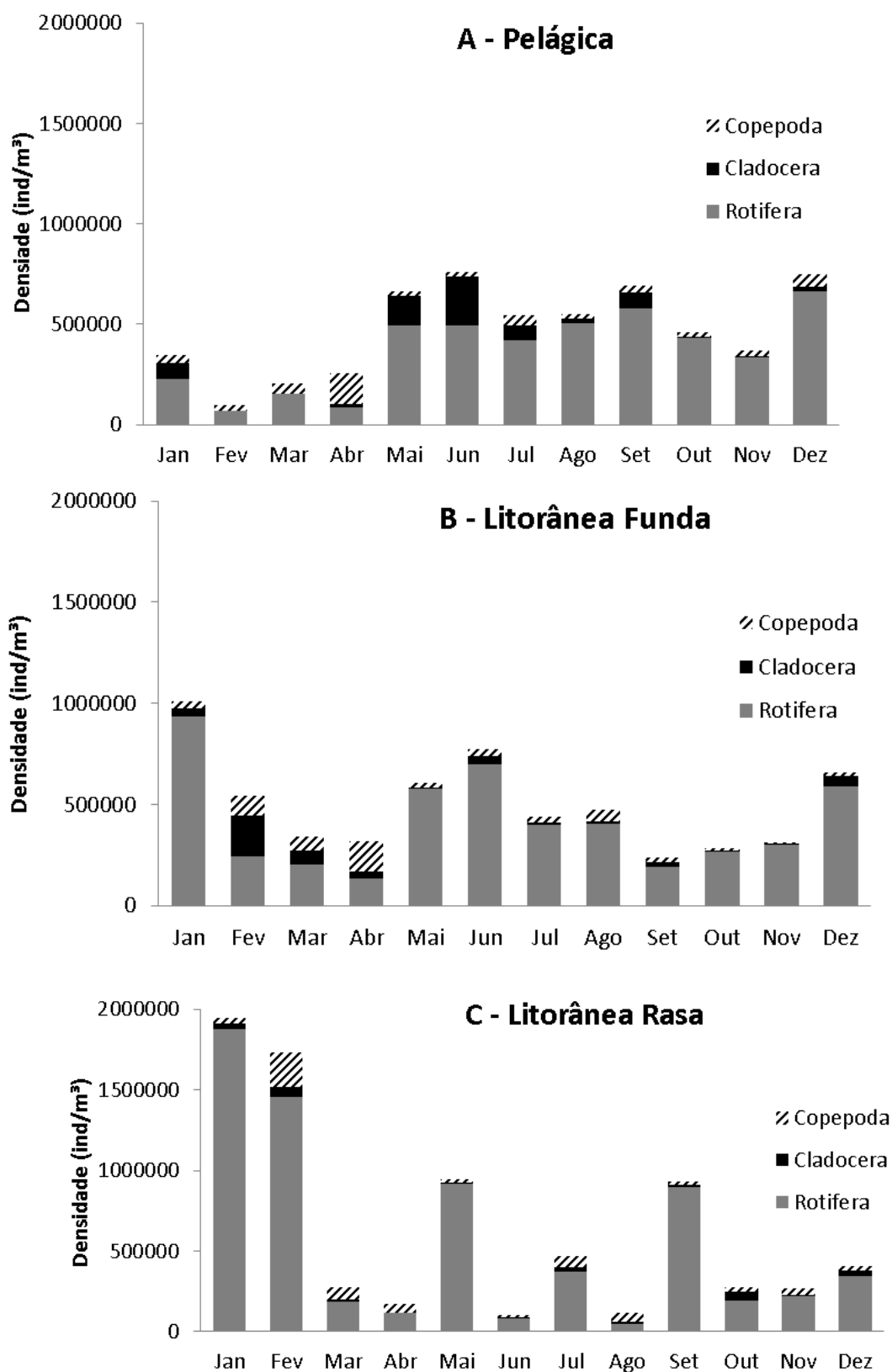


Figura 8. Densidade total dos grupos zooplanctônicos nas regiões Pelágica (A), Litorânea Funda (B) e Litorânea Rasa (C) da Lagoa das Ninféias de janeiro a dezembro de 2014.

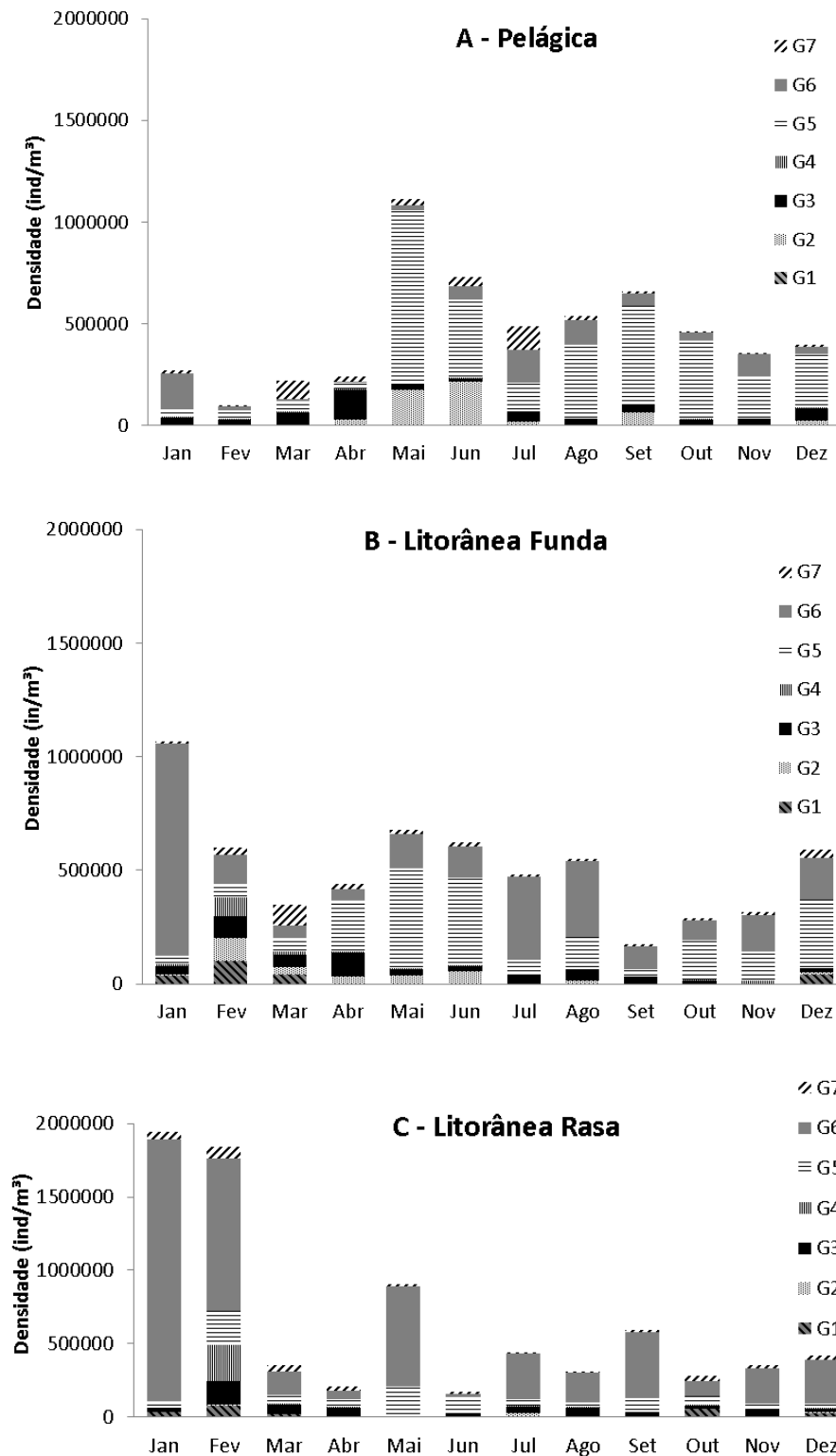


Figura 9. Densidade total dos grupos funcionais do zooplâncton nas regiões Pelágica, Litorânea Funda e Litorânea Rasa da Lagoa das Ninféas de janeiro a dezembro de 2014 (G1 - Herbívoros raspadores litorâneos; G2 - Herbívoros suspensívoros pelágicos filtradores; G3 - Herbívoros suspensívoros pelágicos contendo aparelhos bucais; G4 - Onívoros raptorais; G5 - Herbívoros suspensívoros pelágicos com cílios; G6 - Herbívoros sugadores pelágicos; G7 - Herbívoros suspensívoros litorâneos com cílios).

Similaridade

A análise de agrupamento para a estação seca mostrou a formação de dois grupos espaciais ao nível de similaridade de 20% na abundância das espécies zooplancônicas, discriminando a região Pelágica das regiões Litorânea Funda e Litorânea Rasa (Figura 10).

Para o período chuvoso, a análise de agrupamento não revelou uma separação evidente entre meses ou regiões amostradas (Figura 11). Dois grandes grupos foram formados ao nível de similaridade de 20%, separando a região Litorânea Funda e Rasa nos meses de janeiro e região Litorânea Rasa de fevereiro dos demais.

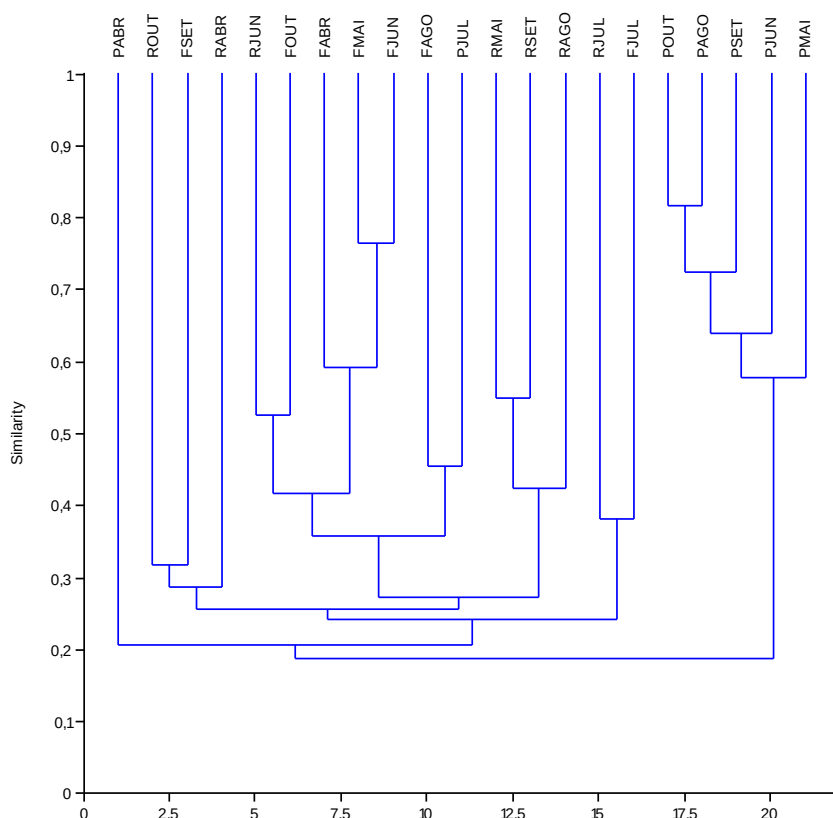


Figura 10. Similaridade de Bray-Curtis para as espécies da Lagoa das Ninféias nas regiões Pelágica (P), Litorânea Funda (F) e Litorânea Rasa (R) no período seco (coef coen = 0,7967).

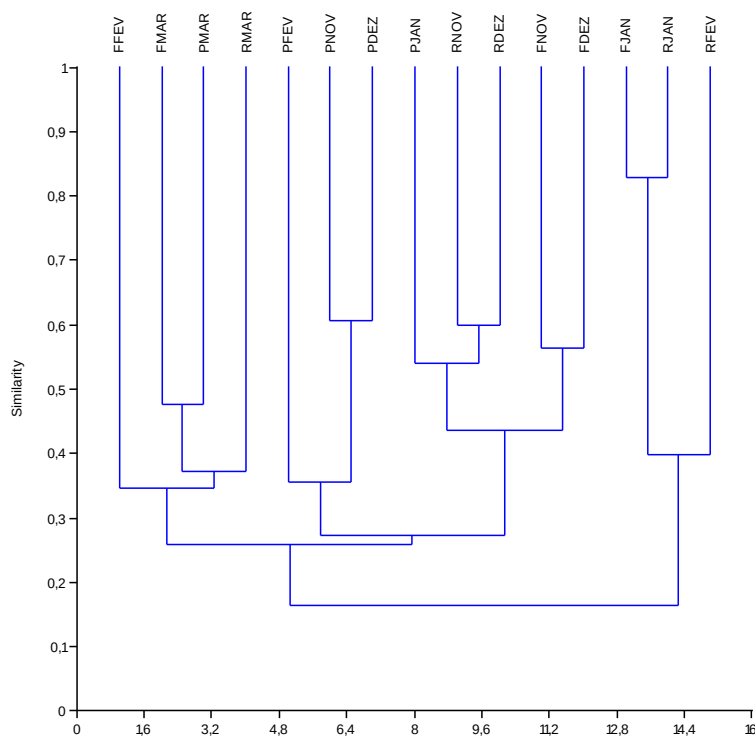


Figura 11. Similaridade de Bray-curtis para as espécies da Lagoa das Ninféias nas regiões Pelágica (P), Litorânea Funda (F) e Litorânea Rasa (R) no período chuvoso (coef coen = 0,8285).

Índices biológicos

Na região pelágica, foram registrados em julho os valores mais altos dos índices de diversidade de Shannon (2,35), Simpson (0,87) e equitabilidade (0,77) (Figura 12). Para a região Litorânea Funda, os valores mais altos foram obtidos no final da estação chuvosa (em março), com 3,13 (diversidade Shannon), 0,94 (diversidade Simpson) e 0,80 (equitabilidade) (Figura 12). Na região Litorânea Rasa, os valores mais altos da diversidade de Shannon (2,88), de Simpson (0,94) e a equitabilidade (0,76) foram observados em outubro, final da estação seca (Figura 12).

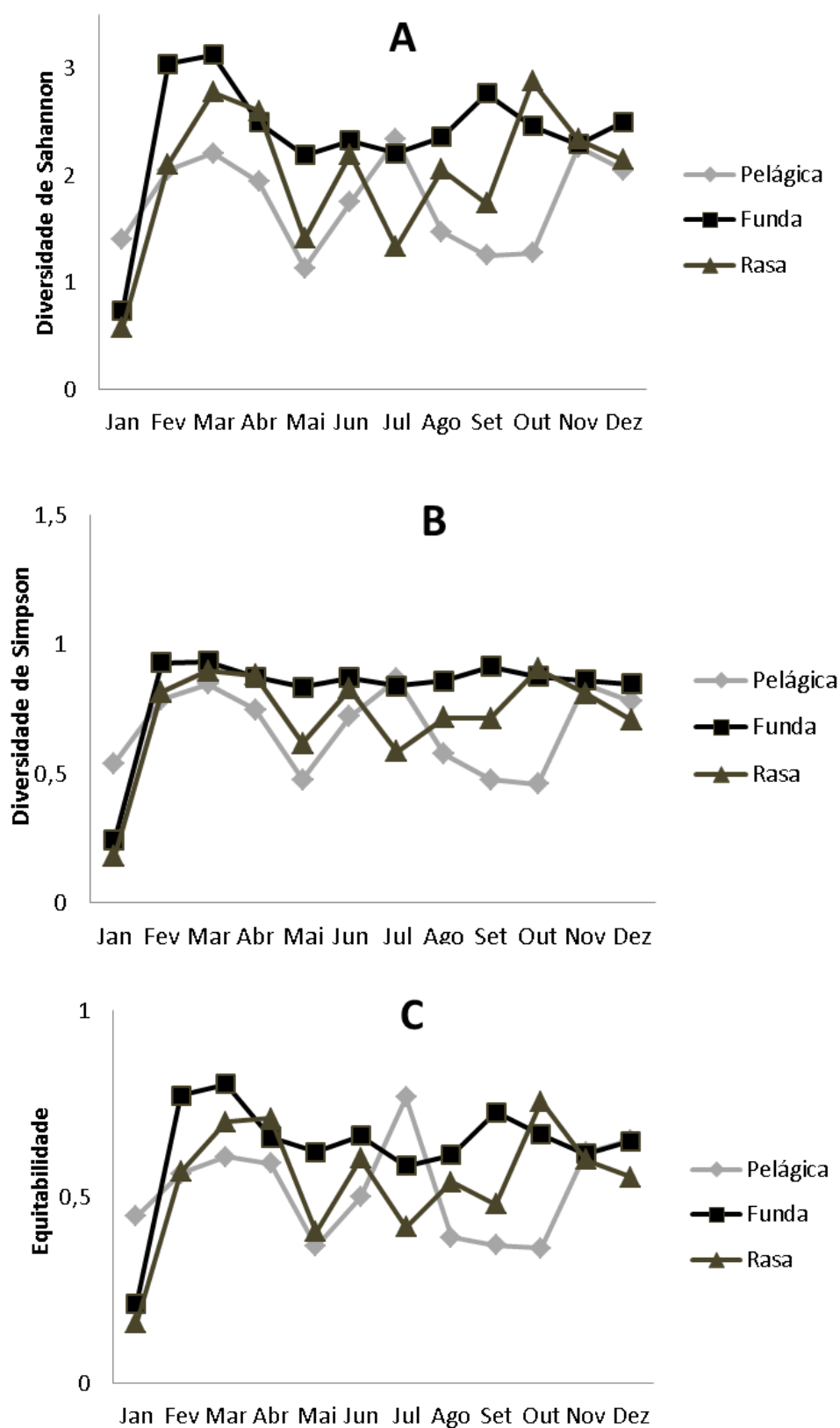


Figura 12. Índices de diversidade de Shannon-Wiener (bits ind^{-1}) (A), Simpson (B) e Equitabilidade (C) de espécies para as regiões Pelágica, Litorânea Funda e Litorânea Rasa no período de janeiro a dezembro de 2014.

Diversidade Funcional

Os índices de riqueza funcional e uniformidade funcional calculados para as três regiões da lagoa foram similares. Comparativamente às demais regiões, os valores de diversidade funcional foram maiores na região Litorânea Funda durante quase todo o período de estudo (2,97 em dezembro). O menor valor foi encontrado na região Pelágica em outubro (1,99) (Figura 13A). A dispersão funcional foi maior também na região Litorânea Funda em dezembro (0,229) e o menor valor foi registrado na região Litorânea Rasa em março (0,033) (Figura 13B).

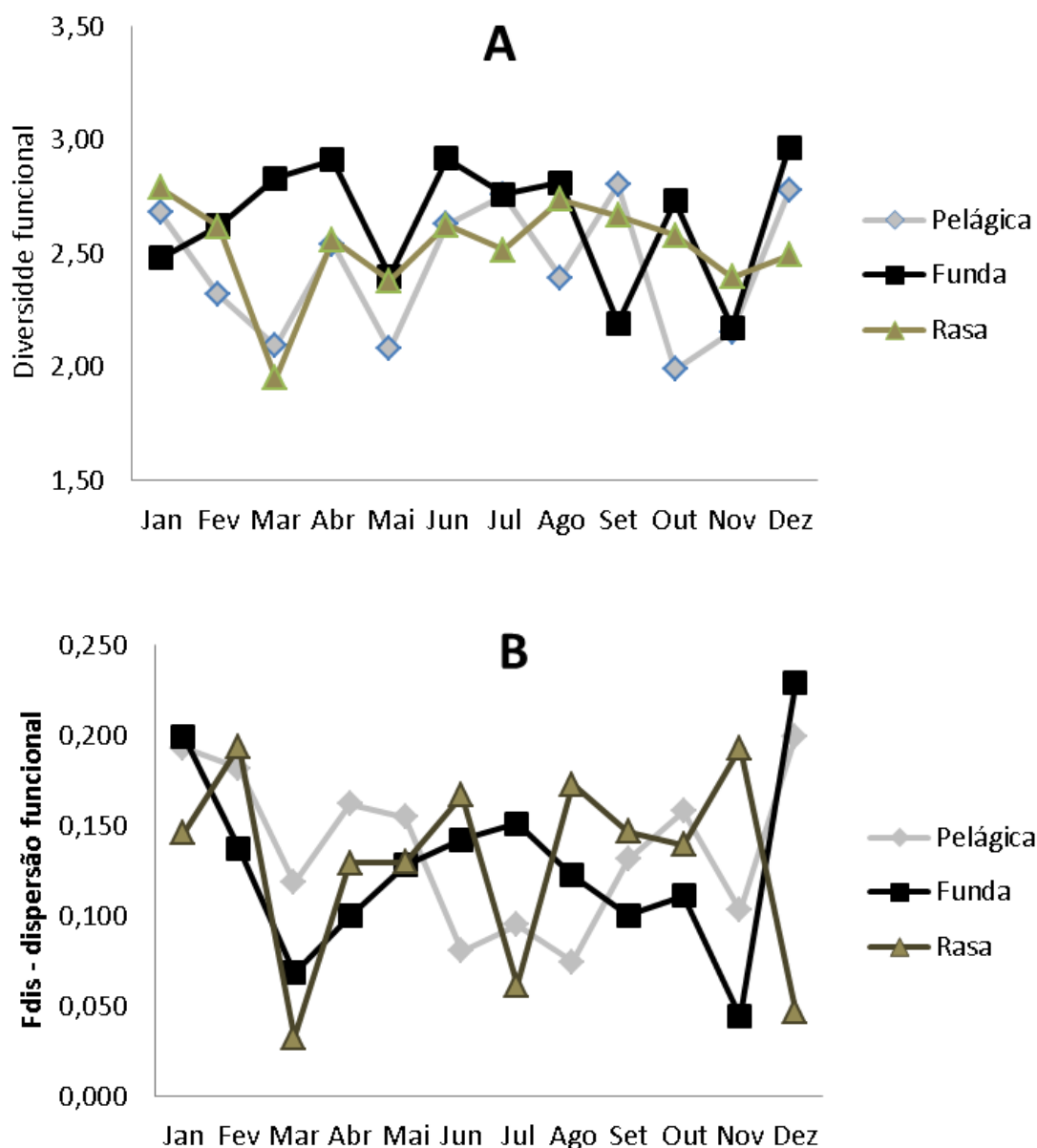


Figura 13. Índices de diversidade de funcional (A) e Dispersão funcional (B) para a comunidade zooplancônica das regiões Pelágica, Litorânea Funda e Litorânea Rasa no período de janeiro a dezembro de 2014.

Análise de redundância (RDA)

A análise de redundância para o grupo Rotifera da região Pelágica explicou ao todo 58% da variância dos dados de abundância (Figura 14A), para região Litorânea Funda teve explicação de 52% (Figura 14B) e para região Litorânea Rasa, a RDA explicou 63% da variabilidade total dos dados (Figura 14C).

A RDA para rotíferos presentes na região Pelágica não revelou um padrão sazonal para a distribuição das espécies e variáveis limnológicas (Figura 14A). Nas regiões Litorânea Funda e Litorânea Rasa, um padrão sazonal é observado no primeiro componente da RDA (Figuras 14B e 14C). Variáveis, como a cobertura de macrófitas, os nutrientes totais, o material em suspensão, a temperatura e a clorofila do fitoplâncton correlacionaram-se positivamente aos meses de chuva, quando os valores foram mais elevados. Espécies planctônicas de Rotifera (*Keratella americana*, *K. cochlearis* e *Kellicottia bostoniensis*) foram associadas positivamente aos meses de seca e à clorofila epipéllica e epifítica.

Para o grupo Cladocera a análise de redundância explicou ao todo 75% da variância dos dados da região Pelágica (Figura 15A), 72% na região Litorânea Funda (Figura 15B) e 61% para a região Litorânea Rasa (Figura 15C).

A análise de redundância para a região Pelágica envolvendo o grupo Cladocera revelou uma alternância entre o gênero *Daphnia* presente no período seco e o gênero *Macrothrix*, no período chuvoso (Figura 15A). *Macrothrix* foi associado positivamente à concentração de nutrientes, de material em suspensão e de clorofila do fitoplâncton.

Nas regiões Litorânea Funda e Litorânea Rasa, houve no período chuvoso, caracterizado por águas turvas, predomínio de cladóceros raspadores de maior porte (*Ilyocryptus*, *Macrothrix* e *Camptocercus*) que foram correlacionados positivamente a elevados valores de nutrientes, material em suspensão e clorofila a (Figuras 15B e 15C).

A análise de redundância para o grupo Copepoda na região Pelágica explicou ao todo 56% da variância dos dados (Figura 16A), 46% na região Litorânea Funda (Figura 16B) e 24% para a região Litorânea Rasa (Figura 16C).

A RDA para o grupo Copepoda na região Pelágica não revelou um padrão sazonal para a distribuição das espécies e sua relação com as variáveis limnológicas (Figura 16A). O segundo componente mostrou uma separação entre as subordens Calanoida e Cyclopoida. Calanoida foi associado positivamente com luz, variável característica do período de águas claras, e negativamente com condutividade

elétrica, material em suspensão, nutrientes totais e clorofila *a* do fitoplâncton. Diferentemente, a subordem Cyclopoida correlacionou-se positivamente com estas variáveis.

Não foi observado padrão na distribuição de Copepoda na região Litorânea Funda (figura 16B) e Litorânea Rasa (figura 16C). Como observado na região Pelágica, copépodes Calanoida correlacionaram-se positivamente à luz. Na região Litorânea Funda, náuplios de copépodes Harpacticoida foram associados positivamente com a clorofila do epipélon.

A análise de redundância para os grupos funcionais na região Pelágica explicou ao todo 77% da variância dos dados de abundância (figura 17A), para região Litorânea Funda teve explicação de 71% (figura 17B) e 64% da variabilidade dos dados da região Litorânea Rasa (figura 17C).

Segundo a RDA, separação sazonal dos grupos funcionais do zooplâncton foi verificada na região Pelágica. As variáveis clorofila *a* do fitoplâncton, material em suspensão, nutrientes totais e condutividade foram correlacionadas positivamente com os meses chuvosos e com os grupos G3 (herbívoros suspensívoros como os Calanoida) e G4 (onívoros raptoriais, copépodes Cyclopoida). O grupo G2 (herbívoros suspensívoros pelágicos filtradores) que engloba cladóceros do gênero *Daphnia* e, o G7 apresentaram correlação positiva com a radiação subaquática.

Não foi observada marcante variação sazonal na RDA para as regiões Litorânea Funda (Figura 17B) e Litorânea Rasa (Figura 17C). Na região Litorânea Funda, os grupos G1 (cladóceros filtradores) e G4 (copépodes onívoros raptoriais) estiveram positivamente relacionados ao material em suspensão, ao nitrogênio total e à temperatura.

Na região Litorânea Rasa, o grupo G1 (cladóceros raspadores) mostrou correlação positiva com a clorofila *a* do epipélon. Os grupos G4 (onívoros raptoriais) e G7 (herbívoros suspensívoros litorâneos com cílios) estiveram associados positivamente à cobertura de macrófitas, clorofila *a* do fitoplâncton e nutrientes. O grupo G6 (herbívoros sugadores pelágicos) foi fortemente correlacionado com o material em suspensão.

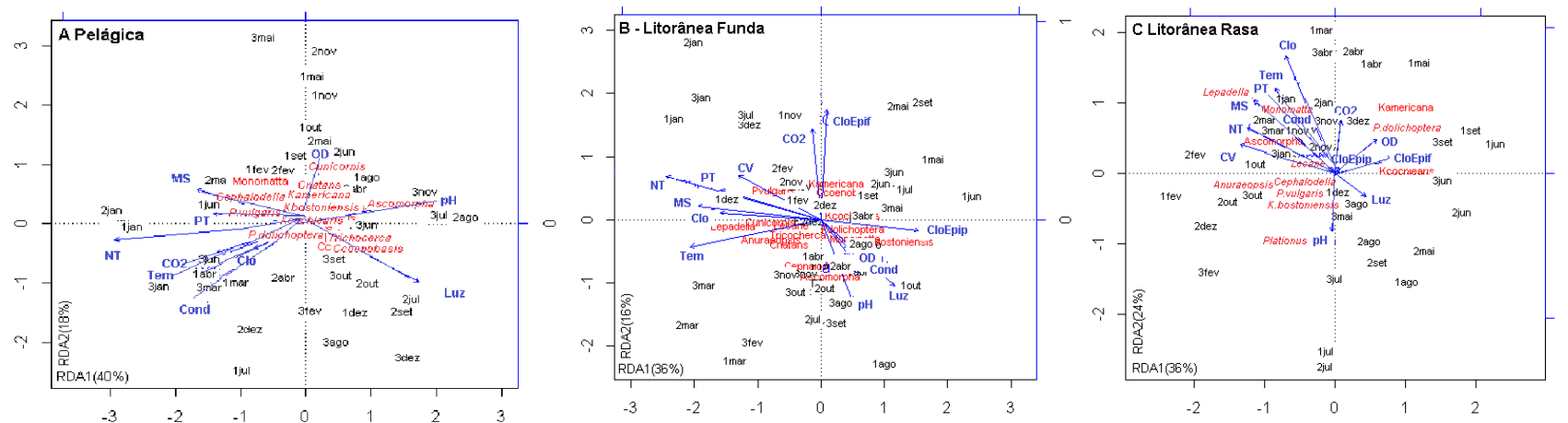


Figura 14. Biplot RDA para o grupo Rotifera nas regiões Pelágica (A), Litorânea Funda (B) e Litorânea Rasa (C) da Lagoa das Ninféias (números 1, 2 e 3, frente aos meses do ano representam as tréplicas para cada estação de amostragem. Luz=radiação subaquática ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{S}$), MS=material em suspensão (mg/L), Cond=condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$), PT=fósforo total ($\mu\text{g}/\text{L}$), NT=nitrogênio total ($\mu\text{g}/\text{L}$), Clo=clorofila a do fitoplâncton (mg/L), CloEf= clorofila a do epífiton (mg/L), CloEp= clorofila a do epipélton (mg/L), CV =cobertura de macrófitas).

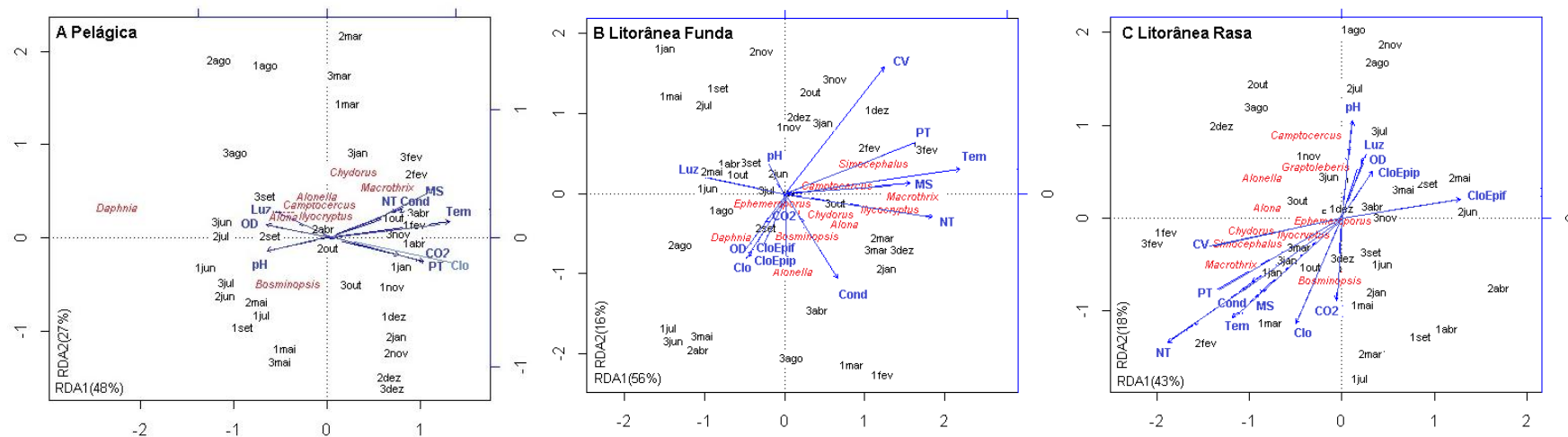


Figura 15. Biplot RDA para o grupo Cladocera nas regiões Pelágica (A), Litorânea Funda (B) e Litorânea Rasa (C) da Lagoa das Ninféas (números 1, 2 e 3, frente aos meses do ano representam as tréplicas para cada estação de amostragem. Luz=radiação subaquática ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{S}$), MS=material em suspensão (mg/L), Cond=condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$), PT=fósforo total ($\mu\text{g}/\text{L}$), NT=nitrogênio total ($\mu\text{g}/\text{L}$), Clo=clorofila a do fitoplâncton (mg/L), CloEf= clorofila a do epifiton (mg/L), CloEp= clorofila a do epipélton (mg/L), CV =cobertura de macrófitas).

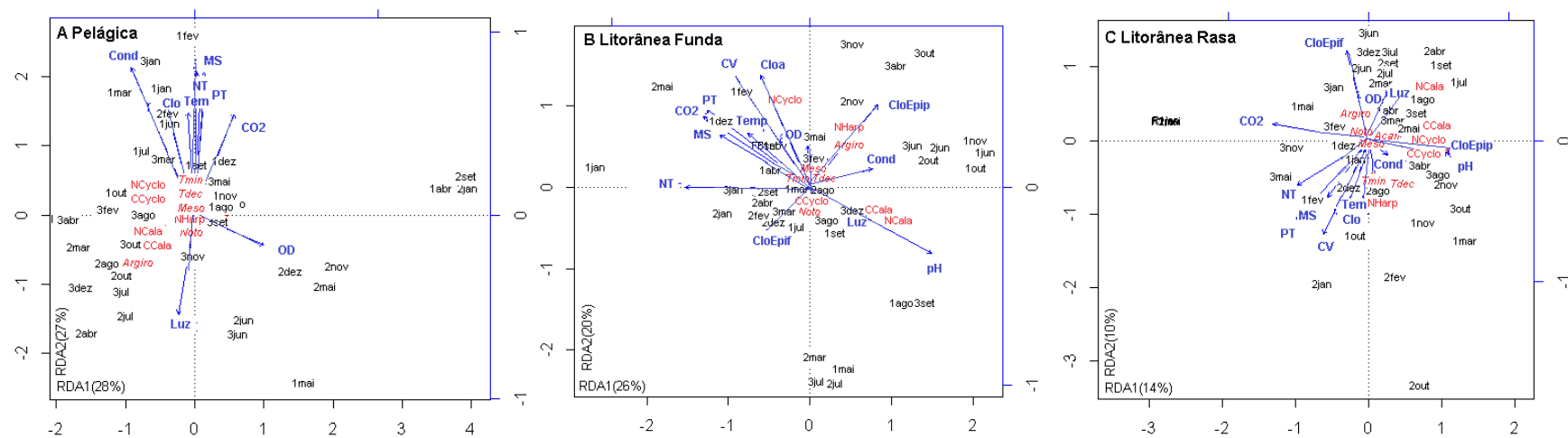


Figura 16. Biplot RDA para o grupo Copepoda nas regiões Pelágica (A), Litorânea Funda (B) e Litorânea Rasa (C) da Lagoa das Ninféias (números 1, 2 e 3, frente aos meses do ano representam as tréplicas para cada estação de amostragem. Luz=radiação subaquática ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{S}$), MS=material em suspensão (mg/L), Cond=condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$), PT=fósforo total ($\mu\text{g}/\text{L}$), NT=nitrogênio total ($\mu\text{g}/\text{L}$), Clo=clorofila a do fitoplâncton (mg/L), CloEf= clorofila a do epifiton (mg/L), CloEp= clorofila a do epipelon (mg/L), CV =cobertura de macrófitas).

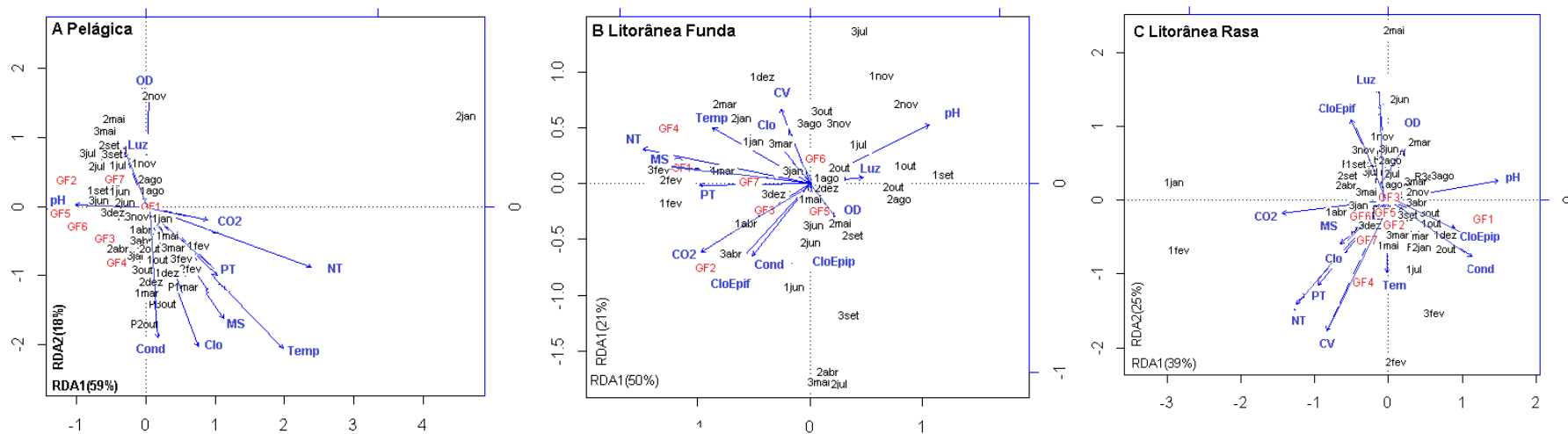


Figura 17. Biplot RDA para os grupos funcionais nas regiões Pelágica (A), Litorânea Funda (B) e Litorânea Rasa (C) da Lagoa das Ninféas (números 1, 2 e 3, frente aos meses do ano representam as tréplicas para cada estação de amostragem. Luz=radiação subaquática ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{S}$), MS=material em suspensão (mg/L), Cond=condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$), PT=fósforo total ($\mu\text{g}/\text{L}$), NT=nitrogênio total ($\mu\text{g}/\text{L}$), Clo=clorofila a do fitoplâncton (mg/L), CloEf= clorofila a do epifiton (mg/L), CloEp= clorofila a do epipélton (mg/L), CV =cobertura de macrófitas).

Discussão

Foi observada marcante variação sazonal nas três regiões da Lagoa das Ninféias, comprovada pela análise dos componentes principais, com elevados valores de temperatura da água, CO₂ livre, condutividade elétrica, material em suspensão, nutrientes (fósforo total e nitrogênio total) e cobertura de macrófitas registrados na estação chuvosa. No período seco, foram registrados os valores mais elevados da razão Z_{DS}/Z_{MAX} . Esta alteração sazonal nas variáveis limnológicas é característica de ambientes lênticos tropicais e tem grande influência na dinâmica da comunidade zooplanctônica.

As elevadas concentrações de fósforo total e a variação na cobertura de macrófitas registrada simultaneamente no período chuvoso não são características típicas de estados alternativos, reportada para ambientes temperados e boreais. De acordo com a teoria proposta por Scheffer (1993), ambientes apresentando estados alternativos são marcados durante o ano pela mudança evidenciada por um período com altas concentrações de fósforo e clorofila (águas turvas), seguida por outro com elevada cobertura de macrófitas e profundidade da zona eufótica, e baixas concentrações de fósforo (águas claras).

No entanto, de acordo com Kosten et al. (2012), lagos da América do Sul nem sempre apresentam abundante cobertura de macrófitas, e as águas turvas são devidas à grande concentração de material inorgânico, substâncias húmicas e detritos, e não necessariamente à elevada concentração de fitoplâncton. Portanto, de acordo com a definição de estados alternativos para lagos sul americanos proposta por estes autores, foi evidenciada na Lagoa das Ninféias, alternância de estados limnológicos, visto que no período chuvoso foi encontrada elevada concentração de material em suspensão e condutividade elétrica, características típicas da fase águas turvas. No período seco, ocorreu maior penetração de luz na coluna d'água, o que poderia ser considerada como indício da fase de águas claras.

Houve predomínio de microzooplâncton em todas as regiões da Lagoa das Ninféias. Os táxons constantes foram formas jovens de Copepoda e o cladóceros *Bosminopsis deitersi* e, em termos de densidade absoluta, o grupo Rotifera foi o mais expressivo. Mesma observação foi relatada para lagos rasos subtropicais, onde, de modo geral, estes táxons ocorreram em altas abundâncias durante o ano todo (Iglesias et al., 2007; Meerhoff et al., 2007; Gazulha et al., 2011). De acordo com os estudos clássicos de estados alternativos, estas espécies exercem pouco efeito na transição do estado de águas turvas para estado de águas claras, pois apresentam baixa taxa de herbivoria (Mourelatos & Lacroix, 1990).

Além disso, em ambientes tropicais e subtropicais ocorre elevada abundância de peixes e macroinvertebradores predadores de zooplâncton. Fator que compromete a pressão de herbivoria zooplanctônica quando comparada àquela presente em lagos de ambientes temperado e boreal (Kosten et al., 2009).

Em lagos rasos temperados, grandes espécies de Cladocera filtradoras são comuns (Lampert, 1986; Luecke et al., 1990), enquanto que em ambientes tropicais e subtropicais poucos táxons são comuns, restritos à ocorrência de *Daphnia* e *Diaphanosoma* (Pinto-Coelho et al., 2005; Meerhoff et al., 2003; Iglesias et al., 2007). Na Lagoa das Ninféias, registramos a presença de *Daphnia* no período seco na região Pelágica e Litorânea Funda. Correlação negativa entre este cladócero e as variáveis limnológicas indicativas de águas turvas (altas concentrações de nutrientes, clorofila e material em suspensão) foi encontrada. Diversos estudos demonstram que *Daphnia* é capaz também de utilizar bacterioplâncton como fonte de alimento (Domingues et al., 2016). Portanto, a maior abundância de *Daphnia* no período seco pode ser devida ao fato deste gênero ter se sobressaído na competição com os demais cladóceros, no uso da fonte de alimento disponível no período seco (Geller & Muller, 1981).

A riqueza total de táxons na Lagoa das Ninféias foi 115, destas 14 exclusivas da região Litorânea Funda e 20 da Litorânea Rasa. A maior riqueza de espécies e, maiores valores de diversidade de Shannon foram registrados nas regiões litorâneas com macrófitas. A elevada riqueza na zona litorânea é devida à maior diversidade de nichos presentes neste compartimento do ambiente lacustre, onde a comunidade zooplanctônica encontra como fonte de alimento, além do fitoplâncton, biofilmes bentônicos e epifíticos (Masclaux et al., 2012).

Para a estação seca, a análise de agrupamento mostrou a formação de dois grupos espaciais, discriminando a região Pelágica das regiões Litorânea Funda e Litorânea Rasa. Para o período chuvoso, a análise de agrupamento revelou uma separação temporal. Observamos que as espécies que utilizam macrófitas como abrigo ou fonte de alimento foram substituídas por espécies planctônicas quando as macrófitas tornaram-se ausentes. Mesmo achado foi relatado por diversos autores, refutando a hipótese de que as espécies tropicais utilizam macrófitas como esconderijo contra predadores (Bachmann et al., 2002; Meerhoff et al., 2003; Castro et al., 2007; Meerhoff et al., 2007; Iglesias et al., 2007).

Os sete grupos funcionais formados foram caracterizados por diferenças taxonômicas e refletiram basicamente o tipo de hábitat e de alimentação. Os grandes grupos taxonômicos zooplanctônicos distribuíram-se em grupos funcionais distintos e, gêneros e até mesmo famílias foram incluídos no mesmo grupo funcional.

Os cladóceros foram englobados em dois grupos, sendo o G1 composto por herbívoros raspadores litorâneos (composto majoritariamente por chydorídeos) e o G2 compreendeu os herbívoros suspensívoros filtradores pelágicos. Este fato é comprobatório da relação reportada para Cladocera entre tipo de hábitat e de hábito alimentar (Barnett et al., 2007).

Os copépodes dividiram-se também em dois grupos (G3, herbívoros suspensívoros pelágicos contendo aparelhos bucais, compreendendo basicamente os copépodes Calanoida, e G4, onívoros raptorais, englobando os copépodes Cyclopoida). O tipo de reprodução sexuada dos Copepoda os difere dos demais grupos zooplancônicos cuja reprodução é predominantemente assexuada.

Três grupos funcionais de rotíferos foram evidenciados: o G5, herbívoros suspensívoros pelágicos com cílios; G6, herbívoros sugadores pelágicos e G7, herbívoros suspensívoros litorâneos com cílios. Os grupos G5 e G7 são constituídos por rotíferos que utilizam o mástax para alimentação, desempenhando basicamente a mesma função ecológica, porém em habitats distintos.

O grupo funcional G5, dominado pelos indivíduos de *Kellicottia bostoniensis* de elevadas abundâncias, foi mais representativo durante todo o estudo nas regiões Pelágica e Litorânea Funda. O grupo G6 predominou na região Litorânea Rasa. Observamos diferença na função ecológica exercida pelo grupo dominante entre as regiões, provavelmente devido à menor profundidade da região Litorânea Rasa que favoreceu o grupo G6, constituído por organismos herbívoros sugadores pelágicos.

Os menores valores para diversidade funcional e densidade absoluta para todos os grupos funcionais foram registrados em março nas três estações de coleta. A diversidade funcional não está relacionada à variação no número de espécies, mas à variação na distribuição dos grupos tróficos. Portanto, em março ocorreu diminuição na uniformidade dos grupos funcionais (DFEve=0,18) e algumas funções ecológicas podem ter sido suprimidas, embora a riqueza de espécie continuou elevada. Somente em maio houve diminuição na uniformidade da distribuição de espécies, o que refletiu no menor valor da riqueza taxonômica de espécies, do índice de Shannon e da equitabilidade.

Um padrão sazonal na distribuição de espécies de Rotífera e sua relação com variáveis limnológicas são observados nas regiões Litorânea Funda e Litorânea Rasa, comprovados pela RDA. Rotíferos planctônicos (*Keratella americana*, *K. cochlearis* e *Kellicottia bostoniensis*) foram associados positivamente aos meses de seca e à clorofila epipéllica e epifítica. Masclaux et al. (2012) observaram que espécies de Cladocera são capazes de utilizar perifíton como fonte de alimento na escassez de

fitoplâncton. Portanto, podemos inferir que estes rotíferos poderiam também utilizar outras fontes de alimento na ausência do fitoplâncton.

De acordo com Cottenie & De Meester (2004), por possuírem curto ciclo de vida, espécies de Cladocera respondem rapidamente a alterações locais através da substituição de espécies dominantes. A análise de redundância para a região Pelágica envolvendo o grupo Cladocera revelou uma alternância entre a presença dos gêneros *Daphnia* no período seco (águas claras) pela do gênero *Macrothrix* no período chuvoso (águas turvas) (Figura 14A). Elevadas concentrações de nutrientes, material em suspensão e consequente aumento na concentração de clorofila do fitoplâncton no período chuvoso foram correlacionadas positivamente ao cladócero dominante, *Macrothrix*, de hábito raspador que utiliza o material aderido ao sedimento como fonte de alimentação, contribuindo para um aumento na biomassa algal do fitoplâncton.

Nas regiões Litorânea Funda e Litorânea Rasa (Figuras 14B e 14C), ocorreu algo semelhante, no período de chuvas (águas turvas), quando houve predomínio de grandes cladóceros raspadores, correlacionados positivamente com elevados valores de nutrientes, material em suspensão e clorofila *a*. No período seco (águas claras), predominou *Bosminopsis deitersi*, cladócero filtrador que apresentou correlação positiva com os meses de seca. Provavelmente, durante a seca, quando foi verificada a presença de *Daphnia* na região Pelágica da Lagoa, houve competição entre estes cladóceros filtradores. Consequentemente, *B.deitersi* passou a explorar mais a região litorânea.

A RDA obtida para o grupo Copepoda nas três regiões da Lagoa revelou uma separação entre os componentes das subordens Calanoida e Cyclopoida. Calanoida foi correlacionada positivamente com a luz, variável característica do estado de águas claras, e Cyclopoida positivamente com as variáveis típicas do estado de águas turvas: condutividade elétrica, material em suspensão, nutrientes totais e clorofila *a* do fitoplâncton. Os herbívoros seriam mais esperados em período de águas claras, pois poderiam consumir somente algas. Os onívoros presentes em águas turvas consomem tanto algas como outras fontes de matéria orgânica disponível (inferidas pela elevada concentração de material em suspensão). Na região Litorânea Funda, náuplios de copépodes Harpacticoida foram associados positivamente com a clorofila do epipélon. Este táxon é bentônico e alimenta-se do material aderido ao sedimento.

Os principais atributos utilizados para caracterizar os grupos funcionais são tipo de alimentação, preferência de habitat, reprodução, escape de predadores e taxas de crescimento (Barnett et al., 2007; Litchamam et al., 2013). Portanto, alterações nas características limnológicas da lagoa podem afetar estes atributos e

consequentemente a estrutura da diversidade funcional do zooplâncton ali presente. Isto permite que a diversidade funcional seja utilizada como ferramenta para inferências a respeito da dinâmica do ecossistema aquático.

Para os grupos funcionais do zooplâncton na região Pelágica, a RDA revelou uma separação sazonal. O grupo G2 (constituído pelos herbívoros suspensívoros pelágicos filtradores, como *Daphnia*), foi associado positivamente com o aumento da radiação subaquática em maio, início das águas claras. Enquanto que os grupos G3 (herbívoros suspensívoros como os Calanoida) e G4 (onívoros raptorais, copépodes Cyclopoida) foram correlacionados positivamente com as variáveis, clorofila do fitoplâncton, material em suspensão, condutividade elétrica, cujas maiores valores foram registrados no período chuvoso de águas turvas.

Na região Litorânea Rasa, os grupos G4, G6 e G7 foram associados positivamente com a maior cobertura de macrófitas, nutrientes totais e material em suspensão e, negativamente com a radiação subaquática. Este fato é indicativo de predomínio no estado de águas turvas. O grupo G1 foi correlacionado positivamente com a clorofila do epifítton. No entanto, a correlação foi negativa com a cobertura de macrófitas. Em ambientes tropicais e subtropicais, cladóceros podem evitar as macrófitas, pois estas podem servir de refúgio para peixes jovens e invertebrados que consoem zooplâncton (Castilho-Noll & Arcifa, 2007; Iglesias et al., 2007; Meerhoff et al., 2009).

Conclusões

Os estados limnológicos alternativos registrados na Lagoa da Ninféias diferem daqueles encontrados nas regiões temperada e boreal. Observou-se uma alternância de fases limnológicas no período chuvoso e seco, característico da região tropical. No período chuvoso, ocorreu incremento na concentração de nutrientes, cobertura de macrófitas, clorofila do fitoplâncton, material em suspensão e condutividade elétrica caracterizando o estado de águas turvas. No período seco, houve maior profundidade da zona eufótica, caracterizando o estado de águas claras. Esta alteração ambiental foi acompanhada por alteração na estrutura da comunidade zooplanctônica.

Não foi observada marcante correlação entre a distribuição dos grupos funcionais e as variáveis limnológicas durante o período de estudo. Por outro lado, gêneros de Cladocera mostram através de sua distribuição preferência pelas características dos estados alternativos. *Daphnia* é comum nas águas claras e os demais cladóceros se tornaram mais abundantes nas águas turvas.

Diferentemente do observado para estados limnológicos alternativos em lagos rasos de ambientes temperados e boreais, o zooplâncton não exerceu forte influência na alternância destes estados. Pois, em ambientes tropicais e subtropicais, a interação entre fatores controladores da distribuição da comunidade zooplanctônica e cascata trófica são diferentes daqueles observados em ambientes temperados.

Referências

- Bayley, SE, & Prather, CM. 2003. Do wetland lakes exhibit alternative stable states? Submersed aquatic vegetation and chlorophyll in western boreal shallow lakes. *Limnology and Oceanography*, 48(6): 2335–2345.
- Barnett, AJ, Finlay, K. & Beisner, BE. 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshwater Biology*, 52: 796–813
- Bicudo, CEM, Carmo, CF, Bicudo, DC, Henry, R, Piao, ACS, Santos, CM & Lopes, MRM. 2002. Morfologia e morfometria de três reservatórios do PEFI. In: D.C. Bicudo, M.C. Forti, e C. E. M. Bicudo (eds.). Parque Estadual das Fontes do Ipiranga: unidade de conservação ameaçada pela urbanização de São Paulo. Editora Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo, pp. 141-158.
- Castro, BB, Marques, SM & Gonçalves, F. 2007. Habitat selection and diel distribution of the crustacean zooplankton from a shallow Mediterranean lake during the turbid and clear water phases *Freshwater Biology*, 52: 421–433.
- Dajoz, R. 1983. *Ecologia Geral*. 4^{ed}. Petrópolis: Vozes. 472p.
- Domingues, CD, Silva, LHS, Rangel, L.M, Magalhães, L, Rocha, AM, Lobão, LM, Paiva, R, Roland, F & Sarmiento, H. 2016. Microbial Food-Web Drivers in Tropical Reservoirs. *Microbiology of Aquatic Systems*.
- Elmoor-Loureiro, LMA. 1997. Manual de identificação de Cladóceros límnicos do Brasil. Brasília: Universa, 156p.
- Golterman, HL & Clymo, RS. 1971. Methods for chemical analysis of freshwaters. Blackwell Scientific Publications, International Biological Program, Oxford.
- Golterman, HL, Clymo, RS. & Ohmstad, M.A.M. 1978. Methods for physical and chemical analysis of freshwaters. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hansen, PJ & Bjornsen, PK. 1997. Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 20-2.000 µm body size range. *Limnology and Oceanography*. 42(4): 687-704.
- Iglesias, C, Goyenola, G, Mazzeo, N, Meerhoff, M, Rodó, E & Jeppesen, E. 2007. Horizontal dynamics of zooplankton in subtropical Lake Blanca (Uruguay) hosting multiple zooplankton predators and aquatic plant refuges. *Hydrobiologia*, 584: 179-189.
- Jersabek, CD, Segers, H & Morris, PJ. 2003. An illustrated online catalog of the Rotifera in the Academy of Natural Sciences of Philadelphia (version 1.0: 2003-April-8). Available in: <http://rotifer.ansp.org/rotifer.php>. Acess in: 14 Dec. 2012.
- Koste, W. 1978. *Hydrobiologia: Rotatoria die radertieremittleuropas, Ubeiordnung Monogonota*. Berlim: Gebriider Bormtrager.

- Kosten S, Lacerot G, Jeppesen E, Da Marques Motta D, Van Nes EH, Mazzeo N et al. 2009. Effects of submerged vegetation on water clarity across climates. *Ecosystems*, 12, 1117–1129.
- Kosten, S, Vernooij, M, Van Nes, EH, Sagrarios, MLG, Clevers, JGP. & Scheffer, M. 2012. Bimodal transparency as an indicator for alternative states in South American lakes. *Freshwater Biology*, 57:1191–1201.
- Jeppesen, E, Søndergaard, M, Søndergaard, M & Cristoffersen, K. 1998. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. New York. Springer-Verlag
- Laliberté, E & Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Laliberté, E & Shipley, B. 2011. FD: measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology.
- Lampert, W, Fleckner, W, Rai, H. & Taylor, BE. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography*, 31(3): 478-490.
- Litchman, E, Ohman, MD, & Kiorboe, T. 2013. Trait-based approaches to zooplankton communities. *Journal of Plankton Research*, 35: 473–484.
- Luecke, C, Vanni, MJ, Magnuson, JJ, Kitchell, JF & Jacobson, PT. 1990. Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography*, 35(Suppl.): 1718-1733.
- Mackereth, FJH, Heron, J. & Talling, JF. 1978. Water analysis: some revised methods for limnologists. Titus Wilson and Sons Ltd., Kendall.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Masclaux, H, Bec, A, Bourdier, G. 2012. Trophic partitioning among three littoral microcrustaceans: relative importance of periphyton as food resource. *Journal of Limnology*, 71(2): 261-266.
- Meerhoff, M., Mazzeo, N., Moss, B. & Rodríguez- Gallego, L. 2003. The structuring role of free floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology*, 37: 377-391.
- Meerhoff, M, Iglesias, C, De Mello, FT, Clemente, J, Jensen, E, Lauridsen, TL & Jeppesen, E. 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology*, 52: 1009-1021.
- Muyllaert, K, Declerk, S, Geenens, V, Wichelen, JV, Degans, H, Vandekerckhove, J, der Gucht, K V, Vloemans, N, Rommens, W, Rejas, D, Urrutia, R, Sabbe, K, Gillis, M, Decler, K, De Meester, L. & Vyverman, W. 2003. Zooplankton, phytoplankton and the microbial food web in two turbid and two clear water shallow lakes in Belgium. *Aquatic Ecology*, 3: 137–150.

- Orlova-Bienkowskaja, MJ. 1998. A revision of the cladoceran genus *Simocephalus* (Crustácea, Daphnidae). *Bulletim of the Natural History Museum, London (Zoology series)*, 64 (1): 1-62.
- Pakeman, RJ. 2014. Functional trait metrics are sensitive to the completeness of the species' trait data? *Methods in Ecology and Evolution*, 5: 9–15.
- Pinto-Coelho, RM, Pinel-Alloul, B, Merhot, G & Havens, KE. 2005 Crustacean zooplankton in lakes and reservoirs of temperate and tropical regions: variation with trophic status. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62: 348-361.
- Reid, JW. 1985. Chave de identificação para as espécies continentais sul-americanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea: Copepoda). *Boletim de Zoologia, Universidade de São Paulo*, 9:17-143.
- Roelke, DL, Zohary, T, Hambright, DK & Montoya, JV. 2007. Alternative states in the phytoplankton of Lake Kinneret, Israel (Sea of Galilee). *Freshwater Biology*, 52: 399–411.
- Sartory, DP & Grobbelaar, JU. 1984. Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. *Hydrobiologia*, 114: 177-187.
- Segers, H. 2007. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotífera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. *Zootaxa*, 1564: 1-104.
- Sinev, AY & Elmoor-Loureiro, LMA. 2010. Three new species of chydorid cladocerans of subfamily Aloninae (Branchipoda: Anomopoda: Chydoridae) from Brazil. *Zootaxa*, 2390: 1–25.
- Scheffer, M & van Nes, EH. 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia*, 584: 455–466.
- Scheffer, M, Carpenter, S, Foley, JA, Carl Folke, C & Walker, B. 2011. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:11 (591-596).
- Strickland, JDH & Parsons, TR. 1960. A manual of seawater analysis. *Bulletin Fisheries*
- Solorzano, L. 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnology and Oceanography*, 14: 799-801.
- Threlked, ST & Drenner, RW. 1987. An experimental mesocosm study of residual and contemporary effects of an omnivorous, filter-feeding, clupeid fish on plankton community structure. *Limnology and Oceanography*, 32(6): 1331-I 34
- Thomaz, SM, Bini, LM & Pagioro, TA. 2004. Métodos em Limnologia: macrófitas aquáticas. In: Bicudo, C.E. & Bicudo, D.C. (eds.). *Amostragem em Limnologia*, Rima, Editora, São Carlos, p.193-212.
- Valderrama, JC. 1981. The simultaneous analisys of total nitrogen and phosphorus in natural waters. *Marine Chemistry*, 10: 109-122.

Williamson, CE, De Lange, H. & Leech, DM. 2007. Do zooplankton contribute to an ultraviolet clear-water phase in lakes? *Limnology and Oceanography*, 52(2): 662–667.

**Capítulo II: Biomassa e pressão de herbivoria do
zooplâncton em estados limnológicos alternativos de
lagoa tropical**

Resumo

Lagoas rasas, cuja profundidade máxima não ultrapassa 5 metros, estão dispersas em todo mundo sendo bastante comuns. Respondem a flutuações na concentração de nutrientes em um processo de mudança durante o ano determinando o reconhecimento de estados alternativos, caracterizados pela alternância do predomínio de macrófitas em águas claras e fitoplâncton em águas turvas. Muitas pesquisas sobre herbivoria e efeitos ascendentes do zooplâncton no fitoplâncton são desenvolvidas para a comunidade planctônica de regiões temperadas. A dinâmica de sistemas tropicais e subtropicais é menos conhecida, sabe-se apenas que o controle do zooplâncton no fitoplâncton é menos evidente, pois as interações são mais complexas do que aquelas observadas na região temperada. Avaliamos se a mudança de um estado para outro numa lagoa (os chamados “estados alternativos”) é acompanhada por flutuação na biomassa zooplanctônica, e em qual estado a pressão de herbivoria zooplanctônica é mais expressiva. Para acompanhar as modificações na biomassa e taxa de herbivoria da comunidade zooplanctônica e indicar as variáveis limnológicas controladoras, foram feitas coletas a cada dois meses durante um ano em três estações de amostragem (uma na região limnética e duas na região litorânea, com presença de bancos de macrófitas) na Lagoa das Ninféias. O ano de 2014 foi atípico com relação ao regime de chuvas, o que influenciou a flutuação sazonal das variáveis limnológicas nas diferentes regiões da lagoa. Foi observada alternância entre o estado de águas claras, no período seco, e o estado de águas turvas no período chuvoso. O primeiro estado é caracterizado por elevados valores de material em suspensão, de nutrientes dissolvidos, de condutividade elétrica e de nutrientes totais. No segundo estado, radiação subaquática mais elevada foi observada. Os táxons mais representativos em abundância e biomassa durante o estudo foram *Polyarthra vulgaris*, *Kellicotia bostoniensis*, *Bosminopsis deitersi* e as formas jovens de Cyclopoida. Embora abundantes, por comporem o microzooplâncton pouco efeito exerceram na transição do estado de águas turvas para o estado de águas claras, pois apresentaram baixa taxa de herbivoria.

Palavras-chave: biomassa, pressão de herbivoria, águas claras, águas turvas, estados alternativos.

Introdução

Lagoas rasas, cuja profundidade máxima não ultrapassa 5 metros, estão dispersas em todo mundo sendo bastante comuns. Desempenham diversos serviços ecossistêmicos, entre os quais destacam-se a aquicultura, a irrigação, o abastecimento de água e a harmonia paisagística (Downing et al., 2006; Meerhoff, 2012).

Lagoas rasas respondem a flutuações na concentração de nutrientes em um processo de mudança durante o ano determinando o reconhecimento de estados alternativos, cujos mecanismos biológicos e físico-químicos relacionados à turbidez da água e à presença ou ausência de macrófitas, mantém uma série de *feedbacks* positivos (Moss et al., 1996; Scheffer et al., 1993, 2001).

Diversos estudos foram desenvolvidos nas regiões temperadas e boreal enfocando a teoria dos estados alternativos demonstrando que a estrutura da cadeia alimentar difere nos dois estados (Lampert et al., 1986; Luecke et al., 1990; Scheffer et al., 2007; Williamson et al., 2007). A temperatura e a luminosidade afetam o metabolismo da comunidade zooplanctônica e sua relação com a comunidade fitoplanctônica (Threlkeld, 1987). A elevada biomassa de diatomáceas no ambiente coincide com altas densidades de espécies zooplanctônicas, as quais devido à atividade de herbivoria interrompem o fenômeno de águas turvas (Hansen & Bjornsen, 1997, Muylaert et al., 2003). No entanto, a variação da biomassa e a composição do macrozooplâncton e sua relação com os estados limnológicos alternativos ainda não é bem estabelecida.

Embora os rotíferos sejam mais abundantes em corpos d'água, não são os mais representativos na biomassa total zooplanctônica (Panarelli et al., 2003; Sendacz et al., 2006; Brito et al., 2011), sendo a maior contribuição decorrente de organismos maiores, como os copépodes e cladóceros. No entanto, os rotíferos possuem elevada taxa de renovação populacional, resultando em maior disponibilidade de matéria e energia para os consumidores (Ruttner-Kolisko, 1977).

Estudos desenvolvidos no Brasil apontam que microcrustáceos fitófilos que vivem na zona litorânea, alimentam-se de perífiton, microalgas aderidas às rochas, superfícies vegetais e ao sedimento (Nogueira et al., 2003). Masclaux et al. (2012) investigaram o uso de perífiton como única fonte de alimento ou como complemento ao recurso fitoplanctônico para três cladóceros. Os autores observaram que *Daphnia longispina* obteve baixas taxas de crescimento e reprodução utilizando somente o

recurso perifítico. *Simocephalus vetulus* se alimentou principalmente de partículas suspensas. E *Eurycercus lamellatus* foi um raspador perifítico obrigatório.

Os organismos da sub-classe Copepoda possuem três estágios de desenvolvimento: náuplios, copepoditos e adultos. São mais abundantes no estágio naupliar (Fryer, 1986), e embora neste estágio possuam pequeno comprimento corporal, fraca capacidade natatória e sensorial, e um rudimentar aparato para se alimentar são capazes de consumir fitoplâncton, microozoplâncton, detritos e bactérias (Heinle et al., 1977; Turner & Tester, 1992; Merrell & Stoecker, 1998; Meyer et al., 2002, Vogt et al., 2013). Os adultos onívoros Calanoida alimentam-se de fitoplâncton e microozoplâncton (Berk et al., 1977; Paffenhofer & Knowles, 1980; Kleppel, 1993); os carnívoros Cyclopida alimentam-se de zooplâncton, inclusive de outros copépodos (Yen, 1983).

A comunidade zooplanctônica é um importante elo na cadeia alimentar dos ecossistemas aquáticos, participando do fluxo de energia e da dinâmica de nutrientes. Portanto, conhecer o papel do zooplâncton nos estados alternativos é fundamental para compreensão deste fenômeno. Para isto é necessário conhecer sua biomassa, pois este parâmetro é fundamental para o entendimento da dinâmica dos ecossistemas aquáticos, pois quantifica a matéria e a energia que flui na cadeia trófica. A partir da biomassa zooplanctônica é possível inferir sobre a matéria orgânica disponível para os níveis tróficos superiores e caracterizar as interações biológicas, predação e competição, relacionando-as a distúrbios naturais (Crispim & Freitas, 2005; Castilho-Noll & Arcifa, 2007; Loureiro et al., 2011; Brito et al., 2011) e aos estados alternativos.

Diante disso, nosso objetivo é avaliar se a mudança de um estado para outro numa lagoa (os chamados “estados alternativos”) é acompanhada por flutuação na biomassa zooplanctônica, e em qual estado a pressão de herbivoria zooplanctônica é mais expressiva.

Objetivos e hipóteses

Objetivo geral: Identificar a variação sazonal da biomassa e a pressão de herbivoria da comunidade zooplanctônica e relacionar tais variáveis aos estados limnológicos alternativos, constituídos pelas águas claras e águas turvas.

Hipóteses: O ambiente selecionado (Lagoa das Ninféias) é um ecossistema lacustre artificial, pequeno e controlado, com elevada cobertura de macrófitas. Ocorre modificação nas características do ambiente que permita distinguir estados alternativos. No período de águas turvas, há maior disponibilidade de nutrientes e fitoplâncton, favorecendo o incremento na biomassa zooplanctônica.

Objetivos específicos: i) comprovar a ocorrência de estados limnológicos alternativos na Lagoa das Ninféias; ii) definir eventuais variações sazonais nas condições limnológicas das estações de amostragem selecionadas (região Pelágica, Litorânea Funda e Litorânea Rasa); iii) identificar a variação sazonal, baseada em amostragem com frequência bimestral, da biomassa e pressão de herbivoria do zooplâncton nas três estações de coleta.

Materiais e Métodos

Área de Estudo

A Lagoa das Ninféias está localizada no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI) (23°38' S, 46°37' W) e inserida na malha urbana de São Paulo. É um açude formado pelo barramento do córrego Pirarungaua, com finalidade paisagística no Jardim Botânico de São Paulo (Figura 1). É um reservatório raso e mesotrófico que possui área de 5.433m², profundidade máxima de 3,6m, profundidade média 1,3m e tempo de residência de 7,2 dias. Apresenta extensa região litorânea e com grande abundância de macrófitas aquáticas (Bicudo et al., 2002).

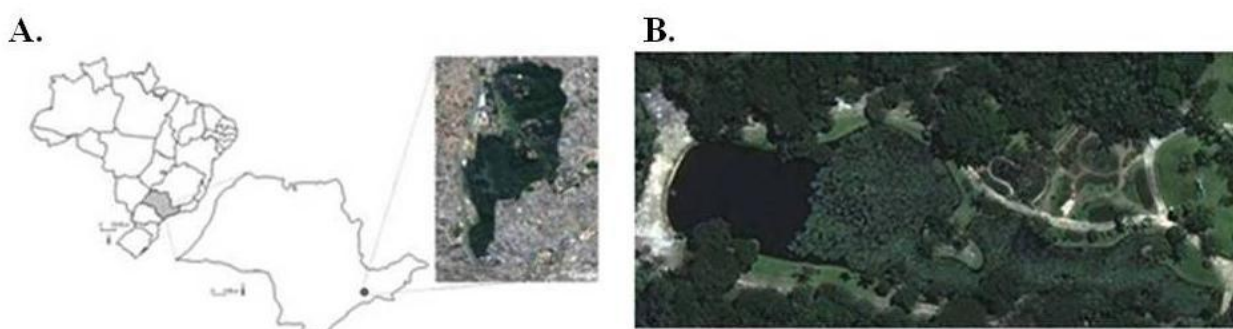


Figura 1. (A) Mapa do Brasil destacando o Estado de São Paulo e a localização aproximada do PEFI; (B) Lagoa das Ninféias, vista do satélite (<http://www.earth.google.com> em 20/11/2009).

Delineamento experimental

Para acompanhar as modificações na estrutura da comunidade zooplancônica e indicar as variáveis abióticas controladoras, foram realizadas coletas em três estações de amostragem (uma na região limnética e duas na região litorânea, com presença de bancos de macrófitas, uma de maior profundidade (> 1m) e outra mais rasa (< 1m) na Lagoa das Ninféias (Figura 2). Em cada uma das três estações correspondentes às distintas regiões, três locais foram objeto de medidas, distribuídos transversalmente, segundo gradiente de profundidade: Local 1 - região de menor profundidade (margem direita); Local 2 - região mais profunda e Local 3 - região de menor profundidade (margem esquerda) (Figura 2). As coletas foram bimestrais (de fevereiro a dezembro de 2014) envolvendo período chuvoso (fevereiro, abril e dezembro) e seco (junho, agosto e outubro) (Figura 3).

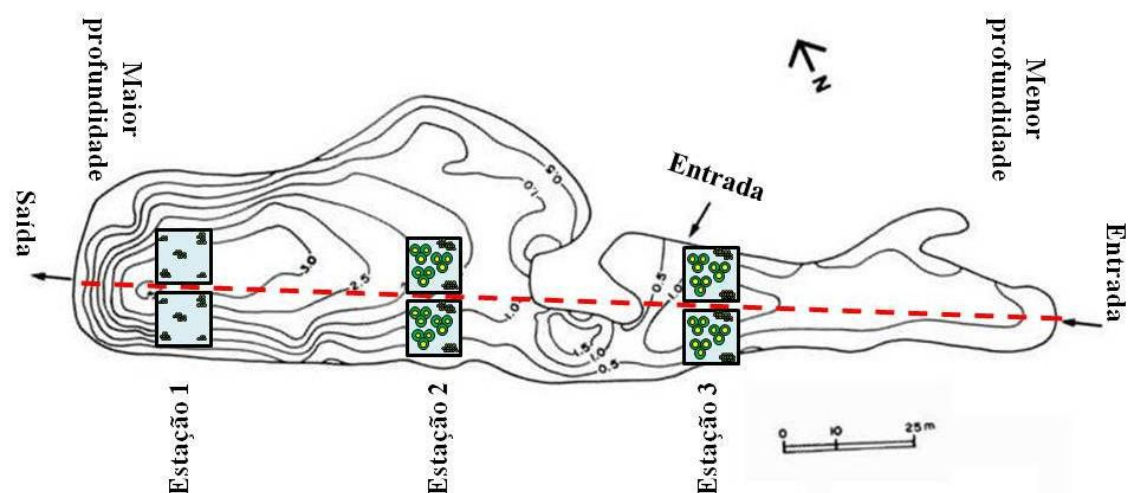


Figura 2. Distribuição das estações de amostragem segundo gradiente de profundidade da Lagoa das Ninféias. (Fonte: Santos, 2017)

Variáveis abióticas

Foram determinadas as seguintes variáveis nas estações de amostragem: transparência da água (medida pela profundidade do disco de Secchi), radiação subaquática (através do uso de luxímetro Li-CorLI-250A), temperatura da água, profundidade da coluna de água, condutividade elétrica e pH da água (através de sonda subaquática multiparâmetros).

Os dados de precipitação foram fornecidos pela Estação Meteorológica do Instituto Astronômico e Geofísico da Universidade de São Paulo, campus da Água Funda, que se localiza cerca de 200 metros do Lago das Ninféias.

Com auxílio de garrafa de Van Dorn foram coletadas amostras da superfície, do meio e fundo da coluna de água, que foram integradas manualmente, para posterior determinação de oxigênio dissolvido (Golterman et al., 1978), formas de carbono inorgânico dissolvido, nitrito e nitrato (Mackereth et al., 1978), nitrogênio amoniacal (Solorzano, 1969), ortofosfato e fósforo total dissolvido (Strickland & Parsons 1960), nitrogênio total e fósforo total (Valderrama, 1981). As amostras para a fração dissolvida dos nutrientes foram filtradas sob-baixa pressão (≤ 5 atm) em filtro GF/F pré-calcinado.

Variáveis bióticas

Clorofila-a

Amostras de água foram filtradas em filtro de fibra de vidro Whatman GF/F para a determinação da clorofila-a. A extração da clorofila-a (corrigida da feofitina) foi feita com etanol (90%) segundo Sartory & Grobbelaar (1984).

Foram obtidas concentrações de clorofila a dos compartimentos fitoplâncton, epifítton e epipélton.

Macrófitas aquáticas

Para determinar a cobertura de macrófitas foi utilizado o método do quadrado, através da contagem de folhas de *Nimphaea* spp. presentes dentro de cada um dos 100 quadrículos (dimensões: 10 cm x 10 cm) de um quadrado de PVC de 1m² (Thomaz et al., 2004).

Biovolume da comunidade fitoplanctônica

A análise quantitativa foi realizada usando um microscópio invertido, Zeiss Axiovert, seguindo Utermöhl (1958) e o tempo de sedimentação na câmara segundo Lund et al. (1958). O limite de contagem foi estabelecido através da curva de rarefação de espécies e até alcançar 100 indivíduos da espécie mais comum (Ferragut et al., 2013). A densidade total do fitoplâncton, epipélton e epifítton foi calculada. O biovolume foi calculado através da multiplicação da densidade de cada espécie pelo volume médio ($\mu\text{m}^3 \text{ cm}^{-2}$). A maioria dos dados de biovolume algal foi obtida em Fonseca et al. (2014). O biovolume total foi calculado através do somatório dos biovolumes dos táxons que contribuíram com $\geq 1\%$ da densidade total da amostra, evitando superestimar táxons raros com elevado volume algal. Espécies algais com densidade e biovolume $\geq 20\%$ da densidade e biovolume total da amostra foram consideradas espécies descritoras.

Análise quantitativa e qualitativa da comunidade zooplanctônica

Foram coletadas 3 amostras (margem direita, meio e margem esquerda) para cada um das três estações de coleta (região pelágica, região litorânea funda e região litorânea rasa). Para cada amostra foi filtrado um volume de 50 a 100 litros de água com motobomba de sucção, integrando a coluna d'água, em uma rede de plâncton com abertura de 50 μm . Para evitar a contração dos organismos, o processo de narcotização com saturação de CO₂ foi realizado através da adição de água

gaseificada. As amostras foram armazenadas em frascos de vidro, e fixadas com formol em concentração de 4%.

Na dependência da curva de rarefação, sub-amostras até a amostra toda foram contadas em placa de acrílico quadriculada sob microscópio estereoscópio, com aumento de 50x para Cladocera e Copepoda. As contagens de Rotifera e náuplios de Copepoda foram realizadas em câmara de Sedgwick-Rafter sob microscópio óptico, com aumento de 100X. As identificações foram realizadas com o auxílio de microscópio óptico com aumento de até 2000x e bibliografia especializada (Koste, 1978; Reid, 1985; Elmoor-Loureiro, 1997; Orlova-Bienkowskaja, 1998; Jersabek et al., 2003; Silva, 2003; Elmoor-Loureiro, 2006; Segers, 2007; Perbiche-Neves et al., 2015).

Biomassa da comunidade zooplanctônica

Foi determinada a biomassa para as espécies mais abundantes durante o estudo.

Os cálculos para obtenção da biomassa das populações de Rotifera seguiram a técnica descrita por Ruttner-Kolisko (1977), baseada no biovolume dos organismos. Foi calculado utilizando fórmulas específicas das formas geométricas que mais se aproximam do formato do corpo de cada espécie. Para isto foram medidos cerca de 30 organismos de cada espécie. Após o cálculo do biovolume, foi convertido em peso seco utilizando o fator 0,1 (Bottrell et al., 1976).

Para obtenção da biomassa das populações de Cladocera e Copepoda foi utilizada a regressão linear estabelecido por Bottrell et al. (1976). Nesta relação, o comprimento do corpo do animal (mm) se relaciona ao peso seco (μg).

$$\ln W = \ln a + b \ln L$$

Onde:

a e b: são constantes obtidas pela regressão entre peso seco e comprimento

L: comprimento corporal do indivíduo

Os valores de a e b para cada gênero identificado nas amostras foram obtidos da literatura.

Análise dos Componentes Principais (ACP)

Foi aplicada uma análise dos componentes principais (ACP) para a ordenação espacial e temporal das variáveis limnológicas das três estações de coleta ao longo do

período de estudo. A análise foi feita no software R Cran Program (2016). A ACP calcula escores (componentes principais), que concentram informações e reduzem as dimensões das variáveis. Os resultados foram ilustrados em gráficos biplot.

Análise de Redundância (RDA)

As relações entre a biomassa das espécies zooplanctônicas e as variáveis ambientais foram descritas através de uma análise de redundância (RDA), utilizando o pacote vegan 2.3.5 (Oksanen, 2016). RDA é uma forma de ordenação forçada que examina quanto da variância de um grupo de variáveis explica outro grupo de variáveis, e é uma análise multivariada análoga à regressão linear simples.

Pressão de herbivoria

A razão biomassa do zooplâncton (ugPS/L) /biomassa algal (Chl.-a multiplicado por 66 para converter ug/L em ugPS/L) foi usada como uma aproximação da pressão de herbivoria (Jeppensen et al., 2005).

Para este cálculo, assume-se que o zooplâncton usa o fitoplâncton como única fonte de recurso alimentar e que toda biomassa fitoplanctônica é consumida por dia. Assim, esta razão dá uma indicação da proporção do estoque de fitoplâncton que é consumido por dia (Jeppensen et al., 1994).

Análise de variância 2-fatores (ANOVA; $\alpha < 0,05$) foi aplicada para testar diferenças estatísticas entre as taxas de herbivoria comparando-as nas regiões da lagoa (Pelágica, Litorânea Funda e Litorânea Rasa), entre os grupos zooplanctônicos (Copepoda, Cladocera e Rotifera) e nas estações do ano. As análises foram feitas no software R Cran Program (2016).

Correlação

O coeficiente de correlação de Pearson (r) foi usado para medir o grau de relação linear da radiação subaquática, da condutividade elétrica, da concentração de material em suspensão, dos nutrientes totais (PT e NT) e dissolvidos (NH₄, NO₂, NO₃ e PO₄), da clorofila a do fitoplâncton, epifíton e epipélton e do biovolume do fitoplâncton com a biomassa zooplanctônica (do zooplâncton total, dos grandes grupos taxonômicos do zooplâncton e das espécies mais abundantes). A análise foi realizada no software STATISTICA 7.0.

Resultados

Variáveis abióticas

A maior precipitação acumulada mensal foi registrada em dezembro e a menor em outubro. Embora outubro seja historicamente um mês enquadrado no período chuvoso e abril no período seco, o ano de 2014 foi atípico com relação ao regime de chuvas e a precipitação acumulada registrada em outubro foi menor que a precipitação registrada em abril (Figura 3).

Os valores das variáveis abióticas mostraram variação sazonal, sendo que maiores valores de condutividade elétrica, material em suspensão e nutrientes foram registrados em fevereiro e dezembro (período chuvoso) e, os maiores valores de radiação subaquática no período seco.

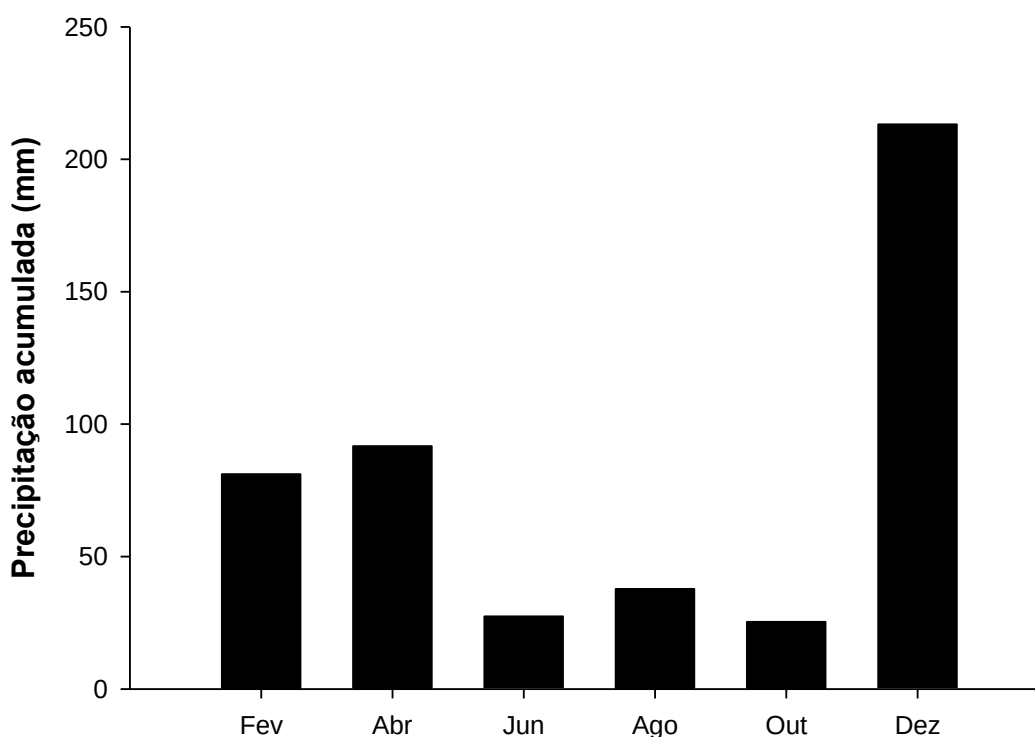


Figura 3. Precipitação acumulada (mm) na Lagoa das Ninféias no período de estudo.

Tabela 1. Valores médios $\pm$ desvio padrão ($n=3$) das variáveis limnológicas nas regiões pelágica (P), litorânea funda (F) e litorânea rasa (R) da lagoa das Ninféias. Luz=radiação subaquática ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{S}$), MS=material em suspensão (mg/L), Cond=condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$), PT=fósforo total ($\mu\text{g}/\text{L}$), NT=nitrogênio total ($\mu\text{g}/\text{L}$), NH_4 =amônio ($\mu\text{g}/\text{L}$), NO_2 =nitrito ($\mu\text{g}/\text{L}$), NO_3 =nitrato ($\mu\text{g}/\text{L}$), PO_4 =fosfato($\mu\text{g}/\text{L}$)

Mês	Estação	Luz	MS	Cond	PT	NT	NH ₄	NO ₂	NO ₃	PO ₄
fev/14	P	8,45	13,22	99,05	38,25	541,67	205,88	24,9	43,13	1,00
		0,61	2,58	18,13	6,99	173,62	33,96	1,33	6,46	0,52
	F	11,09	7,06	48,22	31,41	289,60	31,45	13,5	43,66	0,80
		1,01	1,37	0,69	5,26	154,95	9,79	0,75	16,89	0,09
	R	13,10	7,41	51,50	44,62	524,80	57,85	9,90	94,46	1,30
		5,38	2,59	3,97	13,86	127,80	8,74	1,28	39,14	0,38
abr/14	P	10,69	3,28	57,86	18,66	42,19	117,37	1,70	98,50	1,10
		3,63	1,51	3,72	4,19	3,57	36,46	0,05	8,33	0,45
	F	16,16	4,13	59,08	17,09	38,34	58,72	2,40	115,28	1,20
		2,63	0,21	12,93	1,10	3,20	5,67	0,34	13,01	0,52
	R	26,24	3,44	52,44	13,68	33,08	34,49	1,50	252,90	1,50
		21,01	0,25	0,92	0,96	3,43	12,15	0,47	39,65	0,48
jun/14	P	11,87	3,09	60,44	14,41	17,51	69,79	5,40	79,74	2,40
		4,52	0,32	5,13	1,03	3,32	23,98	2,32	6,53	0,43
	F	17,67	3,48	52,44	14,10	22,53	20,93	3,40	91,26	1,00
		0,74	0,39	1,17	1,03	9,55	9,23	0,29	8,62	0,26
	R	31,17	3,36	50,67	12,63	35,33	33,25	5,00	225,72	1,50
		5,17	1,14	0,76	0,55	2,87	5,67	0,55	31,69	0,09
ago/14	P	12,33	2,36	51,98	8,89	7,03	82,45	3,10	32,39	0,30
		5,47	0,13	2,88	1,56	1,32	11,97	0,29	4,30	0,22
	F	19,68	3,36	47,56	9,70	10,19	48,67	2,70	33,56	0,50
		7,06	0,54	0,51	1,94	6,99	16,86	0,04	11,24	0,29
	R	20,98	3,11	47,50	7,39	27,89	22,79	3,50	142,83	0,50
		8,26	0,63	1,32	2,59	1,46	0,70	0,32	21,15	0,29
out/14	P	7,56	4,60	53,37	12,86	10,15	4,80	2,00	6,97	0,70
		1,17	0,29	2,28	1,54	1,82	8,32	0,69	1,23	0,09
	F	11,74	5,21	50,17	20,97	10,36	4,39	1,80	8,36	0,90

	Estação	Luz	MS	Cond	PT	NT	NH ₄	NO ₂	NO ₃	PO ₄
		3,80	1,28	0,58	5,08	0,16	2,18	0,09	2,22	0,15
	R	16,44	5,03	52,17	18,45	19,28	101,70	2,40	8,97	1,10
		6,24	0,63	1,76	2,51	5,42	176,15	0,24	0,23	0,09
	P	9,06	5,13	78,49	24,25	47,19	0,00	2,90	3,40	3,30
		2,88	1,21	21,05	7,26	21,81	0,00	1,34	1,30	0,15
	F	17,61	5,00	60,11	28,49	38,40	0,00	1,90	2,52	3,80
		11,01	1,91	0,96	6,39	4,34	0,00	0,06	2,12	0,37
	R	25,20	4,73	60,33	31,60	38,03	0,00	2,40	1,28	4,50
		19,19	0,46	2,08	3,33	1,70	0,00	0,07	1,00	0,26

dez/14

Clorofila a

Foi registrada alternância na concentração da clorofila a dos três compartimentos da lagoa. Na região Pelágica, em fevereiro foi registrada elevada clorofila a no fitoplâncton ($53,53 \text{ mg/m}^3$) (Figura 4A). De abril a junho, a concentração de clorofila a fitoplanctônica diminuiu, e ocorreu na mesma região (região pelágica), elevado teor de clorofila a do epipélon. Em outubro e dezembro a clorofila do fitoplâncton voltou a aumentar e a do epipélon manteve-se alta (Figura 4B). Nas regiões Litorânea Funda e Litorânea Rasa, à medida que a concentração de clorofila do fitoplâncton diminuiu nos meses de abril e junho, a clorofila do epifíton aumentou (Figura 4C).

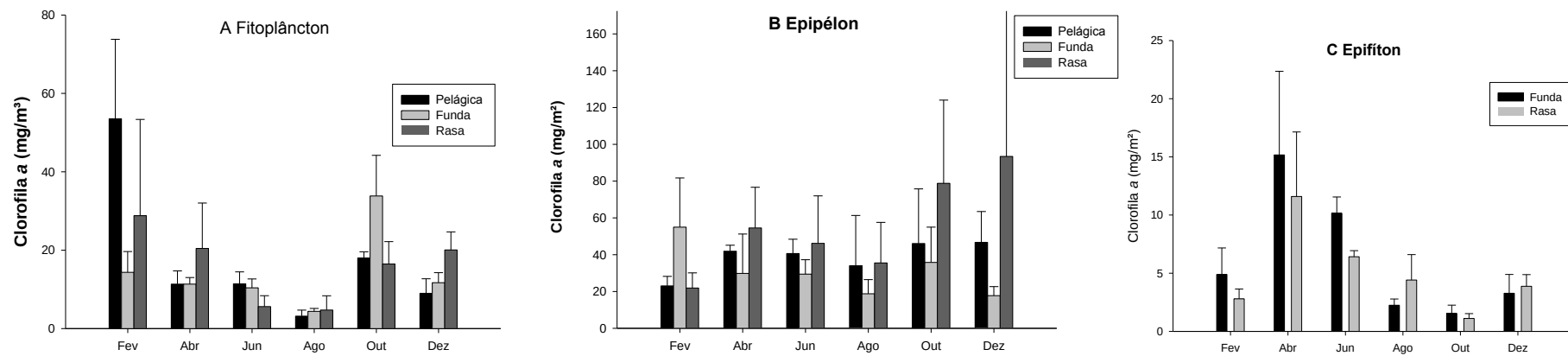


Figura 4. Concentração da clorofia a no fitoplâncton (A), epipélton (B) E epifítton (C) na Lagoa das Ninféias no período de estudo.

Análise dos componentes principais (ACP)

Foi realizada análise de componentes principais com seis variáveis limnológicas (nutrientes totais, condutividade elétrica, material em suspensão, clorofila do fitoplâncton e radiação subaquática) para a região Pelágica e com nove para as regiões Litorânea Funda e Litorânea Rasa (além das variáveis utilizadas na região pelágica foram incluídas a cobertura de macrófitas e o teor de clorofila do epifíton e epipélton). Todas as variáveis limnológicas foram significativas de acordo com o teste de Monte Carlo ($p \leq 0,5$).

A ACP explicou 92%, 79% e 67% da variância dos dados nas regiões Pelágica (Figura 4A), Litorânea Funda (Figura 4B) e Litorânea Rasa (Figura 4C), respectivamente. Para a região pelágica, o primeiro componente principal revelou uma separação sazonal: no eixo positivo o período seco (meses de junho, agosto e outubro) correlacionou-se positivamente com a radiação subaquática ($r=0,233$). No eixo negativo, as variáveis clorofila a do fitoplâncton ($r=0,455$), material em suspensão ($r=0,441$), fósforo total ($r=0,284$), nitrogênio total ($r=0,707$) e condutividade ($r=0,107$) foram associados positivamente aos meses chuvosos (fevereiro, abril e dezembro).

Nas regiões Litorânea Funda e Litorânea Rasa, o mês de abril agrupou-se aos meses de junho e agosto e outubro aos meses de chuva. Embora outubro seja historicamente um mês enquadrado no período chuvoso e abril no período seco, o ano de 2014 foi atípico com relação ao regime de chuvas e a precipitação acumulada registrada em outubro foi menor que a precipitação registrada em abril (Figura 3).

No eixo positivo do segundo componente da ACP, relativo à região Litorânea Funda, estão ordenadas as amostragens do período seco (abril, junho e agosto) correlacionadas positivamente com a radiação subaquática ($r=0,182$) e a clorofila do epifíton ($r=0,601$). No eixo negativo, as amostragens de fevereiro, outubro e dezembro associadas positivamente às variáveis nitrogênio total ($r=0,370$), fósforo total ($r=0,280$), material em suspensão ($r=0,274$), cobertura de macrófitas ($r=0,336$) e clorofila do fitoplâncton ($r=0,405$) e epipélton ($r=0,172$).

A separação sazonal das variáveis limnológicas na região Litorânea Rasa foi detectada no primeiro componente da ACP. No eixo positivo, foram ordenadas as amostragens dos meses de abril, junho e outubro associadas positivamente com a radiação subaquática ($r=0,233$) e a clorofila do epipélton ($r=0,429$). No eixo negativo, as amostragens de fevereiro e dezembro foram correlacionadas positivamente com as concentrações de fósforo total ($r=0,351$), nitrogênio total ($r=0,200$) e fortemente à clorofila do fitoplâncton ($r=0,641$). A cobertura de macrófitas ($r=0,224$) e o material em

suspensão ($r=0,27$) foram correlacionados fracamente e positivamente ao mês de outubro.

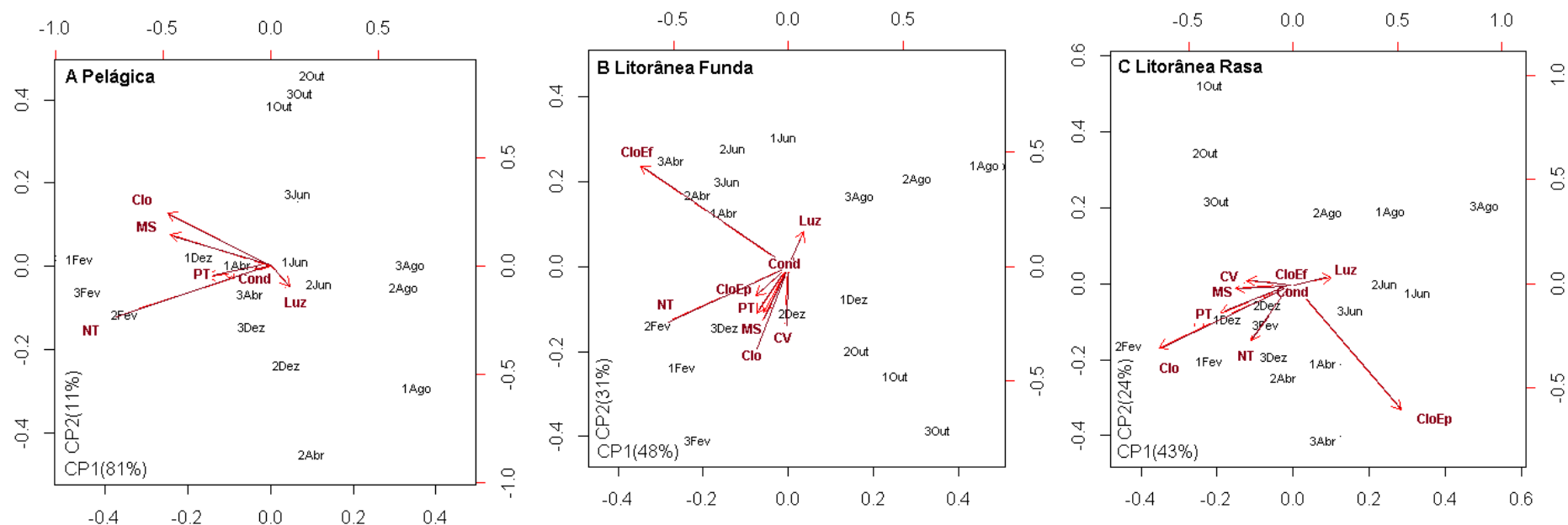


Figura 5. Biplot da APC para as variáveis limnológicas das regiões Pelágica (A), Litorânea Funda (B) e Litorânea Rasa (C) no período de fevereiro a dezembro de 2014 na lagoa das Ninféias (números 1, 2 e 3, frente aos meses do ano representam as trélicas para cada estação de amostragem; Luz=radiação subaquática ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{S}$), MS=material em suspensão (mg/L), Cond=condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$), PT=fósforo total ($\mu\text{g}/\text{L}$), NT=nitrogênio total ($\mu\text{g}/\text{L}$), Clo= clorofila a do fitoplâncton (mg/L), CloEf= clorofila a do epífiton (mg/L), CloEp= clorofila a do epipélton (mg/L), CV=cobertura de macrófitas).

Biovolume do Fitoplâncton

Em abril foi registrado elevado biovolume do fitoplâncton para as três regiões da lagoa. Em junho e agosto, o biovolume na região Litorânea Rasa foi muito baixo, enquanto que nas regiões Pelágica e Litorânea Funda mantiveram-se elevados. Em outubro e dezembro, foram verificados baixos valores para as três regiões, e em fevereiro os valores tornaram-se um pouco mais expressivos.

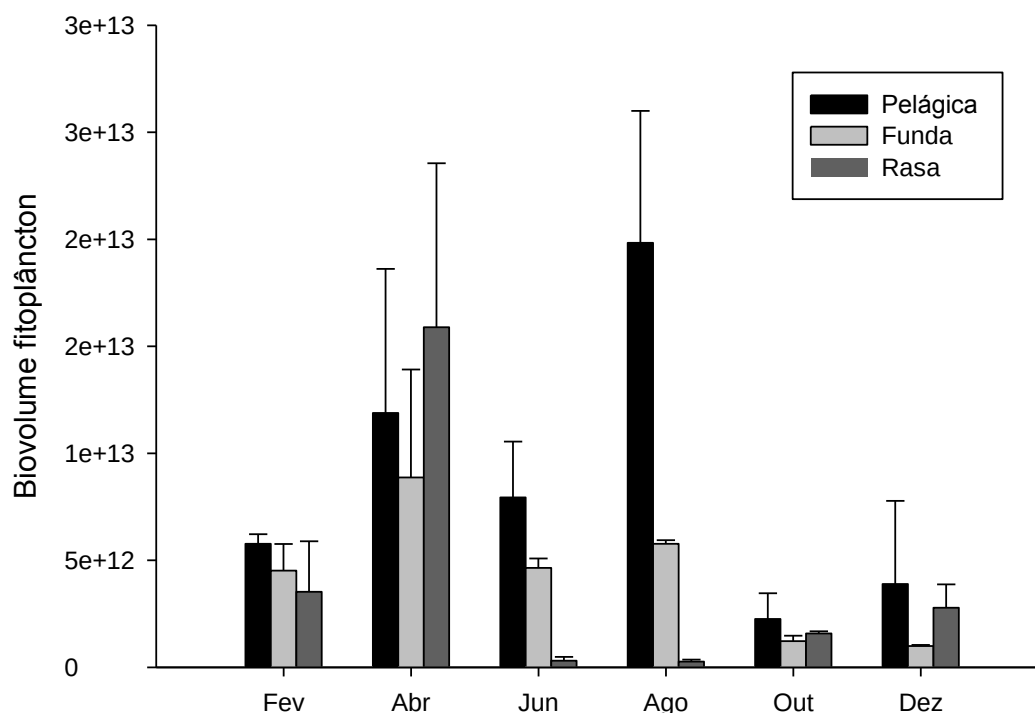


Figura 6. Biovolume do fitoplâncton ($\mu\text{m}^3 \text{cm}^{-2}$) no período de fevereiro a dezembro de 2014 na lagoa das Ninféias.

Densidade da Comunidade Zooplanctônica

De maneira geral, maiores densidades da comunidade zooplanctônica foram registradas na região Pelágica durante todo estudo. Exceção foi registrada na região Litorânea Rasa em fevereiro, quando a densidade total ultrapassou 800000 ind/m³ (Figura 7).

Rotífera foi o grupo mais representativo em termos de densidade na Lagoa das Ninféias durante o período de estudo (Figura 7). Para Rotífera e Copepoda, as maiores densidades foram registradas em fevereiro na região Litorânea Rasa, com 741648 ind/m³ e 323049 ind/m³, respectivamente. Para Cladocera a maior densidade

ocorreu em junho na região Pelágica (245359 ind/m³), quando *Bosminopsis deitersi* foi a componente mais abundante (Figura 8A).

Kellicotia bostoniensis foi o rotífero mais representativo na região Pelágica, cujas densidades alcançaram mais de 100000 ind/m³ durante boa parte do estudo (Figura 8A). Na região Litorânea Funda, *Polyarthra vulgaris* e *Keratella americana* alcançaram mais de 100000 ind/m³ apenas em junho e dezembro de 2014 (Figura 8B). Na região Litorânea Rasa os táxons que tiveram representatividade acima de 100000 ind/m³ foram copepoditos e náuplios de Cyclopoida em fevereiro, *Polyarthra vulgaris* em fevereiro e dezembro e *P. dolichoptera* em agosto (Figura 8C).

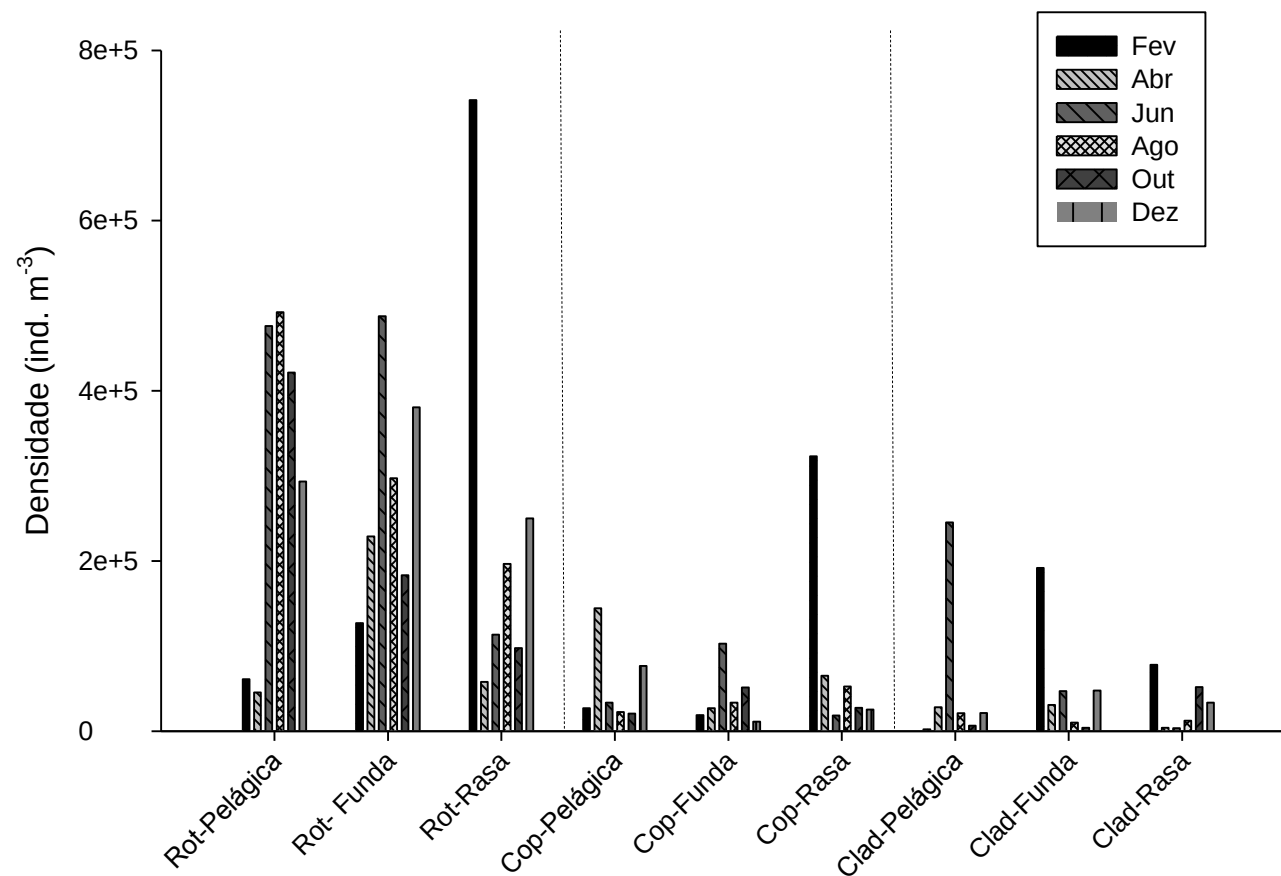
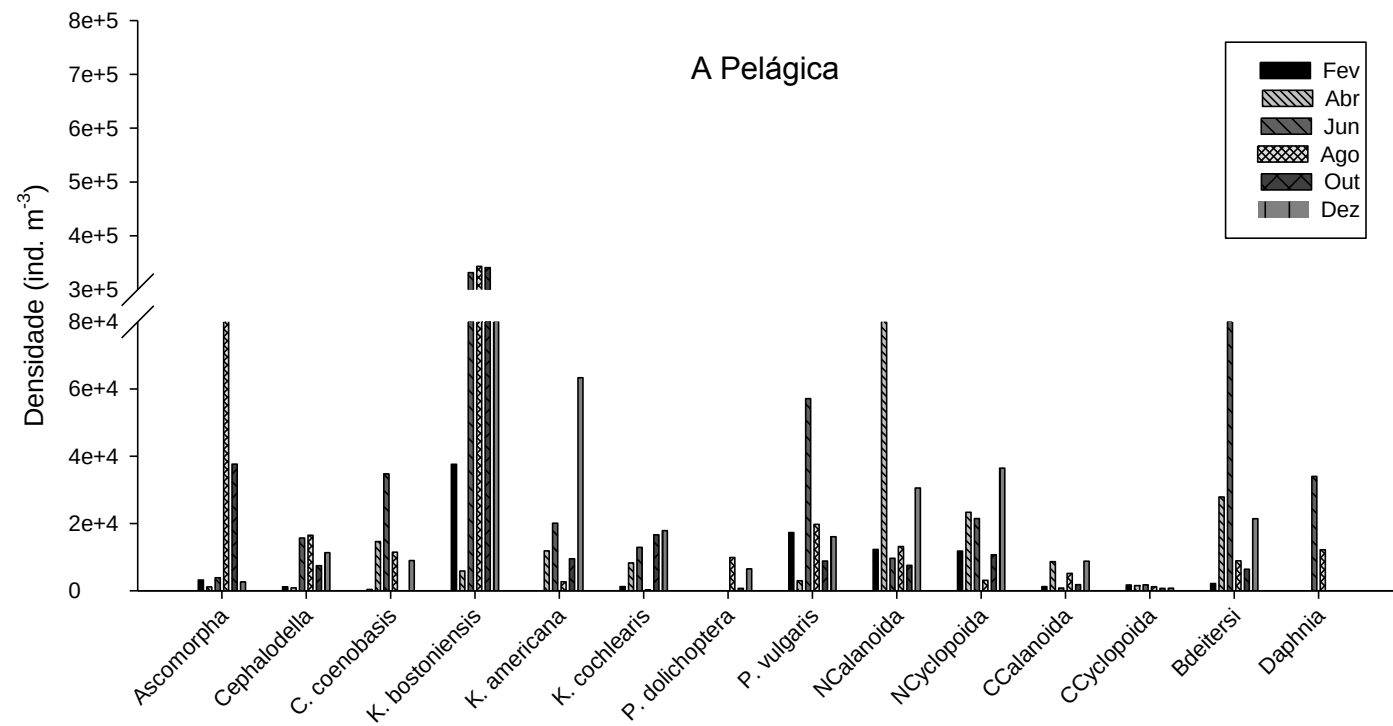
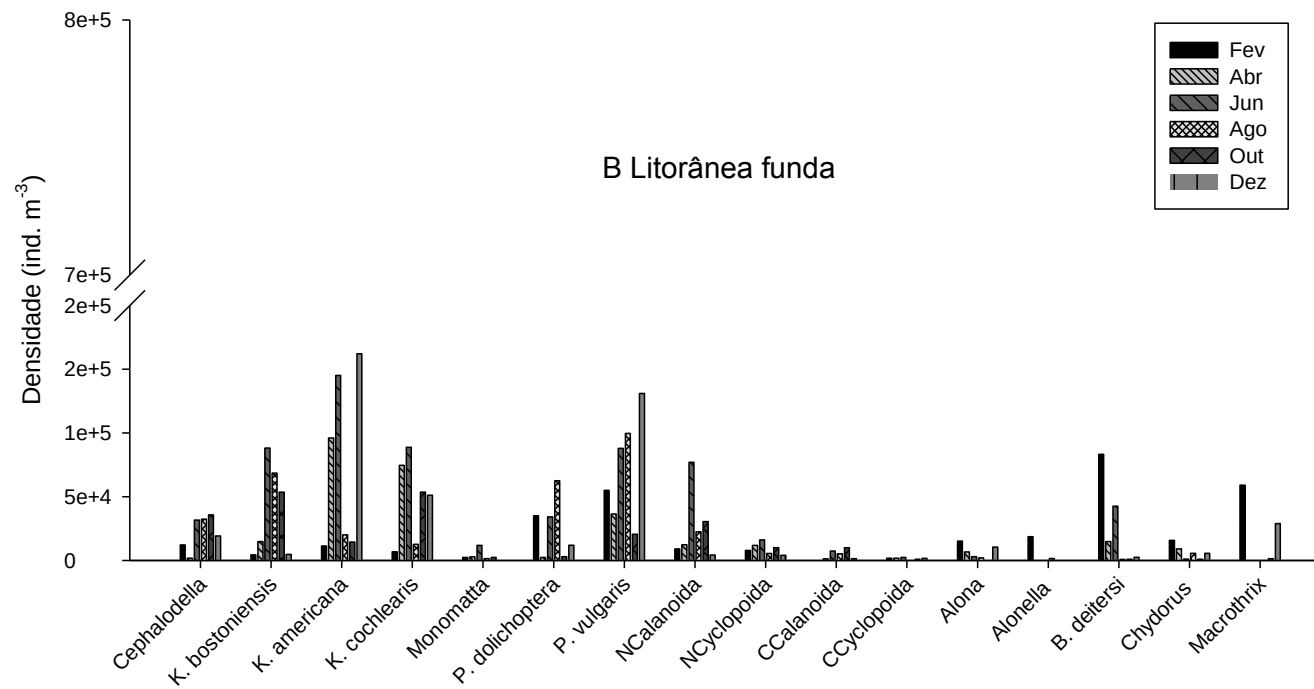


Figura 7. Densidade dos grupos zooplanctônicos (ind/m³) nas três regiões da Lagoa das Ninféias no período de estudo. Rot=Rotifera; Cop=Copepoda; Cla=Cladocera.





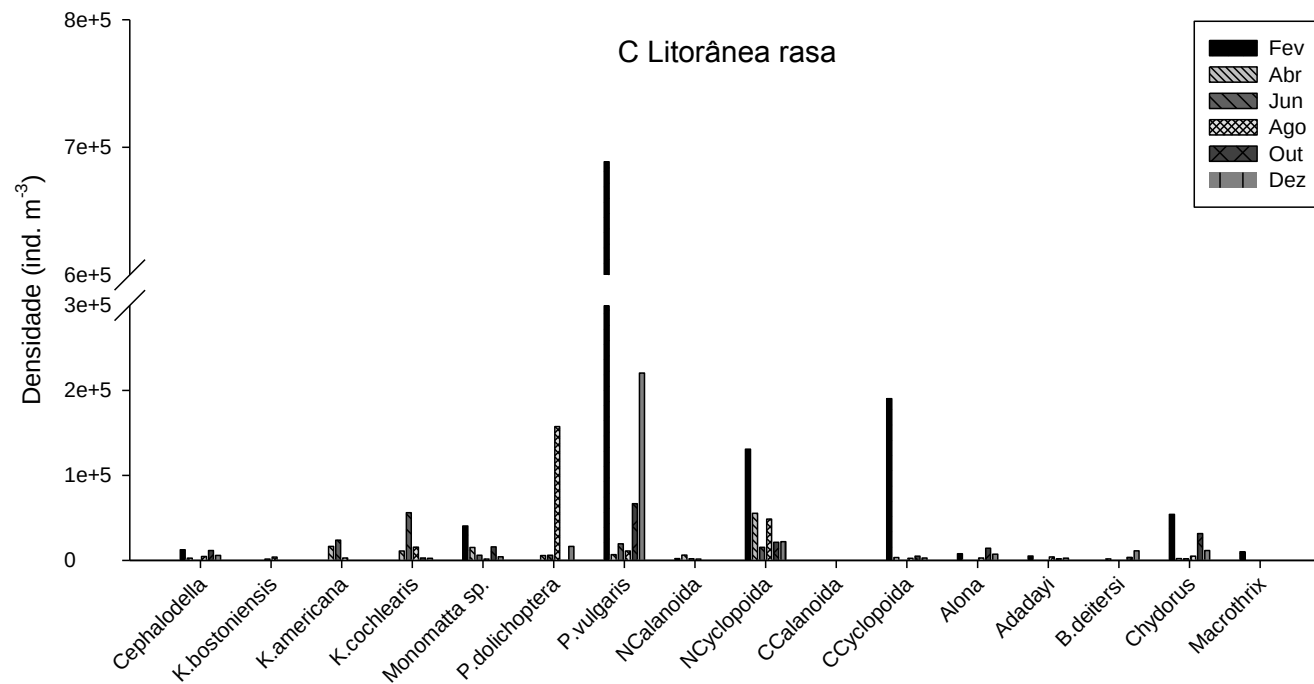


Figura 8. Densidade dos táxons da comunidade zooplanctônica (ind/m³) nas regiões Pelágica (A), Litorânea Funda (B) e Litorânea Rasa (C) da Lagoa das Ninféias no período de estudo.

Biomassa da Comunidade Zooplancônica

A distribuição da biomassa zooplancônica na Lagoa das Ninféias seguiu o mesmo padrão observado para a densidade zooplancônica. No entanto, em termos de biomassa, os valores registrados para Rotifera não foram tão discrepantes daqueles registrados para os demais grupos zooplancônicos (Figura 9).

Rotifera e Copepoda tiveram maior biomassa em fevereiro na região Litorânea Rasa (Figura 9), quando *P.vulgaris* foi mais representativo em termos de biomassa nesta mesma região, com 144 mgPS/m³, e copepoditos de Cyclopoida com 137 mgPS/m³ (Figura 10C).

Cladocera foi mais representativo na região Pelágica em junho (Figura 9), quando *Bosminopsis deitersi* e *Daphnia* sp. contribuíram com 109 mgPS/m³ e 40 mgPS/m³, respectivamente (Figura 10A).

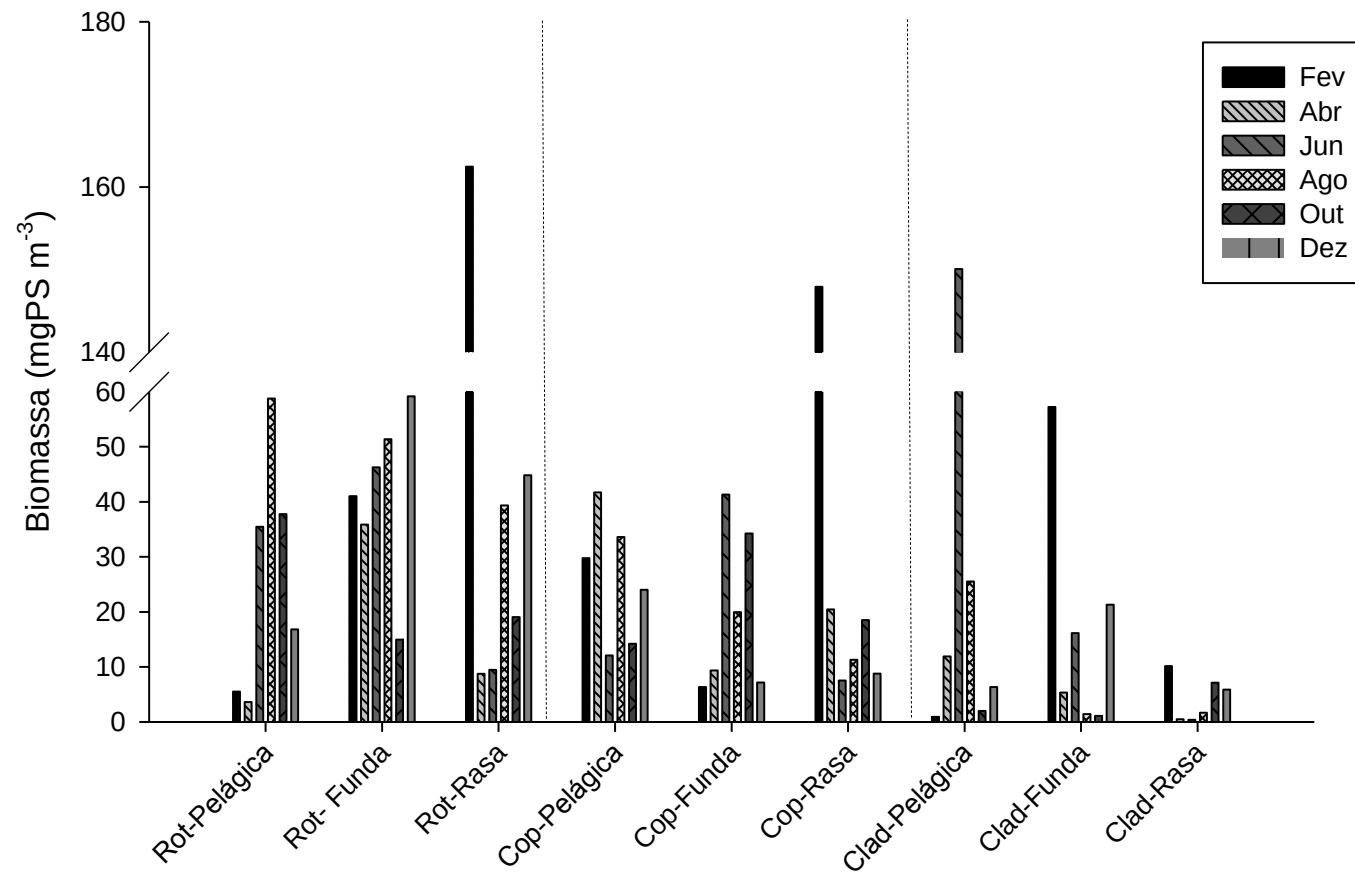
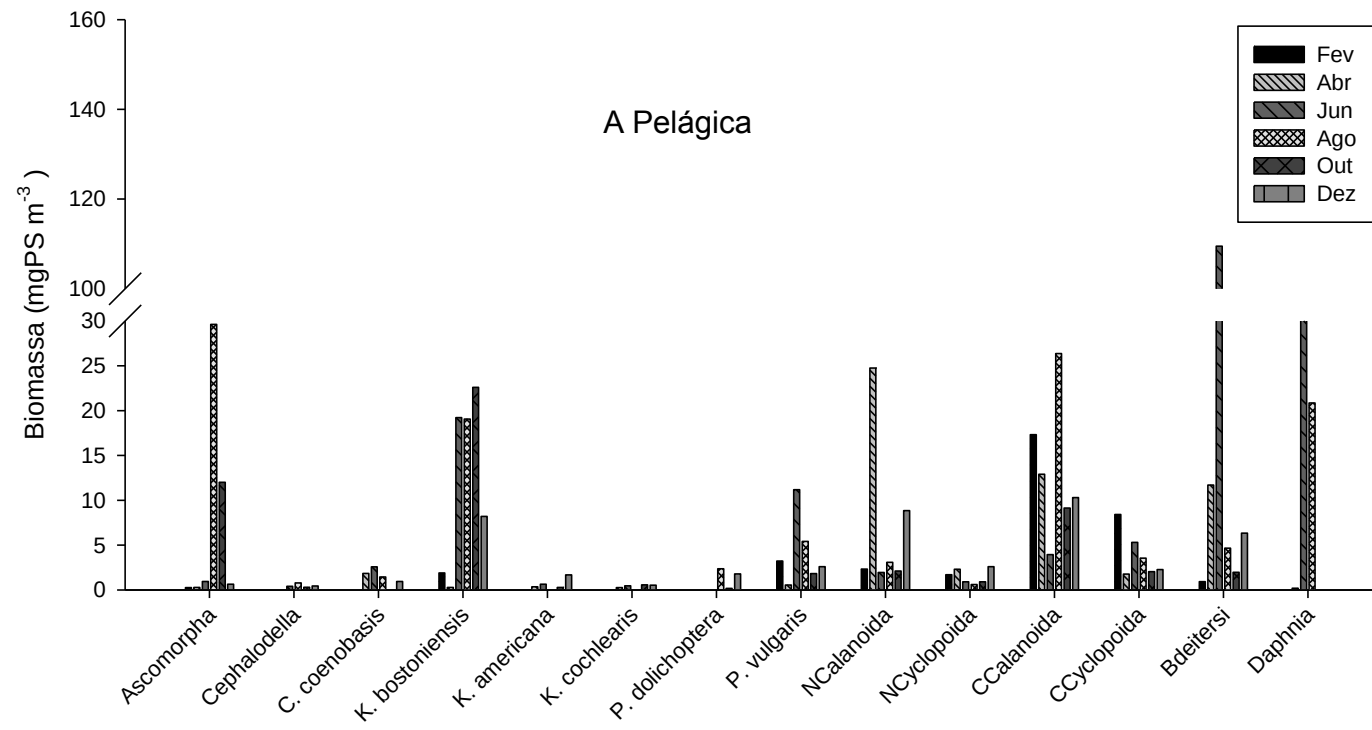
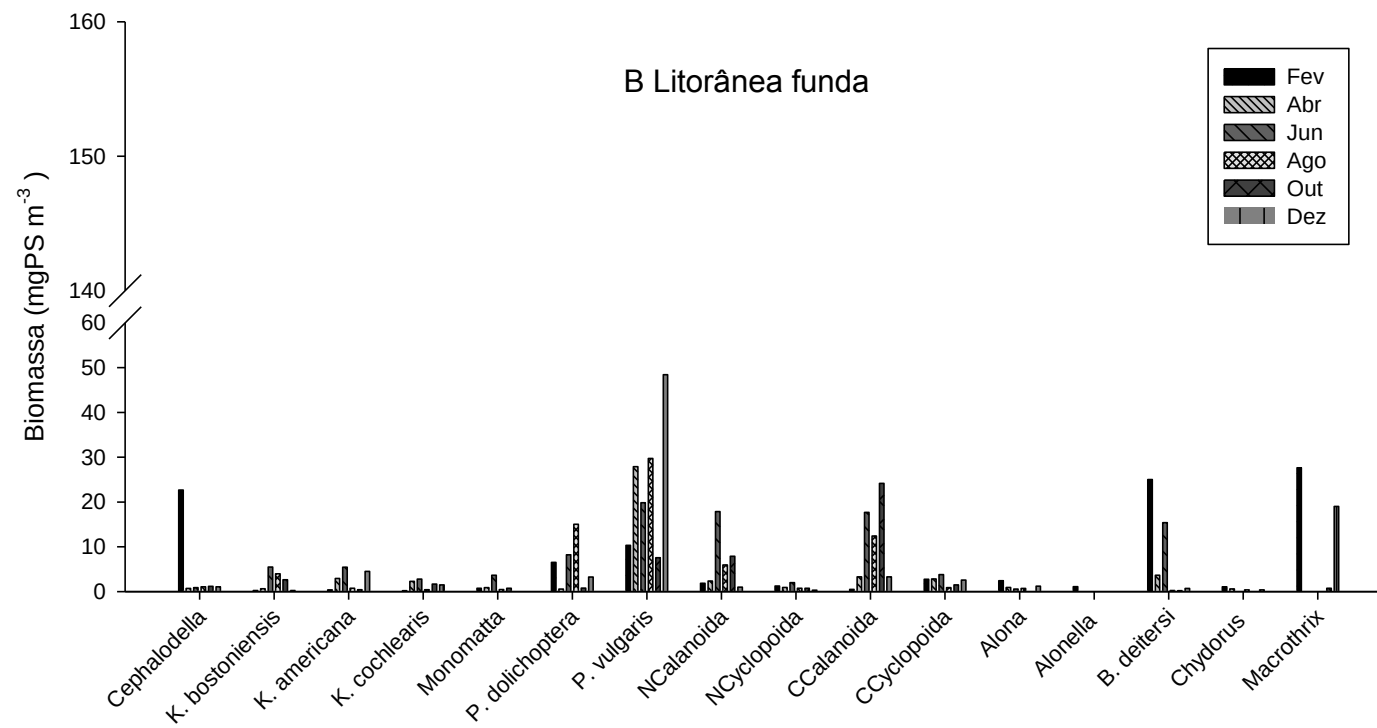


Figura 9. Biomassa dos grupos zooplanctônicos (mgPS/m³) nas três regiões da Lagoa das Ninféias no período de estudo. Rot=Rotífera; Cop=Copepoda; Cla=Cladocera.





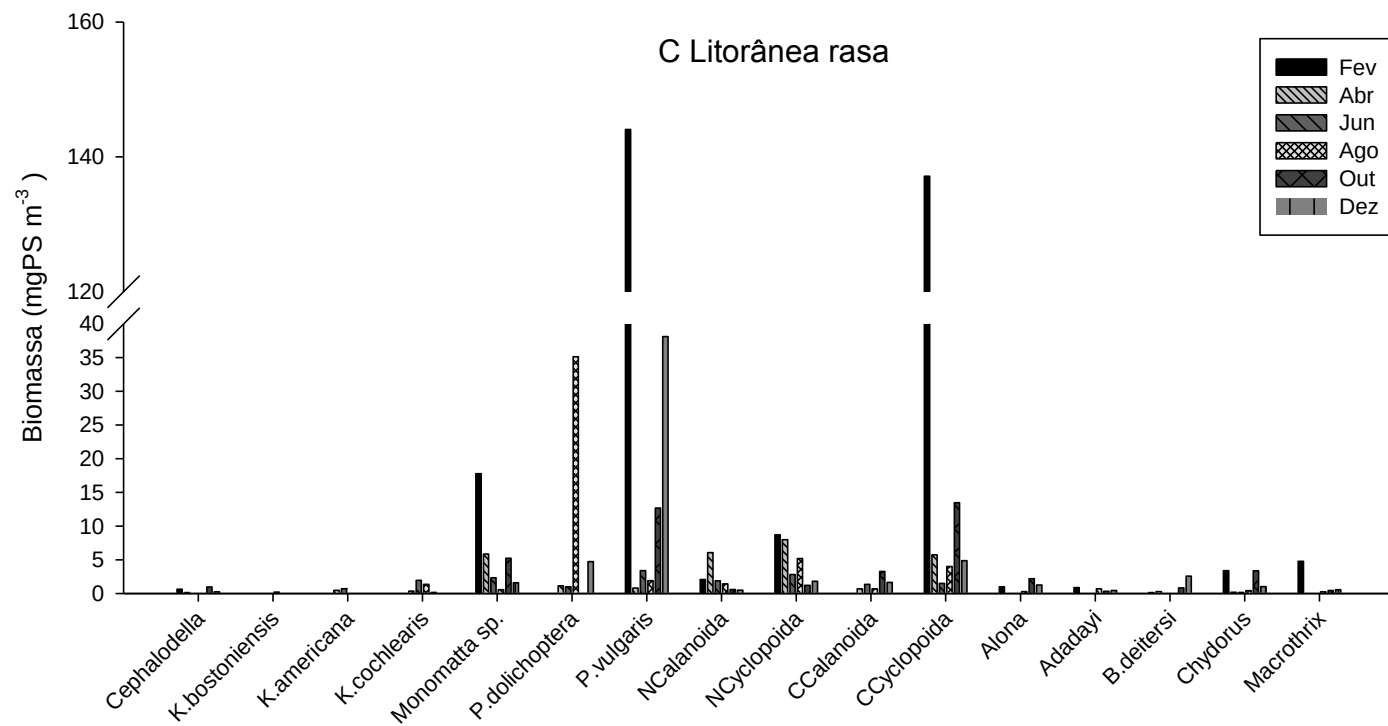


Figura 10. Biomassa dos táxons zooplânctonicos (mgPS/m³) nas regiões Pelágica (A), Litorânea Funda (B) e Litorânea Rasa (C) da Lagoa das Ninféias.

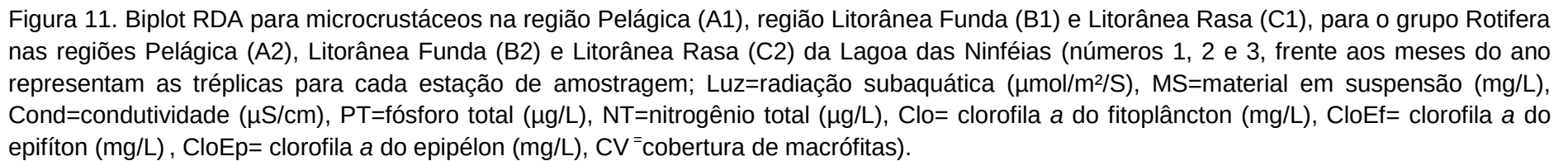
Análise de redundância (RDA)

A análise de redundância para os microcrustáceos explicou ao todo 70% da variância dos dados de abundância da região Pelágica (Figura 11A1), 76% para a região Litorânea Funda (Figura 11B1) e para a região Litorânea Rasa a explicabilidade total foi de 78% (Figura 11C1).

A RDA para o grupo Rotífera na região Pelágica teve explicação de 73%, (Figura 11A2). Para a região Litorânea Funda explicou ao todo 60% da variância dos dados de abundância (Figura 11B2), e 45% para região Litorânea Rasa (Figura 11C2).

O primeiro componente da RDA para os microcrustáceos revelou uma separação dos grupos, com cladóceros no eixo positivo correlacionando-se positivamente com a radiação subaquática e as amostragens de agosto e junho. Os copépodos foram agrupados no eixo negativo. Foram associados positivamente às variáveis: material em suspensão, clorofila do fitoplâncton, nutrientes totais e condutividade elétrica, cujos valores mais elevados foram obtidos no período chuvoso. O mesmo padrão é observado para a RDA dos microcrustáceos da região Litorânea Funda (Figura 11B1). Os cladóceros foram ordenados no eixo negativo do primeiro componente, sendo correlacionados às variáveis: nutrientes totais, cobertura de macrófitas, material em suspensão e clorofila do epifítton e do epipélton. Os copépodes foram identificados no eixo positivo, correlacionados com a radiação subaquática. Na região Litorânea Rasa (Figura 11C1), a RDA ordenou no eixo positivo do primeiro componente os cladóceros e os copépodes ciclopóides, correlacionados positivamente com a cobertura de macrófitas, nutrientes totais e condutividade. No eixo negativo, estiveram ordenados os copépodes calanóides, associados positivamente com a radiação subaquática e a clorofila dos compartimentos pelágico, epifítico e epipélico.

A RDA para rotíferos presentes nas regiões Pelágica, Litorânea Funda e Litorânea Rasa não revelou marcante variação sazonal na distribuição das espécies. O primeiro componente da RDA ordenou as variáveis limnológicas indicativas do estado águas turvas no eixo negativo, condutividade elétrica, material em suspensão, nutrientes totais, cobertura de macrófitas e clorofila do fitoplâncton, nas três regiões e a radiação subaquática no eixo positivo.



Correlação entre variáveis limnológicas, biovolume fitoplanctônico e biomassa zooplanctônica

Foram calculadas as correlações entre a biomassa zooplanctônica (envolvendo o zooplâncton total, Rotifera, Copepoda, Cladocera e as espécies mais abundantes) e as variáveis limnológicas (radiação subaquática, material em suspensão, condutividade elétrica, nutrientes totais e dissolvidos, cobertura de macrófitas e clorofila *a* do fitoplâncton, epipélton e epifítton) e biovolume do fitoplâncton (Tabela 3).

De modo geral, nas regiões Pelágica e Litorânea Funda foram obtidas correlações entre a biomassa zooplanctônica predominantemente com as variáveis abióticas. Na região Litorânea Rasa, as correlações obtidas envolveram as variáveis abióticas e bióticas (clorofila *a*, cobertura de macrófitas e biovolume do fitoplâncton).

Na região Pelágica, a biomassa total zooplanctônica correlacionou-se negativamente com as variáveis: nutrientes totais, condutividade elétrica, clorofila do fitoplâncton e material em suspensão, e positivamente com a radiação subaquática.

Nas regiões Litorânea Funda e Litorânea Rasa, foram obtidas correlações positivas entre biomassa de cladóceros e nitrogênio total. Na Litorânea Rasa, os táxons náuplios de Cyclopoida e *K. americana* foram correlacionados positivamente à clorofila *a* do epifítton, enquanto que copepoditos de Calanoida, *Alona*, *Chydorus* e *P. vulgaris* correlacionaram-se negativamente com esta variável. Apenas *Macrothrix* correlacionou-se positivamente à cobertura de macrófitas.

Poucos táxons mostraram correlação com o biovolume do fitoplâncton, apenas os grandes grupos na região Litorânea Rasa (Zooplâncton total, Rotifera, Copepoda e Cladocera), náuplios de Cyclopoida na Litorânea Rasa e *Daphnia* na região Pelágica.

Tabela 3. Correlações de Pearson significativas ($p < 0,05$) entre biomassa dos táxons zooplânctônicos e, as variáveis limnológicas e biovolume de algas fitoplanctônicas. Luz=radiação subaquática ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{S}$), MS=material em suspensão (mg/L), Cond=condutividade ($\mu\text{S}/\text{cm}$), PT=fósforo total ($\mu\text{g}/\text{L}$), NT=nitrogênio total ($\mu\text{g}/\text{L}$), NH_4 = amônio ($\mu\text{g}/\text{L}$), NO_2 =nitrito ($\mu\text{g}/\text{L}$), NO_3 =nitrato ($\mu\text{g}/\text{L}$), PO_4 =fosfato($\mu\text{g}/\text{L}$), Clo= clorofila a do fitoplâncton (mg/L), CloEf= clorofila a do epifítton (mg/L), CloEp= clorofila a do epipélton (mg/L), CV=cobertura de macrófitas

		Luz	MS	Cond	PT	NT	NH4	NO2	NO3	PO4	Clo	Cef	CV	Biovolume algas
Pelágica	Zoototal	0,59	-0,62	-0,53	-0,58	-0,59					-0,49			
	Rotifera			-0,48	-0,6	-0,71								
	Cladocera	0,61	-0,61								-0,47			
	Ccala										-0,49			
	<i>Ascomorpha</i>			-0,59	-0,76	-0,81					-0,54			
	<i>Cephalodella</i>					-0,48								
	<i>Ccoenobasis</i>			-0,52										
	<i>Kbostoniensis</i>				-0,47	-0,57								
	<i>Kamericana</i>									0,48				
	<i>Bosminopsis</i>	0,53	-0,47											
Funda	<i>Daphnia</i>						0,54							0,55
	Copepoda					-0,47								
	Cladocera				0,49	0,78								
	NCyclo													0,57
	<i>Cephalodella</i>		0,49			0,57		0,6						
	<i>Kellicotia</i>				-0,5									
	<i>Monomatta</i>								0,47			0,47		
	<i>Alona</i>					0,59		0,56						
	<i>Alonella</i>					0,51								
	<i>Bosminopsis</i>					0,69		0,71	0,51			0,7		
	<i>Chydorus</i>					0,56						0,51		

			<i>Macrothrix</i>	0,58	0,63	0,66		-0,51	0,5		0,65
			Zoototal	0,51	0,49	0,68	0,49		0,54		0,67
			Rotifera	0,51	0,5	0,69	0,54		0,54		0,61
			Copepoda	0,5	0,49	0,54			0,67		0,69
			Cladocera								0,61
			Ncala				0,69	0,63		0,63	
			Ncyclo				0,59				0,51
			Ccala				-0,52	-0,55		-0,51	
			Ccyclo	-0,47	0,59	0,47			0,61		
Rasa			Alona					-0,57		-0,72	
			Alonella				0,54				
			Bosminopsis		0,48		-0,54	-0,65			
			Chydorus	0,58		0,5			0,76	-0,59	
			Macrothrix		0,49	0,51			0,66		
			Cephalodella			0,47				0,53	
			Kellicotia			0,58	0,71				
			Kamericana				0,52			0,59	
			Pvulgaris	0,64	0,6	0,5			0,53	-0,48	

Pressão de Herbivoria da Comunidade Zooplanctônica

A pressão de herbivoria dos grupos zooplanctônicos foi baseada exclusivamente na biomassa do fitoplâncton (obtida a partir da concentração de clorofila *a*) e na biomassa total dos grupos do zooplâncton (Figura 12).

A taxa de herbivoria total da comunidade zooplanctônica na Lagoa das Ninféias foi marcada por variação sazonal nas regiões Pelágica ($p=0,00124$) e Litorânea Funda ($p=0,0067$), com as maiores taxas registradas em agosto, 0,61 e 0,26, respectivamente.

Comparando os diferentes grupos zooplanctônicos, também foi registrada marcante variação sazonal na taxa de herbivoria. Rotífera apresentou valor mais elevado em agosto na região Pelágica (0,30; $p=0,00683$) e na Litorânea Funda (0,18; $p=0,00207$). Copepoda também obteve valor mais alto na região Pelágica em agosto (0,19; $p=0,00284$).

Para o grupo Cladocera foi observada variação sazonal na taxa de herbivoria, com valor mais elevado registrado em junho na região Pelágica (0,19; $p=0,00135$) e em fevereiro na Litorânea Funda (0,068; $p=0,00961$).

Na região Litorânea Rasa não foi registrada variação sazonal significativa na taxa de herbivoria dos grupos zooplanctônicos.

As taxas de herbivoria para zooplâncton total, Copepoda e Rotífera não variaram espacialmente, ou seja, não foram obtidas diferenças significativas entre as taxas destes grupos nas diferentes regiões da lagoa. Apenas para Cladocera foi verificada variação espacial ($p=0,0341$), sendo a taxa de herbivoria registrada na região Pelágica mais alta que a observada na região Litorânea Rasa.

As taxas de herbivoria registradas para os diferentes grupos do zooplâncton na região Pelágica não diferiram estatisticamente ($p=0,899$). Na região Litorânea Funda ($p=0,00967$) e Litorânea Rasa ($p=0,0384$), as taxas diferiram entre os grupos.

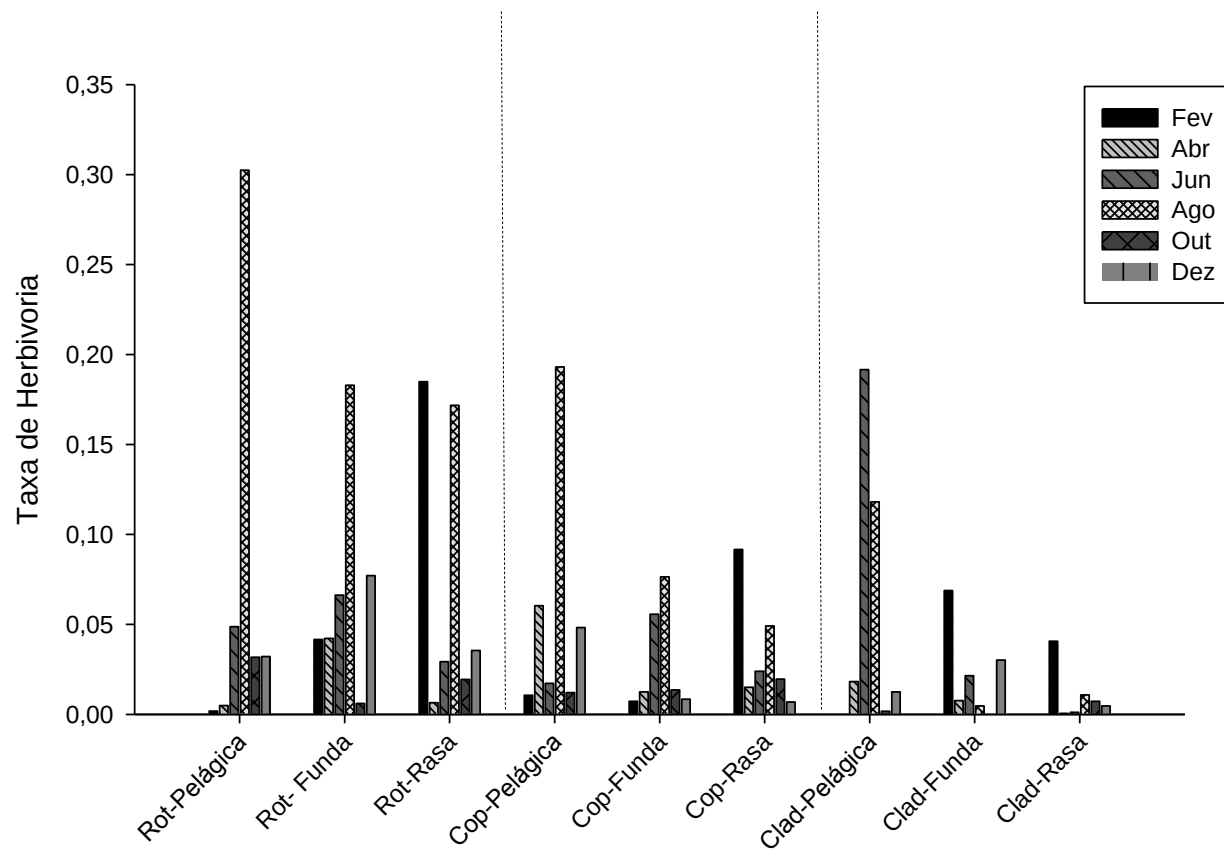


Figura 12. Taxa de herbivoria dos grupos zooplancônicos nas três regiões da Lagoa das Ninféias no período de estudo. Rot=Rotifera; Cop=Copepoda; Cla=Cladocera.

Discussão

A mudança de estados alternativos na Lagoa das Ninféias foi acompanhada por flutuação na biomassa e pressão de herbivoria zooplanctônica. Na região Pelágica, maior biomassa e pressão de herbivoria foram registradas no período de águas claras.

A mais elevada precipitação acumulada no ano foi registrada em dezembro e a mais baixa em outubro. Embora outubro seja historicamente um mês enquadrado no período chuvoso e abril no período seco. O ano de 2014 foi atípico com relação ao regime de chuvas e, a precipitação acumulada registrada em outubro foi menor que a precipitação em abril. Este fato foi de suma importância na interpretação dos dados, uma vez que os padrões sazonais esperados para ambientes tropicais não foram facilmente identificados em nossas análises. Os meses de fevereiro e dezembro são enquadrados no período chuvoso, e junho e agosto no período seco. Mas, abril e outubro muitas vezes apresentam características intermediárias entre as estações do ano em relação ao esperado para as variáveis limnológicas.

A análise dos componentes principais foi feita com as variáveis limnológicas que mais caracterizam os estados alternativos (nutrientes totais, radiação subaquática, cobertura de macrófitas, concentração de clorofila *a*, condutividade elétrica e material em suspensão). A ACP revelou padrões sazonais que diferem na dinâmica da região Pelágica daquela das regiões Litorânea Funda e Litorânea Rasa. Para a região Pelágica, a ACP agrupou em período chuvoso os meses de fevereiro, abril e dezembro, e como período seco os meses de junho, agosto e outubro. Entretanto, para as regiões Litorânea Funda e Litorânea Rasa foi considerado como período chuvoso os meses de fevereiro, outubro e dezembro, e período seco abril, junho e agosto. De modo geral, a ACP permite distinguir para as três regiões o período de águas turvas do período de águas claras. O primeiro foi caracterizado por elevados valores para nutrientes totais, condutividade elétrica e material em suspensão nos meses chuvosos. Enquanto que o período de águas claras foi caracterizado pela elevada radiação subaquática na estação seca. As observações na Lagoa das Ninféias foram similares aquelas de Kosten et al. (2012) para lagos sul americanos, onde o estado de águas turvas é caracterizado pela grande concentração de material inorgânico, substâncias húmicas e detritos.

Foi registrada alternância na concentração da clorofila *a* dos compartimentos na região Pelágica. Elevada clorofila *a* no fitoplâncton foi evidenciada em fevereiro, outubro e dezembro. De abril a junho, a clorofila fitoplanctônica diminuiu, e foi

registrada clorofila *a* do epipélon mais alta nesta região. Rodrigues (2017, dados não publicados) relata a existência de duas fases limnológicas na lagoa das Ninféias com base na alternância do biovolume das comunidades algais, sendo a primeira dominada pelo fitoplâncton e a segunda pelo epipélon. Concentrações de nutrientes e penetração de luz são os fatores determinantes para esta alternância de fases, sendo que concentrações mais elevadas de nutrientes favoreceram a dominância pelo fitoplâncton.

O zooplâncton é composto por grupos morfologicamente e taxonomicamente diversos, com grandes variações no comprimento corporal que são determinantes em sua biomassa e pressão de herbivoria. O que une os grupos é “solucionar a questão” de como se alimentar em um ambiente aquático, onde os alimentos estão diluídos (Kiorbe, 2011).

Em ambientes tropicais, Rotifera contribui com elevadas densidades e pouco em biomassa, pois são organismos de pequeno porte (Panarelli et al., 2003; Sendacz et al., 2006; Brito et al., 2011). O mesmo foi observado em nosso estudo, Rotifera foi o grupo mais representativo em termos de densidade na Lagoa das Ninféias durante o período de estudo, seguido por Copepoda e Cladocera. A distribuição da biomassa zooplanctônica na Lagoa das Ninféias seguiu o mesmo padrão observado para a sua densidade. No entanto, em termos de biomassa, os valores registrados para Rotifera não foram tão discrepantes daqueles registrados para os demais grupos zooplanctônicos.

Os táxons mais representativos em abundância e biomassa durante o estudo foram *Polyarthra vulgaris*, *Kellicotia bostoniensis*, *Bosminopsis deitersi* e as formas jovens de Cyclopoida. Embora estes táxons sejam abundantes, por comporem o microzooplâncton pouco efeito exerceram na transição do estado águas turvas para aquele de águas claras, pois apresentam baixa taxa de herbivoria (Mourelatos & Lacroix, 1990, Lionard et al., 2005).

Variáveis limnológicas flutuam consideravelmente ao longo das estações do ano em ambientes tropicais e subtropicais, influenciando diretamente a prevalência de diferentes espécies zooplanctônicas e sua sucessão sazonal (Berzins & Pejler, 1989).

A RDA para microcrustáceos revelou diferenças na dinâmica entre a região Pelágica e as regiões litorâneas. Na região Pelágica, o grupo Cladocera correlacionou-se positivamente a radiação subaquática mais elevada no período seco, quando houve o predomínio de *Daphnia*, sendo o grupo característico do estado de águas claras. O grupo Copepoda, predominantemente constituído por formas jovens, foi associado positivamente com as variáveis limnológicas que caracterizam o estado de águas

turvas, no período chuvoso. Muylaert et al (2001) também observaram incremento no macrozooplâncton no período de águas claras. Relacionaram este incremento na biomassa zooplanctônica a uma maior pressão de herbivoria exercida neste período.

Na região litorânea, ocorreu o contrário, Cladocera foi associado às águas turvas e Copepoda às águas claras. Esta diferença foi devida principalmente à variação na composição de cladóceros observadas nas regiões pelágica e litorânea. Na região pelágica, foi registrado predomínio de cladóceros filtradores, como *Bosminopsis* e *Daphnia*. Na região litorânea, cladóceros raspadores, como *Alona* e *Chydorus*, foram mais abundantes. Microcrustáceos fitófilos que vivem na zona litorânea, alimentam-se de perifíton, microalgas aderidas às rochas, superfícies vegetais e ao sedimento (Nogueira et al., 2003). Isto é indicativo que estes organismos fitófilos teriam pouco efeito sob a mudança do estado de águas claras para águas turvas, visto que não utilizam o fitoplâncton como principal fonte de alimento.

De modo geral, nas regiões Pelágica e Litorânea Funda foi observada correlação da biomassa zooplanctônica predominantemente com as variáveis abióticas. Na região Litorânea Rasa, a correlação foi verificada com as variáveis abióticas e bióticas (clorofila *a*, cobertura de macrófitas e biovolume do fitoplâncton).

Na região Pelágica, a biomassa total zooplanctônica foi associada negativamente as variáveis nutrientes totais, condutividade elétrica, clorofila do fitoplâncton e material em suspensão. Este achado é oposto ao esperado para ambientes tropicais, pois uma elevada concentração de nutrientes e clorofila *a* poderia suportar uma grande biomassa zooplanctônica (Santos et al., 2010). Porém, a biomassa total do zooplâncton foi correlacionada positivamente à radiação subaquática. Isto indica que biomassa zooplanctônica mais elevada é registrada no estado de águas claras. Neste período, há alternância entre as comunidades algais, e o epipélton tornou-se dominante, sendo provavelmente utilizado como alimento pelo zooplâncton.

Alona e *Chydorus* são organismos litorâneos raspadores e utilizam epifíton como principal fonte alimentar (Barnett et al, 2007), o que explica sua correlação negativa com a clorofila *a* do epifíton na região Litorânea Rasa.

Macrothrix sp. foi correlacionado positivamente com a cobertura de macrófitas. Por se tratar de um grande raspador, é provável que o táxon utilize as macrófitas para se alimentar do perifíton aderido às plantas e para se esconder de predadores durante a noite (Meerhoff et al., 2006).

Poucos táxons foram correlacionados com o biovolume do fitoplâncton, apenas os grandes grupos na região Litorânea Rasa (Zooplâncton total, Rotífera, Copepoda e

Cladocera), náuplios de Cyclopoida na Litorânea Rasa e *Daphnia* na região Pelágica. Quando analisamos nossos dados com mais detalhes, ao nível de gênero e espécie, observamos que a relação fitoplâncton-zooplâncton não foi evidente na lagoa das Ninféias. Isto indica que as preferências espécie-específicas são mais determinantes com relação à fonte de alimento predominante.

A pressão de herbivoria mais elevada exercida por Rotífera e Copepoda foi registrada na região Pelágica em agosto e por Cladocera em junho. A elevada herbivoria registrada para este grupo em junho é devida a grande contribuição de *Daphnia* na biomassa. De acordo com a hipótese de eficiência de tamanho, proposta por Brooks & Dodson (1965), espécies de maior tamanho corporal se sobressaem na filtração de pequenas partículas (1-15µm), sendo competitivamente superiores a espécies de menor tamanho. Assim, espécies de maior tamanho corporal podem monopolizar os recursos, excluindo espécies de menor tamanho. Em agosto, a contribuição de *Daphnia* na biomassa diminuiu, provavelmente ocorreu uma liberação de nicho, que foi ocupado por rotíferos e copépodos oportunistas, contribuindo para a elevação da herbivoria exercida por estes dois grupos.

Os náuplios de Copepoda foram abundantes no estudo, contribuindo com elevada biomassa. Embora neste estágio possuam pequeno comprimento corporal, fraca capacidade natatória e sensorial e um rudimentar aparato para se alimentar, são capazes de consumir fitoplâncton, microzooplâncton, detritos e bactérias (Heinle et al., 1977; Turner & Tester, 1992; , Merrell & Stoecker, 1998; Meyer et al., 2002), o que explica a elevada pressão de herbivoria registrada.

Embora Rotífera tenha apresentado elevada contribuição na pressão de herbivoria calculada com base na biomassa zooplânctônica e clorofila fitoplânctônica, é provável que estes dados não reflitam a realidade o papel exercido pelo grupo no ambiente. Estudos demonstraram que rotíferos tem baixa capacidade para filtrar partículas maiores de 4µm, sendo mais eficientes como filtradores de partículas menores de 2 µm (Pourriot, 1965, 1977; Dumont, 1977; Bogdan & Gilbert, 1984, 1987; Rothhaupt, 1990).). Assim, os rotíferos não são capazes de consumir todas as espécies de algas disponíveis no ambiente.

Apenas para Cladocera foi registrada variação significativa na pressão de herbivoria na comparação entre as diferentes regiões da lagoa. Este fato foi devido a dois motivos. O primeiro foi o registro da presença de *Daphnia* na região Pelágica, grande filtrador, quando comparado com *Bosminopsis* que também ocorreu nas demais regiões. Exerceu, portanto, forte pressão de herbivoria. O segundo fato foi devido à marcante diferença na composição de espécies de Cladocera que ocupam a

região Pelágica com aquela que ocupa as regiões litorâneas. A comunidade de cladóceros da região litorânea foi composta predominantemente por raspadores, os quais utilizam principalmente epifíton como fonte de alimento (Barnett et al., 2007). Além disso, a pressão de herbivoria foi calculada apenas com a clorofila *a* do fitoplâncton, menos utilizada por estes organismos.

Conclusões

Foi observada alternância entre o estado de águas claras, no período seco, e o estado de águas turvas no período chuvoso. O primeiro estado foi caracterizado por elevados valores de material em suspensão, de nutrientes dissolvidos, de condutividade elétrica e de nutrientes totais. No segundo estado, radiação subaquática mais elevada foi observada.

Os táxons mais representativos em abundância e biomassa durante o estudo foram *Polyarthra vulgaris*, *Kellicotia bostoniensis*, *Bosminopsis deitersi* e as formas jovens de Cyclopoida. Embora estes táxons foram abundantes, por compor o microzooplâncton pouco efeito exerceram na transição do estado de águas turvas para o estado de águas claras, pois apresentaram baixa taxa de herbivoria.

Referências

- Barnett, A. J., Finlay, K. & Beisner, B. E. 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshwater Biology*, 52, 796–813.
- Berk, S., Brownlee, D.; Heinle, D.; Kling, H. & Colwell, R. 1977. Ciliates as a food source for marine planktonic copepods. *Microb. Ecol.* 4: 27–40, doi:10.1007/BF02010427
- Bottrell, H. H.; Duncan, A.; Gliwicz, Z.; Grygierek, E.; Herzig, A.; Hillbricht-Ilkowska, A.; Kurasawa, H.; Larsson, P. e Weglenska, T. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.*, 24:419- 56.
- Brito, S. L., Maia-Barbosa, P. M. e Pinto-Coelho, R. M. 2011. Zooplankton as an indicator of trophic conditions in two large reservoirs in Brazil. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*. 16:253–264
- Castilho-Noll, M. S. M. e Arcifa, M. S. 2007. Length-weight relationships for zooplanktonic species of a tropical Brazilian lake: Lake Monte Alegre. *Acta Limnol. Bras.*, 19(1):93-100.
- Crispim, M. C. e Freitas, G. T. P 2005. Seasonal effects on zooplankton community in a temporal lagoon of Northeast Brazil. *Acta Limnol. Bras.*, 17(4):385-393.
- Downing, J.A., Prairie, Y.T., Cole, J.J., Duarte, C.M., Tranvik, L.J., Striegl, R.G., McDowell, W.H., Kortelainen, P., Caraco, N.F., Melack, J.M., Middelburg, J.J., 2006. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnol. Oceanogr.* 51, 2388–2397.
- Dumont, H. J., Van de Velde, I., & Dumont, S. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of cladocera, copepoda and rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19, 75-97.
- Elmoor-Loureiro, L. M. A. 1997. Manual de identificação de Cladóceros límnicos do Brasil. Brasília: Universa, 156p.
- Elmoor-Loureiro, L. M. A. 2006. Cladóceros do Brasil: Famílias Chydoridae e Eurycercidae. Disponível em: <https://cladocera.wordpress.com>.
- Ferragut, C., Bicudo, D.C., Vercellino, I.S. 2013. Amostragem e medidas de estrutura da comunidade perifítica. In: A. Schwarzbald, A.L. Burliga & L.C. Torgan (eds.). *Ecologia do perifíton*. Rima, São Carlos, p. 157-177.
- Fonseca, B. M.; Ferragut, C.; Tucci, A.; Crossetti, L. O.; Ferrari, F.; Bicudo, D. C.; Sant'Anna, C. L. e Bicudo, C. E. M. 2014. Biovolume de cianobactérias e algas de reservatórios tropicais do Brasil com diferentes estados tróficos. *Hoehnea*. 41(1):9-30.
- Fryer, G. 1986. Structure, function and behaviour, and the elucidation of evolution in copepods and other crustaceans. *Syllogeus* 58: 150–157.

- Golterman, H. L. e Clymo, R. S. 1971. Methods for chemical analysis of freshwaters. Blackwell Scientific Publications, International Biological Program, Oxford.
- Golterman, H. L., Clymo, R. S. e Ohmstad, M.A.M. 1978. Methods for physical and chemical analysis of freshwaters. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Hansen, P. J. e Bjornsen, P. K. 1997. Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 20-2.000 μm body size range. *Limnol. & Oceanogr.* 42(4):687-704.
- Heinle, D.; Harris, R.; Ustach, J. & Flemer, D. A. 1977. Detritus as food for estuarine copepods. *Mar. Biol.* 40: 341–353, doi:10.1007/BF00395727
- Kleppel, G. 1993. On the diets of calanoid copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 99: 183–183, doi:10.3354/meps099183
- Kotov, A. A. 2009. A revision of *Leydigia* Kurz, 1875 (Anomopoda, Cladocera, Branchiopoda), and subgeneric differentiation within the genus. *Zootaxa* 2082:1-84.
- Koste, W. 1978. Hydrobiologia: Rotatoria die radertieremittleuropas, Ubeirdnung Monogonota. Berlim: Gebriider Bormtrager
- Kosten, S.; Vernooij, M.; Van Nes, E. H.; Sagrarios, M. L.G.; Clevers, J. G. P. e Scheffer, M. 2012. Bimodal transparency as an indicator for alternative states in South American lakes. *Freshwater Biology*, 57:1191–1201.
- Lampert, W.; Fleckner, W.; Rai, H. e Taylor, B. E. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. *Limnol. & Oceanogr.*, 31(3):478-490.
- Lionard, M.; Azémar, F.; Bouletreau, S.; Muylaert, K.; Tackx, M.; Vyverman, W. 2005. Grazing by meso- and microzooplankton on phytoplankton in the upper reaches of the Schelde estuary (Belgium/The Netherlands). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64 (2005) 764e774
- Loureiro, B. R.; Costa, S. M.; Macedo, C. F.; Huszar, V. L. e Branco, C. W. C. 2011. Zooplankton community in fish farming. *Bol. Inst. Pesca, São Paulo*, 37 (1):47-60.
- Luecke, C.; Vanni, M. J.; Magnuson, J. J.; Kitchell, J. F. e Jacobson, P. T. 1990. Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. *Limnol. & Oceanogr.*, 35(Suppl.): 1718-1733.
- Mackereth, F.J.H., Heron, J. e Talling, J.F. 1978. Water analysis: some revised methods for limnologists. Titus Wilson and Sons Ltd., Kendall.
- Meerhoff, M., Fosalba, C., Bruzzone, C., Mazzeo, N., Noordoven, W., Jeppesen, E., 2006. An experimental study of habitat choice by *Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. *Freshw. Biol.* 51, 1320–1330.
- Meerhoff M, Teixeira-de Mello F, Kruk C, Alonso C, Gonzalez- Bergonzoni I, Pacheco JP et al. 2012. Environmental warming in shallow lakes: a review of potential changes in community structure as evidenced from space-for-time substitution approaches. *Adv Ecol Res* 46:259–349.

- Merrell, J. R., & Stoecker, D. K. 1998. Differential grazing on protozoan microplankton by developmental stages of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* Poppe. J. Plankton Res. 20: 289–304, doi:10.1093/plankt/20.2.289
- Meyer, B.; IRIGOIEN, X.; GRAEVE, M.; HEAD, R. N & HARRIS, R. P. 2002. Feeding rates and selectivity among nauplii, copepodites and adult females of *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus*. Helgol. Mar. Res. 56: 169–176, doi:10.1007/s10152-002-0105-3
- Mourelatos, S. & Lacroix, G. 1990. In situ filtering rates of Cladocera: Effect of body length, temperature, and food concentration. Limnology and Oceanography, 35(5): 1101-1011.
- Muylaert, K. ; Declerk, S. ; Geenens, V.; Wichelen, J. V.; Degans, H.; Vandekerckhove, J.; der Gucht, K. V.; Vloemans, N.; Rommens, W.; Rejas, D.; Urrutia, R.; Sabbe, K.; Gillis, M.; Declerck, K.; De Meester, L. e Vyverman, W. 2003. Zooplankton, phytoplankton and the microbial food web in two turbid and two clearwater shallow lakes in Belgium. Aquatic Ecology, 3:137–150.
- Nogueira, M. G.; George, D. G. e Jorcin, A. 2003. Estudo do Zooplâncton em Zonas Litorâneas Lacustres: Um Enfoque Metodológico. In: Henry, R. (Org). Ecótonos nas Interfaces dos Ecossistemas Aquáticos. São Carlos: RiMa, 349p.
- Orlova-Bienkowskaja, M. J. 1998. A revision of the cladoceran genus *Simocephalus* (Crustácea, Daphnidae). Bulletin of the Natural History Museum, London (Zoology series), 64 (1):1-62.
- Paffenhofer, G. A. & Knowles, S.C. 1980. Omnivorousness in marine planktonic copepods. J. Plankton Res. 2: 355–365, doi:10.1093/plankt/2.4.355
- Panarelli, E.; Casanova, S. M. C.; Nogueira, M. G.; Mitsuka, P. M. e Henry, R. 2003. A comunidade zooplanctônica ao longo de gradientes longitudinais no rio Paranapanema/represa de Jurumim (São Paulo, Brasil).In: HENRY, R. ed. Ecótonos nas interfaces dos ecossistemas aquáticos. São Carlos, RiMa. p.129-16.
- Perbiche, Neves, G.; Boxshall, G. A.; Previattelli, D.; Nogueira, M. G. & Rocha, C. E. F. Identification guide to some Diaptomid species (Crustacea, Copepoda, Calanoida, Diaptomidae) of “de la Plata” River Basin (South America). Zookeys 497: 1-11.
- Ruttner -Kollisko, A. 1974. Rotatoria.Supplement. Die Binnengewässer, 27 (1): 146 p.
- Santos, R. M.; Negreiros, N. F.; Silva, L. C.; Rocha, O.; Santos-Wisniewski, M. J. 2010. Biomass and production of Cladocera in Furnas Reservoir, Minas Gerais, Brazil. Braz. J. Biol., 2010, vol. 70, no. 3 (suppl.), p. 879-887
- Santos, T. R. 2017. Dinâmica da comunidade das algas fitoplanctônicas, perifíticas e metafiticas em reservatório raso tropical: um estudo observacional e experimental. São Paulo, 124p.
- Sartory, D.P. & Grobbelaar, J.U. 1984. Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis. Hydrobiologia 114: 177-187.

Segers, H. 2007. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution. *Zootaxa*, 1564:1-104.

Sinev, A. Y. e Elmoor-Loureiro, L. M. A. 2010. Three new species of chydorid cladocerans of subfamily Aloninae (Branchipoda: Anomopoda: Chydoridae) from Brazil. *Zootaxa*, 2390:1–25.

Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.L., Moss, B., Jeppesen, E., 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol. Evol.* 8, 275–279.

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591–596.

Scheffer, M. e van Nes, E. H. 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia*, 584:455–466.

Sendacz, S.; Caleffi, S. e Santos-Soares, J. 2006. Zooplankton biomass of reservoirs in different trophic conditions in the State of São Paulo, Brazil. *Brazilian Journal Biology*, 66:337-350.

Silva, W. M. 2003. Diversidade dos Cyclopoida (Copepoda, Crustacea) de água doce do estado de São Paulo: Taxonomia, Ecologia e Genética. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. Tese. 154p.

Smirnov, N. N. 1998. A revision of the genus *Camptocercus* (Anomopoda, Chydoridae, Aloninae). *Hydrobiologia*, 386:63-83.

Strickland, J.D.H. e Parsons, T.R. 1960. A manual of seawater analysis. *Bulletin Fisheries*

Threlkeld, S. T. e Drenner, R. W. 1987. An experimental mesocosm study of residual and contemporary effects of an omnivorous, filter-feeding, clupeid fish on plankton community structure. *Limnol. Oceanogr.*, 32(6), 1331-1344

Thomaz, S.M., Bini, L.M. & Pagioro, T.A. 2004. Métodos em Limnologia: macrófitas aquáticas. In: Bicudo, C.E. & Bicudo, D.C. (eds.). *Amostragem em Limnologia*, Rima, Editora, São Carlos, 193-212.

Turner, J. P. & Tester, P. A. 1992. Zooplankton feeding ecology: Bacterivory by metazoan microzooplankton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 160: 149–167, doi:10.1016/0022-0981(92)90235-3

Utermohl, H. 1958. Zur Vervollkommen der quantitative phytoplankton: metodik. *Internationale Vereinigung Theoretische und Angewandte Limnologie* 9: 1-38.

Valderrama, J. C. 1981. The simultaneous analysis of total nitrogen and phosphorus in natural waters. *Mar. Chem.* v.10, p. 109-122.

Vogt, R. A.; Ignoffo, T. R.; Sullivan, L. J.; Herndon, J.; Stillman, H. 2013. Feeding capabilities and limitations in the nauplii of two pelagic estuarine copepods, *Pseudodiaptomus marinus* and *Oithona davisae*. *Limnol Oceanogr.* 58(6):2145-2157.

Williamson, C. E.; De Lange, H. e Leech, D. M. 2007. Do zooplankton contribute to an ultraviolet clear-water phase in lakes? *Limnol. & Oceanogr.*, 52(2):662–667.

Capítulo III: Herbivoria por cladóceros pelágicos e associados a macrófitas

Resumo

Cladóceros são organismos fundamentais na transferência de energia de níveis tróficos inferiores para superiores em ecossistemas aquáticos. Alimentam-se de algas e detritos, e são consumidos por invertebrados e peixes. Podem ser bons indicadores de impactos decorrentes de mudanças climáticas, pois respondem rapidamente a efeitos diretos e indiretos destas alterações. Conhecer os fatores que influenciam a relação fitoplâncton-zooplâncton, isto é, o processo de herbivoria, medido através das taxas de filtração de espécies de Cladocera, é fundamental para entender o funcionamento dos ecossistemas aquáticos. Buscamos avaliar variações na pressão de herbivoria de espécies de Cladocera, na dependência de seus comprimentos corporais e na presença de outro cladócero, submetidos a um gradiente de temperatura e na presença e ausência de macrófitas. Os experimentos foram feitos com dez espécies de Cladocera, oriundas de diferentes corpos d'água da Bélgica, no laboratório de Ecologia Aquática, Evolução e Conservação da KULeuven. Os testes de herbivoria foram conduzidos sob três temperaturas (23°C, 26°C e 29°C) na presença e ausência de macrófitas. Foram utilizadas monoculturas de *Alona* sp., *Bosmina* sp., *Ceriodaphnia reticulata*, *Chydorus* sp., *Daphnia magna*, *Daphnia pulex*, *Eurycercus lamellatus*, *Pleuroxus* sp., *Simocephalus* sp., e *Scapholeberis* sp.. Também foram realizados experimentos de herbivoria com combinações destas espécies. O comprimento corporal foi determinante nas taxas de herbivoria obtidas no estudo. Taxas mais elevadas foram registradas para *D. magna* (grande porte) e as mais baixas para *Pleuroxus* sp. (pequeno porte). Interações positivas e antagônicas foram observadas nas combinações de espécies. *D. pulex* combinado com *Simocephalus* sp. demonstrou complementaridade de nicho. A competição por interferência ficou evidenciada na combinação *D. pulex* com *D. magna*. *Pleuroxus* sp. foi interferente negativo na taxa de herbivoria de *C. reticulata*, *Chydorus* sp. e *D. magna*. *Bosmina* sp. apresentou taxas de herbivoria mais elevadas sob 26°C e 29°C, indício de que este gênero se sobressai na pressão de herbivoria em um cenário de aquecimento global. Os dafinídeos *Scapholeberis* sp. e a combinação de *D. pulex* e *Simocephalus* sp. obtiveram maiores taxas de herbivoria sob menor temperatura (23°C), portanto não exerceriam forte pressão de herbivoria em um ambiente mais quente.

Palavras-chave: filogenia, história de vida, cladóceros filtradores, competição.

Introdução

A ordem Cladocera é constituída por um grupo de microcrustáceos que vive em ambientes aquáticos lênticos, encontrados em elevadas abundâncias desde pequenas lagoas até em grandes lagos, apresentando ampla distribuição geográfica (Sarma et al., 2005). Diversos táxons são cosmopolitas, embora revisões recentes mostram que algumas espécies são restritas aos trópicos (Sousa et al., 2015; Debastiani-Júnior, 2015).

Cladóceros são organismos de fundamental importância na transferência de energia de níveis tróficos inferiores para superiores em ecossistemas aquáticos. Alimentam-se de algas e detritos, e são consumidos por invertebrados e peixes (Alva-Martínez, 2007). Cladóceros de hábito herbívoro controlam a abundância da comunidade de algas em lagos e lagoas. Portanto, conhecer os fatores que influenciam a relação fitoplâncton-zooplâncton, isto é, o processo de herbivoria, medido através das taxas de filtração de espécies de Cladocera, é fundamental para entender o funcionamento dos ecossistemas aquáticos (Mourelatos & Lacroix, 1990).

Podem ser bons indicadores de impactos decorrentes de mudanças climáticas, pois respondem rapidamente a efeitos diretos e indiretos destas alterações (Jeppensen et al., 2011). O aumento da temperatura promove maior abundância de peixes planctívoros, acarretando em maior pressão de predação sobre o zooplâncton, promovendo maior frequência de formas de pequeno porte (Jeppesen et al., 2010; Meerhoff et al., 2012; Moore & Folt, 1993). O aquecimento global poderia aumentar o “bloom” de cianobactérias em ambientes eutróficos (Kosten et al., 2012). Assim, a disponibilidade de alimentos de baixa qualidade poderia não sustentar a pressão de herbivoria de cladóceros, causando redução nas abundâncias de grandes filtradores (Gliwicz & Lampert, 1990; DeMott et al., 2001).

Devido ao seu curto ciclo de vida, fácil cultivo em laboratório e rápida produção de ovos, os cladóceros são utilizados como organismos modelos para experimentos que testam teorias ecológicas (Lynch, 1979; Lampert, 1997; Sarma et al, 2005).

Quando predadores planctívoros são ausentes, as espécies de Cladocera herbívoras competem por alimento (Lynch, 1979; Iglesias et al., 2011). De acordo com a hipótese de eficiência de tamanho, proposta por Brooks & Dodson (1965), espécies de maior tamanho corporal se sobressaem na filtração de pequenas partículas (1-15µm), sendo competitivamente superiores a espécies de menor tamanho. Assim, espécies de maior tamanho corporal podem monopolizar os recursos, excluindo espécies de menor tamanho.

Devido à competição, elevadas densidades populacionais e redução na disponibilidade de alimento resultam em ovos e ninhadas menores (Lynch, 1979) influenciando a dinâmica populacional de espécies zooplânctônicas. Muitas pesquisas sobre herbivoria e efeitos ascendentes do zooplâncton no fitoplâncton foram desenvolvidas para a comunidade planctônica de regiões temperadas (Burns, 1968; Geller & Muller, 1981; Mourelatos & Lacroix, 1990), sendo recentes os estudos envolvendo espécies tropicais (Von Ruckert & Giani, 2008; Pagano, 2008). Estes estudos visaram identificar um padrão ecológico com base nos aspectos fisiológicos destes animais. Buscamos relacionar a pressão de herbivoria à variação de temperatura, simulando cenários de mudança climática. Também visamos identificar interações positivas e antagônicas, testando competição entre as espécies em estudo.

Objetivos e hipóteses

Objetivo geral: Conhecer as taxas de herbivoria de dez monoculturas de espécies de Cladocera, em combinações pareadas destas espécies sob diferentes temperaturas, na ausência e presença de macrófitas.

Hipóteses: Diferentes temperaturas afetam a taxa de herbivoria de cladóceros: espécies de menor comprimento corporal se sobressaem sob elevadas temperaturas. Cladóceros litorâneos apresentam maiores taxas de herbivoria na presença de macrófitas. Há complementariedade de nicho quando espécies filtradoras são combinadas com espécies raspadoras.

Objetivos específicos: i) quantificar as taxas de herbivoria de dez espécies de cladóceros em função do tamanho corporal e sob diferentes temperaturas, na presença ou ausência de macrófitas artificiais; ii) quantificar a pressão de herbivoria com diferentes combinações de espécies, simulando competição, sob diferentes temperaturas e na presença e ausência de macrófitas artificiais; iii) avaliar eventual variação na taxa de herbivoria de cada espécie e em cada combinação de espécies em função da temperatura ou presença e ausência de macrófitas; iv) avaliar se a taxa de herbivoria observada para cada combinação de espécies difere daquela registrada para cada uma de suas monoculturas componentes.

Materiais e Métodos

Os experimentos foram feitos com dez espécies de Cladocera oriundas de diferentes corpos d'água da Bélgica. O laboratório de Ecologia Aquática, Evolução e Conservação da KULeuven contava com exemplares de algumas espécies utilizadas nos experimentos. Para a obtenção das demais espécies foram realizadas coletas em corpos d'água da região dos Flandres, Bélgica. A seguir, estas espécies foram isoladas sob microscópio estereoscópio e levadas para sala de cultivo onde foram aclimatadas.

Cultivo

Os organismos oriundos de clones partenogenéticos foram cultivados até ser obtido um número suficiente de indivíduos, com o mesmo comprimento corporal, para os experimentos de herbivoria.

Os organismos foram cultivados em frascos de 250 ml, 500ml ou 1000ml, na dependência da abundância das populações. Os frascos contendo os organismos eram examinados diariamente a fim de se acompanhar o crescimento da prole. A cada dois dias, os frascos eram limpos com cuidado, para não perder organismos. A seguir, água filtrada foi adicionada para completar o volume. A alimentação foi feita com solução padrão de algas do gênero *Chlorella* (tendo concentração de 10^4 cel/ml) administrada diariamente. A quantidade de algas adicionada dependia da abundância e do comprimento corporal dos animais. Para organismos pequenos, foram adicionados 100 µl da solução de algas e, para organismos maiores até 500 µl.

Quando a segunda prole foi obtida, os indivíduos recém-eclodidos foram separados em um novo frasco de 500 ml e cultivados até atingirem a maturidade. Observações e alimentação diária, e troca de água a cada dois dias foram feitas. Na eventualidade de ocorrência de superpopulação, esta era distribuída em dois frascos de 500 ml.

Testes de herbivoria

A biomassa total dos indivíduos de cada espécie de Cladocera estudada deveria ser equivalente à biomassa de 10 indivíduos de *Daphnia pulex*. Para determinar o número de espécimes necessário para cada espécie as equações de regressão linear peso x comprimento propostas por Bottrell (1976) foram usadas.

Os espécimes de cada espécie cultivada foram transferidos para os frascos tipo Duran de 250 ml. A seguir, foi adicionada solução algal de *Chlorella* na

concentração de 10^4 cel/ml e retirada alíquota de água para determinação da concentração inicial de clorofila *a*. Os frascos foram acondicionados em câmara de germinação sob diferentes temperaturas (23°C, 26°C e 29°C). A escolha das temperaturas teve como premissa simular condições de mudanças climáticas, com aumentos na temperatura em 3°C para cada cenário. O experimento teve duração de 12 horas sob iluminação constante e os frascos eram agitados de hora em hora manualmente, a fim de evitar a sedimentação das algas. Ao final deste período, nova alíquota de água era coletada para obtenção da concentração de clorofila *a* final. A diferença entre a concentração final e inicial de clorofila *a* indicou o consumo de algas pelos cladóceros.

Foram utilizados seis frascos para cada espécie: três com macrófitas de plástico e três sem macrófitas para o cultivo a 23°C. Mesmo procedimento foi repetido para as demais temperaturas, 26°C e 29°C, totalizando 18 frascos para as três temperaturas testadas. Para cada temperatura eram incubados três frascos para controle, com o mesmo volume de água e com algas, mas sem animais. A diferença entre a concentração final e inicial de clorofila *a* nestes frascos era usada para determinar o crescimento algal durante as 12 horas de experimento.

Finalmente, a taxa de herbivoria foi obtida a partir do consumo para cada espécie descontando o crescimento algal. Foram tomadas três medidas de clorofila *a* para cada amostra com auxílio de um fluorímetro.

Os testes de herbivoria foram conduzidos com monoculturas de *Alona* sp., *Bosmina* sp., *Ceriodaphnia reticulata*, *Chydorus* sp., *Daphnia magna*, *Daphnia pulex*, *Eurycercus lamellatus*, *Pleuroxus* sp., *Simocephalus* sp., e *Scapholeberis* sp..

Para simular competição entre espécies de Cladocera foram feitos testes com as seguintes combinações pareadas:

- *Chydorus* sp. X *Pleuroxus* sp. ; *D. magna* X *D.pulex* (comprimentos corporais similares e com proximidade filogenética);
- *D.magna* X *Pleuroxus* sp.; *Eurycercus lamellatus* X *Ceriodaphnia reticulata* (espécies de comprimentos corporais distintos e afastadas filogeneticamente);
- *D. magna* X *Simocephalus* sp.; *D. pulex* X *Simocephalus* sp.; *Scapholeberis* sp. X *Simocephalus* sp. (espécies com hábitos alimentares distintos, comprimentos corporais similares e proximidade filogenética).

Análise dos dados

Análise de variância 1-fator (ANOVA; $\alpha < 0,05$) foi aplicada para testar diferenças estatísticas entre as taxas de herbivoria comparando as monoculturas, separadamente sob as três temperaturas e na ausência e presença de macrófitas. Cada monocultura e combinação foram testadas a fim de verificar variações nas taxas de herbivoria entre temperaturas (23°C, 26°C e 29°C), e na ausência e presença de vegetação artificial. As combinações foram comparadas com suas monoculturas componentes a fim de avaliar possíveis alterações devido à interação de espécies. As análises foram feitas no software R Cran Program (2016).

Resultados

Foram conduzidos experimentos de herbivoria com monoculturas de dez espécies de Cladocera e dez combinações com as mesmas espécies sob três temperaturas (23°C, 26°C e 29°C) na presença e ausência de macrófitas. Os boxplots apresentados a seguir referem-se aos dados em que foi observada diferença estatística ($p < 0,05$) entre as taxas de herbivoria. De maneira geral, as taxas de herbivoria das monoculturas variaram em função do tamanho corporal, sendo as taxas mais elevadas registradas para *D. magna* e as mais baixas para *Pleuroxus* sp.. Os testes revelaram que grande variação entre as taxas de herbivoria das monoculturas na presença de macrófitas artificiais (Figura 1A). Para as três temperaturas, menor diferença na taxa de herbivoria entre as monoculturas foi observada sob 26°C (Figura 2B). Nas tabelas 1 e 2 são apresentados os valores de p ($\alpha < 0,05$) para diferenças na taxa de herbivoria das monoculturas e combinações em diferentes temperaturas (23°C, 26°C e 29°C) e vegetação (ausência e presença).

Nas monoculturas de *Simocephalus* sp., *Chydorus* sp., *Ceriodaphnia reticulata*, e *Daphnia magna*, as taxas de herbivoria foram mais elevadas na presença de macrófitas. Nas combinações de *Eurycercus lamellatus* com *Pleuroxus* sp. e *D. magna* com *Pleuroxus* sp. as taxas de herbivoria foram mais baixas na presença de macrófitas (Figura 2).

Dafinídeos foram espécies com maior variação em suas taxas de herbivoria sob diferentes temperaturas (Figura 4). No teste isolado de *Scapholeberis* sp. e combinado de *D. pulex* e *Simocephalus* sp., as taxas mais elevadas foram obtidas sob 23°C. *D. pulex* mostrou herbivoria mais elevada a 23°C e 26°C. Maior herbivoria foi identificada nos cultivos em combinações de *D. magna* com *D. pulex* e *D. magna* com *C. reticulata* sob elevada temperatura (29°C).

Bosmina sp. foi a única espécie não pertencente a família Daphniidae, cuja monocultura também apresentou taxas de herbivoria mais elevadas sob 26°C e 29°C (Figura 4).

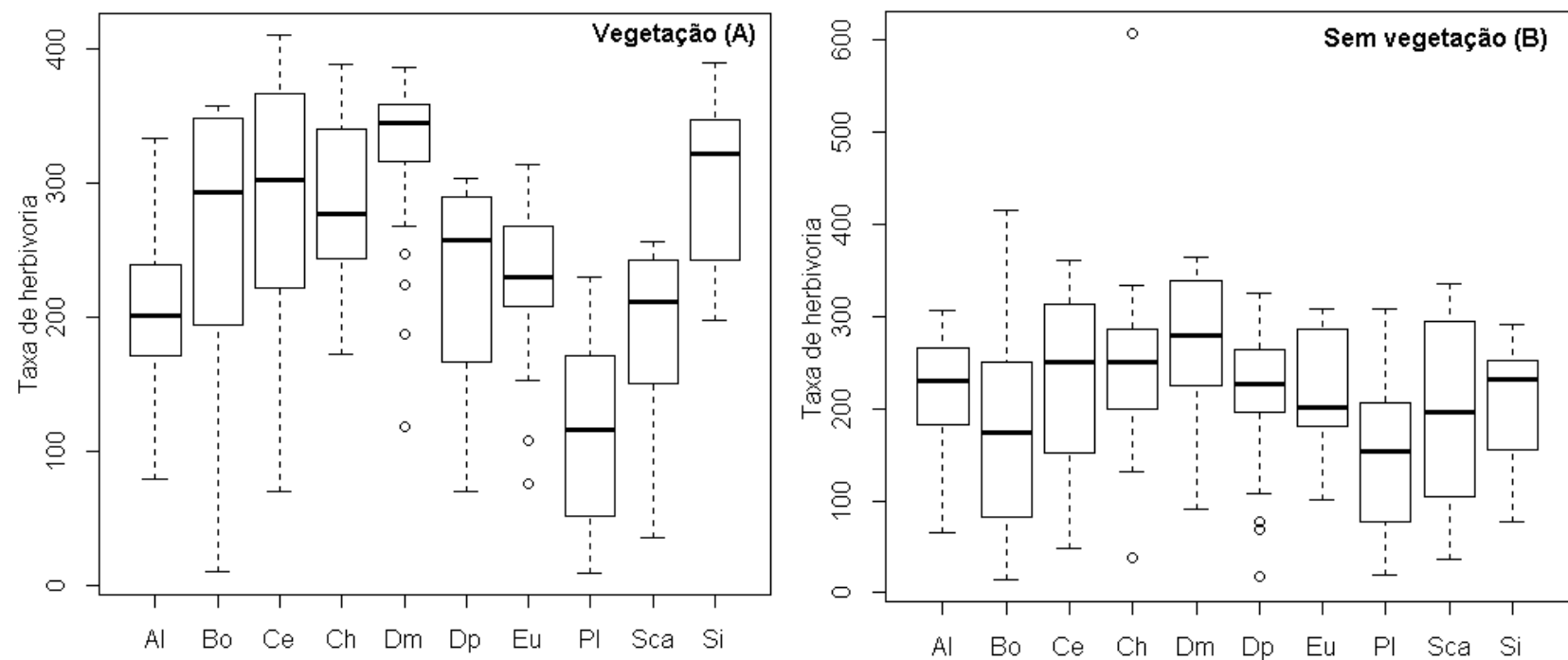


Figura 1. Taxa de herbivoria ($\mu\text{g}/\text{ind}/\text{dia}$) para espécies de Cladocera na presença (A) e ausência (B) de macrófitas. Al=*Alona* sp., Bo=*Bosmina* sp., Ce=*Ceriodaphnia* sp., Ch=*Chydorus* sp., Dm=*Daphnia magna*, Dp=*Daphnia pulex*, Eu=*Eurycercus lamellatus*, Pl=*Pleuroxus* sp., Sca=*Scapholeberis* sp., Si=*Simocephalus* sp.

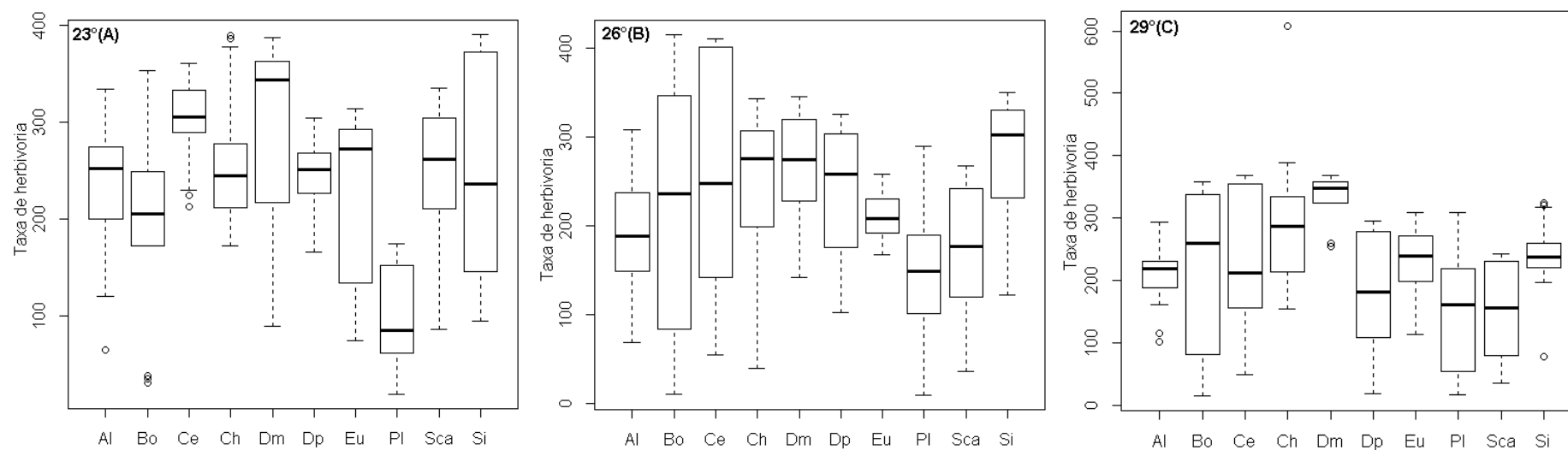


Figura 2. Taxa de herbivoria ($\mu\text{g/ind/dia}$) para espécies de Cladocera sob diferentes temperaturas: 23°C (A), 26°C (B) e 29°C (C). Al=*Alona* sp., Bo=*Bosmina* sp., Ce=*Ceriodaphnia* sp., Ch=*Chydorus* sp., Dm=*Daphnia magna*, Dp=*Daphnia pulex*, Eu=*Eurycerus lamellatus*, Pl=*Pleuroxus* sp., Sca=*Scapholeberis* sp., Si=*Simocephalus* sp.

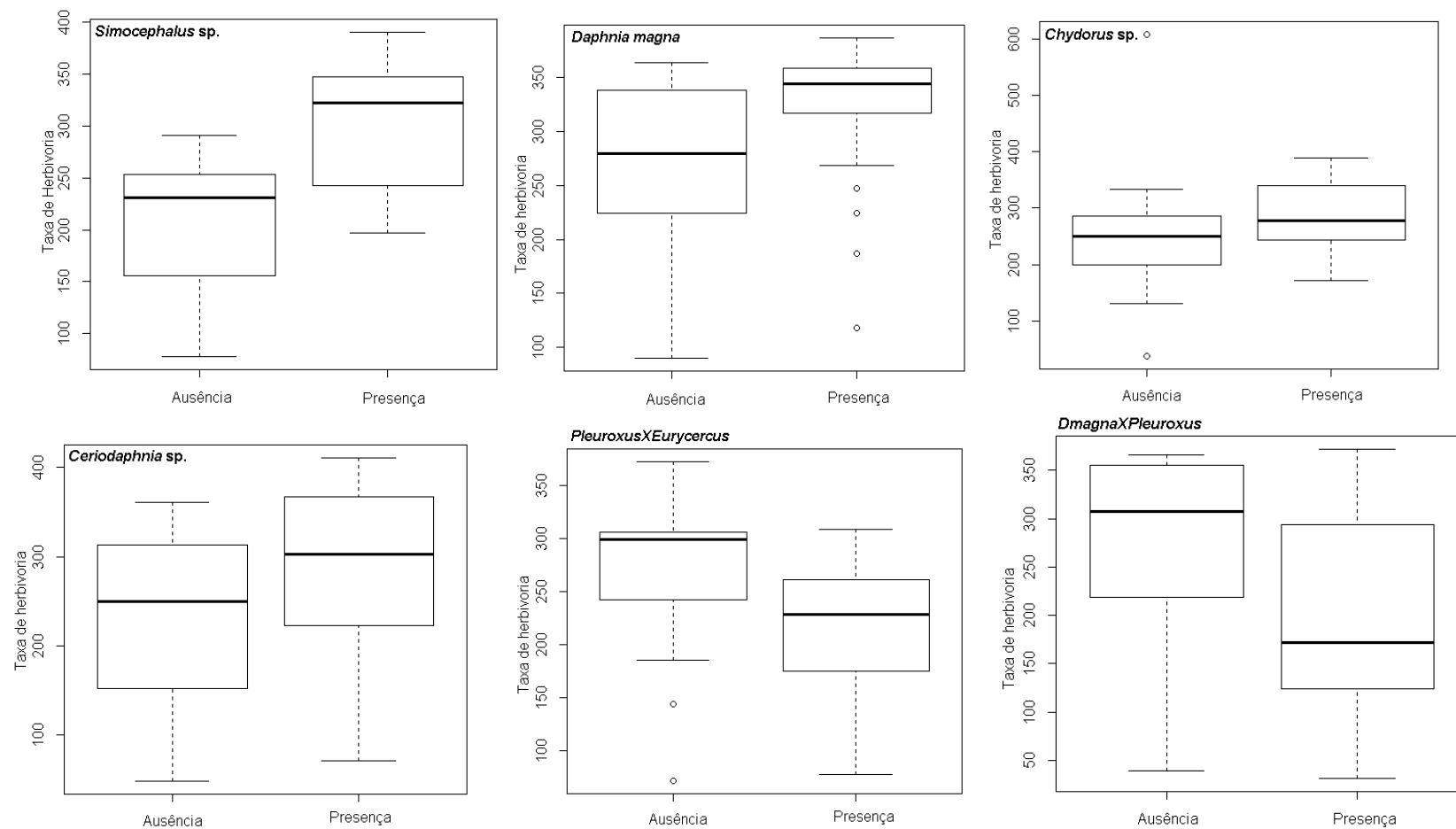
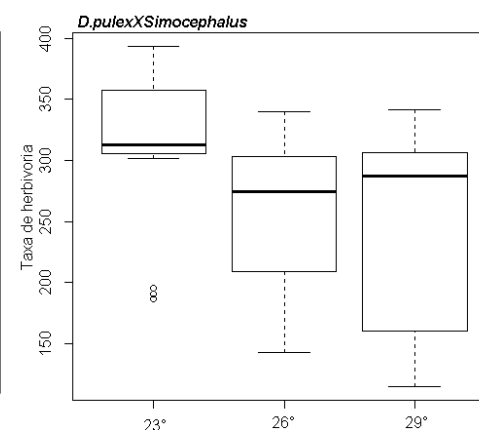
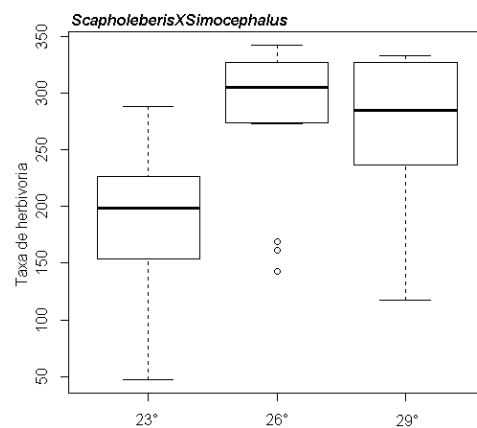
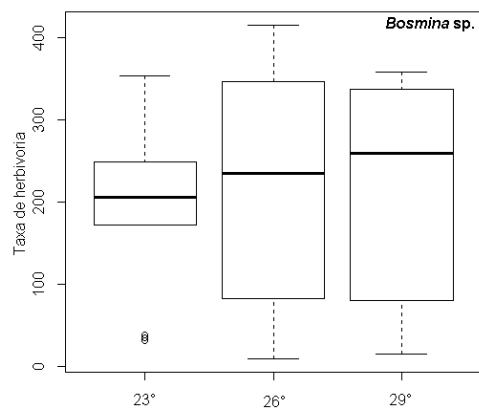
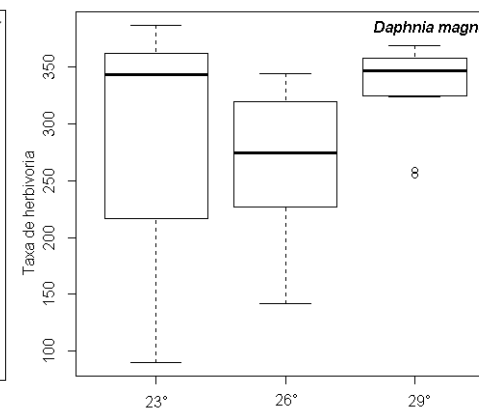
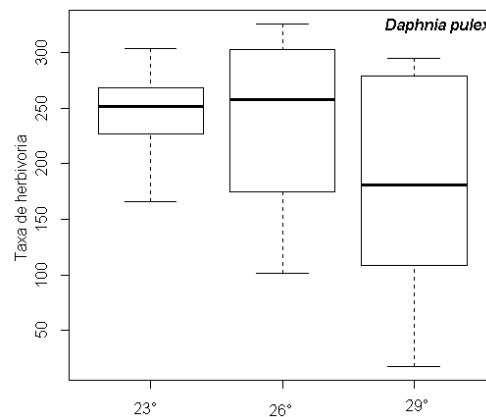
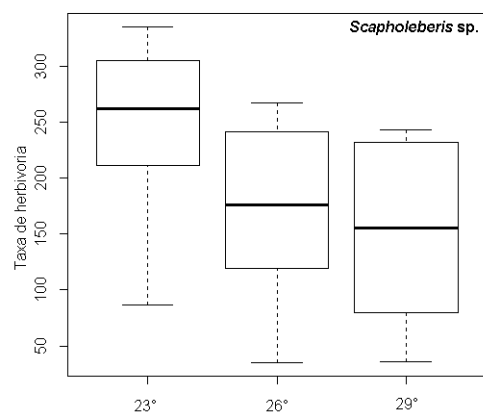


Figura 3. Taxa de herbivoria ($\mu\text{g/ind/dia}$) para monoculturas de *Simocephalus sp.*, *Daphnia magna*, *Chydorus sp.* e *Ceriodaphnia sp.*, e combinações de *Pleuroxus sp.* com *Eurycerus lamellatus* e *D. magna* com *Pleuroxus sp.* na presença e ausência de macrófitas.



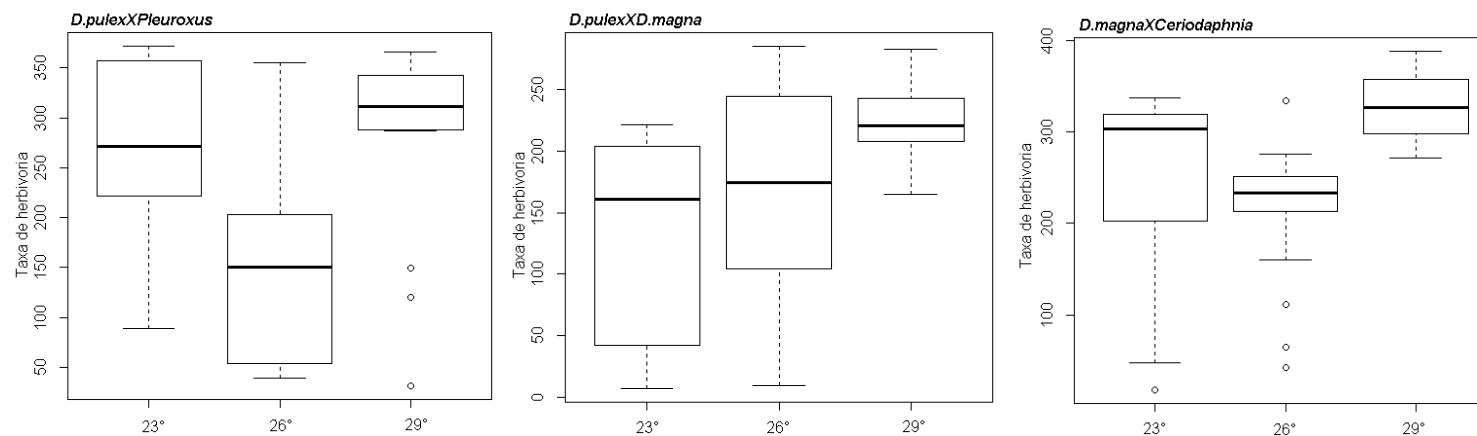


Figura 4. Taxa de herbivoria ($\mu\text{g}/\text{ind}/\text{dia}$) para monoculturas de *Scapholeberis* sp., *Daphnia pulex*, *Daphnia magna* e *Bosmina* sp., e combinações de *Scapholeberis* sp. com *Simocephalus* sp., *D. pulex* com *Simocephalus* sp., *D. pulex* com *Pleuroxus* sp., *D. pulex* com *D. magna* e *D. magna* com *C. reticulata* sob diferentes temperaturas: 23°C , 26°C e 29°C.

Tabela 1. Valores de p ($\alpha < 0,05$) para diferenças na taxa de herbivoria das monoculturas de dez espécies de Cladocera cultivadas em diferentes temperaturas (23°C, 26°C e 29°C) e vegetação (ausência e presença).

Monoculturas		
Espécies	Vegetação	Temperatura
<i>Alona</i> sp.	0,322	0,369
<i>Bosmina</i> sp.	0,0888	0,8613
<i>Ceriodaphnia reticulata</i>	0,0447	0,0751
<i>Chydorus</i> sp.	0,0887	0,1865
<i>Daphnia magna</i>	0,0112	0,0145
<i>Daphnia pulex</i>	0,639	0,0111
<i>Eurycerus lamellatus</i>	0,501	0,573
<i>Pleuroxus</i> sp.	0,0543	0,0879
<i>Simocephalus</i> sp.	3.14e-07	0,131
<i>Scapholeberis</i> sp.	0,8504332	0,000357

Tabela 2. Valores de p ($\alpha < 0,05$) para diferenças na taxa de herbivoria das combinações (duas a duas) de espécies de Cladocera cultivadas em diferentes temperaturas (23°C, 26°C e 29°C) e vegetação (ausência e presença).

Espécies	Vegetação	Temperatura
<i>Ceriodaphnia</i> X <i>Pleuroxus</i>	0,173	0,127
<i>Chydorus</i> X <i>Pleuroxus</i>	0,258	0,948
<i>D. magna</i> X <i>Ceriodaphnia</i>	0,50295	0,000112
<i>D. magna</i> X <i>D. pulex</i>	0,709943	0,000807
<i>D. magna</i> X <i>Pleuroxus</i>	0,017231	0,000297
<i>D. magna</i> X <i>Simocephalus</i>	0,951	0,167
<i>D. pulex</i> X <i>Simocephalus</i>	0,43	0,0186
<i>Eurycerus</i> X <i>Ceriodaphnia</i>	0,451	0,0863
<i>Eurycerus</i> X <i>Pleuroxus</i>	0,00177	0,98552
<i>Scapholeberis</i> X <i>Simocephalus</i>	0,661529	0,0001333

Foram conduzidos experimentos com combinações pareadas das dez espécies de Cladocera utilizadas nos testes de monocultura. As combinações tinham por objetivo avaliar se quando combinadas as espécies teriam efeito aditivo ou interferente, sob as taxas de herbivoria registradas para monoculturas. Nos boxplots a seguir estão representadas as taxas de herbivoria das combinações de espécies e das monoculturas que as compõem, que obtiveram diferença significativa ($p < 0,05$) (Tabela 3, Figura 5).

Foi observado aumento na taxa de herbivoria na combinação *D. pulex* com *Simocephalus* sp. quando comparada com as taxas registradas para monoculturas das duas espécies componentes. Taxas mais baixas foram observadas nas combinações de *D. magna* com *D. pulex* e *C. reticulata* com *E. lamellatus*, quando comparadas àquelas registradas para suas monoculturas.

Nos testes que envolveram *Pleuroxus* sp., combinações com *Ceriodaphnia* sp., *Chydorus* sp. e *D. magna*, observamos que a taxa de herbivoria foi mais alta quando comparada com a obtida para *Pleuroxus* sp. No entanto, foi mais baixa do que a registrada para monoculturas de *C. reticulata*, *Chydorus* sp. e *D. magna*.

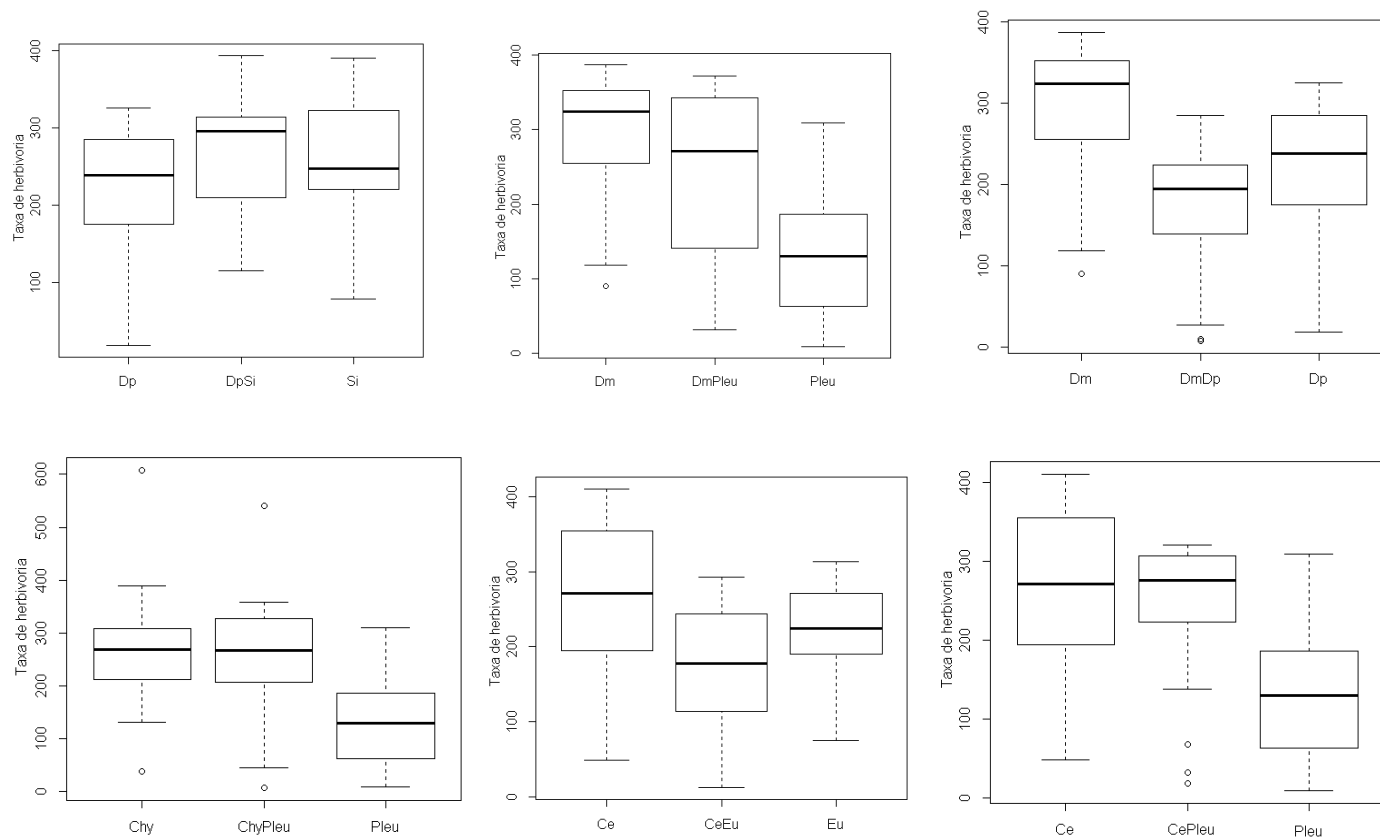


Figura 5. Taxa de herbivoria ($\mu\text{g}/\text{ind}/\text{dia}$) para combinações de espécies e suas monoculturas componentes. Dp=*Daphnia pulex*; DpSi=*D. pulex* com *Simocephalus* sp.; Si=*Simocephalus* sp.; Dm= *Daphnia magna*; DmPleu= *D. magna* com *Pleuroxus* sp.; Pleu=*Pleuroxus* sp.; DmDp= *D.magna* com *D. pulex*; Chy=*Chydorus isp.*; PleuChy=*Pleuroxus* sp. com *Chydorus* sp.; Ce=*C.reticulata*; Eu=*Eurycercus lamellatus*; EuCe=*E.lamellatus* com *C. reticulata*; CePleu=*C. reticulata* com *Pleuroxus* sp.

Tabela 3. Valores de p ($\alpha < 0,05$) para diferenças na taxa de herbivoria de combinações de espécies comparadas com suas monoculturas componentes.

Combinações	p
<i>Ceriodaphnia X Pleuroxus</i>	2,00E-13
<i>Chydorus X Pleuroxus</i>	5,73E-14
<i>D. magna X Ceriodaphnia</i>	0,0508
<i>D. magna X D. pulex</i>	1,28E-13
<i>D. magna X Pleuroxus</i>	2,00E-16
<i>D. magna X Simocephalus</i>	0,00226
<i>D. pulex X Simocephalus</i>	2,64E-03
<i>Eurycercus X Ceriodaphnia</i>	7,21E-06
<i>Eurycercus X Pleuroxus</i>	1,80E-13
<i>Scapholeberis X Simocephalus</i>	0.000107

Discussão

De maneira geral, as taxas de herbivoria para as monoculturas variaram em função do tamanho corporal, com taxas mais elevadas registradas para *D. magna* e mais baixas taxas para *Pleuroxus* sp.. O mesmo tem sido demonstrado em diversos estudos laboratoriais, que apontam que o comprimento corporal é a principal característica determinante das taxas de herbivoria (Chow-Fraser et al., 1985; Mourelatos & Lacroix, 1990; Gianuca et al., 2016).

Cabe salientar que no ambiente as espécies estão sujeitas à pressão de predadores e à disponibilidade de alimento, fatores que atuam no desenvolvimento, controlando o comprimento corporal. Portanto, as taxas de herbivoria podem variar entre indivíduos de uma mesma espécie sob condições naturais (Hargrave et al., 2011).

Gianuca et al. (2016) observaram que espécies funcionalmente diferentes apresentam interações positivas, enquanto que espécies com traços funcionais similares (comprimento corporal e hábito alimentar) apresentam interações antagônicas, devido à competição por interferência. A complementaridade no uso de recursos ocorre quando grandes e pequenas espécies de zooplâncton exploram recursos alternativos ou quando co-ocorrem espécies filtradoras e espécies raspadoras no ambiente (Cyr & Curtis, 1999; Ye L, 2013). Este mecanismo revela importantes relações entre biodiversidade e funcionamento do ecossistema.

A competição por interferência ficou evidenciada na combinação *D. pulex* com *D. magna*, cuja taxa de herbivoria da combinação foi menor do que a observada nas monoculturas separadamente. Estudos demonstram que *Daphnia* é capaz de utilizar mecanismos químicos e até mecânicos para inibir a ação de competidores (Hargrave, 2011). Tais mecanismos são mais evidentes em espécies que se sobrepõem no comprimento corporal, sugerindo que o tamanho determina a eficiência da herbivoria e a interferência co-determina o controle “top-down” (Gianuca et al., 2016).

O aumento na pressão de herbivoria observado na combinação *D. pulex* com *Simocephalus* sp. poderia ser explicado pela complementaridade de uso dos recursos. Embora as espécies possuam comprimento corporal similar, são capazes de explorar recursos diferentes. No ambiente *D. pulex* utiliza fitoplâncton da região pelágica e *Simocephalus* sp. explora a região entre macrófitas (Barnett et al., 2007). Em nosso experimento foi possível observar que as espécies ocupavam áreas diferentes do frasco, *Simocephalus* sp. preferiu as bordas e *D. pulex* o centro.

Taxas mais baixas de herbivoria foram observadas nas combinações de *C. reticulata* com *E. lamellatus*, quando comparadas àquelas registradas nas suas monoculturas. Esperávamos que houvesse complementaridade no uso de recursos, pois as espécies diferem tanto no hábito alimentar quanto no comprimento corporal (*C. reticulata* é filtradora e de pequeno porte, e *E. lamellatus* é raspadora e de grande porte). No entanto, nossos resultados sugerem que houve interferência competitiva, explicada pelo fato de termos oferecido somente um tipo de alga como recurso alimentar no experimento. Como o recurso era o mesmo, as espécies o exploraram de maneira semelhante, embora no ambiente o façam de formas distintas.

A hipótese de eficiência de tamanho, conforme proposto por Brooks & Dodson (1965) sustenta que as espécies maiores de zooplâncton são mais eficientes na filtragem do fitoplâncton e na conversão de alimentos na produção de ovos. Assim, se as espécies maiores não fossem limitadas devido à predação de peixes, por exemplo, as espécies pequenas se tornariam extintas localmente devido à exclusão competitiva.

Esta hipótese não foi corroborada por nossos dados, pois nos testes que envolveram *Pleuroxus* sp., este táxon foi interferente negativo na taxa de herbivoria de *C. reticulata*, *Chydorus* sp. e *D. magna*. Pois, a taxa de herbivoria nas combinações foi menor do que a registrada para as monoculturas. Podemos inferir que no ambiente não haveria exclusão de *Pleuroxus* sp. e as espécies co-existiriam. Embora, de acordo com a teoria da pressão seletiva, as espécies com taxas mais altas de herbivoria seriam dominantes (Carroll, 2011).

Mourelatos & Lacroix (1990) demonstraram que o comprimento corporal e a temperatura são os principais fatores no controle da herbivoria de espécies zooplanctônicas. Estes autores observaram aumento na taxa de herbivoria de *Daphnia* sp. e *Ceriodaphnia* sp. com o aumento da temperatura. Em nossos experimentos observamos algo semelhante, *D. magna* quando combinada com *C. reticulata*, de pequeno porte, e combinada com *D. pulex*, de grande porte, mostraram taxas de herbivoria mais elevadas a 29°C. Em temperatura mais alta, aumenta o metabolismo dos organismos, com consequente aumento na pressão de herbivoria.

Estudos observacionais relacionando a comunidade zooplanctônica com prováveis mudanças climáticas, determinadas pelo aumento de temperatura, relataram predomínio de espécies de Cladocera de pequeno porte, como *Chydorus* e *Bosmina*, concomitantemente ao decréscimo na abundância de cladóceros de grande porte (Fernando, 2002; Meerhoff et al., 2007; Tavsanoğlu et al., 2017). Estas alterações foram atribuídas ao aumento na pressão de predação de peixes planctívoros e maior frequência da ocorrência de “blooms” de cianobactérias. A maior predação seleciona

organismos de menor porte, e a maior disponibilidade de alimento de baixa qualidade não sustenta populações de grandes filtradores (Gliwicz & Lampert 1990; DeMott et al. 2001; Iglesias et al., 2015).

Nossos resultados experimentais demonstram que fatores intrínsecos às espécies também podem favorecer este padrão observado em ambientes naturais, uma vez que nossos experimentos foram conduzidos sem a presença de predadores ou limitação de alimento. Por exemplo, *Bosmina* sp. mostrou taxas de herbivoria mais elevadas a 26°C e 29°C, indício de que este gênero se sobressai na pressão de herbivoria em um cenário de aquecimento global. Os dafinídeos *Scapholeberis* sp. e a combinação de *D. pulex* e *Simocephalus* sp. tiveram taxas de herbivoria mais elevadas sob menor temperatura (23°C), portanto não exerceriam forte pressão de herbivoria em um ambiente mais quente.

Conclusões

O comprimento corporal foi determinante nas taxas de herbivoria obtidas no estudo. Taxas mais elevadas foram obtidas para *D. magna* (grande porte) e mais baixas para *Pleuroxus* sp. (pequeno porte).

Interações positivas e antagônicas foram observadas nas combinações de espécies. *D. pulex* combinado com *Simocephalus* sp. mostrou complementaridade de nicho. A competição por interferência ficou evidenciada na combinação *D. pulex* com *D. magna*. *Pleuroxus* sp. foi interferente negativo na taxa de herbivoria de *C. reticulata*, *Chydorus* sp. e *D. magna*.

Bosmina sp. apresentou taxas de herbivoria mais elevadas sob 26°C e 29°C, indício de que este gênero se sobressai na pressão de herbivoria em um cenário de aquecimento global. Os dafinídeos *Scapholeberis* sp. e a combinação de *D. pulex* e *Simocephalus* sp. tiveram taxas de herbivoria mais altas sob menor temperatura (23°C), portanto não exerceriam forte pressão de herbivoria em um ambiente mais quente.

Referências

- Alva-Martínez, AF, Sarma, SSS & Nandini, S. 2007. Effect of mixed diets (cyanobacteria and green algae) on the population growth of the cladocerans *ceriodaphnia dubia* and *moina macrocopa*. *Aquatic Ecology* 41(4): 579-585.
- Barnett, AJ, Finlay, K. & Beisner, BE. 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshwater Biology*, 52: 796–813
- Bottrell, H. 1965. Generation Time, Length of Life, Instar Duration and Frequency of Moulting, and Their Relationship to Temperature in Eight Species of Cladocera from the River Thames, Reading. *Oecologia*, 19: 129--140
- Brooks, JL & Dodson, SI. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150:28-35.
- Carroll IT, Cardinale BJ & Nisbet RM. 2011 Niche and fitness differences relate the maintenance of diversity to ecosystem function. *Ecology* 92: 1157–1165. (doi:10.1890/10-0302.1)
- Chow-Fraser, P & Knoechel, R. 1985. Factors regulating in situ filtering rate of cladocera. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42(3): 567-576.
- Cyr, H & Curtis JM. 1999 Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecologia*, 118: 306–315. (doi:10.1007/s004420050731)
- Debastiani-Júnior, JR, Elmoor-Loureiro, LMA & Nogueira, MG. 2015. High taxonomic resolution as a determinant on finding new species and new records in the Río de La Plata basin: a case on Chydoridae (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera). *Nauplius* 23(1): 21-30.
- DeMott WR. 1986. The role of taste in food selection by freshwater zooplankton. *Oecologia*, 69: 334–340. doi:10.1007/bf00377053.
- Fernando CH. 2002. Zooplankton and tropical freshwater fisheries. In: Fernando CH (ed) *A guide to tropical freshwater zooplankton. Identification, Ecology and Impact on Fisheries*, Backhuys Publishers, Leiden, pp 255–280.

Gianuca, AT, Pantel, JH & De Meester L. 2016. Disentangling the effect of body size and phylogenetic distances on zooplankton top-down control of algae. *Proc. R. Soc. B* 283: 20160487. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.0487>.

Gliwicz ZM & Lampert W. 1990. Food thresholds in *Daphnia* species in the absence and presence of blue–green filaments. *Ecology*, 71:691–697.

Hargrave CW, Hambright, KD & Weider, LJ. 2011. Variation in resource consumption across a gradient of increasing intra- and interspecific richness. *Ecology*, 92: 1226–1235. (doi:10.1890/09-1948.1) 44.

Iglesias, C, Mazzeo, N, Meerhoff, M, Lacerot, G, Clemente, JM, Scasso, F, Kruk, C, Goyenola, G, García-Alonso, J, Amsinck, SL, Paggi, JC, Paggi, SJ & Jeppesen, E. 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.

Iglesias C, Mazzeo, N, Meerhoff, M, Lacerot, G, Clemente, JM, Scasso, F et al. 2015. 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*, 743: 27–35

Jeppesen, E, Meerhoff, M, Holmgren, K, Gonzalez-Bergonzoni, I, Teixeira-de Mello F, Declerck, SAJ et al. 2010. Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential ecosystem effects. *Hydrobiologia*, 646: 73–90

Jeppesen, E, Noges, P, Davidson, TA, Haberman, J, Noges, T, Blank, K. et al. 2011. Zooplankton as indicators in lakes: a scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). *Hydrobiologia*, 676: 279–297

Kosten, S, Vernooij, M, Van Nes, EH, Sagrarios, MLG, Clevers, JGP & Scheffer, M. 2012. Bimodal transparency as an indicator for alternative states in South American lakes. *Freshwater Biology*, 57: 1191–1201.

Lampert, W. 1997. Zooplankton research: the contribution of limnology to general ecological paradigms. *Aquatic Ecology*, 31(1): 19-27.

Lynch, M. 1979. Predation, competition, and zooplankton community structure: An experimental study. *Limnology and Oceanography*, 24(2): 253-272.

Meerhoff, M, Iglesias, C, Teixeira de Mello, F, Clemente, JM, Jensen, E, Lauridsen, TL & Jeppesen, E. 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology*, 52: 1009–1021.

Meerhoff, M, Teixeira-de Mello, F, Kruk, C, Alonso, C, Gonzalez-Bergonzoni, I, Pacheco, JP et al. 2012. Environmental warming in shallow lakes: a review of potential changes in community structure as evidenced from space-for-time substitution approaches. *Advances on Ecological Research*, 46:59–349.

Moore, M & Folt, C. 1993. Zooplankton body size and community structure: effects of thermal and toxicant stress. *Trends Ecology Evolution* 8: 178–183.

Mourelatos, S & Lacroix, G. 1990. In situ filtering rates of Cladocera: Effect of body length, temperature, and food concentration. *Limnology and Oceanography*, 35(5): 1101-1011.

Pagano, M. 2008. Feeding of tropical cladocerans (*Moina micrura*, *Diaphanosoma excisum* and rotifer *Brachionus calyciflorus*) on natural phytoplankton: effect of phytoplankton size-structure. *Journal of Plankton Research*, 30 (4): 401-414.

Sarma, SSS, Nandinil, S & Gulati, RD. 2005. Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa. *Hydrobiologia*, 542(1): 315-333.

Sousa, FDR, Elmoor-Loureiro, LMA. & Santos, S. 2015. *Alona kaingang* (Crustacea, Cladocera, Aloninae): a new species of the pulchella-group, with identification key to Neotropical species. *Zoological Studies*, 54(48): 1-12.

Von Ruckertand, G & Giani, A. 2008. Biological interactions in the plankton community of a tropical eutrophic reservoir: is the phytoplankton controlled by zooplankton? *Journal of Plankton Research*, 30 (10): 1157-1168.

Tavşanoğlu, ÜN, Šorf, M, Stefanidis, K, Brucet, S, Türkan, S, Agasild, H, Baho, DL, Scharfenberger, U, Hejzlar, J, Papastergiadou, E, Adrian, R, Angeler, DG, Zingel, P, I'dil CA, akıroglu; O`zen, A, Drakare, S, Søndergaard, M, Jeppesen, E & Beklioglu, M. 2017. Effects of nutrient and water level changes on the composition and size structure of zooplankton communities in shallow lakes under different climatic conditions: a pan-European mesocosm experiment. *Aquatic Ecology*, 51: 257–273 doi 10.1007/s10452-017-9615-6.

Ye, L, Chang, CY, Garcia-Comas, C, Gong, GC, Hsieh, CH & Beckerman A. 2013 Increasing zooplankton size diversity enhances the strength of top-down control on phytoplankton through diet niche partitioning. *Journal of Animal Ecology*, 82: 1052–1061. doi:10.1111/1365-2656.12067.

Comentários Finais

Nossos resultados indicam que as interações entre os fatores (bióticos e abióticos) controladores da distribuição da comunidade zooplanctônica, e a evidência da alternância de estados limnológicos é mais complexa na Lagoa das Ninféias (ambiente tropical) do que o relatado para ambientes temperados.

Verificamos alternância de fases limnológicas no período chuvoso e seco. No período chuvoso, ocorreu incremento na concentração de nutrientes, cobertura de macrófitas, clorofila do fitoplâncton, material em suspensão e condutividade elétrica caracterizando o estado de águas turvas. No período seco, houve maior profundidade da zona eufótica, caracterizando o estado de águas claras.

Diferentemente do observado para estados limnológicos alternativos em lagos rasos de ambientes temperados e boreais, o zooplâncton não exerceu forte influência na alternância destes estados. Isto foi atribuído ao fato de que as espécies dominantes apresentam pequeno porte, e consequente baixa taxa de herbivoria.

Experimentos laboratoriais de herbivoria nos permitem fazer inferências de como os organismos se comportam no ambiente. Quando analisados conjuntamente com dados observacionais trazem valiosas informações a respeito do funcionamento do ecossistema.

Nossos dados experimentais, embora realizados com espécies de ambiente temperado, corroboram o que registramos em nosso estudo observacional. Organismos de menor comprimento corporal apresentam menores taxas de herbivoria. Isto explica a baixa pressão de herbivoria exercida pela comunidade zooplanctônica da Lagoa das Ninféias, com consequente fraco impacto na mudança de estados do ambiente em estudo.

Novos estudos, observacionais e experimentais, envolvendo todas as comunidades aquáticas são necessários para elucidar os mecanismos controladores da alternância de estados em lagoas rasas tropicais.