



Serviço Público Federal  
Universidade Federal do Pará  
Campus Universitário de Altamira  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO

**PPGBC**  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO

Joyce Ernestina Monteiro Braz

## **EFEITOS DA OLIGOTROFIZAÇÃO SOBRE A ESTRUTURA DE TAMANHO DE MICROCRUSTÁCEOS PLANCTÔNICOS**

Orientador: Prof. Dr. Nadson Ressayé Simões

ALTAMIRA - PA

AGOSTO – 2016

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ**  
**CAMPUS ALTAMIRA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO**

Joyce Ernestina Monteiro Braz

**EFEITOS DA OLIGOTROFIZAÇÃO SOBRE A ESTRUTURA DE  
TAMANHO DE MICROCRUSTÁCEOS PLANCTÔNICOS**

Orientador: Prof. Dr. Nadson Ressayé Simões

Dissertação a apresentada à Universidade Federal do Pará, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação.

ALTAMIRA - PA

AGOSTO – 2016

À Maria Teófila, vó querida, pelo eterno amor e pelo grande exemplo de vida (*in memoriam*)

“Ninguém pode voltar atrás e fazer um novo começo, mas qualquer um pode começar agora e escrever um novo fim.”

**Chico Xavier**

## Agradecimentos

- 10 À minha família, pela confiança, apoio e carinho de sempre;
- 5 Ao Prof. Dr. Nadson Ressayé Simões, pelas orientações fundamentais para a concretização deste trabalho, pelo apoio, pela paciência e pela grande oportunidade de crescimento;
- 7 À Juliana Déo Dias, da Universidade Estadual de Maringá, pela parceria e pela grande contribuição para este trabalho;
- 1 Ao Programa de Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação e aos professores do curso pelo incentivo à pesquisa;
- 3 Ao Núcleo de Pesquisa em Limnologia Ictiologia e Aqüicultura (Nupelia), por fornecer a infraestrutura para o desenvolvimento da pesquisa
- 2 À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa concedida;
- 6 Aos amigos do Laboratório de Ecologia de Zooplâncton da UEM, por me acolherem sempre que precisei, especialmente à querida Thaís Melo;
- 9 Aos amigos do PPGBC (Fabiola, Dayane, Larissa, Samuel, Renam, Felipe e Cynthia), foi muito bom compartilhar esta fase com vocês!
- 8 Aos integrantes dos laboratórios de Ecologia e de Morfofisiologia da Faculdade de Biologia da UFPA – Altamira, especialmente à querida Dianiny.
- 4 Aos membros da banca pela disponibilidade em contribuir com este trabalho;
- 1 A Deus, por tudo.

Os agradecimentos fazem a parte mais pessoal da dissertação. Mas mesmo assim, devem respeitar uma ordem, seguindo dos agradecimentos mais impessoais para os mais pessoais. Sugiro numeralmente, ao lado esquerdo, uma ordem para eles.

## Sumário

Introdução Geral .....	7
Objetivos Gerais .....	10
Literatura Citada .....	10
EFEITOS DA OLIGOTROFIZAÇÃO SOBRE A ESTRUTURA DE TAMANHO DE MICROCRUSTÁCEOS PLANCTÔNICOS.....	12
Resumo .....	13
SUMMARY .....	13
Introdução .....	14
Material e Métodos .....	17
Resultados .....	21
Discussão .....	28
Referências Bibliográficas.....	33
Conclusão geral .....	36

## Introdução Geral

A estrutura e função dos ecossistemas têm sido severamente modificadas pela superexploração ambiental devido ao crescimento populacional e às demandas das atividades antrópicas (Smith, Tilman & Nekola 1999; Dias, Simões & Bonecker 2012). Nos ecossistemas aquáticos, a poluição da água, a degradação de habitat e a invasão de espécies constituem as principais ameaças (Dudgeon, D.; Arthington, A. H.; Gessner, M. O.; Kawabata, Z.; Knowler, D. J.; Lévêque 2006). Os usos múltiplos das bacias hidrográficas aumentam a carga de nutrientes no sistema, o que provoca o aumento da produtividade e altera processos ecossistêmicos, como ciclagem da matéria orgânica e fluxo de energia (Tundisi 2008; Dias et al. 2012). Esse processo de eutrofização associado às atividades humanas tem sido denominado eutrofização artificial e se caracteriza pela intensa produção de matéria orgânica, excedendo a capacidade de assimilação do sistema, por meio dos processos de consumo e decomposição (Pinto-Coelho 2007). De maneira oposta à eutrofização, a oligotrofização cultural resulta das reduções antropogênicas dos nutrientes, o que diminui drasticamente a produção do ecossistema (Ney 1996; Stockner, Rydin & Hyenstrand 2000). A redução do estado trófico desencadeia uma série de mudanças na estrutura da rede trófica, incluindo o declínio da produção de peixes (Stockner et al. 2000). Estas distintas condições de trofia interferem nas interações bióticas associadas à abundância e à composição de espécies das comunidades aquáticas (Straile & Geller 1998).

Dentre estas comunidades, destaca-se o zooplâncton, que é formado principalmente por protozoários, rotíferos e microcrustáceos (cladóceros e copépodes). Essa comunidade corresponde à fração heterotrófica do plâncton e exerce importante papel na ciclagem de nutrientes e no fluxo de energia (Esteves 2011). O zooplâncton responde a diversos fatores abióticos e bióticos que modulam as distintas forças reguladoras de sua estrutura, mais especificamente a pressão de predação e a disponibilidade de recursos (Power 1992). A predação por peixes em lagos é de grande importância por afetar significativamente a composição e a biomassa de outros níveis tróficos (Kerfoot, W. C.; SIH 1987). A maioria dos peixes utilizam a visão para a predação, de modo que a localização da presa pode ser altamente influenciada pelo nível de luminosidade e de claridade do ambiente aquático (Pekcan-Hekim 2007). Mediada pelo clima e pelo aporte de nutrientes, a abundância de alimento também tem efeito sobre a estrutura do zooplâncton (Frederiksen et al. 2006), quando a disponibilidade de alimento é reduzida, a competição por recursos se intensifica, acarretando o desaparecimento

Citar apenas até 3 autores; caso tenha mais, et. al)



das espécies menos aptas por exclusão competitiva (Gause 1934). A medida que as condições tróficas dos ecossistemas variam e afetam a produtividade primária, o efeito se propaga para as interações da cascata trófica (regulação bottom-up), enquanto efeitos top-down implicam na regulação através da predação (Carpenter, Kitchell & Hodgson 1985; Frederiksen et al. 2006).

É reconhecido que a carga de nutrientes e a pressão de predação interagem com variáveis sistêmicas, tais quais a biomassa total de zooplâncton e concentração de clorofila *a* (Hansson et al. 2004). Deste modo, entender os mecanismos que regulam os efeitos top-down e bottom-up sobre a estrutura trófica é fundamental para o manejo e recuperação de ambientes impactados pela eutrofização (Carpenter et al. 1985; Dias et al. 2012) e pela oligotrofização (Straile & Geller 1998). Nesse sentido, um dos traços funcionais mais usados nos trabalhos ecológicos é o tamanho do corpo, que é um dos parâmetros mais importantes na determinação das características físicas e ecológicas dos organismos (Peters 1983). Deste modo, além dos atributos ecológicos gerais da comunidade zooplanctônica, a distribuição de tamanho desempenha um importante papel no monitoramento das comunidades (Taylor & Carter 1997). Este parâmetro também pode refletir as habilidades competitivas de todos os organismos dentro de uma população e, deste modo, reflete a questão de seleção de nicho, relações de predação e coexistência de espécies similares (Chase, J. M.; Abrams, P. A.; Grover, J. P.; Diehl 2002; Lampert, W.; Sommer 2007). Padronizar o referenciamento

Para explicar a relação de abundâncias inversas entre herbívoros de pequeno e grande porte, comumente observada no zooplâncton de água doce, Brooks & Dodson (1965) demonstraram a Hipótese da Eficiência de Tamanho (HTE), que desde então tem direcionado muitas pesquisas em ecologia aquática. Esta hipótese propõe que o tamanho do corpo das espécies de zooplâncton dominantes é amplamente determinado pela intensidade de predação por peixe, sendo que estudos empíricos subsequentes apoiaram o efeito da predação tamanho-seletiva sobre a estrutura de tamanho do zooplâncton. A HTE também justifica a dominância de indivíduos de tamanhos maiores na ausência de peixes porque considera que a competição por recurso depende do tamanho, assumindo que a eficiência competitiva está associada ao tamanho maior. Esta hipótese enfatiza a importância das interações entre competição e predação sobre o espectro de tamanho no zooplâncton e, portanto, avaliar suas premissas é fundamental para o entendimento da estrutura e dinâmica de ecossistemas aquáticos. Sobretudo, a distribuição de tamanho do zooplâncton reflete a extensão da partição de recursos, o desequilíbrio competitivo, a pressão de predação por peixe e o potencial de herbivoria no



sistema (Brooks & Dodson 1965; Donald J. Hall, Stephen T. Threlkeld 1976; Stemberger & Miller 2003).

A presente dissertação foi estruturada em um capítulo, contendo um manuscrito científico. Este capítulo avalia as respostas do zooplâncton à diferentes níveis de nutrientes e transparência através de uma abordagem experimental, fornecendo importantes evidências da dinâmica ecológica da assembleia de microcrustáceos face as alterações de fatores físico-químicos específicos, que representam cenários fragilizados pela ação humana. Este estudo consiste em um subprojeto da pesquisa “Padrões temporais de variação da biodiversidade da planície de inundação do Alto rio Paraná: como os processos de sincronia e assincronia entre populações afetam a estabilidade e o funcionamento ecossistêmico”.

Faltou citar daonde é esse projeto (UEM?) e pesquisador responsável.

## Objetivos Gerais

- Investigar as implicações ecológicas da oligotrofização sobre a predação e competição dependentes de tamanho e como estas implicações refletem os serviços ecossistêmicos induzidos por distúrbios antropogênicos;
- Verificar de que maneira a limitação de nutrientes e a elevação da transparência afetam a estrutura da assembleia e a estrutura de tamanho dos organismos zooplancônicos;
- Verificar se as predições da “Hipóteses da Eficiência de Tamanho” sobre as interações de predação e competição são suportadas em cenários oligotróficos.

## Literatura Citada

Brooks J.L. & Dodson S.I. (1965) Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150, 28–35.

Carpenter S.R., Kitchell J.F. & Hodgson J.R. (1985) Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity. *BioScience* 35, 634–639.

Chase, J. M.; Abrams, P. A.; Grover, J. P.; Diehl S. (2002) The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters* 5, 302–315.

Dias J.D., Simões N.R. & Bonecker C.C. (2012) Zooplankton community resilience and aquatic environmental stability on aquaculture practices: a study using net cages. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia* 72, 1–11.

Dudgeon, D; Arthington, A. H.; Gessner, M. O.; Kawabata, Z.; Knowler, D. J.; Lévêque C. (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81, 163–182.

Esteves F.A. (2011) *Fundamentos de Limnologia*, 3rd edn. Editora Interciência, Rio de Janeiro.

Frederiksen M., Edwards M., Richardson A.J., Halliday N.C. & Wanless S. (2006) From plankton to top predators: Bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology* 75, 1259–1268.

Gause G.F. (1934) Experimental analysis of Vito Volterra’s mathematical theory of the struggle for existence. *Science* 79, 16–17.

Hall, Donald J., Threlkeld Stephen T., Burns Carolyn W. and C.P.H. (1976) The Size-Efficiency Hypothesis and the Size Structure of Zooplankton Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7, 177–208.

Hansson L.A., Gyllström M., Ståhl-Delbanco A. & Svensson M. (2004) Responses to fish predation and nutrients by plankton at different levels of taxonomic resolution. *Freshwater Biology* 49, 1538–1550.

- Kerfoot, W. C.; Sih A. (1987) *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press of New England.
- Lampert, W.; Sommer U. (2007) *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*, 2nd edn. Oxford university press.
- Ney J.J. (1996) Oligotrophication and Its Discontents: effects of Reduced Nutrient Loading on Reservoir Fisheries. *American Fisheries Society Symposium* 16, 285–295.
- Pekcan-Hekim Z. et al (2007) Effects of turbidity on feeding and distribution of fish.
- Peters R.H. (1983) *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pinto-Coelho R.M. (2007) *Fundamentos em ecologia*. Artmed, Porto Alegre.
- Power M. (1992) Top-Down and Bottom-Up Forces in Food Webs: Do Plants Have Primacy? *Ecology* 73, 733–746.
- Smith V.H., Tilman G.D. & Nekola J.C. (1999) Eutrophication : Impacts of Excess Nutrient Inputs on Freshwater , Marine , and Terrestrial Ecosystems Eutrophication : impacts of excess nutrient inputs on freshwater , marine , and terrestrial ecosystems. 7491.
- Stemberger R.S. & Miller E.K. (2003) Cladoceran body length and Secchi disk transparency in northeastern U.S. lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60, 1477–1486.
- Stockner J.G., Rydin E. & Hyenstrand P. (2000) Cultural Oligotrophication: Causes and Consequences for Fisheries Resources. *Fisheries* 25, 7–14.
- Straile D. & Geller W. (1998) Crustacean zooplankton in Lake Constance from 1920 to 1995: response to eutrophication and re-oligotrophication. *Archiv für Hydrobiologie, Special Issues: Advances in Limnology* 53, 255–274.
- Taylor W.D. & Carter J.C.H. (1997) Zooplankton size and its relationship to trophic status in deep Ontario lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54, 2691–2699.
- Tundisi J.G.. M.-T.T. (2008) *Limnologia*. Oficina de Textos, São Paulo.

Este capítulo está formatado nas normas da revista *Freshwater Biology*, disponível em:

[http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/\(ISSN\)1365-2427/homepage/ForAuthors.html#tips4](http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1111/(ISSN)1365-2427/homepage/ForAuthors.html#tips4)

**EFEITOS DA OLIGOTROFIZAÇÃO SOBRE A ESTRUTURA DE TAMANHO DE  
MICROCRUSTÁCEOS PLANCTÔNICOS**

## Efeitos da oligotrofização sobre a estrutura de tamanho de microcrustáceos planctônicos

Joyce Ernestina Monteiro Braz<sup>1</sup>, Dr. Nadson Ressayé Simões<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Universidade Federal do Pará, Campus de Altamira [Nome do PPG que esta vinculada](#)

<sup>2</sup> Universidade Federal do Sul da Bahia, Campus de Porto Seguro

### Resumo

1. A fim de contribuir para o entendimento das respostas do zooplâncton à redução da carga de nutrientes (oligotrofização) foi realizado um experimento durante 23 dias, utilizando mesocosmos preenchidos com água do rio Paraná. Inóculos de fitoplâncton e zooplâncton foram coletados nos ambientes da planície de inundação do alto rio Paraná e submetidos a tratamentos combinados de nutrientes e transparência.
2. Foi testado se a limitação de recurso e a transparência afetam a estrutura de tamanho da comunidade através de seus efeitos sobre as interações de competição e predação. De acordo com a Hipótese da Eficiência de Tamanho (HTE), a oligotrofização deve diminuir a estrutura de tamanho das assembleias de microcrustáceos planctônicos.
3. A redução da carga de nutrientes e elevados níveis de transparência reduzem a estrutura de tamanho do zooplâncton através da redução dos grupos mais competitivos e do aumento da pressão de predação, respectivamente.
4. A resposta da estrutura de tamanho à pressão de predação suportou as predições da HTE, enquanto a eficiência competitiva do zooplâncton de grande porte é determinada pela disponibilidade de recurso, o que gerou resultados contrários aos esperados.
5. Concluímos que a oligotrofização interfere nas relações de predação e competição, reduzindo tanto o tamanho quanto a abundância do zooplâncton. Além disso, a redução da carga de nutrientes gera implicações ecológicas diferentes das observadas em ambientes enriquecidos, de modo que as predições das interações bióticas assumidas para ambientes enriquecidos não podem ser integralmente aplicadas a sistemas oligotróficos.

*Palavras-chave:* zooplâncton, mesocosmo, enriquecimento, disponibilidade de alimento, transparência, predação.

### SUMMARY

1. In order to contribute to understanding of plankton responses to reduced nutrient loading (oligotrophication), a experiment was performed during 23 days, using mesocosms filled with the Paraná River water. Inocula of phytoplankton and zooplankton were collected in the environments of the upper Paraná River floodplain and subjected to combinations of nutrients and transparency treatments.

2. We tested whether the limitation of resources and transparency affect the community size structure through its effect on the interaction of competition and predation. According to the Size Efficiency Hypothesis (SEH), the oligotrophication should decrease the size structure of the meetings of planktonic microcrustaceans.
3. The reduction of the nutrient load and high levels of transparency reduce zooplankton size structure by reducing the most competitive groups and increased predation pressure, respectively.
4. The response of the size structure to predation pressure supported the predictions of SEH, while the competitive efficiency of large zooplankton is determined by the availability of resource, generating results contrary to the expected.
5. We conclude that oligotrophication interfere in the relations of predation and competition by reducing both the size and abundance of zooplankton. Moreover, the reduction of the nutrient load generates different ecological implications of the observed on enriched environments, so that the predictions of the biotic interactions assumed for enriched environments can not be fully applied to oligotrophic systems.

Keywords: zooplankton, mesocosm, enrichment, food availability, transparency, predation.

Introdução

Faça uma Introdução mais enxuta; os revisores do artigo pedirão para reduzir.



A eutrofização é um processo de envelhecimento natural dos ecossistemas aquáticos e consiste no enriquecimento gradual de nutrientes, especialmente o fósforo, que induz a proliferação de algas e o aumento da produtividade do sistema (Anderson, Glibert & Burkholder 2002). Entretanto, atividades humanas aceleram este processo devido ao excessivo aporte de nutrientes provenientes dos usos múltiplos das bacias hidrográficas, o que torna a eutrofização a principal perturbação antropogênica que atinge grande parte das águas superficiais (Pinto-Coelho, Bezerra-Neto & Morais-Jr. 2005; Smith & Schindler 2009; Dias, Simões & Bonecker 2012). Este tipo de fertilização das águas afeta o equilíbrio da razão de oferta de N:P, favorecendo espécies de fitoplâncton que são adaptadas a estas condições (Stockner, Rydin & Hyenstrand 2000). As alterações na estrutura da comunidade fitoplanctônica e o aumento excessivo da sua biomassa causam a diminuição da transparência da coluna da água, que constitui a alteração física mais conspícua do ambiente eutrófico (Anderson *et al.* 2002; Hansson *et al.* 2004; John Anderson, N. Jeppesen, Erik; Sondergaard 2005). Estes eventos evoluem uma série de interações entre nutrientes, produtores e consumidores, comprometendo a estrutura e função ecossistêmica (Smith, Tilman & Nekola 1999; Smith & Schindler 2009).

Interferências humanas também podem conduzir à oligotrofização dos corpos de água através de processos que geram o empobrecimento de matéria alóctone que chega ao ambiente

aquático. Os barramentos em série são cenários comuns deste problema, pois com a retenção do fluxo de séston, os nutrientes são progressivamente aprisionados a montante das barragens. O estabelecimento deste fenômeno nos reservatórios em cascata reflete na estrutura das redes tróficas destes ecossistemas, inclusive a sua jusante (Ney 1996; Stockner *et al.* 2000). No Brasil, a criação de reservatórios em cadeia é comum nos rios da região sul e sudeste do país, devido à grande demanda urbana pelos serviços prestados por esses empreendimentos (Agostinho, Angelo ; Thomaz & Gomes 2005). Enquanto pesquisas ecológicas em lagos eutrofizados têm sido amplamente desenvolvidas desde a década de 1960, estudos sobre as respostas ecossistêmicas associadas à redução da carga de nutrientes em ambientes lacustres ainda são incipientes e a maioria se restringe aos efeitos sobre a biomassa e estrutura da comunidade fitoplanctônica (John Anderson, N. Jeppesen, Erik; Sondergaard 2005).

No Alto Rio Paraná, um conjunto de canais, rios, lagoas, ilhas e áreas alagáveis forma um complexo sistema rio-planície de inundação que abriga grande diversidade de espécies, cuja manutenção da biodiversidade regional depende amplamente da elevada heterogeneidade de habitats inerente ao sistema (Agostinho, Thomaz & Gomes 2004; Roberto, Santana & Thomaz 2009). A integridade ecológica deste ecossistema se fragiliza diante das interferências humanas, principalmente com respeito aos efeitos dos reservatórios situados a montante, que afetam o pulso de inundação do rio (Agostinho *et al.* 2004). À medida que a operação de barragens interfere no regime natural de cheias a jusante, a conectividade ecológica se reduz e os habitats se modificam, desestabilizando o funcionamento e estrutura das comunidades aquáticas (Agostinho, Angelo ; Thomaz & Gomes 2005; Leira & Cantonati 2008; Lansac-Tôha *et al.* 2009; Bovo-Scomparin, Train & Rodrigues 2012). Estudos de longa duração revelaram o empobrecimento das águas e a elevação da transparência no Rio Paraná, principalmente após a instalação do reservatório de Porto Primavera, em 1998 (Roberto *et al.* 2009). Estas alterações são atribuídas à retenção e sedimentação do seston ao longo da cadeia de reservatórios, que liberam uma reduzida concentração de fósforo no rio, o que conduz à depleção do fitoplâncton (Bovo-Scomparin *et al.* 2012). Além disso, ciclos de enchente e vazante diluem os nutrientes na planície e agravam a desestabilização da dinâmica de nutrientes neste ambiente (Roberto *et al.* 2009).

A redução da biomassa algal devido a oligotrofização altera a estrutura trófica e modifica a estrutura de tamanho de comunidades intermediárias (zooplâncton) e culminando na redução da produção de peixes (John Anderson, N. Jeppesen, Erik; Sondergaard 2005). O aumento da transparência da água potencializa o efeito da cascata trófica, uma vez que melhora



???? a atividade predadores orientados visualmente e, portanto, aumenta a vulnerabilidade do zooplâncton à predação (Hansson *et al.* 2004; Bramm *et al.* 2009). A predação sobre zooplâncton é um mecanismo importante para definir a estrutura de tamanho da comunidade (Stemberger & Miller 2003; Jeppesen, Jensen & Søndergaard 2004). A estrutura de tamanho da comunidade é um traço ecológico fundamental para a dinâmica de energia na rede trófica (Peters 1983). As implicações ecológicas da predação dependente de tamanho sobre as interações de competição entre o zooplâncton herbívoro foram delineadas e definidas como a “Hipóteses da Eficiência de Tamanho” (Brooks & Dodson 1965). De acordo com esta hipótese, a eficiência da herbivoria do zooplâncton está associada ao seu tamanho, porque o zooplâncton maior apresenta aparato de coleta mais efetivo e pode filtrar algas maiores, exercendo amplo controle sobre a biomassa fitoplânctônica. Sobretudo, o espectro de tamanho do zooplâncton é predito pela pressão da predação por peixe, pois ao selecionarem intensivamente as presas maiores, estes predadores visuais reduzem a estrutura de tamanho do zooplâncton.

A superestimação dos benefícios econômicos gerados pela construção de barragens conduz à ampliação indiscriminada de grandes projetos nas principais bacias hidrográficas do mundo. A omissão quanto aos efeitos gerados sobre a diversidade biológica e ecossistêmica implica em grande perda em serviços ecossistêmicos, sobretudo a pesca (Winemiller *et al.* 2016), de tal forma que a mitigação destes impactos ambientais, requer o desenvolvimento de estudos com abordagens experimentais, focalizados nas respostas ecológicas à progressiva deterioração ambiental, o que inclui a redução da carga de nutrientes (John Anderson, N. Jeppesen, Erik; Søndergaard 2005). A abordagem experimental é de grande utilidade quanto ao teste de hipóteses em estudos ecológicos porque a manipulação das variáveis estruturadoras investigadas evidencia seus efeitos particulares, o que melhora a seleção das possíveis explicações dos padrões ecológicos observados. Experimentos manipulativos asseguram a precisão dos resultados uma vez que propriedades particulares como replicação, randomização e independência melhoram os testes de efeito para os tratamentos estudados (Hurlbert 1984; Carvalho 2009; Ricklefs 2010). Em referencialmente de artigos, não utilize livros-texto.

Com a finalidade de investigar as implicações ecológicas da oligotrofização sobre a predação e competição dependentes de tamanho e como estas implicações refletem os serviços ecossistêmicos induzidos por distúrbios antropogênicos, este trabalho usou uma abordagem experimental para testar as seguintes hipóteses: (i) A oligotrofização implica em menor disponibilidade de recurso para os organismos zooplânctônicos, o que aumenta a competição exploratória (Gause 1934). Isto induz o aumento da estrutura de tamanho porque, segundo a



hipótese da eficiência de tamanho, os competidores de maior porte são mais efetivos e, quando dominantes, suprimem competitivamente os herbívoros menores. Além disso, a oligotrofização produz um efeito combinado de interações ecológicas porque afeta a transparência e, portanto, a segunda hipótese deste trabalho (ii) é que a transparência controla indiretamente a estrutura de tamanho da comunidade zooplânctônica porque aumenta o efeito top-down, fazendo com que o espectro de tamanho da comunidade se desloque para os tamanhos menores (Brooks & Dodson 1965). Por fim (iii), quando os efeitos da competição e da predação são combinados no mesmo cenário, o efeito de predação supera o efeito da competição por recurso, eliminando os herbívoros maiores e liberando nicho para os menores, isto reduz a estrutura de tamanho (Dodson 1974).

## Material e Métodos

### *Delineamento experimental e coleta*

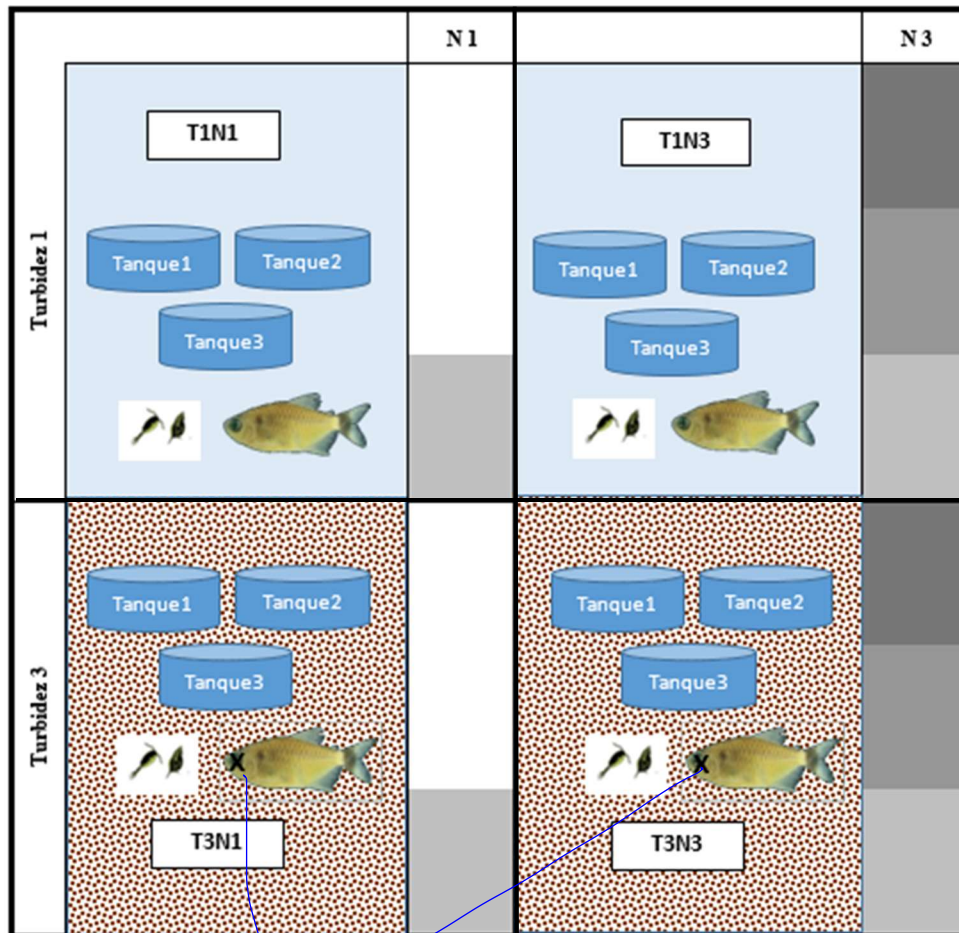
O experimento foi realizado em novembro de 2014, durante 23 dias, na Base Avançada de Pesquisas do Nupelia (Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura), que se localiza na planície de inundação do Alto rio Paraná (22°45' S, 53°15' W), Porto Rico, Paraná, Brasil.

As unidades experimentais consistiram em mesocosmos de polietileno (1,0 m de altura e 1,4 m de diâmetro) com capacidade para 1000 litros de água (Figura 1), que foram abastecidos com água do rio Paraná, caracterizada pelas condições oligotróficas (Roberto *et al.* 2009). A fim de simular a alta diversidade do plâncton de lagoas de planície de inundação, previamente foram realizadas coletas de plâncton em diferentes lagoas associadas ao rio Paraná. Para uma melhor representação da comunidade, o zooplâncton foi amostrado com rede de plâncton de diferentes tamanhos de abertura de malha (45 e 68  $\mu\text{m}$ ). As espécies de zooplâncton foram aclimatadas juntas durante três dias e acondicionadas em um mesocosmo similar aos utilizados como unidades experimentais. Em seguida, os inóculos de espécies de fitoplâncton e zooplâncton foram então adicionados homogeneamente e aleatoriamente a cada mesocosmo para a submissão aos diferentes tratamentos. Em cada mesocosmo também foram adicionados 30 indivíduos da espécie de peixe *Moenkhausia forestii* (Benine, Mariguela & Oliveira 2009), que foi escolhida por apresentar hábito alimentar onívoro e incluir o plâncton em sua dieta. Os exemplares desta espécie foram capturados com rede de arrasto de malha de 0,4 cm próximo as macrófitas aquáticas e aclimatados em mesocosmos por uma semana, antes do experimento.



**Fig. 1** Mesocosmos (Fonte: Laboratório de Zooplâncton do Nupelia)

A partir de dados de campo, obtidos em monitoramento ambiental, foram delineados quatro tratamentos para compor o experimento (Figura 2), sendo que dois tratamentos simularam dois níveis de turbidez inorgânica (T1 = 15 NTU - nível atual; T3 = 35 NTU - nível de referência) e dois tratamentos simularam dois níveis de concentração de nutrientes (N1 =  $100 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  de nitrato e  $5 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  de fosfato - nível atual; N3 =  $360 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  de nitrato e  $18 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$  de fosfato - nível de referência). Considerou-se que os tratamentos de turbidez reduzida potencializam o efeito da predação e que os de turbidez elevada o enfraquecem, enquanto os tratamentos pobres em nutrientes aumentam o efeito da competição por recurso e os tratamentos enriquecidos propiciam a diminuição da competição por recurso. Deste modo, os quatro tratamentos foram combinados a fim de representar diferentes cenários das condições ambientais da planície de inundação, evidenciando seus respectivos efeitos sobre as interações de predação e competição, que regulam a estrutura da assembleia de microscrustáceos planctônicos: o tratamento T1N1 representou a situação oligotrófica e atual do rio Paraná; o tratamento T3N3 simulou a condição mais natural do rio, em função de dados pretéritos; e os tratamentos T1N3 e T3N1 representaram cenários intermediários, com a maximização de um dos fatores.



Sugiro colocar mais explicações na legenda da figura.



Fig.2 Desenho experimental (delineamento 2 x 2, com três réplicas)

Esse "x" nos peixes significa que não havia peixes nesses experimentos? Não encontrei explicação no texto para isso.



Os tratamentos de turbidez foram mantidos pela adição de argila estéril e utilização de bombas submersas para evitar a sedimentação e aerar a água dos mesocosmos. No tratamento T1 não foi adicionada argila e no tratamento T3 foi adicionado 40 g. Esses valores de argila foram obtidos a partir de testes previamente realizados. As diferentes concentrações de nutrientes foram mantidas pela adição a cada três dias de solução composta de nitrato ( $80 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ ) e fosfato ( $4 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ ), a fim de evitar o esgotamento dos nutrientes ao longo do tempo.

A comunidade zooplancônica foi amostrada no início (6/11/2014) e no final (28/11/14) do experimento, totalizando 24 amostragens. Para tanto, foram filtrados 10 litros de água em cada mesocosmo (quantidade suficiente para representar a comunidade, sem causar impacto na densidade do zooplâncton) em rede de plâncton com  $45 \mu\text{m}$  de abertura de malha, e a água filtrada retornou para o mesocosmo, a fim de evitar redução no nível da água. O zooplâncton foi narcotizado por saturação de  $\text{CO}_2$  da amostra (adição de água com gás), antes da fixação com solução de formaldeído (4%) com adição de açúcar e tamponada com carbonato de cálcio. Este procedimento evita a contração dos indivíduos e o desprendimento dos ovos.

A fim de monitoramento, variáveis físicas e químicas foram diariamente mensuradas em cada tratamento: oxigênio dissolvido ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ; oxímetro digital YSI®), temperatura da água ( $^{\circ}\text{C}$ ; termômetro acoplado ao oxímetro), condutividade elétrica ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ; medidor portátil Digimed®), pH (medidor portátil Digimed®), turbidez (NTU; turbidímetro portátil LaMotte®) e Clorofila *a*.

#### *Análises em laboratório*

A identificação das espécies foi realizada com auxílio de bibliografia especializada (Reid 1985; Matsumura-Tundisi 1986; Elmoor-loureiro 1997). A abundância ( $\text{ind}\cdot\text{m}^{-3}$ ) dos indivíduos foi obtida através de subamostragens com pipeta tipo Hensen-Stempel (2,5 mL), sendo contados no mínimo, 50 indivíduos de cada grupo zooplancônico em câmaras de Sedgewick-Rafter modificada, sob microscópio óptico (Bottrell, H. H; Duncan, A.; Gliwicz, Z.; Grygierek, E.; Herzig, A.; Hillbricht-Ilkowska 1976). As amostras que apresentaram um reduzido número de indivíduos foram quantificadas na íntegra.

A estrutura de tamanho da assembleia de microscrustáceos planctônicos foi analisada a partir da riqueza de espécies, densidade de indivíduos, índice de diversidade, índice de equitabilidade (atributos ecológicos agregados da comunidade), bem como através do tamanho corporal médio em cada tratamento e abundância do gradiente de classes de tamanho. Para tanto, foram medidos 30 indivíduos de cada espécie em cada amostra, incluindo as formas jovens de cladóceros (neonata e jovem) e copépodes (náuplios e copepoditos) e os adultos (Bonecker et al., 2011). Para a abordagem por classes de tamanho, os taxa foram agrupados em quatro faixas, de acordo com a média de todas as suas respectivas medidas de comprimento: (1) comprimento médio até 300  $\mu\text{m}$ ; (2) média de tamanho acima de 300 e até 600  $\mu\text{m}$ , (3) média maior que 600  $\mu\text{m}$  e até 1000  $\mu\text{m}$  e (4) maior que 1000  $\mu\text{m}$ . As medições dos cladóceros e copépodes foram realizadas com o auxílio de microscópio ótico (OLYMPUS CX41) em objetiva de 10x com retículo micrometrado. Considerou-se como comprimento corporal o maior eixo corpóreo dos indivíduos, excetuando-se os espinhos.

#### *Análise de dados*

Para verificar o efeito dos tratamentos da turbidez e dos nutrientes sobre as variações dos atributos ecológicos gerais da comunidade foi utilizada a ANOVA fatorial (Análise de Variância). A variável resposta foi a diferença entre antes e depois do experimento para dados de riqueza, abundância, diversidade e equitabilidade. Uma ANOVA fatorial também foi

utilizada para avaliar o efeito dos tratamentos sobre o comprimento corporal médio dos indivíduos ao final do experimento.

Para uma abordagem por classes de tamanho, os indivíduos foram agrupados de acordo com seu tamanho e a partir das densidades correspondentes a cada classe de tamanho foram calculadas as abundâncias relativas em cada tratamento. As alterações nas proporções entre antes e depois do experimento foram avaliadas com teste  $X^2$  para cada tratamento. A fim de verificar o efeito dos tratamentos sobre as diferentes classes de tamanho, cada conjunto de dados correspondente às densidades das categorias de tamanho, separadamente, foram analisados através da ANOVA, em que a variável resposta foi a diferença entre o antes e depois do experimento.

Para efetuar as análises foi utilizado o programa estatístico R (R Development Core Team, 2014), através do pacote estatístico *BiodiversityR* (Kindt, R.; Coe 2005). A quantidade de réplicas contribuiu para a limitação do efeito dos tratamentos, portanto o nível de significância adotado nos testes foi  $p < 0.1$ .

## Resultados

### *Físico-química*

A temperatura média foi mais elevada dos tratamentos de alta turbidez, que apresentaram uma flutuação de 25.33 a 32.2°C, enquanto nos tratamentos com baixa turbidez a temperatura variou entre 22.28 e 31.64°C (Tabela 1). As concentrações de oxigênio dissolvido variaram entre 6.96 mg L<sup>-1</sup> em T1N1 e 8.12 mg L<sup>-1</sup> em T3N3 e o pH da água indicou condições de alcalinidade, visto que sua média variou de 8.46 a 9.10. O ORP aumentou em relação aos tratamentos com menores níveis de turbidez e de fertilização. As concentrações de clorofila a foram diferentes entre os tratamentos de nutrientes (ANOVA fatorial,  $F = 29.579$ ,  $p < 0.001$ ) e de turbidez (ANOVA fatorial,  $F = 6.361$ ,  $p = 0.036$ ). O tratamento T1N3 apresentou a maior concentração média (61.25 µg/L), seguido de T3N3 (48.42 µg/L). Em T1N1 a média de clorofila foi 30.87 µg/L e em T3N1 apresentou a menor concentração (13.35 µg/L).

Não use pontos entre os números; em português, usa-se vírgula entre eles. Apenas quando você passar o artigo para o inglês que você deve usar ponto.



Coloque essa tabela em página formatada como retrato, assim os desvios-padrão não ficam na linha de baixo.

**Tabela 1** Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) da temperatura da água, pH, potencial de oxi-redução, condutividades, oxigênio dissolvido (OD), sólidos totais dissolvidos e clorofila *a* medidos nos diferentes tratamentos durante o período de estudo.

Tratamento	Temp. (°C)	pH	ORP (mV)	Condutiv. (mS/cm)	OD (mg/L)	TDS (g/L)	Clorofila ( $\mu$ g/L)
T1N1	25.30 $\pm$ 1.99	8.46 $\pm$ 0.48	297.82 $\pm$ 28.75	0.06 $\pm$ 0.00	6.96 $\pm$ 0.82	0.04 $\pm$ 0.00	30.87 $\pm$ 10.59
T1N3	25.23 $\pm$ 1.84	8.80 $\pm$ 0.49	282.11 $\pm$ 31.81	0.06 $\pm$ 0.00	7.15 $\pm$ 0.93	0.04 $\pm$ 0.00	61.25 $\pm$ 14.55
T3N1	29.31 $\pm$ 1.76	8.95 $\pm$ 0.41	274.70 $\pm$ 22.75	0.06 $\pm$ 0.00	7.69 $\pm$ 0.93	0.04 $\pm$ 0.00	13.35 $\pm$ 2.78
T3N3	29.24 $\pm$ 1.76	9.10 $\pm$ 0.55	264.01 $\pm$ 29.18	0.06 $\pm$ 0.00	8.12 $\pm$ 1.05	0.04 $\pm$ 0.00	48.42 $\pm$ 10.15

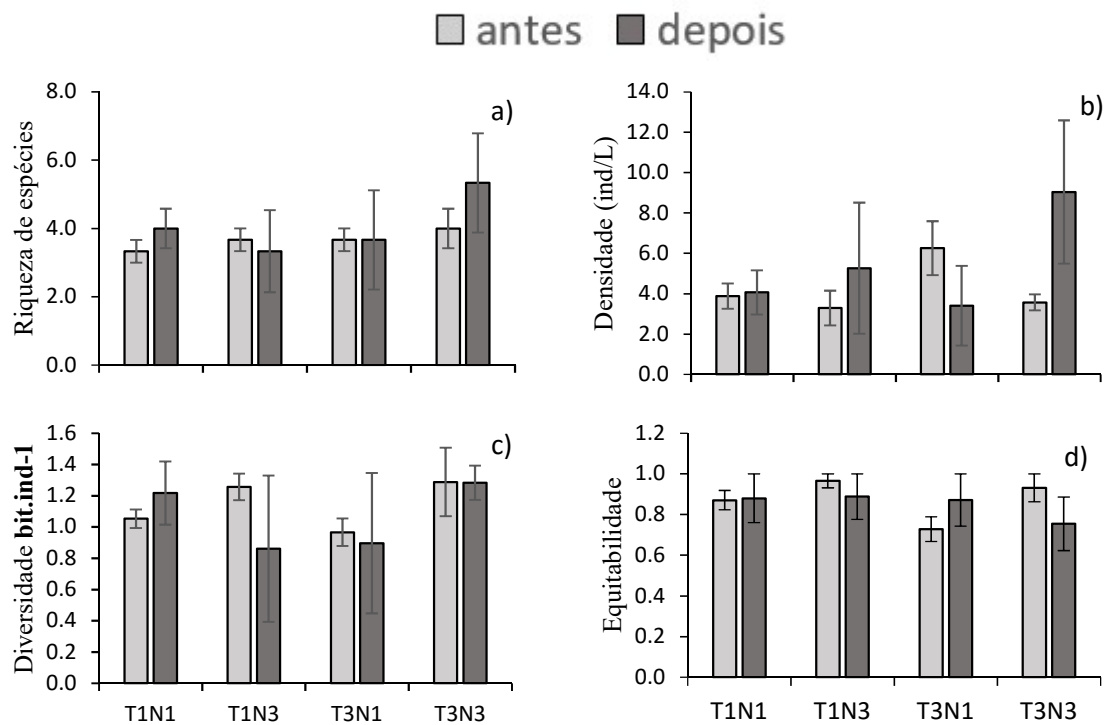
Assim como OD teve a explicação da sigla, ORP e TDS também devem ter.

### *Estrutura da assembleia de crustáceos planctônicos*

A assembleia de microcrustáceos esteve representada pelo total de 21 espécies, das quais 14 espécies corresponderam ao grupo dos copépodes (Apêndice 1). A maior variação de riqueza de espécies ocorreu no tratamento T3N3 (Figura 3), cuja média aumentou de 4 para 5.33, seguido de T1N1, que aumentou de 3.33 para 4. No tratamento T1N3 a riqueza de espécies diminuiu de 3.66 para 3.33, enquanto o tratamento T3N1 apresentou a mesma média no início e final do experimento. A densidade média aumentou ao final do experimento, exceto em T3N1 (Figura 3). No tratamento T3N3 a densidade média variou de 3.57 ind·L<sup>-1</sup> a 9.04 ind·L<sup>-1</sup>, em T1N3 a variação foi de 3.29 a 5.27 ind·L<sup>-1</sup> e em T1N1 houve uma estreita variação média de 3.88 a 4.07 ind·L<sup>-1</sup>. No tratamento T3N1 a densidade média diminuiu de 6.26 para 3.41 ind/L. Estas variações de densidade constituíram resposta marginalmente significativa em relação ao nível de nutrientes (ANOVA fatorial, F = 3.864, p = 0.085).

Padronizar

As maiores variações de diversidade foram encontradas em T1N3 e T1N1, enquanto a equitabilidade flutuou principalmente em T3N3 e T3N1 (Figura 3). No tratamento T1N3 a diversidade diminuiu de 1.26 para 0.86 bit.ind<sup>-1</sup>, enquanto a densidade aumentou e tanto equitabilidade quanto riqueza diminuíram. Em T1N1 a diversidade acompanhou o aumento da riqueza, variando de 1.05 a 1.22 bit.ind<sup>-1</sup>, enquanto a equitabilidade, assim como a densidade, se manteve semelhante. No tratamento T3N3, apesar de ter havido aumento de densidade e riqueza, a equitabilidade diminuiu de 0.93 para 0.75, enquanto a diversidade não variou nitidamente ao longo do experimento. No tratamento T3N1 a equitabilidade aumentou de 0.73 para 0.87, em oposição à diminuição da densidade e da diversidade, esta última variou de 0.97 a 0.90.

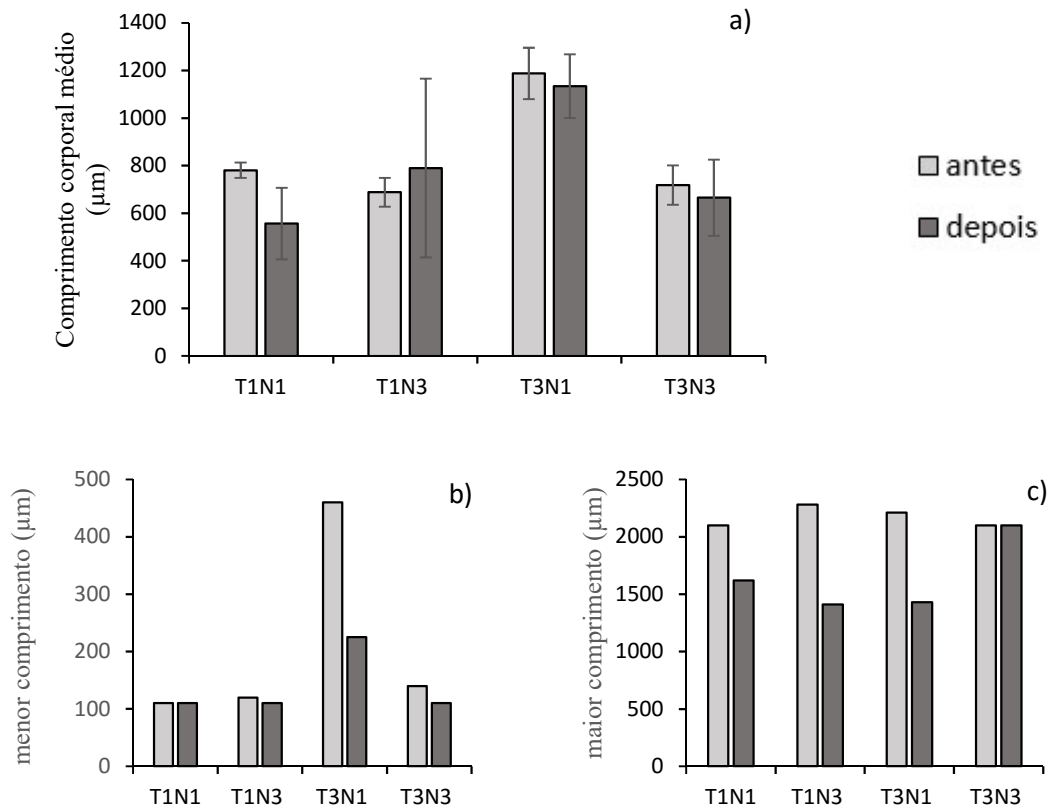


**Fig. 3** Médias ( $\pm$  Erro Padrão) dos atributos ecológicos estudados para os indivíduos adultos presentes antes e após o experimento em cada tratamento de nutrientes e turbidez: riqueza de espécies (A), densidade (B), diversidade (C) e equitabilidade (D) de Shannon. Note que as escalas do eixo Y são diferentes em cada gráfico.

### *Estrutura de tamanho*

O comprimento corporal médio da assembleia de microcrustáceos diferiu entre os tratamentos (Figura 4), evidenciando o efeito de interação dos fatores nutrientes e turbidez sobre a estrutura de tamanho estabelecida após o experimento (ANOVA fatorial,  $F = 7.142$ ,  $p = 0.028$ ). Os indivíduos submetidos ao tratamento T1N1 apresentaram redução de tamanho, com uma diminuição de  $224.26 \mu\text{m}$  no comprimento corporal médio ao final do experimento. Em T3N1 e T3N3 o tamanho médio diminuiu aproximadamente  $53 \mu\text{m}$  em ambos tratamentos no final do experimento. Por outro lado, em T1N3 o comprimento corporal médio aumentou em  $102.18 \mu\text{m}$  ao final do experimento. O menor e o maior tamanho registrados em cada tratamento variaram durante o experimento. Em T3N1 tanto o menor quanto o maior tamanho diminuíram ao final do experimento, sendo que o menor tamanho variou de  $460 \mu\text{m}$  para  $225 \mu\text{m}$  e o maior tamanho variou de  $2210 \mu\text{m}$  para  $1430 \mu\text{m}$ . Em T1N3 e T1N1 o maior tamanho presente diminuiu ao final do experimento, com uma flutuação de  $2280 \mu\text{m}$  para  $1410 \mu\text{m}$  em T1N3 e de  $2100 \mu\text{m}$  para  $1620 \mu\text{m}$  em T1N1. Em T3N3 o menor tamanho registrado diminuiu de  $140 \mu\text{m}$  para  $110 \mu\text{m}$  no final do experimento.



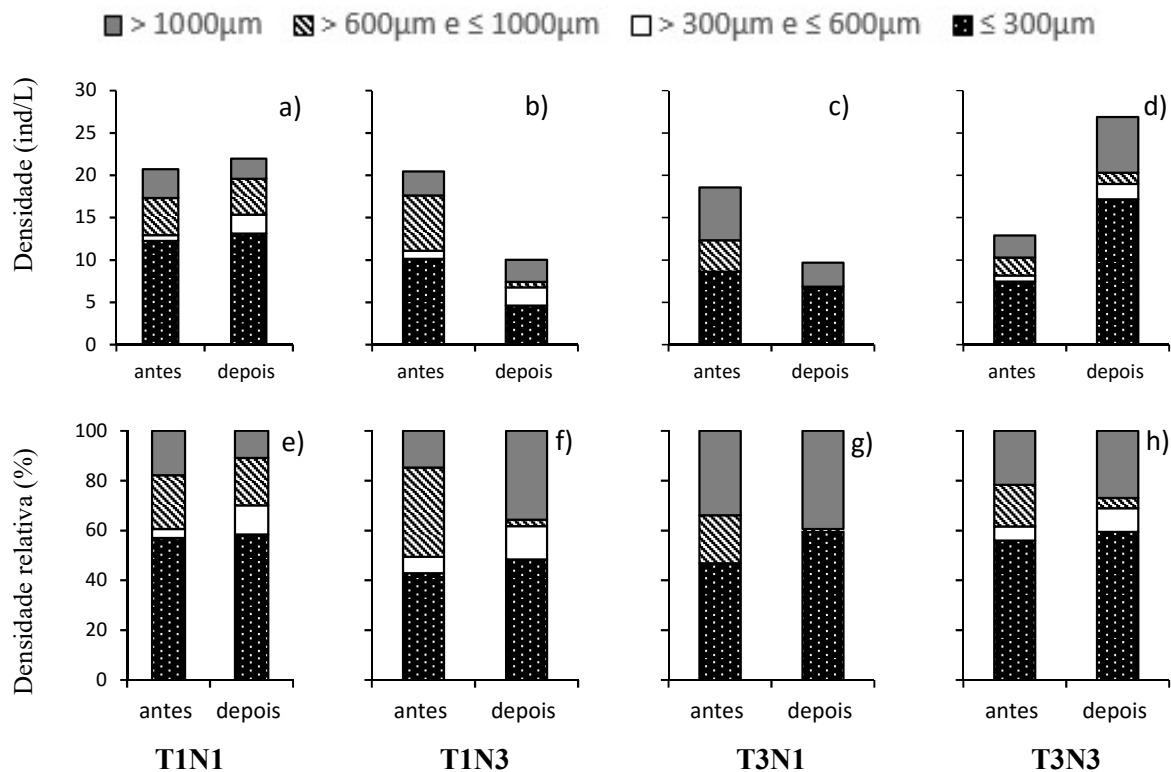


**Fig. 4** Comprimento corporal médio ( $\pm$  Desvio Padrão) e extremos das medidas de tamanho presentes em cada tratamento (náuplios e copepoditos incluídos). Note que as escalas do eixo Y são diferentes em cada gráfico.

As densidades relativas das classes de tamanho diferiram entre antes e depois do experimento nos tratamentos T1N3 ( $X^2 = 41.407$ ,  $df = 3$ ,  $p < 0.001$ ), T3N1 ( $X^2 = 18.305$ ,  $df = 3$ ,  $p < 0.001$ ) e T3N3 ( $X^2 = 9.0102$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.029$ ) (Figura 4 f, g, h). Em T1N3 os indivíduos de tamanho superior a 1000  $\mu\text{m}$  aumentaram em importância (+20.93 %), enquanto a proporção da faixa de tamanho entre 600 e 1000  $\mu\text{m}$  diminuiu (-33.31 %). Para os tamanhos até 300  $\mu\text{m}$  e entre 300 e 600  $\mu\text{m}$  o percentual aumentou (+5.53% e +6.86%, respectivamente). No tratamento T3N1 as densidades relativas das faixas de tamanho até 300  $\mu\text{m}$ , superior a 1000  $\mu\text{m}$ , e entre 300 e 600  $\mu\text{m}$  aumentaram (+12.80 %, +5.48 %, +0.47 %, respectivamente), enquanto a de indivíduos entre 600 e 1000  $\mu\text{m}$  diminuíram (-18.74 %). Em T3N3 o percentual de indivíduos entre 600 e 1000  $\mu\text{m}$  diminuiu (-12.68 %), enquanto aqueles maiores que 1000  $\mu\text{m}$ , entre 300 e 600  $\mu\text{m}$  e até 300  $\mu\text{m}$  aumentaram (+5.25 %, +3.90 %, +3.53 %, respectivamente). O tratamento T1N1 revelou resposta somente ao nível de significância de 10% ( $X^2 = 6.621$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.085$ ). Neste tratamento as categorias de tamanho maior que 1000  $\mu\text{m}$  e de 600 a 1000  $\mu\text{m}$  diminuíram (-6.91 % e -2.69 %, respectivamente), enquanto as faixas de tamanho entre 300 e 600  $\mu\text{m}$  e até 300  $\mu\text{m}$  aumentaram (+8.22 % e 1.38 %, respectivamente).



O comportamento da densidade média geral, que inclui náuplios e copepoditos (Figura 5) foi semelhante ao observado para a densidade média dos indivíduos adultos (Figura 3 a, b, c, d) em T1N1, T3N3 e T3N1. Entretanto, para tratamento T1N3 ocorreu o oposto, de modo que para os indivíduos adultos houve aumento de densidade ao final do experimento e para a assembleia total ocorreu diminuição. Em relação às classes de tamanho, as densidades observadas em T1N1 e em T3N3 configuraram resposta correspondente às suas respectivas densidades relativas, enquanto em T1N3 e em T3N1, esta relação não foi a mesma, visto que a faixa maior que 1000  $\mu\text{m}$  e a faixa menor que 300  $\mu\text{m}$  aumentaram em densidade relativa, mas diminuíram em densidade absoluta durante o experimento.



**Fig. 5** Densidade média (ind/L) e contribuição em percentual da densidade correspondente a cada faixa de tamanho presentes nos tratamentos no início e no final do experimento (náuplios e copepoditos adicionados).

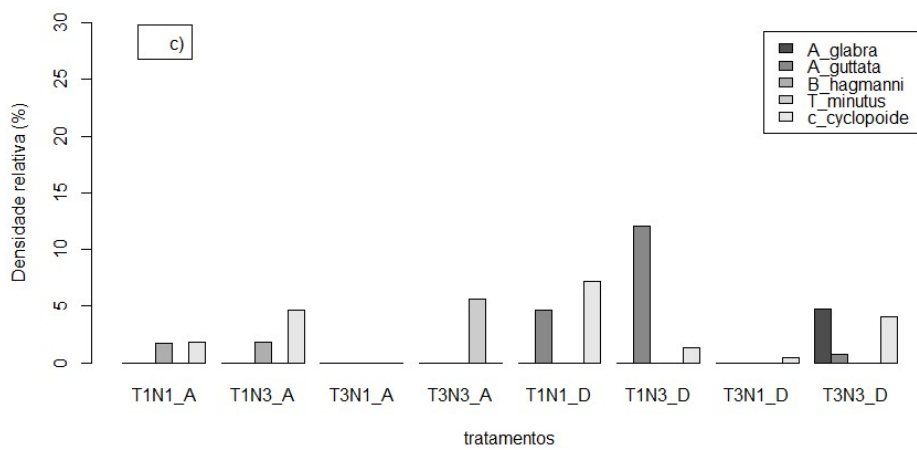
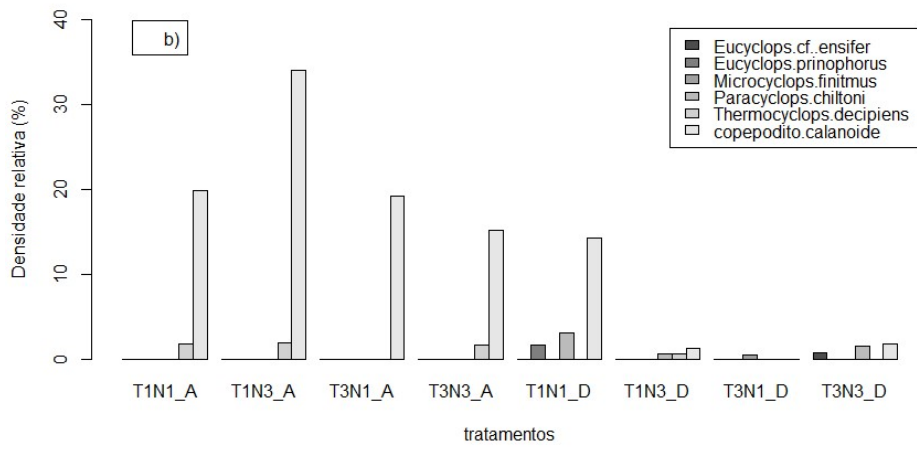
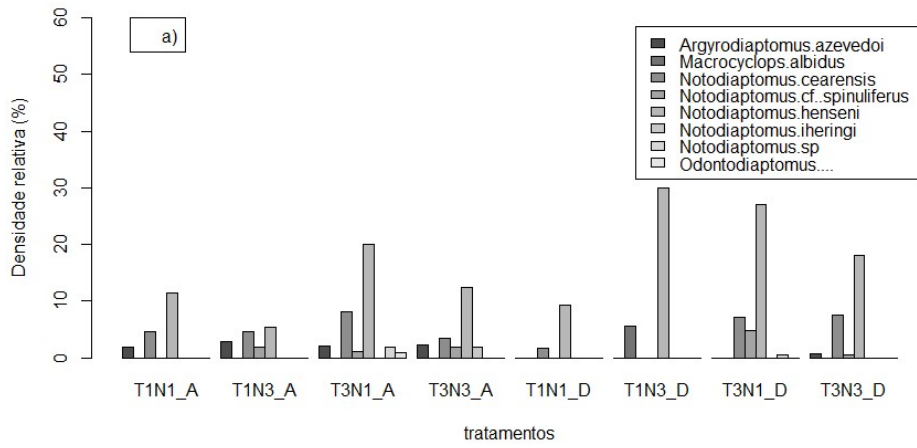
Em relação à classe de tamanho superior a 1000  $\mu\text{m}$  (Figura 6), houve efeito marginalmente significativo dos tratamentos de nutrientes sobre a densidade de organismos contida nesta faixa de tamanho (ANOVA fatorial,  $F = 5.270$  e  $p = 0.051$ ). Dentre as espécies, *Notodiaptomus henseni* foi importante, principalmente no tratamento T1N3, em que aumentou de 5.31 para 30.07 % no final do experimento. Este mesmo tratamento também foi favorável para *Macrocyclops albidus*. Por outro lado, *Notodiaptomus cearenses* e *Notodiaptomus cf. spinuliferus* aumentaram em proporção somente nos tratamentos T3N3 e T3N1,

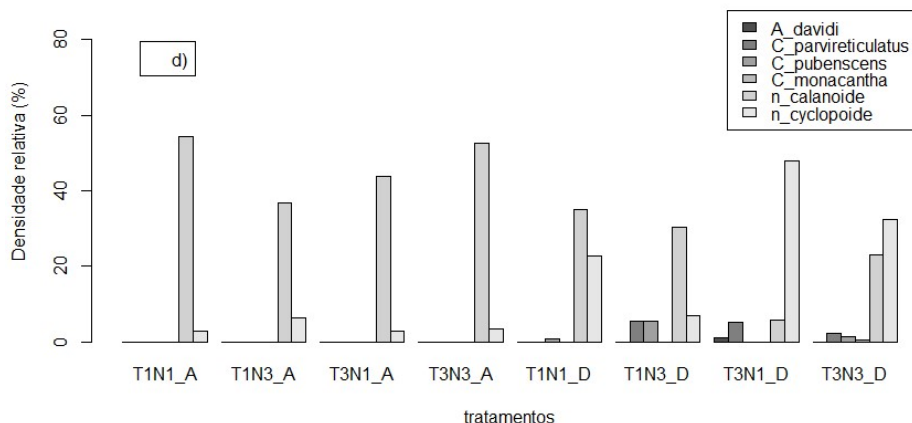
respectivamente. A espécie *Argyrodiaptomus azevedoi* esteve pouco abundante, com o percentual máximo de 2.84 %, registrado em T1N3 no início do experimento. Ao final do experimento esta permaneceu apenas em T3N3, perfazendo somente 0.76 % da densidade neste tratamento.

Em resposta aos tratamentos, as médias de densidade da faixa de tamanho maior que 600  $\mu\text{m}$  e menor ou igual a 1000  $\mu\text{m}$  diferiram ao longo do experimento (ANOVA fatorial,  $F = 7.101$  e  $p = 0.029$ ), mostrando o efeito de interação entre os fatores nutrientes e turbidez (Figura 6). Este efeito ocorreu profundamente sobre a densidade relativa dos copepoditos calanoides, especialmente em T1N3 e T3N1, onde houve uma variação de 34.07 a 1.31 % e de 19.21 % a 0, respectivamente. *Thermocyclops decipiens* também diminuiu em proporção. Por outro lado, espécies como *Paracyclops chiltoni*, *Eucyclops prinophorus*, *Eucyclops cf. ensifer* e *Microcyclops finitmus* se estabeleceram melhor ao final do experimento.

A distribuição das densidades relativas para o tamanho entre 300 e 600  $\mu\text{m}$  mostrou que *Alona guttata* e copepoditos cyclopoides foram os taxa mais representativos ao final do experimento. A maior variação para *Alona guttata* ocorreu em T1N3 (0 a 12.09 %), enquanto os copepoditos cyclopoides variaram de 1.81 a 7.14 % em T1N1 e de 0 a 4.04 % em T3N3. Neste último tratamento, *Alona glabra* foi a espécie mais representativa (4.76 %) no final do experimento, enquanto *Thermocyclops minutus* desapareceu. Do mesmo modo, *Bosmina hagemanni* foi excluída em T1N1 e T1N3.

Na faixa de tamanho menor que 300  $\mu\text{m}$  os náuplios calanoides constituíram o taxa com maior densidade relativa antes do experimento e os náuplios cyclopoides foram os taxa mais importantes no final do experimento. As maiores reduções de náuplios calanoides ocorreram em T3N1 (-38.30 %), seguido de T3N3 (-29.54 %). Nestes mesmos tratamentos ocorreram os principais aumentos da proporção de náuplios cyclopoides (44.93 % em T3N1 e 29.03 % em T3N3). Ao final do experimento o percentual de cladóceros da família Chydoridae como as espécies *C. parvireticulatus*, *C. pubescens*, *A. davidi* e *C. monacantha* também aumentou.





**Fig. 6** - Densidade relativa (%) por taxa e faixa de tamanho antes e depois do experimento: a)  $>1000 \mu\text{m}$ ; b)  $>600 \text{ e } \leq 1000 \mu\text{m}$ ; c)  $>300 \text{ e } \leq 600 \mu\text{m}$ ; d)  $\leq 300 \mu\text{m}$ . Note que as escalas do eixo Y são diferentes em cada gráfico.

## Discussão

Evite citar figuras na discussão; elas já foram descritas nos Resultados.

Nossos resultados mostraram o efeito da oligotrofização sobre a abundância do zooplâncton através de uma relação negativa entre a limitação de nutrientes e a abundância de indivíduos, bem como de um efeito positivo do enriquecimento (Fig. 2b). Esta resposta está relacionada com as interações de competição (Gause 1934), pois a redução da disponibilidade de recurso limita a proliferação das espécies menos aptas da comunidade via exclusão competitiva (T1N1 e T3N1). Por outro lado, a elevada concentração de nutrientes aumenta a densidade (Pinto-Coelho *et al.* 2005), porque reduz a competição exploratória (T1N3 e T3N3). A grande abundância de indivíduos observada em T3N3 ao final do experimento provavelmente está relacionada com um cenário de menor predação e maior concentração de recursos e, apesar de não ter sido encontrado efeito da predação sobre abundância, a atenuação do controle top-down no tratamento T3N3 potencializou o efeito da disponibilidade de recurso. O aumento da abundância do zooplâncton em resposta à diminuição da predação no tratamento T3N3 corrobora com os resultados de estudos de longa duração em diversos lagos temperados, em que a razão de biomassa zooplâncton : fitoplâncton aumentou após o declínio da abundância de peixes durante o inverno (Jeppesen *et al.* 2004). As variações multianuais nas assembleias do zooplâncton em um lago subtropical também revelaram o aumento da abundância da comunidade zooplânctônica após um programa de biomanipulação para a retirada do peixe planctívoro dominante (Hambright 2008).

Alternativamente, alguns estudos revelaram que a densidade do zooplâncton pode aumentar com a intensificação da pressão de predação por peixe, atribuindo este padrão à mitigação da exclusão competitiva através do controle das populações dominantes via predação (Hobaek, Manca & Andersen 2002) e por meio da ciclagem de nutrientes (Attayde & Hansson 2001; Dias *et al.* 2012). Esta relação está de acordo com o aumento de abundância observado em T1N3, que representa um ambiente parcialmente oligotrófico diante da elevada transparência, entretanto a resposta da comunidade pode se inverter quando a intensidade de predação extrapola o limite ótimo e conduz à redução da abundância do zooplâncton (Hobaek *et al.* 2002). O aumento da densidade em T1N3 também se justifica porque a grande disponibilidade de alimento pode compensar a pressão de predação, porque está associada à produção de ovos e ao processo de ontogênese, sendo assim um fator preponderante no recrutamento de novos indivíduos (Bramm *et al.* 2009; Sommer *et al.* 2012). Na mesma perspectiva, a redução de densidade no tratamento T3N1 está de acordo com a limitação de nutrientes e em oposição ao menor risco de predação, representando uma clara evidência de que a limitação de recurso determina a abundância do zooplâncton (Sommer *et al.* 2012).

Moduladas pelos níveis de transparência e de disponibilidade de recurso, as interações entre predação e competição afetaram o tamanho do zooplâncton, especialmente no tratamento T1N1, onde as condições oligotróficas provocaram a diminuição do tamanho corporal médio. O aumento da transparência melhora o alcance visual dos peixes (Bramm *et al.* 2009), cuja predação é seletiva e baseada no tamanho de suas presas (Brooks & Dodson 1965; Hall, Donald J., Threlkeld Stephen T., Burns Carolyn W. 1976). Em lagoas com grande abundância de peixes a predação seletiva conduz a uma estrutura de tamanho menor porque indivíduos adultos de grande porte são predados ativamente, principalmente em seu estágio de maturidade sexual e, conseqüentemente, o recrutamento de novos indivíduos de tamanho grande é prejudicado (Drenner *et al.* 2009). A relação entre predação tamanho-seletiva e a diminuição do espectro de tamanho do zooplâncton é bem conhecida (Hansson *et al.* 2004; Jeppesen *et al.* 2004; Pinto-Coelho *et al.* 2005; Hambright 2008) e mudanças na carga de nutrientes modificam a estrutura trófica da comunidade (Jeppesen *et al.* 2000). Apesar do tratamento T3N3 conferir menor risco de predação, a variação de tamanho mostrou que a disponibilidade de recurso foi suficiente para atenuar da competição, liberando nicho para o estabelecimento de indivíduos menores, o que indica uma relação entre diminuição da competição por recurso e diminuição da estrutura de tamanho. Alternativamente, a turbidez não parece conferir um mecanismo de fuga à predação suficiente para induzir o aumento da estrutura de tamanho devido à natureza abiótica das

partículas em suspensão (argila), que pode ter criado um ambiente desfavorável para o zooplâncton (Simões, Ribeiro & Sonoda 2011), prejudicando os filtradores mais eficientes e exercendo uma pressão negativa no tamanho do zooplâncton.

Por outro lado, os tratamentos com baixa disponibilidade de recurso (T1N1 e T3N1) não demonstraram evidência de exclusão competitiva porque o tamanho médio diminuiu ao final do experimento. Além disso, a disponibilidade de recurso observada em T1N3 favoreceu principalmente os indivíduos maiores, que mesmo sujeitos a predação, contribuíram para o aumento do tamanho médio ao final do experimento. Diante do cenário de refúgio e competição no tratamento T3N1, era esperado que a competição exploratória fosse mais severa, aumentando a estrutura de tamanho. Entretanto, a pouca disponibilidade de recurso pode controlar interações de competição e melhorar diversidade de tamanho na comunidade porque a escassez de alimento pode conter as populações dominantes de grandes herbívoros em abundância suficientemente moderadas para evitar a supressão competitiva dos crustáceos menores (Hall, Donald J., Threlkeld Stephen T., Burns Carolyn W. 1976; Quintana *et al.* 2015), cujos estágios juvenis são mais resistentes a escassez de alimento devido as maiores taxas de crescimento (Straile & Geller 1998). Devido à pressão de predação e à ampla disponibilidade de recurso em T1N3, era esperado que a competição exploratória diminuísse, fazendo com que o espectro de tamanho se deslocasse para indivíduos menores. Por outro lado, a melhoria da qualidade e disponibilidade de alimento está associada ao recrutamento de novos indivíduos (Drenner *et al.* 2009; Costa-Bonecker, Azevedo & Simões 2011; Sommer *et al.* 2012) e a intensa reprodução de grandes crustáceos permite que estes indivíduos explorem e alterem a base de recurso em uma extensão maior, potencializando o efeito da competição sobre os crustáceos menores (Vanni 1986; Straile & Geller 1998).

As variações na estrutura de tamanho revelaram que a transparência e a carga de nutrientes estruturam as relações de competição e predação de forma conjunta, de forma que a variação de um dos fatores pode modificar a resposta do tamanho ao fator combinado. Este efeito de interação entre os fatores foi evidente entre os tratamentos T1N1 e T1N3, que indicaram que a pressão de predação em condição de transparência diminui o tamanho, mas quando a concentração de nutrientes é alta a disponibilidade de recurso compensa a perda de indivíduos grandes via predação seletiva e a estrutura de tamanho aumenta. Estudos experimentais também revelaram que a exposição do zooplâncton a luz habilita os indivíduos a superar o efeito da predação através da disponibilidade de alimento superior em comparação

Faça  
duas  
frases  
aqui.



com ambientes túrbidos, uma vez que o regime de luz afeta quantitativamente e qualitativamente o fitoplâncton (Bramm *et al.* 2009).

A estrutura de tamanho maior geralmente está associada a uma elevada pressão de herbivoria (Costa-Bonecker *et al.* 2011). Porém a abundância do zooplâncton e o comprimento corporal médio podem divergir em suas respostas a predação, uma vez que a razão zooplâncton : fitoplâncton pode diminuir simultaneamente ao aumento do tamanho corporal médio. Neste caso a estrutura de tamanho maior não explica o aumento da clorofila *a*, que resulta da diminuição biomassa de zooplâncton (Wang *et al.* 2007). Em conformidade com estes resultados, no tratamento T1N3 a predação parece ter efeito sobre a abundância total, incluindo náuplios e copepoditos (Fig. 4b), mas não exerceu pressão sobre o tamanho médio (Fig. 3a). Assim, houve redução da abundância total, enquanto a proporção de representantes de tamanho grande aumentou (Fig.4f), contribuindo para o aumento do tamanho médio ao final do experimento.

O aumento do espectro de tamanho em resposta ao enriquecimento de nutrientes, concomitantemente à diminuição da biomassa do zooplâncton indicam elevada pressão de predação, mas redução da pressão de herbivoria. A diminuição da razão zooplâncton: fitoplâncton em oposição ao aumento tamanho médio tem sido atribuída à habilidade de evasão à predação de algumas espécies chave (Fig. 4f) (Wang *et al.* 2007). Adicionalmente, a justificativa para o relacionamento positivo do tamanho médio do zooplâncton com a produção de peixe assume que a predação diminui o impacto dos grandes herbívoros nas relações de competição, o que atenua a competição exploratória e a depleção do recurso, liberando o nicho para categorias de tamanho intermediárias (Fig. 4f), de modo que a predação por peixe pode ter um efeito negativo sobre a abundância, mas uma efeito positivo sobre a estrutura de tamanho do zooplâncton (Zhang *et al.* 2013).

A HTE (Hipótese da Eficiência de Tamanho) não se aplica integralmente às condições oligotróficas, pois as predições de competição da HTE não foram suportadas para níveis baixos de nutrientes, nem em T1N3 (devido a fator de interação dos nutrientes na resposta esperada para a competição e predação). Esta hipótese só pode ser confirmada em T3N3, que representa um ambiente eutrofizado. As predições para os efeitos da predação também não foram suportadas por todos os tratamentos devido ao efeito de interação dos fatores. Por fim, nossas hipóteses foram parcialmente confirmadas: a primeira hipótese foi suportada somente para os dados agregados de estrutura de comunidade, uma vez que o aumento da competição causou a redução da densidade de indivíduos adultos, mas também reduziu a estrutura de tamanho; a segunda

hipótese foi confirmada porque o aumento da pressão de predação diminuiu a estrutura de tamanho; e a terceira hipótese foi parcialmente confirmada, pois em cenários oligotróficos os efeitos da predação e da competição sobre o tamanho não são inversos, mas se somam ao favorecer indivíduos menores, reduzindo a distribuição de tamanho das assembleias de microscrustáceos planctônicos.





- Agostinho, Angelo ; Thomaz S.; & Gomes L. (2005) Conservação da biodiversidade em águas continentais do Brasil. *Algae* **1**, 70–78.
- Agostinho a. a., Thomaz S.M. & Gomes L.C. (2004) Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecology & Hydrobiology* **4**, 255–256.
- Anderson D.M., Glibert P.M. & Burkholder J.M. (2002) Harmful algal blooms and eutrophication: Nutrient sources, composition, and consequences. *Estuaries* **25**, 704–726.
- Attayde J.L. & Hansson L.-A. (2001) The relative importance of fish predation and excretion effects on planktonic communities. *Limnology and Oceanography* **46**, 1001–1012.
- Benine R.C., Mariguela T.C. & Oliveira C. (2009) New species of Moenkhausia Eigenmann, 1903 (Characiformes: Characidae) with comments on the Moenkhausia oligolepis species complex. *Neotropical Ichthyology* **7**, 161–168.
- Bottrell, H. H; Duncan, A.; Gliwicz, Z.; Grygierek, E.; Herzig, A.; Hillbricht-Ilkowska A. (1976) Review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology* **24**, 419–456.
- Bovo-Scomparin V.M., Train S. & Rodrigues L.C. (2012) Influence of reservoirs on phytoplankton dispersion and functional traits: A case study in the Upper Paraná River, Brazil. *Hydrobiologia* **702**, 115–127.
- Bramm M.E., Lassen M.K., Liboriussen L., Richardson K., Ventura M. & Jeppesen E. (2009) The role of light for fish-zooplankton-phytoplankton interactions during winter in shallow lakes - A climate change perspective. *Freshwater Biology* **54**, 1093–1109.
- Brooks J.L. & Dodson S.I. (1965) Predation, body size, and composition of plankton. *Science* **150**, 28–35.
- Carvalho P. (2009) A biodiversidade e seus efeitos sobre o funcionamento e a estabilidade dos ecossistemas. In: *Contribuições da história da ciência e das teorias ecológicas para a Limnologia*. (Ed. E.F. Lansac-Tôha F. A.; Benedito, E.; Oliveira), pp. 347–360. Eduem, Maringá.
- Costa-Bonecker C., Azevedo F. De & Simões N.R. (2011) Zooplankton body-size structure and biomass in tropical floodplain lakes: relationship with planktivorous fishes. *Acta Limnologica Brasiliensia* **23**, 217–228.
- Dias J.D., Simões N.R. & Bonecker C.C. (2012) Zooplankton community resilience and aquatic environmental stability on aquaculture practices: a study using net cages. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia* **72**, 1–11.
- Dodson S.I. (1974) Zooplankton Competition and Predation : An Experimental Test of the Size-Efficiency Hypothesis. *Ecological Society of America* **55**, 605–613.
- Drenner S.M., Dodson S.I., Drenner R.W. & Pinder J.E. (2009) Crustacean zooplankton community structure in temporary and permanent grassland ponds. *Hydrobiologia* **632**, 225–233.
- Elmoor-loureiro M.A.L. (1997) *Manual de Identificação de cladóceros límnicos do Brasil*. Universa.
- Gause G.F. (1934) Experimental analysis of Vito Volterra's mathematical theory of the struggle for existence. *Science* **79**, 16–17.
- Hall, Donald J., Threlkeld Stephen T., Burns Carolyn W. and C.P.H. (1976) The Size-Efficiency Hypothesis and the Size Structure of Zooplankton Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **7**, 177–208.
- Hambright K.D. (2008) Long-term zooplankton body size and species changes in a

- subtropical lake: implications for lake management. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* **173**, 1–13.
- Hansson L.A., Gyllström M., Ståhl-Delbanco A. & Svensson M. (2004) Responses to fish predation and nutrients by plankton at different levels of taxonomic resolution. *Freshwater Biology* **49**, 1538–1550.
- Hobaek A., Manca M. & Andersen T. (2002) Factors influencing species richness in lacustrine zooplankton. *Acta Oecologica* **23**, 155–163.
- Hurlbert S. (1984) Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs* **54**, 187–211.
- Jeppesen E., Jensen J.P. & Søndergaard M. (2004) Impact of fish predation on cladoceran body weight distribution and zooplankton grazing in lakes during winter. *Freshwater Biol* **49**, 432–447.
- Jeppesen E., Jensen J.P., Søndergaard M., Lauridsen T. & Landkildehus F. (2000) Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: Changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology* **45**, 201–218.
- John Anderson, N. Jeppesen, Erik; Søndergaard M. (2005) Ecological effects of reduced nutrient loading (oligotrophication) on lakes: an introduction. *Freshwater Biology* **50**, 1589–1593.
- Kindt, R.; Coe R. (2005) Tree diversity analysis: a manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies.
- Lansac-Tôha F. a, Bonecker C.C., Velho L.F.M., Simões N.R., Dias J.D., Alves G.M., *et al.* (2009) Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: interannual variation from long-term studies. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia* **69**, 539–549.
- Leira M. & Cantonati M. (2008) Effects of water-level fluctuations on lakes: An annotated bibliography. *Hydrobiologia* **613**, 171–184.
- Matsumura-Tundisi T. (1986) Latitudinal distribution of Calanoida in freshwater aquatic systems of Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **46**, 527–553.
- Ney J.J. (1996) Oligotrophication and Its Discontents: effects of Reduced Nutrient Loading on Reservoir Fisheries. *American Fisheries Society Symposium* **16**, 285–295.
- Peters R.H. (1983) *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pinto-Coelho R.M., Bezerra-Neto J.F. & Morais-Jr. C.A. (2005) Effects of eutrophication on size and biomass of crustacean zooplankton in a tropical reservoir. *Brazilian Journal of Biology* **65**, 325–338.
- Quintana X.D., Arim M., Badosa A., Blanco J.M., Boix D., Brucet S., *et al.* (2015) Predation and competition effects on the size diversity of aquatic communities. *Aquatic Sciences* **77**, 45–57.
- Reid J.W. (1985) Chave de Identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Boletim de zoologia* **9**, 17–143.
- Ricklefs R.E. (2010) *A economia da natureza*, 6th edn. Guanabara Koogan.
- Roberto M.C., Santana N.N. & Thomaz S.M. (2009) Limnology in the Upper Paraná River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia* **69**, 717–725.
- Simões N.R., Ribeiro S.M.M.S. & Sonoda S.L. (2011) Diversity and structure of microcrustacean assemblages (Cladocera and Copepoda) and limnological variability in perennial and intermittent pools in a semi-arid region, Bahia, Brazil. *Iheringia. Série Zoologia* **101**, 317–324.
- Smith V.H. & Schindler D.W. (2009) Eutrophication science: where do we go from here?

- Trends in Ecology and Evolution* **24**, 201–207.
- Smith V.H., Tilman G.D. & Nekola J.C. (1999) Eutrophication : Impacts of Excess Nutrient Inputs on Freshwater , Marine , and Terrestrial Ecosystems Eutrophication : impacts of excess nutrient inputs on freshwater , marine , and terrestrial ecosystems. **7491**.
- Sommer U., Adrian R., De Senerpont Domis L., Elser J.J., Gaedke U., Ibelings B., *et al.* (2012) Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) Model: Mechanisms Driving Plankton Succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **43**, 120913143848009.
- Stemberger R.S. & Miller E.K. (2003) Cladoceran body length and Secchi disk transparency in northeastern U.S. lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 1477–1486.
- Stockner J.G., Rydin E. & Hyenstrand P. (2000) Cultural Oligotrophication: Causes and Consequences for Fisheries Resources. *Fisheries* **25**, 7–14.
- Straile D. & Geller W. (1998) Crustacean zooplankton in Lake Constance from 1920 to 1995: response to eutrophication and re-oligotrophication. *Archiv für Hydrobiologie, Special Issues: Advances in Limnology* **53**, 255–274.
- Vanni M.J. (1986) Competition in zooplankton communities: Suppression of small species by *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography* **31**, 1039–1056.
- Wang S., Xie P., Wu S. & Wang H. (2007) Crustacean zooplankton size structure in aquaculture lakes: Is larger size structure always associated with higher grazing pressure? *Hydrobiologia* **575**, 203–209.
- Winemiller K.O., McIntyre P.B., Castello L., Fluet-Chouinard E., Giarrizzo T., Nam S., *et al.* (2016) Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science* **351**, 128–129.
- Zhang J., Xie P., Tao M., Guo L., Chen J., Li L., *et al.* (2013) The Impact of Fish Predation and Cyanobacteria on Zooplankton Size Structure in 96 Subtropical Lakes. *PLoS ONE* **8**, 1–15.

## Conclusão geral

Fazer  
frases  
menores

Nós concluímos que a oligotrofização interfere nas relações de predação e competição, visto que estes processos conduz<sup>em</sup> à diminuição da estrutura de tamanho e à redução da abundância do zooplâncton porque intensifica a pressão de predação por meio da elevação da transparência e reduz o efeito da competição dos herbívoros maiores porque a limitação de recurso mantém as populações desses herbívoros mais efetivos suficientemente controlada de modo que os competidores menores não são eliminados. Adicionalmente, este estudo mostrou que os efeitos das interações de predação e competição preditos pela Hipótese da Eficiência de Tamanho devem considerar o estado trófico do ambiente em questão, pois fatores limnológicos como a transparência e a carga de nutrientes interagem e modificam relações ecológicas (predação e competição), que modulam a estrutura e o tamanho do zooplâncton.



Colocar essa tabela depois da Discussão e antes das Referencias.



**Tabela 2** Tabela de composição de espécies para cada tratamento e dias de amostragem.

Data	antes (06/11/2014)												depois (28/11/2014)												
	T1N1			T1N3			T3N1			T3N3			T1N1			T1N3			T3N1			T3N3			
Tratamentos	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	A	B	C	
<b>Cladóceros</b>																									
<i>Alona davidi</i>																							X		
<i>Alona glabra</i>																									X
<i>Alona guttata</i>													X	X	X	X	X						X		
<i>Bosmina hagmanni</i>		X			X																				
<i>Chydorus parvireticulatus</i>														X				X	X			X			
<i>Chydorus pubescens</i>														X							X	X			
<i>Coronatella monacantha</i>																								X	
<b>Copépodes</b>																									
<i>Argyrodiaptomus azevedoi</i>	X		X	X		X		X	X		X											X			
<i>Eucyclops cf. ensifer</i>																							X		
<i>Eucyclops prinophorus</i>													X	X											
<i>Macrocyclus albidus</i>															X										
<i>Microcyclops finitmus</i>																						X			
<i>Notodiaptomus cearensis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X				X	X		X	X	X	X	
<i>Notodiaptomus cf. spinuliferus</i>				X						X	X							X				X			
<i>Notodiaptomus henseni</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Notodiaptomus iheringi</i>													X												
<i>Notodiaptomus sp</i>							X												X						
<i>Odontodiaptomus</i>								X																	
<i>Paracyclops chiltoni</i>														X		X						X			
<i>Thermocyclops decipiens</i>		X			X											X							X		
<i>Thermocyclops minutus</i>												X	X	X											
copepodito calanoide	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x							x	x		
copepodito cyclopoide	x		x	x	x	x								x	x	x				x		x	x		
náuplio calanoide	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x		x	x	x	
náuplio cyclopoide	x		x	x	x		x		x	x		x		x	x			x	x	x		x	x	x	
<b>Riqueza</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>6</b>	<b>1</b>	<b>8</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	

Colocar no rodapé o significado para as siglas A, B e C

