

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

**REGULAÇÃO DO FITOPLÂNCTON, DINÂMICA TRÓFICA PELÁGICA E
ABORDAGEM EXPERIMENTAL APLICADA AO BIOCONTROLE DE
Cylindropermopsis raciborskii EM UM RESERVATÓRIO RASO TROPICAL
(RESERVATÓRIO DO CAMORIM, PARQUE ESTADUAL DA PEDRA
BRANCA, RJ)**

UANDERSON DE JESUS PEREIRA

2018

**REGULAÇÃO DO FITOPLÂNCTON, DINÂMICA TRÓFICA PELÁGICA E
ABORDAGEM EXPERIMENTAL APLICADA AO BIOCONTROLE DE
Cylindrospermopsis raciborskii EM UM RESERVATÓRIO RASO TROPICAL
(RESERVATÓRIO DO CAMORIM, PARQUE ESTADUAL DA PEDRA
BRANCA, RJ)**

UANDERSON DE JESUS PEREIRA

Tese apresentado ao
Programa de Pós-graduação em
Ciências Biológicas (Botânica) do Museu Nacional,
da Universidade Federal do Rio de Janeiro,
como parte dos requisitos necessários à obtenção do
título de Doutor em Ciências Biológicas (Botânica).
Orientador: Dr. Aloysio da Silva Ferrão-Filho e
Coordenação do PPGBot

**RIO DE JANEIRO
FEVEREIRO/2018**

**REGULAÇÃO DO FITOPLÂNCTON, DINÂMICA TRÓFICA PELÁGICA E
ABORDAGEM EXPERIMENTAL APLICADA AO BIOCONTROLE DE
Cylindrospermopsis raciborskii EM UM RESERVATÓRIO RASO TROPICAL
(RESERVATÓRIO DO CAMORIM, PARQUE ESTADUAL DA PEDRA
BRANCA, RJ)**

UANDERSON DE JESUS PEREIRA

**Dr. Aloysio da Silva Ferrão-Filho &
Coordenação do PPGBot**

Tese de Doutorado submetida ao programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Botânica).

APROVADA POR:

Presidente Dra. Andrea Ferreira da Costa (UFRJ)

Dra. Lúcia Helena Sampaio da Silva (UFRJ)

Dra. Suema Branco (UFRJ)

Dra. Juliana Barreto Oliveira dos Santos (UFRJ)

Dr. Joel Campos de Paula (UNIRIO)

**RIO DE JANEIRO
FEVEREIRO/2018**

P426r Pereira, Uanderson de Jesus
 Regulação do fitoplâncton, dinâmica trófica pelágica
 e abordagem experimental aplicada ao biocontrole de
 Cylindrospermopsis raciborskii em um reservatório
 raso tropical (Reservatório do Camorim, Parque
 Estadual da Pedra Branca, RJ) / Uanderson de Jesus
 Pereira. -- Rio de Janeiro, 2018.
 204 f.

 Orientadora: Aloysio da Silva Ferrão-Filho.
 Coorientadora: Coordenação PPGBot.
 Tese (doutorado) - Universidade Federal do Rio
 de Janeiro, Museu Nacional, Programa de Pós-Graduação
 em Botânica, 2018.

 1. Botânica. 2. Limnologia. 3. Fitoplâncton. 4.
 Reservatórios. 5. Biocontrole. I. Ferrão-Filho,
 Aloysio da Silva, orient. II. PPGBot, Coordenação,
 coorient. III. Título.

AGRADECIMENTOS

Como é difícil escrever os agradecimentos relacionados a esta tese. Talvez essa dificuldade tenha se dado devido a série de eventos vividos até o momento de sua finalização e também porque não há uma análise estatística que dê um nível de significância para as pessoas com quem interagi e que foram importantes para mim, dentro ou fora de instituições renomadas, durante essa trajetória. Primeiramente, gostaria de agradecer a Deus e todas as manifestações energéticas positivas do universo por me guiarem e trazerem luz para seguir em frente mesmo diante de inúmeras dificuldades que me foram apresentadas ao longo do tempo em que estive envolvido nesta tese.

Agradeço e dedico o título obtido à minha mãe (Dona Branca), a qual sempre me influenciou positivamente quanto à importância dos estudos e da honestidade, mesmo ela mesma só tendo aprendido a ler e escrever. Apesar disso, o mundo lhe fez sábia. O seu exemplo de perseverança me ensinou que tudo nos é possível. Você é uma rosa no meu jardim e espero que fique linda e vistosa por muitos e muitos anos mais.

Aos diretores, professores, estudantes e demais funcionários das escolas municipais nas quais trabalho, manifesto minha gratidão. Foi na escola pública que, ao longo dos anos, aprendi na prática que mesmo diante de inúmeras dificuldades é possível mudar realidades com ações pequenas e principalmente com respeito ao outro. Com os estudantes pude conviver ensinei e aprendi diariamente. Pude ver mudanças positivas em contextos tão conturbados me motivou a superar obstáculos para contribuir na estruturação e acreditar em país melhor no futuro.

Agradeço à Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Universidade Estadual do Rio de Janeiro (UERJ), Universidade Federal do Rio de Janeiro (UNIRIO), Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF), Companhia Estadual de Águas e Esgotos (CEDAE), Instituto Estadual do Ambiente (INEA), Instituto Oswaldo Cruz (FIOCRUZ), todos os alunos e professores destas instituições que estiveram envolvidos no desenvolvimento do projeto do qual essa tese faz parte. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ) agradeço pelo financiamento disponibilizado.

Da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), gostaria de agradecer à Coordenação de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica; PPGBot) por todo suporte e especialmente às professoras Dras. Barbará de Sá Haiad e Heloísa Alves de Lima Carvalho por terem sido uma das poucas pessoas desta instituição estiveram ao meu lado na resolução de muitos contratemplos. Sou grato também aos colegas do Laboratório de Ficologia, em especial à Dra. Catharina Alves de Souza, que me acompanhou durante as revisões de manuscritos, ao estudante Davi Barreto pela ajuda decisiva durante as atividades de campo e a todos os professores e pesquisadores que aceitaram convite para participar da banca. Gostaria também de agradecer a professora Dra. Vera Huszar que foi minha orientadora, nos dois primeiros capítulos durante os primeiros anos de desenvolvimento desta tese, por ter me feito enxergar o mundo com outros olhos, me levar ressignificar palavras como “professor” e “orientador” e, num sentido mais amplo, ressignificar todo o sentido da minha prática pedagógica.

Da Universidade Estadual do Rio de Janeiro (UERJ) gostaria de agradecer ao professor Dr. Heitor Evangelista da Silva por ter generosamente concedido o uso de todo o aparato usado no experimento de mesocosmos, ao professor Dr. Marcelo Manzi Marinho, pela boa vontade e disposição para nos acompanhar em muitas expedições de campo, por disponibilizar o uso de seu laboratório para análises e também pela colaboração importante para estruturação do experimento de mesocosmos. Agradeço também ao seu estudante Leonardo de Magalhães que teve, assim como Davi Barreto, papel decisivo para cumprirmos o cronograma de amostragens.

Da Universidade Federal Estadual do Rio de Janeiro (UNIRIO), gostaria de agradecer especialmente à professora Dra. Betina Koslowsky-Suzuki e seu estudante Márcio Costa Jordão da Silveira Reis pela participação nos trabalhos de campo, pela identificação e contagem do zooplâncton. Agradeço também ao professor Dr. Joel Campos de Paula pelo aceite para participar da banca examinadora.

Agradeço à Companhia Estadual de Águas e Esgotos (CEDAE) pelas análises de nutrientes realizadas e dados disponibilizados e a todos os seus funcionários que demonstraram todo apoio, confiança e boa vontade para a concretização desse estudo que teve como objeto um dos reservatórios sob sua responsabilidade. Agradeço também ao Instituto Estadual do Ambiente (INEA) e todos os funcionários do Parque Estadual da Pedra Branca – Núcleo Camorim pela concessão das licenças para coletas e por toda

infraestrutura oferecida. Manifesto aqui a minha gratidão à Fundação Oswaldo Cruz (FIOCRUZ), em especial ao pesquisador José Augusto Albuquerque dos Santos pela disponibilidade no uso de seu laboratório e análises químicas e físico-químicas realizadas e ao Dr. Aloysio da Silva Ferrão-Filho, por ter assumido a orientação desta tese e por toda infraestrutura disponibilizada durante o experimento de mesocosmos.

Por fim, agradeço a todos aqueles com os quais convivi e que me ajudaram, direta ou indiretamente, a atingir meus objetivos e em especial àqueles que sempre me apoiaram incondicionalmente, apostando no meu potencial e me fazendo acreditar nele.

RESUMO

REGULAÇÃO DO FITOPLÂNCTON, DINÂMICA TRÓFICA PELÁGICA E ABORDAGEM EXPERIMENTAL APLICADA AO BIOCONTROLE DE *Cylindrospermopsis raciborskii* EM UM RESERVATÓRIO RASO TROPICAL (RESERVATÓRIO DO CAMORIM, PARQUE ESTADUAL DA PEDRA BRANCA, RJ)

Uanderson de Jesus Pereira

Orientadores: Aloysio da Silva Ferrão-Filho & Coordenação do PPGBot

Reservatórios são sistemas complexos, de grande importância para o ciclo de carbono global, constantemente submetidos a diferentes impactos, naturais e antropogênicos. Investigações científicas em reservatórios permitem o melhor entendimento de seu metabolismo e elaboração de planos de manejo mais eficientes. A presente tese teve como objetivos avaliar o papel desempenhado por variáveis ambientais na modulação do fitoplâncton; reconhecer padrões da partição do carbono e fatores controladores no ambiente pelágico e experimentalmente, avaliar o controle “*top-down*” de cianobactérias pelo zooplâncton no Reservatório do Camorim, situado no Parque Estadual da Pedra Branca, RJ. De acordo com a concentração de nutrientes o sistema foi classificado como eutrófico, mas considerando a concentração de clorofila, mostrou condições hipereutróficas. Analisando-se o papel desempenhado do controle ascendente e descendente na modulação da estrutura do fitoplâncton; verificou-se que não houve diferenças espaciais e que o controle ascendente é o principal responsável por mudanças na composição e estrutura do fitoplâncton. Na busca pelo reconhecimento de padrões da partição do carbono e seus fatores controladores no ambiente pelágico, observou-se que a maior fração do carbono planctônico pode ser atribuída ao fitoplâncton e que a participação da cadeia trófica microbiana é reduzida. Resultados do experimento de mesocosmos apontaram que há um possível efeito negativo de *Daphnia* sobre populações de *C. raciborskii* e que a adição de peixes não interferiu diretamente nesse controle. Os resultados obtidos aqui são de suma importância para a estruturação de futuros planos de manejo do Reservatório do Camorim e outros ecossistemas ecologicamente similares.

PALAVRAS-CHAVE: diatomáceas, cianobactérias, fitoplâncton, zooplâncton, teia trófica, biomanipulação, mesocosmos, reservatório.

ABSTRACT**PHYTOPLANKTON REGULATION, PELAGIC FOOD WEB DYNAMICS AND
EXPERIMENTAL APPROACH APPLIED TO THE BIOCONTROL OF
Cylindrospermopsis raciborskii, IN A SHALLOW TROPICAL RESERVOIR
(RESERVATÓRIO DO CAMORIM, PARQUE ESTADUAL DA PEDRA
BRANCA, RJ)**

Uanderson de Jesus Pereira

Supervisors: Aloysio da Silva Ferrão-Filho & PPGBot Coordination

Reservoirs are complex systems, of great importance to the global carbon cycle, which are constantly submitted to different natural and anthropogenic impacts. Reservoirs scientific investigation allow its better metabolism understanding and elaboration of more efficient management plans. The present thesis aims to evaluate the role of environmental variables on bottom-up control of phytoplankton; to recognize carbon partition patterns and their drivers in the pelagic environment, and experimentally, evaluate top-down effects of grazing on cyanobacteria control in the Reservatório do Camorim, located on Parque Estadual da Pedra Branca, RJ. According to nutrient concentration the system was classified as eutrophic, but considering chlorophyll-a concentrations, showed hypereutrophic conditions. Analyzing the role played by top-down and bottom-up controls on phytoplankton modulation it was verified that *bottom-up* control is responsible for temporal changes on phytoplankton communities and no spatial differences were detected. Searching for recognition of carbon partition patterns and its regulators in the pelagic environment, it was observed reduced participation of microbial food web compartments and that the major fraction of planktonic carbon was addressed to phytoplankton. Mesocosms experiment results pointed out a possible negative effect of *Daphnia* over *C. raciborskii* populations and that fish addition did not interfere directly on this control. The results obtained in this study are of major importance for Camorim Reservoir's, and similar systems, future possible management plans.

KEYWORDS: diatom, cyanobacteria, phytoplankton, zooplankton, food web, biomanipulation, mesocosmos, reservoir

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURA.....	xii
LISTA DE TABELAS.....	xix
LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS.....	xxi
1. APRESENTAÇÃO	1
2. INTRODUÇÃO GERAL	2
2.1. RESERVATÓRIOS E LAGOS RASOS.....	2
2.2. PARTIÇÃO DO CARBONO.....	5
2.3. BIOMANIPULAÇÃO NO CONTROLE DE CIANOBACTÉRIAS.....	9
3. JUSTIFICATIVA.....	12
4. ÁREA DE ESTUDO.....	13
5. HIPÓTESES E OBJETIVOS DA TESE.....	16
5.1. HIPÓTESES.....	16
5.1.1. CAPÍTULO I.....	16
5.1.2. CAPÍTULO II.....	16
5.1.3. CAPÍTULO III.....	16
5.2. OBJETIVOS GERAIS.....	17
5.2.1. CAPÍTULO I.....	17
5.2.2. CAPÍTULO II.....	17
5.2.3. CAPÍTULO III.....	18
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	19

CAPÍTULO I

REGULAÇÃO DA DOMINÂNCIA POR <i>Aulacoseira ambigua</i> (GRUNOW) SIMONSEN EM UM RESERVATÓRIO RASO TROPICAL SUJEITO A FLORAÇÕES DE <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> (WOLOSZYNSKA) SEENAYYA & SUBBA RAJU.....	32
--	-----------

7. INTRODUÇÃO.....	33
8. HIPÓTESES E OBJETIVOS.....	37
8.1. HIPÓTESES.....	37
8.2. OBJETIVO GERAL.....	37
8.3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	37
9. MATERIAL E MÉTODOS.....	38
9.1. COLETA DE AMOSTRAS E DADOS	38
9.3. ANÁLISE DE AMOSTRAS E DADOS.....	39
9.4. ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	41
10. RESULTADOS.....	43
10.1. CENÁRIO FÍSICO.....	43
10.2. CENÁRIO FÍSICO-QUÍMICO E QUÍMICO.....	44
10.2.1. CAPACIDADE DE SUPORTE.....	49
10.3. CENÁRIO BIOLÓGICO	50
10.3.1. FITOPLÂNCTON.....	50
10.3.2. ZOOPLÂNCTON.....	52
10.4. RELAÇÕES ENTRE BIOMASSA DE ESPÉCIES DESCRITORAS E VARIÁVEIS AMBIENTAIS.....	53
11. DISCUSSÃO.....	58
12. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	68

CAPÍTULO II**DINÂMICA TRÓFICA PELÁGICA E SEUS CONTROLES EM UM RESERVATÓRIO RASO TROPICAL (RESERVATÓRIO DO CAMORIM, PARQUE ESTADUAL DA PEDRA BRANCA, RJ) 86**

13. INTRODUÇÃO	87
14. OBJETIVOS E HIPÓTESES	93
14.1 HIPÓTESES.....	93
14.2 OBJETIVO GERAL	93
14.3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	93
15. MATERIAL E MÉTODOS.....	94
15.1 COLETA DE AMOSTRAS.....	94
15.2 ANÁLISE DE AMOSTRAS	94
15.3 ANÁLISE DE DADOS	96
15.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS	98
16. RESULTADOS	100
16.1 AMBIENTE FÍSICO E QUÍMICO	100
16.2 CONTEÚDO EM CARBONO DOS COMPONENTES DA TEIA TRÓFICA PELÁGICA.....	104
16.3 RELAÇÕES ENTRE CONTEÚDO EM CARBONO DE COMUNIDADES ENTRE SI E COM VARIÁVEIS AMBIENTAIS	107
17. DISCUSSÃO.....	114
18. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	121

CAPÍTULO III**EFEITOS DA INTRODUÇÃO DE *Daphnia laevis* E PEIXES NO CONTROLE DE FLORAÇÃO ARTIFICIAL DE *Cylindrospermopsis raciborskii* (WOLOSZYNSKA) SEENAYYA & SUBBA RAJU EM UM RESERVATÓRIO RASO TROPICAL (RESERVATÓRIO DO CAMORIM, PARQUE ESTADUAL DA PEDRA BRANCA, RJ) 137**

19. INTRODUÇÃO.....	138
20. HIPÓTESES E OBJETIVOS.....	143
20.1 HIPÓTESES.....	143
20.2 OBJETIVO GERAL	143
20.3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	143
21. MATERIAL E MÉTODOS.....	144
21.1 DESENHO EXPERIMENTAL.....	144
21.3 COLETA E ANÁLISE DE AMOSTRAS	147
21.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS	148
22. RESULTADOS.....	149
22.1 VARIÁVEIS ABIÓTICAS.....	149
22.2 BIOMASSA ZOOPLANCTÔNICA.....	154
22.3 BIOMASSA FITOPLANCTÔNICA.....	158
23. DISCUSSÃO.....	164
24. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	170
25. CONCLUSÕES GERAIS	181

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Mapa da Bacia de Drenagem do Reservatório do Camorim. Fonte: Newton Magalhães

Figura 2 – (a) Limites do Parque Estadual da Pedra Branca; (b) imagem aérea do Reservatório do Camorim, em vermelho pontos de coleta. Fontes: a) Yu Ywama, Lima & Pellin (2014) b) https://2.bp.blogspot.com/sDryDSd9Fxo/V7Ep5iApETI/AAAAAAAAA1Fo/Agy7y7owgeU4V8_Q0Eswlh4Ju4_N_& pT4QCLcB/s1600/36_1.png

Figura 3 - (a) Precipitação total mensal (mm) - barras e temperatura média do ar (°C) - linha pontilhada; (b) Estabilidade relativa da coluna d'água (RWCS) durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ).

Figura 4 - *Box whisker plot* da variação sazonal da (a) temperatura da água; (b) zona eufótica = profundidade máxima, durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); *Out*, outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

Figura 5 - *Box whisker plot* da variação sazonal da (a) alcalinidade da água; (b) condutividade elétrica; (c) pH; (d) sólidos em suspensão durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); *Out*, outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

Figura 6 - *Box whisker plot* da variação sazonal de nutrientes durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra

Branca, Rio de Janeiro, RJ); (a) concentração de fósforo total; (b) nitrogênio total; (c) fósforo solúvel reativo; (d) nitrato; (e) sílica solúvel reativa; (f) íon amônio. *Out*, outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

Figura 7 - Box whisker plot da variação sazonal de razões atômicas durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); (a) razão DIN:SRP; (b) razão TN:TP. *Out*, outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

Figura 8 - Box whisker plot da variação sazonal nas concentrações de carbono dissolvido (mg.L⁻¹) durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); (a) concentração de carbono orgânico dissolvido (DOC); (b) concentração de carbono inorgânico dissolvido (DIC), outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

Figura 9 - Box whisker plot da variação sazonal nas concentrações clorofila-*a* (µg.L⁻¹) durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

Figura 10 - Biomassa máxima teórica e observada de carbono fitoplanctônico ($\mu\text{gC.L}^{-1}$) em função das concentrações de (a) fósforo solúvel reativo, (b) nitrogênio inorgânico dissolvido e (c) sílica solúvel reativa no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ).

Figura 11 - Variabilidade temporal da biomassa (a) fitoplanctônica total ($\mu\text{gC.L}^{-1}$); (b) zooplanctônica total ($\mu\text{gC.L}^{-1}$); (c) fitoplanctônica relativa (%) e, (d) zooplanctônica relativa (%) por grandes grupos taxonômicos durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ). *Cya*, Cyanophyceae; *Cry*, Cryptophyceae; *Chr*, Chrysophyceae; *Bac*, Bacillariophyceae; *Chl*, Chlorophyceae; *Zyg*, Zygnemaphyceae; *Oth* – outros -, Dinophyceae + Euglenophyceae + Xantophyceae.

Figura 12 - Contribuição relativa (%) dos grandes grupos taxonômicos para a biomassa fitoplanctônica ($\mu\text{gC.L}^{-1}$) durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ). *Out*, outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão; *Cya*, Cyanophyceae; *Cry*, Cryptophyceae; *Chr*, Chrysophyceae; *Bac*, Bacillariophyceae; *Chl*, Chlorophyceae; *Zyg*, Zygnemaphyceae; *Oth*, Outros.

Figura 13 - Diagramas Biplot de CCA do Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ) no período de estudo (março/2012 a março/2013): (a) Biplot incluindo variáveis limnológicas (variáveis explicatórias) e biomassa ($\mu\text{gC.L}^{-1}$) das espécies fitoplanctônicas descritoras do ambiente; (b) Biplot incluindo variáveis limnológicas (variáveis explicatórias) e amostras. Círculos preenchidos, outono; Círculos vazios, inverno; Triângulos preenchidos, primavera; Triângulos vazios, verão. *U.nau*, *Urosolenia nau*; *U. eri*, *Urosolenia eriensis* var. *brevispina*; *Frag*, *Fragillaria* cf. *familiaris*; *P. umb*, *Peridinium* cf. *umbonatum*; *Crypto*, *Cryptomonas* spp.; *C. rac*, *Cylindropermopsis raciborkii*; *Moug.*, *Mougeotia* sp.; *A.amb.*, *Aulacoseria ambigua*; *A.gran.*, *Aulacoseira granulata* var. *angustissima*; *Mall.*, *Mallomonas* sp.

Figura 14 - (a) Precipitação total mensal (mm) - barras e temperatura média do ar ($^{\circ}\text{C}$) - linha pontilhada; (b) Estabilidade relativa da coluna d'água (RWCS) durante o período

de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ).

Figura 15 - *Box whisker plot* da variação sazonal da (a) temperatura da água; (b) zona eufótica = profundidade máxima, durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); *Out*, outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

Figura 16 - *Box whisker plot* da variação sazonal de nutrientes durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); (a) fósforo solúvel reativo (SRP); (b) nitrato (N-NO₃⁻); (c) sílica solúvel reativa (SRSi); (d) íon amônio (N-NH₄⁺). *Out*, outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

Figura 17 - Conteúdo em carbono nos componentes da teia trófica pelágicas no Reservatório do Camorim (Rio de Janeiro, RJ, Brasil) durante o período de estudo (março de 2012 a março de 2013) (a) no outono, (b) no inverno, (c) na primavera e (d) no verão. A variação de cada componente dentro de cada estação está expressa por *box whisker plots*, no qual as linhas internas das caixas indicam o valor mediano, as caixas, linhas verticais externas e pontos abrangem 75, 90 e 95 dos dados, respectivamente. *Phy*, fitoplâncton; *Cil*, ciliados; HNF, nanoflagelados heterotróficos; *HB*, bactérias heterotróficas; *PPP*, picoplâncton autotrófico; *Zoo*, metazooplâncton.

Figura 18 - Conteúdo em carbono do (a) metazooplâncton, (b) protozooplâncton, (c) MFW, componentes da teia trófica microbiana e (d) fitoplâncton no Reservatório do Camorim (Rio de Janeiro, RJ, Brasil) durante o período de estudo (março de 2012 a março de 2013). A variação de cada componente dentro de cada estação está expressa

por *box whisker plots*, no qual as linhas internas das caixas indicam o valor mediano, as caixas, linhas verticais externas e pontos abrangem 75, 90 e 95 dos dados, respectivamente

Figura 19 - Diagramas Triplot de RDA do Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ) no período de estudo (março/2012 a março/2013), incluindo variáveis limnológicas (variáveis explicatórias), biomassa ($\mu\text{gC L}^{-1}$) dos principais grupos taxonômicos do fitoplâncton, e amostras: (a) distribuição das amostras por estações do ano; (b) distribuição de amostras baseada na biomassa de diatomáceas; WT, temperatura da água; Zmax, profundidade máxima; pH; DOC, carbono orgânico dissolvido; DIC, carbono inorgânico dissolvido; N-NO₃, nitrato; Prec, precipitação atmosférica; SRP, fósforo solúvel reativo e TN:TP, razão atômica TN:TP. *Cya*, *Cyanobacteria*; *Din*, *Dinophyceae*, *Chr*, *Chrysophyceae*; *Chl*, *Chlorophyceae*; *Zyg*, *Zygnemaphyceae*; *Cili*, *Ciliados*; *HB*, *Bactérias Heterotróficas*. *HNF*, *nanoflagelados heterotróficos*; *PPP*, *picoplâncton procarionte autotrófico*; *Zoo*, *Metazooplâncton*.

Figura 20 - (a) Tanques de decantação da CEDAE dentro da sede do Parque Estadual da Pedra Branca. A seta aponta o tanque que foi utilizado para o experimento (b) Cilindros de Acrílico usados como mesocosmos e suporte metálico, mostrando disposição aleatória de controles e tratamentos; (c) Imagem da estrutura, cilindros e sistema de aeração. Fonte: imagens, arquivo pessoal do autor

Figura 21 - Valores médios (\pm erro padrão) de (a) pH-, (b) condutividade elétrica, (c) intensidade luminosa e (d) temperatura da água, no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias).

Figura 22 - Valores médios (\pm erro padrão) da concentração (mg.L^{-1}) de (a) nitrato, N-NO₃-; (b) nitrito, N-NO₂-; (c) íon amônio, N-NH₄⁺ e (d) nitrogênio inorgânico dissolvido, DIN, no controle e tratamentos experimentais, durante o período de realização do experimento (17 dias)

Figura 23 - Valores médios (\pm erro padrão) da concentração (mg.L^{-1}) de (a) fósforo solúvel reativo, SRP e (b) fósforo total, no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias)

Figura 24 - Valores médios (\pm erro padrão) da razão atômica DIN:SRP. Linha vermelha indica limite inferior para limitação ao crescimento fitoplanctônico por N e linha azul indica limite superior para limitação por P.

Figura 25 - Valores médios (\pm erro padrão) da biomassa zooplanctônica total ($\mu\text{gC.L}^{-1}$), no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias)

Figura 26 - Valores médios (\pm erro padrão) da biomassa zooplanctônica ($\mu\text{gC.L}^{-1}$): (a) biomassa de *Daphnia laevis* e (b) biomassa de rotíferos, no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias).

Figura 27 - Média dos valores de biomassa zooplanctônica ($\mu\text{gC.L}^{-1}$): (a) por grande grupo taxonômico; (b) por espécie no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias).

Figura 28 - Valores médios (\pm erro padrão) da riqueza específica (número de taxa) no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias).

Figura 29 - Média dos valores de biomassa fitoplanctônica ($\mu\text{gC.L}^{-1}$) por grupo taxonômico nos tratamentos experimentais a cada coleta

Figura 30 - Valores médios (\pm erro padrão) da biomassa fitoplanctônica ($\mu\text{gC.L}^{-1}$): (A) total; (B) de *Cylindrospermopsis raciborskii*; (C) GALD $<50\mu\text{m}$ e (D) GALD $>50\mu\text{m}$, no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias).

Figura 31 - (A) Média dos valores de biomassa fitoplanctônica ($\mu\text{gC.L}^{-1}$) e concentração de N-NO_3^- (mg.L^{-1}); (B) Média dos valores de biomassa fitoplanctônica ($\mu\text{gC.L}^{-1}$) e concentração de SRP (mg.L^{-1}) no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias).

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Principais características físicas do Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ)

Tabela 2 – Síntese das correlações não paramétricas (*Spearman*) entre variáveis bióticas (dependentes) e ambientais (independentes). *phy*: fitoplâncton total; *cya*: cianobactérias; *din*: dinoflagelados; *cry*: criptofíceas; *chr*: crisofíceas; *bac*: diatomáceas; *xan*: xantofíceas; *chl*: clorofíceas; *zyg*: zignematofíceas *eu*: euglenofíceas.

Tabela 3 – Síntese de CCA de X variáveis ambientais e 10 espécies fitoplanctônicas descritoras (n=72).

Tabela 4 - Variáveis limnológicas (mediana e intervalo de variação) no Reservatório do Camorim (Rio de Janeiro, RJ, Brasil) durante o período de estudo (março de 2012 a março de 2013).

Tabela 5 - Conteúdo em carbono ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$) dos componentes da teia trófica pelágica (mediana e intervalo de variação) durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ).

Tabela 6 – Síntese das correlações não paramétricas (*Spearman*) entre variáveis bióticas (dependentes) e ambientais (independentes). *phy*: fitoplâncton total; *cil*, ciliados; *hnf*, nanoflagelados heterotróficos; *hb*, bactérias heterotróficas; *ppp*, picoplâncton procarionte autotrófico; *zoo*, metazooplâncton.

Tabela 7 – Síntese das correlações não paramétricas (*Spearman*) entre o conteúdo em carbono ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$) de comunidades pelágicas. *phy*, fitoplâncton; *cil*, ciliados; *hnf*, nanoflagelados heterotróficos; *hb*, bactérias heterotróficas; *ppp*, picoplâncton procarionte autotrófico; *zoo*, metazooplâncton.

Tabela 8 – Síntese das correlações não paramétricas (*Spearman*) entre o conteúdo em carbono ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$) de comunidades pelágicas. *cil*, ciliados; *hnf*, nanoflagelados heterotróficos; *zoo*, metazooplâncton; *cya*: cianobactérias; *din*: dinoflagelados; *cry*:

criptofíceas; chr: crisofíceas; bac: diatomáceas; xan: xantofíceas; chl: clorofíceas; zyg: zignemafíceas eu: euglenofíceas.

Tabela 9 - Resultados da ANOVA bidirecional de medidas repetidas de (valores de F e P) variáveis limnológicas no Reservatório do Camorim (Rio de Janeiro, RJ, Brasil) durante o período de estudo (março de 2012 a março de 2013).

Tabela 10 - Resultados da ANOVA bidirecional de medidas repetidas de (valores de F e P) variáveis biológicas no Reservatório do Camorim (Rio de Janeiro, RJ, Brasil) durante o período de estudo (março de 2012 a março de 2013).

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

ALC	Alcalinidade
ANOVA	Análise de Variância
APA	Área de Proteção Ambiental
APHA	<i>American Public Health Association</i>
Bac	Bacillariophyceae
C	Carbono
CCA	Análise de Correspondência Canônica
CEDAE	Companhia Estadual de Águas e Esgotos
Chl	Chlorophyceae
Chr	Crysophyceae
CONAMA	Conselho Nacional do Meio Ambiente
Cry	Cryptophyceae
CTRL	Controle
Cya	Cyanophyceae; Cyanobacteria
Db	densidade da água no fundo
DCA	Análise Discriminante
DIC	Carbono Inorgânico Dissolvido
Din	Dinophyceae
DIN	Nitrogênio inorgânico dissolvido
DOC	Carbono Orgânico Dissolvido
DOM	Matéria Orgânica Dissolvida
Ds	densidade da água na superfície
Eug	Euglenophyceae
GALD	Maior dimensão axial linear
GEE	Gases de efeito estufa
HB	Bactérias Heterotróficas
HNF	Nanoflagelados Heterotróficos
INEA	Instituto Estadual do Ambiente
INEPAC	Instituto Estadual do Patrimônio Cultural
MFW	Teia Trófica Microbiana
N	Nitrogênio

N-NH ₄ ⁺	íon amônio
N-NO ₂ ⁻	nitrito
N-NO ₃ ⁻	nitrato
P	Fósforo
PEPB	Parque Estadual da Pedra Branca
pH	Potencial Hidrogeniônico
PPP	Picoplâncton fototrófico
PREC	precipitação atmosférica
PVC	Policloreto de polivinila
RCWS	Estabilidade Relativa da Coluna d'água
RDA	Análise de Redundância
SRP	Fósforo Solúvel Reativo
SRSi	Sílica Solúvel Reativa
TN	Nitrogênio Total
TOC	Carbono Orgânico Total
TP	Fósforo Total
WHO	World Health Organization
WT	temperatura da água
Xan	Xantophyceae
Zeü	Zona Eufótica
Zmax	Profundidade máxima
Zyg	Zygnemaphyceae

1. APRESENTAÇÃO

A tese em questão intitulada **"Regulação do fitoplâncton, dinâmica trófica pelágica e abordagem experimental aplicada ao biocontrole de *Cylindrospermopsis raciborskii* em um reservatório raso tropical (Reservatório do Camorim, Parque Estadual da Pedra Branca, RJ)"** em primeiro lugar buscou identificar e discutir os fatores controladores da dinâmica fitoplanctônica em um reservatório eutrófico (Reservatório do Camorim, Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ, Brasil) usado para abastecimento humano pela Companhia Estadual de Água e Esgoto (CEDAE), com registro de ocorrência de floração de cianobactéria potencialmente tóxica. A investigação da influência de fatores ligados ao controle ascendente do fitoplâncton (como luz e nutrientes) na dinâmica desta comunidade são apresentados no **Capítulo I, "Regulação da dominância por *Aulacoseira ambigua* (GRUNOW) Simonsen em um reservatório raso tropical sujeito a florações de *Cylindrospermopsis raciborskii* (WOLOSZYNSKA) SEENAYYA & SUBBA RAJU"**.

Na busca por esclarecer também a influência de fatores ligados ao controle descendente (herbivoria por consumidores) da comunidade fitoplanctônica no ambiente estudado, no **Capítulo II, "Dinâmica trófica pelágica e seus controles em um reservatório raso tropical (Reservatório do Camorim, Parque Estadual da Pedra Branca, RJ)"**, são apresentados resultados e discussões sobre interações entre diferentes elos das cadeias tróficas tanto clássica quanto microbiana, e a relativa importância de cada um na partição do carbono pelágico.

Partindo da premissa, amplamente difundida na literatura mundial, de que em ambientes tropicais a ausência de grandes organismos zooplânctônicos herbívoros leva ao desenvolvimento de altas biomassas algais, no **Capítulo III, "Efeitos da introdução de *Daphnia laevis* e peixes no controle de floração artificial de *Cylindrospermopsis raciborskii* (WOLOSZYNSKA) SEENAYYA & SUBBA RAJU em um reservatório raso tropical (Reservatório do Camorim, Parque Estadual da Pedra Branca, RJ)**, serão apresentados resultados de um experimento de mesocosmos que buscou avaliar se a introdução de *Daphnia* leva a um controle descendente de florações de cianobactérias, e se uma posterior adição de peixes pode interferir nesse controle.

2. INTRODUÇÃO GERAL

2.1 RESERVATÓRIOS E LAGOS RASOS

Águas interiores afetam o clima em escala regional através da troca de calor e água com a atmosfera (KRINNER, 2003). Adicionalmente, elas desempenham papel importante no ciclo global do carbono (C) e assim podem potencialmente afetar o clima como um todo (COLE *et al.*, 2007). O consumo e produção de dióxido de carbono, metano e óxido nitroso por microrganismos influencia a concentração desses gases estufa (GEE) na atmosfera e assim afetam a quantidade de calor na atmosfera. Apesar de pequena fração da superfície terrestre estar ocupada por águas interiores, elas desempenham papel importante no ciclo global do C (DEAN & GORHAM, 1988; COLE *et al.*, 2007; BATTIN *et al.*, 2008).

Dentre os ecossistemas aquáticos continentais (interiores), a discriminação entre grandes lagos, lagos rasos (profundidade < 5m, SCHEFFER, 1998) e reservatórios é difícil de ser estabelecida já que o gradiente de tamanho compreende um *continuum* ambiental sem clara delimitação na profundidade e no escoamento hidráulico (WELLBORN *et al.*, 1996). Reservatórios e lagos naturais são semelhantes quanto às respostas a diferenças nos padrões de mistura, trocas gasosas na interface água-atmosfera, produção primária e respiração das comunidades, interações predador-presa, incorporação de nutrientes e reações redox (THORTON *et al.*, 1990). Entretanto, alguns fatores são essenciais na diferenciação destes dois tipos de ambientes, sendo i) a razão entre a área da bacia/área do corpo d'água; ii) morfometria; iii) profundidade de saída da água (Straškraba, 1999). Nesse sentido, o tempo de residência também é visto como um fator chave para distingui-los (STRAŠKRABA & TUNDISI, 1999), sendo geralmente menor do que em lagos naturais (STRAŠKRABA 1999). Um curto tempo de residência confere ao sistema características hidrodinâmicas típicas de rio enquanto, o contrário, é capaz de converter o reservatório em uma zona lacustre (STRAŠKRABA, 1999).

Reservatórios são sistemas planejados para reter água para agricultura e/ou abastecimento humano, controlar enchentes em municípios ou geração energia elétrica.

Lagos rasos geralmente tem profundidade <3 m, são polimíticos (o que significa que não apresentam estratificação térmica estável) e toda a coluna d'água se mistura constantemente (MOSS *et al.*, 1996; MOSS, 1988). Lagos rasos são mais ricos em espécies que lagos profundos devido ao efeito de sua ampla zona litoral associada a macrófitas (CARPENTER & LODGE, 1986; JEPPESEN *et al.*, 1997, 2003). Lagos e reservatórios rasos têm recebido menos atenção da comunidade científica do que deveriam, dada a sua prevalência numérica global, alta biodiversidade que abrigam (DOWNING *et al.*, 2006), por serem utilizados numa gama de serviços ecológico-sociais e ainda pelo grande valor para a conservação (MEERHOFF *et al.*, 2010). Durante os últimos séculos, a crescente urbanização e descargas de esgoto, regulação de rios e os diferentes usos da terra aumentaram a carga de nutrientes que entra em lagos rasos ao redor do mundo, e isto resultou em grandes mudanças na estrutura e dinâmica biológica em lagos e frequentemente numa mudança de estado de água claras para um estado turbido (JEPPESEN *et al.*, 2007). Registros de florações de cianobactérias produtoras de toxinas tem aumentado com a eutrofização de ambientes de água doce ao redor do mundo (KAEBERNICK & NEILAN, 2001; WATSON *et al.*, 2015; PICK, 2016).

A presença de macrófitas aquáticas (i.e., *Eichornia crassipes*, *Eichornia azurea* ou *Salvinia* sp.) cobrindo parte de seu espelho d'água é característica marcante em muitos lagos rasos tropicais e tal fato influencia fortemente na dinâmica de nutrientes (JEPPESEN *et al.*, 1998; SCHEFFER, 1998; VAN DONK, 1998) e conseqüentemente, o controle descendente da teia trófica. Além disso, a aplicabilidade da manipulação cadeia trófica clássica em lagos tropicais e subtropicais tem sido controversa devido fracas relações descendentes entre piscívoros e planctívoros em lagos mais quentes. Onívoros filtradores são dominantes e grandes piscívoros pelágicos são frequentemente substituídos por predadores menores e menos eficientes (LAZZARO, 1997; PINEL-ALLOUL *et al.*, 1998). Simultaneamente, a pressão de herbivoria do zooplâncton sobre o fitoplâncton é também enfraquecida pela ausência de grandes *Daphnia* devido à contínua e intensiva predação de invertebrados, e quase permanente predação seletiva por tamanho de muitas larvas e peixes juvenis (LAZZARO, 1997; PINEL-ALLOUL *et al.*, 1998). Lagos subtropicais podem exibir algumas características similares a lagos temperados, como a presença de zooplâncton de grande tamanho (em particular

espécies de *Daphnia*), mas as comunidades de peixes onívoros e piscívoros assemelham-se a de lagos tropicais.

Desde que LEWONTIN (1969) propôs que comunidades podem encontradas em uma das várias possibilidades de estados alternativos, ecologistas vêm aumentando as evidências empíricas a esse respeito (HOLLING, 1973; MAY, 1977; LAYCOCK, 1991). A possibilidade teórica de que ecossistemas tem mais de um equilíbrio tem sido reconhecida (NOY-MEIR, 1975, SCHEFFER *et al.*, 1993). Particularmente, muitas observações em lagos rasos levaram os ecologistas a suspeitar que estes ecossistemas podem na verdade apresentar diferentes estados estáveis (JEPPESEN *et al.*, 1990). Baseado no modelo proposto por SCHEFFER *et al.* (1993), lagos rasos podem alternar entre dois estados possíveis, um caracterizado por maior transparência da água no qual a produção primária é dominada por macrófitas submersas, e outro turbido, dominado pelo fitoplâncton. Outros lagos rasos podem ser turbidos devido a partículas não pigmentadas em suspensão (PEREZ *et al.*, 2010), e são caracterizados por um fraco desenvolvimento de macrófitas aquáticas e/ou fitoplâncton (PADISÁK & DOKULIL, 1994).

O metabolismo de lagos rasos e de reservatórios, assim como dos demais sistemas aquáticos, é regido por complexas interações tróficas onde a biomassa de cada nível trófico responde de forma positiva e proporcionalmente ao aumento na disponibilidade de recursos (controle ascendente). Por outro lado, em determinadas condições ambientais a predação sobre níveis tróficos inferiores (controle descendente) passa a ser relevante. Em sistemas com alta produtividade, por exemplo, a densidade dos consumidores pode aumentar e esses passarem a controlar os produtores primários (TREVISAN & FORSBERG, 2007), ou não (BOUVY *et al.*, 2001). No caso particular do fitoplâncton, tem sido hipotetizado que a importância relativa dos controles descendente (predação por peixes e/ou zooplâncton) e ascendente (por luz e nutrientes) mudaria com a latitude, com menor importância para o controle descendente em baixas latitudes (LAZZARO, 1997; JEPPESEN *et al.*, 1997), onde o zooplâncton de menor tamanho é predominante (LACEROT, 2010). Como zooplâncton de menor tamanho exerce menor pressão de herbivoria (LACERTOT, 2010), é menos provável que este controle (descendente) atue de maneira eficaz sobre o desenvolvimento de populações algais em regiões tropicais (LAZZARO, 1997; JEPPESEN *et al.*, 2007). Adicionalmente, o estoque de peixes planctívoros em lagos (sub)tropicais é

frequentemente dominado por espécies onívoras (aquelas que se alimentam sobre mais de um nível trófico), que se reproduzem durante todo o ano e não são controlados nem pela disponibilidade de zooplâncton ou pela predação por peixes (LAZARRO, 1997; JEPPESEN *et al.*, 2007).

2.2 PARTIÇÃO DE CARBONO NO PLÂNCTON: ESTRUTURA E CONTROLE DE COMUNIDADES PELÁGICA

Vários estudos têm avaliado como a biomassa, expressa em carbono, está distribuída entre os compartimentos do plâncton nos sistemas aquáticos de águas doces tanto em regiões temperadas (AUER *et al.*, 2004; HAVENS *et al.*, 2007) quanto tropicais (SILVA *et al.*, 2014, DOMINGUES *et al.*, 2017). Ambientes dulciaquícolas tropicais são particularmente importantes nos ciclos biogeoquímicos globais, uma vez que são responsáveis por aproximadamente 60% da emissão total de carbono das águas continentais (AUFDENKAMPE *et al.* 2011). A disponibilidade de recursos e os processos de predação são relevantes para o entendimento do fluxo de energia nos ambientes aquáticos, com consequências sobre as flutuações na composição e biomassa das comunidades.

Nos anos 80, a compreensão sobre a estrutura de teias tróficas pelágicas mudou de maneira substancial. O conceito clássico de cadeia alimentar fitoplâncton – zooplâncton foi complementado pelo conceito de “alças microbianas” (*microbial loop*), que sugere a importância do picoplâncton autotrófico, heterotrófico e protozoários como papel primário de produção e mineralização de nutrientes, contribuindo para a manutenção da matéria orgânica na região pelágica, transferindo-a para os níveis tróficos superiores (AZAM *et al.*, 1983). É crescente o número de estudos sobre o funcionamento de redes alimentares pelágicas que incluem protozoários e bactérias. Poucos estudos, no entanto, incluem todos os componentes da rede trófica pelágica, os quais são, em sua maioria, provenientes de regiões temperadas. Dessa forma, são ainda insuficientes os dados para comparação de comunidades planctônicas que incluam as alças microbianas em regiões tropicais com regiões temperadas (AUER *et al.*, 2004).

A importância relativa das alças microbianas decai com o aumento do estado trófico, sendo a ciclagem de nutrientes pelas alças microbianas menos significativa em lagos eutróficos (PORTER *et al.*, 1985). A complexidade da alça microbiana pode não importar muito do ponto de vista do fluxo de energia para níveis tróficos superiores, a não ser que uma grande fração do carbono bacteriano seja usada por grandes cladóceros que, por sua vez, servem de alimento para peixes (WYLIE & CURRIE, 1991). Em outras palavras, a importância da alça microbiana em determinado ambiente dependerá da eficiência de conversão do protoplasma bacteriano em biomassa por parte de seus consumidores (KALFF, 2002).

Os produtores primários no ambiente pelágico são representados pelo fitoplâncton em suas diferentes frações de tamanho: picofitoplâncton (< 2 μm), nanofitoplâncton (2-20 μm) e microfitoplâncton (20-200 μm) (SIEBURTH, SMETACEK & LENZ, 1978). Suas taxas de crescimento são controladas, sobretudo, por recursos (luz e nutrientes, REYNOLDS, 2006) e, também pela herbivoria, dependendo, do grupo taxonômico e hábito alimentar do zooplâncton herbívoro dominante que interage com a comunidade fitoplanctônica e/ou populações fitoplanctônicas dominantes (BOUVY *et al.*, 2001; KÂ *et al.*, 2012, OBERHAUS *et al.*, 2007). Ciliados e flagelados heterotróficos também podem preda o fitoplâncton, sobretudo de menor tamanho, e também o picoplâncton seja ele autotrófico (picofitoplâncton; cianobactérias e eucariontes), ou heterotrófico (bactérias).

O picofitoplâncton engloba pequenas (variação de tamanho: 0.2 μm a 2 μm) picocianobactérias e eucariontes autotróficos (CALLIERI *et al.*, 2007), e está distribuído ao redor do mundo em todos os tipos de lagos e oceanos, com estado trófico variável (STOCKNER & ANTIA, 1986). Muitos autores já documentaram a importância da atividade do picofitoplâncton para a produção primária global de ecossistemas aquáticos (CRAIG, 1985; STOCKNER & ANTIA, 1986), inclusive tropicais (CALLIERI & STOCKER, 2002). Esta comunidade tem grande importância no fluxo de carbono em oceanos e muitos lagos: em lagos ultraoligotróficos, de 50% a 70% do carbono fixado anualmente foi atribuído a organismos que passaram por filtro de 1 μm a 2 μm (CARON *et al.*, 1985). A estrutura do PPP em lagos é regulada por diferentes fatores que foram discutidos por CALLIERI (2008) em sua revisão sobre o picofitoplâncton. Entre eles, os mais importantes são o estado trófico, o regime térmico,

tempo de retenção da água, nutrientes, condições de luminosidade, morfometria do lago e relações bióticas. Aparentemente, o picoplâncton autotrófico eucarionte substituiu progressivamente as picocianobactérias ao longo de um gradiente trófico (CALLIERI & STOCKNER, 2002). Em ambientes oligotróficos, o picoplâncton assume importante papel, especialmente quando a comunidade fitoplanctônica é composta por indivíduos de maior tamanho e não palatável ao zooplâncton, como dinoflagelados, cianobactérias coloniais e diatomáceas em cadeia ou agrupadas (KALFF, 2002). SARMENTO (2012) e DOMINGUES *et al.* (2016), em seus estudos de ambientes tropicais, reforçam a ideia de que há uma relação inversa entre estado trófico e contribuição do picoplâncton para o estoque de carbono planctônico

As bactérias heterotróficas ou picoplâncton heterotrófico são controladas por recursos (carbono orgânico dissolvido, DOC - autóctone e alóctone - e fósforo inorgânico dissolvido, P). Quando em condições de escassa disponibilidade de P, o picoplâncton heterotrófico compete com o fitoplâncton, podendo modificar a clássica relação direta entre bactérias e algas planctônicas (KALFF, 2002). Diversos estudos têm evidenciado o acoplamento positivo da abundância e biomassa do bacterioplâncton com a abundância e biomassa fitoplanctônica, uma vez que a produção de DOC lábil, excretado pelo fitoplâncton ou liberado após a lise celular é excelente fonte de carbono para as bactérias (FENCHEL, 2008). ROLAND *et al.* (2010), em estudo sobre ambientes aquáticos continentais, sugerem que fatores ecológicos inerentes a cada ecossistema (temperatura, estado trófico, característica de fluxo – lântico ou lótico) são mais importantes que as diferenças latitudinais no direcionamento da relação entre bactérias e algas e que numa perspectiva global, a comparação entre ambientes aquáticos continentais (sub)tropicais e temperados, mostra uma menor proporção do carbono fitoplanctônico sendo transformado em carbono bacteriano nos trópicos.

Além dos produtores primários, os consumidores na região pelágica de lagos e reservatórios têm importante papel sobre o *pool* de carbono pelágico. O zooplâncton de águas continentais varia de tamanho desde protozoários e flagelados com máxima dimensão linear inferior a 2 μm até grandes crustáceos com alguns centímetros. O macrozooplâncton ($> 200 \mu\text{m}$) compreende principalmente os microcrustáceos (cladóceros e copépodos), e o microzooplâncton ($<200 \mu\text{m}$) compreende os rotíferos e estágios larvais de copépodos (náuplios e copepoditos), assim como protozoários formados por flagelados heterotróficos e ciliados (protozooplâncton). Por razões tanto

taxonômicas quanto analíticas o protozooplâncton é estudado separadamente dos demais componentes do zooplâncton (KALFF, 2002). Além da categorização por tamanho e por grande grupo filogenético, o zooplâncton pode ser categorizado à luz de uma abordagem funcional, embora deva ser visto apenas como uma aproximação de seu hábito alimentar. Assim, de acordo com seu tamanho e hábito alimentar (LOVERDE-OLIVEIRA *et al.*, 2009) pode ser dividido em: pequenos filtradores (rotíferos, náuplios e copepoditos), médios filtradores (copépodos calanoidas e cladóceros) e onívoros-carnívoros (copépodos ciclopoidas).

Rotíferos, flagelados heterotróficos e ciliados constituem a principal forma de se disponibilizar a produção picoplantônica aos níveis tróficos superiores, incluindo os peixes (KALFF, 2002), constituindo assim recursos (controle ascendente) para cladóceros e copépodos (HWANG & HEATH, 1997). Rotíferos são importantes membros de comunidades zooplantônicas em ambientes de água doce. Eles são conhecidos por desempenhar um importante papel no fluxo de energia de lagos e reservatórios, e inúmeros estudos indicam a importância de rotíferos como consumidores primários (DUMONT, 1994; PILARSKA, 1977; POURRIOT, 1977; WALZ, 1995; SARTORI *et al.*, 2009). Rotíferos parecem se desenvolver melhor em condições eutróficas (GULATI, 1990; GULATI *et al.*, 1992; BONECKER & AOYAGUI, 2005) sendo capazes de alcançar altas densidades populacionais rapidamente, quando grandes, espécies zooplantônicas competitivamente superiores como *Daphnia* são raras ou ausentes (GILBERT, 1988), o que é bastante frequente em ambientes tropicais (SARMA *et al.*, 2005), onde comunidades planctônicas incluem rotíferos como um importante componente (KÂ *et al.*, 2006). Ocorrem frequentemente em associação com cianobactérias (BOUVY *et al.*, 2001; LEONARD & PAERL, 2005). Os rotíferos também ocupam uma posição intermediária na rede trófica, tendo integrantes do macrozooplâncton como principais predadores e os ciliados, flagelados, nanofitoplâncton, picofitoplâncton e bacterioplâncton como potenciais presas (FAITHFULL *et al.*, 2011).

Com relação ao protozooplâncton, os ciliados estão entre os potenciais controladores de flagelados e picoplâncton (ZINGEL *et al.*, 2007). Os flagelados heterotróficos exercem importante papel no metabolismo de ecossistemas aquáticos, devido a seu reduzido tamanho, altas taxas metabólicas (FENCHEL, 1982) e por

atuarem na remineralização de nutrientes. Além disso, são um dos principais consumidores do picoplâncton autotrófico (PERNTHALER *et al.*, 1996) e heterotrófico (bacterioplâncton; SIMEK *et al.*, 1999). De maneira geral, tem sido evidenciada uma relação positiva entre flagelados heterotróficos e o estado trófico do ambiente, sendo registradas as maiores biomassas e maiores tamanhos celulares desses organismos nos ambientes hipereutróficos (AUER *et al.*, 2004).

A atividade do zooplâncton multicelular, o metazooplâncton (rotíferos, cladóceros e copépodos), é importante para a ciclagem de nutrientes e para a produção de substratos orgânicos dissolvidos para as bactérias, além de agir negativamente sobre a comunidade protozooplanctônica (JÜRGENS, SKIBBE & JEPPESEN., 1999). Uma comunidade com dominância de rotíferos produz um controle descendente sobre a rede trófica microbiana, especialmente sobre pequenos ciliados e flagelados heterotróficos, assim como sobre o picoplâncton autotrófico e heterotrófico (JÜRGENS & JEPPESEN, 2000).

O suprimento de nutrientes pode influenciar a estrutura das comunidades pelágicas e, conseqüentemente, interferir nas interações entre seus componentes. Mudanças estruturais na teia trófica podem resultar numa mudança de controle ascendente para descendente em alguns grupos, como por exemplo os nanoflagelados heterotróficos (WEISSE, 1991). Níveis tróficos inferiores são afetados mais diretamente pelo controle ascendente que níveis tróficos superiores, entretanto sua resposta a mudanças no controle ascendente é menos pronunciada (MCQUEEN *et al.*, 1986; SANDERS *et al.*, 1992). PORTER *et al.* (1988) estabeleceram que a importância relativa da cadeia microbiana decai com o aumento do estado trófico e que reciclagem de nutrientes dentro da própria cadeia microbiana é menos significativa nas altas concentrações de nutrientes encontradas em lagos eutróficos.

2.3 BIOMANIPULAÇÃO E CONTROLE DE CIANOBACTÉRIAS

A biomanipulação pode ser definida como o processo de intervir deliberadamente em um determinado nível da estrutura trófica do ambiente, identificar

as mudanças em cascata decorrentes desta intervenção e obter informações sobre as respostas dos organismos sob diferentes condições ambientais (LAMMENS *et al.*, 1990; PERROW *et al.*, 1997; BENDORFET *et al.*, 2000). Segundo Shapiro *et al.* (1975), a eficiência do uso de biomanipulação na restauração de lagos consiste na premissa básica de que a remoção de consumidores secundários (peixes planctívoros) - através da adição de consumidores terciários (peixes piscívoros) ou remoção mecânica (pesca) - permite o aumento de grandes herbívoros generalistas (por exemplo, *Daphnia*) do zooplâncton, para controlar o fitoplâncton. Muitos trabalhos têm sido publicados empregando técnicas de biomanipulação para o controle de proliferação excessiva de cianobactérias/algas pelo incremento na biomassa e pressão de herbivoria do zooplâncton (AN *et al.*, 2010; CHISLOCK, 2013; WILSON & CHISLOCK, 2013).

Cianobactérias são componentes naturais do fitoplâncton, encontradas nos mais variados tipos de ambientes, sendo capazes de frequentemente formar florações que atingem elevada biomassa (SIVONEN *et al.*, 1999). Algumas espécies de cianobactérias são capazes de produzir toxinas, conhecidas como cianotoxinas, cujas funções ecológicas ainda não estão definidas com precisão, mas que podem causar intoxicações em humanos (ZANCHETT & OLIVEIRA-FILHO, 2013) e morte de animais (HILBORN & BEASLEY, 2015). Registros de florações de cianobactérias produtoras de toxinas tem aumentado com a degradação dos ecossistemas de água doce ao redor do mundo (KAEBERNICK & NEILAN, 2001; WATSON *et al.*, 2015; PICK, 2016). Assim, a contaminação da água por cianotoxinas constitui um sério problema de saúde pública e demanda investimento em técnicas de manejo adequadas, principalmente em reservatórios urbanos, como o Reservatório do Camorim, onde a água é usada tanto para fins de abastecimento, lazer e valorização cênica da paisagem.

Biomanipulação de escala ecossistêmica tem sido usada para demonstrar respostas limite em lagos rasos (HANSON & BUTLER, 1994; JEPPESEN *et al.*, 1997; SCHEFFER, 1998). Frequentemente estes estudos implementam uma abordagem de remediação para melhorar a qualidade da água prejudicada pela dominância do fitoplâncton, alta turbidez e altos níveis de nutrientes. Em alguns casos, a introdução de peixes piscívoros e/ou remoção de planctívoros induzem cascatas tróficas, indiretamente afetando mudanças na produção primária (HANSON & BUTLER, 1994; CARPENTER *et al.*, 2011). Esforços de remediação através de biomanipulação de lagos rasos e túrbidos pode ser mascarada pela histerese da carga interna de fósforo

(JEPPESEN *et al.*, 2005). Assim, tem sido sugerido que a redução dramática de carga internas e/ou externas de nutrientes são necessárias para permitir que a manipulação do controle descendente (*top-down*) sustentem um estado de águas claras uma vez que o sistema foi perturbado (MCQUEEN, 1998; JEPPESEN *et al.*, 2007),

A manipulação dos níveis tróficos representa uma técnica complexa, que requer aplicação de métodos específicos, mas que geralmente apresenta um custo relativamente baixo diante da quantidade e qualidade de informações obtidas através do uso dessa ferramenta (FONSECA, 2001). Através do emprego de técnicas de biomanipulação é possível identificar e implementar as soluções mais viáveis para desacelerar o processo de eutrofização nos ambientes aquáticos, sendo inclusive com custo menor do que outras técnicas de reabilitação de ambientes aquáticos, principalmente as que se utilizam da remoção de nutrientes (GRIMM & BACKX, 1990; GULATI *et al.*, 1990; GOLDYN *et al.*, 1997). De modo geral, os processos de biomanipulação podem seguir dois caminhos principais: ascendente (*bottom-up*) ou descendente (*top-down*). Nas manipulações do tipo ascendente o controle (intervenção) é realizado na base da cadeia alimentar, particularmente na disponibilidade de nutrientes do ambiente, o que é determinante para a dinâmica de níveis tróficos superiores. Já nas manipulações descendentes, os organismos de níveis tróficos superiores, são alvo de manipulações que inferem em níveis tróficos inferiores, traduzindo-se em cascatas tróficas (HORPPILA, 1998).

A biomanipulação de níveis tróficos tem sido usada em grande escala (JEPPESEN *et al.*, 1990; GULATI *et al.*, 1990) e buscam reduzir os problemas resultantes da eutrofização artificial em ambientes onde a água é usada para abastecimento humano, inclusive no Brasil (BEZERRA-NETO, 2001; MOTTA & UIEDA, 2002). MARTINEZ & PIZARRO (1995) relataram como espécies fitoplanctônicas responderam positivamente à maior disponibilidade de nutrientes na água e como a manipulação experimental do zooplâncton surtiu efeitos diretos e indiretos sobre a biomassa do fitoplâncton. O controle de florações indesejadas de espécies fitoplanctônicas, particularmente de cianobactérias tóxicas tem sido o objetivo central de muitas investigações nesse âmbito, muitos deles mostrando o importante papel desempenhado pelo zooplâncton como fator de controle da densidade do fitoplâncton em ambientes utilizados pelo homem (MARESOVIC & PUCHER-PETKOVIC, 1991; BEZERRA-NETO, 2001). Em ambientes tropicais e subtropicais,

o potencial de organismos zooplanctônicos na redução de cianobactérias não é bem compreendido até o momento (JEPPESSEN *et al.*, 2005; GER *et al.*, 2014).

3. JUSTIFICATIVA

A qualidade da água de muitos reservatórios no Sudeste do Brasil está comprometida devido ao alto aporte de nutrientes, metais tóxicos e constantes florações de cianobactérias (MARINHO & HUSZAR, 2002; SOARES *et al.*, 2009, RANGEL *et al.*, 2012). Há uma lacuna no conhecimento da ecologia de comunidades, que se reflete sobre a estrutura e função dos ecossistemas no âmbito da transferência de matéria e energia em sistemas aquáticos continentais tropicais e isto se traduz em uma urgente necessidade de aprofundamento nos estudos sobre os componentes das redes tróficas microbianas e sua interface com a rede trófica clássica em regiões tropicais.

Apesar do número expressivo de estudos no Brasil sobre a ecologia do fitoplâncton em reservatórios, novas pesquisas são necessárias para a implantação de ações de gerenciamento que protejam, conservem e ampliem os usos múltiplos e a vida útil dos reservatórios. São importantes observações integradas com desenvolvimento de estudos experimentais e abordagens teóricas, com transferência de conhecimento básico para aplicação imediata e em longo prazo.

Compreender os fatores reguladores de florações potencialmente tóxicas em reservatórios é de fundamental importância para o controle da qualidade da água em sistemas aquáticos em geral, sobretudo naqueles que, como o Reservatório do Camorim, serve para o abastecimento humano.

Principalmente em regiões tropicais, faz-se necessário o investimento em estudos com abordagem experimental que venham a esclarecer os efeitos e a importância das mais diferentes comunidades aquáticas na promoção de condições ambientais favoráveis ao uso sustentável dos recursos hídricos e/ou preservação de biodiversidade.

4. ÁREA DE ESTUDO

Totalizando pouco mais de 12.500 ha de área coberta por vegetação típica da Mata Atlântica e portador do ponto mais alto da cidade do Rio de Janeiro, o Pico da Pedra Branca com 1.204 m de altitude, no Parque Estadual da Pedra Branca (PEPB) passou, gradativamente, a vincular a proteção e conservação de seus domínios com eficiência de suas funções basilares. Em 1988, as autoridades municipais criaram a Área de Proteção Ambiental (APA) da Pedra Branca em função do quadro ambiental em altos níveis de devastação, de invasão e de poluição.

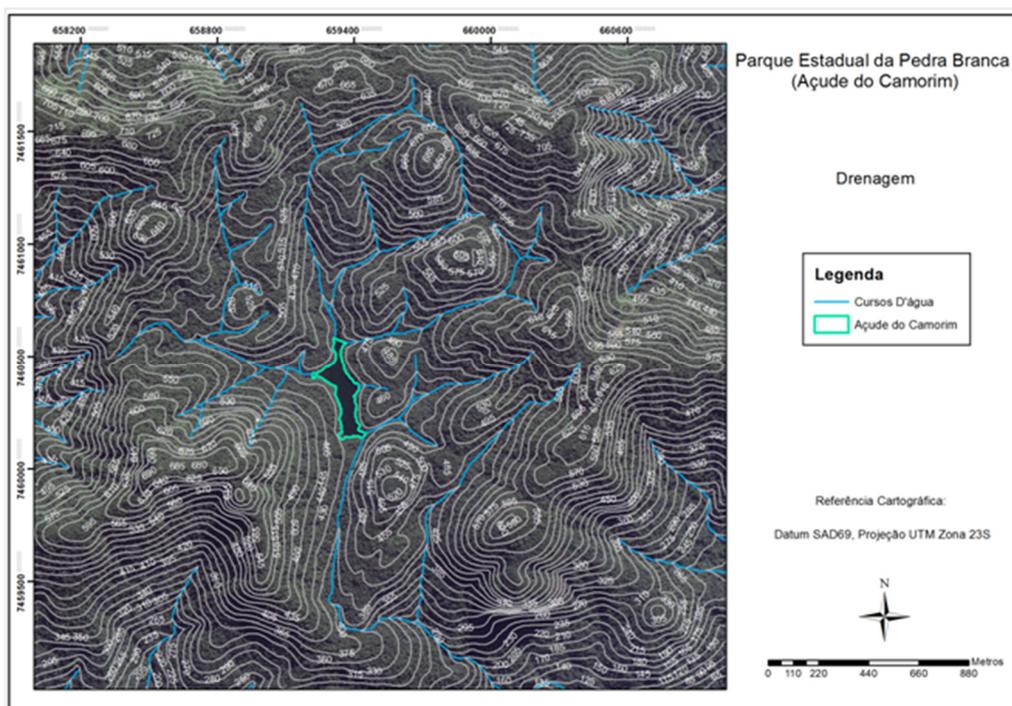


Figura 1 - Mapa da Bacia de Drenagem do Reservatório do Camorim. Fonte: Newton Magalhães

Hoje o Parque é uma área de proteção integral de responsabilidade do Instituto Estadual do Ambiente (INEA). O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é do tipo Aw, quente, úmido e com inverno seco, por apresentar: temperatura média do ar do mês mais frio (julho) de 22.9°C, do mês mais quente (fevereiro) de 29.7°C, precipitação <60mm no mês mais seco e precipitação total anual <2500mm.

Localizado na vertente sudeste do maciço da Pedra Branca a 436 metros de altitude, o Reservatório do Camorim (Figura 2b, Tabela 1) integra o PEPB. A represa do Camorim foi construída pelo engenheiro Sampaio Correia, tendo como engenheiro-chefe da Divisão Técnica, o Dr. Henrique Novaes. O objetivo era abastecer de água a região de Jacarepaguá. A Represa recebe as águas de um conjunto de rios (Figura 1), dos quais o principal, o Rio Camorim, tem 6,5 quilômetros de extensão, indo desaguar na Lagoa de Camorim, na Baixada de Jacarepaguá (Figura 2a). Camorim é o nome indígena de robalo, peixe do mar que invadia as águas calmas da lagoa para desovar (INEPAC, 2006).

Tabela 1 - Principais características físicas do Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ)

Característica Física	Reservatório do Camorim
Bioma	Mata Atlântica
Latitude	22°57'31,73"S
Longitude	43°26'45,28"W
Estado	Rio de Janeiro
Principal Tributário	Rio Camorim
Altitude (m)	436
Ano da Construção	1908
Profundidade máxima (m)	4.5
Profundidade média (m)	1.8
Temperatura do ar média (°C)*	27.4
Precipitação anual (mm)*	1897

*Fonte: <http://alertario.rio.rj.gov.br/download/dados-meteorologicos/>

As águas do reservatório do Camorim escoam por uma escada hidráulica de declividade acentuada para uma pequena estação de tratamento da CEDAE (Unidade de Tratamento do Camorim) que fica situada na sede do PEPB (INEPAC, 2006) a uma vazão média de 60 litros por segundo. Após tratamento, a água abastece aproximadamente 20 mil habitantes das proximidades (CEDAE, 2010).

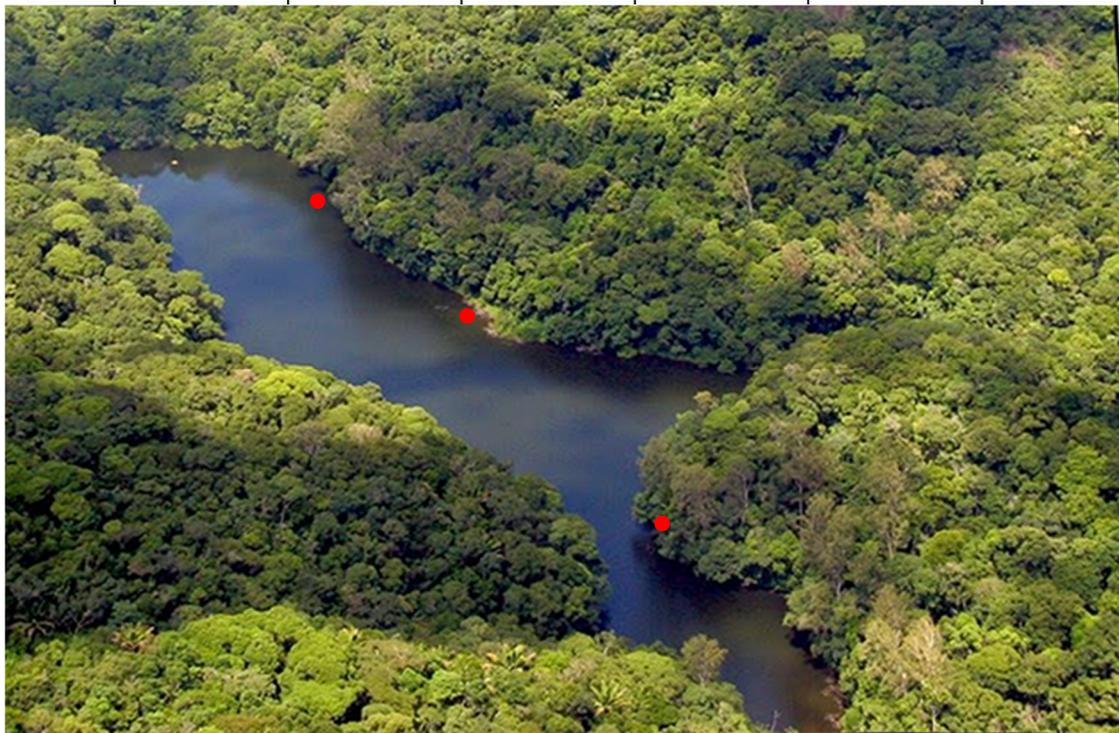
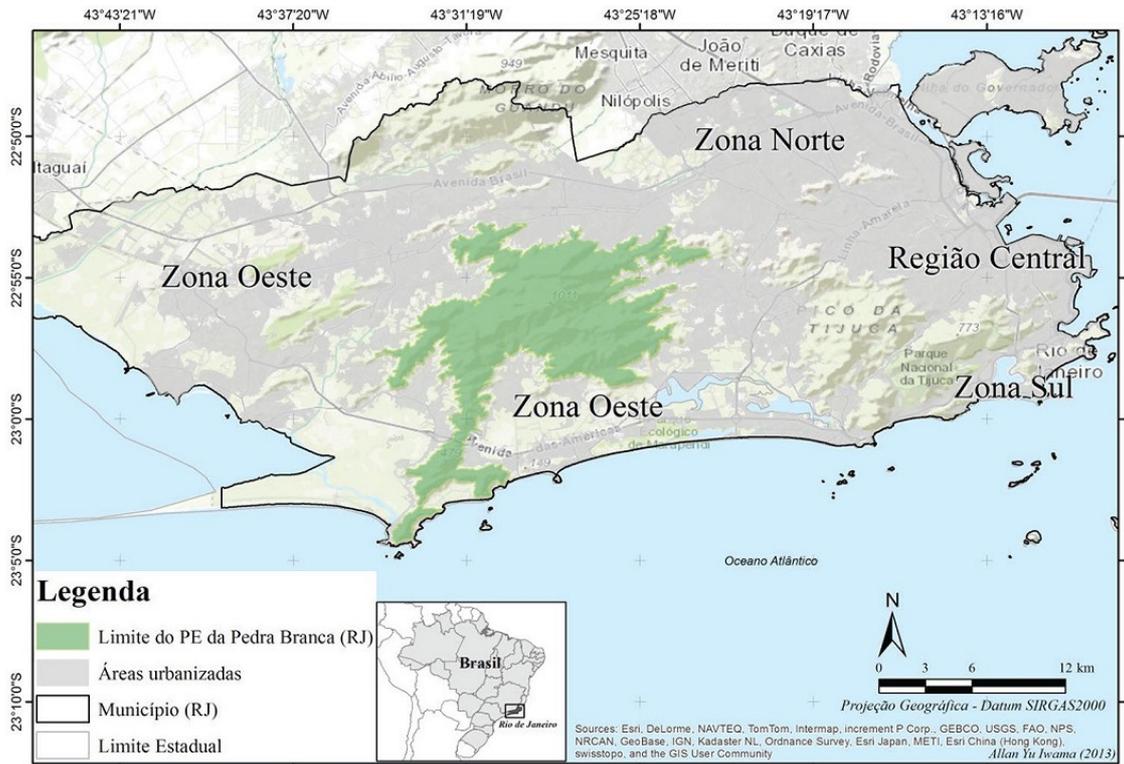


Figura 2 – (a) Limites do Parque Estadual da Pedra Branca; (b) imagem aérea do Reservatório do Camorim, em vermelho pontos de coleta. Fontes: a) Yu Ywama, Lima & Pellin (2014) b) https://2.bp.blogspot.com/sDryDSd9Fxo/V7Ep5iApETI/AAAAAAAAA1Fo/Ag7y7o wgeU4V8_Q0Eswlh4Ju4_N_& pT4QCLcB/s1600/36_1.png

5. HIPÓTESES E OBJETIVOS DA TESE

5.1 HIPÓTESES

5.1.1 CAPITULO 1

O Reservatório do Camorim, por ser um reservatório raso (profundidade média de 1,8m) e tropical apresenta, durante maior parte do ano, condições favoráveis à dominância por cianobactérias. Por ser um ambiente eutrófico numa região de altas temperaturas médias, serão observadas florações de cianobactérias frequentes e duradouras ao longo de todo o ano. Muito da heterogeneidade na estrutura e dinâmica de populações fitoplanctônicas deste ecossistema será atribuída a diferenças sazonais na natureza dos fatores de controle ascendente e descendente.

5.1.2 CAPITULO II

Por ser um sistema tropical e eutrófico, no Reservatório do Camorim serão observadas: altas concentrações de carbono planctônico total, com significativa fração deste a cargo do fitoplâncton e de pequenos filtradores (rotíferos) + protozooplâncton (ciliados e flagelados heterotróficos); limitação dos compartimentos superiores da cadeia trófica do Reservatório do Camorim e dentre os consumidores, predominância de pequenos filtradores - rotíferos e protozooplâncton; pequena contribuição do picofitoplâncton para o estoque de carbono da biota planctônica e, também, relação direta entre o conteúdo em carbono do fitoplâncton e do bacterioplâncton.

5.1.3 CAPITULO III

Se *Daphnia* puder afetar negativa e fortemente cianobactérias pela pressão de herbivoria, haverá diminuição significativa das biomassas de *C. raciborskii* com a adição

de *Daphnia*, sendo essa diminuição proporcional à densidade de organismos adicionados e, obrigatoriamente, não serão detectadas diferenças entre controle/tratamentos quanto a disponibilidade de nutrientes. Por outro lado, se *Daphnia* puder afetar positiva e fortemente cianobactérias através de interferências na disponibilidade relativa de N e P, haverá aumento significativo das biomassas de *C. raciborskii* com adição de *Daphnia*, esse aumento será proporcional à densidade de organismos adicionados e, obrigatoriamente, serão detectadas diferenças entre controle/tratamentos quanto a disponibilidade de nutrientes. Se detectado efeito negativo e significativo de *Daphnia* sobre as populações de *C. raciborskii*, a presença de peixes planctívoros/omnívoros levará ao declínio desse controle *top-down* exercidos por estes cladóceros.

5.2 OBJETIVOS GERAIS

5.2.1 CAPÍTULO I

O objetivo deste capítulo foi medir, quinzenalmente durante um ano (2012-2013), variáveis relacionadas à disponibilidade de luz e nutrientes (controle ascendente), assim como biomassas zooplânctônicas (controle descendente), em três regiões distintas do Reservatório do Camorim (Rio de Janeiro, Brasil) com intuito de estabelecer uma visão espaço-temporal integrada do controle ascendente e descendente da estrutura e biomassa fitoplânctônica do reservatório em questão.

5.2.2 CAPÍTULO II

Reconhecer os padrões da partição do carbono entre os componentes da teia trófica pelágica (de bactérias ao zooplâncton) e seus fatores controladores, utilizando de dados obtidos quinzenalmente durante um ano (2012-2013) em um reservatório eutrófico raso tropical (Reservatório do Camorim, Rio de Janeiro, Brasil).

5.2.3 CAPÍTULO III

Avaliar, através da realização de um experimento de mesocosmos *in situ*, o efeito da adição de grandes herbívoros do zooplâncton exóticos (*Daphnia laevis*) no controle de cianobactérias potencialmente tóxicas (*Cylindrospermopsis raciborskii*) e o efeito de peixes na modulação deste controle em um reservatório eutrófico raso tropical (Reservatório do Camorim) visando contribuir para elaborações de planos futuros de manejo para o ambiente estudado.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AN, K.G.; LEE, J.Y.; KUMAR, H.K.; LEE, S.J.; HWANG, S.J.; KIM, S.J.; PARK, Y.S.; SHIN, K.H.S. & PARK, H.Y. 2010. Control of algal scum using top-down biomanipulation approaches and ecosystem health assessments for efficient reservoir management *Water, Air, Soil Pollut.*, 205 (1-4): 3-24
- AUER, B.; ELZER, U. & ARNDT, H. 2004. Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation. *Journal of Plankton Research* 26(6): 679-709
- AUFDENKAMPE AK, MAYORGA E, RAYMOND PA ET AL. 2011. Riverine coupling of biogeochemical cycles between land, oceans, and atmosphere. *Front. Ecol. Environ.* 9:53–60.
- AZAM, F., FENCHEL, T., FIELD, J.G., GRAY, J.S., MEYER-REIL, L.A., & THINGSTAD, F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine ecology progress series*, 257-263.
- BATTIN, T.J., *et al.* 2008. Biophysical controls on organic carbon fluxes in fluvial networks. *Nat. Geosci.* 1: 95–100.
- BENNDORF, J. 1995. Possibilities and limits for controlling eutrophication by biomanipulation. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 80:519-534.
- BENNDORF, J.; WISSEL, B.; SELL, A.F.; HORNIG, U.; RITTER, P.; BÖING, W. 2000. Food web manipulation by extreme enhancement of piscivory: an invertebrate predator compensates for the effects of planctivorous fish on a plankton community. *Limnologica*, 30: 235-245.
- BEZERRA-NETO, J. F. 2001. A influência da larva de Chaoborus (Insecta: Diptera) na distribuição espacial da comunidade zooplancônica na Lagoa do Nado, Belo Horizonte-MG. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG.

- BONECKER, C.C., & AOYAGUI, A.S.M. 2005. Relationships between rotifers, phytoplankton and bacterioplankton in the Corumbá reservoir, Goiás State, Brazil. In: *Rotifera X* (pp. 415-421). Springer Netherlands.
- BOUVY, M., PAGANO, M., & TROUSSELLIER, M. 2001. Effects of a cyanobacterial bloom (*Cylindrospermopsis raciborskii*) on bacteria and zooplankton communities in Ingazeira reservoir (northeast Brazil). *Aquatic Microbial Ecology*, 25(3), 215-227.
- CALLIERI, C. 2008. Picophytoplankton in freshwater ecosystems: the importance of small-sized phototrophs. *Freshwater reviews*, 1(1), 1-28.
- CALLIERI, C., & STOCKNER, J.G. 2002. Freshwater autotrophic picoplankton: a review. *Journal of Limnology*, 61(1), 1-14.
- CALLIERI, C., MODENUTTI, B., QUEIMALINOS, C., BERTONI, R., & BALSEIRO, E. 2007. Production and biomass of picophytoplankton and larger autotrophs in Andean ultraoligotrophic lakes: differences in light harvesting efficiency in deep layers. *Aquatic Ecology*, 41(4), 511-523
- CARON, D. A., GOLDMAN, J. C., ANDERSEN, O.K., & DENNETT, M.R. (1985). Nutrient cycling in a microflagellate food chain: II. Population dynamics and carbon cycling. *Marine Ecology Progress Series*, 243-254.
- CARPENTER, S.R. & LODGE, D.M. 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*. 26: 341-370
- CARPENTER, S.R., STANLEY, E.H., & VANDER ZANDEN, M.J. 2011. State of the world's freshwater ecosystems: physical, chemical, and biological changes. *Annual review of Environment and Resources*, 36, 75-99.
- CEDAE, 2010. Camorim: Relatório Anual. Decreto Federal 5440/2005. Ref. 2010. Informativo sobre a qualidade da água distribuída para a população do Estado do Rio de Janeiro - janeiro a dezembro de 2010. disponível em: <http://www.cedae.com.br/div/RelatoriosQualidadeAgua/2010/camorim.pdf>

- CHISLOCK, M.F., O. SARNELLE, O.; JERNIGAN, L.M. & WILSON, A.E. 2013. Do high concentrations of microcystin prevent *Daphnia* control of phytoplankton? *Water Research* 47:1961–1970.
- COLE *et al.* 2007. Plumbing the global carbon cycle: Integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems* 10: 171–184.
- CRAIG, S.R. 1985. Distribution of algal picoplankton in some European freshwaters. *Abstr. 2nd Int. Phycol. Congr*, 31.
- DEAN, W.E., & GORHAM, E. 1998. Magnitude and significance of carbon burial in lakes, reservoirs, and peatlands. *Geology* 26: 535–538.
- DOMINGUES, C.D., DA SILVA, L.H.S., RANGEL, L.M., DE MAGALHÃES, L., DE MELO ROCHA, A., LOBÃO, L.M., ... & SARMENTO, H. 2016. Microbial Food-Web Drivers in Tropical Reservoirs. *Microbial ecology*, 73(3), 505-520.
- DOWNING, J.A.; PRAIRIE, Y.T.; COLE, J.J.; DUARTE, C.M.; TRANVIK, L.; STRIEGL, R.G.; MCDOWELL, W.H.; KORTELAJINEN, P.; CARACO, N.F.; MELACK, J.M. & MIDDELBURG, J. 2006. The global abundance and distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography*, vol.51, no.5, p. 2388-2397.
- DUMONT, H.J. 1994. On the diversity of the Cladocera in the tropics. *Hydrobiologia*, 272(1), 27-38.
- FAITHFULL, C.L., HUSS, M., VREDE, T., & BERGSTRÖM, A.K. 2011. Bottom–up carbon subsidies and top–down predation pressure interacts to affect aquatic food web structure. *Oikos*, 120(2), 311-320.
- FENCHEL, T. 1982. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as consumers of bacteria. *Marine Ecology Progress Series* 9: 35–42.
- FENCHEL, T. 2008. The microbial loop – 25 years later. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366: 99-103.
- Havens, K.; Beaver, J. & East, T. 2007.

- Plankton biomass partitioning in a eutrophic subtropical lake: comparison with results from temperate lake ecosystems. *J. Plankt. Res.*, 29(12): 1087-1097.
- FONSECA, F.O. 2001. *Olhares sobre o Lago Paranoá. 1ª ed., Secretaria de Meio Ambientes e Recursos Hídricos*, Brasília, DF
- GER, K.A.; HANSSON, L. A.; LÜRLING, M. 2014. Understanding cyanobacteria-zooplankton interactions in a more eutrophic world. *Freshwater Biol.*, 59 (9):1783-1798
- GILBERT, J.J. 1988. Suppression of rotifer populations by Daphnia: a review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnology and Oceanography*, 33(6): 1286-1303.
- GOLDYN, R.; KOZAK, A.; ROMANOWICZ, W. 1997. Food-web manipulation in the Maltanski reservoir. *Hydrobiologia*, 342: 327-333.
- GRIMM, M.P.; BACKX, J.J.G.M. 1990. The restoration of shallow eutrophic lakes and the role of northern pike aquatic vegetation and nutrient concentration. *Hydrobiologia*, 200: 557-566.
- GULATI, R.D. 1990. Zooplankton structure in the Loosdrecht lakes in relation to trophic status and recent restoration measures. In: *Trophic Relationships in Inland Waters* (pp. 173-188). Springer Netherlands.
- GULATI, R.D., OOMS-WILMS, A.L., VAN TONGEREN, O.F.R., POSTEMA, G., & SIEWERTSEN, K. 1992. The dynamics and role of limnetic zooplankton in Loosdrecht lakes (The Netherlands). In: *Restoration and Recovery of Shallow Eutrophic Lake Ecosystems in The Netherlands* (pp. 69-86). Springer Netherlands.
- GULATI, R.D.; LAMMENS, E.H.R.R.; MEIJER, M.L. & VAN DONK, E. 1990. *Biomanipulation - Tool for water management*. (Gulati, R. D.; Lammens, E. H. R. R.; Meijer, M. L.; van Donk, E., Eds.). Kluwer Academic Publishers, Boston, 628.
- HANSON, M.A., & BUTLER, M.G. 1994. Responses to food web manipulation in a shallow waterfowl lake. *Hydrobiologia*, 279(1), 457-466.

- HAVENS, K.; BEAVER, J. & EAST, T. 2007. Plankton biomass partitioning in a eutrophic subtropical lake: comparison with results from temperate lake ecosystems. *J. Plankt. Res.*, 29(12): 1087-1097.
- HILBORN, E.D.; BEASLEY, V.R. 2015. One health and cyanobacteria in freshwater systems: animal illnesses and deaths are sentinel events for human health risks. *Toxins*, 7 (4): 1374-1395
- HOLLING, C. S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics*,4(1), 1-23.
- HORPPILA, J. 1998. Top-down or bottom-up effects by fish: issues of concern in biomanipulation of lakes. *Restoration Ecology*, 6: 20-28.
- HWANG, S.J., & HEATH, R.T. 1997. The distribution of protozoa across a trophic gradient, factors controlling their abundance and importance in the plankton food web. *Journal of Plankton Research*, 19(4), 491-518.
- INEPAC 2006. Instituto Estadual do Patrimônio Cultural Secretaria de Estado de Cultura - RJ Inventário de Identificação dos Reservatórios da CEDAE. Disponível em: http://www.inepac.rj.gov.br/application/assets/img//site/21_ficha_camorim.pdf acesso em: 20 de fevereiro 2018
- JEPPESEN, E.; JENSEN, J.P.; KRISTENSEN, P.; SONDERGAARD, M.; MORTENSEN, E.; SORTKJAER, O.; OLRİK, K. 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes: threshold levels, longterm stability and conclusions. *Hydrobiologia*, 200-201: 275.
- JEPPESEN E., SØNDERGAARD M., MEERHOFF M., LAURIDSEN, T.L. & JENSEN. J.P. 2007. Shallow lake restoration by nutrient loading reduction—some recent findings and challenges ahead. *Hydrobiologia* 584 (1), 239-252
- JEPPESEN, E., JENSEN, J.P, JENSEN, C. *et al.* 2003. The impact of nutrient state and lake depth on top-down control in the pelagic zone of lakes: a study of 466 lakes from the temperate zone to the Artic. *Ecosystems*. 6:313-325.

- JEPPESEN, E., JENSEN, J.P, SONDERGAARD, M. *et al.* 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*. 342/343: 151-164.
- JEPPESEN, E., SØNDERGAARD, M., JENSEN, J. P., HAVENS, K. E., ANNEVILLE, O., CARVALHO, L., ... & GERDEAUX, D. (2005). Lake responses to reduced nutrient loading—an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology*, 50(10), 1747-1771.
- JEPPESEN, E., SØNDERGAARD, M., MAZZEO, N., MEERHOFF, M., BRANCO, C. C., HUSZAR, V., & SCASSO, F. (2005). Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes. *Restoration and Management of Tropical Eutrophic Lakes*, 341-359
- JEPPESEN, E.; LAURIDSEN, T.L.; KAIRESALO, T. & PERROW. M.R. 1998. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton interactions in lakes. *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*, 91-114
- JÜRGENS K. & JEPPESEN E. 2000 The impact of metazooplankton on the structure of the microbial food web in a shallow, hypertrophic lake. *Journal of Plankton Research*, 22, 1047–1070
- JÜRGENS K., SKIBBE O. & JEPPESEN E. 1999 Impact of metazooplankton on the composition and population dynamics of planktonic ciliates in a shallow, hypertrophic lake. *Aquatic Microbial Ecology*, 17, 61–75
- KÂ, S., MENDOZA-VERA, J. M., BOUVY, M., CHAMPALBERT, G., N’GOM-KÂ, R., & PAGANO, M. 2012. Can tropical freshwater zooplankton graze efficiently on cyanobacteria? *Hydrobiologia*, 679(1), 119-138.
- KÂ, S., PAGANO, M., BÂ, N., BOUVY, M., LÉBOULANGER, C., ARFI, R. & CUOC, C. 2006. Zooplankton distribution related to environmental factors and phytoplankton in a shallow tropical lake (Lake Guiers, Senegal, West Africa). *International Review of Hydrobiology*, 91(5), 389-405
- KAEBERNICK, M & NEILAN, B.A. 2001. Ecological and molecular investigations of cyanotoxin production. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 35: 1-9

- KALFF, J. 2002. *Limnology: inland water ecosystems*
- KRINNER, G. 2003. Impact of lakes and wetlands on boreal climate. *J. Geophys. Res. Atmos.* 108: 4520
- LACEROT G.L. 2010. Effects of climate on size structure and functioning of aquatic food webs. Wageningen University and Research Center Publications, Netherlands. PhD Thesis, ISBN 978-90-8585-616-0
- LAMMENS, E. H., GULATI, R. D., MEIJER, M. L., & VAN DONK, E. 1990. The first biomanipulation conference: a synthesis. In: *Biomanipulation Tool for Water Management* (pp. 619-628). Springer Netherlands.
- LAYCOCK, W. A. 1991. Stable states and thresholds of range condition on North American rangelands: a viewpoint. *Journal of Range Management*, 427-433.
- LAZZARO, X., 1997. Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Limnologie* 26: 719–730.
- LEONARD, J. A., & PAERL, H. W. (2005). Zooplankton community structure, microzooplankton grazing impact, and seston energy content in the St. Johns river system, Florida as influenced by the toxic cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Hydrobiologia*, 537(1), 89-97.
- LEWONTIN, R.C. 1969. The meaning of stability. In: *Brookhaven symposia in biology* (Vol. 22, p. 13).
- LOVERDE-OLIVEIRA, S.; HUSZAR, V.L.M.; MAZZEO, N. & SCHEFFER, M. 2009. Hydrology- Driven Regime Shifts in a Shallow Tropical Lake. *Ecosystems*. 12: 807-819.
- MARESOVIC, I.; PUCHER-PETKOVIC, T. 1991. Eutrophication impact on the species composition in a natural phytoplankton community. *Acta Adriatica*, 32: 719-730.
- MARINHO, M.M. & HUSZAR, V.D.M. 2002. Nutrient availability and physical conditions as controlling factors of phytoplankton composition and biomass in a tropical reservoir (Southeastern Brazil). *Archiv für Hydrobiologie*, 153(3), 443-468.

- MARTINEZ, C.P.; PIZARRO, L.C. 1995. Species-specific phytoplankton responses to nutrients and zooplankton manipulations in enclosure experiments. *Freshwater Biology*, 33: 193-203.
- MAY, R.M. 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature*, 269(5628), 471-477.
- MCQUEEN, D. J., POST, J. R., & MILLS, E. L. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(8), 1571-1581.
- MCQUEEN, D.J. 1998. Freshwater food web biomanipulation: a powerful tool for water quality improvement, but maintenance is required. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 3(2), 83-94.
- MERHOFF., M.; BEKLIOGRU, M. & ROMI, B. 2010. Structure and Function of World Shallow Lakes: Proceedings from the 6th Shallow Lakes Congress, Punta del Este, Uruguay, 23-28 November, 2008 – Preface. *Hydrobiologia*. 646 (1): 1-3
- MOSS, B. 1998. *Ecology of Freshwaters, Man and Medium, Past to Future*, Blackweel, London.
- MOSS, B., MADGWICK, J & PHILLIPS, G.L. 1996. *A guide to the restoration of nutrient-enriched shallow lakes*. Broads Authority & Environment Agency, Norwich, 180 pp.
- MOTTA, R.L.& UIEDA, V.S. 2002. Avaliação de um modelo experimental para biomanipulação em riachos de fundo arenoso-lodoso. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 14: 23-33.
- NOY-MEIR, I. (1975). Stability of grazing systems: an application of predator-prey graphs. *The Journal of Ecology*, 459-481
- OBERHAUS, L., GÉLINAS, M., PINEL-ALLOUL, B., GHADOUANI, A., & HUMBERT, J. F. 2007. Grazing of two toxic *Planktothrix* species by *Daphnia pulicaria*: potential for bloom control and transfer of microcystins. *Journal of Plankton Research*, 29(10), 827-838.

- PADISÁK, J., & DOKULIL, M. 1994. Meroplankton dynamics in a saline, turbulent, turbid shallow lake (Neusiedlersee, Austria and Hungary). In: *Phytoplankton in Turbid Environments: Rivers and Shallow Lakes* (pp. 23-42). Springer Netherlands.
- PÉREZ, G. L., TORREMORELL, A., BUSTINGORRY, J., ESCARAY, R., PÉREZ, P., DIÉGUEZ, M., & ZAGARESE, H. 2010. Optical characteristics of shallow lakes from the Pampa and Patagonia regions of Argentina. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 40(1), 30-39.
- PERNTHALER J., SATTLER B., ŠIMEK K., SCHWARZENBACHER A. & PSENNER R. 1996 Top-down effects on the size-biomass distribution of a freshwater bacterioplankton community. *Aquatic Microbial Ecology*, 10, 255–263.
- PERROW, M.R.; MEIJER, M.L.; DAWIDOWICZ, P.; COOPS, H. 1997. Biomanipulation in the shallow lakes: state of the art. *Hydrobiologia*, 342: 355-365:12
- PICK, F.R. 2016. Blooming algae: a Canadian perspective on the rise of toxic cyanobacteria. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 73: 1149-1158
- PILARSKA, J. 1977. Eco-physiological studies on *Brachionus rubens* Ehrbg (Rotatoria) I. Food selectivity and feeding rate. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 24(3), 319-328.
- PINEL-ALLOUL, B., MAZUMBER, A., LACROIX, G., & LAZZARO, X. 1998. Les réseaux trophiques lacustres: structure, fonctionnement, interactions et variations spatio-temporelles. *Revue des sciences de l'eau/Journal of Water Science*, 11, 163-197.
- PORTER, K. G.; SHERR, E. B.; SHERR, B. F.; PACE, M., & SANDERS, R. W. 1985. Protozoa in planktonic food webs. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 32(3), 409-415.
- POURRIOT, R. 1977. Food and feeding habits of Rotifera. *Archiv fur Hydrobiologie Beihefte*, 8, 243-260.

- RANGEL, L.M., SILVA, L.H., ROSA, P., ROLAND, F., & HUSZAR, V.L. 2012. Phytoplankton biomass is mainly controlled by hydrology and phosphorus concentrations in tropical hydroelectric reservoirs. *Hydrobiologia*, 693(1), 13-28.
- REYNOLDS, C.S. 2006. *The Ecology of Phytoplankton (Ecology, Biodiversity and Conservation)*. Cambridge: Cambridge University Press, 1177 p
- ROLAND, F.; LOBÃO, L.M.; VIDAL, L.O.; JEPPESEN, E.; PARANHOS, R. & HUSZAR, V.L.M. 2010. Relationships between pelagic bacteria and phytoplankton abundances in contrasting tropical freshwaters. *Aquatic Microbial Ecology*, 60: 261-272
- SANDERS, R. W., CARON, D. A., & BERNINGER, U. G. 1992. Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: an inter-ecosystem comparison. *Marine Ecology Progress Series*, 1-14.
- SARMA, S. S. S., NANDINI, S., & GULATI, R. D. 2005. Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa. *Hydrobiologia*, 542(1), 315-333.
- SARMENTO, H. 2012. New paradigms in tropical limnology: the importance of the microbial food web. *Hydrobiologia*, 686(1), 1-14.
- SARTORI, L. P., NOGUEIRA, M. G., HENRY, R., & MORETTO, E. M. 2009. Zooplankton fluctuations in Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brazil): a three-year study. *Brazilian Journal of Biology*, 69(1), 1-18.
- SCHEFFER, M. 1998. *Ecology of shallow lakes*. London: Chapman & Hall. 357pp.
- SCHEFFER, M., HOSPER, S. H., MEIJER, M. L., MOSS, B., & JEPPESEN, E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in ecology & evolution*, 8(8), 275-279.
- SHAPIRO, J., L. V. & LYNCH, M. 1975. Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration. In: Brezonik, P.L., Fox, J.L. (Eds.), *Water Quality Management through Biological Control*. University of Florida, Gainesville, FL, pp. 85-96.

- SIEBURTH, J. M., SMETACEK, V., & LENZ, J. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and oceanography*, 23(6), 1256-1263.
- SILVA, L.H., HUSZAR, V.L., MARINHO, M.M., RANGEL, L.M., BRASIL, J., DOMINGUES, C.D., ... & ROLAND, F. 2014. Drivers of phytoplankton, bacterioplankton, and zooplankton carbon biomass in tropical hydroelectric reservoirs. *Limnologica*, 48, 1-10.
- SIMEK, K.; ARMENGOL, J.; COMERMA, M.; GARCIA, J. C.; CHRZANOWSKI, T.H.; KOJECKÁ, P.; MACEK, M.; NEDOMA, J.; STRASKRABOVÁ, V. 1999. Impacts of protistan grazing on bacterial dynamics and composition in reservoirs of different trophic level. In: Tundisi, J.G.; Straskraba, M. *Theoretical Reservoir Ecology and its Applications*. 267-282 pp.
- SIVONEN, K., & JONES, G. 1999. Cyanobacterial toxins. *Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management*, 1, 43-112.
- SOARES, M.C.S.; ROCHA, M.I.D.A.; MARINHO, M.M.; AZEVEDO, S.M.; BRANCO, C.W. & HUSZAR, V. L. 2009. Changes in species composition during annual cyanobacterial dominance in a tropical reservoir: physical factors, nutrients and grazing effects. *Aquatic Microbial Ecology*, 57(2), 137-149.
- STOCKNER, J.G., & ANTIA, N.J. 1986. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 43(12), 2472 -2503.
- STRAŠKRABA, M. & TUNDISI, J. 1999. Reservoir ecosystem functioning: Theory and application. In: Tundisi, J. & Straškraba, M. (Eds.). *Theoretical reservoir ecology and its applications*. International Institute of Ecology, Brazilian Academy and Backhuys Publishers, p. 565-583.
- STRAŠKRABA, M. 1999. Retention time as a key variable of reservoir limnology. *Theoretical reservoir ecology and its applications*. São Carlos: International Institute of Ecology, Brazilian Academy of Sciences and Backhuys Publishers, 385-410.

- THORNTON, K. W., KIMMEL, B. L., & PAYNE, F. E. (Eds.). 1990. *Reservoir limnology: ecological perspectives*. John Wiley & Sons.
- TREVISAN, G. V., & FORSBERG, B. R. 2007. Relationships among nitrogen and total phosphorus, algal biomass and zooplankton density in the central Amazonia lakes. *Hydrobiologia*, 586(1), 357-365.
- VAN DONK, E. 1998. Switches between clear and turbid water states in a biomanipulated lake (1986–1996): the role of herbivory on macrophytes. *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*, 290-297
- WALZ, N. 1995. Rotifer populations in plankton communities: energetics and life history strategies. *Experientia*, 51(5), 437-453.
- WATSON, S.B.; WHITTON, B.A., HIGGINS, S.N.; PAERL, H.W.; BROOKS, B.W. & WEHR, J.D. 2015. Harmful algal blooms. *In*: J.D. Wehr, J.D.; R.G. Sheath, R.G.; J.P. Kociolek, J.P. (Eds.), *Freshwater Algae of North America (2nd edition)*, Academic Press, San Diego, CA (2015), pp. 873-920
- WEISSE, T. 1991. The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control. *Journal of Plankton Research*, 13(1), 167-185.
- WELLBORN, G.; SKELLY, D.A. & WERNER, E.E. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 337-363
- WILSON, A.E.; CHISLOCK, M.F. 2013. *Ecological Control of Cyanobacterial Blooms in Freshwater Ecosystems*. *In*: Ferrão-Filho, A.S. (Ed.), *Cyanobacteria: Ecology, Toxicology and Management*. Nova Science Publishers, pp. 213-221.
- WYLIE, J.L., & CURRIE, D. J. 1991. The relative importance of bacteria and algae as food sources for crustacean zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 36(4), 708-728.
- YU IWAMA, A., BUENO DE LIMA, F., & PELLIN, A. 2014. Questão fundiária em áreas protegidas: uma experiência no Parque Estadual da Pedra Branca (PEPB), Rio de Janeiro, Brasil. *Sociedade & Natureza*, 26(1).

ZANCHETT, G. & OLIVEIRA-FILHO, E.C. 2013. Cyanobacteria and cyanotoxins: from impacts on aquatic ecosystems and human health to anticarcinogenic effects. *Toxins*, 5 (10): 1896-1917

ZINGEL, P.; AGASILD, H.; NÕGES, T.; KISAND, V. 2007. Ciliates are the dominant grazers on pico- and nanoplankton in a shallow, naturally highly eutrophic lake. *Microbial Ecology* 53: 134-142.

CAPÍTULO I

**REGULAÇÃO DA DOMINÂNCIA POR *Aulacoseira ambigua*
(GRUNOW) SIMONSEN EM UM RESERVATÓRIO RASO TROPICAL
SUJEITO A FLORAÇÕES DE *Cylindrospermopsis raciborskii*
(WOLOSZYNSKA) SEENAYYA & SUBBA RAJU**

7. INTRODUÇÃO

O fitoplâncton sendo o maior produtor primário em vários sistemas aquáticos é uma importante fonte de alimento para níveis tróficos superiores. Em ecossistemas aquáticos, de modo geral, a disponibilidade e o fluxo de recursos são fortemente influenciados pela composição e biomassa dos produtores primários representados no ambiente pelágico pelas comunidades fitoplanctônicas (REYNOLDS, 2006). Mudanças sazonais no fitoplâncton em lagos geralmente se dão em função de alterações nas condições físicas, químicas e biológicas no ambiente (REYNOLDS, 1984; SOMMER *et al.*, 1986, ÇÉTIN & SEN, 2004). Embora possam existir diferenças marcantes na hidrologia de lagos e reservatórios, os mecanismos de seleção do fitoplâncton em reservatórios são, de fato, não muito diferentes daqueles que operam em lagos (REYNOLDS, 1999). A distribuição e dinâmica fitoplanctônica em lagos está condicionada a uma série de fatores, mas dependendo do lugar e o tempo, algumas se tornam mais relativamente importantes do que outras (REYNOLDS, 2000). Investigar sobre a distribuição fitoplanctônica no diz respeito a padrões espaciais e temporais é importante para se conhecer o estado da estrutura e funcionamento do ecossistema (AHMED & WANGANEO, 2015).

MELACK (1979) separou a sazonalidade do fitoplâncton em lagos tropicais em três amplas categorias (padrões). O primeiro padrão é mais comum, com pronunciadas flutuações sazonais correspondendo a diferenças devido a chuvas, rios ou mistura vertical. Um segundo padrão consiste na “sazonalidade silenciada” devido à presença de tamponamentos, rios perenes e suficiente reciclagem de nutrientes. Nos ambientes com esse tipo de padrão de sazonalidade fitoplanctônica, variações diárias são maiores que mudanças a longo prazo, uma vez que condições de “verão sem fim” são encontradas (KILHAM & KILHAM, 1990), são lagos com baixos coeficientes de variação e com pouco acoplamento entre suas flutuações e a sazonalidade do clima. Em contraste com continuidade da sazonalidade (primeiro padrão) e a proximidade com a constância (segundo padrão), em um terceiro padrão para lagos tropicais (minoria deles) há uma mudança abrupta de uma população fitoplanctônica persistente e determinado nível de atividade fotossintética para que outro padrão ocorra. Isto significa que a persistência, por muitos dias, de uma mesma comunidade fitoplanctônica indica que as espécies presentes

nesta comunidade devem estar adaptadas a todo o gradiente de variação ambiental do ecossistema em questão.

Inúmeros estudos têm explorado a relação entre a distribuição do fitoplâncton e características físico-químicas. Muitos estudos têm se referido à hipótese de que a estratificação térmica e/ou regime de mistura desempenha um papel crucial na dinâmica fitoplanctônica na região pelágica através de seu impacto sobre a disponibilidade de luz e nutrientes (BECKER *et al.*, 2009, 2010; WINDER & SOMMER, 2012, 2009; XIAO *et al.*, 2011). Processos de mistura são processos físicos e controlados por condições climatológicas, havendo evidências de que mudanças climáticas recentes estão conectadas com uma estratificação intensificada (WINDER & SOMMER, 2012). Adicionalmente, alguns estudos confirmam que mudanças nas concentrações de nutrientes dissolvidos pode ter um maior efeito sobre a comunidade fitoplanctônica do que aspectos climáticos, como temperatura (SALMASO, 2010). Entretanto, poucos estudos têm se dedicado a tentar explicar os padrões gerais da diversidade e dinâmica fitoplanctônica em reservatórios (sub)tropicais, e os principais fatores que direcionam a sucessão do fitoplâncton são ainda pouco entendidos (REYNOLDS, 2000).

Predições em nível de classes taxonômicas em função das condições ambientais têm sido relativamente bem-sucedidas (HUSZAR & CARACO, 1998; DOWNING *et al.* 2006). No entanto, a maioria das classes taxonômicas é integrada por espécies com ampla diversidade de forma e tamanho e, conseqüentemente, com diferente fisiologia (REYNOLDS 2006; KRUK *et al.* 2011) o que impede um maior refinamento nas correlações com o ambiente sobretudo quando for alta a diversidade. Dentre os grupos de algas fitoplanctônicas as cianobactérias têm recebido atenção especial da comunidade científica por serem predominantes em ambientes eutróficos e pela sua influência prejudicial em diversos fatores relacionados à qualidade ambiental. Cianobactérias, sobretudo as de hábito filamentoso e colonial, podem formar florações que não somente dão gosto desagradável à água como também podem liberar toxinas na água de reservatórios e lagos (CHORUS & BARTRAM, 1999; WESTRICK *et al.*, 2010; CODD *et al.*, 1999, GORHAM & CARMICHAEL, 1980; KOTAK *et al.*, 1993) tornando-se ameaça também para a saúde pública (CARMICHAEL *et al.*, 2001; LURLING *et al.*, 2012). Adicionalmente, cianobactérias filamentosas podem interferir

na alimentação e potencialmente reduzir as taxas de filtração, crescimento e sobrevivência de cladóceros (GER *et al.*, 2016; LAMPERT, 1987).

Outro grupo que também tem sido registrado como dominante em ambientes tropicais é o das diatomáceas (VIEIRA *et al.*, 2008). Desde muito, tem sido reconhecido que diatomáceas são um dos bioindicadores mais efetivos em estudos ao redor do mundo. Essas algas são abundantes, cosmopolitas em sua distribuição, além da estrutura de suas comunidades estar intimamente relacionada à química da água (VIEIRA *et al.*, 2008). Até o momento não há registro de diatomáceas produtoras de toxinas em ambientes continentais. No entanto, MIRALTO *et al.* (1999) reportaram que aldeídos produzidos por certas espécies de diatomáceas afetam a reprodução de copépodos, em ambientes marinhos. Algumas espécies, como as de pequenas dimensões (*e.g.* *Cyclotella menghiniana*) podem ser fortemente consumidas pelo zooplâncton (JAMES & FORSYTH, 1990). Já as espécies de maiores dimensões e/ou coloniais provavelmente escapam da herbivoria por estarem fora da faixa ótima de tamanho para o zooplâncton (LEHMAN & SANDGREN, 1985; URABE & STERNER, 1996). Por isso, o manejo de lagos e reservatórios frequentemente inclui a implementação de medidas que reduzam a biomassa de cianobactérias enquanto mantém a biomassa de diatomáceas (ZHANG & PREPAS, 1996), porém, a identificação do fator exato que leva à dominância de diatomáceas ou cianobactérias em comunidades fitoplantônicas continua sob debate.

O controle descendente do fitoplâncton por grandes herbívoros zooplanctônicos tem sido foco de muitas pesquisas nas últimas décadas. Em muitos lagos temperados controle descendente causa as bem conhecidas fases de águas claras (LAMPERT *et al.*, 1986; LUECKE *et al.*, 1990; RUDSTAM *et al.*, 1993; TOWNSEND *et al.*, 1994). Tais relatos associam-se ao conceito de cascata trófica o qual estabelece que um aumento na biomassa de peixes piscívoros reduz a população de peixes planctívoros, diminuindo o consumo de grandes herbívoros do zooplâncton o que, por sua vez, aumenta a herbivoria sobre a comunidade fitoplantônica, decrescendo assim a produtividade primária do ecossistema (CARPENTER *et al.*, 1985, 1995, 2001; CARPENTER & KITCHELL, 1996). Apesar do conceito ter recebido respaldo de estudos experimentais (BRETT & GOLDMAN, 1996; MEIJER *et al.*, 1999; VOLLENWEIDER, 1976), teias tróficas reais são muito mais complexas e outros mecanismos compensatórios e antagonistas podem desempenhar papéis tanto tamponando quando revertendo a relação entre predadores de

topo e produtores (DEMELO *et al.*, 1992; DRENNER & HAMBRIGHT, 2002). Dentre os mecanismos de tamponamento que já foram descritos estão variações climáticas estocásticas (CARPENTER & KITCHELL, 1987), aumento na concentração de nutrientes na água pela excreção de peixes e zooplâncton (VANNI & FINDLAY, 1990), sombreamento por macrófitas, competição e alelopatia (MCQUEEN, 1990) e presença de algas impalatáveis (MEIJER *et al.*, 1999).

Lagos tropicais e subtropicais apresentam mecanismos de tamponamento que podem suprimir a ocorrência de cascatas tróficas (DRENNER & HAMBRIGHT, 2002; JEPPESEN *et al.*, 2005). Por exemplo, o controle descendente sobre produtores primários pode ser menos pronunciado nos trópicos porque grandes cladóceros herbívoros são considerados fatores chave no controle da biomassa algal (DAWIDOWICZ, 1990), e as espécies zooplanctônicas tropicais são geralmente menores que as temperadas (GILLOOLY & DODSON, 2000). Além disso, peixes juvenis e invertebrados predadores, como larvas de *Chaoborus*, são dominantes e reproduzem ao longo de todo o ano, resultando numa maior pressão de predação sobre o zooplâncton, particularmente cladóceros mais vulneráveis (VAN LEEUWEN *et al.*, 2007).

A presença de predadores intermediários, como larvas de *Chaoborus*, também amplificam a mudança de uma cadeia clássica de três níveis (Peixes – cladóceros – algas) para uma de quatro níveis (Peixes – *Chaoborus* – cladóceros – algas), assim aumentando o comprimento da cadeia e invertendo a correlação entre peixes e algas, porque decrescendo a densidade de peixes planctívoros libera-se *Chaoborus* de predação, o que suprime as populações de cladóceros, levando a aumento de densidade algal. Esta resposta descendente devido à presença de predadores intermediários já foi descrita tanto através de modelos (HART, 2002) quanto em estudos de campo (PINTO-COELHO *et al.*, 2008) e tem grande importância para a biomanipulação nos trópicos.

O objetivo deste estudo foi analisar o fitoplâncton do Reservatório do Camorim, um reservatório raso tropical usado para armazenamento de água para abastecimento humano. Foram utilizadas relações empíricas entre a disponibilidade de recursos e as comunidades zooplanctônica e fitoplanctônica. As investigações focaram nas variáveis ligadas ao controle ascendente (luz e nutrientes) e descendente (biomassa zooplanctônica) do fitoplâncton. Regulação biológica por herbivoria direta ou parasitismo, que são importantes no controle da composição e abundância de espécies, não foram consideradas

neste estudo. Usou-se uma abordagem baseada em grandes grupos taxonômicos e espécies dominantes para examinar a dinâmica fitoplanctônica.

8. HIPÓTESES E OBJETIVOS

8.1 HIPÓTESE

Reservatório do Camorim, por ser um reservatório raso (profundidade média de 1,8m) e tropical, apresenta durante maior parte do ano, condições favoráveis à dominância por cianobactérias e por ser um ambiente eutrófico e pelas altas temperaturas médias da região, serão observadas florações de cianobactérias frequentes e duradouras ao longo de todo o ano; muito da heterogeneidade na estrutura e dinâmica de populações fitoplanctônicas deste ecossistema será atribuída a diferenças sazonais regionais e na natureza dos fatores de controle ascendente e descendente.

8.2 OBJETIVO GERAL

O objetivo deste estudo foi medir, quinzenalmente durante um ano (2012-2013), variáveis relacionadas à disponibilidade de luz e nutrientes (controle ascendente), assim como biomassas zooplanctônicas (controle descendente), em três regiões distintas do Reservatório do Camorim (Rio de Janeiro, Brasil) com intuito de estabelecer uma visão espaço-temporal integrada do controle ascendente e descendente da estrutura e biomassa fitoplanctônica do reservatório em questão.

8.3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar as principais forças direcionadoras que contribuem para a variabilidade do fitoplâncton, analisado em termo de grandes grupos taxonômicos e espécies dominantes, durante o período estudado;

- Avaliar se houve controle descendente efetivo do zooplâncton sobre o fitoplâncton e analisar a relação entre estas comunidades;
- Determinar se houve diferenças e sazonalidade entre/nos grupos/espécies fitoplanctônicas.

9. MATERIAL E MÉTODOS

9.1 COLETA DE AMOSTRAS E DADOS

Entre março de 2012 e março de 2013, coletas quinzenais em três pontos ao longo do eixo longitudinal foram realizadas no Reservatório do Camorim (Figura 2b). Em cada ponto, foram realizadas medidas de transparência da água com disco de Secchi, temperatura da água, pH, condutividade elétrica e oxigênio dissolvido utilizando-se a sonda YSI 6000. Para a análise de nutrientes totais e dissolvidos, material em suspensão e fitoplâncton as amostras foram obtidas integrando a coluna d'água através de um tubo coletor (tubo de PVC com 1,50 m de comprimento e 0,05 m de diâmetro). Amostras para a análise quantitativa do metazooplâncton foram coletadas filtrando-se 10 litros de água através de uma rede de 50 μm de malha. As amostras do fitoplâncton foram fixadas com lugol neutro e as de metazooplâncton, conservadas em solução de formaldeído tamponado a 4%. No ponto central foi feito um perfil vertical de temperatura e oxigênio dissolvido a cada 10 cm.

Amostras de água foram filtradas em filtros de fibra de vidro Sartorius® de nutrientes dissolvidos (fósforo solúvel reativo, SRP; íon amônio, N-NH₄⁺; nitrato, N-NO₃⁻ e nitrito, N-NO₂⁻, sílica solúvel reativa, SRSi, carbono orgânico dissolvido, DOC) e as não filtradas, para estimar nitrogênio total (TN), fósforo total (TP). As amostras para N e P totais e dissolvidos foram congeladas imediatamente, as de carbono orgânico dissolvido foram fixadas com ácido fosfórico e as de carbono inorgânico dissolvido (DIC) mantidas sob refrigeração. O DIC foi coletado na superfície em frasco específico para esse fim, com o cuidado de se evitar a formação de bolhas.

Dados de precipitação e temperatura do ar foram obtidos através do Sistema Alerta Rio da Prefeitura do Rio de Janeiro (<http://alertario.rio.rj.gov.br/download/dados-meteorologicos/>) em estação meteorológica mais próxima e representativa da região do reservatório do Camorim.

9.2 ANÁLISE DE AMOSTRAS E DADOS

A zona eufótica (Z_{eu}) foi definida como 2,7 vezes a profundidade do disco de Secchi (COLE, 1994) O parâmetro adimensional estabilidade relativa da coluna d'água (RCWS) foi calculado de acordo com PADISÁK *et al.* (2003) através da comparação da diferença de densidade da água entre o fundo (Db) e a superfície (Ds) do reservatório e a diferença entre a densidade da água pura a 4°C (D4) e 5°C (D5), usando a fórmula:

$$RCWS = \frac{Db - Ds}{D4 - D5}$$

Os métodos analíticos adotados para análise de nutrientes dissolvidos (fósforo solúvel reativo, SRP; íon amônio, N-NH₄⁺; nitrato, N-NO₃⁻ e nitrito, N-NO₂⁻), assim como para quantificar as concentrações de nitrogênio total (TN) e fósforo total (TP) estão descritos em WETZEL & LIKENS (1991). Nitrogênio inorgânico dissolvido (DIN) foi definido como a soma dos íons N-NO₃⁺, N-NH₄⁺ e N-NO₂⁻ (WETZEL & LIKENS, 1991). As concentrações de carbono (DOC e DIC) foram quantificadas em analisador de carbono (Tekmar-Dohrmann modelo Phoenix 8000). Os filtros para análise de clorofila-*a* foram mantidos congelados e a clorofila extraída em acetona 90% a frio (APHA, 1998) e analisada por espectrofotometria.

As populações micro e nanofitoplanctônicas foram examinadas em microscópio Olympus BH-2 equipado com sistema de captura de imagens Image Pro-Plus e contraste de fase, e identificadas sempre que possível em nível de espécie através de características morfológicas e métricas das fases vegetativas e reprodutivas. A densidade fitoplanctônica (ind mL⁻¹) foi estimada segundo método de UTERMÖHL (1958), em microscópio invertido Zeiss Oberkochen, modelo Axiovert 10, a 400 aumentos, enumerados em campos aleatórios (UHELINGHER, 1964).

O biovolume fitoplanctônico ($\text{mm}^3 \cdot \text{L}^{-1}$) foi estimado através do produto das densidades de cada espécie ($\text{ind} \cdot \text{mL}^{-1}$) pelo volume médio de suas células, considerando as dimensões médias de cerca de 25 indivíduos (HILLEBRAND *et al.*, 1999). No caso de diatomáceas, foi admitido o volume das células subtraindo o valor correspondente ao vacúolo (ROUND *et al.*, 1990). As classes taxonômicas foram consideradas de acordo com VAN DEN HOEK *et al.* (1997), exceto para as classes Cyanobacteria (KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS, 1999; 2005) e Bacillariophyceae (ROUND *et al.* 1990). O conteúdo de carbono do fitoplâncton ($\mu\text{g} \cdot \text{C} \cdot \text{L}^{-1}$) foi estimado para cada espécie a partir do seu biovolume, segundo ROCHA & DUNCAN (1985). O conteúdo de carbono das populações foi obtido através do produto da densidade populacional de cada espécie pelo seu conteúdo de carbono médio. Foram consideradas espécies dominantes aquelas que contribuíram 5% ou mais para a biomassa total em carbono em pelo menos 10% das amostras.

A análise qualitativa do zooplâncton foi feita através do microscópio óptico. A identificação de táxons foi realizada utilizando-se estudos taxonômicos realizados por Koste (KOSTE, 1977). A densidade do zooplâncton foi quantificada com auxílio de microscópio óptico, através da contagem em câmaras de Sedgewick-Rafter de 1mm de área de fundo com capacidade de 1mL. As amostras foram concentradas de forma a serem contados um total de 50-150 indivíduos de cada táxon por subamostra (PREPAS, 1984) ou em pelo menos 3 subamostras. Para a contagem de indivíduos maiores foi utilizada uma câmara de acrílico, sendo observada sob lupa, totalizando o número de indivíduos encontrados em toda a amostra.

O biovolume de rotíferos foi estimado através de fórmulas geométricas descritas (RUTTNER-KOLISKO, 1977), considerando-se as dimensões de no mínimo 25 indivíduos de cada espécie. O biovolume obtido foi considerado com sendo igual ao peso fresco. O peso seco individual foi calculado como sendo uma porcentagem do peso sendo, portanto, específico para cada táxon (PAULI, 1989; PACE & ORCUTT, 1981). A biomassa em conteúdo de carbono ($\mu\text{g} \cdot \text{C} \cdot \text{L}^{-1}$) de rotíferos foi obtida assumindo-se que o conteúdo em carbono de uma espécie equivale a 50% do seu peso seco (LATJA & SALONEN, 1978). O conteúdo de carbono nos copépodos (incluindo adultos, copepoditos e náuplios) foi estimado a partir de medidas de comprimento de pelos

menos 25 indivíduos (de cada estágio de vida) fórmulas alométricas descritas em CULVER *et al.* (1985).

O estado trófico do reservatório foi inferido pela concentração média anual de TP, segundo NÜRNBERG (1996). Foram consideradas limitantes ao fitoplâncton, as concentrações inferiores a $10 \mu\text{g L}^{-1}$ de fósforo solúvel reativo (SRP; SAS, 1989), a $100 \mu\text{g L}^{-1}$ de nitrogênio inorgânico dissolvido (DIN) (REYNOLDS, 1997) e a $100 \mu\text{g. L}^{-1}$ de sílica solúvel reativa (SRSi, HUSZAR & CARACO, 1998). Além destes, também foram avaliadas as razões atômicas totais e dissolvidas de nitrogênio e fósforo, considerando TN:TP <20, um sistema limitado por N e >38, limitado por P e, quanto as razões atômicas de DIN:SRP, <13, limitado por N e >50, por P (KOSTEN *et al.*, 2009). Foi determinada a capacidade de suporte dos ambientes a partir das concentrações de carbono fitoplanctônico observadas, comparadas às concentrações medidas para a carga de nutrientes biodisponíveis no sistema (REYNOLDS, 1992; REYNOLDS & MABERLY, 2002).

9.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Para avaliar a variação dos dados abióticos entre os pontos de amostragem (1, 2 e 3) e entre estações do ano (outono, inverno, primavera, verão) no reservatório do Camorim foram realizadas análises de variância (ANOVA *one-way*), seguida de teste Kruskal-Wallis para identificar as diferenças significativas entre as médias. Análises de correlações não paramétricas (Spearman) foram usadas para determinar relações entre a biomassa de espécies fitoplanctônicas e fatores ambientais (disponibilidade de luz, estabilidade da coluna d'água e nutrientes) usando o programa STATISTICA 7.0 (StatSoft Inc.,Tulsa, OK, USA).

Os dados log-transformados de biomassa fitoplanctônica de espécies dominantes foram analisados com uma análise discriminante de correspondência (DCA) por segmentos (HILL & GAUCH, 1980) para determinar o comprimento do gradiente dos dois primeiros eixos. A DCA indicou que o comprimento do gradiente do primeiro eixo (3.411) foi maior que 2 unidades de desvio padrão e explicou 40.4% da variância das espécies; assim sendo, o uso de técnicas de ordenação unimodal se mostraram apropriadas

(TER BRAAK & SMILAUER, 2012). Consequentemente, análise de correspondência canônica (CCA) foi usada para relacionar a estrutura do fitoplâncton às variáveis ambientais e explorar as relações entre espécies e ambiente (TER BRAAK & VERDONSCHOT, 1995). De acordo com esse CCA preliminar, foram identificadas variáveis colineares e selecionado um subconjunto de variáveis baseado na inspeção dos fatores de inflação de variância. Aquelas variáveis que exibiram fator de inflação de variância >10 foram removidas uma de cada vez (TER BRAAK & SMILAUER, 2012). Após cada remoção, outra CCA era realizada e os fatores de inflação de variância reexaminados até que nenhum valor extremo fosse observado. Seleção gradual progressiva e teste de permutações de Monte Carlo foram usados para reduzir o número de variáveis ambientais a somente aquelas correlacionadas significativamente ($p < 0,05$) aos eixos (LEPS & SMILAUER, 2003).

Somente taxa que contribuíram com pelos menos 5% para a biomassa total fitoplanctônica em no mínimo 10% das amostras foram incluídos nas análises da biomassa dos taxa para minimizar a influência de espécies menos frequentes. A biomassa dos taxa foi log-transformada ($\log_{10}(x+1)$) em todas as análises para reduzir o efeito de biomassas populacionais altamente variáveis na ordenação dos *scores*. Os dados ambientes (exceto pH) também foram log-transformados. Todas as ordenações foram feitas usando CANOCO for Windows® version 5.0 (TER BRAAK & SMILAUER, 2012).

10. RESULTADOS

10.1 CENÁRIO FÍSICO

A Figura 3 apresenta a temperatura média mensal (°C) e a precipitação total mensal (mm) para a região do Reservatório do Camorim de março de 2012 a março de 2013. A temperatura média do ar foi de 27,4°C (Figura 3a) e houve precipitação em todos os meses, durante o período de estudo (Figura 3b). O verão caracterizou-se por apresentar maior quantidade de chuvas e temperaturas do ar significativamente mais altas (mediana= 31,1°C, $p<0,05$) e o inverno por ser estação mais seca e de temperaturas do ar significativamente mais baixas (mediana= 23,9, $p<0,005$). A precipitação no mês mais seco (agosto/2012) esteve abaixo de 60 mm (29 mm). Não foi verificada diferença significativa na temperatura do ar ou da água entre outono e primavera.

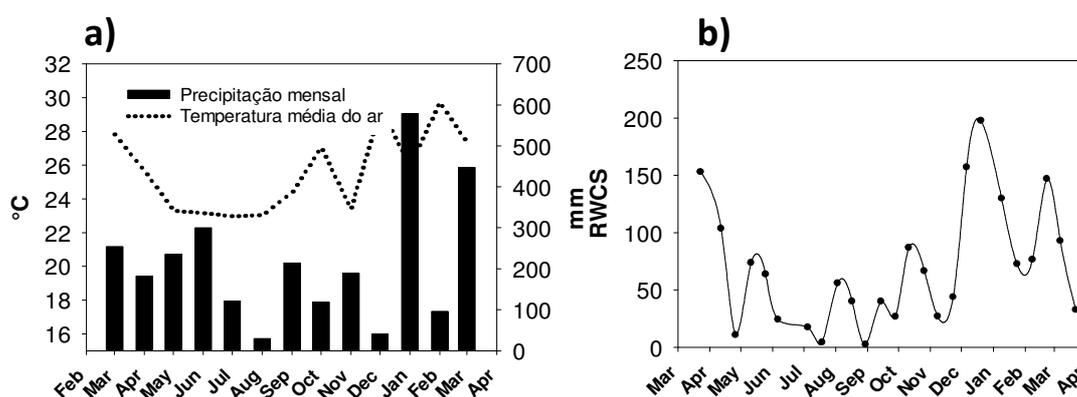


Figura 3 - (a) Precipitação total mensal (mm) - barras e temperatura média do ar (°C) - linha pontilhada; (b) Estabilidade relativa da coluna d'água (RWCS) durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ)

Não foram identificadas diferenças significativas ($p<0,005$) entre os pontos de coletas – considerando os dados totais e por estação do ano - para nenhuma das variáveis analisadas neste estudo. Os pontos de coletas foram, portanto, tratados como réplicas amostrais.

A temperatura média da água no Reservatório do Camorim (Figura 4a) foi de 24°C, durante o período estudado. Refletindo o observado para a temperatura do ar, a temperatura da água foi significativamente mais alta no verão (mediana= 25,3°C;

$p < 0.05$) e significativamente mais baixa no inverno (mediana = 20.6°C; $p < 0.05$). Durante todo o período estudado, a zona eufótica (Z_{eu}) coincidiu com a profundidade máxima (Z_{max}), estando portanto, toda a coluna d'água iluminada ao longo do período de estudo (Figura 4b). No verão, a Z_{max} foi significativamente maior que nas demais estações (mediana = 2,8; $p < 0,05$).

A estabilidade relativa da coluna d'água (RWCS; Figura 3b) atingiu seu máximo nos períodos de maiores temperaturas (primavera e verão; mediana = 78 e 75,1, respectivamente) sendo valores significativamente ($p < 0,05$) mais baixos registrados no inverno (mediana = 40).

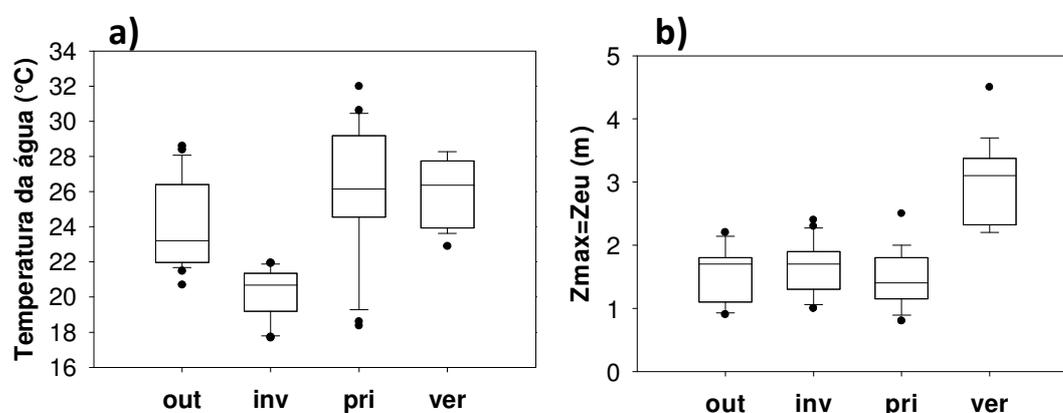


Figura 4 - Box whisker plot da variação sazonal da (a) temperatura da água; (b) zona eufótica = profundidade máxima, durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); *Out*, outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

10.2. CENÁRIO FÍSICO-QUÍMICO E QUÍMICO

A alcalinidade (Figura 5a), essencialmente dada por bicarbonatos, foi baixa no reservatório do Camorim, durante o período estudado (mediana = 0,18 mEq.L⁻¹); o pH (Figura 5c) variou de levemente básico a levemente ácido (valor máxima = 9,53, valor mínimo 6,33, mediana geral = 8,1; Figura 3c). Na primavera, os valores de pH foram significativamente maiores (mediana = 8,7; $p < 0,05$) e no verão foram significativamente menores que nas demais estações (mediana = 6,9; $p < 0,05$).

A condutividade elétrica média (Figura 5b) foi de 44,8mS.cm⁻¹, durante o período estudado e valores significativamente maiores foram registrados na primavera e verão (mediana= 48 μS.cm⁻¹, p<0,05). A concentração de sólidos em suspensão média (Figura 5d) foi de 10,2 mg. L⁻¹ e valores significativamente menores foram observados no verão (mediana= 5,2 mg. L⁻¹, p<0,05).

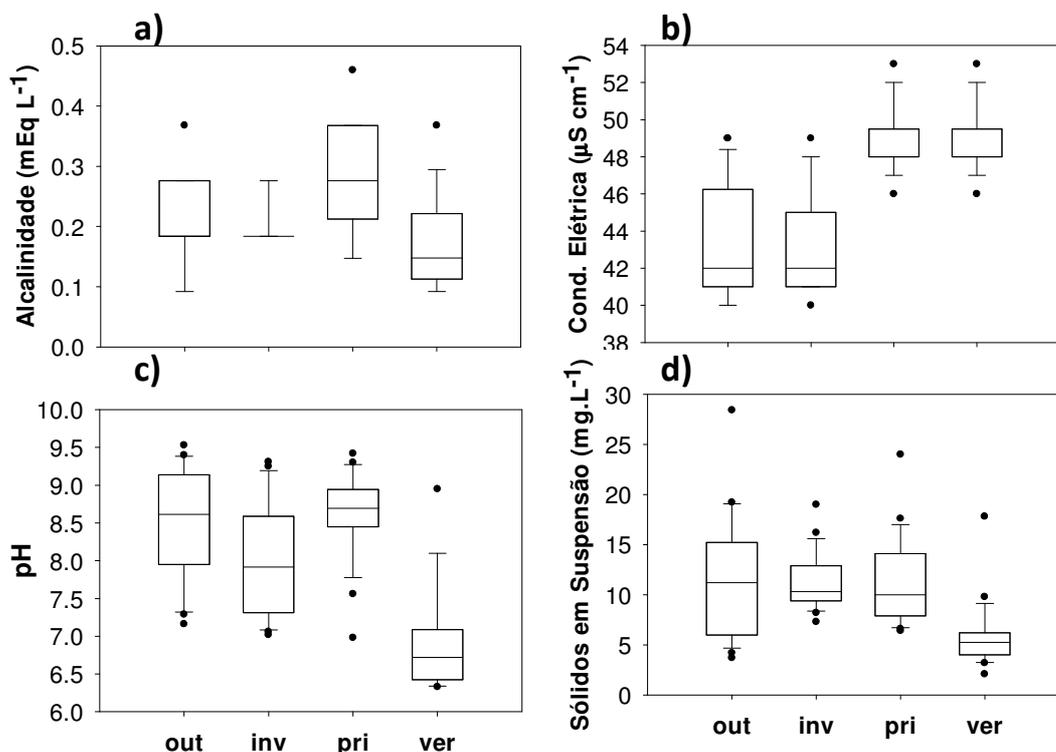


Figura 5 - Box whisker plot da variação sazonal da (a) alcalinidade da água; (b) condutividade elétrica; (c) pH; (d) sólidos em suspensão durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); *Out*, outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

A concentração média de fósforo total (TP), registrada durante o período estudado, foi de 35.2 μg L⁻¹. Concentrações de TP significativamente (p<0.05) menores foram registradas no outono e inverno (mediana= 20,5 e 17,3 μg L⁻¹, respectivamente) e significativamente (p<0.05) maiores na primavera e verão (mediana= 44 e 41,4 μg L⁻¹, respectivamente; Figura 6a). Com relação ao fósforo solúvel reativo (SRP; Figura 6c), a concentração média durante o período estudado foi de 3,2 μg L⁻¹ e valores significativamente maiores foram observados no outono (mediana= 6,1 μg L⁻¹, p<0,05). A concentração média de nitrogênio total (TN) foi de

811,6 $\mu\text{g L}^{-1}$. Concentrações de TN foram significativamente maiores no verão (mediana= 954,2 $\mu\text{g L}^{-1}$, $p<0,05$; Figura 6b).

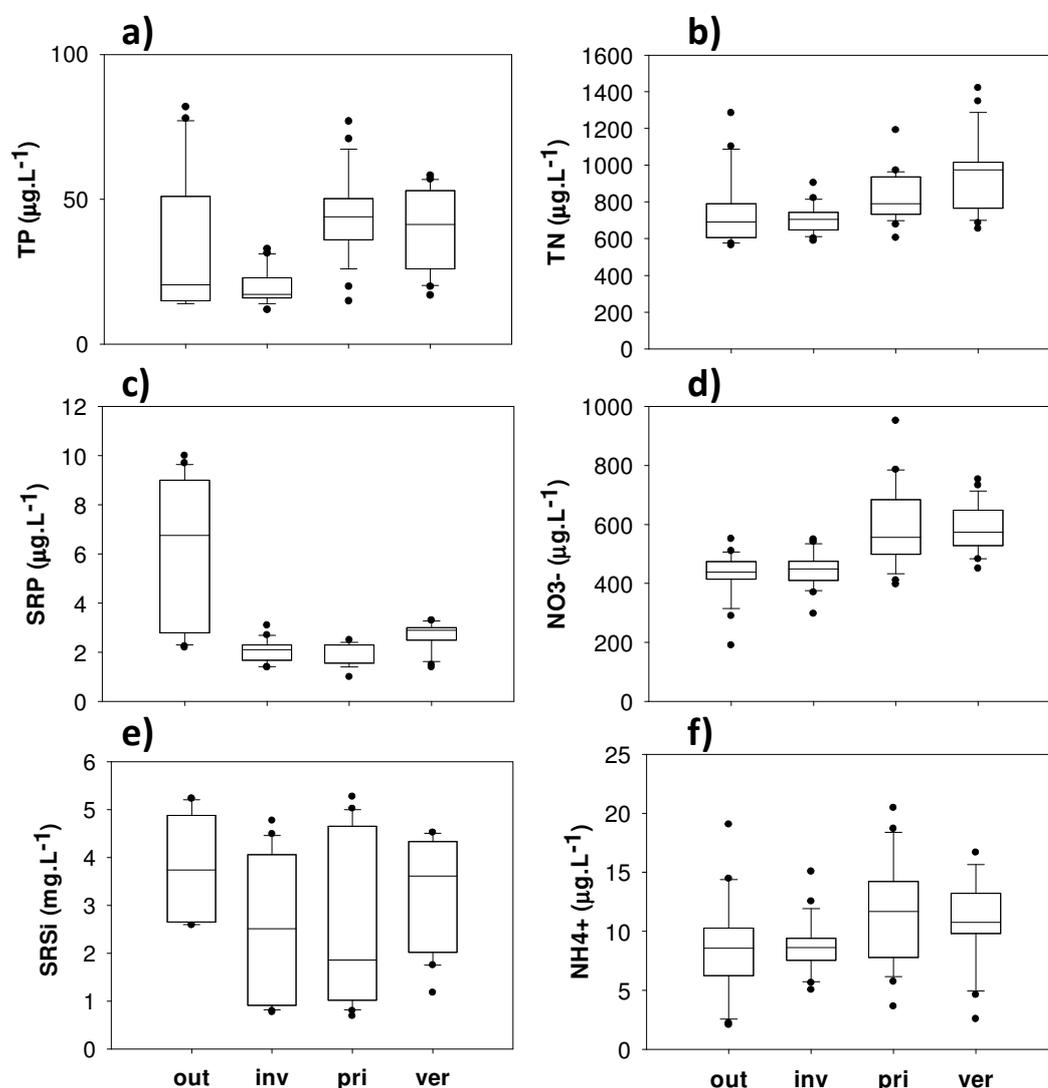


Figura 6 - *Box whisker plot* da variação sazonal de nutrientes durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); (a) concentração de fósforo total; (b) nitrogênio total; (c) fósforo solúvel reativo; (d) nitrato; (e) sílica solúvel reativa; (f) íon amônio. *Out*, outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

O nitrogênio inorgânico dissolvido (DIN) cuja concentração média foi de 535,1 $\mu\text{g L}^{-1}$, esteve formado quase exclusivamente por nitrato (96.7%) e representou 67.6% do TN. A concentração média de nitrato (N-NO₃⁻) foi de 519,1 $\mu\text{g.L}^{-1}$. Concentrações de N-NO₃⁻ significativamente maiores foram registradas no verão (mediana= 574 $\mu\text{g L}^{-1}$, $p<0,05$; Figura 6d) e significativamente menores no outono (mediana= 438,7 $\mu\text{g L}^{-1}$,

¹, $p < 0,05$). A concentração média de íon amônio ($N-NH_4^+$), durante o período de estudo, foi de $10 \mu g L^{-1}$ e valores significativamente maiores foram observados na primavera (mediana = $11,7 \mu g L^{-1}$, $p < 0,001$; Figura 6f).

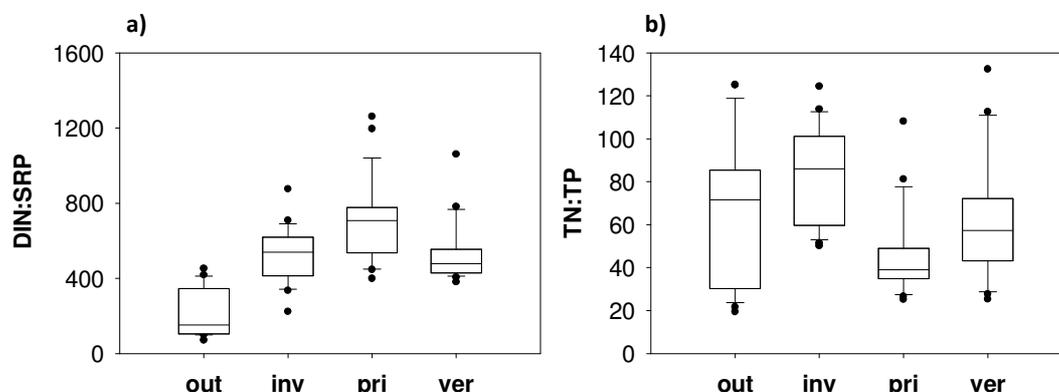


Figura 7 - Box whisker plot da variação sazonal de razões atômicas durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); (a) razão DIN:SRP; (b) razão TN:TP. *Out*, outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

A concentração média de sílica solúvel reativa (SRSi) foi de $3,2 mg L^{-1}$ durante o período de estudo. Concentrações significativamente maiores deste nutriente foram observadas no outono (mediana = $3,7 \mu g L^{-1}$, $p < 0,05$; Figura 6e).

A razão TN:TP média (Figura 7b), durante o período estudado foi de 64,2 e, dentre as estações do ano, valores significativamente maiores foram registrados no inverno (mediana = 86, $p < 0,05$), enquanto na primavera foram observados valores significativamente menores que nas demais estações do ano (mediana = 34,1, $p < 0,05$). A razão DIN:SRP média (Figura 7a), durante o período estudado foi de 503,8 e valores significativamente menores foram registradas no outono enquanto valores significativamente maiores foram verificados na primavera (mediana = 213,4 e 705, respectivamente; $p < 0,05$).

A concentração média de carbono orgânico dissolvido (DOC ;Figura 8a), durante o período de estudo foi de $4,5 mg.L^{-1}$. Concentrações de DOC significativamente maiores foram registradas na primavera (mediana = $5,0 mg.L^{-1}$; $p < 0,001$). Com relação ao carbono inorgânico dissolvido (DIC, Figura 8b), a concentração média durante o

período estudado foi de 2,7 mg.L⁻¹. Durante as estações mais quentes (primavera e verão) foram observadas concentrações significativamente ($p < 0.001$) maiores de DIC.

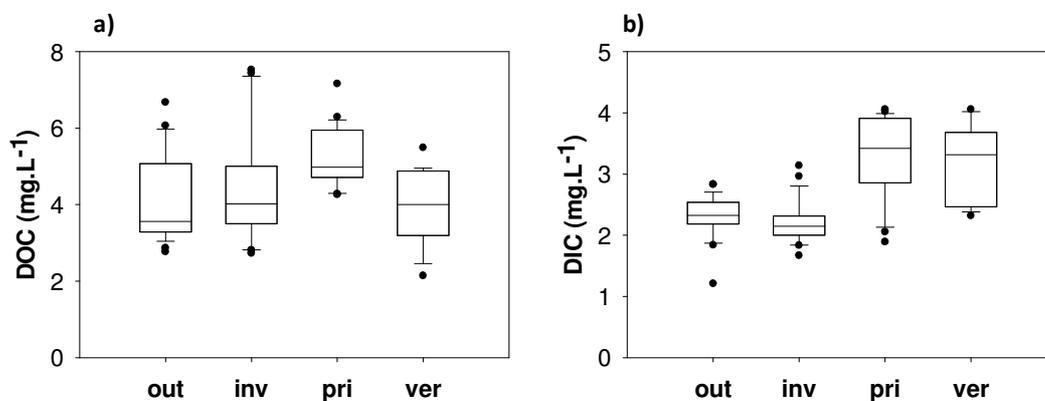


Figura 8 - Box whisker plot da variação sazonal nas concentrações de carbono dissolvido (mg.L⁻¹) durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); (a) concentração de carbono orgânico dissolvido (DOC); (b) concentração de carbono inorgânico dissolvido (DIC), outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

A concentração média de clorofila-*a* (μg.L⁻¹) no Reservatório do Camorim, durante o período estudado foi de 54,0 μg.L⁻¹; o menor valor registrado foi observado no outono (6,9 μg.L⁻¹) e o maior no inverno (128,5 μg.L⁻¹). O verão destacou-se como estação com valores significativamente menores de clorofila-*a* (Figura 9; $p < 0.001$).

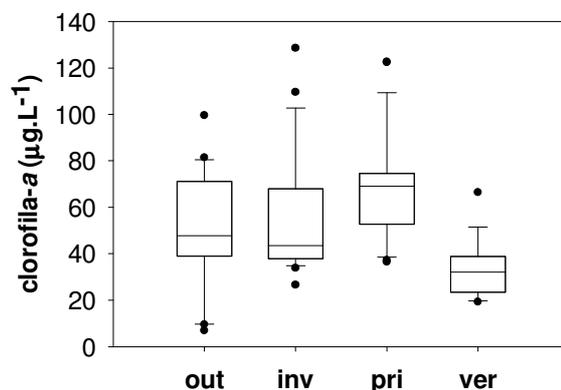


Figura 9 - Box whisker plot da variação sazonal nas concentrações clorofila-*a* (μg.L⁻¹) durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

10.2.1. CAPACIDADE DE SUPORTE

Na figura 10 pode-se observar a estimativa de capacidade de suporte da comunidade fitoplanctônica em função da disponibilidade de nitrogênio inorgânico dissolvido, fósforo solúvel reativo e sílica solúvel reativa. De modo geral, foi verificada uma tendência à sazonalidade nos padrões de limitação da biomassa fitoplanctônica pelos nutrientes analisados.

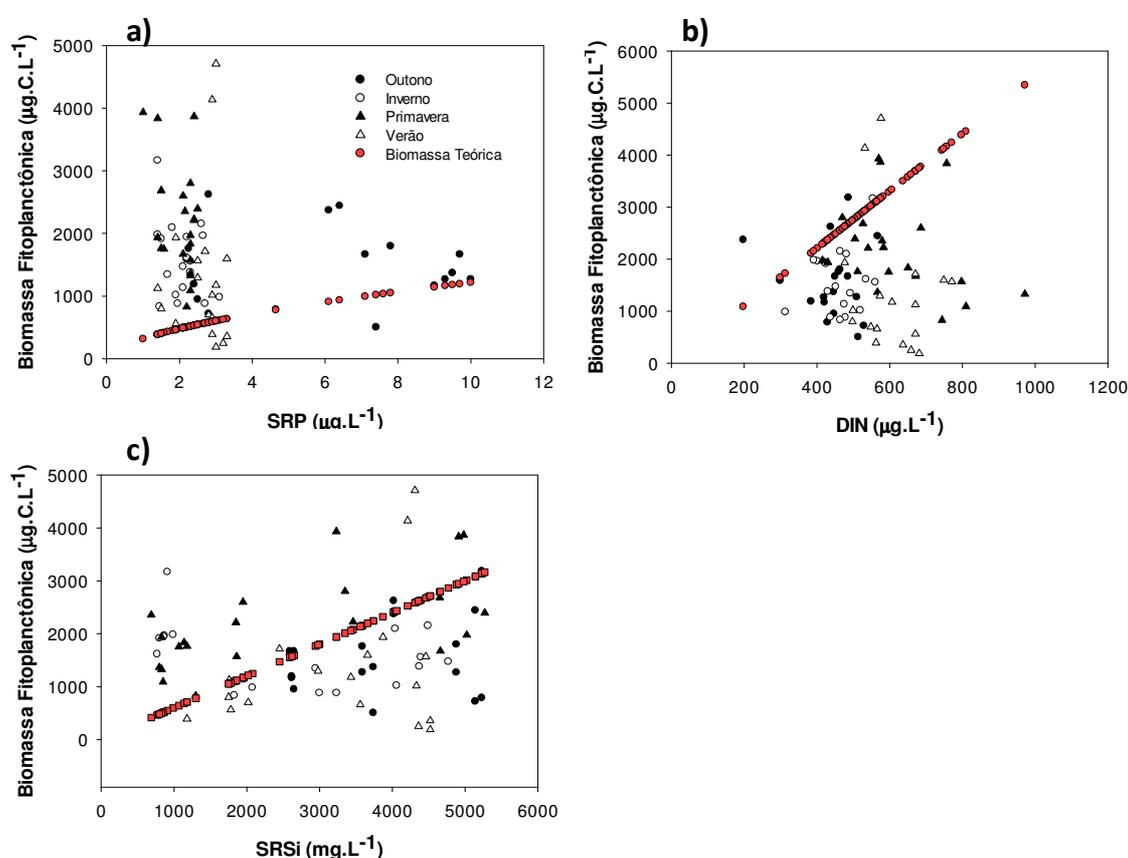


Figura 10 - Biomassa máxima teórica e observada de carbono fitoplanctônico ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$) em função das concentrações de (a) fósforo solúvel reativo, (b) nitrogênio inorgânico dissolvido e (c) sílica solúvel reativa no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ).

Nesta análise foi possível verificar que a biomassa fitoplanctônica observada esteve acima da biomassa teórica calculada em todas as estações do ano, sendo que o inverno foi a estação onde os valores de biomassa teórico e observado estiveram mais

próximos quando consideradas as concentrações de SRP. Com relação ao DIN o padrão foi inverso, a biomassa fitoplanctônica observada foi, em média, menor que esperada.

Considerando-se as concentrações de SRP a biomassa fitoplanctônica observada foi maior que a observada na maioria das estações do ano, no entanto, no verão as biomassas observadas foram superiores às biomassas teóricas.

10.3. CENÁRIO BIOLÓGICO

10.3.1. FITOPLÂNCTON

Um total de 114 espécies de algas, distribuídas em 9 grandes grupos taxonômicos foi registrado no Reservatório do Camorim. A variação da biomassa fitoplanctônica por grande grupo taxonômico pode ser observada na Figura 11. A biomassa fitoplanctônica total média, durante o período de estudo, foi de 1690,9 $\mu\text{g C.L}^{-1}$. No verão foram verificadas biomassas fitoplanctônicas significativamente menores (mediana= 1070,33 $\mu\text{g C L}^{-1}$, $p < 0.05$) e na primavera, significativamente maiores que nas demais estações do ano (mediana= 1973,2 $\mu\text{g C.L}^{-1}$, $p < 0.05$).

A biomassa fitoplanctônica no Reservatório do Camorim esteve predominantemente composta por diatomáceas (43.4%), zignemafíceas (19%) e cianobactérias (13.7%). A contribuição relativa de diatomáceas para a biomassa fitoplanctônica total chegou a seu valor máximo (66%) no inverno, apesar de não terem sido verificadas diferenças significativas ($p = 0,149$) entre as estações do ano considerando-se este grupo taxonômico (Figura 11). Dentre as classes taxonômicas reunidas em “outros”, Xanthophyceae e Euglenophyceae não apresentaram contribuições importantes para a biomassa total nem diferenças significativas as estações do ano, durante o período estudado.

Apesar da dominância por diatomáceas durante a maior parte do período estudado, no outono houve importante contribuição relativa para a biomassa fitoplanctônica total de cianobactérias e crisofíceas (26.6 e 14.3%, respectivamente), no

inverno de dinoflagelados (11.7%), na primavera de cianobactérias e zignemafíceas (16.9 e 35.1%, respectivamente) e no verão de crisofíceas e zignemafíceas (12.3 e 16%, respectivamente). No outono, as criptofíceas destacaram-se por apresentarem biomassas significativamente maiores que nas demais estações do ano (mediana= 91,8 $\mu\text{g C L}^{-1}$, $p < 0.05$). No inverno, foram os dinoflagelados que exibiram biomassas significativamente maiores que nas demais estações do ano (mediana= 186,2 $\mu\text{g C L}^{-1}$, $p < 0.05$). Na primavera, cianobactérias, clorofíceas e zignemafíceas apresentaram biomassas significativamente maiores que nas demais estações do ano para (mediana= 63,6; 165,4 e 944,8 $\mu\text{g C L}^{-1}$, respectivamente, $p < 0,05$). Já as crisofíceas, apresentaram biomassas significativamente nesta estação em comparação com as demais estações do ano ($p < 0.05$). Não foram observadas diferenças significativas nas biomassas de diatomáceas ($p = 0,149$), xantofíceas ($p = 0,365$), euglenofíceas ($p = 0,816$), entre as estações do ano (Figura 12).

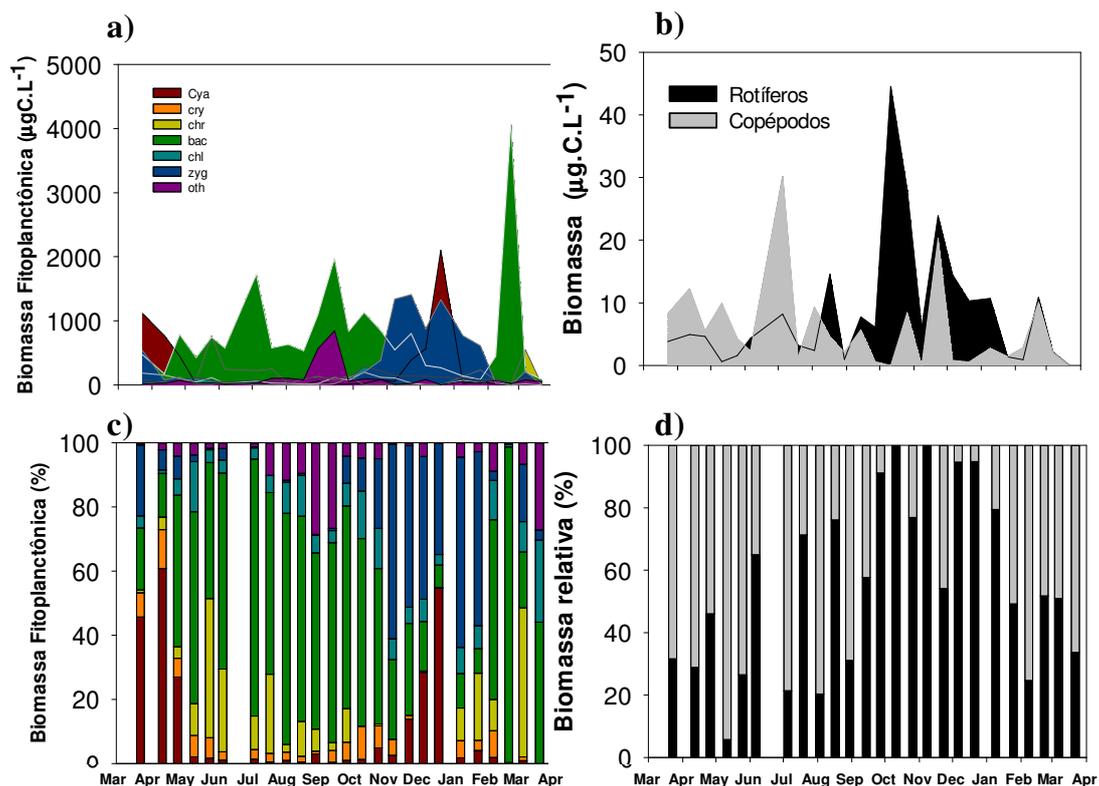


Figura 11 - Variabilidade temporal da biomassa (a) fitoplanctônica total ($\mu\text{gC.L}^{-1}$); (b) zooplanctônica total ($\mu\text{gC.L}^{-1}$); (c) fitoplanctônica relativa (%) e, (d) zooplanctônica relativa (%) por grandes grupos taxonômicos durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ). Cya, Cyanobacteria; Cry, Cryptophyceae; Chr, Chrysophyceae; Bac, Bacillariophyceae; Chl, Chlorophyceae; Zyg, Zygnemaphyceae; Oth – outros -, Dinophyceae + Euglenophyceae + Xantophyceae.

Durante o período estudado, verificou-se que uma espécie contribuiu constante e expressivamente para a biomassa fitoplanctônica total, foi a diatomácea cêntrica filamentosa *Aulacoseira ambigua*. Além de *A. ambigua* outras espécies que contribuíram com pelo menos 5% para a biomassa fitoplanctônica total em pelo menos 10% das amostras e, por isso, também foram consideradas dominantes, são elas: a cianobactéria *Cylindrospermopsis raciborski*; o dinoflagelado *Peridinium cf. umbonatum*; a cryptofíceia *Cryptomonas spp.*; as diatomáceas *Urosolenia naui*, *Urosolenia eriensis* var. *brevispina*, *Aulacoseira granulata* var. *angustissima* e *Fragilaria cf. familiaris*; a crisofíceia *Mallomonas sp.* e a zignemafíceia *Mougeotia sp.*

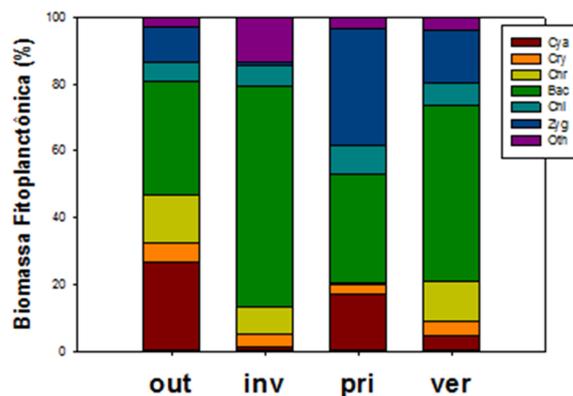


Figura 12 - Contribuição relativa (%) dos grandes grupos taxonômicos para a biomassa fitoplanctônica ($\mu\text{g.C. L}^{-1}$) durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ). *Out*, outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão; *Cya*, Cyanobacteria; *Cry*, Cryptophyceae; *Chr*, Chrysophyceae; *Bac*, Bacillariophyceae; *Chl*, Chlorophyceae; *Zyg*, Zygnemaphyceae; *Oth*, Outros.

10.3.2. ZOOPLÂNCTON

No Reservatório do Camorim foram registrados 20 táxons na comunidade zooplânctônica, a maioria deles, rotíferos. A biomassa da comunidade zooplânctônica esteve dominada por rotíferos em estações quentes (primavera e verão) e por copépodos Cyclopoida nas estações mais frias (outono e inverno; Figura 11).

Não houve registro de cladóceros e copépodos Calanoida, nas amostras quantitativas, porém, em amostras qualitativas, foram observados exemplares de espécies

de cladóceros comuns em regiões litorâneas de lagos e reservatórios como *Macrothrix sp.* e *Chydorus pubescens*. Durante o período de estudo, o conteúdo em carbono metazooplanctônico médio foi de $8,9 \mu\text{g C L}^{-1}$, o conteúdo em carbono médio de rotíferos foi de $4,29 \mu\text{g C L}^{-1}$ e o conteúdo em carbono médio de copépodos Cyclopoida foi de $4,0 \mu\text{g C L}^{-1}$.

Dos copépodos Cyclopoida registrados, em média 46% eram adultos, 35,9% copepoditos e 18,1% náuplios. Os copépodos apresentaram biomassas significativamente maiores no inverno que nas demais estações do ano (mediana= $5,75 \mu\text{g C L}^{-1}$, $p < 0,05$). Na primavera, a espécie *Brachionus caudatus*, foi a principal responsável pelos valores significativamente maiores (mediana= $21,5 \mu\text{g C L}^{-1}$; $p < 0,05$) registrados para a biomassa de rotíferos. O conteúdo em carbono metazooplanctônico exibiu valores significativamente maiores também na primavera (mediana= $31,1 \mu\text{g C L}^{-1}$; $p < 0,05$).

As espécies de rotíferos mais importantes durante o período de estudo: *Brachionus caudatus*, *Brachionus calyciflorus*, *Brachionus falcatus*, *Filinia novaezelandiae*, *Hexarthra sp.*, *Trichocerca spp.* e *Bdelloidea sp.*

10.4. RELAÇÃO ENTRE BIOMASSA FITOPLANCTÔNICA DE ESPÉCIES DESCRITORAS E VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Análises de correlações não paramétricas (*Spearman*, $p < 0,05$) foram usadas para determinar relações entre a biomassa fitoplanctônica total e variáveis ambientais, assim como, entre a biomassa de grandes grupos taxonômicos do fitoplâncton (classes) e variáveis ambientais. Na tabela 2 podem ser visualizados os coeficientes de correlação entre as variáveis analisadas e sua significância.

A biomassa fitoplanctônica total esteve significativa e positivamente relacionada à temperatura da água (WT), ao pH, à concentração de carbono orgânico dissolvido, à concentração de carbono inorgânico dissolvido, à estabilidade relativa da coluna d'água e à biomassa da comunidade zooplanctônica; e significativa e negativamente relacionada à profundidade máxima, à precipitação atmosférica (PREC) e à razão atômica TN:TP.

Tabela 2 – Síntese das correlações não paramétricas (*Spearman*) entre variáveis bióticas (dependentes) e ambientais (independentes). *phy*: fitoplâncton total; *cya*: cianobactérias; *din*: dinoflagelados; *cry*: criptofíceas; *chr*: crisofíceas; *bac*: diatomáceas; *xan*: xantofíceas; *chl*: clorofíceas; *zyg*: zignematofíceas *eu*: euglenofíceas.

		Variáveis dependentes - Biomassas ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$)										
		phy	cya	din	cry	chr	bac	xan	chl	zyg	eu	
Variáveis independentes	Z_{max} (m)	<i>r</i>	-0.277	-0.356	-0.040	-0.208	0.200	-0.152	0.226	-0.426	-0.298	0.173
		<i>p</i>	0.016	0.002	0.737	0.079	0.092	0.203	0.056	0.000	0.011	0.146
	WT ($^{\circ}\text{C}$)	<i>r</i>	0.366	0.548	-0.251	0.048	-0.428	-0.299	0.078	0.322	0.667	-0.167
		<i>p</i>	0.001	0.000	0.034	0.690	0.000	0.011	0.512	0.006	0.000	0.160
	PREC (mm)	<i>r</i>	-0.256	-0.086	-0.265	0.295	0.261	-0.440	-0.022	-0.158	0.115	0.233
		<i>p</i>	0.026	0.471	0.024	0.012	0.027	0.000	0.853	0.184	0.334	0.049
	ALC (mEq.L^{-1})	<i>r</i>	0.220	0.301	0.028	0.140	-0.432	-0.067	-0.251	0.172	0.338	-0.296
		<i>p</i>	0.057	0.010	0.817	0.238	0.000	0.575	0.034	0.148	0.004	0.012
	pH	<i>r</i>	0.525	0.673	0.197	0.256	-0.370	0.071	-0.334	0.388	0.551	-0.163
		<i>p</i>	0.000	0.000	0.097	0.030	0.001	0.552	0.004	0.001	0.000	0.170
	DOC (mg.C.L^{-1})	<i>r</i>	0.300	0.115	0.269	0.233	-0.233	0.188	-0.202	0.449	0.309	0.111
		<i>p</i>	0.009	0.334	0.023	0.049	0.049	0.114	0.089	0.000	0.008	0.352
	DIC (mg.C.L^{-1})	<i>r</i>	0.354	0.393	-0.323	0.002	-0.364	-0.244	0.083	0.215	0.610	-0.204
		<i>p</i>	0.002	0.001	0.006	0.989	0.002	0.039	0.490	0.070	0.000	0.085
	SRP ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$)	<i>r</i>	-0.210	0.170	-0.298	0.015	0.091	-0.349	-0.061	-0.348	-0.041	-0.085
		<i>p</i>	0.069	0.153	0.011	0.900	0.445	0.003	0.612	0.003	0.735	0.479
	N-NO ₃ ⁻ ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$)	<i>r</i>	-0.081	-0.031	-0.006	-0.164	-0.284	-0.323	0.047	0.132	0.296	-0.034
		<i>p</i>	0.485	0.796	0.957	0.169	0.016	0.006	0.697	0.269	0.012	0.777
	N-NH ₄ ⁺ ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$)	<i>r</i>	0.121	0.184	-0.268	-0.114	-0.150	-0.242	0.290	0.316	0.381	0.091
		<i>p</i>	0.298	0.121	0.023	0.339	0.207	0.041	0.014	0.007	0.001	0.448
SRSI (mg.L^{-1})	<i>r</i>	0.095	0.246	-0.495	-0.128	-0.004	-0.284	0.119	-0.156	0.060	-0.030	
	<i>p</i>	0.413	0.038	0.000	0.282	0.971	0.016	0.320	0.191	0.615	0.804	
NID:SRP	<i>r</i>	0.088	-0.169	0.255	-0.084	-0.225	0.098	0.091	0.401	0.207	0.039	
	<i>p</i>	0.450	0.156	0.031	0.480	0.058	0.410	0.445	0.001	0.081	0.745	
TN:TP	<i>r</i>	-0.514	-0.452	-0.014	-0.016	0.574	-0.096	0.188	-0.408	-0.445	0.155	
	<i>p</i>	0.000	0.000	0.908	0.895	0.000	0.421	0.113	0.000	0.000	0.194	
RCWS	<i>r</i>	0.237	0.338	-0.107	0.094	-0.182	-0.287	0.260	0.228	0.448	-0.145	
	<i>p</i>	0.041	0.004	0.369	0.432	0.125	0.015	0.028	0.054	0.000	0.225	
ZOO ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$)	<i>r</i>	0.452	0.295	0.212	0.116	-0.223	0.510	0.018	0.375	0.239	-0.101	
	<i>p</i>	0.000	0.012	0.074	0.332	0.060	0.000	0.881	0.001	0.043	0.397	

A biomassa dos grandes grupos taxonômicos do fitoplâncton seguiram padrão de correlação semelhante ao observado para a biomassa fitoplanctônica total, no entanto, a biomassa de cianobactérias (cya) esteve significativa e positivamente relacionada à alcalinidade da água enquanto a biomassa de crisofíceas (chr) e diatomáceas (bac) estiveram significativa e negativamente relacionadas a esta variável. A biomassa de dinoflagelados (din) e de crisofíceas (chr) correlacionaram-se significativa e negativamente à temperatura da água. A biomassa de criptofíceas (cry) correlacionou-se significativa e negativamente à precipitação atmosférica. A biomassa de zignemafíceas (zyg) correlacionou-se positiva e negativamente às concentrações de íon amônio (Tabela 2).

Análise de correspondência canônica (CCA) foi realizada usando variáveis relacionadas ao controle ascendente da comunidade fitoplanctônica: profundidade máxima, precipitação atmosférica, temperatura da água, pH, alcalinidade (ALC), razão atômica TN:TP, razão atômica DIN:SRP, concentração de SRP, concentração de N-NH₄⁺, concentração de N-NO₃⁻, concentração de SRSi, RCWS, concentração de DOC e DIC. O conteúdo em carbono metazooplanctônica foi utilizado como variável relacionada ao controle descendente da comunidade fitoplanctônica (Figura 13).

Um total de 114 taxa fitoplanctônicas foram registrados neste estudo, porém somente 10 taxa foram observados contribuindo com pelo menos 5% da biomassa fitoplanctônica total em pelos menos 10% das amostras, sendo, portanto, consideradas espécies descritoras do sistema estudado. Os dados de biomassa fitoplanctônica dessas espécies descritoras foram submetidos a uma análise discriminante de correspondência (DCA) por segmentos na qual verificou-se que comprimento do gradiente do primeiro eixo (3.411) foi maior que 2 unidades de desvio padrão e explicou 40.4% da variância das espécies. Conseqüentemente, análise de correspondência canônica (CCA) foi usada para relacionar a estrutura do fitoplâncton às variáveis ambientais e explorar as relações entre espécies. De acordo com uma CCA preliminar, foram identificadas variáveis colineares e selecionado um subconjunto de variáveis baseado na inspeção dos fatores de inflação de variância. Aquelas variáveis que exibiram fator de inflação de variância >10 foram removidas uma de cada vez. Após cada remoção, outra CCA era realizada e os fatores de inflação de variância reexaminados até que nenhum valor extremo fosse observado. Terminada a remoção de variáveis procedeu-se uma seleção gradual

progressiva de variáveis e teste de permutações de Monte Carlo para reduzir o número de variáveis ambientais a somente aquelas correlacionadas significativamente ($p < 0,05$) aos eixos. Uma das variáveis testa nesta análise foi a biomassa zooplanctônica a qual foi rejeitada no processo de seleção de variáveis por não se mostrar significativamente ($p < 0,05$) correlacionada à biomassa das espécies fitoplanctônicas investigadas. A relação entre a biomassa de espécies fitoplanctônicas descritoras e variáveis ambientais ordenadas pela CCA são mostradas na Figura 13.

Os autovalores da CCA para os eixos 1 e dois foram 0,244 e 0,106, respectivamente, explicando 76,6% da variância total nos primeiros dois eixos. A hipótese de que não há relação entre a biomassa de espécies fitoplanctônicas descritos e variáveis ambientais foi rejeitada ($p < 0,002$, de acordo com o teste de Monte Carlo). Correlações pseudo-canônicas para os dois eixos significativos foram altas ($> 0,7$) (0,796 e 0,701, respectivamente), indicando uma forte correlação entre variáveis abióticas e a biomassa de espécies fitoplanctônicas descritoras.

Tabela 3 – Síntese de CCA de X variáveis ambientais e 10 espécies fitoplanctônicas descritoras (n=72).

	Eixo 1	Eixo 2
Coefficiente canônico		
WT	-0.3033	-0.5501
PREC	0.0071	-0.2805
pH	-0.7059	0.0816
SRP	-0.1362	-0.2128
N-NH ₄ ⁺	-0.2989	-0.2326
Z _{max}	0.5356	-0.2267
TN:TP	0.2175	0.2314

A profundidade máxima (Z_{max}) e o pH foram as variáveis mais importantes na ordenação do primeiro eixo de acordo com os coeficientes canônicos (Tabela 3). Seus vetores estiveram localizados em lados oposto do gráfico, associadas a um gradiente da primavera (lado esquerdo) para o verão (lado direito). As amostras correspondentes ao outono estiveram concentradas no centro do gráfico. As espécies descritoras que mostraram maior correlação com o eixo 1 foram *Urosolenia nauti* ($r = 0,47$) e *Urosolenia eriensis* var. *brevispina* ($r = 0,48$). A temperatura da água configurou-se como a variável mais importante na ordenação do eixo 2 (Tabela 3), seguida da precipitação atmosférica. Em geral, amostras de verão (estação mais quente e chuvosa) situaram-se no lado

negativo do eixo 2. *Cylindrospermopsis raciborskii* foi a espécie que exibiu maiores correlações como o eixo 2 ($r= 0,561$).

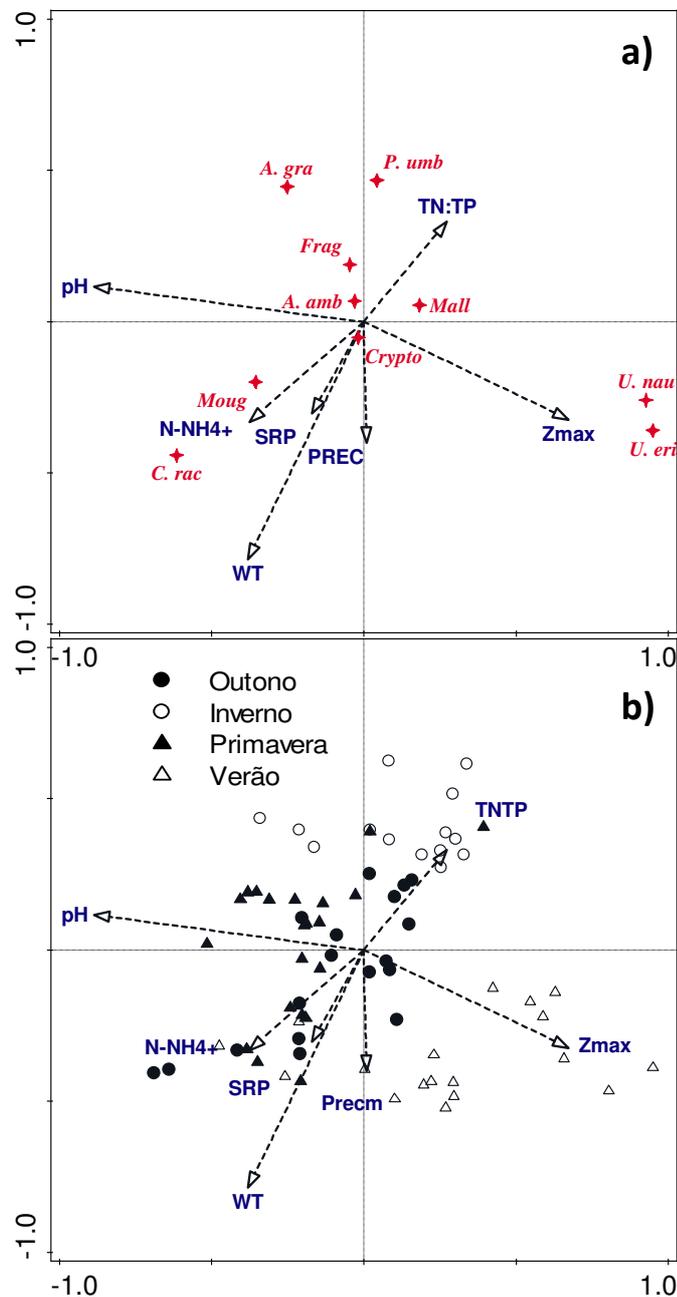


Figura 13 - Diagramas Biplot de CCA do Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ) no período de estudo (março/2012 a março/2013): (a) Biplot incluindo variáveis limonológicas (variáveis explicatórias) e biomassa ($\mu\text{gC L}^{-1}$) das espécies fitoplanctônicas descritoras do ambiente; (b) Biplot incluindo variáveis limonológicas (variáveis explicatórias) e amostras. Círculos preenchidos, outono; Círculos vazios, inverno; Triângulos preenchidos, primavera; Triângulos vazios, verão. *U.nau*, *Urosolenia nau*; *U. eri*, *Urosolenia eriensis* var. *brevispina*; *Frag*, *Fragillaria* cf. *familiaris*; *P. umb*, *Peridinium* cf. *umbonatum*; *Crypto*, *Cryptomonas* spp.; *C. rac*, *Cylindrospermopsis raciborskii*; *Moug.*, *Mougeotia* sp., *A.amb.*, *Aulacoseira ambigua*; *A.gran.*, *Aulacoseira granulata* var. *angustissima*; *Mall.*, *Mallomonas* sp.

11. DISCUSSÃO

Os resultados deste estudo mostraram a ausência de diferenças espaciais na biomassa/composição do fitoplâncton e fatores relacionados. Por outro lado, foram observadas diferenças temporais (entre estações do ano) na relação entre disponibilidade de nutrientes e biomassa/composição fitoplanctônica, assim, a hipótese inicial de trabalho somente foi refutada no que tange às diferenças espaciais.

Com relação à definição do estado trófico do reservatório do Camorim durante o período estudado, tanto as concentrações médias anuais de TP quanto de TN foram características de ambientes eutróficos. No entanto, a alta concentração média anual de clorofila-*a* observada assemelhou-se a de ambientes hipereutróficos (NÜRNBERG, 1996). O fósforo já foi identificado como principal fator limitante da produção primária em muitos lagos temperados (SCHINDLER, 1978; VOLLENWEIDER & KERÉKES, 1990; TILZER, 1990), e o nitrogênio apontado por muito tempo como principal fator limitante em lagos tropicais (TOERIEN *et al.*, 1975; HENRY *et al.* 1985; RAST *et al.*, 1989). No entanto, há registro recentes sobre limitação ao crescimento fitoplanctônico em ambientes tropicais tanto por fósforo, como caso dos reservatórios do Funil e de Três Marias (DOMINGUES *et al.*, 2016; RANGEL *et al.*, 2012), assim como por nitrogênio, como reportado BRASIL *et al.* (2016) em seu estudo sobre reservatórios nordestinos brasileiros. A natureza dos fatores limitantes pode variar espaço-temporalmente dentro de um mesmo lago. Em um grande lago subtropical na Florida (Lago Okeechobee), evidências empíricas e experimentais indicam que tanta luz como disponibilidade de nutrientes podem ter impactos significativos na abundância e estrutura do fitoplâncton, mas a relativa importância destes fatores varia no tempo e entre regiões do lago (ALDRIDGE *et al.*, 1995; PHILIPS *et al.*, 1997).

No caso do Reservatório do Camorim, a investigação acerca da possível limitação do crescimento fitoplanctônico por nutrientes, considerou tanto as concentrações absolutas de nutrientes dissolvidos quanto as razões atômicas entre eles. Observou-se uma persistente limitação por fósforo ao crescimento fitoplanctônico considerando-se tanto as concentrações absolutas de nutrientes (concentrações de SRP, SAS, 1989; DIN, REYNOLDS, 1997) como a razão entre eles (razões TN:TP e NID:SRP; KOSTEN *et al.*, 2009). Segundo REYNOLDS (1997) o fitoplâncton não foi potencialmente limitado por

nitrogênio ($\text{DIN} > 100 \mu\text{g L}^{-1}$) uma vez que a concentração média de DIN foi de $535,1 \mu\text{g L}^{-1}$, durante o período de estudo. Por outro lado, verificou-se uma forte tendência à limitação por P ($\text{SRP} < 10 \mu\text{g L}^{-1}$) já que a concentração média de SRP foi de $3,16 \mu\text{g L}^{-1}$ (SAS, 1989). Para KOSTEN *et al.* (2009) razão TN:TP > 38 e NID:SRP > 50 indica limitação por P. As razões atômicas TN:TP e NID:SRP médias, registradas foram de 59 e 488, respectivamente, ambas indicando, portanto, potencial limitação por P ao crescimento fitoplanctônico no reservatório do Camorim durante o período de estudo. A limitação por fósforo já foi observada em outros ecossistemas aquáticos tropicais como reservatórios (RANGEL *et al.* 2012) e lagos de inundação amazônicos (HUSZAR & REYNOLDS, 1997; GUNKEL *et al.*, 2000; DEUS *et al.*, 2013). Não houve limitação por SRSi (HUSZAR & CARACO, 1996) no Reservatório do Camorim durante o período estudo.

Geralmente, lagos tropicais exibem dominância por cianobactérias durante períodos de seca, e por diatomáceas durante períodos de entrada de água e mistura (HARRIS & BAXTER, 1996). Foram observadas correlações positivas e significativas ($p < 0.05$) entre Cyanobacteria e a temperatura da água, alcalinidade, pH, à estabilidade da coluna d'água, e negativamente à profundidade máxima. Apesar não terem dominado o fitoplâncton no Reservatório do Camorim durante o período de estudo, cianobactérias exibiram biomassas significativamente mais elevadas na primavera que as demais estações do ano, enquanto no outono apresentou contribuição relativamente maior. Considerando-se as condições ambientais, o outono caracterizou-se por ser a estação do ano a apresentar uma limitação menos severa por fósforo, e a primavera por suas maiores temperatura e estabilidade da coluna d'água. Dentre as cianobactérias, *Cylindrospermopsis raciborskii* recebeu atenção diferenciada nas análises devido a sua potencial toxicidade e riscos à saúde humana advindos da mesma, uma vez que este reservatório é usado para abastecimento humano na cidade do Rio de Janeiro (CEDAE, 2010). A capacidade de fixação de nitrogênio atmosférico frequentemente é sugerida como uma das razões pelas quais *C. raciborskii* domina o fitoplâncton de lagos e reservatórios, inclusive tropicais e subtropicais (HARRIS & BAXTER, 1996; PADISÁK, 1997; DOKULIL & TEUBNER, 2000; MCGREGOR & FABBRO, 2000). Como a deficiência por N estimula a formação de heterocitos, sua observação pode ser usada como indicador da fixação de N_2 (WOLK, 1982). LEWIS (1986) associou a presença de heterocitos em populações de *Cylindrospermopsis* à reduzida disponibilidade de DIN. No

reservatório do Camorim houve grande disponibilidade de DIN e não foram observados indivíduos desta espécie com heterocitos, o que reforça a ideia de que não há limitação por nitrogênio neste ambiente.

Nas regiões tropicais, cianobactérias podem exibir persistente dominância anual com mudanças relativamente pequenas durante o ano (FIGUEREDO & GIANI, 2009; SOARES *et al.*, 2009) e frequentemente são tóxicas (BOUVY *et al.*, 2001; MOLICA *et al.*, 2005). Embora florações de cianobactérias estejam tipicamente associadas com enriquecimento por nutrientes, sua ocorrência tem sido relacionada a vários fatores, como adaptação à baixa luminosidade (SCHEFFER *et al.*, 1997), altas temperaturas e estabilidade da coluna d'água (PAERL & HUISMAN, 2009), baixa concentração de CO₂ e altos níveis de pH (SHAPIRO, 1990; CARACO & MILLER, 1998), limitação por nitrogênio (SMITH, 1983), e habilidade para estocar fósforo (ISVÁNOVICS *et al.*, 2000), produção de substâncias alelopáticas (LEÃO *et al.*, 2009) e resistência à herbivoria (WILSON *et al.*, 2006). No entanto, cianobactérias são sensíveis à “lavagem” (ELLIOT, 2012; ROMO *et al.*, 2012) e partículas suspensas de argila. Assim sendo, o reservatório do Camorim parece não favorecer o estabelecimento de cianobactérias por longos períodos apesar de exibir altas temperaturas e elevado ph porque apresenta sua coluna d'água constantemente iluminada durante o ano, altas concentrações de CO₂ e, principalmente não ser um ambiente com limitação por nitrogênio com alta estabilidade da coluna d'água (BRASIL *et al.*, 2016).

Aulacoseira é, atualmente, o mais importante gênero de alga, tanto numericamente quanto em termos de sua contribuição para produtividade primária global (HUBBLE, 2000). *Aulacoseira ambigua* (GRUNOW) SIMONSEN é uma diatomácea planctônica, cêntrica comum em sistema dulciaquícolas de moderada produtividade (CAMBURN & KINGSTON, 1986, FRITZ *et al.*, 1993) e foi a espécie fitoplanctônica dominante no Reservatório do Camorim por ser a mais frequente e abundante durante todo o período de estudo. Eventos sazonais na comunidade fitoplanctônica, provavelmente devido à mistura pelo vento, perda de biomassa de cianobactérias em períodos de precipitação elevada permitiram a dominância de *Aulacoseira ambigua* no reservatório do Camorim, CALIJURI *et al* (2002) reportaram a importância desses eventos e da disponibilidade de luz subaquática no estabelecimento da dominância de outra espécie do gênero (*Aulacoseira granulata*) no Reservatório de Barra Bonita (SP).

Por possuírem alta densidade celular e elevadas taxas de sedimentação, a manutenção e dominância de diatomáceas na coluna d'água geralmente está associada também à condições de altas vazões (SALMASO & ZIGNIN, 2010; BEAVER *et al.*, 2013).

Diatomáceas provavelmente escapam da herbivoria por serem impalatáveis e pouco consumidas por estarem fora da faixa ótima de tamanho para o zooplâncton (LEHMAN & SANDGREN, 1985; STERNER, 1986), com maior pressão de herbivoria caindo sobre as clorofíceas pequenas e cianobactérias. Diatomáceas requerem os macronutrientes nitrogênio, fósforo e silicato para sua fotossíntese e usam silicato a uma razão atômica de um para um, aproximadamente, com nitrogênio (REDFIELD *et al.*, 1963). São também excelentes competidoras por fósforo em baixas concentrações, apresentando constantes de semi-saturação que podem ser consideradas mais baixas ($K_m = 0.19-0.59 \mu\text{M}$) que as observadas para cianobactérias ($K_m = 0.58-1.10 \mu\text{M}$) (TILMAN *et al.*, 1982; SOMMER, 1989; HUSZAR & CARACO, 1998; ARHONDITSIS & BRETT, 2005). Uma vez que reservatório do Camorim apresentou uma potencial limitação ao crescimento fitoplanctônico por fósforo, possivelmente as diatomáceas estejam sendo fisiologicamente mais bem-sucedidas na competição por este nutriente neste sistema.

Muitas diatomáceas são consideradas organismos meroplanctônicos-planctônicos – i.e. organismo que passa parte do ciclo de vida no sedimento – e podem formar células de resistência capazes de resistir a períodos de escuridão (e.g. LUND, 1954). Células de resistência de *Aulacoseira itálica* (EHRENB.) Simonsen enterradas em sedimentos por aproximadamente 20 anos podem fixar carbono após 1-8 horas de exposição moderada à luz (SICKO-GOAD *et al.* 1986). No reservatório o Camorim, os resultados indicam que a ressuspensão do meroplâncton não se relaciona ao sucesso de diatomáceas por devolvê-las à zona eufótica, já que a coluna d'água esteve completa e constantemente iluminada durante o período estudado, mas sim por inocular formas de resistência que possivelmente ficam estocadas de forma inativa no sedimento por tempo indeterminado, garantindo que em condições favoráveis altas biomassas das espécies em questão sejam atingidas em pouco tempo.

O padrão de mistura em lagos e reservatório tem sido apontado com um importante fator definidor da composição e abundância fitoplanctônica (REYNOLDS, 1999), incluindo reservatórios tropicais e subtropicais (DOS SANTOS & CALIJURI,

1998). Pela ausência de perfis térmicos tomados em horário apropriado e/ou perfis térmicos nictemerais, não é possível afirmar precisamente que no reservatório do Camorim haja a estruturação de uma termoclina persistente, porém, em períodos mais quentes, provavelmente há estratificações diurnas devido ao aquecimento solar superficial como indicou a análise da estabilidade relativa da coluna d'água (RWCS, Figura 3b). Análise de correlação de *Spearman* mostrou correlação significativa ($p < 0.05$) e direta entre a biomassa de Cyanobacteria e a estabilidade relativa da coluna d'água, enquanto para a biomassa de Bacillariophyceae essa relação foi inversa. Assim, uma vez que a grande prevalência e contribuição expressiva de diatomáceas para a biomassa fitoplanctônica total ao longo do ano no Reservatório do Camorim esteve inversamente relacionada à estabilidade relativa da coluna d'água, é possível supor que sistema passa por misturas constantes de sua coluna d'água. Nos poucos períodos onde há indícios de estratificação (possivelmente diurna), possivelmente há uma redução na biomassa de diatomáceas pelo aumento das taxas de sedimentação e conseqüente aumento relativo de outras algas melhor adaptadas às novas condições (cianobactérias e zignemafíceas) mas, apesar disso, as diatomáceas conseguem manter grandes populações, provavelmente devido a sua habilidade em competir com sucesso por fósforo num ambiente limitado por este nutriente.

A principal espécie de zignemafícea registrada no Reservatório do Camorim foi *Mougeotia sp.* O gênero *Mougeotia* reúne mais de 190 espécies (GUIRY, 2013) e é conhecidamente formador de florações em lagos eutróficos que estão passando por um processo de reoligotrofização como resultado da redução de entradas de fósforo no sistema (TAPOLCZAI *et al.*, 2015); se tornou importante e significativo membro do fitoplâncton em lagos grandes, profundos e peri-alpinos (SALMASO, 2000; SALMASO & PADISÁK, 2007; MORABITO *et al.*, 2003), tendo sido registrado também em lagos subtropicais (YACOBI & ZOHARY, 2010); contribuiu para a histerese do fitoplâncton no que diz respeito a redução de fósforo no lago Geneva (ANNEVILLE *et al.*, 2002). Observações recentes mostram que a ocorrência de *Mougeotia* está relacionada a mudanças tróficas dos lagos (TAPOLCZAI *et al.*, 2015) e seu sucesso pode se dar por sua habilidade na competição por fósforo em baixas concentrações e por uma estrutura e fisiologia única de seus cloroplastos que podem se enfileirar ao longo do eixo longitudinal para maximizar a captura de luz, como uma antena. Assim, *Mougeotia* pode usar eficientemente a luz mesmo sob condições de baixa luminosidade (REYNOLDS, 2006).

Outra vantagem competitiva do gênero reside em sua morfologia, a forma filamentosa favorece sua flutuabilidade.

No reservatório do Camorim, na primavera, as zignemafíceas dividiram a dominância com diatomáceas e cianobactérias e seu sucesso nessa estação pode estar ligado ao aumento da profundidade máxima que possivelmente introduziu populações de *Mougeotia sp.* associadas às margens do reservatório. KUFEL (2001) registraram que através da sedimentação, aumentada com a estratificação térmica da coluna d'água, florações primaveris de diatomáceas podem remover uma fração significativa do fósforo (P) de um lago no início da estação. Esta remoção subsequentemente limita a quantidade de P disponível para reciclagem na zona eufótica (POISTER *et al.*, 2012); no caso do reservatório do Camorim pode haver uma ligação entre o aumento de sedimentação de diatomáceas (principalmente *Aulacoseira ambigua*) em períodos de maior estabilidade da coluna d'água (mesmo curtos) e o aparecimento de espécies adaptadas a ambientes estratificados e com habilidade para competir por fósforo (p.ex. *Cylindrospermopsis raciborskii* e *Mougeotia sp.*).

Como apontado por REYNOLDS (1984), um pico de verão na biomassa fitoplanctônica a cada ano é o caso mais simples observado em muitos lagos (REYNOLDS, 1984). O pico de biomassa no Reservatório do Camorim ocorreu na primavera/verão quando as condições foram mais favoráveis (e.g. altas temperatura e precipitação atmosférica, aumento da profundidade máxima) e a biomassa fitoplanctônica esteve submetida a um significativo e duradouro controle por deficiência nutricional crônica. A espécie responsável por esse pico, durante o período de estudo no Reservatório do Camorim, foi a também diatomácea *Urosolenia eriensis* var. *brevispina*, e tal fato reforçou que diatomáceas encontram um ambiente adequado para seu desenvolvimento neste ambiente e de alguma forma apresentam estratégias competitivas de sucesso.

A ocorrência de esporos de resistência em diatomáceas de água doce está limitada a poucas taxa (VON STOSCH & FECHER, 1979); *Aulacoseira* e *Urosolenia* estão entre eles. Esporos de resistência são caracterizados por duas valvas fortemente silicificadas, que podem ou não ter cópulas ou bandas no cíngulo (SYVERTSEN, 1979). Eles têm um alto conteúdo de clorofila, sedimentam mais rápido que células vegetativas (FRENCH & HARGRAVES, 1980) e são ricos em produtos estocados (HARGRAVES & FRENCH,

1983). No que diz respeito à ecologia, a produção de esporos de resistência em *Urosolenia* e *Achanthoceras* parece ser primitivo e custoso. Assim, tem sido reportado que diatomáceas de água doce formam células de resistência no lugar de esporos de resistência (EDLUND & STOEMER, 1993). Estas células são citologicamente e fisiologicamente diferentes de células vegetativas (SICKO-GOAD *et al.*, 1989) e são capazes de sobreviver por longos períodos (>10 anos) incorporada ao sedimento anóxico. Células de resistência compartilham características fisiológicas com esporos de resistência (alto teor de clorofila e conteúdo de lipídeos, baixa taxa de respiração), ainda que não realizem mitoses especiais para se tornarem dormentes (ANDERSON, 1975; FRENCH & HARGRAVES, 1985). Células de resistência de *Aulacoseira italica* (EHRENB.) Simonsen enterradas em sedimentos por aproximadamente 20 anos podem fixar carbono após 1-8 horas de exposição moderada à luz (SICKO-GOAD *et al.*, 1986). Alguns ciclos sazonais no fitoplâncton podem ser explicados pela desestratificação da coluna d'água associada com a turbulência causada pelo vento que mistura o meroplâncton e traz formas de resistência de organismos para zona eufótica, permitindo seu crescimento e esta parece ser a razão dos ciclos sazonais no Reservatório do Camorim.

O Reservatório do Camorim, dada sua localização geográfica e baixa profundidade média, parece estar submetido a ação do vento continuamente e, por isso, provavelmente sofre a mistura contínua da coluna d'água. Apesar disso, pela análise dos resultados da estabilidade relativa da coluna d'água, há indicações de possível ocorrência de curtos períodos de estratificação térmica neste sistema onde haveria maior sedimentação de diatomáceas e estabelecimento de outros grupos de algas melhores adaptados às novas condições (Cyanobacteria e Zygnemaphyceae). No entanto, com o subsequente retorno da mistura da coluna d'água, a ressuspensão de populações e formas de resistência meroplancônicas poderia agir como um mecanismo de inoculação de determinadas populações fitoplanctônicas que, dessa forma, poderiam se estabelecer em grandes biomassas em curto espaço de tempo. Como a luz não é limitante ao crescimento fitoplanctônico ($Z_{eu}=Z_{max}$), a estabilidade da coluna d'água e a limitação por nutrientes parecem ser os fatores determinantes na regulação da comunidade fitoplanctônica no Reservatório do Camorim.

De acordo com NASELLI-FLORES *et al.* (2007) uma mesma população fitoplanctônica é mantida quando a extensão de variação de um parâmetro ambiental não

excede a capacidade de adaptação morfológica da população em questão; se as mudanças ambientes são fortes o bastante, há a substituição de espécies oferecendo posterior adaptação num nível mais alto de organização. Devido à complexidade na variabilidade dos fatores físicos, químicos e biológicos em reservatórios, a dominância de determinadas espécies fitoplanctônicas em lagos e reservatórios é dependente principalmente de suas estratégias adaptativas (REYNOLDS, 1997) e, no caso do Reservatório do Camorim as estratégias mais determinantes parecem estar ligadas à absorção de fósforo quando em baixas concentrações e flutuabilidade. Partindo-se do pressuposto que as principais espécies de algas identificadas com importantes neste ambiente são boas competidoras por fósforo, a análise de correspondência canônica indicou quais outros fatores (de controle ascendente e descendente) podem ajudar na explicação de mudanças na composição da comunidade fitoplanctônica no Reservatório do Camorim, ao longo do período estudado.

A CCA (Figura 13) identificou variáveis físicas como temperatura e profundidade (e intensidade de luz uma vez que, $Z_{\max} = Z_{eu}$) como direcionadores-chave da biomassa fitoplanctônica. As concentrações de macronutrientes, razão atômica TN:TP também foram identificadas no processo de seleção passo a passo da CCA. Adicionalmente, a CCA revelou que não houve sensibilidade diferencial aos herbívoros dentre as espécies fitoplanctônicas pois não esteve significativamente relacionada à biomassa das espécies fitoplanctônicas, indicando baixa pressão de herbivoria pelo zooplâncton, excluindo a hipótese de que o zooplâncton determinaria a biomassa e composição do fitoplâncton.

Em lagos tropicais, possibilidades para um efetivo controle *top-down* do fitoplâncton são menores que em lagos temperados (FERNANDO, 1994; LAZZARO, 1997). Na verdade, espécies zooplanctônicas em lagos e reservatórios tropicais são geralmente muito menores que aquelas de zonas temperadas e grande zooplâncton herbívoros do gênero *Daphnia* parecem ser raros ou ausentes em baixas latitudes (GREEN, 1972, 1976; HEBERT, 1978; DEEVEY *et al.*, 1980; DUMONT, 1994; FERNANDO, 1980; 1994; GILLOLY & DODSON, 2000). No Reservatório do Camorim foram registrados 20 táxons na comunidade zooplanctônica, a maioria deles, rotíferos. A biomassa da comunidade zooplanctônica esteve dominada por rotíferos em estações quentes (primavera e verão) e por copépodos Cyclopoida nas estações mais frias (outono e inverno). Não houve registro de grandes herbívoros (cladóceros) e copépodos

Calanoida, portanto não houve, controle descendente das biomassas fitoplanctônica, como apontado pelas correlações significativa e positivas entre essas duas comunidades.

Rotíferos são importantes membros de comunidades zooplanctônicas em ambientes de água doce sendo capazes de alcançar altas densidades populacionais rapidamente, quando grandes espécies zooplanctônicas competitivamente superiores como *Daphnia* são raras ou ausentes (GILBERT, 1988), o que é bastante frequente em ambientes tropicais (SARMA *et al.*, 2005), onde comunidades planctônicas incluem rotíferos como um importante componente (KÂ *et al.*, 2006). Parecem se desenvolver melhor em condições eutróficas (GULATI, 1990; 1992; GULATI *et al.*, 1990; BONECKER & AOUYAGUI, 2005), ocorrendo frequentemente em associação com cianobactérias (BOUVY *et al.*, 2001; LEONARD & PAERL, 2005). No reservatório do Camorim, verificou-se rotíferos foram os organismos zooplanctônicos mais abundante durante o período de estudo e que houve substituição de espécies em associação com as algas dominantes; espécies do gênero *Brachionus sp.* apresentaram biomassas superiores em associação com cianobactérias na primavera/verão.

Têm sido reunidas evidências que progressivamente mudaram a visão clássica de que diatomáceas eram itens alimentares benéficos e inofensivos para copépodos. Nos últimos anos, estudos de laboratório tem mostrado que algumas diatomáceas podem potencialmente reduzir a viabilidade de ovos de copépodos em até 100% e também a taxa de produção de ovos (IANORA *et al.*, 2004). Assim, enquanto diatomáceas podem se configurar como uma fonte de energia para o crescimento de larvas de copépodos, elas frequentemente reduzem suas taxas de fecundidade ou o sucesso na incubação de ovos, ou ambos. Dada a grande quantidade de diatomáceas registradas no fitoplâncton e pequena quantidade de copépodos dentre os membros do zooplâncton talvez exista alguma forma de defesa química eficiente de diatomáceas contra copépodos que resulta na redução de biomassa desses organismos.

Embora a raridade de *Daphnia* nos trópicos seja um fenômeno multifatorial (DUMONT, 1994), a predação por peixes deve ser levada em conta como uma das possíveis explicações para a não ocorrência de grandes herbívoros no zooplâncton (e de cladóceros predadores também), porque nos trópicos, peixes costumam ser mais numerosos que em qualquer outra região e são geralmente herbívoros ao longo da vida (ZARET, 1980; MCCONNELL & MCCONNELL, 1987; LAZZARO, 1997). De acordo

com dados não publicado, *Astyanax* sp., *Gheophagus* sp. e *Hoplias malabaricus*, foram peixes encontrados no Reservatório do Camorim. *Astyanax* parece ser a mais representativa em abundância e biomassa; pela literatura tem alimentação variada. Análises de conteúdo estomacal de espécimes de *Astyanax* indicaram que sua dieta é basicamente composta de material perifíticos e sedimentar (detritos e larvas de insetos, dados não publicados) apesar de ARCIFA *et al.* (1991) terem verificado que peixes deste gênero podem também de alimentar de zooplâncton.

Apesar de suas assembleias persistentes (associadas à dominância por *Aulacoseria ambigua*), o reservatório do Camorim exhibe amplas variações na comunidade a curto prazo como a dominância temporária por Zygnemaphycae na primavera ou a codominância com Cyanophyceae no outono. Segundo os resultados da CCA, estas mudanças estiveram ligadas a flutuações ambientais relacionadas somente ao controle ascendente da comunidade fitoplanctônica. Apesar das variações menores, a população fitoplanctônica dominante permaneceu razoavelmente estável (dominância persistente de *A. ambigua*), indicando que *A. ambigua* esteve adaptada a todo o gradiente ambiental experimentado no Reservatório do Camorim durante o período estudado.

Considerando-se o trabalho de MELACK (1979) onde ele separa a sazonalidade do fitoplâncton em lagos tropicais em três categorias (padrões) de acordo com sua variabilidade e o gradiente ambiental revelado pelas nossas análises, podemos afirmar o Reservatório do Camorim parece pertencer ao segundo padrão onde variações diárias são maiores que mudanças a longo prazo, uma vez que condições de “verão sem fim” são mais comumente encontradas (KILHAM & KILHAM, 1990). São lagos com baixos coeficientes de variação e com pouco acoplamento entre suas flutuações e a sazonalidade do clima, de modo geral. As comunidades fitoplanctônicas podem experimentar, no entanto, tanto instabilidade física, devido à constante mistura da coluna d’água, quanto estabilidade, à medida que esta mistura origina um certo padrão de luz e previne perdas por sedimentação (MELACK, 1979).

12. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AHMED, A., & WANGNEO, A. 2015. Phytoplankton succession in a tropical freshwater lake, Bhoj Wetland (Bhopal, India): spatial and temporal perspective. *Environmental monitoring and assessment*, 187(4), 192.
- ALDRIDGE, F.J., PHILIPS, E.J., & SCHELSKE, C.L. 1995. The use of nutrient enrichment bioassays to test for spatial and temporal distribution of limiting factors affecting phytoplankton dynamics in Lake Okeechobee, Florida. (With 2 figures and 4 tables). *Ergebnisse der Limnologie*, 45, 177-190.
- ANDERSON, O.R. 1975 The ultrastructure and cytochemistry of resting cell formation in *Amphora coffaeiformis* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology* 11 (3), 272-281
- ANNEVILLE, O., SOUISSI, S., IBANEZ, F., GINOT, V., DRUART, J.C., & ANGELI, N. 2002. Temporal mapping of phytoplankton assemblages in Lake Geneva: annual and interannual changes in their patterns of succession. *Limnology and Oceanography*, 47(5), 1355-1366.
- APHA, A. 1998. WPCF, 1998. *Standard methods for the examination of water and wastewater*, 20.
- ARCIFA, M.S., NORTHCOTE, T.G., & FROEHLICH, O. 1991. Interactive ecology of two cohabiting characin fishes (*Astyanax fasciatus* and *Astyanax bimaculatus*) in an eutrophic Brazilian reservoir. *Journal of Tropical Ecology*, 7(2), 257-268.
- ARHONDITSIS, G.B., & BRETT, M.T. 2005. Eutrophication model for Lake Washington (USA): Part I. Model description and sensitivity analysis. *Ecological modelling*, 187(2), 140-178.
- BEAVER, J. R., CASAMATTA, D.A., EAST, T.L., HAVENS, K.E., RODUSKY, A.J., JAMES, R.T., & BUCCIER, K.M. 2013. Extreme weather events influence the phytoplankton community structure in a large lowland subtropical lake (Lake Okeechobee, Florida, USA). *Hydrobiologia*, 709(1), 213-226.

- BECKER, V., HUSZAR, V.L.M., & CROSSETTI, L.O. 2009. Responses of phytoplankton functional groups to the mixing regime in a deep subtropical reservoir. *Hydrobiologia*, 628(1), 137-151.]
- BONECKER, C.C., & AOYAGUI, A.S.M. 2005. Relationships between rotifers, phytoplankton and bacterioplankton in the Corumbá reservoir, Goiás State, Brazil. In: *Rotifera X* (pp. 415-421). Springer Netherlands.
- BOUVY, M., PAGANO, M., & TROUSSELLIER, M. 2001. Effects of a cyanobacterial bloom (*Cylindrospermopsis raciborskii*) on bacteria and zooplankton communities in Ingazeira reservoir (northeast Brazil). *Aquatic Microbial Ecology*, 25(3), 215-227.
- BRASIL, J.; ATTAYDE, J.; VASCONCELOS, F.R.; DANTAS, D.D.F. & HUSZAR, V.L.M. 2016. Drought-induced water-level reduction favors cyanobacteria blooms in tropical shallow lakes. *Hydrobiologia*. 770.1: 145-164.
- BRETT, M.T., & GOLDMAN, C.R. 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(15), 7723-7726.
- CALIJURI, M.C., DOS SANTOS, A.C.A., & JATI, S. 2002. Temporal changes in the phytoplankton community structure in a tropical and eutrophic reservoir (Barra Bonita, SP—Brazil). *Journal of plankton research*, 24(7), 617-634.
- CARACO, N.F., & MILLER, R. 1998. Effects of CO₂ on competition between a cyanobacterium and eukaryotic phytoplankton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(1), 54-62
- CAMBURN, K.E., & KINGSTON, J.C. 1986. The genus *Melosira* from soft-water lakes with special reference to northern Michigan, Wisconsin and Minnesota.
- CARMICHAEL, W.W., AZEVEDO, S.M.F.O., AN, J.S., MOLICA, R.J.R., JOCHIMSEN, E.M., LAU, S., RINEHART, K.L., SHAW, G.R., EAGLESHAM, G.K. 2001. Human fatalities from cyanobacteria: Chemical and biological evidence for cyanotoxins. *Environ. Health Perspect.* 109: 663-668.
- CARPENTER, S.R., & KITCHELL, J.F. 1987. The temporal scale of variance in limnetic primary production. *The American Naturalist*, 129(3), 417-433.

- CARPENTER, S.R., & KITCHELL, J.F. (Eds.). 1996. *The trophic cascade in lakes*. Cambridge University Press.
- CARPENTER, S.R., CHISHOLM, S.W., KREBS, C.J., SCHINDLER, D.W., & WRIGHT, R.F. 1995. Ecosystem experiments. *Science*. 324-324.
- CARPENTER, S.R., COLE, J.J., HODGSON, J.R., KITCHELL, J.F., PACE, M.L., BADE, D., ... & SCHINDLER, D.E. 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecological monographs*, 71(2), 163-186.
- CARPENTER, S.R., KITCHELL, J.F., & HODGSON, J.R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35(10), 634-639.
- CEDAE, 2010. Camorim: Relatório Anual. Decreto Federal 5440/2005. Ref. 2010. Informativo sobre a qualidade da água distribuída para a população do Estado do Rio de Janeiro - janeiro a dezembro de 2010. disponível em: <http://www.cedae.com.br/div/RelatoriosQualidadeAgua/2010/camorim.pdf>
- CHORUS, I. & BARTRAM, J. 1999. *Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management*. E & FN Spon, London
- CODD, G.; BELL, S.; KAYA, K.; WARD, C.; BEATTIE, K. & METCALF, J. 1999. Cyanobacterial toxins, exposure routes and human health. *Eur. J. Phycol.* 34: 405-415.
- COLE, G.A. 1994. Textbook of Limnology. Illinois: Waveland Press Inc, 412 p.
- CULVER, D.A., BOUCHERLE, M.M., BEAN, D.J., & FLETCHER, J.W. 1985. Biomass of freshwater crustacean zooplankton from length–weight regressions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42(8), 1380-1390.
- ÇETIN, A.K., & ŞEN, B. 2004. Seasonal distribution of phytoplankton in Orduzu dam lake (Malatya, Turkey). *Turkish Journal of Botany*, 28(3), 279-285.
- DAWIDOWICZ, P. 1990. Effectiveness of phytoplankton control by large-bodied and small-bodied zooplankton. In: *Biomanipulation Tool for Water Management* (pp. 43-47). Springer Netherlands.

- DEEVEY, E.S., DEEVEY, G.B., & BRENNER, M. 1980. Structure of zooplankton communities in the Peten Lake District, Guatemala. *The Evolution and Ecology of Zooplankton Communities. University Press of New England, Hannover, New Hampshire*, 669-678.
- DEMELO, R., FRANCE, R., & MCQUEEN, D. J. 1992. Biomanipulation: hit or myth? *Limnology and Oceanography*, 37(1), 192-207.
- DEUS, R., BRITO, D., KENOV, I. A., LIMA, M., COSTA, V., MEDEIROS, A., ... & ALVES, C.N. 2013. Three-dimensional model for analysis of spatial and temporal patterns of phytoplankton in Tucuruí reservoir, Pará, Brazil. *Ecological modelling*, 253, 28-43.
- DOKULIL, M.T., & TEUBNER, K. 2000. Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia*, 438(1), 1-12.
- DOMINGUES, C.D., DA SILVA, L.H.S., RANGEL, L.M., DE MAGALHÃES, L., DE MELO ROCHA, A., LOBÃO, L.M., ... & SARMENTO, H. 2016. Microbial Food-Web Drivers in Tropical Reservoirs. *Microbial ecology*, 73(3), 505-520.
- DOS SANTOS, A.C.A., & CALIJURI, M.C. 1998. Survival strategies of some species of the phytoplankton community in the Barra Bonita Reservoir (São Paulo, Brazil). *Hydrobiologia*, 367(1-3), 139-151.
- DOWNING, J.A.; PRAIRIE, Y.T.; COLE, J.J.; DUARTE, C.M.; TRANVIK, L.; STRIEGL, R.G.; MCDOWELL, W.H.; KORTELAJINEN, P.; CARACO, N.F.; MELACK, J.M. & MIDDELBURG, J. 2006. The global abundance and distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography*, vol.51, no.5, p. 2388-2397.
- DRENNER, R.W., & HAMBRIGHT, R.K.D. 2002. Piscivores, trophic cascades, and lake management. *The Scientific World Journal*, 2, 284-307.
- DUMONT, H.J. 1994. On the diversity of the Cladocera in the tropics. *Hydrobiologia*, 272(1), 27-38.

- EDLUND, M. B., & STOERMER, E. F. (1993). Resting spores of the freshwater diatoms *Acanthoceras* and *Urosolenia*. *Journal of Paleolimnology*, 9(1), 55-61.,
- ELLIOT, J.A. 2012. Is the future blue-green? A review of the current model predictions of how climate change could affect pelagic freshwater cyanobacteria, *Water Research*, 46, 1364-1371.
- FERNANDO, C.H. 1980. The species and size composition of tropical freshwater zooplankton with special reference to the oriental region (South East Asia). *International Review of Hydrobiology*, 65(3), 411-426
- FIGUEREDO, C.C. & GIANI, A. 2009. Phytoplankton community in the tropical lake of Lagoa Santa (Brazil): conditions favoring a persistent bloom of *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 39(4), 264-272.
- FERNANDO, C.H. 1994. Zooplankton, fish and fisheries in tropical freshwaters. In: *Studies on the Ecology of Tropical Zooplankton* (pp. 105-123). Springer Netherlands.
- FRENCH, F.W. & HARGRAVES, P.E. 1980. Physiological characteristics of plankton diatom resting spores. *Mar Biol Lett* 1:185-195
- FRENCH, F.W. & HARGRAVES, P.E. 1985. Spore formation in the life cycles of the diatoms *Chaetoceros diadema* and *Leptocylindrus danicus*. *Journal of Phycology*, 21(3), 477-483
- FRITZ, S.C., JUGGINS, S., & BATTARBEE, R.W. 1993. Diatom assemblages and ionic characterization of lakes of the northern Great Plains, North America: a tool for reconstructing past salinity and climate fluctuations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(9), 1844-1856.
- GER K.A.; URRUTIA-CORDERO, P.; FROST, P.C.; HANSSON, L.A.; SARNELLE, O.; WILSON A.E. & LÜRLING M. 2016. The interaction between cyanobacteria and zooplankton in a more eutrophic world. *Harmful Algae* 54:128–144.
- GILBERT, J.J. 1988. Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: a review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnology and Oceanography*, 33(6), 1286-1303.

- GILLOOLY, J.F., & DODSON, S.I. 2000. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans. *Limnology and Oceanography*, 45(1), 22-30.
- GORHAM, P.R., AND CARMICHAEL, W.W. 1980. Toxic substances from freshwater algae. *Prog. Water Technol.* 12: 189–198.
- GREEN, J. 1972. Ecological studies on crater lakes in West Cameroon zooplankton of Barombi Mbo, Mboandong, Lake Kotto and Lake Soden. *Journal of Zoology*, 166(3), 283-301.
- GREEN, J. 1976. Changes in the zooplankton of lakes Mutanda, Bunyonyi and Mulehe (Uganda). *Freshwater Biology*, 6(5), 433-436.
- GUIRY, M.D. 2013. Taxonomy and nomenclature of the Conjugatophyceae (= Zygnematophyceae). *Algae*, 28(1), 1-29.
- GULATI, R.D.; LAMMENS, E.H.RR.; MEIJER, M.L.; VAN DONK, E. (1990). Biomanipulation -Tool for water management. (Gulati, R. D.; Lammens, E. H. R. R.; Meijer, M. L.; van Donk, E., Eds.). KluwerAcademic Publishers, Boston, 628.
- GULATI, R.D. 1990. Zooplankton structure in the Loosdrecht lakes in relation to trophic status and recent restoration measures. In: *Trophic Relationships in Inland Waters* (pp. 173-188). Springer Netherlands.
- GULATI, R.D., OOMS-WILMS, A.L., VAN TONGEREN, O.F.R., POSTEMA, G., & SIEWERTSEN, K. 1992. The dynamics and role of limnetic zooplankton in Loosdrecht lakes (The Netherlands). In: *Restoration and Recovery of Shallow Eutrophic Lake Ecosystems in The Netherlands* (pp. 69-86). Springer Netherlands.
- GUNKEL, G., LANGE, U., WALDE, D., & ROSA, J.W.C. 2000. Environmental Impact of an Amazon Reservoir, Curuá-Una/Pará: Limnological Aspects. In: *Neotropical Ecosystems, Proceedings of the German-Brazilian Workshop, Hamburg* (pp. 511-516).

- HARGRAVES, P.E. & FRENCH, F.W.: 1983. Diatom resting spores: significance and strategies. In: Survival strategies of the algae, pp 49-68. Ed. by G. A. Fryxell. Cambridge: Cambridge University Press.
- HARRIS, G.P., & BAXTER, G. 1996. Interannual variability in phytoplankton biomass and species composition in a subtropical reservoir. *Freshwater biology*, 35(3), 545-560.
- HART, D.R. 2002. Intraguild predation, invertebrate predators, and trophic cascades in lake food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 218(1), 111-128.
- HEBERT, P.D. 1978. The population biology of *Daphnia* (Crustacea, Daphnidae). *Biological Reviews*, 53(3), 387-426.
- HENRY, R., HINO, K., TUNDISI, J.G., & RIBEIRO, J.S.B. 1985. Responses of phytoplankton in Lake Jacaretinga to enrichment with nitrogen and phosphorus in concentrations similar to those of the River Solimoes (Amazon, Brazil). *Archiv fur Hydrobiologie*, 453-477.
- HILL, M.O., & GAUCH, H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42(1-3), 47-58.
- HILLEBRAND, H.; DÜRSELEN, C; KIRSCHTEL, D; POLLINGHER, U. & ZOHARY, T. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal Phycology*, 35: 403- 424.
- HUBBLE, D.S. 2000. *Controls on primary production in Lake Naivasha, a shallow tropical freshwater* (Doctoral dissertation, Biology).
- HUSZAR, V.L.D.M., & REYNOLDS, C.S. 1997. Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Pará, Brasil): responses to gradual environmental change. *Hydrobiologia*, 346(1-3), 169-181.
- HUSZAR, V.L.M. & CARACO, N.F. 1998. The relationship between phytoplankton composition and physical-chemical variables: a comparison of taxonomic and morphological-functional descriptors in six temperate lakes. *Freshwat. Biol.* 40: 679-696

- IANORA, A.; MIRALTO, A.; POULET, S.A.; CAROTENUTO, Y.; BUTTINO, I.; ROMANO, G. & TERRAZZANO, G. 2004. Aldehyde suppression of copepod recruitment in blooms of a ubiquitous planktonic diatom. *Nature*, 429(6990), 403.
- ISVÁNOVICS, V.; SHAFIK, H.M.; PRÉSING, M. & JUHOS, S. 2000. Growth and phosphate uptake kinetics of the cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanophyceae) in throughflow cultures. *Freshwater biology*, 43(2), 257-275
- JAMES, M.R., AND FORSYTH, D.J. 1990. Zooplankton–phytoplankton interactions in a eutrophic lake. *J. Plankton Res.* 12: 455–472.
- JEPPESEN, E., SØNDERGAARD, M., JENSEN, J. P., HAVENS, K.E., ANNEVILLE, O., CARVALHO, L., & GERDEAUX, D. 2005. Lake responses to reduced nutrient loading—an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology*, 50(10), 1747-1771.
- KÂ, S., PAGANO, M., BÂ, N., BOUVY, M., LÉBOULANGER, C., ARFI, R., & CUOC, C. 2006. Zooplankton distribution related to environmental factors and phytoplankton in a shallow tropical lake (Lake Guiers, Senegal, West Africa). *International Review of Hydrobiology*, 91(5), 389-405
- KILHAM, P., & KILHAM, S.S. 1990. OPINION Endless summer: internal loading processes dominate nutrient cycling in tropical lakes. *Freshwater Biology*, 23(2), 379-389.
- KOMÁREK, J. & ANAGNOSTIDIS, K. 1999. Subwasserflora von mitteleuropa: cyanoprokaryota. In: *Subwasserflora von mitteleuropa: cyanoprokaryota*. Gustav Fischer.
- KOMÁREK, J. & ANAGNOSTIDIS, K. 2005. Cyanoprokaryota 2. Teil: Oscillatoriales In: *Subwasserflora von mitteleuropa: cyanoprokaryota*. Gustav Fischer.
- KOSTE, W. 1978 Rotatoria: Die Radertiere Mitteleuropas. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1978.
- KOSTEN, S.; HUSZAR, V.L.; MAZZEO, N.; SCHEFFER, M.; STERNBERG, L.S.L. & JEPPESEN, E. 2009. Lake and watershed characteristics rather than climate

- influence nutrient limitation in shallow lakes. *Ecological applications*. 19(7): 1791-1804.
- KOTAK, B.G., KENEFICK, S.L., FRITZ, D.L., ROUSSEAU, C.G., PREPAS, E.E., AND HRUDEY, S.E. 1993. Occurrence and toxicological evaluation of cyanobacterial toxins in Alberta lakes and farm dugouts. *Water Res.* 27: 495–506.
- KRUK, C., PEETERS, E. T.H.M., VAN NES, E.H., HUSZAR, V.L.M., COSTA, L.S., & SCHEFFER, M. 2011. Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnology and Oceanography*, 56(1), 110-118.
- KUFEL, L. 2001. Uncoupling of chlorophyll and nutrients in lakes—possible reasons, expected consequences. *Hydrobiologia*, 443(1), 59-67.
- LAMPERT, W. 1987. Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. 21: 483-490
- LAMPERT, W., FLECKNER, W., RAI, H., & TAYLOR, B.E. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography*, 31(3), 478-490.
- LATJA, R., & SALONEN, K. 1978. Carbon analysis for the determination of individual biomasses of planktonic animals. In Proceedings: Congress in Denmark 1977 Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie(Vol. 20).
- LAZZARO, X., 1997. Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Limnologie* 26: 719–730
- LEAO, P.N.; VASCONCELOS, M.T.S. & VASCONCELOS, V.M. 2009. Allelopathy in freshwater cyanobacteria. *Critical reviews in microbiology*, 35(4), 271-282.)
- LEHMAN, J.T. & SANDGREN, C.D. (1985). Species-specific rates of growth and grazing loss among freshwater algae. *Limnology and Oceanography*. 30: 34-36.
- LEONARD, J.A., & PAERL, H.W. 2005. Zooplankton community structure, microzooplankton grazing impact, and seston energy content in the St. Johns river system,

- Florida as influenced by the toxic cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Hydrobiologia*, 537(1), 89-97.
- LEPŠ, J., & ŠMILAUER, P. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge university press.
- LEWIS JR, W.M. 1986. Evolutionary interpretations of allelochemical interactions in phytoplankton algae. *The American Naturalist*, 127(2), 184-194.
- LUECKE, C., VANNI, M.J., MAGNUSON, J.J., KITCHELL, J.F., & JACOBSON, P.T. 1990. Seasonal regulation of Daphnia populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography*, 35(8), 1718-1733.
- LUND, J.W.G. 1954. The seasonal cycle of the plankton diatom, *Melosira italica* (Ehr.) Kutz. subsp. *subarctica* O. Mull. *The Journal of Ecology*, 151-179.
- MCCONNELL, R., & MCCONNELL, R.H.L. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press.
- MCGREGOR, G.B., & FABBRO, L.D. 2000. Dominance of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanoprokaryota) in Queensland tropical and subtropical reservoirs: implications for monitoring and management. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 5(3), 195-205.
- MCQUEEN, D.J. 1990. OPINION Manipulating lake community structure: where do we go from here? *Freshwater Biology*, 23(3), 613-620.
- MEIJER, M.L., DE BOOIS, I., SCHEFFER, M., PORTIELJE, R., & HOSPER, H. 1999. Biomanipulation in shallow lakes in The Netherlands: an evaluation of 18 case studies. In: *Shallow Lakes' 98* (pp. 13-30). Springer Netherlands.
- MELACK, J. M. 1979. Temporal variability of phytoplankton in tropical lakes. *Oecologia*, 44(1), 1-7.
- MIRALTO, A.; BARONE, G.; ROMANO, G.; POULET, S.A.; IANORA, A.; RUSSO, G.L., BUTTINO, I.; MAZZARELLA, G.; LAABIR, M.; CABRINI, M. & GIACOBBE, M.G. 1999. The insidious effects of diatoms on copepod reproduction. *Nature*. 402: 173-175.

- MOLICA, R.J.; OLIVEIRA, E.; CARVALHO, P.V.; COSTA, A.N.; CUNHA, M.C.; MELO, G.L. & AZEVEDO, S.M. 2005. Occurrence of saxitoxins and an anatoxin-a (s)-like anticholinesterase in a Brazilian drinking water supply. *Harmful algae*, 4(4), 743-753.
- MORABITO, G., OGGIONI, A., & PANZANI, P. 2003. Phytoplankton assemblage at equilibrium in large and deep subalpine lakes: a case study from Lago Maggiore (N. Italy). In: *Phytoplankton and Equilibrium Concept: The Ecology of Steady-State Assemblages* (pp. 37-48). Springer, Dordrecht.
- NASELLI-FLORES, L., PADISÁK, J., & ALBAY, M. 2007. Shape and size in phytoplankton ecology: do they matter? *Hydrobiologia*, 578(1), 157-161.
- NÜRNBERG, G.K. 1996 Trophic State of Clear and Colored, Soft- and Hardwater Lakes with Special Consideration of Nutrients, Anoxia, Phytoplankton and Fish. *Lake and Reservoir Management*, 12, 432–447
- PACE, M. L., & ORCUTT, J. D. 1981. The relative importance of protozoans, rotifers, and crustaceans in a freshwater zooplankton community. *Limnology and Oceanography*, 26(5), 822-830.
- PADISÁK J, BORICS G, FEHÉR G, GRIGORSZKY I, OLDAL I, SCHMIDT A, ZÁMBÓNÉ-DOMA Z 2003. Dominant species, functional assemblages and frequency of equilibrium phases in late summer phytoplankton assemblages in Hungarian small shallow lakes. *Hydrobiologia* 502:157-168
- PADISÁK, J. 1997. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju, an expanding, highly adaptive cyanobacterium: worldwide distribution and review of its ecology. *Archiv Für Hydrobiologie Supplementband Monographische Beitrage*, 107(4), 563-593.
- PAERL, H. W. & HUISMAN, J. 2009. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental microbiology reports*, 1(1), 27-37.
- PAULI, H. R. 1989. A new method to estimate individual dry weights of rotifers. *Hydrobiologia*, 186(1), 355-361.

- PHILIPS, E. J., CICHRA, M., HAVENS, K., HANTON, C., BADYLAK, S., RUETER, B., ... & HANSEN, P. 1997. Relationships between phytoplankton dynamics and the availability of light and nutrients in a shallow sub-tropical lake. *Journal of Plankton Research*, 19(3), 319-342.
- PINTO-COELHO, R.M., BEZERRA-NETO, J.F., MIRANDA, F., MOTA, T.G., RESCK, R., SANTOS, A. M., ... & BARBOSA, F.A.R. 2008. The inverted trophic cascade in tropical plankton communities: impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake district, Minas Gerais, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68(4), 1025-1037.
- POHNERT, G. 2000. Wound-activated chemical defense in unicellular planktonic algae. *Angewandte Chemie International Edition*, 39(23), 4352-4354.
- POISTER, D., KURTH, A., FARRELL, A., & GRAY, S. 2012. Seasonality of *Aulacoseira ambigua* abundance and filament length: biogeochemical implications. *Plankton and Benthos Research*, 7(2), 55-63.
- POURRIOT, R. 1977. Food and feeding habits of Rotifera. *Archiv fur Hydrobiologie Beihefte*, 8, 243-260.
- PREPAS, E.E. 1984. Some statistical methods for the design of experiments and analysis of samples. In Downing JA, Rigler FH (eds) *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp.266-335.
- RANGEL, L.M., SILVA, L.H., ROSA, P., ROLAND, F., & HUSZAR, V.L. 2012. Phytoplankton biomass is mainly controlled by hydrology and phosphorus concentrations in tropical hydroelectric reservoirs. *Hydrobiologia*, 693(1), 13-28.
- RAST, W., RYDING, S. O., & UNESCO. 1989. *Control of Eutrophication of Lakes and Reservoirs*. [Paris, France]: Unesco; [Carnforth, United Kingdom]; Parthenon Publishing Group Limited.
- REDFIELD, A. C. (1963). The influence of organisms on the composition of seawater. *The sea*, 2, 26-77.

- REYNOLDS C.S. & MABERLY C. 2002 A simple method for approximating the supportive capacities and metabolic constraints in lakes and reservoirs. *Freshwater Biology*, 47, 1183–1188.
- REYNOLDS C.S. 1992 Eutrophication and management of planktonic algae: what Vollenweider couldn't tell us. In: D.W. Sutcliffe & J.G. Jones (eds) *Eutrophication: Research and application to water supply*. Freshwater Biological Association, London. pp. 4-29.
- REYNOLDS, C.S. 2006. *The Ecology of Phytoplankton* (Ecology, Biodiversity and Conservation). Cambridge: Cambridge University Press, 1177 p
- REYNOLDS, C. S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press.
- REYNOLDS, C. S. 1997. *Vegetation process in the pelagic: a model for ecosystem theory*. In: Kinne, O. (ed.). *Excellence in Ecology*. Oldenford, ECI.
- REYNOLDS, C. S. 1999. Modelling phytoplankton dynamics and its application to lake management. In: *The Ecological Bases for Lake and Reservoir Management* (pp. 123-131). Springer Netherlands.
- REYNOLDS, C., DOKULIL, M., & PADISÁK, J. 2000. Understanding the assembly of phytoplankton in relation to the trophic spectrum: where are we now? In: *The Trophic Spectrum Revisited* (pp. 147-152). Springer Netherlands.
- ROCHA O. & DUNCAN A. 1985 The relationship between cell carbon and cell volume in freshwater algal species used in zooplanktonic studies. *Journal of Plankton Research*, 7, 279–294.
- ROMO, S.; FERNÁNDEZ, F.; OUAHID, Y. & BARÓN-SOLA, Á. 2012. Assessment of microcystins in lake water and fish (*Mugilidae*, *Liza* sp.) in the largest Spanish coastal lake. *Environmental monitoring and assessment*, 184(2), 939-949.
- ROUND, F.E.; CRAWFORD, R.M. & MANN, D.G. 1990. *The Diatoms: Biology and Morphology of Genera*. Cambridge University Press:Cambridge.

- RUDSTAM, L.G., LATHROP, R.C., & CARPENTER, S.R. 1993. The rise and fall of a dominant planktivore: direct and indirect effects on zooplankton. *Ecology*, 74(2), 303-319.
- RUTTNER-KOLISKO, A. 1977. Population dynamics of rotifers as related to climatic conditions in Lunzer Obersee and Untersee. *Arch. Hydrobiol. Beih*, 8, 88-93.
- SALMASO, N. 2000. Factors affecting the seasonality and distribution of cyanobacteria and chlorophytes: a case study from the large lakes south of the Alps, with special reference to Lake Garda. *Hydrobiologia*, 438(1), 43-63.
- SALMASO, N. 2010. Long-term phytoplankton community changes in a deep subalpine lake: responses to nutrient availability and climatic fluctuations. *Freshwater Biology*, 55(4), 825-846
- SALMASO, N., & PADISÁK, J. 2007. Morpho-functional groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia*, 578(1), 97-112.
- SALMASO, N., & ZIGNIN, A. 2010. At the extreme of physical gradients: phytoplankton in highly flushed, large rivers. *Hydrobiologia*, 639(1), 21-36.
- SARMA, S.S.S., NANDINI, S., & GULATI, R.D. 2005. Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa. *Hydrobiologia*, 542(1), 315-333.
- SAS H. 1989. *Lake Restoration by Reduction of Nutrient Loading: Expectations, Experiences, Extrapolations*. Academia Verlag Richarz, St. Augustin
- SCHEFFER, M.; RINALDI, S.; GRAGNANI, A.; MUR, L. R. & VAN NES, E. H. 1997. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology*, 78(1), 272-282.
- SCHINDLER, D.W. 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwaters. *Limnology and Oceanography*, 23(3), 478-486.
- SICKO-GOAD, L., STOERMER, E.F., & FAHNENSTIEL, G. 1986. Rejuvenation of *Melosira granulate* (Bacillariophyceae) resting cells from the anoxic sediments of

- Douglas Lake, Michigan. I Light microscopy and ¹⁴C uptake. *Journal of Phycology*, 22(1), 22-28.
- SHAPIRO, J., 1990. Current beliefs regarding dominance by blue-greens: the case for the importance of CO₂ and pH. *Internationale Vereinigung Fur Theoretische Und Angewandte Limnologie* 24: 38–54
- SICKO-GOAD, L., STOERMER, E.F., & KOCIOLEK, J.P. 1989. Diatom resting cell rejuvenation and formation: time course, species records and distribution. *Journal of Plankton Research*, 11(2), 375-389
- SMITH, P. G. 1983. *Quantitative plant ecology* (Vol. 9). Univ of California Press.
- SOARES, M.C.S.; ROCHA, M.I.D.A.; MARINHO, M.M.; AZEVEDO, S.M.; BRANCO, C.W. & HUSZAR, V. L. 2009. Changes in species composition during annual cyanobacterial dominance in a tropical reservoir: physical factors, nutrients and grazing effects. *Aquatic Microbial Ecology*, 57(2), 137-149.
- SOMMER, U. 1989. The role of competition for resources in phytoplankton succession. In: *Plankton ecology* (pp. 57-106). Springer Berlin Heidelberg.
- SOMMER, U., GLIWICZ, Z.M., LAMPERT, W., & DUNCAN, A. 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol*, 106(4), 433-471.
- STERNER, R.W. 1986. Herbivores' direct and indirect effects on algal populations. *Science(Washington)*, 231(4738), 605-607
- SYVERTSEN, E.E. 1979. Resting spore formation in clonal cultures of *Thalassiosira antarctica* Comber, T. *nordenskioldii* Cleve and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. *Nova Hedwigia. Beiheft*, 64, 41-63
- TAPOLCZAI, K., ANNEVILLE, O., PADISÁK, J., SALMASO, N., MORABITO, G., ZOHARY, T., ... & RIMET, F. 2015. Occurrence and mass development of *Mougeotia* spp.(Zygnemataceae) in large, deep lakes. *Hydrobiologia*, 745(1), 17-29.

- TER BRAAK, C.J.F., & ŠMILAUER, P. 2012. Canoco 5, Windows release (5.00). *Software for multivariate data exploration, testing, and summarization. Biometris, Plant Research International, Wageningen.*
- TER BRAAK, C.J., & VERDONSCHOT, P.F. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic sciences*, 57(3), 255-289.
- TILMAN, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton university press.
- TILZER, M.M. 1990. Environmental and physiological control of phytoplankton productivity in large lakes. In *Large Lakes* (pp. 339-367). Springer, Berlin, Heidelberg.
- TOERIEN, D.F., HYMAN, K.L., & BRUWER, M.J. 1975. A preliminary trophic status classification of some South African impoundments. *Water SA*, 1(1), 15-23.
- TOWNSEND, D.W., CAMMEN, L.M., HOLLIGAN, P.M., CAMPBELL, D.E., & PETTIGREW, N.R. 1994. Causes and consequences of variability in the timing of spring phytoplankton blooms. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 41(5-6), 747-765.
- TURNER, J.T., & TESTER, P.A. 1997. Toxic marine phytoplankton, zooplankton grazers, and pelagic food webs. *Limnology and Oceanography*, 42(5part2), 1203-1213.
- UHELINGHER, V. 1964. Étude statistique des méthodes de dénombrement planctonique. *Archive Science*, 77 (2): 121-123.
- URABE, J. AND STERNER, R. W. 1996. Regulation of herbivore growth by the balance of light and nutrients. *Proc. Natl Acad. Sci. USA*, 93, 8465–8469.
- UTERMÖHL, H. 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton metodik. *Mitteilung Int. Verein Theoretical Angew. Limnology*, 9: 1-38.
- VAN DEN HOEK, C.; MANN, D.G. & JAHNS, H.N. 1995. *Algae. An Introduction to Phycology*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 623. ISBN: 0 521 30419 9

- VAN LEEUWEN, E., LACEROT, G., VAN NES, E.H., HEMERIK, L., & SCHEFFER, M. 2007. Reduced top-down control of phytoplankton in warmer climates can be explained by continuous fish reproduction. *Ecological Modelling*, 206(1), 205-212.
- VANNI, M.J., & FINDLAY, D.L. 1990. Trophic cascades and phytoplankton community structure. *Ecology*, 71(3), 921-937.
- VON STOSCH, H.A & FECHER, K. 1979. Internal thecae" of *Eunotia soleirolii* (Bacillariophyceae): development, structure and function as resting spores. *J Phycol* 15:233-243
- VIEIRA A.A.H., ORTOLANO P.I.C., GIROLDO D., OLIVEIRA M.J.D., BITTAR T.B., ET AL. 2008. Role of hydrophobic extracellular polysaccharide of *Aulacoseira granulata* (Bacillariophyceae) on aggregate formation in a turbulent and hypereutrophic reservoir. *Limnology and Oceanography*, 53: 1887–1899.
- VOLLENWEIDER, R.A. 1976. Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia, Dott. Marco de Marchi Verbania Pallanza*.
- VOLLENWEIDER, R.A., & KEREKES, J. 1980. Loading concept as basis for controlling eutrophication philosophy and preliminary results of the OECD program on eutrophication. *Progress in Water Technology*, 12, 5-38.
- WESTRICK, J.A.; SZLAG, D.C.; SOUTHWELL, B.J. & SINCLAIR, J. 2010. A review of cyanobacteria and cyanotoxins inactivation in drinking water. *Anal. Bioanal. Chem.* 397: 1705-1714
- WETZEL, R. G. & LIKENS, G. E. 1991. *Limnological analyses*.
- WILSON, A. E.; SARNELLE, O.; & TILLMANN, A. R. 2006. Effects of cyanobacterial toxicity and morphology on the population growth of freshwater zooplankton: Meta-analyses of laboratory experiments. *Limnology and Oceanography*, 51(4), 1915-1924.
- WINDER, M., & SOMMER, U. 2012. Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia*, 698(1), 5-16.

- WOLK, C.P. 1982. Heterocysts. *The biology of cyanobacteria*, 359-386.
- XIAO, L.J., WANG, T., HU, R., HAN, B.P., WANG, S., QIAN, X., & PADISÁK, J. 2011. Succession of phytoplankton functional groups regulated by monsoonal hydrology in a large canyon-shaped reservoir. *Water research*, 45(16), 5099-5109.
- YACOBI, Y. Z., & ZOHARY, T. 2010. Carbon: chlorophyll a ratio, assimilation numbers and turnover times of Lake Kinneret phytoplankton. *Hydrobiologia*, 639(1), 185-196.
- ZARET, T.M. 1980. *Predation and freshwater communities*. Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut. 187 p.
- ZHANG, Y. & PREPAS, E.E. 1996. Regulation of the dominance of planktonic diatoms and cyanobacteria in four eutrophic hardwater lakes by nutrients, water column stability, and temperature. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 53: 621-633.

CAPÍTULO II

DINÂMICA TRÓFICA PELÁGICA E SEUS CONTROLES EM UM RESERVATÓRIO RASO TROPICAL (RESERVATÓRIO DO CAMORIM, PARQUE ESTADUAL DA PEDRA BRANCA, RJ)

13. INTRODUÇÃO

Vários estudos têm avaliado como a biomassa, expressa em carbono, está distribuída entre os compartimentos do plâncton nos sistemas aquáticos de águas doces (AUER *et al.*, 2004; HAVENS *et al.* 2007). O estudo da partição do carbono em comunidades planctônicas é importante porque o conteúdo em carbono transformou-se em unidade padrão usada em estudos funcionais de ambientes aquáticos (GOSSELAIN *et al.* 2000). O estudo da disponibilidade de recursos e dos processos de predação é imprescindível para o entendimento do fluxo de energia nos ambientes aquáticos, o qual gera flutuações na composição e biomassa das comunidades (SILVA *et al.*, 2014; DOMINGUES *et al.*, 2016). Em ambientes aquáticos, o destino do carbono orgânico é fortemente influenciado, pela estrutura da teia trófica planctônica.

A estrutura da teia trófica pode influenciar e alterar as transferências e emissões de carbono em sistemas dulciaquícolas (SCHINDLER *et al.*, 1997; MÜLLER-NAVARRA, 2008). Sistemas aquáticos tropicais apresentam algumas configurações de teia-alimentar particulares, mas estudos visando a compreensão de todos os componentes de teias tróficas são extremamente raros (SARMENTO, 2012; SARMENTO *et al.*, 2013). Geralmente uma pequena parte do estoque de carbono total em ambientes dulciaquícolas é composta por material particulado, enquanto a fração correspondente ao carbono orgânico dissolvido é maior e relativamente constante (WETZEL, 1984). Apesar do grande número de estudos sobre como se dá a partição e regulação do carbono planctônico em ambientes temperados que têm sido realizados (HAVENS *et al.* 2007; AUER *et al.*, 2004; PIRLOT *et al.*, 2005), pouca atenção tem sido dada a esse tipo de investigação sistema tropicais e subtropicais.

Lagos e reservatórios rasos têm recebido menos atenção do que deveriam, dada a sua prevalência numérica global, alta biodiversidade que abrigam (DOWNING *et al.*, 2006), por serem utilizados numa gama de serviços ecológico-sociais e ainda pelo grande valor para a conservação (ELMQVIST *et al.* 2010). Apesar de estarem submetidos às mesmas forças naturais que lagos, reservatórios possuem mecanismos de bombeamento e descarga que influenciam sua estrutura e funcionamento (DONAR *et al.*, 1996) e por isto têm sido importante objeto de estudos limnológicos (STRASKABA & TUNDISI 1999). Reservatórios são sistemas complexos com um predominante

gradiente horizontal (TUNDISI & MATSUMURA-TUNDISI, 2016), sujeitos a forças naturais (condições hidrológicas e clima local) e também à influência antropogênica (como por exemplo o uso da terra em seu entorno). Reservatórios podem ser planejados para reter água para agricultura e/ou abastecimento humano, controlar enchentes em municípios ou geração energia elétrica. Tradicionalmente, a sazonalidade do plâncton é menor em lagos e reservatórios situados em baixas latitudes em comparação com aqueles de altas latitudes (GLIWICZ, 1999), no entanto variações temporárias na precipitação atmosférica foram apontadas com um importante direcionador do desenvolvimento sazonal do plâncton em comunidades planctônicas de reservatório subtropicais (BOUVY *et al.*, 2003; SOARES *et al.*, 2008).

Variações no nível da água em reservatórios, as quais estão significativamente associadas a utilização antrópica, influenciam fortemente características bióticas e abióticas nesses ambientes (WETZEL, 1989). O tempo de residência da água também atua sobre a dinâmica de reservatórios uma vez que a taxa de renovação da água se configura como um importante modificador da ciclagem de nutrientes (SCHINDLER, 2006) e define a permanência ou não de comunidades planctônicas na coluna d'água (CALLIERI *et al.*, 2007; MAC DONAGH *et al.*, 2009). Quando o tempo de residência d'água diminui, o fitoplâncton é varrido do reservatório e a quantidade de sedimentos aumenta; quando o tempo de residência da água aumenta, a entrada de nutrientes diminui e a retenção de nutrientes aumenta, promovendo a eutrofização que favorece florações de cianobactérias (STRASKABA, 1999).

Em ecossistemas aquáticos, de modo geral, a disponibilidade e o fluxo de recursos são fortemente influenciados pela composição e biomassa dos produtores primários representados no ambiente pelágico pelas comunidades fitoplanctônicas (REYNOLDS, 2006). Mudanças sazonais no fitoplâncton em lagos geralmente se dão em função de alterações nas condições físicas, químicas e biológicas no ambiente (REYNOLDS, 1984; SOMMER *et al.*, 1986, ÇETIN & SEN, 2004). Recursos, como luz e nutrientes, e pressão de herbivoria são apontados na literatura como principais direcionadores do fitoplâncton (KOSTEN *et al.*, 2009; HAVENS, 2009; REYNOLDS, 2006). O regime de mistura também é apontado como causador de mudanças significativas na comunidade fitoplanctônica (BECKER *et al.* 2010). Em ambientes com estratificação térmica, geralmente há dominância de cianobactérias, enquanto em ambientes turbulentos, largas colônias de diatomáceas (meroplanctônicas) podem ser

ressuspendidas até a zona eufótica devido a processos físicos (PÁDISAK *et al.*, 2009; BEAVER *et al.*, 2013). É consenso dentro do meio científico que, dentre os macronutrientes, nitrogênio e fósforo configuram-se como principais potenciais limitantes ao crescimento fitoplanctônico.

Muitos autores já documentaram a importância da atividade do picofitoplâncton para a produção primária global de ecossistemas aquáticos (CRAIG, 1985; STOCKNER & ANTIA, 1986), inclusive tropicais (CALLIERI & STOCKER, 2002). O picofitoplâncton engloba pequenas (variação de tamanho: 0.2 μm a 2 μm) picocianobactérias e eucariontes autotróficos (CALLIERI, 2007). Ele está distribuído ao redor do mundo em todos os tipos de lagos e oceanos, com estado trófico variável (STOCKNER & ANTIA, 1986). O picofitoplâncton tem grande importância no fluxo de carbono em oceanos e muitos lagos: em lagos ultraoligotróficos, de 50% a 70% do carbono fixado anualmente foi atribuído a organismos que passaram por filtro de 1 μm a 2 μm (CARON *et al.*, 1985).

Processos biológicos como herbivoria, lise viral, parasitismos, agregação e sedimentação podem ser responsáveis por altas taxas de perdas na comunidade picoplânctônica, e resultar numa potencial perda de mais da metade da produção bruta de carbono pelo picoplâncton (CALLIERI & STOCKNER, 2002; VÖRÖS *et al.*, 1998). Um modelo delineado por STOCKNER (1991), em que um aumento na abundância/biomassa do picofitoplâncton e diminuição na sua importância relativa com a diminuição das concentrações de fósforo, foi recentemente confirmado tanto para ambientes marinhos quanto de água doce (BELL & KALFF, 2001). Usando a extensa base de dados de VÖRÖS *et al.* (1998), CALLIERI & STOCKNER (2002) encontraram relação entre a abundância do picoplâncton e sua contribuição para biomassa fitoplanctônica total em um gradiente trófico. No entanto, relatam que a relação que direciona a presença e importância do picoplâncton em lagos de diferentes estados tróficos aparece com uma variação considerável e assim, CALLIERI & STOCKNER (2002) concluíram que o sucesso do picoplâncton em lagos oligotróficos não é uma certeza, mas sim uma potencialidade (STOCKNER *et al.*, 2000).

O suprimento de nutrientes influencia não somente as comunidades de organismos produtores, mas sim a todas as comunidades pelágicas e, assim, provoca alterações nas relações tróficas entre elas. Mudanças estruturais na teia trófica podem

resultar numa mudança de controle ascendente para descendente em alguns grupos, como por exemplo os nanoflagelados heterotróficos (WEISSE, 1991). Níveis tróficos inferiores são afetados mais diretamente pelo controle ascendente que níveis tróficos superiores, entretanto sua resposta a mudanças no controle ascendente é menos pronunciada (MCQUEEN *et al.*, 1986; SANDERS *et al.* 1992). PORTER *et al.* (1988) estabeleceram que a importância relativa da cadeia microbiana decai com o aumento o estado trófico e que reciclagem de nutrientes dentro da própria cadeia microbiana é menos significativa nas altas concentrações de nutrientes encontradas em lagos eutróficos.

De modo geral, em lagos (sub)tropicais é esperado que haja menor biomassa de grandes organismos zooplancônicos que em ambientes temperados devido ao fato de as altas temperaturas afetarem a fisiologia desses organismos, seja direta ou indiretamente, através da intensificação da predação de peixes sobre o zooplâncton (IGLÉSIAS *et al.*, 2011; LEWIS, 1996). Em regiões tropicais, peixes onívoros são mais frequentes e altas biomassas de peixes juvenis e larvas prevalecem ao longo do ano, exercendo pressão de predação sobre o zooplâncton de maior tamanho, especialmente grandes cladóceros (FERNANDO, 1994; JEPPESEN *et al.*, 2010). Conseqüentemente, espera-se que o zooplâncton de lagos (sub)tropicais seja menor (LACEROT, 2010; SARMENTO, 2012), com uma alta proporção de protozooplâncton (ciliados e nanoflagelados heterotróficos), que podem impactar o bacterioplâncton através da pressão de predação (SARMENTO, 2012; JEPPESEN *et al.*, 2007).

A composição do metazooplâncton tem fortes efeitos diretos e indiretos (via cascata trófica) em teias tróficas microbianas (MFW; SOMMER & SOMMER, 2006). Grandes dafinídeos são espécies chaves em sistemas temperados, uma vez que alteram a MFW mediante seu impacto sobre o protozooplâncton (PORTER *et al.*, 1988). Uma característica de teias tróficas aquáticas tropicais é a ausência (ou mais genericamente, baixa abundância) de grandes dafinídeos (DUMONT, 1994). E com a ausência de grandes herbívoros no zooplâncton de lagos e reservatórios tropicais, abre-se possibilidade para outros grupos zooplancônicos de menor tamanho e maior taxa de crescimento dominem a biomassa do zooplâncton (SARMA *et al.*, 2005).Dentre os componentes da teia trófica microbiana, o protozooplâncton (ciliados e nanoflagelados heterotróficos) se configura como um compartimento chave para a ciclagem de carbono e fluxo de energia já que estes organismos planctônicos podem crescer mais rápido que

o fitoplâncton (SHERR & SHERR, 1994). Os ciliados estão entre os potenciais controladores de flagelados e picoplâncton (ZINGEL *et al.*, 2007). Os flagelados heterotróficos exercem importante papel no metabolismo de ecossistemas aquáticos, devido a seu reduzido tamanho, altas taxas metabólicas (FENCHEL, 1982) e por atuarem na remineralização de nutrientes. Além disso, são um dos principais consumidores do picoplâncton autotrófico (PERNTHALER *et al.*, 1996) e heterotrófico (bacterioplâncton; SIMEK *et al.*, 1999). De maneira geral, tem sido evidenciada uma relação positiva entre flagelados heterotróficos e o estado trófico do ambiente, sendo registradas as maiores biomassas e maiores tamanhos celulares desses organismos nos ambientes hipertróficos (AUER *et al.*, 2004).

Tradicionalmente, o papel ecológico de bactérias heterotróficas é assumido com sendo restrito à mineralização de nutrientes. Entretanto, com a aceitação do conceito de alça microbiana (POMEROY, 1974; AZAM *et al.* 1983), foi dado um novo papel ecológico para as bactérias nas teias tróficas, representando uma rota alternativa de transferência de matéria orgânica e nutrientes para níveis tróficos superiores. A alça microbiana é uma importante rota de fluxo de energia, especialmente em ambientes oligotróficos (ROLAND & COLE, 1999; BIDDANDA *et al.*, 2001). O metabolismo bacteriano é suportado tanto por matéria orgânica dissolvida (DOM) alóctone e autóctone (ROLAND *et al.*, 2010).

DOMINGUES *et al.* (2016), estudando 4 reservatórios brasileiros com diferentes estados tróficos encontraram evidências de alta contribuição da MFW (mais de 50% do carbono planctônico total), especialmente nos reservatórios menos eutróficos. Efeitos ascendentes e descendentes acessados através de modelos de equações estruturais indicaram interações entre o fósforo solúvel reativo e picofitoplâncton (PPP), nitrogênio inorgânico dissolvido (DIN) e nanoflagelados heterotróficos (HNF) e que copépodos afetaram positivamente ciliados, e cladóceros afetaram positivamente as bactérias heterotróficas (HB) e PPP. Razões copépodos/cladóceros maiores e um efeito positivo indireto de copépodos sobre bactérias heterotróficas pode fortalecer o acoplamento entre HB-HNF. Também encontraram baixos valores de grau de desacoplamento (D) e baixa razão HNF/HB quando comparados com dados de literatura (maioria de regiões temperadas), demonstrando a importância da avaliação de todo o espectro de tamanho (incluindo compartimentos microbianos) de diferentes compartimentos planctônicos, afim de capturar a complexa dinâmica do carbono de ecossistemas aquáticos tropicais.

Em síntese, é clara a necessidade de aprofundamento dos estudos sobre os componentes das redes tróficas microbianas e sua interface com a rede trófica clássica em regiões tropicais. Esta é uma lacuna no conhecimento da ecologia de comunidades, que se reflete sobre a estrutura e função dos ecossistemas no âmbito da transferência de matéria e energia nos sistemas aquáticos continentais tropicais. O objetivo deste estudo foi avaliar a contribuição de diferentes comunidades planctônicas (fitoplâncton, bacterioplâncton e zooplâncton) para o estoque de carbono orgânico e identificar seus principais direcionadores. Nós estudamos as comunidades planctônicas de um reservatório eutrófico tropical usado para armazenamento de água para consumo humano (Reservatório do Camorim, Rio de Janeiro, Brasil), numa escala quinzenal, ao longo de um ano (2012-2013). Hipotetizou-se que, por ser um sistema tropical e eutrófico, no Reservatório do Camorim serão observadas: altas concentrações de carbono planctônico total; limitação dos compartimentos superiores da cadeia trófica; dentre os consumidores, predominância de pequenos filtradores - rotíferos e protozooplâncton e pequena contribuição do picofitoplâncton para o estoque de carbono da biota planctônica. Considerando-se o ciclo anual, em períodos de menor temperatura (outono e inverno) as biomassas de comunidades planctônicas no Reservatório do Camorim seriam menores e participação de compartimentos da teia trófica microbiana teriam sua contribuição relativa aumentada.

14. OBJETIVOS E HIPÓTESES

14.1 HIPÓTESES

Por ser um sistema tropical e eutrófico, no Reservatório do Camorim serão observadas: altas concentrações de carbono planctônico total, com significativa fração deste a cargo do fitoplâncton e de pequenos filtradores (rotíferos) + protozooplâncton (ciliados e flagelados heterotróficos); limitação dos compartimentos superiores da cadeia trófica do Reservatório do Camorim e dentre os consumidores, predominância de pequenos filtradores - rotíferos e protozooplâncton; pequena contribuição do picofitoplâncton para o estoque de carbono da biota planctônica e, também, relação direta entre o conteúdo em carbono do fitoplâncton e do bacterioplâncton.

14.2 OBJETIVO GERAL

Reconhecer os padrões da partição do carbono entre os componentes da teia trófica pelágica (de bactérias ao zooplâncton) e seus fatores controladores, utilizando dados obtidos quinzenalmente durante um ano (2012-2013) em um reservatório eutrófico tropical (Reservatório do Camorim, Rio de Janeiro, Brasil).

14.3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Quantificar as diferentes frações do carbono na biota pelágica no reservatório do Camorim
- Avaliar os fatores reguladores (ascendentes e descendentes) das diferentes frações do carbono planctônico na biota pelágica.
- Analisar a contribuição relativa da rede trófica clássica e da rede microbiana no reservatório do Camorim durante o período de estudo.

15 MATERIAL E MÉTODOS

15.1 COLETA DE AMOSTRAS

As amostras de água para análises de nutrientes totais e dissolvidos (carbono, nitrogênio e fósforo) e das comunidades planctônica (fitoplâncton zooplâncton, nanoflagelados heterotróficos, ciliados, bactérias heterotróficas e picoplâncton autotrófico) foram coletadas através de amostragem integrada (tubo coletor de PVC), quinzenalmente no período de março de 2012 a março de 2013, em três pontos ao longo do eixo longitudinal do Reservatório do Camorim.

A comunidade fitoplanctônica e de ciliados foram preservadas com solução de lugol neutro e de lugol ácido (concentração final 2%), respectivamente. Para o picoplâncton autotrófico e nanoflagelados heterotróficos, amostras foram preservadas com glutaraldeído a 10% (concentração final 1%). Amostras para a análise quantitativa do metazooplâncton foram coletadas filtrando-se 10 litros de água através de uma rede de 50 µm de malha e conservadas em solução de formaldeído tamponado a 4%.

As amostras de água foram filtradas em filtros Whatman GF/C para análise de nutrientes dissolvidos (fósforo solúvel reativo, SRP; íon amônio, N-NH₄⁺; nitrato, N-NO₃⁻ e nitrito, N-NO₂⁻, sílica solúvel reativa, SRSi, carbono orgânico dissolvido, DOC) e as não filtradas, para estimar nitrogênio total (TN), fósforo total (TP) e carbono orgânico total (TOC). As amostras para N e P totais e dissolvidos foram congeladas imediatamente, as de DOC e TOC fixadas com ácido fosfórico (H₂PO₄) e as de DIC mantidas sob refrigeração. O carbono inorgânico dissolvido (DIC) foi coletado na superfície em frasco específico para esse fim, com o cuidado de se evitar a formação de bolhas.

15.2 ANÁLISE DE AMOSTRAS

Os métodos analíticos adotados para análise de nutrientes dissolvidos (fósforo solúvel reativo, SRP; íon amônio, N-NH₄⁺; nitrato, N-NO₃⁻ e nitrito, N-NO₂⁻), assim como para quantificar as concentrações de nitrogênio total (TN) e fósforo total (TP) estão descritos em WETZEL & LIKENS (1991). Nitrogênio dissolvido inorgânico

(DIN) foi definido como a soma dos íons N-NO₃⁻, N-NH₄⁺ e N-NO₂. As concentrações de carbono foram quantificadas em analisador de carbono (Tekmar-Dohrmann modelo Phoenix 8000).

As populações micro e nanofitoplanctônicas foram examinadas em microscópio Olympus BH-2 equipado com sistema de captura de imagens Image Pro-plus e contraste de fase, e identificadas sempre que possível em nível de espécie através de características morfológicas e métricas das fases vegetativas e reprodutivas. A densidade fitoplanctônica (ind mL⁻¹) foi estimada segundo método de UTERMÖHL (1958), em microscópio invertido Zeiss Oberkochen, modelo Axiovert 10, a 400 aumentos, enumerados em campos aleatórios (UHELINGHER 1964).

O picoplâncton autotrófico foi analisado através da filtração de 10 mL de cada amostra em membrana de polycarbonato preta, 25 mm, poro 0,2 µm, em suporte de filtro de fibra de vidro de 25 mm e manipulado sob luz difusa, a fim de proteger os pigmentos. Posteriormente, a membrana foi utilizada para preparo em lâmina e lamínula utilizando óleo de imersão como meio de inclusão. As lâminas foram mantidas congeladas até o momento de contagem. A quantificação foi realizada em microscópio invertido de epifluorescência Zeiss Axio Observer, sob aumento de 1000x, contabilizados 200 células ou um máximo de 30 campos aleatórios, quando em abundância muito baixa (MACLSAAC & STOCKNER, 1993; KIRCHMAN, 1993). Para separação do picoplâncton autotrófico eucarionte e procarionte, foram utilizados diferentes tipos de filtros, de acordo com a excitação dos diferentes pigmentos. O filtro azul (EX BP 450-490, BS FT 510, EM LP 515) foi utilizado para quantificação de células de picoeucariotos e picocianobactérias com ficoeritrina do tipo I (cianobactérias com pigmentos ficourobilina - PUB - e ficoeritrobilina - PEB) e o filtro verde (H 546/12 BS FT 580 EM LP 590), para picocianobactéria tipo II (apenas PEB) e ficocianina.

A abundância bacteriana foi estimada por contagem direta em microscópio invertido de epifluorescência Zeiss Axio Observer (HOBBIE *et al.*, 1977; KIRCHMAN *et al.*, 1993), sob aumento de 1000x, sendo contabilizados 200 células ou um máximo de 30 campos aleatórios, quando em abundância muito baixa. Para tais contagens, 10 mL de cada amostra foram filtrados em membrana de polycarbonato preta (0,2 µm) e coradas com DAPI (4,6-diamidino-2-fenilindol).

A densidade de ciliados (ind L^{-1}) foi estimada segundo método de UTERMÖHL (1958), em microscópio invertido Zeiss Axi Observer, a 200 aumentos em contraste de fase, sendo contabilizados 100 células ou um máximo de 30 campos aleatórios. Para estimativa de densidade de nanoflagelados heterotróficos (2-20 μm) foram filtrados 10 mL da amostra total fixada, em membrana de policarbonato preta, 25 mm, poro 0,8 μm em suporte de filtro de fibra de vidro de 25 mm e corados com DAPI. Posteriormente, a membrana foi utilizada para preparo em lâmina e lamínula utilizando o óleo de imersão como meio de inclusão. As lâminas foram mantidas congeladas até o momento de contagem. A quantificação dos flagelados heterotróficos foi realizada em microscópio invertido de epifluorescência Zeiss Axio Observer, sob aumento de 1000x, contabilizados 300 células ou um máximo de 30 campos aleatórios, quando em abundância muito baixa. Para separação dos flagelados heterotróficos e autotróficos, foram utilizados diferentes tipos de filtros. O filtro UV (EX BP 365/12, BS FT 395 EM LP 397) foi utilizado para quantificação de células de flagelados totais, enquanto que o filtro verde azul (EX BP 450-490, BS FT 510, EM LP 515) serviu para distinguir os flagelados autotróficos. A densidade do zooplâncton foi estimada através da contagem em câmaras de Sedgewick-Rafter de 1mm de área de fundo com capacidade de 1mL em microscópio óptico Olympus BH-2. As amostras foram concentradas de forma a serem contados um total de 50-150 indivíduos de cada táxon por sub-amostra (PREPAS, 1984) ou em pelo menos 3 sub-amostras; a identificação de táxons foi realizada utilizando-se estudos taxonômicos realizados por KOSTE (1978).

15.3 ANÁLISE DE DADOS

A zona eufótica (Z_{eu}) foi definida como três vezes a profundidade do disco de Secchi (COLE, 1994) O parâmetro adimensional estabilidade relativa da coluna d'água (RWCS) foi calculado de acordo com PADISÁK *et al.* (2003) através da comparação da diferença de densidade da água entre o fundo (D_b) e a superfície (D_s) do reservatório e a diferença entre a densidade da água pura a 4°C (D_4) e 5°C, usando a fórmula:

$$RCWS = \frac{D_b - D_s}{D_4 - D_5}$$

Nitrogênio dissolvido inorgânico (NID) foi definido como a soma dos íons $N.NO_3^-$, $N.NH_4^+$ e $N.NO_2^-$. O carbono total (TC), a soma de DIC + TOC. Foram consideradas limitantes ao crescimento fitoplanctônico concentrações inferiores a $10 \mu g.L^{-1}$ de SRP, $100 \mu g.L^{-1}$ de DIN (REYNOLDS, 1997) e de $100 \mu g.L^{-1}$ de SRSi (HUSZAR e CARACO 1998).

O biovolume fitoplanctônico ($mm^3 L^{-1}$) foi estimado através do produto das densidades de cada espécie ($ind mL^{-1}$) pelo volume médio de suas células, considerando as dimensões médias de cerca de 25 indivíduos (HILLEBRAND *et al.*, 1999). No caso de diatomáceas, foi admitido o volume das células subtraindo o valor correspondente ao vacúolo (ROUND *et al.*, 1990). As classes taxonômicas foram consideradas de acordo com VAN DEN HOEK *et al.* (1997), exceto para as classes Cyanobacteria (KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS, 1999; 2005) e Bacillariophyceae (ROUND *et al.* 1990). O conteúdo de carbono ($\mu g C L^{-1}$) do fitoplâncton (C-phy) foi estimado para cada espécie a partir do biovolume, segundo ROCHA & DUNCAN (1985).

O biovolume do picoplâncton autotrófico foi calculado de acordo com a forma geométrica de elipsoide, utilizando um fator de correção de 0,95 (STRAŠKRABOVÁ *et al.*, 1999) e convertido seu valor em carbono (C-ppp), através de um fator de conversão de $200 fg C \mu m^{-3}$ (WEISSE, 1993). A estimativa de biomassa (conteúdo em carbono) de bactérias (C-bac) foi o produto das densidades pelo fator de conversão $20 fg C célula^{-1}$ (LEE & FUHRMAN, 1987). A estimativa de biovolume ($mm^3.L^{-1}$) de ciliados foi o produto das densidades pelo volume médio de 30 indivíduos, considerando um fator de correção de 1,4 (MÜLLER & GELLER, 1993). O conteúdo de carbono ($\mu g C L^{-1}$) de ciliados (C-Cil) foi estimado a partir do biovolume, utilizando o fator de conversão de $140 fg \mu m^{-3}$ (PUTT & STOECKER 1989). O biovolume dos flagelados heterotróficos foi calculado de acordo com a forma geométrica de esfera prolata e convertido seu valor em carbono (C-hnf), através do fator $220 fg C.\mu m^{-3}$ (BORSHEIM & BRATBAK 1987).

O biovolume de rotíferos foi estimado através de fórmulas geométricas descritas (RUTTNER-KOLISKO, 1977), considerando-se as dimensões de no mínimo 25 indivíduos de cada espécie. O biovolume obtido foi considerado com sendo igual ao peso fresco. O peso seco individual foi calculado como sendo uma porcentagem do peso

sendo, portanto, específico para cada táxon (PAULI, 1989; PACE & ORCUTT, 1981). A biomassa em conteúdo de carbono ($\mu\text{g C L}^{-1}$) de rotíferos foi obtida assumindo-se que o conteúdo em carbono de uma espécie equivale a 50% do seu peso seco (LATJA & SALONEN, 1978). O conteúdo de carbono nos copépodos (incluindo adultos, copepoditos e náuplios) foi estimado a partir de medidas de comprimento de pelos menos 25 indivíduos (de cada estágio de vida) através de equações de regressões descritas em CULVER *et al.* (1985).

15.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Diferenças entre as variáveis entre estações do ano foram testadas usando ANOVA *one-way on ranks*, seguida do teste Tukey ($p < 0.05$). Os dados com distribuição não normal foram log transformados ($\log x+1$). Para evidenciar a importância de fatores de controle ascendente e descendente em cada elo do plâncton, foi feita uma análise de correlação de Pearson ($p < 0,05$).

A relação entre a composição das comunidades planctônicas e condições ambientais foi acessada através de análises de ordenação. Os dados log-transformados ($\log x+1$) de biomassa de comunidades planctônicas (biomassa em carbono do picoplâncton autototróficos, bactérias heterotróficas, nanoflagelados heterotróficos, zooplâncton e grandes grupos do fitoplâncton) foram analisados com uma análise discriminante de correspondência (DCA) por segmentos (HILL & GAUCH, 1980) para determinar o comprimento do gradiente dos dois primeiros eixos. A DCA indicou que o comprimento do gradiente do primeiro eixo (1.02) foi menor que 3 unidades de desvio padrão e explicou 31.2% da variância das espécies; assim sendo, o uso de técnicas de ordenação linear se mostraram apropriadas (Ter BRAAK & SMILAUER, 2012). Conseqüentemente, análise de redundância (RDA) foi usada para relacionar a estrutura de comunidades planctônicas (picoplâncton autototróficos, bactérias heterotróficas, nanoflagelados heterotróficos, zooplâncton e grandes grupos do fitoplânctonicos às variáveis ambientais e explorar as relações elos da cadeia trófica pelágica e o ambiente (TER BRAAK & VERDONSCHOT, 1995).

De acordo com essa RDA preliminar, foram identificadas variáveis colineares e selecionado um subconjunto de variáveis baseado na inspeção dos fatores de inflação de variância. Aquelas variáveis que exibiram fator de inflação de variância >10 foram removidas uma de cada vez (TER BRAAK & SMILAUER, 2012). Após cada remoção, outra RDA era realizada e os fatores de inflação de variância reexaminados até que nenhum valor extremo fosse observado. Seleção gradual progressiva e teste de permutações de Monte Carlos foram usados para reduzir o número de variáveis ambientais a somente aquelas correlacionadas significativamente aos eixos (LEPS & SMILAUER, 2003) com ponto de corte de $p= 0,05$.

A biomassa das comunidades planctônicas foi log-transformada ($\log_{10}(x+1)$) em todas as análises para reduzir o efeito de biomassas populacionais altamente variáveis na ordenação dos *scores*. Os dados ambientais (exceto pH) também foram log-transformados. Todas as ordenações foram feitas usando CANOCO for Windows *version 5.0* (TER BRAAK & SMILAUER, 2012).

16 RESULTADOS

16.1 AMBIENTE FÍSICO E QUÍMICO

A Figura 14 apresenta a temperatura média mensal (°C) e a precipitação total mensal (mm) para a região do Reservatório do Camorim de março de 2012 a março de 2013. A temperatura média do ar foi de 27,4°C (Figura 14a) e houve precipitação em todos os meses, durante o período de estudo (Figura 14b). O verão caracterizou-se por apresentar maior quantidade de chuvas e temperaturas do ar significativamente mais altas (mediana= 31,1°C, $p<0,05$) e o inverno por ser estação mais seca e de temperaturas do ar significativamente mais baixas (mediana= 23,9, $p<0,005$). A precipitação no mês mais seco (agosto/2012) esteve abaixo de 60 mm (29 mm). Não foi verificada diferença significativa na temperatura do ar ou da água entre outono e primavera.

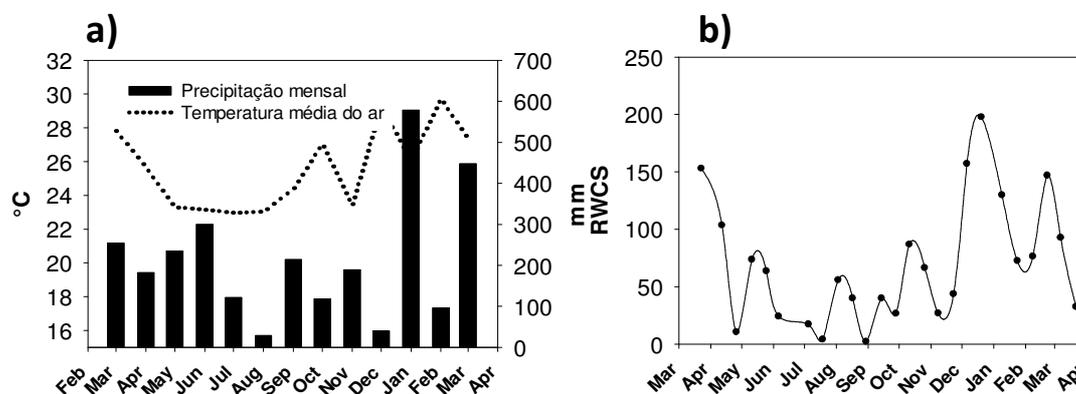


Figura 14 - (a) Precipitação total mensal (mm) - barras e temperatura média do ar (°C) - linha pontilhada; (b) Estabilidade relativa da coluna d'água (RWCS) durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ).

Não foram identificadas diferenças significativas ($p<0,05$) entre os pontos de coletas – considerando os dados totais e por estação do ano - para nenhuma das variáveis analisadas neste estudo. Os pontos de coletas foram, portanto, tratados como réplicas amostrais.

A temperatura média da água no Reservatório do Camorim (Figura 15a) foi de 24°C, durante o período estudado. Refletindo o observado para a temperatura do ar, a temperatura da água foi significativamente mais alta no verão (mediana= 25,3°C; $p<0.05$) e significativamente mais baixa no inverno (mediana= 20,6°C; $p<0.05$). Durante todo o período estudado, a zona eufótica (Z_{eu}) coincidiu com a profundidade máxima (Z_{max}), estando portanto, toda a coluna d'água iluminada ao longo do período de estudo (Figura 15b). No verão, a Z_{max} foi significativamente maior que nas demais estações (mediana = 2,8; $p<0,05$).

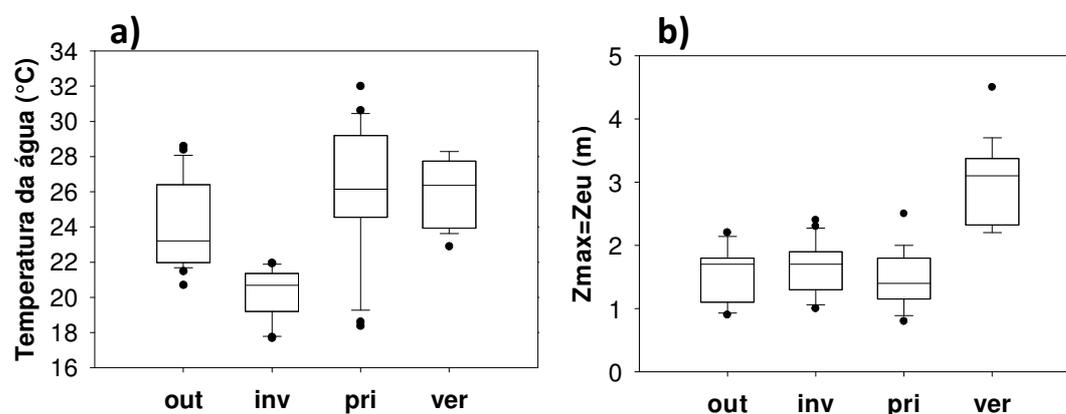


Figura 15 - Box whisker plot da variação sazonal da (a) temperatura da água; (b) zona eufótica = profundidade máxima, durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); *Out*, outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

A estabilidade relativa da coluna d'água (RWCS; Figura 14b) atingiu seu máximo nos períodos de maiores temperaturas (primavera e verão; mediana = 78 e 75,1, respectivamente) sendo valores significativamente ($p<0,05$) mais baixos registrados no inverno (mediana= 40).

Na Tabela 4 são apresentadas a mediana e intervalo de variação de algumas variáveis limnológicas, por estação do ano, no Reservatório do Camorim. A alcalinidade, essencialmente dada por bicarbonatos, foi baixa no reservatório do Camorim, durante o período estudado (mediana = 0,18 m Eq L⁻¹); o pH variou de levemente básico a levemente ácido (valor máxima= 9,53, valor mínimo 6,33, mediana geral = 8.1). Na primavera, os valores de pH foram significativamente maiores

(mediana= 8,7; $p<0,05$) e. no verão foram significativamente menores que nas demais estações (mediana = 6,9; $p<0,05$).

As concentrações de DOC foram significativamente maiores ($p<0,05$) na primavera (mediana = 4,9 $\mu\text{g L}^{-1}$). Não foram identificadas diferenças significativas na quantidade de carbono orgânico particulado (POC) entre as estações do ano ($p=0,868$). O carbono orgânico total (TOC) foi significativamente maior na primavera (mediana= 6,44 $\mu\text{g L}^{-1}$; $p<0,05$). Primavera e verão foram as estações em que se registrou concentração significativamente ($p<0,05$) maior de carbono inorgânico dissolvido (DIC). O carbono total planctônico (TC) foi significativamente maior na primavera (mediana=9,75 $\mu\text{g L}^{-1}$; $p<0,05$).

Tabela 4- Variáveis limnológicas (mediana e intervalo de variação) no Reservatório do Camorim (Rio de Janeiro, RJ, Brasil) durante o período de estudo (março de 2012 a março de 2013).

	Outono		Inverno		Primavera		Verão	
	Mediana	Intervalo	Mediana	Intervalo	Mediana	Intervalo	Mediana	Intervalo
WT (°C)	23.4	20.7-28.6	20.7	17.7-21.9	26.1	18.4-32.0	25.3	21.8-28.3
Alc (mEq.L ⁻¹)	0.18	0.09-0.28	0.18	0.18-0.28	0.28	0.15-0.46	0.16	0.09-0.37
pH	8.6	7.2-9.5	7.9	7.0-9.3	8.7	7.0-9.4	6.9	6.3-8.9
DOC (mg.C.L ⁻¹)	3.6	2.8-6.7	4.0	2.7-7.5	5.0	4.7-7.2	3.8	2.1-5.5
DIC (mg.C.L ⁻¹)	2.4	1.2-2.8	2.1	1.7-3.1	3.4	1.9-4.1	3.1	2.3-4.1
POC (mg.C.L ⁻¹)	1.4	0.1-3.5	1.1	0.1-5.0	1.4	0.1-3.4	0.9	0.2-2.9
TOC (mg.C.L ⁻¹)	5.6	3.4-8.9	5.4	4.1-8.7	6.4	4.9-9.4	5.1	2.7-7.1
TC (mg.C.L ⁻¹)	7.3	5.7-9.3	7.7	6.1-10.8	9.7	7.8-12.5	7.5	4.7-10.1
TN ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	691.1	565.4-1284.8	704.2	588.6-904.1	790.1	605.3-1192.2	973.9	654.1-1421.5
TP ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	20.5	14.0-82.0	17.2	12.0-33.0	44.0	15.0-77.0	41.4	17.0-58.3
TN:TP	71.5	19.5-125.1	86.1	50.2-124.4	39.1	25.2-108.1	57.3	25.4-132.4
DIN ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	448.2	197.4-567.1	464.1	313.3-560.5	579.1	415.0-971.7	590.9	476.4-770.5
SRP ($\mu\text{g.L}^{-1}$)	6.7	2.2-10.0	2.1	1.4-3.1	2.3	1.0-2.5	2.9	1.4-3.3
DIN:SRP	152.4	71.6-452.8	538.9	223.8-876.0	708.0	399.5-1261.6	479.0	381.0-1060.6

A concentração média de fósforo total (TP), registrada durante o período estudado, foi de 35,2 $\mu\text{g L}^{-1}$. Concentrações de fósforo total significativamente ($p<0,05$) menores foram registradas no outono e inverno (mediana= 20,5 e 17,3 $\mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente) e significativamente ($p<0,05$) maiores na primavera e verão (mediana= 44 e 41,4 $\mu\text{g L}^{-1}$, respectivamente). Com relação ao fósforo solúvel reativo (SRP; Figura 16a), concentração média durante o período estudado foi de 3,2 $\mu\text{g L}^{-1}$ e valores significativamente maiores foram observados no outono (mediana= 6,1 $\mu\text{g L}^{-1}$, $p<0,05$). A concentração média de nitrogênio total (TN) foi de 811,6 $\mu\text{g L}^{-1}$.

Concentrações de nitrogênio total (TN) foram significativamente maiores no verão (mediana= 954,2 $\mu\text{g L}^{-1}$, $p<0,05$).

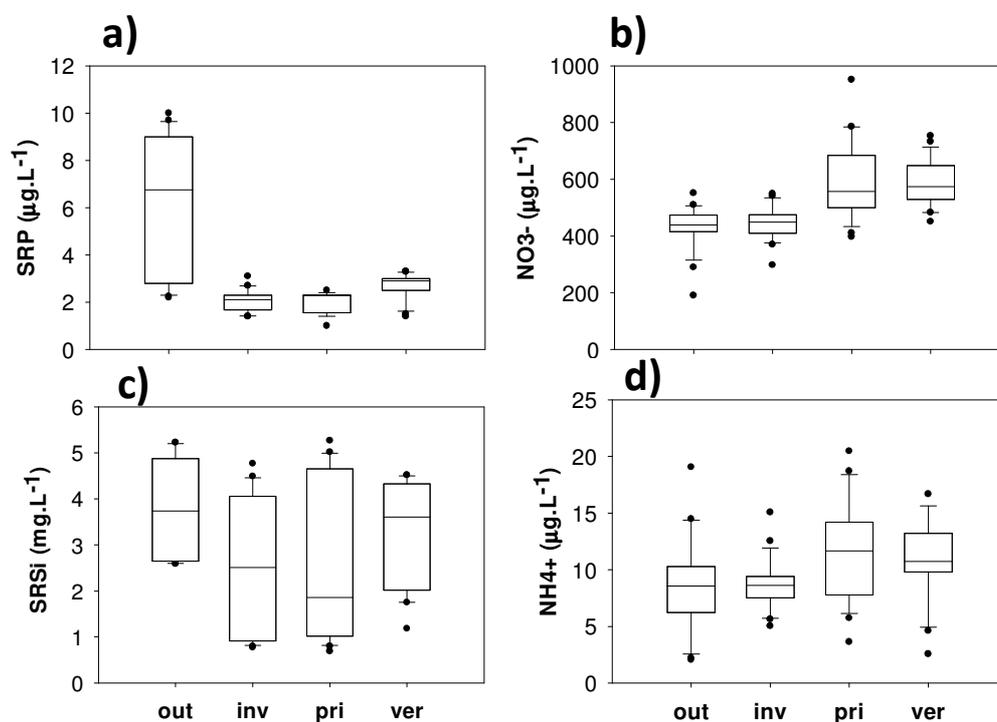


Figura 16 - *Box whisker plot* da variação sazonal de nutrientes durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ); (a) fósforo solúvel reativo (SRP); (b) nitrato (N-NO₃-); (c) sílica solúvel reativa (SRSi); (d) íon amônio (N-NH₄⁺). *Out*, outono; *Inv*, inverno; *Pri*, primavera; *Ver*, verão. Linhas no interior das caixas indicam a mediana, os limites das caixas, respectivamente 25 e 75% da variação dos dados e traços abrangem valores mínimos e máximos. Pontos indicam valores acima dos 95% da variação dos dados (*outliers*).

O nitrogênio inorgânico dissolvido (DIN) cuja concentração média foi de 535,1 $\mu\text{g L}^{-1}$, esteve formado quase exclusivamente por nitrato (96.7%) e representou 67.6% do nitrogênio total (TN). A concentração média de nitrato foi de 519,1 $\mu\text{g L}^{-1}$. Entre as estações do ano, concentrações de nitrato (Figura 16b) significativamente maiores foram registradas no verão (mediana= 574 $\mu\text{g L}^{-1}$, $p<0,05$) e significativamente menores no outono (mediana= 438,7 $\mu\text{g L}^{-1}$, $p<0,05$). A concentração média de íon amônio, durante o período de estudo, foi de 10 $\mu\text{g L}^{-1}$ e valores significativamente maiores foram observados na primavera (mediana= 11,7 $\mu\text{g L}^{-1}$, $p<0,001$; Figura 16d).

A concentração média de sílica solúvel reativa (SRSi) foi de 3.2 mg.L⁻¹ durante o período de estudo. Concentrações significativamente maiores deste nutriente foram observadas no outono (mediana= 3,7 mg L⁻¹, $p<0.05$; Figura 16c).

A razão TN:TP média, durante o período estudado foi de 64,2 e, dentre as estações do ano, valores significativamente maiores foram registrados no inverno (mediana = 86, $p<0,05$), enquanto na primavera foram observados valores significativamente menores que nas demais estações do ano (mediana = 34,1, $p<0,05$). A razão NID:SRP média, durante o período estudado foi de 503,8 e valores significativamente menores foram registradas no outono enquanto valores significativamente maiores foram verificados na primavera (mediana= 213,4 e 705, respectivamente; $p<0,05$; Tabela 4).

16.2 CONTEÚDO EM CARBONO DOS COMPONENTES DA TEIA TRÓFICA PELÁGICA

A variação geral e sazonal do conteúdo em carbono de cada comunidade planctônica (fitoplâncton, zooplâncton, bactérias heterotróficas, picoplâncton procariota autotrófico, ciliados e nanoflagelados heterotróficos) no Reservatório do Camorim durante o período de estudo são apresentadas na Tabela 5 e Figura 17. A comunidade fitoplanctônica foi responsável por em média 93,6% do conteúdo em carbono da biota planctônica enquanto os componentes da teia trófica microbiana (bactérias heterotróficas, picoplâncton procariota autotrófico, ciliados e nanoflagelados heterotróficos) contribuíram, em média, 5,7% (Tabela 5).

Na primavera, foram registrados valores significativamente ($p<0.05$) maiores de conteúdo em carbono do fitoplâncton (mediana=1973,3 $\mu\text{g L}^{-1}$; Figura 17d), assim como de conteúdo em carbono do metazooplâncton (mediana=27,0 $\mu\text{g L}^{-1}$; Figura 17a). Durante o período de estudo a comunidade fitoplanctônica do Reservatório do Camorim foi predominantemente composta por diatomáceas, zignemafíceas e cianobactérias (Capítulo I).

Tabela 5 - Conteúdo em carbono ($\mu\text{gC.L}^{-1}$) dos componentes da teia trófica pelágica (mediana e intervalo de variação) durante o período de estudo (março/2012 a março/2013) no Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ).

$\mu\text{g.C.L}^{-1}$	Outono		Inverno		Primavera		Verão	
	Mediana	Intervalo	Mediana	Intervalo	Mediana	Intervalo	Mediana	Intervalo
Fitoplâncton	1478.2	503.7-3182.3	1514.7	834.2-3166.5	1973.2	827.5-3932.1	1070.3	185.8-4706.6
Ciliados	48.9	9.5-118.1	117.6	17.2-802.9	90.9	9.1-585.2	75.5	7.0-513.4
HNF	9.7	1.8-34.8	6.5	0.6-32.5	3.3	0.2-26.6	7.0	0.1-384.6
HB	8.3	4.8-15.7	12.8	4.7-23.5	9.9	6.1-20.6	10.1	4.7-20.2
PPP	2.5	0.1-6.9	2.5	0.2-9.8	2	0.1-9.6	1.2	0.2-6.5
Rotíferos	2.6	0.2-6.1	3.9	0.4-23.4	21.5	2.3-77.9	1.4	0.0-12.9
Copépodos	4.7	1.2-30.1	5.7	0.7-31.6	2.9	0.0-51.2	2.4	0.0-25.8
Protozooplâncton	57.7	12.4-128.1	129.6	23.8-815.2	93.1	18.1-589.2	79.1	7.1-569.7
Metazooplâncton	10.2	1.5-36.7	9.8	2.2-38.3	27.0	3.3-86.7	3.9	0.1-38.7
MFW	72.0	30.7-137.2	149.8	35.0-828.9	103.2	26.0-602.2	93.8	28.8-574.8
C-Biota	1574.3	536.1-3310.0	1605.9	894.5-4008.8	2194.0	933.4-4257.7	1129.7	214.8-5256.4

HNF, nanoflagelados heterotróficos; *HB*, bactérias heterotróficas; *PPP*, picoplâncton autotrófico; *metazooplâncton* (*Rotíferos*+*Cop*); *protozooplâncton* (*HNF*+*Ciliados*); *MFW*, componentes da teia trófica microbiana (*HB*+*PPP*+*Ciliados*+*HNF*).

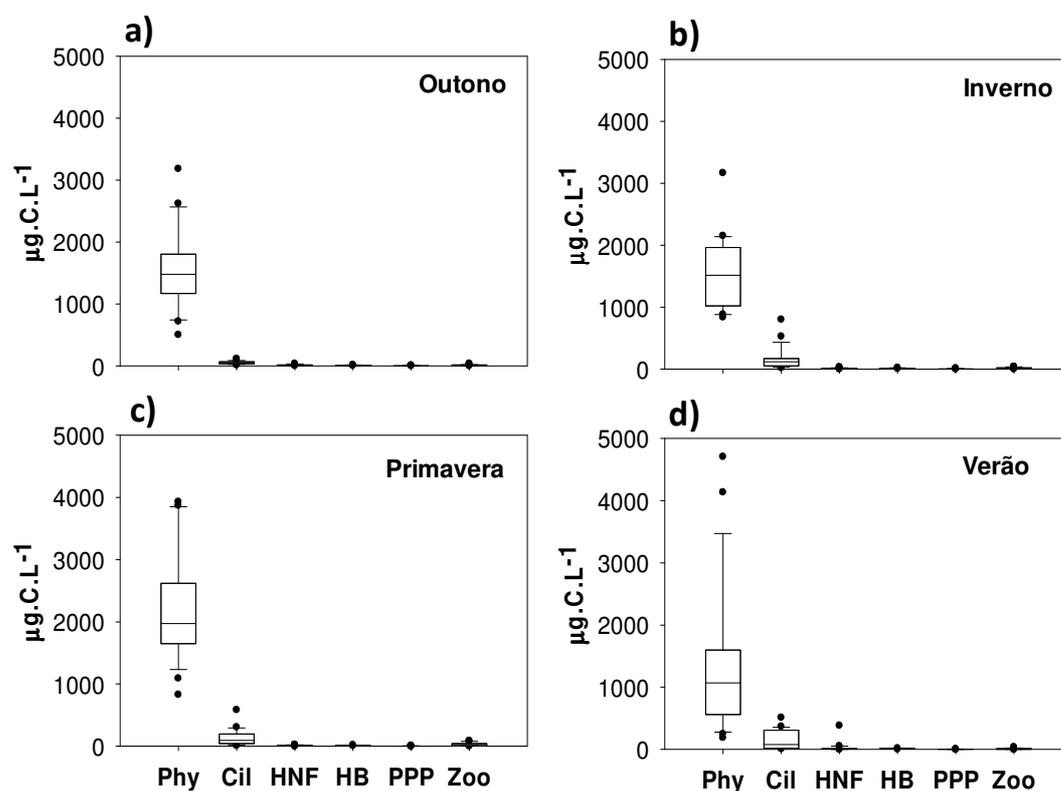


Figura 17 - Conteúdo em carbono nos componentes da teia trófica pelágicas no Reservatório do Camorim (Rio de Janeiro, RJ, Brasil) durante o período de estudo (março de 2012 a março de 2013) (a) no outono, (b) no inverno, (c) na primavera e (d) no verão. A variação de cada componente dentro de cada estação está expressa por *box whisker plots*, no qual as linhas internas das caixas indicam o valor mediano, as caixas, linhas verticais externas e pontos abrangem 75, 90 e 95 dos dados, respectivamente. *Phy*, fitoplâncton; *Cil*, ciliados; *HNF*, nanoflagelados heterotróficos; *HB*, bactérias heterotróficas; *PPP*, picoplâncton autotrófico; *Zoo*, metazooplâncton.

O conteúdo em carbono dos rotíferos também foi significativamente maior na primavera (mediana=21,5 $\mu\text{g C L}^{-1}$, $p < 0,05$). O conteúdo em carbono de bactérias heterotróficas foi significativamente menor no outono (mediana=8,3 $\mu\text{g C L}^{-1}$, $p < 0,05$). O conteúdo em carbono de ciliados, nanoflagelados heterotróficos (HNF) e picoplâncton autotrófico (PPP) não apresentou diferenças significativas ($p > 0,05$) entre as estações do ano. No outono, o estoque de carbono total da comunidade protozooplânctônica (soma do conteúdo em carbono de HNF e ciliados; Figura 18b) e a soma do conteúdo em carbono dos componentes da teia trófica microbiana (MFW; Figura 18c) foram significativamente menores ($p < 0,05$) que nas demais estações do ano (mediana7s = 57,7 e 71,99 $\mu\text{g C L}^{-1}$, respectivamente).

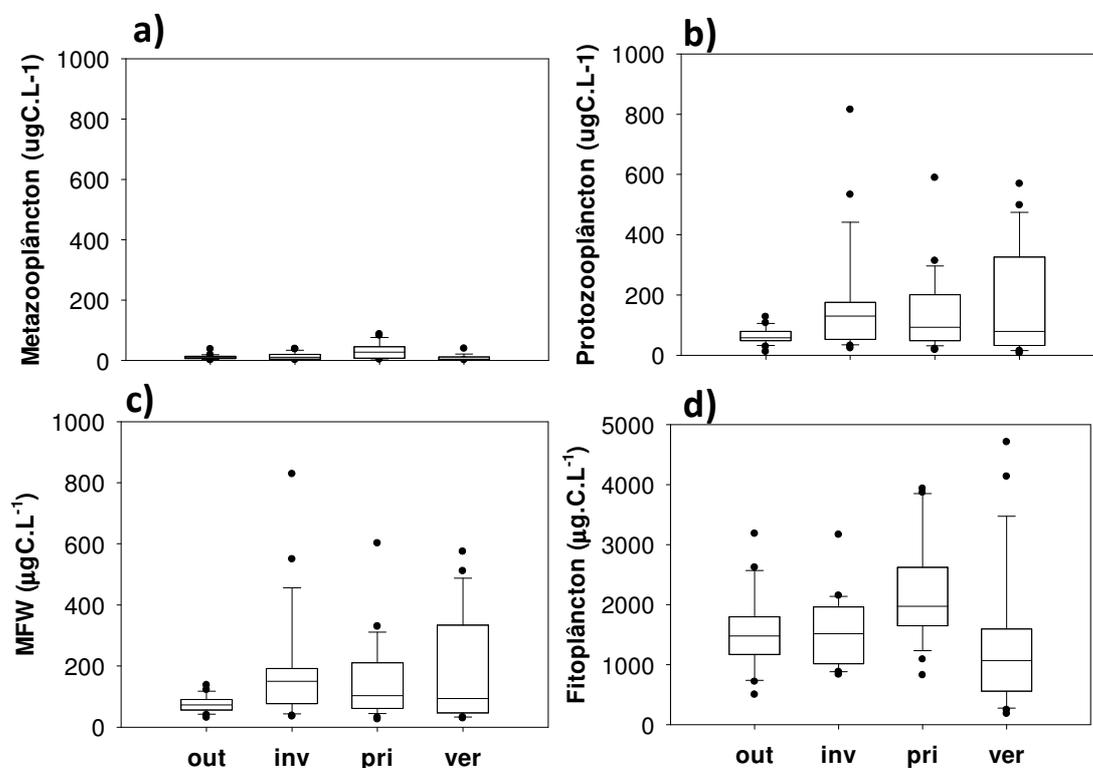


Figura 18 - Conteúdo em carbono do (a) metazooplâncton, (b) protozooplâncton, (c) MFW, componentes da teia trófica microbiana e (d) fitoplâncton no Reservatório do Camorim (Rio de Janeiro, RJ, Brasil) durante o período de estudo (março de 2012 a março de 2013). A variação de cada componente dentro de cada estação está expressa por *box whisker plots*, no qual as linhas internas das caixas indicam o valor mediano, as caixas, linhas verticais externas e pontos abrangem 75, 90 e 95 dos dados, respectivamente

Não houve registro de cladóceros e copépodos Calanoida, nas amostras quantitativas. Dos copépodos Cyclopoida registrados, em média 46% eram adultos,

35,9% copepoditos e 18,1% náuplios. Os copépodos apresentaram biomassas significativamente maiores no inverno que nas demais estações do ano (mediana= 5,75 $\mu\text{g C L}^{-1}$, $p < 0,05$).

16.3 RELAÇÕES ENTRE CONTEÚDO EM CARBONO DE COMUNIDADES ENTRE SI E VARIÁVEIS AMBIENTAIS

Análises de correlações não paramétricas (Spearman, $p < 0,05$) foram usadas para determinar relações entre a biomassa de comunidades planctônicas e variáveis ambientais, assim como, entre a biomassa de comunidades planctônicas entre si. Na Tabela 6 podem ser visualizados os coeficientes de correlação entre as variáveis analisadas e sua significância.

A conteúdo em carbono da comunidade fitoplanctônica correlacionou-se significativa ($p < 0,05$) e positivamente à temperatura da água (WT), pH, concentração de carbono orgânico dissolvido (DOC), concentração de carbono inorgânico dissolvido (DIC) e à estabilidade relativa da coluna d'água (RCWS); e negativamente à razão atômica TN:TP, à profundidade máxima (Z_{max}) e à precipitação atmosférica (PREC). No geral, o conteúdo em carbono do zooplâncton mostrou-se correlacionada aos mesmos fatores que o fitoplâncton, no entanto, não foi observada correlação com a concentração de carbono inorgânico dissolvido (DIC).

Na teia microbiana, o conteúdo em carbono de ciliados correlacionou-se significativa e negativamente ($p < 0,05$) à precipitação atmosférica (PREC) e à concentração de SRP. O conteúdo em carbono de nanoflagelados heterotróficos (HNF) só exibiu correlação significativa com a profundidade máxima (Z_{max}), enquanto o conteúdo em carbono de bactérias heterotróficas não se correlacionou a esta variável exibindo correlações significativas e positivas com as razões atômicas NID:SRP e TN:TP; e negativas com a temperatura da água (WT), concentração de fósforo solúvel reativo (SRP) e estabilidade relativa da coluna d'água (RCWS). Não foram observadas correlações significativas entre o conteúdo em carbono do picoplâncton autotrófico e as variáveis ambientais analisadas.

Tabela 6 – Síntese das correlações não paramétricas (*Spearman*) entre variáveis bióticas (dependentes) e ambientais (independentes). *phy*: fitoplâncton total; *cil*, ciliados; *hnf*, nanoflagelados heterotróficos; *hb*, bactérias heterotróficas; *ppp*, picoplâncton procarionte autotrófico; *zoo*, metazooplâncton

		Biomassas ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$)					
		<i>phy</i>	<i>cil</i>	<i>hnf</i>	<i>hb</i>	<i>ppp</i>	<i>zoo</i>
Z_{max} (m)	<i>r</i>	-0.277	0.008	0.279	0.185	-0.190	-0.311
	<i>p</i>	0.016	0.944	0.015	0.110	0.100	0.006
WT ($^{\circ}\text{C}$)	<i>r</i>	0.366	0.064	-0.108	-0.457	-0.063	0.328
	<i>p</i>	0.001	0.583	0.351	0.000	0.591	0.004
PREC (mm)	<i>r</i>	-0.256	-0.331	0.110	-0.105	-0.079	-0.335
	<i>p</i>	0.026	0.004	0.342	0.365	0.498	0.003
ALC (mEq.L^{-1})	<i>r</i>	0.220	-0.053	-0.173	0.063	0.068	0.111
	<i>p</i>	0.057	0.648	0.134	0.586	0.558	0.341
pH	<i>r</i>	0.525	0.078	0.056	-0.168	0.034	0.253
	<i>p</i>	0.000	0.502	0.628	0.147	0.772	0.028
DOC (mg.C.L^{-1})	<i>r</i>	0.300	0.169	0.043	-0.154	-0.033	0.240
	<i>p</i>	0.009	0.143	0.713	0.184	0.779	0.037
DIC (mg.C.L^{-1})	<i>r</i>	0.354	0.009	-0.192	-0.072	-0.120	0.098
	<i>p</i>	0.002	0.938	0.097	0.537	0.299	0.399
SRP ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$)	<i>r</i>	-0.210	-0.231	0.053	-0.293	0.156	-0.125
	<i>p</i>	0.069	0.045	0.649	0.011	0.177	0.281
N-NO ₃ - ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$)	<i>r</i>	-0.081	-0.054	0.014	0.174	-0.024	-0.089
	<i>p</i>	0.485	0.642	0.907	0.133	0.835	0.445
N-NH ₄ ⁺ ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$)	<i>r</i>	0.121	0.021	0.048	0.146	-0.041	-0.144
	<i>p</i>	0.298	0.855	0.679	0.208	0.727	0.213
SRSI (mg.L^{-1})	<i>r</i>	0.095	-0.365	-0.054	-0.312	0.096	0.078
	<i>p</i>	0.413	0.001	0.642	0.006	0.410	0.505
NID:SRP	<i>r</i>	0.088	0.200	-0.053	0.352	-0.123	0.042
	<i>p</i>	0.450	0.083	0.650	0.002	0.291	0.721
TN:TP	<i>r</i>	-0.514	-0.135	-0.131	0.401	-0.154	-0.286
	<i>p</i>	0.000	0.244	0.260	0.000	0.183	0.012
RCWS	<i>r</i>	0.237	0.057	-0.062	-0.280	-0.115	0.312
	<i>p</i>	0.041	0.628	0.598	0.015	0.325	0.007

Considerando-se as interações entre comunidades, as correlações mostraram que o conteúdo em carbono do fitoplâncton relaciona-se significativa e positivamente ao conteúdo em carbono do metazooplâncton, ocorrendo o contrário em relação ao conteúdo em carbono de bactérias heterotróficas. O conteúdo em carbono de ciliados também se correlacionou significativa e positivamente ao conteúdo em carbono do metazooplâncton, o conteúdo em carbono de bactérias heterotróficas exibiu relação inversa. O conteúdo em carbono do picoplâncton procarionte autotrófico (PPP) esteve negativamente relacionado ao conteúdo em carbono de nanoflagelados heterotróficos (Tabela 7).

Tabela 7 – Síntese das correlações não paramétricas (*Spearman*) entre o conteúdo em carbono ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$) de comunidades pelágicas. *phy*, fitoplâncton; *cil*, ciliados; *hnf*, nanoflagelados heterotróficos; *hb*, bactérias heterotróficas; *ppp*, picoplâncton procarionte autotrófico; *zoo*, metazooplâncton.

		Biomassas ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$)					
		<i>cil</i>	<i>hnf</i>	<i>hb</i>	<i>ppp</i>	<i>zoo</i>	
Biomassas ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$)	phy	<i>r</i>	0.174	0.105	-0.252	-0.066	0.452
		<i>p</i>	0.132	0.366	0.0281	0.57	4.9E-05
	cil	<i>r</i>		0.115	0.00923	-0.179	0.253
		<i>p</i>		0.322	0.937	0.122	0.0274
	hnf	<i>r</i>			0.0161	-0.227	-0.0754
		<i>p</i>			0.89	0.0486	0.517
	hb	<i>r</i>				0.0509	-0.319
		<i>p</i>				0.662	0.0051
	ppp	<i>r</i>					0.045
		<i>p</i>					0.699

Numa tentativa de investigar melhor o controle descendente da comunidade fitoplanctônica analisou-se as correlações entre o conteúdo em carbono de grandes grupos taxonômicos fitoplanctônicos e as comunidades de potenciais consumidores

destes (ciliados, nanoflagelados heterotróficos e metazooplâncton). Os coeficientes de correlação de *Spearman* e nível de significância podem ser observados na Tabela 9. Observou-se que o conteúdo em carbono de cianobactérias relacionou-se significativa e positivamente ao conteúdo em carbono do metazooplâncton, assim como diatomáceas, clorofíceas e zignemafíceas, enquanto crisofíceas relacionaram-se negativamente à esta comunidade. O conteúdo em carbono de dinoflagelados, diatomáceas e clorofíceas esteve significativa e positivamente relacionado ao conteúdo em carbono de ciliados. Não foi identificada relação entre o conteúdo em carbono dos grandes grupos taxonômicos fitoplanctônicos e o conteúdo em carbono de nanoflagelados heterotróficos. Adicionalmente, foi verificado que o conteúdo em carbono de cianobactérias esteve negativamente relacionado ao conteúdo em carbono de bactérias heterotróficas (Tabela 8).

Tabela 8 – Síntese das correlações não paramétricas (*Spearman*) entre o conteúdo em carbono ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$) de comunidades pelágicas. *cil*, ciliados; *hnf*, nanoflagelados heterotróficos; *zoo*, metazooplâncton; *cya*: cianobactérias; *din*: dinoflagelados; *cry*: criptofíceas; *chr*: crisofíceas; *bac*: diatomáceas; *xan*: xantofíceas; *chl*: clorofíceas; *zyg*: zignemafíceas *eu*: euglenofíceas.

		Biomassas ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$)									
		<i>cya</i>	<i>din</i>	<i>cry</i>	<i>chr</i>	<i>bac</i>	<i>xan</i>	<i>chl</i>	<i>zyg</i>	<i>eu</i>	
Biomassas ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$)	<i>cil</i>	<i>r</i>	-0.052	0.260	0.117	0.062	0.331	0.118	0.243	-0.007	0.212
		<i>p</i>	0.664	0.028	0.326	0.603	0.005	0.323	0.040	0.951	0.073
	<i>hb</i>	<i>p</i>	-0.255	0.152	-0.069	0.086	-0.018	-0.004	0.053	-0.220	-0.091
			0.031	0.202	0.565	0.473	0.880	0.975	0.657	0.063	0.446
	<i>hnf</i>		0.016	-0.004	0.106	0.147	0.113	0.083	-0.014	-0.041	0.053
		<i>r</i>	0.891	0.973	0.376	0.217	0.345	0.486	0.907	0.732	0.655
	<i>zoo</i>	<i>r</i>	0.295	0.212	0.116	-0.223	0.510	0.018	0.375	0.239	-0.101
		<i>p</i>	0.012	0.074	0.332	0.060	0.000	0.881	0.001	0.043	0.397

A relação entre a o conteúdo em carbono comunidades planctônicas (biomassa em carbono do picoplâncton autotróficos, bactérias heterotróficas, nanoflagelados heterotróficos, zooplâncton e grandes grupos do fitoplâncton) e condições ambientais

foi estudada através de RDA (Figura 19), e mostrou que o teste de Monte Carlo foi altamente significativo ($p=0.002$).

De dez variáveis ambientais selecionadas para o procedimento de seleção progressiva (*forward selection procedure*) - temperatura da água (WT), precipitação atmosférica (PREC), profundidade máxima (Z_{max}), pH, concentrações de carbono orgânico dissolvido (DOC), carbono inorgânico dissolvido (DIC), fósforo solúvel reativo (SRP), nitrato (N-NO₃), estabilidade relativa da coluna d'água (RCWS) e razão atômica TN:TP – somente a estabilidade relativa da coluna d'água (RCWS) não foi significativa para a ordenação.

A análise de RDA (Figura 19) explicou 70 % da variância da relação comunidades-ambiente (eixo 1: 58.1 %; eixo 2: 11.9%). Os resultados da RDA mostram que o eixo 1 indicou um gradiente de temperatura da água (WT) enquanto o eixo 2 esteve relacionado à precipitação atmosférica (PREC). O eixo 1 correlacionou-se positivamente à temperatura da água (0,72), pH (0,62), concentração de carbono inorgânico dissolvido (DIC; 0,57) e negativamente à profundidade máxima (Z_{max} ; -0.37). O eixo 2 correlacionou-se positivamente à precipitação atmosférica (PREC; 0.45) e negativamente à concentração de carbono orgânico dissolvido (DOC; -0.35).

Analisando a distribuição das amostras por estação do ano é possível observar no diagrama da RDA que inverno e primavera foram as estações que mais se diferenciaram das demais. No inverno, dada a baixa concentrações de fósforo, temperatura e precipitação atmosférica, diatomáceas e dinoflagelados ganharam importância na comunidade fitoplânctônica. Nesta estação houve maior participação da teia trófica microbiana no ambiente pelágico estudado. Já na primavera, altas temperaturas, pH e concentração de fósforo solúvel reativo, nitrato, carbono orgânico dissolvido e carbono inorgânico dissolvido favoreceram o desenvolvimento de cianobactérias, clorofíceas e zignemafíceas. Cianobactérias e zignemafíceas exibiram forte relação com a temperatura da água. O zooplâncton, que não se configurou com um controle descendente efetivo do fitoplâncton, associou-se positivamente à disponibilidade de clorofíceas. Crisofíceas foram favorecidas por altas razões atômicas TN:TP.

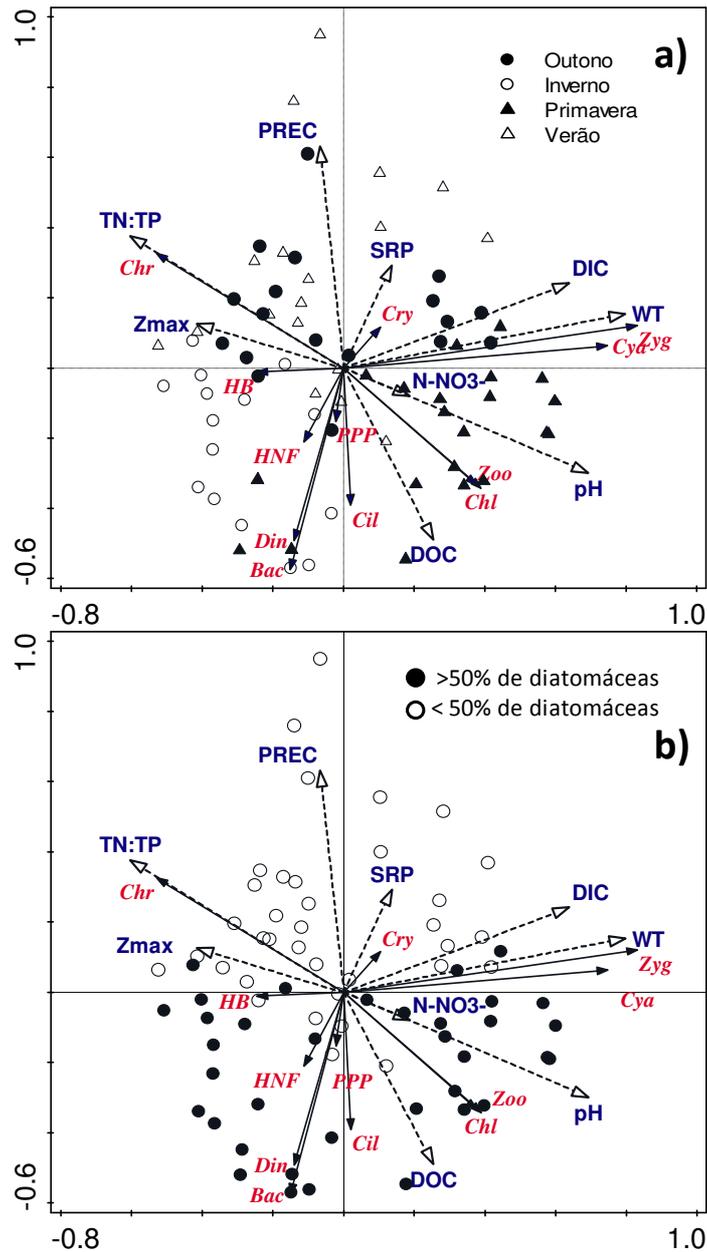


Figura 19 - Diagramas Triplot de RDA do Reservatório do Camorim (Parque Estadual da Pedra Branca, Rio de Janeiro, RJ) no período de estudo (março/2012 a março/2013), incluindo variáveis limnológicas (variáveis explicatórias), biomassa ($\mu\text{gC L}^{-1}$) dos principais grupos taxonômicos do fitoplâncton, e amostras: (a) distribuição das amostras por estações do ano; (b) distribuição de amostras baseada na biomassa de diatomáceas; WT, temperatura da água; Zmax, profundidade máxima; pH; DOC, carbono orgânico dissolvido; DIC, carbono inorgânico dissolvido; N-NO₃, nitrato; Prec, precipitação atmosférica; SRP, fósforo solúvel reativo e TN:TP, razão atômica TN:TP. Cya, Cyanobacteria; Din, Dinophyceae, Chr, Chrysophyceae; Chl, Chlorophyceae; Zyg, Zygnemaphyceae; Cili, Ciliados; HB, Bactérias Heterotróficas. HNF, nanoflagelados heterotróficos; PPP, picoplâncton procarionte autotrófico; Zoo, Metazooplâncton.

Partindo do pressuposto de que a comunidade fitoplanctônica esteve, em boa parte do período estudado, dominado por diatomáceas, analisou-se a distribuição das amostras no diagrama da RDA (Figura 19) em função do conteúdo em carbono de diatomáceas. Verificou-se então que a RDA dividiu as amostras em dois grupos: (1) período onde o conteúdo em carbono de diatomáceas foi >50% da biomassa total e (2) período onde o conteúdo em carbono de diatomáceas foi <50% da biomassa total.

No período 1 ocorreram maiores biomassas de componentes da teia trófica microbiana, como bactérias heterotróficas, ciliados, picoplâncton procarionte autotrófico, maiores valores de pH e maiores concentrações de carbono orgânico dissolvido (DOC).

Além das diatomáceas, dinoflagelados e clorofíceas estiveram associadas ao período 1. Já o período 2, caracterizado por maior precipitação atmosférica, maior razão atômica TN:TP, maior temperatura da água, maior concentração de fósforo solúvel reativo, maior concentração de carbono inorgânico dissolvido favoreceu cianobactérias, zignemafíceas, crisofíceas e criptofíceas. Numa análise preliminar no lugar do conteúdo em carbono de grandes grupos taxonômicos do fitoplâncton foi usada o conteúdo em carbono total da comunidade, porém a explicabilidade da RDA resultante explicou somente 23.8% da variância dos dados.

17 DISCUSSÃO

Uma das hipóteses deste estudo dizia que os componentes da teia trófica microbiana contribuiriam substancialmente para o estoque de carbono no reservatório do Camorim, por este ser um ambiente tropical, porém, a contribuição da MFW para o estoque de carbono planctônico foi baixa (<10%) no Reservatório do Camorim durante o período estudado. Tal resultado está de acordo com aqueles encontrados por DOMINGUES *et al.* (2016) que estudando 4 reservatórios brasileiros com diferentes estados tróficos encontraram evidências de alta contribuição da MFW em reservatórios menos enriquecidos. Os valores médios de conteúdo em carbono no fitoplâncton (Phy) e zooplâncton (Zoo) são comparáveis aos níveis registrados para outros sistemas lênticos temperados e subtropicais com estado trófico similar, mas os níveis de conteúdo carbono no bacterioplâncton são mais baixos (SILVA *et al.*, 2014). Esta baixa biomassa bacteriana pode resultar de pressão de predação exercida por protozoários e metazooplâncton (SARMENTO, 2012).

Em ambientes temperados e subtropicais, principalmente nos mais enriquecidos, o controle descendente do carbono de bactérias heterotróficas é exercido principalmente por ciliados e nanoflagelados heterotróficos (COMERMA *et al.*, 2003; AUER, 2003; HAVENS *et al.*, 2007). Um grande impacto de rotíferos, ciliados e nanoflagelados também foi reportado para regiões quentes (JEPPESEN *et al.*, 2007). No caso do reservatório do Camorim, as análises de correlação de Spearman não mostraram relação significativa entre o conteúdo de carbono no bacterioplâncton e o conteúdo em carbono de ciliados e nanoflagelados, mas indicou correlação negativa e significativa ($p < 0.05$) com o conteúdo em carbono do fito e zooplâncton. A biomassa de rotíferos ser alta e contribuir significativamente para o estoque de carbono zooplanctônico, aliada ao fato de que rotíferos tem como principais presas os ciliados, flagelados, nanofitoplâncton, picofitoplâncton e bacterioplâncton (FAITHFULL *et al.*, 2011) pode ser levantada como possível explicação para a relação inversa observada entre bactérias heterotróficas e zooplâncton, podendo essa relação ser direta através do consumo/predação ou indireta através da ciclagem de nutrientes. Apesar de flagelados autotróficos – como membros de Cryptophyceae – serem capazes de ingerir bactérias (NYGAARD & TOBIESEN, 1993), nem as correlações de Spearman nem a RDA não mostraram relação positiva entre a biomassa desses dois grupos. Além da predação, a disponibilidade de carbono orgânico e

outros nutrientes, particularmente fósforo, são importantes fatores no controle do bacterioplâncton (STETS & COTNER, 2008).

Nossos resultados acerca da comunidade zooplancônica (metazooplâncton) estão de acordo com vários estudos que indicam que em lagos tropicais as possibilidades para um controle *top-down* efetivo do fitoplâncton são menores que em lagos temperados (FERNANDO, 1994; LAZZARO, 1997). O reservatório do Camorim, assim como outros lagos e reservatórios tropicais, apresentou espécies zooplancônicas muito menores que aquelas de zonas temperadas e grande zooplâncton herbívoros do gênero *Daphnia* estiveram ausentes (GREEN, 1972, 1976; HEBERT, 1978; DEEVEY *et al.*, 1980; DUMONT, 1980, 1994; FERNANDO, 1980, 1994; GILLOLY & DODSON, 2000). No Reservatório do Camorim foram registrados 20 táxons na comunidade zooplancônica, a maioria deles, rotíferos. A biomassa da comunidade zooplancônica esteve dominada por rotíferos em estações quentes (primavera e verão) e por copépodos Cyclopoida nas estações mais frias (outono e inverno). Não houve registro de grandes herbívoros (cladóceros) e copépodos Calanoida, portanto não houve, controle descendente das biomassas fitoplancônica, como apontado pelas correlações significativa e positivas entre essas duas comunidades.

Em muitos lagos temperados o controle descendente do fitoplâncton causa as bem conhecidas fase de águas claras (LAMPERT *et al.*, 1986; LUECKE *et al.*, 1990; RUDSTAM *et al.*, 1993; TOWNSEND *et al.*, 1994). Tais relatos associam-se ao conceito de cascata trófica estabelece que um aumento na biomassa de peixes piscívoros reduz a população de peixes planctívoros, diminuindo o consumo de grandes herbívoros do zooplâncton o que, por sua vez, aumenta a herbivoria sobre a comunidade fitoplancônica, decrescendo assim a produtividade primária do ecossistema (CARPENTER *et al.*, 1985, 2001; CARPENTER & LODGE, 1986). Apesar do conceito ter recebido respaldo de estudos experimentais (BRETT & GOLDMAN, 1996; MEIJER *et al.*, 1999; VOLLENWEIDER, 1976), teias tróficas reais são muito mais complexas e outros mecanismos compensatórios e antagonistas podem desempenhar papéis tanto tamponando quando revertendo a relação entre predadores de topo e produtores (DEMELO *et al.*, 1992; DRENNER & HAMBRIGHT, 2002). Dentre os mecanismos de tamponamento que já foram descritos estão variações climáticas estocásticas (CARPENTER *et al.*, 1985), aumento na concentração de nutrientes na água pela excreção de peixes e zooplâncton (VANNI & FINDLAY, 1990), sombreamento por

macrófitas, competição e alelopatia (MCQUEEN, 1990) e presença de algas impalatáveis (MEIJER *et al.*, 1999). Além disso, peixes juvenis e invertebrados predadores, como larvas de *Chaoborus*, são dominantes e reproduzem ao longo de todo o ano, resultando numa maior pressão de predação sobre o zooplâncton, particularmente cladóceros mais vulneráveis (VAN LEEWEN *et al.*, 2007). Assim sendo, a pressão de predação exercida por compartimentos extra-planctôn, como por exemplo grandes populações de peixes planctívoros (*Astyanax*) presentes no ecossistema (dados não publicados, ARCIFA *et al.*, 1991), sobre a comunidade zooplanctônica pode ser uma explicação para ausência de grandes cladóceros no Reservatório do Camorim.

O conteúdo em carbono da comunidade metazooplanctônica foi dominado, geralmente, dominada por rotíferos durante o período de estudo no Reservatório do Camorim. Eles são conhecidos por desempenhar um importante papel no fluxo de energia de lagos e reservatórios, e inúmeros estudos indicam a importância de rotíferos como consumidores primários (DUMONT, 1997; PILARSKA, 1977; POURRIOT, 1977; WALZ, 1995; SARTORI *et al.*, 2009). Segundo GILBERT (1988) estes rotíferos são capazes de alcançar altas densidades populacionais rapidamente quando grandes espécies zooplanctônicas competitivamente superiores (como os grandes cladóceros *Daphnia*) são raras ou ausentes, principalmente em ambientes tropicais (SARMA *et al.*, 2005). Portanto, as altas taxas de crescimento de rotíferos (GILBERT, 1988) e a ausência de *Daphnia* no zooplâncton do Reservatório do Camorim podem explicar o sucesso desse grupo de organismos no zooplâncton deste reservatório raso tropical.

A RDA indicou que temperatura da água e precipitação atmosférica afetaram o estoque de carbono de comunidades planctônicas e que sofreram variação sazonal ao longo do período estudado. As correlações de *Spearman* ($p < 0.05$) indicaram o efeito direto e positivo da temperatura sobre o carbono fitoplanctônico e zooplanctônico e negativo sobre o bacterioplâncton; e efeito negativo de precipitação atmosférica sobre o carbono fitoplanctônico, zooplanctônico e de ciliados. Nutrientes, especialmente fósforo, são importantes fatores estimuladores do aumento de cianobactérias (DOWNING *et al.*, 2001; SCHINDLER *et al.*, 2008).

Nossos resultados mostram que nutrientes, temperatura da água e precipitação atmosférica são importantes fatores que afetam a comunidade fitoplanctônica e, uma vez que, esta comunidade foi responsável por mais de 80% do estoque de carbono no

plâncton, é compreensível inferir que os fatores que afetaram o fitoplâncton estenderam seus efeitos direta (relações tróficas de consumo) ou indiretamente (através da ciclagem de nutrientes), aos outros elos da cadeia trófica. Por outro lado, o conteúdo de carbono no picoplâncton autotrófico e de nanoflagelados heterotróficos não demonstraram sofrer efeitos das variáveis ambientais estudadas, no entanto, as bactérias heterotróficas correlacionaram-se negativamente ao conteúdo em carbono de nanoflagelados heterotróficos e do metazooplâncton, e o carbono no picoplâncton autotrófico, negativamente ao conteúdo em carbono de nanoflagelados heterotróficos, sugerindo possíveis relações tróficas entre estes compartimentos.

Luz é um dos mais importantes recursos para o fitoplâncton (REYNOLDS, 2006; LITCHMAN & KLAUSMEIER, 2008) e no reservatório do Camorim foi registrado que não há limitação por luz ao crescimento fitoplanctônico uma vez que toda sua coluna d'água é iluminada durante todo o ano ($Z_{\max}=Z_{eu}$). Embora a influência da temperatura na biomassa planctônica em sistemas aquáticos de baixa latitude seja considerada mais fraca que em ambientes situados em altas latitudes (GLIWICZ, 1999), a mesma foi observada no reservatório do Camorim.

Pela ausência de perfis térmicos tomados em horário apropriado e/ou perfis térmicos nictemerais, não é possível definir precisamente qual o padrão de mistura ocorre no ambiente estudo, utilizando indicações indiretas (estabilidade relativa da coluna d'água e diatomáceas como grupo fitoplanctônico persistentemente dominante, contextualização geográfica, Capítulo 1) pode-se inferir que provavelmente o lago apresenta-se constantemente misturado, com baixa probabilidade de apresentar uma termoclina persistente, podendo, em períodos mais quentes, passar por estratificações diurnas devido ao aquecimento solar superficial. Muitos estudos têm se referido à hipótese de que a estratificação térmica e/ou regime de mistura desempenha um papel crucial na dinâmica fitoplanctônica na região pelágica através de seu impacto sobre a disponibilidade de luz e nutrientes (BECKER *et al.*, 2009, 2010; WINDER & SOMMER, 2012; XIAO *et al.*, 2011). Processos de mistura são processo físicos e controlados por condições climatológicas, havendo evidências de que mudanças climáticas recentes estão relacionadas a uma estratificação intensificada (WINDER & SOMMER, 2012).

Variáveis químicas como pH, DOC e DIC foram incluídas na análise de RDA e mostraram-se positivamente relacionadas com o conteúdo em carbono de Cyabacteria e

Zygnemaphyceae. A relação positiva entre pH e DOC indica que a variação dessas variáveis está intimamente relacionada ao aumento da biomassa fitoplanctônica, especialmente Cyanobacteria. Alguns estudos indicam que baixa concentração de CO₂ e alto pH beneficiam cianobactérias (SHAPIRO, 1990; CARACO & MILLER, 1998; BRIAND *et al.*, 2002). No entanto, se a variação desses parâmetros é razão ou consequência de florações de cianobactérias não está ainda bem entendido (SOARES *et al.*, 2009).

A dependência entre o bacterioplâncton e carbono autóctone tem sido suportada pelas relações positiva entre fitoplâncton (expresso como clorofila a abundância ou biovolume) e bactérias heterotróficas (expressas como abundância ou biomassa, BIRD & KALFF, 1984; STEWART & FRITSEN, 2004; ou produção, WHITE *et al.*, 1991). Uma forte correlação é tomada como indicativo de que o crescimento do bacterioplâncton é diretamente dependente do fitoplâncton (COLE *et al.*, 1988; JEPPESEN *et al.*, 1997; GASOL & DUARTE, 2000). Dada a habilidade do bacterioplâncton em consumir DOC com alta eficiência convertendo-a em biomassa (FARJALLA *et al.*, 2006), e maior fração deste se dever ao conteúdo em carbono fitoplanctônico no ambiente estudado, esperava-se uma relação positiva entre DOC e o conteúdo em carbono do bacterioplâncton, no entanto nossas análises não mostraram qualquer relação significativa entre estas variáveis, no ambiente estudado. A esperada relação direta entre comunidades fitoplanctônica e bacterioplanctônica (COLE *et al.*, 1988) também não foi verificada. Relações fracas, mas positivas entre estes dois grupos microbianos tem sido observada em outros ambientes dulciaquícolas tropicais e subtropicais, incluindo reservatórios (ROLAND *et al.*, 2010), mas no caso do reservatório do Camorim essa relação foi inversa e não foram encontrados registros na literatura de outros ambientes dulciaquícolas onde tal relação seja também observada. ROLAND *et al.* (2010) sugeriram que o baixo tempo de residência da água em reservatórios, pode ser responsável pelo enfraquecimento desta relação. Outra explicação reside na composição do metazooplâncton em ambientes mais quentes, a qual leva a uma maior pressão de predação sobre comunidades de bactérias (JEPPESEN *et al.*, 2007). O tempo de residência da água do reservatório do Camorim é baixo (<1 mês, dados não publicados), o zooplâncton dominado por rotíferos, que são predadores potenciais de bactérias, condições que, sabidamente, podem levar ao enfraquecimento da relação bacterioplâncton-fitoplâncton (ROLAND *et al.*, 2010; JEPPESEN *et al.*, 2007). Aliado a isso, a possível produção de metabólitos secundários

por determinados grupos fitoplanctônicos pode interferir no metabolismo bacteriano tornando sua relação com a comunidade fitoplanctônica negativa.

Devido à forte influência hidrológica comumente encontrada em reservatórios, nós esperávamos encontrar maiores contribuições de organismos fitoplanctônicos e zooplanctônicos com altas taxas de crescimento e adaptados a condições turbulentas (REYNOLDS, 2006; BEAVER *et al.*, 2013). Isto foi observado tanto para o fitoplâncton quanto para o zooplâncton. Dada a relação positiva verificada entre fitoplâncton e zooplâncton, era esperado que o zooplâncton se relacionasse aos mesmos fatores que direcionaram a comunidade fitoplanctônica, como de fato ocorreu nesse estudo considerando-se as biomassas totais dessas comunidades. A maior associação entre fitoplâncton e zooplâncton, relevada através de significativas correlações de *Spearman* ($p < 0.05$) e observada também na RDA se deu entre o conteúdo em carbono de rotíferos e clorofíceas, indicando que estas algas podem ter seu valor como recursos alimentar aumentando devido ao tamanho adequado e/ou alto valor nutricional.

O DOC foi identificado como principal fração do carbono orgânico total no Reservatório do Camorim, assim como observado em outros estudos (WETZEL, 1984; OSTAPENIA *et al.*, 2009). A contribuição em carbono de fitoplâncton para o DOC é tradicionalmente aceita como próxima a 5% (WETZEL, 1984). SILVA *et al.* (2014) encontraram contribuições mais baixas (1.4%) em reservatório mesotrófico com baixo tempo de residência da água e mais altas (40%) em sistema eutrófico com baixa tempo de residência da água e sugeriu que o valor apontado por WETZEL (1984) deve ser usado com cautela, pois podem haver variações dependentes de gradientes de nutrientes e tempo de residência da água. A contribuição do carbono fitoplanctônico para o DOC no reservatório do Camorim foi de (35%). A mediana da concentração de DOC no reservatório do Camorim estiveram próximos (4.3 mg.C.L^{-1}) do valor registrado essencialmente para regiões temperadas (5.7 mg.C.L^{-1} ; SOBEK *et al.*, 2007) e mais altas que aquelas registradas em estudo de ambientes tropicais e subtropicais lóticos e lênticos ao longo de uma ampla distribuição espacial (mediana = 3.0 mg.C.L^{-1} , ROLAND *et al.*, 2010). Em suma, a composição de dinâmica de componentes da teia trófica pelágica foi regulada tanto por mecanismos ascendentes (em sua maioria) e descendentes.

Comparando-se o conteúdo em carbono dos compartimentos, nossos resultados mostraram que a biomassa em carbono do fitoplâncton no Reservatório do Camorim, foi

similar a encontrada em ambientes hipertróficos temperados (AUER *et al.*, 2004), e a dos demais componentes da teia trófica pelágica, se assemelharam aos níveis encontrados em outros reservatório e sistemas tropicais com mesmo estado trófico com exceção do bacterioplâncton e zooplâncton que foram mais baixos (DOMINGUES *et al.*, 2016). Segundo a concentração média de TP, o reservatório do Camorim pode ser considerado um ambiente eutrófico (NÜRNBERG, 1996).

As comunidades planctônicas (sobretudo de grandes grupos taxonômicos fitoplanctônicos) responderam diferentemente ao gradiente de temperatura e chuvas, apresentando maiores biomassas de praticamente todos os componentes da teia trófica associadas à baixa precipitação e maiores valores de pH. A temperatura da água, pH, a profundidade máxima, precipitação atmosférica, a razão TN:TP – usada como indicativo da força da limitação por fósforo/disponibilidade relativa de nutrientes no sistema - e as concentrações de DOC, DIC e SRP foram os principais reguladores das comunidades planctônicas no Reservatório do Camorim. Este estudo contribuiu para o conhecimento da dinâmica do carbono na comunidade planctônica de reservatório rasos tropicais e seus resultados podem ser usados na elaboração de estratégias para se manter a qualidade da água nestes ambientes multifuncionais.

18 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARCIFA, M.S.; NORTHCOTE, T.G. & FROEHLICH, O. 1991. Interactive ecology of two cohabiting characin fishes (*Astyanax fasciatus* and *Astyanax bimaculatus*) in an eutrophic Brazilian reservoir. *Journal of Tropical Ecology*, 7(2), 257-268.
- AUER, B.; ELZER, U. & ARNDT, H. 2004. Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation. *Journal of Plankton Research*, 26(6): 679-709
- AUER, N.A. 2003. A lake sturgeon rehabilitation plan for Lake Superior. Miscellaneous Publications. *Great Lakes Fishery Commission*, (2), 1-4.
- AZAM, F.; FENCHEL, T.; FIELD, J. G.; GRAY, J. S.; MEYER-REIL, L. A. & THINGSTAD, F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea., *Marine ecology progress series*, 257-263.
- BEAVER, J.R.; CASAMATTA, D.A.; EAST, T.; HAVENS, K.E.; RODUSKY, A.J.; JAMES, R.T. & BUCCIER, K.M. 2013. Extreme weather events influence the phytoplankton community structure in a large lowland subtropical lake (Lake Okeechobee, Florida, USA). *Hydrobiologia*, 709(1), 213-226.
- BECKER, V., HUSZAR, V.L.M., & CROSSETTI, L.O. 2009. Responses of phytoplankton functional groups to the mixing regime in a deep subtropical reservoir. *Hydrobiologia*, 628(1), 137-151.
- BECKER, V.; CAPUTO, L.; ORDÓÑEZ, J.; MARCÉ, R.; ARMENGOL, J.; CROSSETTI, L.O. & HUSZAR, V.L. 2010. Driving factors of the phytoplankton functional groups in a deep Mediterranean reservoir. *Water research*, 44(11), 3345-3354.
- BELL, T., & KALFF, J. 2001. The contribution of picophytoplankton in marine and freshwater systems of different trophic status and depth. *Limnology and Oceanography*, 46(5), 1243-1248.

- BIDDANDA, B., OGDahl, M., & COTNER, J. 2001. Dominance of bacterial metabolism in oligotrophic relative to eutrophic waters. *Limnology and Oceanography*, 46(3), 730-739.
- BIRD, D. F. & KALFF, J. 1984. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41(7), 1015-1023.
- BØRSHEIM, K. Y., & BRATBAK, G. (1987). Cell volume to cell carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. *Marine Ecology Progress Series*, 171-175.
- BOUVY, M.; NASCIMENTO, S. M.; MOLICA, R.J.; FERREIRA, A.; HUSZAR, V., & AZEVEDO, S.M. 2003. Limnological features in Tapacurá reservoir (northeast Brazil) during a severe drought. *Hydrobiologia*, 493(1), 115-130.
- BRETT, M.T. & GOLDMAN, C.R. 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(15), 7723-7726.
- BRIAND, J.F.; ROBILLOT, C.; QUIBLIER-LLOBERAS, C.; HUMBERT, J. F.; COUTÉ, A. & BERNARD, C. 2002. Environmental context of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) blooms in a shallow pond in France. *Water research*, 36(13), 3183-3192.
- CALLIERI, C. & STOCKNER, J.G. 2002. Freshwater autotrophic picoplankton: a review. *Journal of Limnology*, 61(1), 1-14.
- CALLIERI, C., MODENUTTI, B., QUEIMALINOS, C., BERTONI, R., & BALSEIRO, E. 2007. Production and biomass of picophytoplankton and larger autotrophs in Andean ultraoligotrophic lakes: differences in light harvesting efficiency in deep layers. *Aquatic Ecology*, 41(4), 511-523
- CARACO, N.F., & MILLER, R. 1998. Effects of CO₂ on competition between a cyanobacterium and eukaryotic phytoplankton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(1), 54-62

- CARON, D.A., GOLDMAN, J.C., ANDERSEN, O.K., & DENNETT, M.R. 1985. Nutrient cycling in a microflagellate food chain: II. Population dynamics and carbon cycling. *Marine Ecology Progress Series*, 243-254.
- CARPENTER, S.R. & LODGE, D.M. 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*. 26: 341-370
- CARPENTER, S.R.; COLE, J.J.; HODGSON, J.R.; KITCHELL, J.F.; PACE, M.L.; BADE, D.; ... & SCHINDLER, D.E. 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecological monographs*, 71(2), 163-186.
- CARPENTER, S.R.; KITCHELL, J.F. & HODGSON, J.R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35(10), 634-639.
- ÇETIN, A.K., & ŞEN, B. 2004. Seasonal distribution of phytoplankton in Orduzu dam lake (Malatya, Turkey). *Turkish Journal of Botany*, 28(3), 279-285.
- COLE, G.A. 1994. *Textbook of Limnology*. Illinois: Waveland Press Inc, 412 p.
- COLE, J.J.; FINDLAY, S. & PACE, M.L. 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview. *Marine ecology progress series*, 1-10.
- COMERMA, M., GARCIA, J.C., ROMERO, M., ARMENGOL, J., & ŠIMEK, K. 2003. Carbon flow dynamics in the pelagic community of the Sau Reservoir (Catalonia, NE Spain). *Hydrobiologia*, 504(1), 87-98.
- CRAIG, S.R. 1985. Distribution of algal picoplankton in some European freshwaters. *Abstr. 2nd Int. Phycol. Congr*, 31.
- CULVER, D.A.; BOUCHERLE, M.M.; BEAN, D.J. & FLETCHER, J.W. 1985. Biomass of freshwater crustacean zooplankton from length–weight regressions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42(8), 1380-1390.
- DEEVEY, E.S., DEEVEY, G.B., & BRENNER, M. 1980. *Structure of zooplankton communities in the Peten Lake District, Guatemala. The Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. University Press of New England, Hannover, New Hampshire, 669-678.

- DEMELO, R.; FRANCE, R., & MCQUEEN, D.J. 1992. Biomanipulation: hit or myth? *Limnology and Oceanography*, 37(1), 192-207.
- DOMINGUES, C.D., DA SILVA, L.H.S., RANGEL, L.M., DE MAGALHÃES, L., DE MELO ROCHA, A., LOBÃO, L.M., ... & SARMENTO, H. 2016. Microbial Food-Web Drivers in Tropical Reservoirs. *Microbial ecology*, 73(3), 505-520.
- DONAR, C.M., NEELY, R.K., & STOERMER, E.F. 1996. Diatom succession in an urban reservoir system. *Journal of Paleolimnology*, 15(3), 237-243
- DOWNING, J.A.; WATSON, S.B. & MCCAULEY, E. 2001. Predicting cyanobacteria dominance in lakes. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 58(10), 1905-1908.
- DOWNING, J.A.; PRAIRIE, Y.T.; COLE, J.J.; DUARTE, C.M.; TRANVIK, L.; STRIEGL, R.G.; MCDOWELL, W.H.; KORTELAJINEN, P.; CARACO, N.F.; MELACK, J.M. & MIDDELBURG, J. 2006. The global abundance and distribution of lakes, ponds, and impoundments. *Limnology and Oceanography*, vol.51, no.5, p. 2388-2397.
- DRENNER, R.W. & HAMBRIGHT, R.K.D. 2002. Piscivores, trophic cascades, and lake management. *The Scientific World Journal*, 2, 284-307.
- DUMONT, H. J. 1997. Cladoceran studies: Where do we go from here? *Hydrobiologia* 360: 301–303.
- DUMONT, H.J. 1980. *Zooplankton and the science of biogeography: the example of Africa. Evolution and ecology of zooplankton communities*. University Press of New England, 685-696.
- DUMONT, H.J. 1994. On the diversity of the Cladocera in the tropics. *Hydrobiologia*, 272(1), 27-38.
- ELMQVIST, T.; MALTBY, E.; BARKER, T.; MORTIMER, M.; PERRINGS, C., ARONSON, J. & PINTO, I.S. 2010. *Biodiversity, ecosystems and ecosystem services*. TEEB Ecological and Economic Foundations. Earthscan, London, 41-111.

- FAITHFULL, C.L.; HUSS, M.; VREDE, T. & BERGSTRÖM, A.K. 2011. Bottom–up carbon subsidies and top–down predation pressure interacts to affect aquatic food web structure. *Oikos*, 120(2), 311-320.
- FARJALLA, V.F.; AZEVEDO, D.A.; ESTEVES, F.A.; BOZELLI, R.L.; ROLAND, F., & ENRICH-PRAST, A. 2006. Influence of hydrological pulse on bacterial growth and DOC uptake in a clear-water Amazonian lake. *Microbial ecology*, 52(2), 334-344.
- FENCHEL, T. 1982. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as consumers of bacteria. *Marine Ecology Progress Series* 9: 35–42.
- FERNANDO, C.H. 1980. The species and size composition of tropical freshwater zooplankton with special reference to the oriental region (South East Asia). *International Review of Hydrobiology*, 65(3), 411-426
- FERNANDO, C.H. 1994. *Zooplankton, fish and fisheries in tropical freshwaters*. In: *Studies on the Ecology of Tropical Zooplankton* (pp. 105-123). Springer Netherlands.
- GASOL, J.M. & DUARTE, C.M. 2000. Comparative analyses in aquatic microbial ecology: how far do they go? *FEMS Microbiology Ecology*, 31(2), 99-106.
- GILBERT, J.J. 1988. Suppression of rotifer populations by *Daphnia*: a review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnology and Oceanography*, 33(6), 1286-1303.
- GILLOOLY, J.F. & DODSON, S.I. 2000. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans. *Limnology and Oceanography*, 45(1), 22-30.
- GLIWICZ, Z.M. 1999. *Predictability of seasonal and diel events in tropical and temperate lakes and reservoirs. Theoretical reservoir ecology and its applications*. São Carlos: International Institute of Ecology.
- GOSSELAIN, V.; HAMILTON, P.B. & DESCY, J P. 2000. Estimating phytoplankton carbon from microscopic counts: an application for riverine systems. *Hydrobiologia*, 438(1), 75-90.

- GREEN, J. 1972. Ecological studies on crater lakes in West Cameroon zooplankton of Barombi Mbo, Mboandong, Lake Kotto and Lake Soden. *Journal of Zoology*, 166(3), 283-301.
- GREEN, J. 1976. Changes in the zooplankton of lakes Mutanda, Bunyonyi and Mulehe (Uganda). *Freshwater Biology*, 6(5), 433-436.
- HAVENS, K.; BEAVER, J. & EAST, T. 2007. Plankton biomass partitioning in a eutrophic subtropical lake: comparison with results from temperate lake ecosystems. *J. Plankt. Res.*, 29(12): 1087-1097.
- HAVENS, K.E.; ELIA, A.C.; TATICCHI, M.I. & FULTON, R.S. 2009. Zooplankton–phytoplankton relationships in shallow subtropical versus temperate lakes Apopka (Florida, USA) and Trasimeno (Umbria, Italy). *Hydrobiologia*, 628(1), 165-175.
- HEBERT, P.D. 1978. The population biology of *Daphnia* (Crustacea, Daphnidae). *Biological Reviews*, 53(3), 387-426.
- HILL, M.O. & GAUCH, H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42(1-3), 47-58.
- HILLEBRAND, H.; DÜRSELEN, C.; KIRSCHTEL, D.; POLLINGHER, U. & ZOHARY, T. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal Phycology* 35: 403- 424.
- HOBBIE, J.E.; DALEY, R.J. & JASPER, S. 1977. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.* 33, 1225–1228.
- HUSZAR, V.L.M. & CARACO, N.F. 1998. The relationship between phytoplankton composition and physical-chemical variables: a comparison of taxonomic and morphological-functional descriptors in six temperate lakes. *Freshwat. Biol.* 40: 679-696
- IGLÉSIAS, C.; MAZZEO, N.; MEERHOFF M, *et al.* 2011. High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish exclosures and surface sediments. *Hydrobiologia*, 667:133–147. doi:10.1007 /s10750-011-0645-0

- JEPPESEN E.; MEERHOFF, M.; HOLMGREN, K. *et al.* 2010. Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia*, 646:73–90. doi:10.1007/s10750-010-0171-5
- JEPPESEN, E., JENSEN, J.P., SONDERGAARD, M. *et al.* 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*. 342/343: 151-164.
- JEPPESEN, E.; JENSEN, J.P.; SØNDERGAARD, M.; LAURIDSEN, T.; PEDERSEN, L.J.; & JENSEN, L. 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*, 342, 151-164.
- JEPPESEN, E.; MEERHOFF, M.; JACOBSEN, B.A.; HANSEN, R.S.; SØNDERGAARD, M.; JENSEN, J.P. & BRANCO, C.W.C. 2007. Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation—the successful strategy varies with lake size and climate. *Hydrobiologia*, 581(1), 269-285.
- KIRCHMAN, D.L. 1993. Statistical analysis of direct counts of microbial abundance. *In: Kemp P.F.; Sherr, B.F.; Sherr, E.B. & Cole, J.J. (eds)The handbook of methods in aquatic microbial ecology.* Lewis Publishers, Boca Raton, pp 117–120
- KIRCHMAN, D.L.; KEIL, R.G.; SIMON, M. & WELSCHMEYER, N.A. 1993. Biomass and production of heterotrophic bacterioplankton in the oceanic subarctic Pacific. *Deep-Sea Res.* 40, 967–988
- KOMÁREK, J. & ANAGNOSTIDIS, K. 1999. Subwasserflora von mitteleuropa: cyanoprokaryota. *In: Subwasserflora von mitteleuropa: cyanoprokaryota.* Gustav Fischer.
- KOMÁREK, J. & ANAGNOSTIDIS, K. 2005. Cyanoprokaryota 2. Teil: Oscillatoriales *In: Subwasserflora von mitteleuropa: cyanoprokaryota.* Gustav Fischer.
- KOSTE, W. 1978 Rotatoria: Die Radertiere Mitteleuropas. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1978.
- KOSTEN, S.; HUSZAR, V.L.; MAZZEO, N.; SCHEFFER, M.; STERNBERG, L.S.L. & JEPPESEN, E. 2009. Lake and watershed characteristics rather than climate

- influence nutrient limitation in shallow lakes. *Ecological applications*. 19(7): 1791-1804.
- LACEROT, G.L. 2010. *Effects of climate on size structure and functioning of aquatic food webs*. Wageningen University and Research Center Publications, Netherlands. PhD Thesis, ISBN 978-90-8585-616-0
- LAMPERT, W.; FLECKNER, W.; RAI, H. & TAYLOR, B.E. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography*, 31(3), 478-490.
- LATJA, R. & SALONEN, K. 1978. Carbon analysis for the determination of individual biomasses of planktonic animals. In: *Proceedings: Congress in Denmark 1977 Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* (Vol. 20).
- LAZZARO, X. 1997. Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Limnologie* 26: 719–730.
- LEE, S. & FUHRMAN, J.A. 1987. Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Applied and environmental microbiology*, 53(6), 1298-1303.
- LEPŠ, J. & ŠMILAUER, P. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge university press.
- LEWIS, W.M.JR. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. In: Schiemer F, Boland KT (eds) *Perspect Trop Limnol*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, pp 43–64
- LITCHMAN, E. & KLAUSMEIER, C.A. 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 39, 615-639.
- LUECKE, C., VANNI, M.J., MAGNUSON, J.J., KITCHELL, J.F., & JACOBSON, P.T. 1990. Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications for the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography*, 35(8), 1718-1733.

- MAC DONAGH, M.E.; CASCO, M.A. & CLAPS, M.C. 2009. Plankton relationships under small water level fluctuations in a subtropical reservoir. *Aquatic Ecology*, 43(2), 371-381.
- MACLSAAC, E.A. & STOCKNER, G.S. 1993. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy. *In*: Kemp P.F.; Sherr, B.F.; Sherr, E.B. & Cole, J.J. (eds) *The handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publishers, Boca Raton, pp 187–197
- MCQUEEN, D.J. 1990. OPINION Manipulating lake community structure: where do we go from here? *Freshwater Biology*, 23(3), 613-620.
- MCQUEEN, D.J.; POST, J.R. & MILLS, E.L. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(8), 1571-1581.
- MEIJER, M.L.; DE BOOIS, I.; SCHEFFER, M.; PORTIELJE, R. & HOSPER, H. 1999. *Bio-manipulation in shallow lakes in The Netherlands: an evaluation of 18 case studies*. *In* : *Shallow Lakes' 98* (pp. 13-30). Springer Netherlands.
- MÜLLER, H. & GELLER, W. 1993. Maximum growth rates of aquatic ciliated protozoa: the dependence on body size and temperature reconsidered. *Archiv für Hydrobiologie*, 126, 315-315.
- MÜLLER-NAVARRA, D.C. 2008. Food web paradigms: the biochemical view on trophic interactions. *Int Rev Hydrobiol.*, 93:489–505. doi:10.1002/iroh.200711046
- NÜRNBERG G.K. 1996. Trophic State of Clear and Colored, Soft- and Hardwater Lakes with Special Consideration of Nutrients, Anoxia, Phytoplankton and Fish. *Lake and Reservoir Management*, 12, 432–447
- NYGAARD, K. & TOBIESEN, A. 1993. Bacterivory in algae: a survival strategy during nutrient limitation. *Limnology and Oceanography*, 38(2), 273-279.
- OSTAPENIA, A.P.; PARPAROV, A. & BERMAN, T. 2009. Lability of organic carbon in lakes of different trophic status. *Freshwater biology*, 54(6), 1312-1323.

- PACE, M.L. & ORCUTT, J.D. 1981. The relative importance of protozoans, rotifers, and crustaceans in a freshwater zooplankton community. *Limnology and Oceanography*, 26(5), 822-830.
- PADISÁK, J.; CROSSETTI, L.O. & NASELLI-FLORES, L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 621(1), 1-19.
- PADISÁK, J.; BORICS, G.; FEHÉR, G.; GRIGORSZKY, I.; OLDAL, I.; SCHMIDT, A. & ZÁMBÓNÉ-DOMA, Z. 2003. Dominant species, functional assemblages and frequency of equilibrium phases in late summer phytoplankton assemblages in Hungarian small shallow lakes. *Hydrobiologia*, 502:157-168
- PAULI, H.R. 1989. A new method to estimate individual dry weights of rotifers. *Hydrobiologia*, 186(1), 355-361.
- PERNTHALER J.; SATTLER B.; ŠIMEK K.; SCHWARZENBACHER A. & PSENNER, R. 1996. Top-down effects on the size-biomass distribution of a freshwater bacterioplankton community. *Aquatic Microbial Ecology*, 10, 255–263.
- PILARSKA, J. 1977. Eco-physiological studies on *Brachionus rubens* Ehrbg (Rotatoria) I. Food selectivity and feeding rate. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 24(3), 319-328.
- PIRLOT, S., VANDERHEYDEN, J., DESCY, J. P., & SERVAIS, P. 2005. Abundance and biomass of heterotrophic microorganisms in Lake Tanganyika. *Freshwater Biology*, 50(7), 1219-1232.
- POMEROY, L.R. 1974. The ocean's food web, a changing paradigm. *Bioscience*, 24(9), 499-504.
- PORTER, K.G.; PAERL, H.; HODSON, R.; PACE, M.; PRISCU, J.; RIEMANN, B. & STOCKNER, J. 1988. Microbial interactions in lake food webs. *Complex interactions in lake communities*, 209-227.
- PREPAS, E.E. 1984. Some statistical methods for the design of experiments and analysis of samples. In Downing JA, Rigler FH (eds) *A manual on methods for the assessment*

- of secondary productivity in fresh waters. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp.266-335.
- PUTT, M., & STOECKER, D. K. 1989. An experimentally determined carbon: volume ratio for marine “oligotrichous” ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnology and Oceanography*, 34(6), 1097-1103.
- REYNOLDS, C.S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press.
- REYNOLDS, C. S. 1997. *Vegetation process in the pelagic: a model for ecosystem theory*. In: Kinne, O. (ed.). *Excellence in Ecology*. Oldenford, ECI.
- REYNOLDS, C.S. 2006. *The Ecology of Phytoplankton* (Ecology, Biodiversity and Conservation). Cambridge: Cambridge University Press, 1177 p
- ROCHA O. & DUNCAN A. 1985. The relationship between cell carbon and cell volume in freshwater algal species used in zooplanktonic studies. *Journal of Plankton Research*, 7, 279–294.
- ROLAND, F., & COLE, J. J. 1999. Regulation of bacterial growth efficiency in a large turbid estuary. *Aquatic Microbial Ecology*, 20(1), 31-38.
- ROLAND, F.; LOBÃO, L.M.; VIDAL, L.O.; JEPPESEN, E.; PARANHOS, R. & HUSZAR, V.L.M. 2010. Relationships between pelagic bacteria and phytoplankton abundances in contrasting tropical freshwaters. *Aquatic Microbial Ecology*, 60: 261-272
- ROUND, F.E.; CRAWFORD, R.M.& MANN, D.G. 1990. *The Diatoms. Biology and Morphology of Genera*. Cambridge University Press:Cambridge.
- RUDSTAM, L.G.; LATHROP, R.C., & CARPENTER, S.R. 1993. The rise and fall of a dominant planktivore: direct and indirect effects on zooplankton. *Ecology*, 74(2), 303-319.
- RUTTNER-KOLISKO, A. 1977. Population dynamics of rotifers as related to climatic conditions in Lunzer Obersee and Untersee. *Arch. Hydrobiol. Beih*, 8, 88-93.

- SANDERS, R.W.; CARON, D.A. & BERNINGER, U.G. 1992. Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: an inter-ecosystem comparison. *Marine Ecology Progress Series*, 1-14.
- SARMA, S.S.S.; NANDINI, S. & GULATI, R.D. 2005. Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa. *Hydrobiologia*, 542(1), 315-333.
- SARMENTO H.; AMADO A.M & DESCY, J.P. 2013. Climate change in tropical fresh waters (comment on the paper BPlankton dynamics under different climatic conditions in space and time ^ by de Senerpont Domis et al., 2013). *Freshw Biol.*, 58:2208–2210. doi:10.1111/fwb.12140
- SARMENTO, H. 2012. New paradigms in tropical limnology: the importance of the microbial food web. *Hydrobiologia*, 686(1), 1-14.
- SARTORI, L.P.; NOGUEIRA, M.G.; HENRY, R. & MORETTO, E.M. 2009. Zooplankton fluctuations in Jurumirim Reservoir (São Paulo, Brazil): a three-year study. *Brazilian Journal of Biology*, 69(1): 1-18.
- SCHINDLER, D.E.; CARPENTER, S.R.; COLE, J.J. *et al.* 1997. Influence of food web structure on carbon exchange between lakes and the atmosphere. *Science* 277:248–251. doi:10.1126/science.277.5323.248
- SCHINDLER, D. W. 2006. Recent advances in the understanding and management of eutrophication. *Limnology and oceanography*, 51(1part2), 356-363.
- SCHINDLER, D.W.; HECKY, R.E.; FINDLAY, D.L.; STANTON, M.P.; PARKER, B.R.; PATERSON, M.J.; ...& KASIAN, S.E.M. 2008. From the Cover: Eutrophication of lakes cannot be controlled by reducing nitrogen input: Results of a 37-year whole-ecosystem experiment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(32), 11254.
- SHAPIRO, J., 1990. Current beliefs regarding dominance by blue-greens: the case for the importance of CO₂ and pH. *Internationale Vereinigung Fur Theoretische Und Angewandte Limnologie* 24: 38–54.

- SHERR, E.B. & SHERR, B.F. 1994 Bacterivory and herbivory: key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs. *Microb Ecol.*, 28:223– 235. doi:10.1007/BF00166812
- SILVA, L.H., HUSZAR, V.L., MARINHO, M.M., RANGEL, L.M., BRASIL, J., DOMINGUES, C.D., ... & ROLAND, F. 2014. Drivers of phytoplankton, bacterioplankton, and zooplankton carbon biomass in tropical hydroelectric reservoirs. *Limnologica*, 48, 1-10.
- SIMEK, K.; ARMENGOL, J.; COMERMA, M.; GARCIA, J. C.; CHRZANOWSKI, T.H.; KOJECKÁ, P.; MACEK, M.; NEDOMA, J & STRASKRABOVÁ, V. 1999. Impacts of protistan grazing on bacterial dynamics and composition in reservoirs of different trophic levels. In: Tundisi, J.G.; Strakraba, M. *Theoretical Reservoir Ecology and its Applications*. 267-282 pp.
- SOARES, M.C.S.; MARINHO, M.M.; HUSZAR, V.L.; BRANCO, C.W. & AZEVEDO, S.M. 2008. The effects of water retention time and watershed features on the limnology of two tropical reservoirs in Brazil. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 13(4), 257-269.
- SOARES, M.C.S.; ROCHA, M.I.D.A.; MARINHO, M.M.; AZEVEDO, S.M.; BRANCO, C.W. & HUSZAR, V. L. 2009. Changes in species composition during annual cyanobacterial dominance in a tropical reservoir: physical factors, nutrients and grazing effects. *Aquatic Microbial Ecology*, 57(2), 137-149.
- SOBEK, S.; TRANVIK, L. J.; PRAIRIE, Y. T.; KORTELAJNEN, P. & COLE, J. J. 2007. Patterns and regulation of dissolved organic carbon: An analysis of 7,500 widely distributed lakes. *Limnology and Oceanography*, 52(3), 1208-1219.
- SOMMER, U. & SOMMER, F. 2006. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton. *Oecologia*, 147:183–194. doi:10.1007/s00442- 005-0320-0
- SOMMER, U.; GLIWICZ, Z.M.; LAMPERT, W. & DUNCAN, A. 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol*, 106(4), 433-471.

- STETS, E.G. & COTNER, J.B. 2008. The influence of dissolved organic carbon on bacterial phosphorus uptake and bacteria-phytoplankton dynamics in two Minnesota lakes. *Limnology and Oceanography*, 53(1), 137-147.
- STEWART, F.J. & FRITSEN, C.H. 2004. Bacteria-algae relationships in Antarctic sea ice. *Antarctic Science*, 16(2), 143-156.
- STOCKNER, J., CALLIERI, C., & CRONBERG, G. 2000. Picoplankton and other non-bloom-forming cyanobacteria in lakes. In: *The ecology of cyanobacteria* (pp. 195-231). Springer Netherlands.
- STOCKNER, J.G. 1991. Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystems: the view from the summit. *International Review of Hydrobiology*, 76(4), 483-492.
- STOCKNER, J.G., & ANTIA, N.J. 1986. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 43(12), 2472-2503.
- STRAŠKRABA, M. & TUNDISI, J. 1999. Reservoir ecosystem functioning: Theory and application. In: Tundisi, J. & Straškraba, M. (Eds.). *Theoretical reservoir ecology and its applications*. International Institute of Ecology, Brazilian Academy and Backhuys Publishers, p. 565-583.
- STRAŠKRABA, M. 1999. *Retention time as a key variable of reservoir limnology*. *Theoretical reservoir ecology and its applications*. São Carlos: International Institute of Ecology, Brazilian Academy of Sciences and Backhuys Publishers, 385-410.
- STRAŠKRABOVÁ, V.; CALLIERI, C.; CARRILLO, P.; LUIS, C. P.; JAN, F.O.T.T.; HARTMAN, P.; ... & ŠIMEK, K. (1999). Investigations on pelagic food webs in mountain lakes-aims and methods. *Journal of Limnology*, 58(2), 77-87.
- TER BRAAK, C.J. & VERDONSCHOT, P.F. 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic sciences*, 57(3), 255-289.

- TER BRAAK, C.J.F. & ŠMILAUER, P. 2012. *Canoco 5, Windows release (5.00). Software for multivariate data exploration, testing, and summarization*. Biometris, Plant Research International, Wageningen.
- TOWNSEND, D.W.; CAMMEN, L.M.; HOLLIGAN, P.M.; CAMPBELL, D.E. & PETTIGREW, N. R. 1994. Causes and consequences of variability in the timing of spring phytoplankton blooms. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 41(5-6), 747-765.
- TUNDISI, J.G. & MATSUMURA-TUNDISI, T.. 2016. *Limnologia*. Oficina de textos.
- UHELINGER, V. 1964. Étude statistique des méthodes de dénombrement planctonique. *Archive Science*, 77 (2): 121-123.
- UTERMÖHL, H. 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton metodik. *Mitteilung Int. Verein Theoretical Angew. Limnology*, 9: 1-38.
- VAN DEN HOEK, C.; MANN, D.G. & JAHNS, H.N. 1995. *Algae. An Introduction to Phycology*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 623. ISBN: 0 521 30419 9
- VAN LEEUWEN, E.; LACEROT, G.; VAN NES, E. H.; HEMERIK, L. & SCHEFFER, M. 2007. Reduced top-down control of phytoplankton in warmer climates can be explained by continuous fish reproduction. *Ecological Modelling*, 206(1), 205-212.
- VANNI, M.J. & FINDLAY, D.L. 1990. Trophic cascades and phytoplankton community structure. *Ecology*, 71(3), 921-937.
- VOLLENWEIDER, R.A. 1976. Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia, Dott. Marco de Marchi Verbania Pallanza*.
- VÖRÖS, L.; CALLIERI, C.; KATALIN, V. & BERTONI, R. 1998. Freshwater picocyanobacteria along a trophic gradient and light quality range. In: *Phytoplankton and Trophic Gradients* (pp. 117-125). Springer Netherlands.
- WALZ, N. 1995. Rotifer populations in plankton communities: energetics and life history strategies. *Experientia*, 51(5), 437-453.

- WEISSE, T. 1991. The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control. *Journal of Plankton Research*, 13(1), 167-185.
- WEISSE, T. 1993. Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems. In: *Advances in microbial ecology* (pp. 327-370). Springer US.
- WETZEL, R.G. & Likens, G.E. 1991. *Limnological analyses*.
- WETZEL, R.G. 1984. Detrital dissolved and particulate organic carbon functions in aquatic ecosystems. *Bulletin of Marine Science*, 35(3), 503-509.
- WETZEL, R.G. 1989. Land-water interfaces: metabolic and limnological regulators. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 24(1), 6-24.
- WHITE, P.A.; KALFF, J.; RASMUSSEN, J.B. & GASOL, J.M. 1991. The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats. *Microbial Ecology*, 21(1), 99-118.
- WINDER, M. & SOMMER, U. 2012. Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia*, 698(1), 5-16.
- XIAO, L.J.; WANG, T.; HU, R.; HAN, B.P.; WANG, S.; QIAN, X. & PADISÁK, J. 2011. Succession of phytoplankton functional groups regulated by monsoonal hydrology in a large canyon-shaped reservoir. *Water research*, 45(16), 5099-5109.
- ZINGEL, P.; AGASILD, H.; NÖGES, T.; KISAND, V. 2007. Ciliates are the dominant grazers on pico- and nanoplankton in a shallow, naturally highly eutrophic lake. *Microbial Ecology* 53: 134-142.

**CAPÍTULO
III**

**EFEITOS DA INTRODUÇÃO DE *DAPHNIA LAEVIS* E PEIXES NO
CONTROLE DE FLORAÇÃO ARTIFICIAL DE *Cylindrospermopsis raciborskii*
(WOLOSZYNSKA) SEENAYYA & SUBBA RAJU EM UM RESERVATÓRIO
RASO TROPICAL (RESERVATÓRIO DO CAMORIM, PARQUE ESTADUAL
DA PEDRA BRANCA, RJ)**

19. INTRODUÇÃO

Em muitos estuários e sistemas de águas interiores ao redor do mundo, a eutrofização tem estimulado a proliferação de cianobactérias (SOARES *et al.*, 2009). Em muitos lagos eutróficos, é comum observar densas florações de cianobactérias filamentosas e coloniais, as quais são esteticamente desagradáveis, potencialmente tóxicas e frequentemente conferem mau cheiro e odor à água (PATERSON *et al.*, 2002). De modo geral, a dominância de cianobactérias em ambientes dulciaquícolas está associada à alta disponibilidade de fósforo (TRIMBEE & PREPAS, 1987), a baixa razão nitrogênio: fósforo (N:P; SMITH, 1983; FINDLAY *et al.*, 1994), baixa concentração de CO₂ dissolvido (SHAPIRO, 1990) e alto pH (CARACO & MILLER, 1998). O entendimento da relativa importância destes fatores é essencial para o desenvolvimento de estratégias de controle de cianobactérias filamentosas (ELSER & URABE, 1999).

Cianobactérias tendem a dominar em lagos com baixa disponibilidade de N em relação a P, parcialmente porque muitas espécies podem fixar N atmosférico (SMITH, 1983; FINDLAY *et al.*, 1994). A dominância por cianobactérias tem sido relacionada a altas temperaturas ou alto pH/baixo CO₂ (SHAPIRO, 1990), alto fósforo total (TRIMBEE & PREPAS, 1987), baixa disponibilidade de luz (SMITH, 1983), estabilidade da coluna d'água (REYNOLDS, 1987), baixo nitrogênio total, baixa razão TN:TP (SMITH, 1983) e baixa pressão de herbivoria (HANEY, 1987). As florações de cianobactérias vêm se intensificando no mundo inteiro, reconhecidamente, como consequência não só da eutrofização dos corpos d'água, mas também do aquecimento global (PAERL & HUISMAN, 2008). Além de serem organismos fotossintetizantes, uma característica marcante das cianobactérias é a sua capacidade de produzir certos metabólitos secundários denominados genericamente de cianotoxinas (CARMICHAEL, 1992). De acordo com seu mecanismo de ação, as cianotoxinas podem ser classificadas em três classes principais: as hepatotoxinas, as dermatotoxinas e as neurotoxinas. Cianobactérias tóxicas podem diminuir, seriamente, a qualidade da água, ameaçando inclusive a saúde humana (CHORUS & BARTRAM, 1999; CHORUS, 2005; BURCH, 2008). A prova mais contundente disso foi o evento conhecido como “Tragédia de Caruaru”, em 1997, onde cerca de 130 pacientes de uma clínica de hemodiálise foram contaminados com hepatotoxinas contidas na água utilizada nas sessões de diálise (JOCHIMSEN *et al.*,

1998; CARMICHAEL, 2001). A partir deste episódio, a Organização Mundial de Saúde estabeleceu limites máximos para a exposição de humanos às cianotoxinas através da água tanto para uso em abastecimento público quanto para recreação (WHO, 2003). No Brasil, a Portaria 518/04, do Ministério da Saúde (2004) e a Resolução CONAMA 357/05 (CONAMA 2005) estabeleceram os limites para fins de abastecimento público e de usos múltiplos, respectivamente.

Cylindrospermopsis raciborskii (WOLOSZYNKA) SEENAYYA & SUBBARAJU é uma cianobactéria extensivamente estudada por sua toxicidade, formação de florações, potencial invasivo, e suas consequências para a saúde pública e ambiental (ANTUNES *et al.*, 2015). É uma das mais difundidas cianobactérias formadoras de florações em ambientes aquáticos e devido a sua recente expansão rumo a regiões temperadas (SINHA *et al.*, 2012) tem adquirido o *status* de espécie cosmopolita (ANTUNES *et al.*, 2015). Essa expansão relaciona-se à sua alta tolerância para uma grande amplitude de condições climáticas (BONILLA *et al.*, 2012; BRIAND *et al.*, 2002). *C. raciborskii* é uma espécie filamentosa que pode produzir toxinas como cilindrospermopsina, uma citoxina alcaloide, e saxitoxinas (ou “toxinas paralisantes de mariscos” do inglês “paralytic shellfish poison – PSP, NEILAN *et al.*, 2003). No Brasil, *C. raciborskii* é considerada um componente importante entre as espécies formadoras de florações (LAGOS *et al.*, 1999; MOLICA *et al.*, 2002; POMATI *et al.*, 2003; RANGEL *et al.*, 2012).

Análises da qualidade da água de reservatórios na Austrália, Brasil e Europa revelaram correlação entre florações de *C. raciborskii* e muitos fatores: altas temperaturas, estratificação vertical da coluna d’água, resistência à herbivoria, alto tempo de residência da água, e altas concentrações de fosfato, amônia, nitrato e ferro (DOKULIL & MAYER, 1996; MCGREGOR & FABBRO, 2000; BOUVY *et al.*, 2001; GOMES *et al.*, 2013). Uma revisão sobre a ecologia de *C. raciborskii* sugere que a alta afinidade por íon amônio e fosfato, e a habilidade de fixar nitrogênio, são fatores chave para o sucesso de *C. raciborskii* ao redor do mundo (PADISÁK, 1997). A habilidade de *C. raciborskii* em fixar N₂ tem sido usada para explicar sua dominância em sistemas tropicais e subtropicais (HARRIS & BAXTER, 1996). Como a deficiência por N estimula a formação de heterocitos, sua observação pode ser usada como indicador da fixação de N₂ (WOLK, 1982). LEWIS (1986) associou a presença de heterocitos em populações de *Cylindrospermopsis* à reduzida disponibilidade de DIN.

Em muitos lagos temperados, o controle descendente da comunidade fitoplanctônica causa as bem conhecidas fase de águas claras (LAMPERT *et al.*, 1986; LUECKE *et al.*, 1990; RUDSTAM *et al.*, 1993; TOWNSEND *et al.*, 1994). Tais relatos associam-se ao conceito de cascata trófica que estabelece que um aumento na biomassa de peixes piscívoros reduz a população de peixes planctívoros, diminuindo o consumo de grandes herbívoros do zooplâncton o que, por sua vez, aumenta a herbivoria sobre a comunidade fitoplanctônica, decrescendo assim a produtividade primária do ecossistema (CARPENTER *et al.*, 1995, 2001; CARPENTER & KITCHELL, 1996). Apesar do conceito ter recebido respaldo de estudos experimentais (BRETT & GOLDMAN, 1996; MEIJER *et al.*, 1999; VOLLENWEIDER, 1976), teias tróficas reais são muito mais complexas e outros mecanismos compensatórios e antagonistas podem desempenhar papéis tanto tamponando quando revertendo a relação entre predadores de topo e produtores (DEMELO *et al.*, 1992; DRENNER & HAMBRIGHT, 2002). Dentre os mecanismos de tamponamento que já foram descritos estão variações climáticas estocásticas (CARPENTER & KITCHELL, 1987), aumento na concentração de nutrientes na água pela excreção de peixes e zooplâncton (VANNI & FINDLAY, 1990), sombreamento por macrófitas, competição e alelopatia (MCQUEEN, 1990) e presença de algas impalatáveis (MEIJER *et al.*, 1999).

Os dados e discussões apresentados no Capítulos I e II desta tese, estão em concordância com a literatura pertinente, que diz que o controle descendente de produtores primários geralmente é menos pronunciado nos trópicos porque grandes cladóceros herbívoros são considerados fatores chave no controle da biomassa algal (DAWIDOWICZ, 1990), e as espécies zooplanctônicas tropicais serem geralmente menores que as temperadas (GILLOOLY & DODSON, 2000). Possivelmente, peixes juvenis e invertebrados predadores, como larvas de *Chaoborus*, que são dominantes e reproduzem ao longo de todo o ano, resultam numa maior pressão de predação sobre o zooplâncton, particularmente cladóceros mais vulneráveis (VAN LEEWEN *et al.*, 2007). A presença de predadores intermediários, como larvas de *Chaoborus*, também amplificam a mudança de uma cadeia clássica de três níveis (Peixes – cladóceros – algas) para uma de quatro níveis (Peixes – *Chaoborus* – cladóceros – algas), assim aumentando o comprimento da cadeia e invertendo a correlação entre peixes e algas, porque decrescendo a densidade de peixes planctívoros libera-se *Chaoborus* de predação, o que suprime as populações de cladóceros, levando a aumento de densidade algal. Esta resposta

descendente devido à presença de predadores intermediários já foi descrita tanto através de modelos (HART, 2002) quanto estudos de campo (PINTO-COELHO *et al.*, 2008) e tem grande importância para a biomanipulação nos trópicos.

Biomanipulação é a manipulação da teia trófica através da adição ou eliminação de elos (SHAPIRO *et al.*, 1975) – populações ou comunidades - para o controle de população, comunidade de interesse, ou concentração de algum componente químico indesejado. Nas últimas décadas, a biomanipulação - mais precisamente alterações na comunidade zooplanctônica – tem sido frequentemente proposta como alternativas para controle de cianobactérias filamentosas. Entretanto, a habilidade do zooplâncton em afetar cianobactérias permanece incerta (BURNS, 1987; HANEY, 1987; LAMPERT, 1987). Experimentos usando lagos inteiros e *enclosures* reportaram correlação positiva, negativa e nula entre a abundância de cianobactéria e do zooplâncton (e.g. SHOENBERG & CARLSON, 1984; BURNS, 1987; PECHAR & FOTT, 1991). MATVEEV *et al* (1994) reportaram que *Daphnia carinata* foi utilizada com sucesso em experimentos de biomanipulação e resultou em diminuição das cianobactérias e da diatomácea filamentosa (*Melosira granulata*).

O zooplâncton (especialmente *Daphnia*) pode consumir algumas formas de cianobactérias, mas a maioria dos estudos indica que ele não exerce forte pressão de herbivoria sobre longos filamentos (LEHMAN & SANDGREN, 1985; GLIWICZ, 1990). Outros estudos mostram que, quando *Daphnia* se alimenta de cultura puras de cianobactérias frequentemente tem diminuída sua taxa de sobrevivência, crescimento e fecundidade (LAMPERT, 1987; HOLM & SHAPIRO, 1990; GLIWICZ, 1990; LAMPERT, 1981). Em alguns lagos, *Daphnia* pode beneficiar cianobactérias filamentosas por seletivamente se alimentar de pequenas algas que são melhores competidoras por nutrientes (STERNER, 1989). ROTH & HORNE (1981) e MACKAY & ELSER (1998) também propuseram que *Daphnia* pode também afetar a abundância de cianobactérias por mudar a estabilidade relativas de diferentes nutrientes. Apesar disso, recentes evidências sobre o papel da predação foram disponibilizadas por estudos experimentais conduzidos em ambiente subtropical; apesar das altas temperaturas *Daphnia* estocadas se tornaram dominantes no zooplâncton quando peixes onívoros-planctívoros estiveram ausentes ou foram controlados por piscívoros, causando forte efeito cascata sobre o fitoplâncton e claridade da água (IGLÉSIAS *et al.*, 2008; MAZZEO *et al.*, 2010).

Partindo do pressuposto, de que os estudos e seus resultados apresentados aqui não permitem definir com clareza se *Daphnia* pode controlar efetivamente cianobactérias em lagos tropicais, de que há ocorrência de cladóceros deste gênero em ambientes tropicais, mesmo em baixa densidade aliado ao fato de que invasões de ecossistemas por espécies exóticas tem aumentado, especialmente em ambientes aquáticos (CARLTON, 1996; COHEN & CARLTON 1998), e que um espaço “livre de predadores” no novo ambiente pode garantir o sucesso de uma espécie exótica/invasora (BYERS & PRINGLE, 2008) em janeiro de 2016, foi realizado um experimento *in situ*, utilizando mesocosmos, em tanques da CEDAE (Reservatório do Camorim, Rio de Janeiro, Brasil) para testar a hipótese de que introdução de cladóceros *Daphnia* pode controlar altas biomassas de cianobactérias potencialmente tóxicas (*C. raciborskii*) em ambientes tropicais, seja pela pressão de herbivoria ou por alterar a disponibilidade de N e P suficientemente para suprimir cianobactérias. A densidade de *Daphnia* foi manipulada. Duas hipóteses foram testadas nesse experimento: (1) Se *Daphnia* pode afetar negativa e fortemente cianobactérias por pressão de herbivoria, haverá diminuição significativa das biomassas de *C. raciborskii* nos tratamentos com adição de *Daphnia*, sendo essa diminuição proporcional à densidade de organismos adicionados e, obrigatoriamente, não serão detectadas diferenças entre controle/tratamentos quanto a disponibilidade de nutrientes. (2) Se *Daphnia* pode afetar positiva e fortemente cianobactérias através de interferências na disponibilidade relativa de N e P, haverá aumento significativo das biomassas de *C. raciborskii* nos tratamentos com adição de *Daphnia*, sendo esse aumento será proporcional à densidade de organismos adicionados e, obrigatoriamente, serão detectadas diferenças entre controle/tratamentos quanto a disponibilidade de nutrientes. Embora o uso de biomanipulação para melhorar a qualidade da água tenha sido bem estudado em sistemas de clima temperado, o potencial para o controle descendente do fitoplâncton em lagos tropicais e subtropicais é menos estudado (JEPPESEN *et al.*, 2005).

20. HIPÓTESE E OBJETIVOS

20.1 HIPÓTESE

Se *Daphnia* puder afetar negativa e fortemente cianobactérias pela pressão de herbivoria, haverá diminuição significativa das biomassas de *C. raciborskii* com a adição de *Daphnia*, essa diminuição será proporcional à densidade de organismos adicionados e, obrigatoriamente, não serão detectadas diferenças entre controle/tratamentos quanto a disponibilidade de nutrientes. Por outro lado, se *Daphnia* puder afetar cianobactérias através de interferências na disponibilidade relativa de N e P, haverá aumento significativo das biomassas de *C. raciborskii* com adição de *Daphnia*, esse aumento será proporcional à densidade de organismos adicionados e, obrigatoriamente, serão detectadas diferenças entre controle/tratamentos quanto a disponibilidade de nutrientes. Se detectada efeito negativo e significativo de *Daphnia* sobre as populações de *C. raciborskii*, a presença de peixes planctívoros/omnívoros levará ao declínio desse controle *top-down* exercidos por estes cladóceros.

20.2 OBJETIVO GERAL

Avaliar, através da realização de um experimento de mesocosmos *in situ*, o efeito da adição de grandes herbívoros do zooplâncton exóticos (*Daphnia laevis*) no controle de cianobactérias potencialmente tóxicas (*Cylindrospermopsis raciborskii*) e o efeito de peixes na modulação deste controle em um reservatório eutrófico raso tropical (Reservatório do Camorim) visando contribuir para elaborações de planos futuros de manejo para o ambiente estudado.

20.3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Avaliar o efeito de *Daphnia* no controle da biomassa de *C. raciborskii*, da comunidade fitoplanctônica como um todo e por classe de tamanho.

- Analisar as mudanças na disponibilidade de nutrientes na presença e ausência de *Daphnia*, assim como entre diferentes densidades desses cladóceros.

Verificar se há interferência da adição de peixes na interação/controla da biomassa de *C. raciborskii* por *Daphnia*.

21. MATERIAL E MÉTODOS

21.1 DESENHO EXPERIMENTAL

O experimento foi realizado de 13 a 29 de janeiro de 2016 em um dos tanques que recebem água diretamente do Reservatório do Camorim na estação de tratamento da Companhia Estadual de Águas e Esgotos do Rio de Janeiro (CEDAE) situada no Parque Estadual da Pedra Branca, Núcleo Camorim, Rio de Janeiro. O experimento foi conduzido em 12 mesocosmos cilíndricos transparentes de 20 L de capacidade, os quais foram alocados em suporte de aço galvanizado (Figura 20b) e submersos até a altura de suas tampas, nos tanques da CEDAE (Figura 20a) para assegurar as mesmas condições de incidência luminosa e temperatura do ambiente natural (Figura 20b). Os mesocosmos foram hermeticamente fechados e não tiveram contato com o ambiente circundante e foram colocados de modo aleatório na estrutura de aço (Figura 20b). Cada mesocosmos recebeu um tubo aerador conectado a um compressor de ar para garantir o suprimento adequado de ar atmosférico e manter o fitoplâncton em suspensão (Figura 20c). Todos os cilindros receberam adição da mesma concentração de nutrientes (N e P) no início do experimento.

O desenho experimental consistiu em um controle e três tratamentos: i. controle (CTRL) contendo comunidade planctônica do ambiente natural; ii. comunidade planctônica do ambiente natural e inóculo de *Cylindrospermopsis raciborskii* (CYL2); iii. comunidade planctônica do ambiente natural com adição de 200 *Daphnia* (10 ind./L⁻¹) após 7 dias de experimento (CYL2+200 *Daphnia*) e iv. comunidade planctônica do ambiente natural com adição de 400 *Daphnia* (20 ind./L⁻¹) após 7 dias de experimento e adição de três peixes *Astyanax* sp. após 13 dias de experimento (CYL2+400 *Daphnia*). Os tratamentos foram replicados três vezes e aleatoriamente alocados nos mesocosmos

contendo água e comunidade planctônica natural do reservatório. Para avaliar os efeitos de *Daphnia* sobre a biomassa fitoplanctônica e zooplanctônica foi feita comparação dos dados das coletas do sétimo, décimo e décimo terceiro dia de experimento e para avaliar o efeito dos peixes, do décimo terceiro e décimo sétimo dia de experimento. Os mesocosmos estavam livres de peixes e macrófitas no início do experimento (Figura 20).

O inóculo de *C. raciborskii* partiu de uma cultura da cepa CYL-2, isolado do próprio reservatório do Camorim e foi feita em laboratório usando água deionizada adicionando-se nutrientes do meio ASM-1 e apresentava $860 \mu\text{g.L}^{-1}$ de clorofila-*a* quando foi utilizado. A espécie zooplanctônica usada foi *Daphnia laevis* Birge (1978) que é nativa da fauna brasileira e originária da Lagoa de Ibirité (MG), foi cultivada na água filtrada dos tanques, em câmara de germinação a 23°C , baixa intensidade luminosa ($<40 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) e alimentados com clorófitas de alto valor nutritivo (*Ankistrodesmus falcatus* e *Pseudokirchineriella subcapitata*). Esses organismos encontram-se em cultivo por várias gerações no LAPSA (Laboratório de Avaliação e Promoção da Saúde Ambiental, Instituto Oswaldo Cruz, FIOCRUZ, RJ).

Os peixes utilizados (*Astyanax* sp.) foram coletados com puçá no próprio reservatório do Camorim um dia antes de sua introdução no experimento. Foram acondicionados em um aquário contendo água do ambiente do qual foram retirados até o momento em que foram introduzidos três espécimes (valor definido arbitrariamente) em cada mesocosmos de CYL2+400 *Daphnia* no décimo terceiro dia de experimento.

O experimento teve duração de 17 dias, nos quais foram feitas coletas de amostras em $t=1, 3, 7, 10, 13$ e 17 dias. No início do experimento ($t=0$), foram adicionados nutrientes em todos os cilindros e o inóculos de *Cylindrospermopsis raciborskii*. A estrutura foi parcialmente mergulhada num dos tanques (Figura 20), simulando as condições de temperatura e luminosidade do ambiente natural. Cabe esclarecer que estes cilindros são sistemas hermeticamente fechados, não havendo troca entre os mesmos e o ambiente, de modo que não houve risco de contaminação da água dos tanques da CEDAE. Além disso, após o término do experimento, uma solução com hipoclorito foi adicionada a cada cilindro, de forma a matar todos os organismos contidos no mesmo.

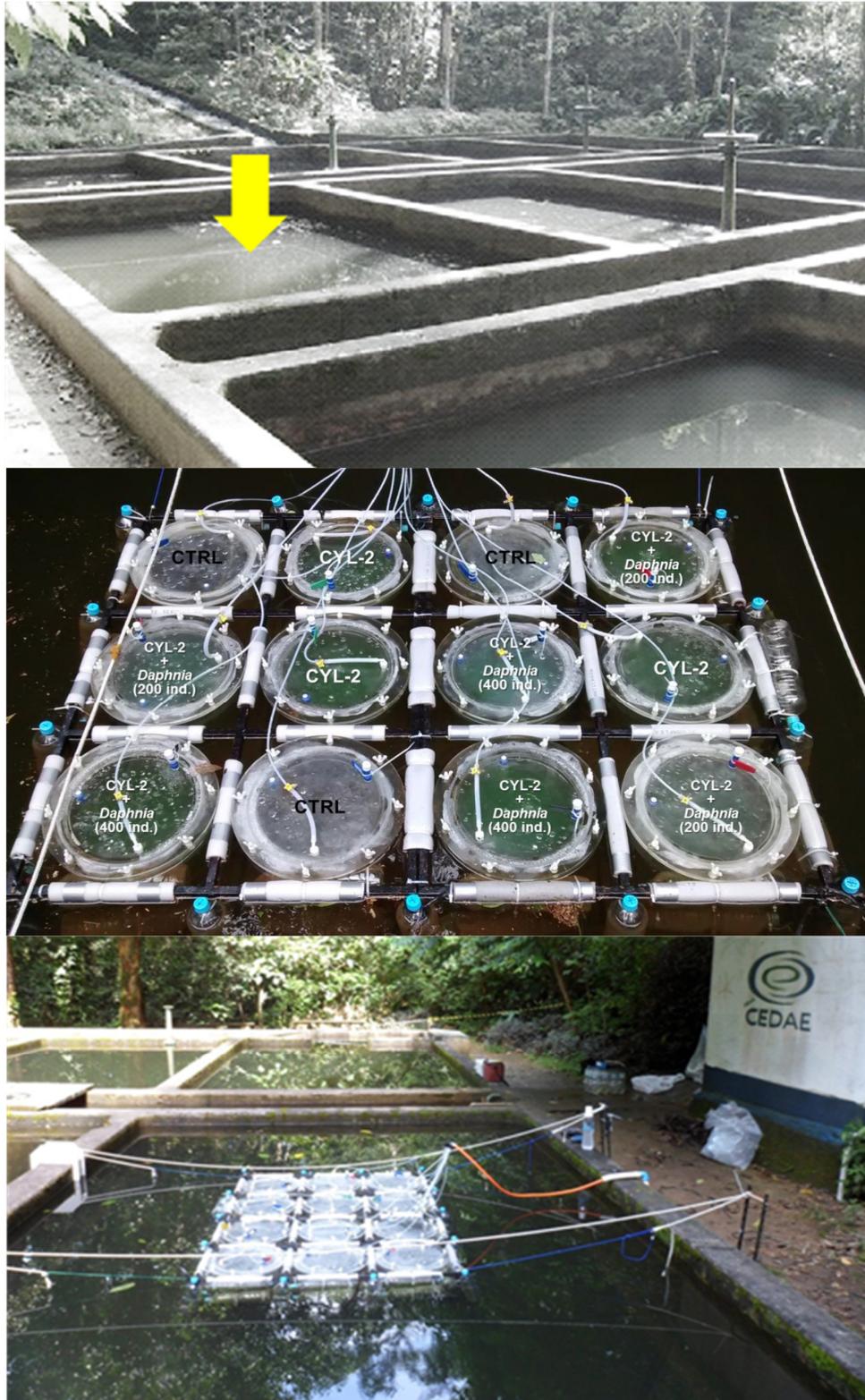


Figura 20 - (a) Tanques de decantação da CEDAE dentro da sede do Parque Estadual da Pedra Branca. A seta aponta o tanque que foi utilizado para o experimento (b) Cilindros de Acrílico usados como mesocosmos e suporte metálico, mostrando disposição aleatória de controles e tratamentos; (c) Imagem da estrutura, cilindros e sistema de aeração. Fonte: imagens, arquivo pessoal do autor

21.2 COLETA E ANÁLISE DE AMOSTRAS

O experimento teve duração de 17 dias, nos quais serão feitas coletas de amostras em $t=0, 1, 3, 7, 10, 13$ e 17 dias, para análise do fitoplâncton (100 mL), zooplâncton (100 mL) e nutrientes (100 mL), além de medidas feitas em campo como: temperatura, pH, condutividade, oxigênio dissolvido e intensidade luminosa. As amostras foram retiradas por tubos de silicone inseridos por um orifício nas tampas dos cilindros. O volume de amostra retirado de cada cilindro a cada dia (500 mL) foi repostado com água dos tanques a cada coleta. Ao final do experimento, juntamente à coleta de amostras, todos os animais adicionados (*Daphnia* e peixes), e os que porventura nasceram durante o experimento, foram retirados com o auxílio de uma rede de plâncton de 60 μm de malha. Nenhum peixe morreu durante o experimento.

As amostras de fitoplâncton foram preservadas em solução de Lugol acético. A densidade fitoplanctônica (ind mL^{-1}) foi estimada segundo método de UTERMÖHL (1958), em microscópio invertido Zeiss Oberkochen, modelo Axiovert 10, a 400 aumentos, enumerados em campos aleatórios (UHELINGHER 1964). O biovolume fitoplanctônico ($\text{mm}^3 \cdot \text{L}^{-1}$) foi estimado através do produto das densidades de cada espécie ($\text{ind} \cdot \text{mL}^{-1}$) pelo volume médio de suas células, considerando as dimensões médias de cerca de 25 indivíduos (HILLEBRAND *et al.*, 1999). As classes taxonômicas foram consideradas de acordo com VAN DEN HOEK *et al.* (1997), exceto para as classes Cyanobacteria (KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS, 1999; 2005) e Bacillariophyceae (ROUND *et al.* 1990). A estrutura de tamanho da comunidade fitoplanctônica foi definida em duas classes de acordo com o GALD (máxima dimensão axial linear): $<50 \mu\text{m}$ e $>50 \mu\text{m}$. O conteúdo de carbono do fitoplâncton ($\mu\text{g C} \cdot \text{L}^{-1}$) foi estimado para cada espécie a partir do biovolume, segundo ROCHA & DUNCAN (1985). O conteúdo de carbono das populações foi obtido através do produto da densidade populacional de cada espécie pelo conteúdo de carbono médio de cada táxon.

As amostras de zooplâncton foram preservadas em solução de formaldeído a 4%, tamponado com 10% de ácido bórico. Os organismos foram contados a magnificação de 100x em microscópio óptico Olympus modelo SZ6145STR). A densidade do zooplâncton foi quantificada através da contagem dos indivíduos em câmaras de contagem de acrílico de 6 X 6 cm, quadriculada (10 X 10 campos), fazendo-se a

concentração da amostra de 100 mL em rede de 50 µm de abertura malha e transferindo-a para a câmara com água destilada. Todos os indivíduos presentes na amostra foram contados e identificados ao nível de espécies ou gênero. A biomassa de cada táxon foi calculada usando equações de regressão comprimento-peso reportadas em DUMONT *et al.* (1975), BOTTRELL *et al.* (1975) e CASTILHO-NOLL & ARCIFA (2007). A biomassa de cada táxon numa dada amostra foi estimada como o produto de sua biomassa média e densidade naquela amostra. A biomassa zooplanctônica total foi estimada pelo somatório da biomassa de rotíferos e cladóceros uma vez que não houve registro de copépodos.

Os métodos analíticos adotados para análise de nutrientes dissolvidos (fósforo solúvel reativo, SRP; íon amônio, N-NH₄⁺; nitrato, N-NO₃⁻ e nitrito, N-NO₂⁻), assim como para quantificar as concentrações de nitrogênio total (TN) e fósforo total (TP) estão descritos em WETZEL & LIKENS (1991). Nitrogênio inorgânico dissolvido (DIN) foi definido como a soma dos íons N-NO₃⁺, N-NH₄⁺ e N-NO₂⁻ (WETZEL & LIKENS, 1991). Foi avaliada também a razão atômica dissolvida de nitrogênio e fósforo, considerando-se que houve limitação do crescimento fitoplanctônico por nitrogênio quando DIN:SRP <13 e quando >50, por fósforo (KOSTEN *et al.* 2009).

21.3 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

ANOVA bidirecional para medidas repetidas, com quatro níveis de interferência na biota e três amostras coletadas em cada unidade experimental foi feita para testar os efeitos separados do tempo (*t*) e adição de *Daphnia* (*Z*) e os efeitos da interação desses fatores (*t* X *Z*) na razão DIN:SRP, biomassa fitoplanctônica total, na biomassa de *Cylindrospermopsis raciborskii* e na biomassa zooplanctônica. Anova unidirecional foi realizada para verificar os efeitos da adição de *Daphnia* (dados do 10º e 13º dia de experimento) e peixes (dados do 17º dia de experimento no tratamento que recebeu 400 *Daphnia*). Procedimentos de comparação múltipla pareada (pelo método de *Holm-Sidak*) foram usados para comparar a biomassa de *C. raciborskii* e de zooplâncton (total, rotíferos e *Daphnia*) entre controle e tratamentos no tempo. Antes das análises, os dados foram log (*x*+1) transformados para estabilização das variâncias. O nível de significância assumido foi de $\alpha=0.05$. Os testes estatísticos foram executados no programa *Sigma Plot* 12.0® e IBM SPSS Statistics 20®.

22. RESULTADOS

22.1 VARIÁVEIS ABIÓTICAS

Todas as variáveis abióticas medidas sofreram interferência significativa ($P < 0.05$) do tempo de experimento (t), segundo resultados de análises de variância bidirecional para medidas repetidas (*two way repeated measures ANOVA*, Tabela 9). Os fatores físicos e químicos incluindo luz, temperatura, condutividade e pH foram similares entre os mesocosmos e relativamente constantes durante o tempo de realização do experimento (Figura 21). Durante o período de estudo e considerando os 12 mesocosmos conjuntamente, o valor médio (\pm desvio padrão) de intensidade luminosa, temperatura da água, pH, condutividade elétrica, foi de $39.15 (\pm 36.91 \mu\text{E} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1})$, $17.6 (\pm 1.6^\circ\text{C})$, $8.4 (\pm 0.9)$ e $127.74 (\pm 14.1)$ respectivamente.

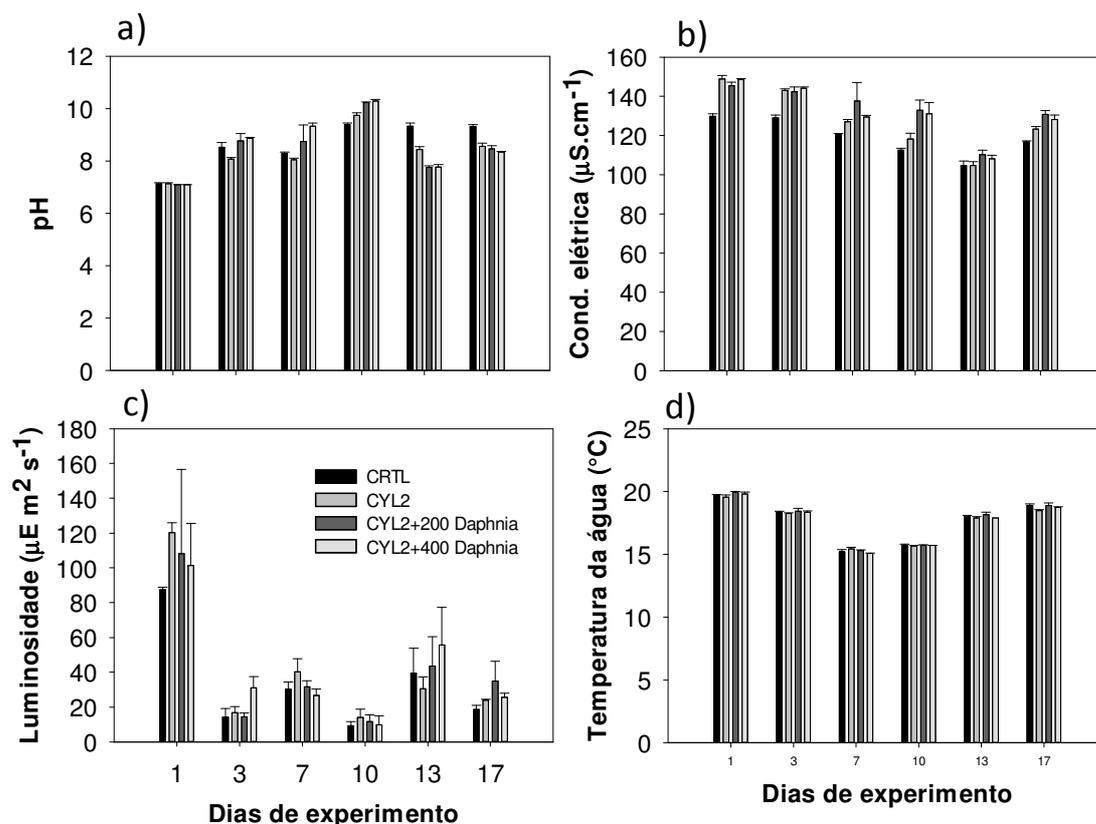


Figura 21 - Valores médios (\pm erro padrão) de (a) pH-, (b) condutividade elétrica, (c) intensidade luminosa e (d) temperatura da água, no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias).

Resultados da ANOVA bidirecional de medidas repetidas mostraram que houve efeito significativo ($P=0.04$) do tratamento (Z) para a condutividade elétrica: o controle (CTRL) exibiu valores significativamente menores que os tratamentos ao longo do experimento. O pH sofreu efeito significativo ($P<0.001$) da interação tempo/tratamento (t x Z). No décimo terceiro dia de experimento, tratamentos que receberam adição de *Daphnia* (CYL2+200 *Daphnia* e CYL-2+400 *Daphnia*) sofreram uma redução significativa em seu pH se comparadas ao CTRL e CYL2 (Figura 21, Tabela 9).

Tabela 9 - Resultados da ANOVA bidirecional de medidas repetidas de (valores de F e P) variáveis limnológicas no Reservatório do Camorim (Rio de Janeiro, RJ, Brasil) durante o período de estudo (março de 2012 a março de 2013)

	Tempo (t)		Tratamento (Z)		Interação (t x Z)	
	F	P	F	P	F	P
WT	1277.510	<0.001	3.838	0.076	0.920	0.553
pH	145.574	<0.001	2.480	0.158	10.774	<0.001
Condutividade elétrica	141.705	<0.001	14.347	0.004	1.849	0.074
Intensidade Luminosa	45.870	<0.001	0.215	0.883	0.988	0.491
DIN:SRP	7.362	0.004	1.946	0.224	3.308	0.003
DIN	897.797	<0.001	9.187	0.012	7.467	<0.001
N-NO3-	959.954	<0.001	37.434	<0.001	9.479	<0.001
N-NO2-	33.536	<0.001	6.053	0.030	4.593	<0.001
N-NH4+	11.477	<0.001	13.645	0.004	3.305	0.003
TP	10.853	<0.001	1.938	0.003	3.198	0.003
SRP	443.279	<0.001	0.716	0.577	1.960	0.057

Durante a realização do experimento, as concentrações de nitrato (N-NO₃-), de fósforo solúvel reativo (SRP) e nitrogênio inorgânico dissolvido (DIN) decaíram exponencialmente no controle e em todos os tratamentos (Figura 22, 23). As concentrações de N-NO₃- chegaram a valores próximos a zero ao final dos 17 dias de estudo no controle e em todos os tratamentos. Já as concentrações de SRP decaíram primeiro ao décimo terceiro dia de experimento - exceto no controle que somente decaiu, passando por leve aumento até o fim do experimento (Figura 23a). As concentrações iniciais médias (no primeiro dia de experimento) de fósforo solúvel reativo (SRP), de nitrato (N-NO₃-), de nitrito (N-NO₂-), íon amônio (N-NH₄+) e de nitrogênio inorgânico dissolvido foram de 4.7, 45.8, 0.1, 1.32 e 47.2 mg.L⁻¹, respectivamente.

As concentrações de íon amônio (N-NH₄+), nitrito (N-NO₂-), nitrato (N-NO₃-) e, por conseguinte, de nitrogênio inorgânico dissolvido (DIN) sofreram efeito

significativo do tratamento (Z), do tempo (t) e da interação entre estes fatores (t x Z, Tabela 9). Procedimentos de comparação múltipla pareada revelaram que nos primeiros dias de experimento (do primeiro ao sétimo dia), não houve diferenças significativas ($P < 0.05$) nas concentrações de $N-NO_3^-$ entre controle e tratamento e entre tratamentos entre si (Tabela 9, Figura 22a).

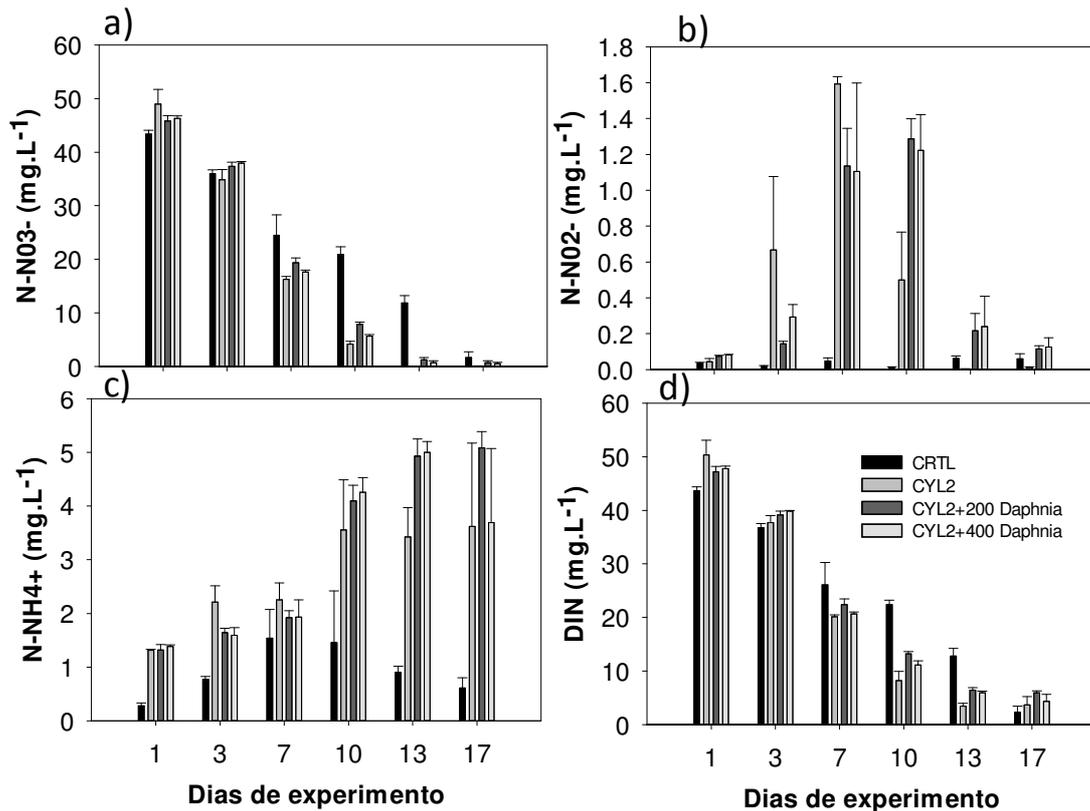


Figura 22 - Valores médios (\pm erro padrão) da concentração ($mg.L^{-1}$) de (a) nitrato, $N-NO_3^-$; (b) nitrito, $N-NO_2^-$; (c) íon amônio, $N-NH_4^+$ e (d) nitrogênio inorgânico dissolvido, DIN, no controle e tratamentos experimentais, durante o período de realização do experimento (17 dias)

As concentrações de nitrato ($N-NO_3^-$) tornaram-se significativamente ($P < 0.05$) maiores no controle (CTRL) em comparação aos tratamentos no décimo dia de e mantiveram este padrão no décimo terceiro dia de experimento (Figura 22a). Não foram registradas diferenças significativas ($P < 0.05$) na concentração de $N-NO_3^-$ entre tratamentos a partir do décimo dia de experimento. As concentrações de íon amônio ($N-NH_4^+$) nos tratamentos aumentaram exponencialmente ao longo do experimento em todos os tratamentos (Figura 22c). No controle, as concentrações deste nutriente aumentaram do início até o décimo dia de experimento e decaiu do décimo

sétimo dia de experimento. Procedimentos de comparação múltipla pareada revelaram que nos primeiros dias de experimento (do primeiro ao sétimo dia), não houve diferenças significativas ($P < 0.05$) nas concentrações de íon amônio ($N-NH_4^+$) entre controle e tratamento e entre tratamentos entre si (Tabela 11, Figura 22d). A partir do décimo dia de experimento as concentrações de íon amônio foram significativamente menores no controle ($P < 0.05$) em relação aos tratamentos. Tal diferença se manteve até o final do experimento. Não foram detectadas diferenças significativas ($P < 0.05$) na concentração de $N-NH_4^+$ entre tratamentos durante o período de estudo.

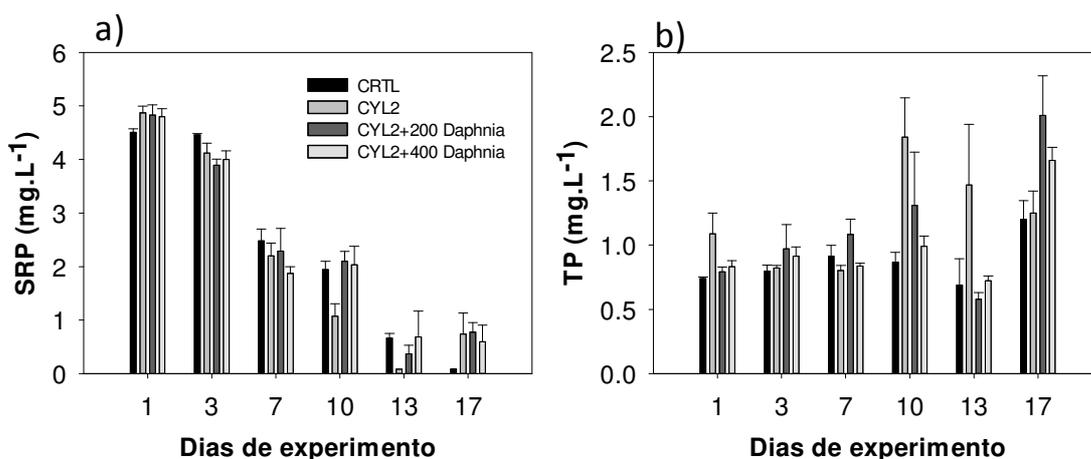


Figura 23 - Valores médios (\pm erro padrão) da concentração ($mg.L^{-1}$) de (a) fósforo solúvel reativo, SRP e (b) fósforo total, no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias)

No início do experimento, as concentrações de nitrito ($N-NO_2^-$) estiveram próxima a zero no controle e tratamentos, aumentaram entre o terceiro e décimo dia, chegando próximo aos valores iniciais a partir do décimo terceiro dia de experimento (Figura 22b). Utilizando-se procedimento de comparação múltipla pareada ($P < 0.05$) não foram verificadas diferenças significativas nas concentrações de nitrito ($N-NO_2^-$) entre controle e tratamentos, assim como entre tratamentos, no primeiro e terceiro dia de experimento. O controle exibiu concentrações de nitrito significativamente inferiores ($P < 0.05$) a dos tratamentos do sétimo ao décimo dia de experimento. No décimo dia, as concentrações de $N-NO_2^-$ foram significativamente ($P < 0.05$) maiores no tratamentos que em houve adição de zooplâncton (CYL2+200 *Daphnia* e CYL-2+400 *Daphnia*) em comparação a CTRL e CYL2. No décimo terceiro e décimo sétimo dia de experimento não foram identificadas diferenças significativas nas concentrações de nitrito, tanto entre controle e tratamento, quanto entre tratamentos entre si ($P < 0.05$).

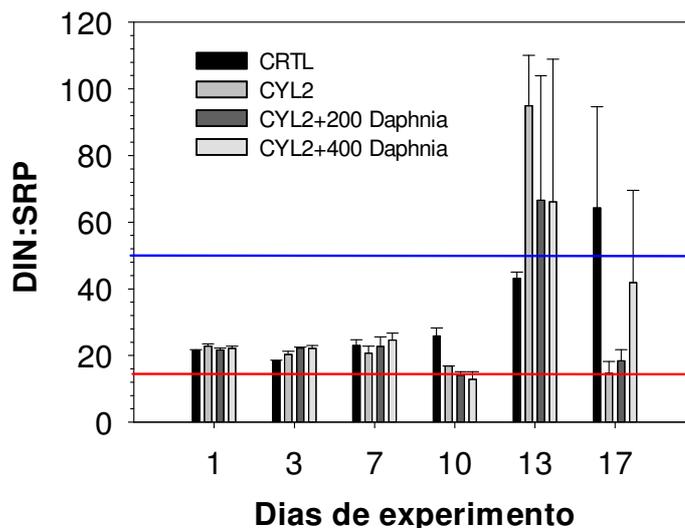


Figura 24 - Valores médios (\pm erro padrão) da razão atômica DIN:SRP. Linha vermelha indica limite inferior para limitação ao crescimento fitoplânctônico por N e linha azul indica limite superior para limitação por P.

As concentrações de fósforo total (TP) sofreram efeito significativo do tempo (t), do tratamento (Z) e da interação tempo/tratamento ($t \times Z$), enquanto as concentrações de fósforo solúvel reativo (SRP) sofreram efeito significativo somente do tempo (t , Tabela 9). Em média, as concentrações de SRP decaíram e as de TP aumentaram durante o período de duração do experimento (Figura 23). Procedimentos de comparação múltipla pareada revelaram que nos primeiros dias de experimento (do primeiro ao sétimo dia), não houve diferenças significativas ($P < 0.05$) nas concentrações de TP entre controle e tratamento e entre tratamentos entre si. A concentração de TP foi significativamente maior em CYL2 no décimo e décimo terceiro dia de experimento, em comparação com controle e outros tratamentos. No décimo sétimo dia de experimento, não foram detectadas diferenças significativas ($P < 0.05$) entre a concentração de TP em CYL2+400 *Daphnia*, o controle e demais tratamentos.

A razão atômica DIN:SRP sofreu efeito significativo ($P < 0.05$) do tempo (t) e da interação tempo/tratamento ($t \times Z$, Tabela 9, Figura 24) e oscilou entre os valores 13 e 50 considerando-se o período compreendido entre o início e o décimo dia de experimento, no controle e em todos os tratamentos. No décimo terceiro dia essa razão subiu no controle e mais ainda tratamentos; tratamento CYL2+200 *Daphnia* exibiu razão significativamente ($P < 0.05$) menor que CYL2. No décimo sétimo dia de experimento controle diferenciou-se significativamente dos tratamentos pela maior razão DIN:SRP.

Não foram identificadas diferenças significativas quanto a razão DIN:SRP entre tratamentos, ao final do experimento ($P < 0.05$).

Tabela 10 - Resultados da ANOVA bidirecional de medidas repetidas de (valores de F e P) variáveis biológicas no Reservatório do Camorim (Rio de Janeiro, RJ, Brasil) durante o período de estudo (março de 2012 a março de 2013)

	Tempo (t)		Tratamento (Z)		Interação (t x Z)	
	F	P	F	P	F	P
Riqueza	35.811	<0.001	92.969	<0.001	3.905	<0.001
Cyanophyceae	12.374	<0.001	34.381	<0.001	5.950	<0.001
Cryptophyceae	0.887	0.524	0.856	0.513	1.519	0.160
Chrysophyceae	1.976	0.168	8.379	0.014	2.144	0.037
Bacillariophyceae	8.339	0.002	18.942	0.002	8.436	<0.001
Chlorophyceae	3.699	0.037	3.446	0.092	1.458	0.184
Zygnemmatophyceae	13.571	<0.001	13.981	0.004	4.148	<0.001
Euglenophyceae	0.762	0.597	1.171	0.396	0.977	0.501
<i>C. raciborskii</i>	12.396	<0.001	34.792	<0.001	5.976	<0.001
GALD <50µm	42.799	<0.001	17.634	0.002	2.338	0.023
GALD >50µm	6.772	0.006	6.923	0.022	2.970	0.005
Fitoplâncton total	8.175	0.003	3.293	0.100	2.968	0.005
<i>Daphnia</i>	43.706	<0.001	42.323	<0.001	9.779	<0.001
Rotíferos	74.797	<0.001	10.317	0.009	9.445	<0.001
<i>B. angularis</i>	743.106	<0.001	10.435	0.009	5.042	<0.001
<i>Trichocerca sp.</i>	44.525	<0.001	3.477	0.091	3.873	<0.001
<i>Bdelloidea sp.</i>	73.912	<0.001	15.229	0.003	14.954	<0.001
Zooplâncton total	78.041	<0.001	38.748	<0.001	11.033	<0.001

22.2 BIOMASSA ZOOPLANCTÔNICA

De acordo com os resultados da ANOVA bidirecional de medidas repetidas, tanto a biomassa zooplânctônica total como a de rotíferos e de *Daphnia* sofreram efeito significativo do tempo (t), tratamento (Z) e da interação tempo/tratamento (t x Z), como pode ser observado na Tabela 10 e Figura 25. Os procedimentos comparação múltipla pareada ($P < 0.05$) mostraram que não houve diferenças significativas na biomassa zooplânctônica total entre controle e tratamentos, assim como entre os tratamentos entre si, no primeiro e terceiro dia de experimento. No sétimo dia de experimento foi adicionado zooplâncton (*Daphnia laevis*) aos tratamentos CYL2+200 *Daphnia* e CYL-2+400 *Daphnia*.

No sétimo e décimo sétimo dia de experimento houve um aumento considerável da biomassa zooplancônica total em todos no controle e tratamentos - desconsiderando *Daphnia* adicionadas (Figura 25). No décimo terceiro dia de experimento, CYL-2+400 *Daphnia* apresentaram biomassa zooplancônica total significativamente maior ($P<0.05$) do que aquelas registradas no controle em CYL2. Ao final do experimento (décimo sétimo dia) os tratamentos com adição de consumidores (CYL2+200 *Daphnia* e CYL-2+400 *Daphnia*) não só diferiram significativamente entre si ($P<0.05$), mas também de CYL2 e controle ($P<0.05$); não foram observadas diferenças significativas ($P<0.05$) entre controle e CYL2. As biomassas zooplancônicas totais foram significativamente ($P<0.05$) maiores em CYL2+200 *Daphnia* e CYL-2+400 *Daphnia* no décimo sétimo dia de experimento (Figura 25).

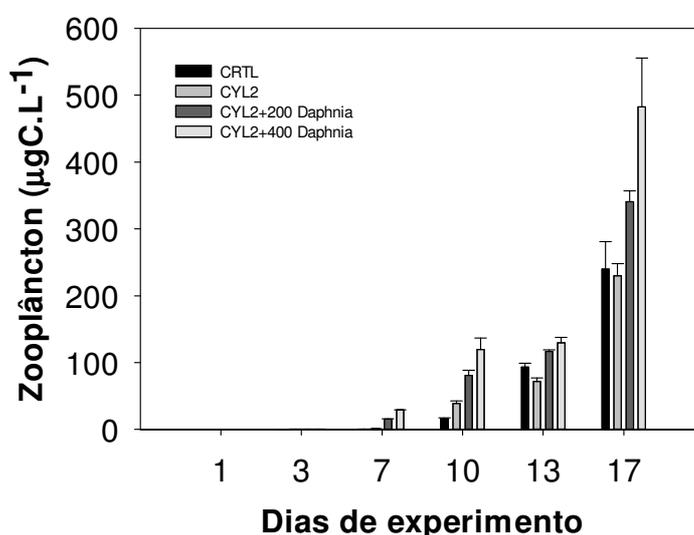


Figura 25 - Valores médios (\pm erro padrão) da biomassa zooplancônica total ($\mu\text{gC.L}^{-1}$), no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias)

A comunidade zooplancônica esteve dominada exclusivamente por rotíferos (Figura 27a) em CTRL e CYL2, durante todo o período de realização do experimento, e até a adição de *Daphnia*, nos demais tratamentos (CYL2+200 *Daphnia* e CYL-2+400 *Daphnia*). Procedimentos de comparação múltipla pareada revelaram que não houve diferenças significativas ($P<0.05$) na biomassa de rotíferos entre controle e tratamentos e entre tratamentos entre si do início ao décimo terceiro dia de experimento. Contudo, no décimo sétimo dia de experimento, verificou-se que os tratamentos com adição de consumidores (CYL2+200 *Daphnia* e CYL-2+400 *Daphnia*) não só diferiram significativamente entre si ($P<0.05$), mas também de CYL2 e controle ($P<0.05$) pelas

maiores biomassas de rotíferos observadas nestes tratamentos; não foram observadas diferenças significativas ($P < 0.05$) entre controle e CYL2 (Figura 26b).

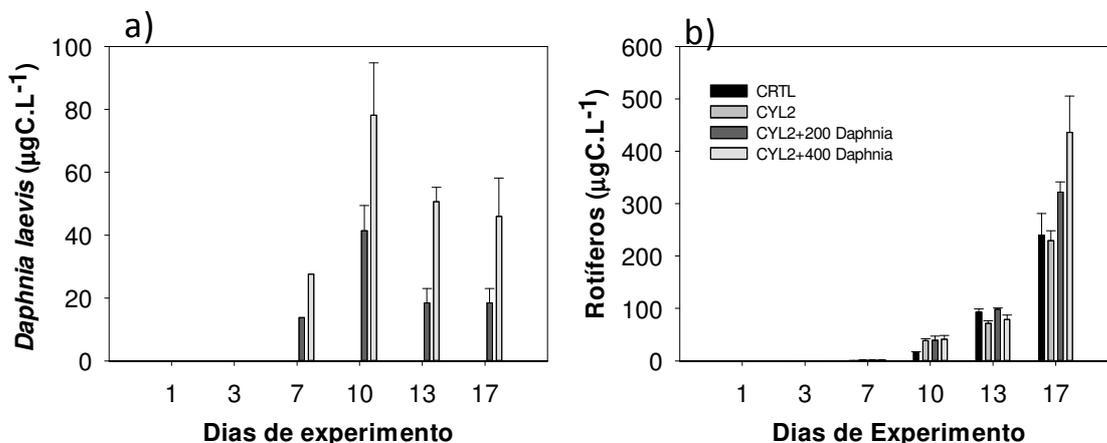


Figura 26 - Valores médios (\pm erro padrão) da biomassa zooplancônica ($\mu\text{gC.L}^{-1}$): (a) biomassa de *Daphnia laevis* e (b) biomassa de rotíferos, no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias).

As espécies de rotíferos que mais contribuíram para a biomassa total - contribuição relativa $>50\%$ em pelo menos um dos dias de experimento - foram: *Bdelloidea* sp., *Brachionus angularis* e *Trichocerca* sp. (Figura 27b). Não houve registros de copépodos no mesocosmos durante o período de realização do experimento. Cladóceros só foram registrados após introdução e nos tratamentos aos quais foram introduzidos (CYL2+200 *Daphnia* e CYL-2+400 *Daphnia*). Tratando-se das diferenças entre biomassas das principais espécies zooplancônicas (*Bdelloidea* sp., *Brachionus angularis* e *Trichocerca* sp.), os resultados da ANOVA bidirecional para medidas repetidas (Tabela 10) evidenciaram efeitos significativo do tempo (t), tratamentos (Z) e interação entre tempo/tratamento (t x Z) para: *Bdelloidea* sp. e *Brachionus angularis*. Para *Trichocerca* sp. não foram identificadas diferenças entre tratamento (Z; $P < 0.05$). Não houve diferenças significativas ($P < 0.05$) entre tratamentos/controle até o sétimo dia de experimento, para *B. angularis*; até o décimo para *Bdelloidea* e até o décimo terceiro dia de experimento para *Trichocerca*.

No décimo dia de experimento, as biomassas de *B. angularis* foram significativamente menores ($P < 0.05$) no controle (CTRL) em relação aos demais tratamentos. No décimo terceiro dia, em CYL2 as biomassas de *Bdelloidea* sp. foram significativamente menores ($P < 0.05$) e as de *B. angularis* significativamente maiores ($P < 0.05$) que no controle e demais tratamentos (Figura 27).

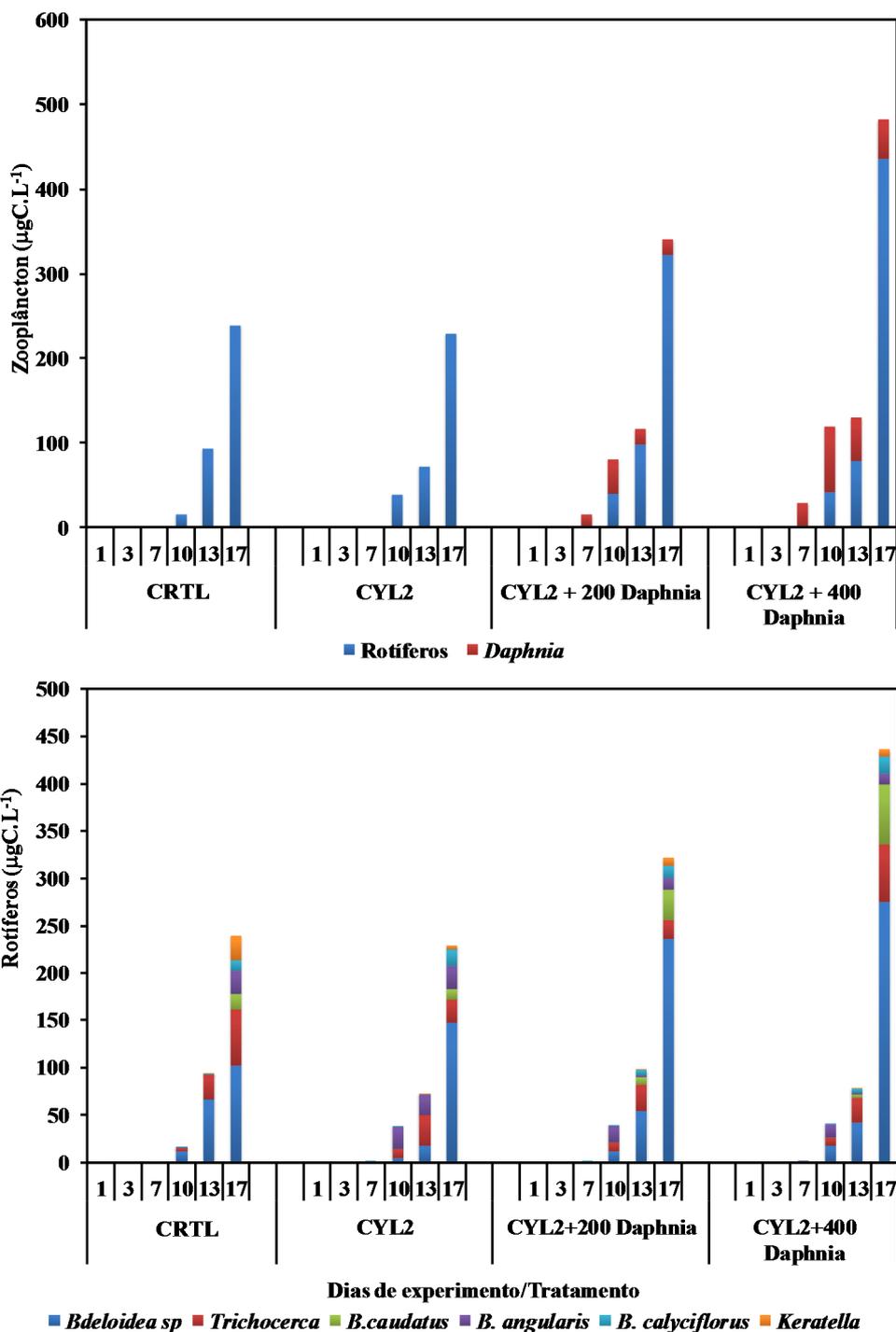


Figura 27 - Média dos valores de biomassa zooplânctônica ($\mu\text{gC}\cdot\text{L}^{-1}$): (a) por grande grupo taxonômico; (b) por espécie no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias).

No último dia de experimento (décimo sétimo dia), os tratamentos que receberam adição de zooplâncton (CYL2+200 *Daphnia* e CYL-2+400 *Daphnia*) apresentaram biomassas de *B. angularis* significativamente menores ($P < 0.05$) que em CYL2; CYL-

2+400 *Daphnia* apresentou biomassa de *Trichocerca* sp. e *Bdelloidea* sp. significativamente maiores ($P < 0.05$) que em CYL2 e CYL-2+200 *Daphnia*.

22.3 BIOMASSA FITOPLANCTÔNICA

Quanto à composição da comunidade fitoplanctônica, a ANOVA bidirecional para medidas repetidas mostrou que a riqueza de espécies (número de taxa) sofreu efeito significativo do tempo (t), dos tratamentos (Z) e da interação desses fatores (t x Z, $p < 0.001$; Tabela 10, Figura 28).

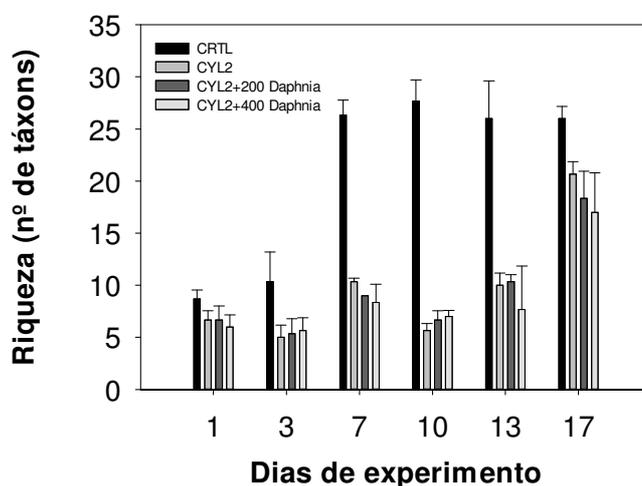


Figura 28 - Valores médios (\pm erro padrão) da riqueza específica (número de taxa) no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias).

Procedimentos de comparação múltipla pareada mostraram que no primeiro e terceiro dia de experimento não houve diferença significativa entre controle/tratamentos ($P < 0.05$), porém do sétimo ao décimo terceiro dia de experimento o controle diferenciou-se dos tratamentos por apresentar uma comunidade significativamente ($P < 0.05$) mais diversa (maior riqueza). Não foram observadas diferenças entre CYL2 e os tratamentos que receberam *Daphnia* (CYL2+200 *Daphnia* e CYL2+400 *Daphnia*) no décimo e décimo terceiro dia de experimento. No décimo sétimo dia de experimento, verificou-se que os tratamentos que receberam adição de consumidores (CYL2+200 *Daphnia* e CYL2+400 *Daphnia*) diferenciaram-se significativamente do controle quanto à riqueza

de espécies devido ao menor número de taxa registrados nesta data, mas não diferiram de CYL2 (Figura 28).

No controle, as espécies que contribuíram com mais de 50% para a biomassa fitoplanctônica em pelo menos umas das datas foram a cianobactéria *Pseudonabaena catenata*, a diatomácea *Aulacoseira ambigua*, a crisofícea *Mallomonas* sp. e a clorofícea *Scenedesmus bernardii*. Nos tratamentos, *Cylindrospermopsis raciborskii* passou a ser responsável por mais de 90% da biomassa em todos os tratamentos desde o primeiro dia de experimento, e exibiu um aumento substancial de sua biomassa até o décimo terceiro dia de experimento. Ao final do experimento (do décimo terceiro para décimo sétimo dia) houve grande redução da biomassa fitoplanctônica total e da população de *C. raciborskii*.

Segundo a ANOVA bidirecional para medidas repetidas dos dados de biomassa fitoplanctônica total, houve efeito significativo do tempo (t) e da interação tempo/tratamento (t x Z, $p < 0.001$; Tabela 10, Figura 29 e 30). Procedimentos de comparação múltipla pareada mostraram que não houve diferenças significativas entre controle/tratamentos até o terceiro dia de experimento ($P < 0.05$). No sétimo dia, o controle apresentou biomassas fitoplanctônicas totais significativamente mais baixas que as verificadas nos tratamentos ($P < 0.05$). No décimo dia de experimento não foram detectadas diferenças significativas ($P < 0.05$) entre controle/tratamentos, quanto a biomassa fitoplanctônica total. A biomassa fitoplanctônica total em CYL2+400 *Daphnia*, no décimo terceiro dia de experimento, foi significativamente menor ($P < 0.05$) que as registradas em CYL2. No último dia de experimento não foram detectadas diferenças significativas na biomassa fitoplanctônica total ($P < 0.05$) entre controle/tratamentos.

Analisando-se as biomassas dos grandes grupos taxonômicos do fitoplâncton, os resultados da ANOVA bidirecional (Tabela 10) para amostras repetidas mostrou que não houve efeito significativo ($P < 0.05$) do tempo (t), tratamento (Z) ou da interação entre esses fatores (t x Z) nas biomassas de Cryptophyceae e Euglenophyceae. Foi verificado efeito significativo ($P < 0.05$) do tempo (t), tratamento (Z) e da interação tempo/tratamento (t x Z) sobre as biomassas de Cyanobacteria, Bacillariophyceae e Zygnemaphyceae; do tempo (t) e da interação tempo/tratamento (t x Z) sobre as biomassas de Chlorophyceae; do tratamento (Z) e interação tempo tratamento sobre as biomassas de Chrysophyceae. Procedimento de comparação múltipla pareada mostrou que, no geral, a biomassa de Cyanobacteria do controle se diferenciou significativamente ($P < 0.05$) de todos os

tratamentos até o décimo dia de experimento, por seus menores valores. A biomassa de Cyanobacteria em CYL2+400 *Daphnia*, no décimo terceiro dia de experimento, foi significativamente menor ($P<0.05$) das registradas em CYL2 e CYL2+200 *Daphnia*. No último dia de experimento não foram detectadas diferenças significativas na biomassa de Cyanobacteria ($P<0.05$) entre controle/tratamentos.

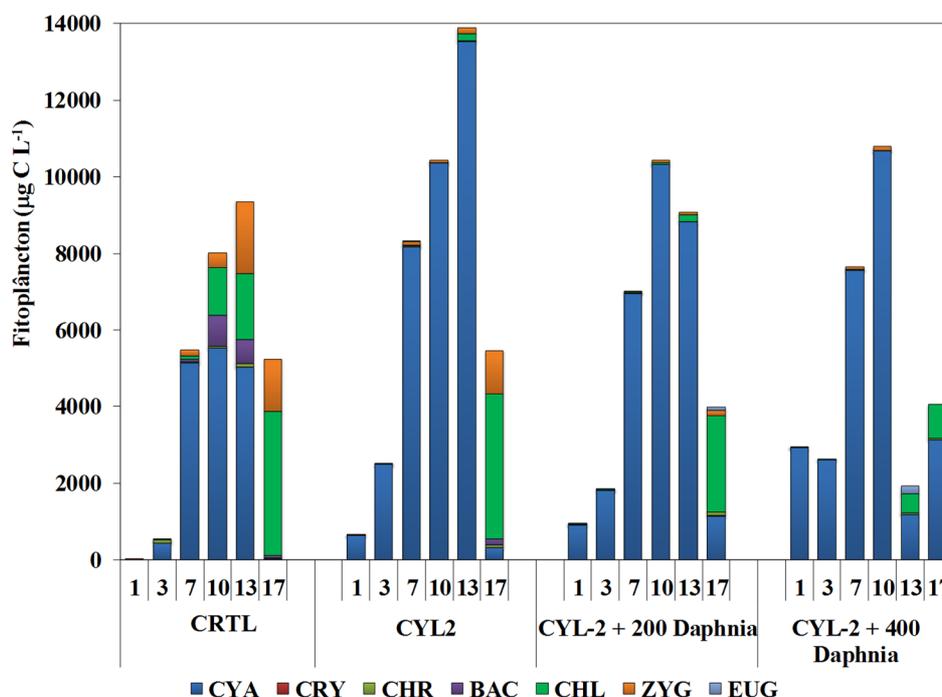


Figura 29 - Média dos valores de biomassa fitoplânctônica ($\mu\text{g.C.L}^{-1}$) por grupo taxonômico nos tratamentos experimentais a cada coleta

Considerando-se a cianobactéria *Cylindrospermopsis raciborskii* a ANOVA bidirecional para amostras repetidas (Tabela 10; Figura 30b) mostrou que esta espécie sofreu efeito significativo ($P<0.05$) do tempo (t), tratamento (Z) e da interação entre esses fatores (t x Z). Por não ter recebido inóculo desta alga, o controle diferiu significativamente ($P<0.05$) dos tratamentos do início ao fim do experimento. Não houve registro de *C. raciborskii* nos controles durante o experimento. No décimo terceiro dia de experimento, verificou-se que as biomassas de *C. raciborskii* foram significativamente menores em CYL2+400 *Daphnia* em comparação com CYL2 e CYL2+200 *Daphnia* (que não se diferenciou-se significativamente de CYL2, $P<0.05$). Embora tenha havido uma elevação no tratamento CYL2+400 *Daphnia*, no último dia de experimento não foram detectadas diferenças significativas na biomassa de *C. raciborskii* ($P<0.05$) entre controle/tratamentos (Figura 30b).

Das cinco espécies fitoplanctônicas consideradas importantes nestes estudo (as cianobactérias *Pseudonabaena catenata* e *Cylindrospermopsis raciborskii*; a diatomácea *Aulacoseira ambigua*, a crisofícea *Mallomonas* sp. e a clorofícea *Scenedesmus bernardii*), três tem hábito filamentosos (*Pseudonabaena catenata*, *Cylindrospermopsis raciborskii* e *Aulacoseira ambigua*) com GALD (maior dimensão axial linear), comumente, $>50\mu\text{m}$. Fracionando-se a biomassa fitoplanctônica total em duas classes de tamanho de acordo com o GALD ($>50\mu\text{m}$ e $<50\mu\text{m}$), a análise de variância bidirecional para amostras repetidas mostrou que para ambas houve efeito significativo ($P<0.05$) do tempo (t), do tratamento (Z) e da interação entre esses fatores (t x Z) nas biomassas fitoplanctônicas (Tabela 10, Figura 30c e 30d).

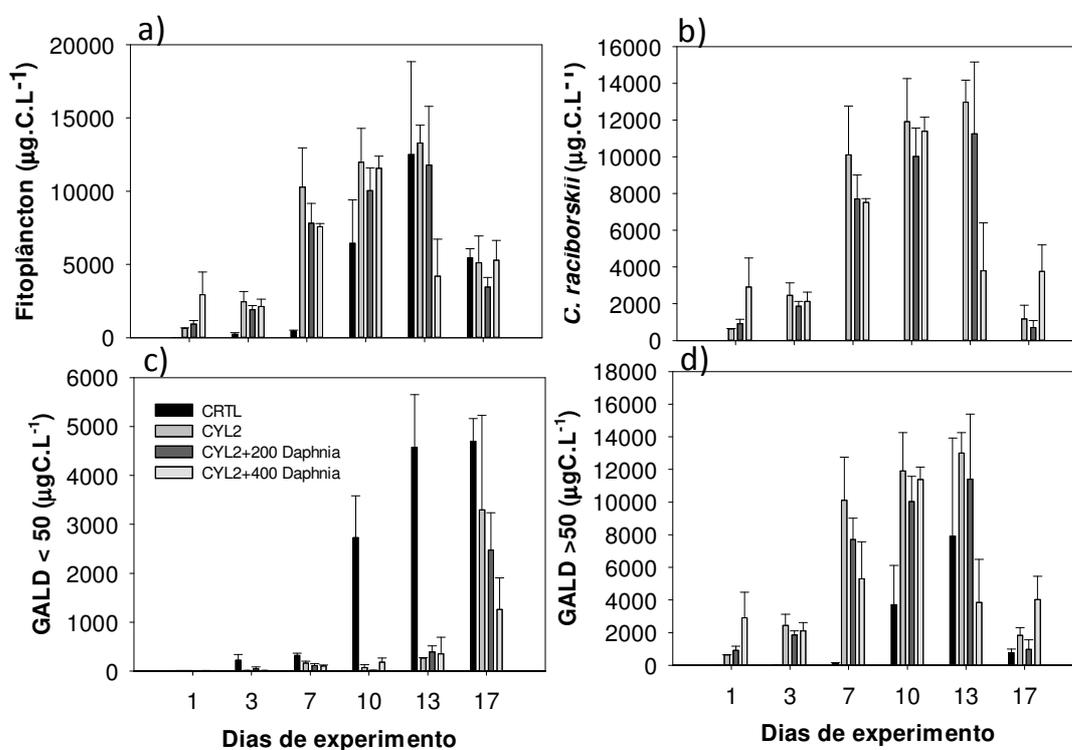


Figura 30 - Valores médios (\pm erro padrão) da biomassa fitoplanctônica ($\mu\text{gC.L}^{-1}$): (A) total; (B) de *Cylindrospermopsis raciborskii*; (C) GALD $<50\mu\text{m}$ e (D) GALD $>50\mu\text{m}$, no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias).

Considerando-se a biomassa do fitoplâncton de acordo com as classes de GALD ($>50\mu\text{m}$ e $<50\mu\text{m}$), o procedimento de comparação múltipla pareada mostrou não houve diferenças significativas entre controle e tratamentos, no primeiro e terceiro dia de experimento em ambas as classes. Para GALD $<50\mu\text{m}$ (Figura 30c), não houve diferenças significativas ($P<0.05$) até o sétimo dia de experimento.

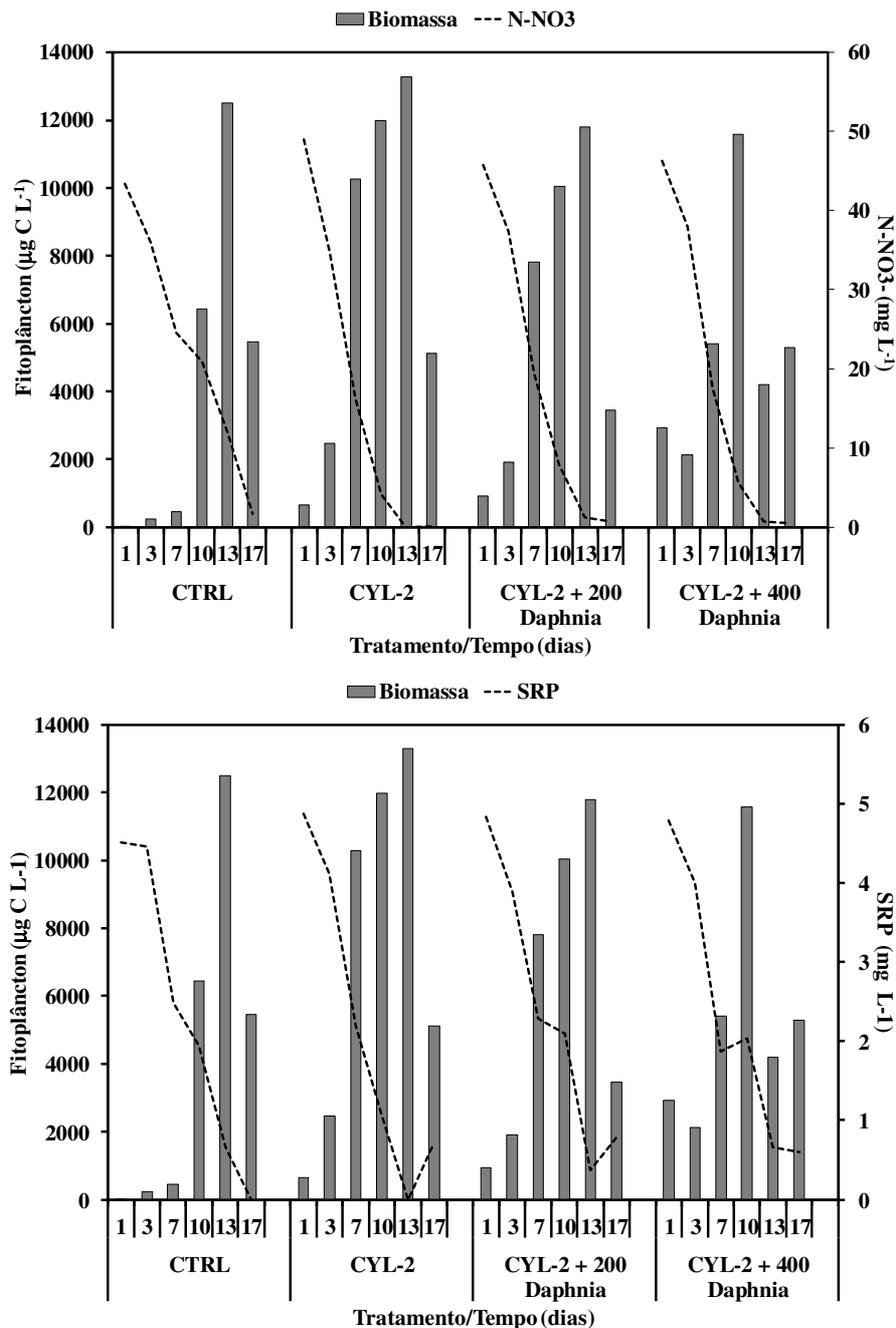


Figura 31 - (A) Média dos valores de biomassa fitoplanctônica ($\mu\text{g C L}^{-1}$) e concentração de N-NO_3^- (mg L^{-1}); (B) Média dos valores de biomassa fitoplanctônica ($\mu\text{g C L}^{-1}$) e concentração de SRP (mg L^{-1}) no controle e tratamentos experimentais durante o período de realização do experimento (17 dias).

Em se tratando do fitoplâncton com $\text{GALD} > 50\mu\text{m}$ (Figura 30d), no sétimo e décimo dia de experimento, as biomassas foram significativamente ($P < 0.05$) menores no controle (CTRL) do que nos tratamentos; o inverso (biomassas significativamente - $P < 0.05$ - maiores no controle) ocorreu com o fitoplâncton com $\text{GALD} < 50\mu\text{m}$, no décimo

e décimo terceiro dia de experimento. No décimo terceiro de experimento, a biomassa do fitoplâncton com GALD $>50\mu\text{m}$ foi significativamente menor ($P<0.05$) em CYL2+400 *Daphnia* do que nos demais tratamentos (CYL2 e CYL2+200 *Daphnia*). No décimo sétimo dia de experimento, não foram detectadas diferenças significativas, relevantes para este estudo, considerando as biomassas fitoplanctônica de ambas as classes de tamanho ($P<0.05$).

Com as altas concentrações de nutrientes em todos os mesocosmos ao início do experimento, ao longo do mesmo a biomassa fitoplanctônica cresceu exponencialmente enquanto os níveis de nutrientes decaíram (Figura 31). Durante o tempo de experimento, a biomassa fitoplanctônica total esteve significativa e negativamente relacionada aos nutrientes (SRP, $r=-0.68$, $P<0.001$ e N-NO_3^- , $r=-0.69$, $P<0.001$), tanto no controle, como nos tratamentos (Figura 31).

23. DISCUSSÃO

No início do experimento, nós previmos uma série de possíveis resultados: (1) se *Daphnia* pode afetar negativamente cianobactérias pela pressão de herbivoria, haverá diminuição significativa das biomassas de *C. raciborskii* nos tratamentos com adição de *Daphnia*, essa diminuição será proporcional à densidade de organismos adicionados e, obrigatoriamente, não serão detectadas diferenças entre controle/tratamentos quanto a disponibilidade de nutrientes; (2) se *Daphnia* pode afetar positivamente cianobactérias através de interferências na disponibilidade relativa de N e P, haverá aumento significativo das biomassas de *C. raciborskii* nos tratamentos com adição de *Daphnia*, esse aumento será proporcional à densidade de organismos adicionados e, obrigatoriamente, serão detectadas diferenças entre controle/tratamentos quanto a disponibilidade de nutrientes. A adição de *Daphnia* a uma densidade de 20 ind.L⁻¹ (CYL2+ 400 *Daphnia*) resultou em redução na biomassa fitoplanctônica total e de *C. raciborskii*. Não foram detectadas diferenças nas concentrações de SRP e N-NH₄⁺ entre tratamentos durante todo o período de realização do experimento; porém foram identificadas diferenças significativas na razão DIN:SRP em função da presença/quantidade de cladóceros adicionados. Como resultado concluímos que *Daphnia* a uma densidade de 20 ind.L⁻¹ afetou negativa e significativamente as biomassas de *C. raciborskii*, indicado possível pressão de herbivoria de *Daphnia* sobre *C. raciborskii*, e que a presença de cladóceros também pode ter alterado a disponibilidade relativa de N e P (verificada através de diferenças na razão DIN:SRP).

Este estudo mostrou ainda que a biomassa fitoplanctônica total, do fitoplâncton com GALD >50µm e de *C. raciborskii* decresceram após adição de cladóceros (*Daphnia laevis*). Não foi verificado efeito da adição de peixes (*Astyanax sp.*) sobre a comunidade fitoplanctônica nesse estudo. Embora a taxa de herbivoria não tenha sido diretamente quantificada neste estudo, foi observado possível impacto de cladóceros nas populações de *C. raciborskii*. Existem poucos registros de experimentos de mesocosmos que examinam as interações zooplâncton-fitoplâncton em lagos rasos tropicais onde algas filamentosas são os principais produtores primários e a comunidade zooplanctônica é dominada por rotíferos (PATERSON *et al.*, 2002). Mesocosmos *in situ* permitem o controle de condições experimentais e tornam-se mais ecologicamente relevantes quando

comparados com estudos laboratoriais, mas também têm suas limitações. Os cilindros usados neste estudo limitaram trocas horizontais, excluíram peixes e não incluíram a interface sedimento-água. Além disso, seu tamanho reduzido não permitiu a estruturação de um gradiente de luz o qual é importante para a ecologia de *C. raciborskii* (O'BRIEN *et al.*, 2009). Apesar disso, o volume (20L) proporcionou menor restrição espacial à natação do zooplâncton do que estudo laboratoriais anteriores em que volume significativamente menores (0.5L) foram usados. Cabe ressaltar que, a sedimentação de organismos foi evitada com a aeração contínua dos cilindros durante o período de estudo. Isto permitiu uma avaliação mais realista do efeito da introdução de *Daphnia* na biomassa de *C. raciborskii*, mas disponibilizou informação limitada sobre a importância relativa destas interações dentre outros processos de perda como dispersão/advecção, mistura, infecção por patógenos e parasitismo.

Nosso desenho experimental testou somente os efeitos (positivo ou negativo) de diferentes densidades de *Daphnia* no controle de *C. raciborskii*, por isso, os mecanismos pelos quais *Daphnia* a uma densidade de 20ind.L⁻¹ limitou *C. raciborskii*, permanecem incertos. A possibilidade mais óbvia é a de que *Daphnia* aumentou a mortalidade de *C. raciborskii* diretamente por herbivoria. Embora muitos estudos reportem baixa ingestão de cianobactérias filamentosas por *Daphnia* (e.g. SCHOENBERG & CARLSON, 1984; LEHMAN & SANDGREN, 1985; GLIWICZ, 1990), outros indicam que alguma ingestão é possível (e.g. HOLM *et al.*, 1983; REPKA, 1997; KÂ *et al.*, 2012). Assim, é possível que *Daphnia* reduza cianobactérias filamentosas por ingestão direta. Em adição, *Daphnia* rejeita algas indesejadas e impalatáveis através de movimentos das garras pós-abdominais ou pelo estreitamento da carapaça (GLIWICZ, 1990). Estas ações podem aumentar a mortalidade ou a velocidade de sedimentação de filamentos algais que são encontrados, mas não ingeridos ou até mesmo, facilitar sua ingestão destes após sua quebra (BOUVY, 2001). FABBRO & DUIVENVOORDEN (1996) observaram herbivoria de pequenos filamentos de *C. raciborskii* por dois rotíferos (*Brachionus calyciflorus* e *B. angularis*) após a quebra de filamentos maiores por *Daphnia lumholtzi*. pequeno. Assim, é plausível se inferir que um decréscimo na densidade de cianobactérias causado direta ou indiretamente por *Daphnia* ainda pode também iniciar um ciclo de retroalimentação, mediado por alterações no ambiente químico e na pressão de herbivoria, que leva a posteriores reduções significativas biomassa e possíveis mudanças na composição da comunidade fitoplantônica presente no ambiente em questão. No Reservatório do

Camorim, o decréscimo de *C. raciborskii* nos tratamentos que receberam *Daphnia* podem ter causado a verificada redução de pH, o discreto (mas não significativo) aumento na concentração de N-NH₄⁺ e na penetração de luz. Já foi reportado na literatura que estes fatores afetam a dominância por cianobactérias (SHAPIRO, 1990; SMITH, 1983; CARACO & MILLER, 1998).

No primeiro e terceiro dia desse experimento as altas concentrações de nutrientes (SRP e N-NO₃⁻) iniciais foram consumidas quase que exclusivamente pela comunidade fitoplanctônica. A biomassa fitoplanctônica sofreu um incremento significativo a partir do sétimo dia nos tratamentos, e do décimo dia de experimento no controle. Os dados sobre a concentração das diferentes formas nitrogenadas indicam esse consumo. No início do experimento a principal forma de nitrogênio disponível foi N-NO₃⁻. O nitrato (N-NO₃⁻) é a forma de nitrogênio disponível que é mais utilizada por cianobactérias. Uma vez que o N-NO₃⁻ tem número de oxidação +5, uma redução de oito elétrons é necessária para que atinja número de oxidação -3 típica do nitrogênio orgânico. Em cianobactérias, assim como em outros organismos que utilizam N-NO₃⁻, a redução assimilatória de N-NO₃⁻ ocorre em duas etapas. Primeiro, o N-NO₃⁻ é reduzido a N-NO₂⁻ em uma redução de dois elétrons catalisada pela nitrato-redutase; o N-NO₂⁻ resultado é então reduzido a N-NH₄⁺ em uma reação com seis elétrons catalisada pela nitrito-redutase (GUERRERO *et al.*, 1981; FLORES & HERRERO., 1994). Estudos de laboratório apontam que *C. raciborskii* usa preferencialmente amônia e nitrato a nitrogênio atmosférico (SPRÖBER *et al.*, 2003) e que maiores taxas de crescimento foram atingidas quando o íon amônio foi usado como fonte, de nitrogênio (SHAFIK *et al.*, 2001). Após o estabelecimento de grandes biomassas de *C. raciborskii* nos tratamentos a partir do sétimo dia de experimento, as concentrações de N-NO₃⁻ decaíram e as de N-NH₄⁺ aumentaram em todos os tratamentos e assim se mantiveram até o fim do estudo, portanto a maior parte da variância na concentração e disponibilidade de macronutrientes (N e P) deu-se em função do metabolismo fitoplanctônico (i.e., cianobactérias).

Os resultados apresentados neste capítulo mostraram que razão DIN:SRP foi significativamente menor na coluna d'água dos tratamentos com *Daphnia* em comparação a CYL2 no décimo terceiro dia de experimento (6 dias após a introdução de *Daphnia*), indicando possíveis mudanças na ciclagem destes nutrientes causadas por estes organismos. Estas observações são consistentes com a teoria estequiométrica, a qual prevê uma alta disponibilidade de N reciclado (relativo a P) na presença de zooplâncton

rico em P (como *Daphnia*). Além disso, *Daphnia* estoca uma grande proporção do P ingerido como biomassa, removendo-o assim do estoque de dissolvido e particulados (STERNER, 1990; STERNER *et al.*, 1992; ELSER & URABE, 1999; FERRÃO-FILHO *et al.*, 2007). Tal explicação recebe suporte nos nossos dados uma vez que foi registrado uma diminuição significativa no estoque de fósforo nos tratamentos que receberam *Daphnia*, seis dias após a introdução estes organismos. No décimo terceiro dia de experimento resultados sugerem a efetiva interferência de *Daphnia* na ciclagem de nutrientes: a biomassa de *C. raciborskii* tinha sido significativamente menor no tratamento CYL2+400 *Daphnia* em comparação com CYL2, quando a razão atômica DIN:SRP indicou limitação por fósforo no primeiro. A dinâmica de um corpo d'água em particular determina o que contribui mais para o sucesso competitivo de *C. raciborskii*, uma vez que esta espécie pode ser considerada oportunista no que diz respeito a P. Em lagos profundos com gradientes verticais de nutrientes, cianobactérias podem se sustentar primariamente na sua capacidade de estocagem de P, a qual é acoplada a ausência de inibição de retroalimentação a curto-prazo e regulação eficiente da flutuabilidade. Em lagos sem esses gradientes, alta absorção e afinidade por P podem ser vitalmente importantes (ISVÁNOVICS *et al.*, 2000).

Após o início do experimento, a biomassa de *C. raciborskii* aumentou em todos os tratamentos e configurou-se como dominante até o décimo terceiro dia. Nos controles (que não receberam inóculo de *C. raciborskii*) outra espécie de cianobactéria assumiu a dominância da comunidade fitoplanctônica (*Pseudanabaena catenata*). As condições ambientais e nutricionais, no início do experimento, eram as mesmas entre controle e tratamentos. No último dia de experimento verificou-se que houve redução drástica na biomassa de *C. raciborskii* em todos os tratamentos com exceção de CYL2+400 *Daphnia*, onde as biomassas de *C. raciborskii* se mantiveram constantes, embora não tenha sido observada diferença significativa entre os tratamentos, esse resultado indica que possivelmente a excreção de nutrientes por peixes pode ter afetado positivamente *C. raciborskii*. Controle e todos tratamentos com exceção de CYL2+ 400 *Daphnia* passaram a ser dominados por clorófitas ao final do experimento, possivelmente devido à maior entrada de luz após a diminuição das biomassas de *C. raciborskii*, que aumentavam a turbidez da água, e também pela maior oferta de SRP. Geralmente, clorófitas são algas pequenas, com alto metabolismo e razão superfície: volume, susceptíveis à remoção por herbívoros e se desenvolvem bem em ambientes saturados de luz e nutrientes (C-

estrategista, de acordo com REYNOLDS, 1988), enquanto cianobactérias, são geralmente, grandes, com baixa razão superfície: volume, baixa atividade metabólica e baixa taxa de crescimento, alta capacidade de estocagem de nutrientes, apresentando ainda resistência aumentada à perdas por sedimentação e herbivoria (S-estrategista, de acordo com REYNOLDS, 1988).

WEITHOFF *et al.* (2017) investigando sobre o sucesso das invasões de *C. raciborskii* em mesocosmos experimentais, demonstram que, potencialmente sob condições ambientais adequadas, o controle descendente a partir do zooplâncton pode dificultar o estabelecimento de *C. raciborskii*. Análises de escalonamento multidimensional não-métrico, mostraram variação distinta na comunidade fitoplanctônica residente entre os diferentes níveis de herbivoria. Assim, a pressão de herbivoria diferencial molda as comunidades fitoplanctônicas residentes de diferentes formas, permitindo que *C. raciborskii* somente invada sob condições competitivas (=baixa pressão de herbivoria). Além disso, mesmo após falhar na invasão, a presença temporária de *C. raciborskii* influenciou a comunidade fitoplanctônica. Apesar de nossos resultados mostrarem que a biomassa do fitoplâncton com GALD (máxima dimensão axial linear) >50µm decresceu após adição de cladóceros (*Daphnia laevis*), PANOSSO & LURLING (2010) investigando o papel do tamanho do filamento de *C. raciborskii* na herbivoria por *Daphnia magna* encontraram que essa característica não tem influência clara sobre as taxas de filtração do cladóceros, ou seja, filamentos maiores de *C. raciborskii* podem não necessariamente causar maior inibição da alimentação que filamentos menores.

Embora, estudos envolvendo biomanipulação em ambientes aquáticos dulciaquícolas subtropicais mostrem que *Daphnia* estocadas podem se tornar dominantes, quando peixes onívoros-planctívoros estão ausentes ou são controlados por piscívoros, causando forte efeito cascata sobre o fitoplâncton e claridade da água (IGLÉSIAS *et al.*, 2008; MAZZEO *et al.*, 2010), não foi verificado efeito da adição de peixes (*Astyanax* sp.) sobre as comunidades fitoplanctônicas ou zooplanctônica durante o período de duração deste experimento.

Em suma, a abordagem usada neste estudo ampliou observações laboratoriais anteriores acerca da interação entre zooplâncton e espécies de algas dulciaquícolas potencialmente produtoras de toxinas, demonstrando que em densidade de 20 ind.mL⁻¹,

Daphnia laevis, pode facilitar o controle populacional, a curto prazo (~7 dias), de *C. raciborskii* em um reservatório raso eutrófico tropical à curto prazo. A adição de *Daphnia* a 20 ind.mL⁻¹ resultou numa diminuição da biomassa de *C. raciborskii*, seja pela ingestão direta (herbivoria), alteração na ciclagem de nutrientes ou por, ao manipular o alimento, quebrar filamentos permitindo o consumo por organismos zooplanctônicos de menor tamanho (rotíferos, por exemplo), ou uma conjugação desses fatores. Há uma dificuldade, nesse estudo, em se precisar qual a importância isolada de cada fator relatado anteriormente na diminuição da biomassa de *C. raciborskii* por *Daphnia*, pois não foi feita análise de conteúdo estomacal nos cladóceros, nem medidas de filamentos. Vale a pena considerar estes resultados em futuras investigações em maiores escalas espaciais e temporais, testando efeitos do déficit e enriquecimento por nutrientes na acumulação de P e N por *C. raciborskii* em comparação a outras populações fitoplanctônicas.

24. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANTUNES, J. T., LEÃO, P. N., & VASCONCELOS, V. M. (2015). *Cylindrospermopsis raciborskii*: review of the distribution, phylogeography, and ecophysiology of a global invasive species. *Frontiers in microbiology*, 6, 473.
- BONILLA, S.; AUBRIOT, L.; SOARES, M.C.S.; GONZALES-PIANA, M.; FABRE, A.; HUSZAR, V.L.M.; *et al.* 2012. What drives the distribution of the bloom forming cyanobacteria *Planktothrix agardhii* and *Cylindrospermopsis raciborskii*? *FEMS Microbiol.Ecol.* 79, 594–607
- BOTTRELL, H.H.; DUNCAN, A.; GLIWICZ, Z.M.; GRYGIEREK, E.; HERZIG, A.; HILLBRIGHT-ILKOWSKA, A.; KURASAWA, H.; LARSSON, P. & WEGLENSKA. 1975. A review of some problems in zooplankton production studies. Contributions from the Plankton Ecology Group (IBP). *Norwegian J. Zoo.* 24: 419-456
- BOUVY, M.; PAGANO, M. & TROUSSELLIER, M. 2001. Effects of a cyanobacterial bloom (*Cylindrospermopsis raciborskii*) on bacteria and zooplankton communities in Ingazeira reservoir (northeast Brazil). *Aquatic Microbial Ecology*, 25(3), 215-227.
- BRETT, M.T. & GOLDMAN, C.R. 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascade. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(15), 7723-7726.
- BRIAND, J. F.; ROBILLOT, C.; QUIBLIER-LLOBERAS; C., HUMBERT, J. F.; COUTÉ, A. & BERNARD, C. 2002. Environmental context of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) blooms in a shallow pond in France. *Water research*, 36(13), 3183-3192.
- BURCH, M.D. 2008. Effective doses, guidelines & regulations. *Cyanobacterial Harmful Algal Blooms: State of the Science and Research Needs*, 831-853.
- BURNS, C.W. 1987. Insights into zooplankton-cyanobacteria interactions derived from enclosure studies. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 21(3), 477-482.

- BYERS, J.E. & PRINGLE, J.M. 2008. Going against the flow: how marine invasions spread and persist in the face of advection. *ICES Journal of Marine Science*, 65(5), 723-724.
- CARACO, N.F., & MILLER, R. 1998. Effects of CO₂ on competition between a cyanobacterium and eukaryotic phytoplankton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(1), 54-62
- CARLTON, J.T. 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological conservation*, 78(1), 97-106.
- CARMICHAEL, W.W. 1992. Cyanobacteria secondary metabolites—the cyanotoxins. *Journal of Applied Microbiology*, 72(6), 445-459.
- CARMICHAEL, W.W. 2001. Health effects of toxin-producing cyanobacteria: “The CyanoHABS”. *Human and ecological risk assessment: An International Journal*, 7(5), 1393-1407.
- CARPENTER, S.R., & KITCHELL, J.F. 1987. The temporal scale of variance in limnetic primary production. *The American Naturalist*, 129(3), 417-433.
- CARPENTER, S.R., & KITCHELL, J.F. (Eds.). 1996. *The trophic cascade in lakes*. Cambridge University Press.
- CARPENTER, S.R.; CHISHOLM, S.W.; KREBS, C. J.; SCHINDLER, D.W. & WRIGHT, R.F. 1995. Ecosystem experiments. *Science*. 324-324.
- CARPENTER, S.R., COLE, J.J., HODGSON, J.R., KITCHELL, J.F., PACE, M.L., BADE, D., ... & SCHINDLER, D.E. 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecological monographs*, 71(2), 163-186
- CASTILHO-NOLL, M.S.M., & ARCIFA, M.S. 2007. Mesocosm experiment on the impact of invertebrate predation on zooplankton of a tropical lake. *Aquatic Ecology*, 41(4), 587-598.
- CHORUS, I. & BARTRAM, J. 1999. *Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management*. E & FN Spon, London

- CHORUS, I. 2005. Water safety plans. *Harmful cyanobacteria*, 201-227.
- COHEN, A.N. & CARLTON, J.T. 1998. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science*, 279(5350): 555-558.
- DAWIDOWICZ, P. 1990. Effectiveness of phytoplankton control by large-bodied and small-bodied zooplankton. In: *Biomanipulation Tool for Water Management* (pp. 43-47). Springer Netherlands.
- DEMELO, R.; FRANCE, R. & MCQUEEN, D.J. 1992. Biomanipulation: hit or myth? *Limnology and Oceanography*, 37(1), 192-207.
- DOKULIL, M.T., & MAYER, J. 1996. Population dynamics and photosynthetic rates of a *Cylindrospermopsis-Limnothrix* association in a highly eutrophic urban lake, Alte Donau, Vienna, Austria. *Algological Studies/Archiv für Hydrobiologie, Supplement Volumes*, 179-195.
- DRENNER, R.W., & HAMBRIGHT, R.K.D. 2002. Piscivores, trophic cascades, and lake management. *The Scientific World Journal*, 2, 284-307.
- 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(1), 75-97.
- ELSER, J.J., & URABE, J. 1999. The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: Theory, observations, and consequences. *Ecology*, 80(3), 735-751.
- FABBRO, L. D., & DUIVENVOORDEN, L. J. 1996. Profile of a bloom of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenaya and Subba Raju in the Fitzroy River in tropical central Queensland. *Marine and Freshwater Research*, 47(5), 685-694.
- FERRÃO-FILHO, A.S.; TESSIER, A.J. & DEMOTT, W.R. 2007. Sensitivity of herbivorous zooplankton to phosphorus-deficient diets: testing stoichiometry theory and the growth rate hypothesis. *Limnol. Oceanogr.*, 52:407-415.
- FINDLAY, M.; CUNNINGHAM, D.; NORMAN, A.; MANSI, J.; NICOLSON, M.; HICKISH, T.; ... & CARTER, R. 1994. A phase II study in advanced gastro-

- esophageal cancer using epirubicin and cisplatin in combination with continuous infusion 5-fluorouracil (ECF). *Annals of oncology*, 5(7), 609-616.
- FLORES, E. & HERRERO, A. 1994. Assimilatory nitrogen metabolism and its regulation. In: *The molecular biology of cyanobacteria* (pp. 487-517). Springer Netherlands.
- GILLOOLY, J.F. & DODSON, S.I. 2000. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans. *Limnology and Oceanography*, 45(1), 22-30.
- GLIWICZ, Z.M. 1990. Why do cladocerans fail to control algal blooms? *Hydrobiologia*, 200(1), 83-97.
- GOMES, M.A.; MARINHO, M.M.; AZEVEDO, S.M.F.O. 2013. Which Factors Are Related to the Success of *Cylindrospermopsis raciborskii* in Brazilian Aquatic Systems? In: Ferrão-Filho, A.S. (Ed.), *Cyanobacteria: Ecology, Toxicology and Management*. Nova Science Publishers, NY. pp. 73-94.
- GUERRERO, M.G., VEGA, J.M., & LOSADA, M. 1981. The assimilatory nitrate-reducing system and its regulation. *Annual Review of Plant Physiology*, 32(1), 169-204.
- HANEY, J.F. 1987. Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions. *New Zealand journal of marine and freshwater research*, 21(3), 467-475.
- HARRIS, G.P., & BAXTER, G. 1996. Interannual variability in phytoplankton biomass and species composition in a subtropical reservoir. *Freshwater biology*, 35(3), 545-560.
- HART, D.R. 2002. Intraguild predation, invertebrate predators, and trophic cascades in lake food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 218(1), 111-128.)
- HILLEBRAND, H.; DÜRSELEN, C; KIRSCHTEL, D; POLLINGHER, U. & ZOHARY, T. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal Phycology*, 35: 403- 424.

- HOLM, N.P. & SHAPIRO, J. 1984. An examination of lipid reserves and the nutritional status of *Daphnia pulex* fed *Aphanizomenon flos-aquae*. *Limnology and oceanography*, 29(5), 1137-1140.
- HOLM, N. P.; GANF, G. G. & SHAPIRO, J. 1983. Feeding and assimilation rates of *Daphnia pulex* fed *Aphanizomenon flos-aquae*. *Limnology and Oceanography*, 28(4), 677-687.
- IGLÉSIAS, C.; MAZZEO, N.; GOYENOLA, G.; FOSALBA, C.; TEIXEIRA DE MELLO, F.; GARCÍA, S., & JEPPESEN, E. 2008. Field and experimental evidence of the effect of *Jenynsia multidentata*, a small omnivorous–planktivorous fish, on the size distribution of zooplankton in subtropical lakes. *Freshwater Biology*, 53(9), 1797-1807.
- ISVÁNOVICS, V.; SHAFIK, H. M.; PRÉSING, M. & JUHOS, S. 2000. Growth and phosphate uptake kinetics of the cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanophyceae) in throughflow cultures. *Freshwater biology*, 43(2), 257-275.
- JEPPESEN, E.; SØNDERGAARD, M.; MAZZEO, N.; MEERHOFF, M.; BRANCO, C. C.; HUSZAR, V. & SCASSO, F. 2005. Lake restoration and biomanipulation in temperate lakes: relevance for subtropical and tropical lakes. *Restoration and Management of Tropical Eutrophic Lakes*, 341-359.
- JOCHIMSEN, E. M.; CARMICHAEL, W.W.; AN, J.; CARDO, D. M.; COOKSON, S. T.; HOLMES, C. E., & AZEVEDO, S.M. 1998. Liver failure and death after exposure to microcystins at a hemodialysis center in Brazil. *New England Journal of Medicine*, 338(13), 873-878.
- KÂ, S.; MENDOZA-VERA, J. M.; BOUVY, M.; CHAMPALBERT, G.; N’GOM-KÂ, R. & PAGANO, M. 2012. Can tropical freshwater zooplankton graze efficiently on cyanobacteria? *Hydrobiologia*, 679(1), 119-138.
- KOMÁREK, J. & ANAGNOSTIDIS, K. 1999. Subwasserflora von mitteleuropa: cyanoprokaryota. In: *Subwasserflora von mitteleuropa: cyanoprokaryota*. Gustav Fischer.

- KOMÁREK, J. & ANAGNOSTIDIS, K. 2005. Cyanoprokaryota 2. Teil: Oscillatoriales
In: Subwasserflora von mitteleuropa: cyanoprokaryota. Gustav Fischer.
- KOSTEN, S.; HUSZAR, V.L.; MAZZEO, N.; SCHEFFER, M.; STERNBERG, L.S.L.
& JEPPESEN, E. 2009. Lake and watershed characteristics rather than climate
influence nutrient limitation in shallow lakes. *Ecological applications*. 19(7): 1791-
1804.
- LAGOS, N.; ONODERA, H.; ZAGATTO, P.A.; ANDRINOLO, D.; AZEVEDO, S.M.
& OSHIMA, Y. 1999. The first evidence of paralytic shellfish toxins in the
freshwater cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*, isolated from Brazil.
Toxicon, 37(10), 1359-1373
- LAMPERT, W. 1981. Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on *Daphnia*.
International Review of Hydrobiology, 66(3), 285-298.
- LAMPERT, W., FLECKNER, W., RAI, H., & TAYLOR, B. E. 1986. Phytoplankton
control by grazing zooplankton: a study on the spring clear-water phase. *Limnology
and Oceanography*, 31(3), 478-490.
- LAMPERT, W. 1987. Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions.
New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research, 21(3), 483-490.
- LEHMAN, J.T. & SANDGREN, C.D. 1985. Species-specific rates of growth and grazing
loss among freshwater algae. *Limnology and Oceanography*. 30: 34-36.
- LEWIS JR, W.M. 1986. Evolutionary interpretations of allelochemical interactions in
phytoplankton algae. *The American Naturalist*, 127(2), 184-194.
- LUECKE, C.; VANNI, M.J.; MAGNUSON, J.J.; KITCHELL, J. F. & JACOBSON, P.T.
1990. Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: Implications
for the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography*, 35(8), 1718-1733.
- MACKAY, N.A. & ELSER, J.J. 1998. Nutrient recycling by *Daphnia* reduces N₂
fixation by cyanobacteria. *Limnology and Oceanography*, 43(2), 347-354.
- MATVEEV, V.; MATVEEVA, L.; JONES, G.J. 1994. Study of the Ability of *Daphnia
carinata* King to Control Phytoplankton and Resist Cyanobacterial Toxicity:

- Implications for Biomanipulation in Australia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 45: 889-904.
- MAZZEO, N.; IGLESIAS, C.; TEIXEIRA-DE MELLO, F.; BORTHAGARAY, A.; FOSALBA, C.; BALLABIO, R.; ... & JEPPESEN, E. 2010. Trophic cascade effects of *Hoplias malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae) in subtropical lakes food webs: a mesocosm approach. *Hydrobiologia*, 644(1), 325-335.
- MCGREGOR, G.B. & FABBRO, L.D. 2000. Dominance of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanoprokaryota) in Queensland tropical and subtropical reservoirs: implications for monitoring and management. *Lakes & Reservoirs: Research & Management*, 5(3), 195-205.
- MCQUEEN, D.J. 1990. OPINION Manipulating lake community structure: where do we go from here? *Freshwater Biology*, 23(3), 613-620.
- MEIJER, M.L.; DE BOOIS, I.; SCHEFFER, M.; PORTIELJE, R. & HOSPER, H. 1999. Biomanipulation in shallow lakes in The Netherlands: an evaluation of 18 case studies. In: *Shallow Lakes' 98* (pp. 13-30). Springer Netherlands.
- MOLICA, R.; ONODERA, H.; GARCÍA, C.; RIVAS, M.; ANDRINOLO, D.; NASCIMENTO, S.; ... & LAGOS, N. 2002. Toxins in the freshwater cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanophyceae) isolated from Tabocas reservoir in Caruaru, Brazil, including demonstration of a new saxitoxin analogue. *Phycologia*, 41(6), 606-611.
- NEILAN, B.A., SAKER, M.L., FASTNER, J., TÖRÖKNÉ, A., & BURNS, B.P. 2003. Phylogeography of the invasive cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Molecular Ecology*, 12(1), 133-140
- O'BRIEN, K.R.; BURFORD, M.A. & BROOKES, J. D. 2009. Effects of light history on primary productivity in a phytoplankton community dominated by the toxic cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii*. *Freshwater biology*, 54(2), 272-282.
- PADISÁK, J. 1997. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju, an expanding, highly adaptive cyanobacterium: worldwide distribution and

- review of its ecology. *Archiv Für Hydrobiologie Supplementband Monographische Beitrage*, 107(4), 563-593.
- PAERL, H.W. & HUISMAN, J. 2008. Blooms like it hot. *Science*, 320(5872), 57-58.
- PANOSSO, R. & LÜRLING, M. 2010. *Daphnia magna* feeding on *Cylindrospermopsis raciborskii*: the role of food composition, filament length and body size. *Journal of Plankton Research*, 32(10), 1393-1404.
- PATERSON, M.J.; FINDLAY, D.L.; SALKI, A.G.; HENDZEL, L.L. & HESSLEIN, R. H. 2002. The effects of *Daphnia* on nutrient stoichiometry and filamentous cyanobacteria: a mesocosm experiment in a eutrophic lake. *Freshwater biology*, 47(7), 1217-1233.
- PECHAR, L. & FOTT, J. 1991. On the Occurrence of *Aphanizomenon flos-aquae* var. *flos-aquae* in Fish Ponds. *International Review of Hydrobiology*, 76(1), 57-66.
- PINTO-COELHO, R.M.; BEZERRA-NETO, J. F.; MIRANDA, F.; MOTA, T.G.; RESCK, R.; SANTOS, A.M. & BARBOSA, F.A.R. 2008. The inverted trophic cascade in tropical plankton communities: impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake district, Minas Gerais, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68(4), 1025-1037.
- POMATI, F.; ROSSETTI, C.; CALAMARI, D.; & NEILAN, B.A. 2003. Effects of saxitoxin (STX) and veratridine on bacterial Na⁺-K⁺ fluxes: a prokaryote-based STX bioassay. *Applied and environmental microbiology*, 69(12), 7371-7376.
- RANGEL, L.M.; SILVA, L.H.; ROSA, P.; ROLAND, F. & HUSZAR, V. L. (2012). Phytoplankton biomass is mainly controlled by hydrology and phosphorus concentrations in tropical hydroelectric reservoirs. *Hydrobiologia*, 693(1), 13-28.
- REPKA, S. 1997. Effects of food type on the life history of *Daphnia* clones from lakes differing in trophic state. II. *Daphnia cucullata* feeding on mixed diets. *Freshwater Biology*, 38(3), 685-692.
- REYNOLDS, C.S. 1987. The response of phytoplankton communities to changing lake environments. *Swiss journal of hydrology*, 49(2), 220-236.

- REYNOLDS, C.S. 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. *Growth and Survival Strategies of Freshwater Phytoplankton*, 388-433.
- ROCHA, O. & DUNCAN, A. 1985 The relationship between cell carbon and cell volume in freshwater algal species used in zooplanktonic studies. *Journal of Plankton Research*, 7, 279–294.
- ROTH, J.C. & HORNE, A.J. 1981: Algal nitrogen fixation and microcrustacean abundance: an unregarded interrelationship between zoo- and phytoplankton. *Verhandlungen der internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 21: 333- 338.
- RUDSTAM, L.G.; LATHROP, R.C. & CARPENTER, S.R. 1993. The rise and fall of a dominant planktivore: direct and indirect effects on zooplankton. *Ecology*, 74(2), 303-319.
- SCHOENBERG, S.A. & CARLSON, R.E. 1984. Direct and indirect effects of zooplankton grazing on phytoplankton in a hypereutrophic lake. *Oikos*, 291-302.
- SHAFIK, H. M.; HERODEK, S.; PRESING, M. & VÖRÖS, L. 2001. Factors effecting growth and cell composition of cyanoprokaryote *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszyńska) Seenayya et Subba Raju. *Archiv für Hydrobiologie. Supplementband, Algological studies*, 140, 75-93.
- SHAPIRO, J. 1990. Current beliefs regarding dominance by blue-greens: the case for the importance of CO₂ and pH. *Internationale Vereinigung Fur Theoretische Und Angewandte Limnologie* 24: 38–54.
- SHAPIRO, J.; LAMARRA, V.A. & LYNCH, M. 1975. *Bio-manipulation: an ecosystem approach to lake restoration*.
- SINHA, R.; PEARSON, L.A.; DAVIS, T.W.; BURFORD, M.A.; ORR, P.T. & NEILAN, B.A. 2012. Increased incidence of *C. raciborskii* in temperate zones – is climate change responsible? *Water Res.* 46, 1408–1419.

- SMITH, A.J. 1983. Modes of cyanobacterial carbon metabolism. In: *Annales De l'Institut Pasteur/Microbiologie* (Vol. 134, No. 1, pp. 93-113). Elsevier Masson.
- SOARES, M.C.S.; ROCHA, M.I.D.A.; MARINHO, M.M.; AZEVEDO, S.M.; BRANCO, C.W. & HUSZAR, V.L. 2009. Changes in species composition during annual cyanobacterial dominance in a tropical reservoir: physical factors, nutrients and grazing effects. *Aquatic Microbial Ecology*, 57(2), 137-149.
- SPRÖBER, P.; SHAFIK, H.M.; PRÉSING, M.; KOVÁCS, A.W. & HERODEK, S. 2003. Nitrogen uptake and fixation in the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* under different nitrogen conditions. *Hydrobiologia*, 506(1), 169-174.
- STERNER, R.W. 1989. The role of grazers in phytoplankton succession. In: *Plankton ecology* (pp. 107-170). Springer Berlin Heidelberg.
- STERNER, R.W. 1990. The ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by herbivores: zooplankton and the algal competitive arena. *The American Naturalist*, 136(2), 209-229.
- STERNER, R.W.; ELSER, J.J. & HESSEN, D.O. 1992. Stoichiometric relationships among producers, consumers and nutrient cycling in pelagic ecosystems. *Biogeochemistry*, 17(1), 49-67.
- TOWNSEND, D.W.; CAMMEN, L.M.; HOLLIGAN, P.M.; CAMPBELL, D.E. & PETTIGREW, N.R. 1994. Causes and consequences of variability in the timing of spring phytoplankton blooms. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 41(5-6), 747-765.
- TRIMBEE, A.M. & PREPAS, E.E. 1987. Evaluation of total phosphorus as a predictor of the relative biomass of blue-green algae with emphasis on Alberta lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44(7), 1337-1342.
- UHELINGHER, V. 1964. Étude statistique des méthodes de dénombrement planctonique. *Archive Science*, 77 (2): 121-123.
- UTERMÖHL, H. 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton metodik. *Mitteilung Int. Verdein Theoretical Angew. Limnology*, 9: 1-38.

- VAN DEN HOEK, C.; MANN, D.G. & JAHNS, H.N. 1995. *Algae. An Introduction to Phycology*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 623. ISBN: 0 521 30419 9
- VAN LEEUWEN, E.; LACEROT, G.; VAN NES, E. H.; HEMERIK, L. & SCHEFFER, M. 2007. Reduced top-down control of phytoplankton in warmer climates can be explained by continuous fish reproduction. *Ecological Modelling*, 206(1), 205-212.
- VANNI, M.J. & FINDLAY, D.L. 1990. Trophic cascades and phytoplankton community structure. *Ecology*, 71(3), 921-937.
- VOLLENWEIDER, R.A. 1976. Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. *Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia, Dott. Marco de Marchi Verbania Pallanza*.
- WEITHOFF, G.; TAUBE, A. & BOLIUS, S. 2017. The invasion success of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* in experimental mesocosms: genetic identity, grazing loss, competition and biotic resistance. *Aquatic Invasions*, 12(3).
- WETZEL, R.G. & LIKENS, G.E. 1991. *Lymnological analyses*.
- WHO. 2003. Algae and cyanobacteria in fresh water. In: *Guidelines for safe recreational water environments*. Vol. 1: Coastal and fresh waters. World Health Organization, Geneva, Switzerland, pp. 136–158.
- WOLK, C.P. 1982. Heterocysts. *The biology of cyanobacteria*, 359-386.

25. CONCLUSÕES GERAIS

❖ Como não existem relatos na literatura sobre a dinâmica e metabolismo do Reservatório do Camorim até o momento, este estudo permitiu caracterizá-lo, através de amostragem quinzenal durante um ano, como um sistema eutrófico - baseado nas concentrações de fósforo total - e como um sistema hipereutrófico - baseado nas concentrações de clorofila-*a*, raso (profundidade média <3.0m), com coluna d'água inteira e constantemente iluminada ($Z_{eu}=Z_{max}$) durante todo o ano. Seus níveis de pH variam entre levemente básico a levemente ácido e há potencial persistente limitação por fósforo. Pela análise da estabilidade relativa da coluna d'água aliado ao fato de ser um ambiente frequentemente dominado por diatomáceas, pode-se supor tratar-se de um ambiente que sofre misturas constantes da coluna d'água.

❖ A comunidade fitoplanctônica do Reservatório do Camorim, avaliada quinzenalmente durante um ciclo anual, mostrou-se dominada por diatomáceas, e tal fato ajudou a caracterizar indiretamente o nível de turbulência do ambiente. Houve ocorrência de grandes populações de cianobactérias potencialmente tóxicas (*Cylindrospermopsis raciborskii*) quando a coluna d'água demonstrou passar por períodos de relativamente maior estabilidade da coluna d'água e maiores temperaturas. Segundo a literatura, o Reservatório do Camorim, no período de estudo, não se configurou como ambiente ideal ao desenvolvimento de cianobactérias, seja pela possível desvantagem na competição por fósforo (trata-se de um ambiente preservado, sem fontes pontuais de poluição) e/ou pela baixa estabilidade da coluna d'água ao longo do ano. O controle ascendente mostrou-se como estruturador da comunidade fitoplanctônica em primeira instância.

❖ Foi verificado que a dinâmica trófica pelágica, não sofre contribuição significativa da teia trófica microbiana e que o conteúdo em carbono da comunidade fitoplanctônica forma a maior parte do POC total disponível no sistema. A comunidade zooplanctônica esteve dominada por rotíferos e não foram observados cladóceros, no reservatório do Camorim. Mais uma vez, o controle ascendente mostrou-se preponderante na delimitação

das interações tróficas no ambiente pelágico. A ausência de grandes herbívoros no zooplâncton foi apontada como razão de não haver controle descendente da comunidade fitoplanctônica no Reservatório do Camorim, mas o porquê dessa ausência não pode ser explicado. Novos estudos são necessários, para avaliar a importâncias de peixes e macrófitas (não observadas durante este estudo) na dinâmica trófica pelágica neste ambiente.

❖ O experimento de mesocosmos realizado para avaliar o efeito da introdução de *Daphnia* e peixes sobre a biomassa de *C. raciborskii*, mostrou que houve um efeito de *Daphnia* na redução de biomassa de cianobactérias. Como não foi feita análise de conteúdo estomacal dos cladóceros não é possível dizer com certeza que essa redução se deu através de ingestão de filamentos algais desta espécie. Foi verificado que a adição de *Daphnia*, possivelmente, interferiu na disponibilidade relativa de nutrientes e, por isso, novos experimentos precisam ser executados visando comparar e distinguir os efeitos da adição de *Daphnia* (ou outro grande herbívoro planctônico) e da disponibilidade de nutrientes (comparando as interações em situações de limitação e enriquecimento por nutrientes) na redução de biomassas de *C. raciborskii*. A influência da adição de peixes precisa ser melhor investigada.