

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
COMISSÃO DE GRADUAÇÃO DO CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

**“GRADIENTES ESPACIAIS E SAZONAIS DA COMUNIDADE
ZOOPLANCTÔNICA NA LAGOA MANGUEIRA, SUL DO
BRASIL”**

LUANA MORAIS DA ROSA

Orientador(a): Prof(a). Dra(a). Luciana de Souza Cardoso

PORTO ALEGRE, DEZEMBRO DE 2013.

SUMÁRIO

Introdução.....	4
Métodos	6
Área de Estudo.....	6
Amostragem e Variáveis Ambientais	7
Variáveis Bióticas	7
Análise dos Dados	7
Resultados.....	8
Dados Ambientais.....	8
Comunidade Zooplactônica	9
Discussão.....	11
Agradecimentos	14
Referências Bibliográficas.....	14
Anexos.....	18

Manuscrito formatado conforme normas editoriais da revista Hydrobiologia, faltando apenas tradução para a língua inglesa.

Gradientes espaciais e sazonais da comunidade zooplanctônica na Lagoa Mangueira, Sul do Brasil

Luana Morais da Rosa*; Luciana de Souza Cardoso** & David da Motta Marques***

* Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

Av. Bento Gonçalves, 9500, Porto Alegre-RS, CEP 91501-970, Brasil.

E-mail: luanamorais.r@gmail.com

** Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

Email: luciana.cardoso@ufrgs.br

*** Instituto de Pesquisas Hidráulicas (IPH), Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS).

Email: dmm@iph.ufrgs.br

Resumo

Esse estudo testa a hipótese de que a espacialidade existente em uma grande lagoa rasa subtropical, impulsionada por características hidrodinâmicas locais que possibilitam uma diversificação de nichos, seria o fator determinante na estruturação da comunidade zooplanctônica, ou a de que a sazonalidade exerceria um maior controle nos padrões estruturais. A Lagoa Mangueira é um grande ecossistema de água doce localizada no extremo sul do Brasil e encontra-se fisicamente associada a áreas úmidas. O vento é o principal fator modelador da hidrodinâmica no sistema. Sazonalmente, a densidade e biomassa total do zooplâncton foram maiores durante o período do verão. O sul foi a área que apresentou os maiores valores de densidade e biomassa. Protista/Ciliado e Rotifera foram os grupos dominantes em termos de densidade, enquanto que Rotifera e Copepoda foram para a biomassa, com raras exceções. Na escala de amostragem aqui utilizada, a sazonalidade foi a principal direcionadora dos padrões de distribuição observados no zooplâncton, onde a espacialidade, com características limnológicas peculiares entre os extremos da lagoa, exerceu um controle secundário sobre o mesmo.

Palavras-Chave: Clima subtropical; Variação temporal; Água doce; Rotifera; Ciliados

Introdução

Lagos rasos são cruciais para a conservação da biodiversidade local e global (Moss, 2000). A variabilidade física e química de lagos rasos costeiros é largamente dependente da hidrodinâmica e dos impactos antrópicos, tal como são suas comunidades (Scheffer, 2005). A dinâmica de nutrientes e diversidade do plâncton nesses lagos são significativamente diferentes daqueles observados em lagos profundos. Devido à sua baixa profundidade, a coluna d'água está mais sujeita à perturbação, promovendo a ressuspensão de nutrientes do sedimento (García et al., 2009) que, aliado a aspectos hidrodinâmicos podem gerar gradientes espaciais bem evidentes. Assim, esses ecossistemas proporcionam condições adequadas para o desenvolvimento da heterogeneidade espacial (Carrick et al., 1993), podendo causar uma distribuição irregular das comunidades planctônicas. Vários mecanismos

podem provocar a heterogeneidade horizontal nesses ambientes (Fragoso et al., 2008), como por exemplo, a predação do zooplâncton agregado e outros organismos podem causar heterogeneidade espacial no fitoplâncton (Scheffer & De Boer, 1995).

O zooplâncton forma um elo central nas cadeias alimentares de um lago. Sua capacidade produtiva em controlar o fitoplâncton e a sua adequação como alimento para peixes podem determinar a eficiência da cadeia alimentar (Agasild et al., 2013). Uma série de estudos tem demonstrado que em lagos de regiões subtropicais, a biomassa do zooplâncton é menor do que em lagos de regiões temperadas de estado trófico semelhante (Gillodoy & Dodson, 2000; Havens et al., 2007; Jeppesen et al., 2007; Meerhoff et al., 2007). Alguns fatores comuns a esses ecossistemas que podem ser estressantes para o zooplâncton crustáceo são considerados para tentar explicar essas diferenças: a alta densidade de peixes planctívoros oportunistas que se alimentam do zooplâncton de maior tamanho; uma elevada biomassa relativa de fitoplâncton não palatável e potencialmente tóxico; e as temperaturas da água nos meses de verão que se elevam acima da ótima para certas espécies (Havens et al., 2009). Dentre elas, a predação por peixes é a hipótese mais bem documentada no meio científico (Jeppesen et al., 2007; Meerhoff et al., 2007; Lacerot et al., 2013; Iglesias et al., 2008; Teixeira-de Mello et al., 2009).

Em lagos rasos onde a migração vertical diária é, provavelmente, menos vantajosa, o zooplâncton pelágico pode migrar para vegetação das zonas litorâneas durante o dia (migração horizontal diária), como estratégia alternativa para evitar predadores (Burks et al., 2002). As macrófitas aquáticas parecem desempenhar um papel importante nesse comportamento (Moss et al., 1998). Em lagos rasos temperados, as plantas submersas geralmente fornecem refúgio para o zooplâncton pelágico contra a predação dos peixes, um mecanismo com forte potencial de efeitos em cascata sobre a transparência da água e todo o ecossistema. No entanto, em lagos (sub) tropicais a interação entre as plantas aquáticas e a predação pode ser mais complexa, particularmente porque a densidade de peixes é elevada dentro dos bancos de vegetação em tais sistemas. Por isso, as plantas de ambas formas de vida (livre-flutuantes ou submersas) podem ser um sinal de perigo ao invés de refúgio potencial para o zooplâncton crustáceo em regiões subtropicais (Meerhoff et al., 2006).

Padrões sucessionais nas comunidades de zooplâncton de lagos e reservatórios são reconhecidamente impulsionados por uma combinação de fatores abióticos e bióticos (Rettig et al., 2006). A maioria dos estudos ecológicos de rotíferos mostram que variáveis limnológicas, como temperatura, pH e oxigênio dissolvido, têm uma maior influência sobre a diversidade deste grupo (Aoyagui & Bonecker, 2004). Como essas variáveis mudam ao longo do ano, é de considerável importância quantificar as mudanças na estrutura da comunidade de zooplâncton sazonalmente (García et al., 2009). Em muitos lagos temperados e reservatórios, sabe-se que as comunidades zooplantônicas sofrem alterações na abundância de taxa específicos durante o final da primavera e temporada de verão (Rettig et al., 2006).

Desde a década de 80, várias pesquisas sobre o zooplâncton em lagos subtropicais da Florida (EUA) foram citadas por Havens & Beaver (2011), relativas à composição do zooplâncton e sua relação com estado trófico, dinâmica sazonal, respostas aos eventos climáticos extremos, efeitos de predação no fitoplâncton e dinâmica na cadeia alimentar. Estes estudos indicaram a temperatura como um fator que pode desempenhar um papel na limitação do tamanho e na sazonalidade do zooplâncton crustáceo (cladóceros e copépodos). No entanto, ainda pouco se sabe sobre o microzooplâncton (protistas e

rotíferos) em lagos rasos subtropicais (Cardoso & Motta Marques, 2004, 2009). Nesses ecossistemas, o zooplâncton de pequeno porte, como os ciliados e rotíferos, podem compor uma parte considerável da biomassa total do zooplâncton e até mesmo dominar a predação no fitoplâncton (Zingel et al., 2007). Agasild et al. (2007) relataram que o microzooplâncton foram os consumidores dominantes do fitoplâncton em um lago temperado (Lago Võrtsjärv, na Estônia). Ciliados planctônicos tiveram um papel extremamente importante nesse lago, respondendo por quase dois terços da biomassa total do zooplâncton. A importância de ciliados não é uma característica única do lago Võrtsjärv, ela também foi registrada para outros grandes lagos profundos de clima temperados (Zingel & Haberman, 2008).

Cardoso & Motta Marques (2004), analisando a estrutura da comunidade zooplanctônica em um lago raso subtropical, relataram que o grupo Protista obteve geralmente uma densidade média superior a dos outros grupos do zooplâncton e Rotifera foi geralmente o segundo grupo mais representativo em termos de densidade. De acordo com Zingel & Haberman (2008), quando a cadeia alimentar detrital prevalece, o ciliados planctônicos se tornam o grupo mais importante do zooplâncton em águas rasas. Logo, negligenciar o protozooplâncton pode levar a uma grave subestimação da biomassa total do zooplâncton. Desta maneira, além de contribuir com informações ecológicas sobre o zooplâncton e a importância do microzooplâncton em lagos rasos, o objetivo do trabalho foi verificar a existência de gradientes espaciais longitudinais na comunidade zooplanctônica, de um grande lago raso subtropical, em duas escalas: áreas (Sul, Centro e Norte) e zonas (pelágica e litorânea = margens direita e esquerda), bem como a relação destes em escala sazonal. Testamos aqui a hipótese de que a espacialidade existente em um grande lago raso subtropical, aliada a variações sazonais e impulsionada por características hidrodinâmicas locais que possibilitam uma diversificação de nichos, seria o fator determinante na estruturação da comunidade zooplanctônica.

Métodos

Área de Estudo

A Reserva Ecológica do Taim (ESEC Taim) está localizada dentro do Sistema Hidrológico do Taim (SHT) e foi criada para proteger uma paisagem heterogênea e produtiva que abriga excepcional diversidade biológica no sul do Brasil (Garcia et al., 2006). O SHT está localizado entre o Oceano Atlântico e a Lagoa Mirim, no extremo sul do estado do Rio Grande do Sul (32°20' e 33°00' S e 52°20' e 52°45' W), também fazendo parte da Bacia Hidrográfica da Lagoa Mirim. O sistema todo tem uma área de 2.254 km² e está inserido em uma região caracterizada por um clima subtropical úmido (Kotteck et al., 2006).

O estudo foi realizado no maior lago e também um dos principais subsistemas do SHT. A Lagoa Mangueira é um grande ecossistema de água doce cobrindo uma área de 820 km², com profundidade média de 2,6m e máxima de 6m. Seu estado trófico varia de oligo a mesotrófico. As condições mesotróficas ocorrem na primavera e no verão, quando ocorre uma notável retirada de água para a irrigação de lavouras de arroz, bem como uma elevada carga de entrada de nutrientes a partir da bacia hidrográfica (Fragoso et al., 2008). Trata-se de uma grande lagoa rasa costeira com 90 km de comprimento e 3-10 km de largura, abrangendo uma variedade de habitats como dunas de areia, campos naturais, campos de arroz, lagos rasos e banhados (Garcia et al., 2006).

O sistema está sujeito a ventos fortes e a lagoa encontra-se fisicamente associada a áreas úmidas (Crossetti et al., 2007), sendo o Banhado do Taim uma extensão da lagoa ao norte. O eixo principal do corpo hídrico é nordeste-sudoeste, estando alinhado com os ventos predominantess (Fragoso et al., 2008). Ao longo do litoral da lagoa há grandes extensões de comunidades de macrófitas aquáticas emergentes e submersas, sendo registrado em torno de 128 espécies de macrófitas aquáticas (Motta Marques et al., 2002).

Amostragem e Variáveis Ambientais

As amostragens foram realizadas durante o ano de 2010, considerando como abordagem metodológica o gradiente longitudinal-espacial, com coletas de água sub-superficial, composta por 18 pontos amostrais ao longo da lagoa (Fig. 1). Dos 18 pontos amostrais da “nuvem de pontos” na Lagoa Mangueira, foram selecionados nove pontos contemplando as três áreas (Sul, Centro e Norte) e as três zonas (pelágica e margens direita e esquerda), amostrados em escala sazonal de verão (março), outono (maio), inverno (agosto) e primavera (novembro).

Os dados meteorológicos (direção e velocidade dos ventos, precipitação, nebulosidade, insolação e evaporação) foram obtidos através da Estação Meteorológica de Santa Vitória do Palmar (INMET-RS). Variáveis limnológicas analisadas foram oxigênio dissolvido e temperatura, pH (Yellow Spring modelo YSI 6600), sólidos totais, sólidos suspensos totais, turbidez, fósforo total e nitrogênio total (APHA, 2005), transparência Secchi (Preisendorfer, 1986), fósforo reativo, nitrogênio amoniacal e nitrato (Mackeret et al., 1989).

Variáveis Bióticas

A Clorofila *a* foi determinada através de extração em etanol 90% (Jespersen & Christoffersen, 1987) e medida em espectrofotômetro (CETESB, 1990). Em relação ao zooplâncton, 100L de amostra de água foram coletadas com bomba de sucção, filtradas em rede de nylon de 25 μm de abertura de malha e concentradas em frascos de polietileno de 250 mL, preservadas em solução de formaldeído 4% (Wetzel & Likens, 2000). Uma alíquota de cada unidade amostral foi quantificada em câmara de Sedgwick-Rafter (APHA, 2005), até atingir uma eficiência mínima de 80% (Papas & Stoermer, 1996). Espécies dos grupos de ciliados, tecamebas, rotíferos, cladóceros e copépodos foram identificadas e quantificadas, sendo expressa em densidade (ind.m^{-3}) e biomassa (mg.L^{-1}). O volume celular foi calculado usando fórmulas para as formas geométricas específicas ou regressão comprimento para peso (Bottrell et al., 1976, Dumont et al., 1975, Ruttner-Kolisko, 1977, Malley et al., 1989), onde foram medidos de 10 a 20 indivíduos de cada táxon. A estimativa da biomassa (mg.L^{-1}) foi calculada multiplicando-se as densidades de cada espécie (ind.m^{-3}) pelo volume médio celular (μm^3), com as devidas correções das unidades (adaptado de Wetzel & Likens, 2000).

Análise dos Dados

Os resultados de estrutura das comunidades zooplanctônicas foram submetidos as Análise Descritiva e Análise de Variância (ANOVA *Two-way*) no programa Statistica 5.5, buscando variações

significativas entre o espaço (3 áreas ou 3 zonas) e o tempo (sazonalidade). Análise de Componentes Principais (PCA) foi processada com matriz de dados físicos e químicos transformados $[\log(x+1)]$, usando análise de variância e covariância, com intuito de identificar e selecionar as variáveis físicas e químicas a serem utilizadas na análise multivariada com a matriz biótica. Análise de correlação entre as variáveis ambientais e a comunidade zooplancônica foi efetuada com intuito de identificar e selecionar as variáveis físicas e químicas descritoras dos padrões temporais e/ou espaciais, estabelecendo as relações entre os mesmos. Análise de DCA (*Detrended Correspondence Analysis*) foi realizada para verificar o comprimento dos gradientes gerados a partir da matriz biótica (dados sem transformação) utilizando apenas as espécies que obtiveram densidade igual ou superior a 5% nas amostras: método unimodal (comprimento do gradiente > 4) deve-se proceder Análise de Correspondência Canônica (CCA), ou se for método linear (comprimento do gradiente < 3) deve-se proceder Análise de Redundância (RDA). No caso, os dois primeiros eixos apresentaram valores intermediários entre 3 e 4, podendo ser processadas ambas análises. Análise de Correspondência Canônica (CCA) com os dados de biomassa e Análise de Redundância (RDA) com os de densidade foram utilizadas para identificar as variáveis ambientais que direcionaram a comunidade zooplancônica espacial e/ou sazonalmente na Lagoa Mangureira em 2010. As análises PCA, DCA, CCA e RDA foram realizadas utilizando o programa PCORD 6 (McCune & Mefford, 1999), para as demais utilizamos o software Statistica ®.

Resultados

Dados Ambientais

O comportamento das variáveis meteorológicas foi analisado para toda a semana que precedeu a data da coleta em cada estação, com dados baseados em três leituras diárias (0h, 12h e 18h) (Fig.2). A velocidade do vento e nebulosidade apresentaram as maiores médias e valores no outono, seguidos pelo verão. Sazonalmente, a direção média predominante dos ventos foi ESE, SE e SSE, sendo que o vento mudou consideravelmente de direção e velocidade durante o outono. O verão foi a estação de maior precipitação, seguido pelo outono. Entretanto, nos dias de coleta, precipitação foi registrada apenas no outono. A evaporação e insolação foram variáveis bastante sazonais, apresentando, coerentemente, os maiores valores no verão, seguidos pela primavera. Todas as variáveis meteorológicas mostraram tendências sazonais.

Além das seis variáveis meteorológicas, 14 variáveis limnológicas constituíram a matriz abiótica de dados. A análise estatística mostrou a variação destas, podendo ser visualizada tanto para as três áreas (norte, centro e sul) da lagoa, quanto para as quatro estações (Tabela 1). Algumas variáveis foram indicadores sazonais muito marcantes. Dentre elas a temperatura, pH e potencial redox foram mais elevadas durante o verão. O fósforo solúvel reativo sofreu queda acentuada no outono, enquanto que a condutividade foi uma variável coadjuvante na caracterização desse período. O oxigênio dissolvido foi um marcador sazonal de inverno.

Por outro lado, algumas variáveis foram fortes indicadores espaciais, tais como nível d'água, sólidos suspensos totais, nitrogênio total e turbidez. O nível d'água foi maior no centro (zona pelágica), onde a lagoa é, de fato, mais profunda, sendo o norte a área mais rasa. Sólidos suspensos totais, nitrogênio

total e turbidez foram marcadamente variáveis características do norte, onde a Lagoa Mangueira está hidrológica e sinergicamente conectada ao Banhado do Taim, recebendo grande aporte de compostos orgânicos capazes de gerar essa condição de uma área mais túrbida. Quatro variáveis foram tanto indicadoras espaciais quanto sazonais. Fósforo total e clorofila *a* foram mais elevados no norte e no verão, indicando uma condição de maior produtividade nesta área e estação; o nitrato apresentou uma tendência sazonal mais forte de primavera, porém foi também característica do norte, enquanto que, a transparência Secchi foi do sul e no inverno, mostrando como as duas áreas extremas da lagoa exibem características limnológicas específicas, independentemente da sazonalidade.

A PCA explicou 70,9% da variabilidade das características ambientais nos eixos 1 e 2, com 0,001 de significância (Fig.3). Das 20 variáveis da matriz abiótica total (14 limnológicas e 6 meteorológicas), 13 foram responsáveis pela ordenação das unidades amostrais no tempo e no espaço. Sazonalidade ficou fortemente evidenciada no eixo 1, sendo as variáveis sazonais de verão plotadas no sentido oposto às de outono. Insolação ($r = -0,9$), PO_4 ($r = -0,88$) e evaporação ($r = -0,61$) foram as variáveis relacionadas ao verão, enquanto que velocidade do vento ($r = 0,97$), nebulosidade ($r = 0,86$), precipitação ($r = 0,86$) e condutividade ($r = 0,65$) foram de outono. Por outro lado, no eixo 2 observa-se uma ordenação espacial das unidades amostrais. Fósforo total ($r = 0,65$), turbidez ($r = 0,57$), sólidos suspensos totais ($r = 0,55$) e clorofila *a* ($r = 0,53$) mostram um gradiente decrescente de Norte para Sul na lagoa, enquanto que transparência Secchi ($r = -0,53$) e direção do vento ($r = -0,44$) mostram gradiente no sentido oposto, caracterizando as três áreas da lagoa. O centro é, aparentemente, uma área de transição entre os dois extremos deste corpo hídrico.

Comunidade Zooplancônica

A comunidade zooplancônica da Lagoa Mangueira em 2010 esteve representada por 53 táxons, sendo 23 protistas, 25 rotíferos, 3 cladóceros e 2 estágios de copépodos. Sazonalmente, os maiores picos de densidade e biomassa ocorreram no verão, seguido pelo inverno, enquanto que espacialmente, ocorreram na região sul (Fig. 4). As estações intermediárias (outono e primavera) estiveram representando os menores valores de densidade e biomassa, sendo a primavera a estação menos representativa em termos de abundância de zooplâncton, especialmente no norte da lagoa. Protista/Ciliado e Rotifera foram os grupos dominantes em termos de densidade, enquanto que Rotifera e Copepoda para a biomassa, com raras exceções. Cladocera foi registrado somente nas estações quentes do ano (primavera e verão) (Fig. 4).

O pico de densidade foi registrado na margem direita da região norte no verão (Fig. 4), sendo *Codonella* sp2 (282.800 ind.m⁻³) a espécie responsável, seguido pelo sul, também na margem direita, porém *Codonella* sp1 (193.800 ind.m⁻³) obteve maior densidade. No inverno, o maior valor de densidade ocorreu na zona pelágica no sul, pela presença das espécies *Keratella cochlearis* (82.000 ind.m⁻³) e *Vorticella microstoma* (70.000 ind.m⁻³), seguido pelo norte em ambas as margens, devido à abundância de *Codonella* sp1 (60.625 e 85.800 ind.m⁻³, respectivamente). Quanto à biomassa, o pico foi registrado na região sul na zona pelágica, seguida pela margem direita, no período de verão, sendo *Conochillus* sp1 (0.036 e 0.026 mg.L⁻¹, respectivamente) a espécie responsável. Nesta mesma estação, houve um pico de biomassa na margem direita da região norte, estando representado pela larva náuplio de Copepoda (0.021

mg.L⁻¹) e pelo somatório da densidade de várias espécies de Rotífera. Em relação ao inverno, o pico foi registrado novamente no sul na zona pelágica, pelos rotíferos *K. cochlearis* (0.02 mg.L⁻¹) e *K. cochlearis. var. tecta* (0.012 mg.L⁻¹), seguido pelo norte na margem esquerda, cuja espécie responsável foi um rotífero contraído não identificado (rotífero NI1) (0.015 mg.L⁻¹), provavelmente em função do fixador utilizado na amostra. Quanto às zonas, nas estações mais frias do ano (outono e inverno) as densidades foram mais elevadas na zona pelágica, enquanto que nas estações mais quentes (primavera e verão) foram registradas nas margens (Fig. 4). Porém, em relação à biomassa esse padrão não foi observado.

Em relação às espécies descritoras (maiores que 5% de densidade e biomassa) *Codonella* sp1 e *Codonella* sp2 obtiveram os valores mais altos de densidade, entretanto, a alta densidade da segunda espécie foi devido a um evento esporádico (mencionado anteriormente), enquanto que a abundância de *Codonella* sp1 esteve mais bem distribuída entre as amostras (Fig. 5). Embora não atingindo valores tão altos, a espécie *V. microstoma* foi representativa dentro das unidades amostrais, mostrando a importante contribuição dos ciliados para a densidade. Contudo, em termos de biomassa, *Conochillus* sp1 apresentou marcadamente os maiores valores, seguido por um grupo de rotíferos (*K. cochlearis*, *Polyarthra* sp, rotífero NI1) e pela larva náuplio (Fig. 5).

A Análise de Correlação (*r* de Pearson com $p < 0,05$) mostrou relações sazonais, espaciais e espaço-temporais das espécies com as variáveis abióticas (Tabela 2). A maioria das espécies esteve correlacionada com as variáveis características de verão, como: *Codonella* sp1, *Conochilus* sp1, *Hexarthra* sp., *Ploesoma lenticulare*, *Bosminopsis deitersi* e a larva náuplio. *V. microstoma*, ciliado NI1, *K. cochlearis. var. tecta*, *Conochilus* sp2 e rotífero NI1 foram as espécies correlacionadas com as variáveis características de inverno. *Anuraeopsis cf. coelata* esteve positivamente correlacionada com as variáveis sazonais de outono e inversamente com as de verão, assim como copepodito Cyclopoida. Algumas espécies como *Codonella* sp2, *Diffugia oviformis* (norte e verão), *Gastropus* sp. e *K. cochlearis* (sul e inverno) apresentaram correlação com variáveis características de uma determinada área e estação, sendo essas as espécies com variação espaço-temporais.

A análise de variância (ANOVA Two-way) mostrou que a densidade do zooplâncton apresentou variação sazonal significativa ($p < 0,014$ e $p < 0,001$, respectivamente) para ambos fatores espaciais testados, tanto entre as três áreas da lagoa (Sul, Centro e Norte), quanto entre as três zonas analisadas (pelágica, margens direita e esquerda). Ou seja, o fator sazonalidade para densidade total variou independentemente da espacialidade testada. Já o fator espacialidade não apresentou variação significativa ($p > 0,05$) para a densidade total do zooplâncton. O fator sazonalidade, independente do fator espacial testado (área ou zona), também variou significativamente para a biomassa do zooplâncton ($p < 0,0004$). Heterogeneidade espacial entre as áreas foi verificada para a biomassa ($p < 0,04$) independente dos demais fatores espaciais ou temporais testados.

A RDA explicou 31,6% da variabilidade dos dados de densidade nos eixos 1 e 2 ($p < 0,001$) (Fig. 6). Das 14 variáveis ambientais selecionadas para a RDA, apenas sete foram responsáveis pela ordenação das unidades amostrais e espécies descritoras na Lagoa Mangureira, onde o padrão sazonal pode ser observado. No eixo 1 as variáveis fósforo total ($r = -0,74$), temperatura ($r = -0,58$), potencial redox ($r = -0,53$) e pH ($r = -0,41$) foram responsáveis por separar as amostras de verão das demais. Por outro lado, os níveis de oxigênio dissolvido ($r = 0,48$) foram mais elevados no outono e inverno. Secundariamente no

eixo 2, os nutrientes nitrato ($r = -0,58$) e fosfato ($r = -0,47$) foram mais elevados especialmente na primavera, além de terem agrupado muitas unidades amostrais do norte, e os ciliados estiveram nitidamente relacionados a este grupo, mostrando a sua importância na ciclagem de nutrientes. Neste segundo eixo, este agrupamento espacial mostrou que a área norte da lagoa foi mais homogênea que as demais, independentemente da variação sazonal. Ocorreu uma mudança na composição da comunidade zooplancônica em função das estações. Algumas espécies foram predominantes nas estações frias, como *K. cochlearis*, *K. cochlearis var. tecta*, *A. cf. coelata* e *V. microstoma*, enquanto que outras predominaram nas estações quentes, como *Codonella* sp1, *Codonella* sp2 e *Conochilus* sp1, conforme correlações com variáveis características destas estações mencionadas anteriormente.

A CCA explicou 31,4% da variabilidade dos dados de biomassa nos eixos 1 e 2 ($p < 0,001$) (Fig.6). Sete variáveis ambientais entre as 20 da matriz abiótica ordenaram significativamente a distribuição das espécies e unidades amostrais no ano de 2010. Temperatura ($r = -0,7$), potencial redox ($r = -0,68$), fósforo total ($r = -0,65$), OD ($r = 0,67$), pH ($r = -0,6$) e transparência Secchi ($r = 0,48$) foram as variáveis relacionadas ao eixo 1, no qual um forte gradiente sazonal foi observado. Evaporação foi a única variável relacionada ao eixo 2 ($r = 0,66$), mostrando um gradiente sazonal na área norte da lagoa. Essa análise de ordenação sintetizou os resultados da Análise de Correlação e RDA apresentados anteriormente. As espécies indicadoras das condições de verão (*Codonella* sp1, *D. oviformis*, *Conochillus* sp1, *P. lenticulare*, *B. deitersi* e a larva náuplio) foram plotadas com as respectivas variáveis, representando sua correlação com as mesmas. *K. cochlearis* apareceu agrupada com unidades amostrais do sul, sendo uma espécie indicadora desta área, enquanto a espécie de rotífero não identificado separou o norte, juntamente com a queda da transparência Secchi que ocorre nessa área. A CCA e RDA mostraram que a sazonalidade foi muito mais evidente para a comunidade zooplancônica nesse sistema do que a espacialidade, embora algumas tendências espaciais tenham sido observadas.

Discussão

A comunidade zooplancônica da Lagoa Mangueira foi marcada por forte sazonalidade no ano de 2010. Tal como acontece com o fitoplâncton, o zooplâncton tem ciclos sazonais característicos que estão fortemente ligados à variação da temperatura (ártico e regiões temperadas), hidrologia (regiões tropicais), a disponibilidade de alimentos e pressão de predação. A variação nesses fatores pode modificar as flutuações na população destes organismos (Domis et al., 2013). Nossos resultados estão de acordo com Cardoso & Motta Marques (2004) para a Lagoa Itapeva (lagoa costeira subtropical ao sul do Brasil), onde o verão foi a estação com maior densidade média do zooplâncton, seguido pelo inverno. Os autores constataram que, em geral, o grupo Protista obteve uma densidade média geralmente superior ao dos outros grupos de zooplâncton, e Rotifera foi, em geral, o segundo grupo mais representativo em termos de densidade, como observado no presente estudo. Rotíferos foram predominantes e apresentaram a maior riqueza de espécies em um estudo conduzido em outras seis lagoas costeiras interligadas na região, onde o verão também foi a estação que exibiu os maiores valores. Protistas não foram avaliados neste trabalho (Pedrozo & Rocha, 2005).

Os ciliados foram extremamente representativos na Lagoa Mangueira, sendo o grupo predominante em densidade. Eles desempenham um papel importante no elo microbiano, funcionando

como um microorganismo chave na ligação de bactérias e fitoplâncton com os níveis tróficos superiores (Beaver & Crisman, 1990). No lago raso subtropical Okeechobee (FL), protozoários foram responsáveis por 80% da biomassa de carbono dos consumidores, em comparação com 30-40% em lagos temperados, sendo os ciliados os consumidores protozoários mais importantes (Havens et al., 2007). Ciliados formaram cerca de 60% da biomassa total do zooplâncton no Lago Vörtsjärvi, na Estônia, além de exercerem forte pressão de predação no picoplâncton. O grupo foi responsável pelo pastejo de quase 100% da produção de biomassa de bactérias suspensas, evidenciando a extrema importância na cadeia alimentar detritica nesse lago (Zingel & Haberman, 2008). Entre as espécies de protistas, ênfase especial deve ser dada ao ciliado *Codonella* sp1, que apesar de ter sido dominante nas estações quentes, manteve alta densidade em todas as campanhas sazonais, sendo definitivamente uma espécie residente neste sistema, como observado para a Lagoa Itapeva (Cardoso & Motta Marques, 2004).

Em um pequeno lago raso subtropical na China (Ji et al., 2013), a maior densidade de rotíferos ocorreu na primavera ou no verão, e a menor ocorreu no inverno. As variações da comunidade de rotíferos foram correlacionadas com alterações nos fatores ambientais abióticos e bióticos. Fatores abióticos afetam direta ou indiretamente esses organismos, e a temperatura foi responsável por uma proporção relativamente elevada da variabilidade na comunidade desse grupo (Ji et al., 2013). Em outros cinco lagos rasos na China, onde a variação sazonal é bastante estudada, a temperatura foi o fator mais importante na determinação da sazonalidade, estando fortemente associada com a distribuição das espécies de rotíferos. A temperatura da água é provavelmente um fator chave na determinação da estrutura da comunidade desse grupo em climas subtropicais devido a alterações sazonais intensas (Wen et al., 2011). Embora esses lagos estejam tão distantes geograficamente, algumas semelhanças e padrões puderam ser observadas entre eles. Segundo Ji et al. (2013), *Anuraeopsis fissa* foi a espécie dominante no outono, enquanto na Lagoa Mangueira *Anuraeopsis* cf. *coelata* esteve correlacionada com as variáveis características desta estação, mostrando um padrão de comportamento sazonal do gênero, ao menos em zonas subtropicais. Wen et al. (2011), em seu estudo sobre os cinco lagos subtropicais indicou *K. cochlearis* como espécie de água fria, corroborando com nossos resultados para a Lagoa Mangueira, onde a espécie foi abundante nas estações frias e obteve correlação positiva com as variáveis de inverno. *K. cochlearis* é uma espécie de habitat frio e oligotrófico (Hillbricht-Ilkowska, 1983), por isso esteve inversamente correlacionada com PT e positivamente com transparência, apresentando-se mais adaptada a área sul. *K. cochlearis* var. *tecta* costuma dominar em lagos quentes e eutróficos (Hillbricht-Ilkowska, 1983), entretanto, em nosso estudo esta variedade obteve o mesmo padrão de distribuição de *K. cochlearis*.

A sazonalidade do zooplâncton também foi estudada em lago subtropical semelhante na Flórida (Lago Apopka) e em outros cinco lagos de clima subtropical da região, onde um padrão sazonal para a biomassa do zooplâncton foi observado, com um ou dois picos de curta duração no inverno ou primavera, e densidades muito baixas em outras épocas do ano (Havens et al., 2000; Havens et al., 2009). Embora a composição taxonômica nestes lagos da Flórida seja dominada por cladóceros e copépodos, enquanto na Lagoa Mangueira prevalece o protozooplâncton, percebemos que o zooplâncton respondeu sazonalmente a diferentes situações e sob diferentes processos ecológicos. No caso da Flórida, esse padrão provavelmente seja resultado da intensa e oportunista predação que mantém baixa a biomassa

zooplâncton, onde a predação de peixes parece ser a explicação mais viável para valores tão baixos de biomassa no Lago Apopka (Havens et al., 2009).

O zooplâncton crustáceo foi bastante raro na Lagoa Mangueira em 2010. Cladóceros só foram encontrados nas estações quentes e em baixíssimas densidades. Embora a larva náuplio de Copepoda tenha sido abundante e freqüente na lagoa, jovens e adultos de Cyclopoida foram raríssimos. Recentemente, vários autores têm argumentado que a alta predação de peixes, em vez da temperatura, seja responsável pela redução do tamanho corporal médio observado na comunidade zooplânctônica e pela baixa densidade do zooplâncton crustáceo nos lagos subtropicais (Jeppesen et al., 2007; Meerhoff et al., 2007; Havens et al., 2009; Lacerot et al., 2013; Iglesias et al., 2008; Teixeira-de Mello et al., 2009). Entretanto, na Lagoa Mangueira, as espécies de peixes mais representativas do sistema se alimentam de macroinvertebrados, como os crustáceos *Aegla prado* e *Palaemonetes argentinus*, enquanto que as espécies planctívoras, como *Bryconamericus iheringii*, que se alimentam de copépodos adultos, ocorreram em baixas densidades e biomassa (Rodrigues et al., 2012; Rodrigues et al., submetido para Marine & Freshwater Research). Logo, os peixes planctívoros na Lagoa Mangueira não exercem forte pressão de predação no zooplâncton nesse ecossistema, sendo este, provavelmente, um papel dos macroinvertebrados ali presentes. O camarão onívoro *P. argentinus* foi muito frequente e numeroso em regiões subtropicais uruguaias. Em quase todos os lagos estudados, tanto em zona temperada quanto subtropical, Meerhoff et al. (2007) encontraram alguns predadores invertebrados pelágicos potencializando a pressão de predação exercida pelos peixes.

Como a Lagoa Mangueira é uma lagoa rasa e polimítica, com mistura diária da massa d'água devido à intensa ação de ventos (Crossetti et al., 2013), não espera-se que o zooplâncton realize migração vertical, como observado em lagos temperados que sofrem estratificação (Doulka & Kehayias, 2011). Especialmente, nenhum padrão de distribuição foi observado entre as zonas pelágica e litorâneas. Inicialmente, era esperado encontrar maior densidade nas margens, supondo que o zooplâncton pudesse buscar refúgio contra a predação no banco de macrófitas durante o dia (Burks et al., 2002). Neste caso, com as coletas sendo realizadas durante o dia, maior densidade na zona litorânea poderia ser um indício do zooplâncton exercendo a migração diária horizontal, como relatado por vários autores (Moss et al., 1998; Sagrario & Balseiro, 2010; Burks et al., 2002). Ao que parece, o comportamento de evitar a predação entre as macrófitas aquáticas, embora muito eficaz para lagos temperados, parece ser insuficiente em lagos subtropicais (Meerhoff et al., 2007). A presença de macroinvertebrados associados no banco de plantas torna esse microhabitat mais uma situação de perigo do que potencial refúgio para o zooplâncton nesses ecossistemas, como relatado por Meerhoff et al. (2006) sobre peixes. Contudo, estudos incluindo macroinvertebrados como potenciais predadores do zooplâncton seriam necessários para esclarecer os fatores envolvidos na distribuição espacial do mesmo na Lagoa Mangueira.

Entretanto, heterogeneidade espacial ocorreu entre as áreas norte e sul, onde claramente algumas espécies mostraram-se adaptadas a uma ou outra área. O norte é caracterizado por maior turbidez, com valores elevados de PT. Estudos realizados em lagos temperados, ao longo de um gradiente de PT, mostraram uma queda significativa na riqueza de espécies de zooplâncton e macrófitas submersas com o aumento do mesmo, enquanto que a riqueza de espécies de fitoplâncton, peixes e macrófitas flutuantes foram relacionadas positivamente com PT (Jeppesen et al., 2000). Espécies como *Codonella* sp2, *D.*

oviformis, e *Hexartha* sp. tiveram correlação significativa com PT e foram dominantes ou exclusivas no norte. *Codonella* sp1, apesar de ser mais bem distribuída por todo o sistema, também atingiu valores mais elevados de densidade nessa região, estando positivamente correlacionada com PT. Por outro lado, espécies como *K. cochlearis*, *Anuraeopsis* cf. *coelata* e *V. microstoma* mostraram-se mais adaptadas ao sul, apresentando correlações inversas com PT e preferência por águas mais transparentes. Tanto a densidade e biomassa quanto a riqueza de espécies foram maiores no sul, onde é maior a transparência. O estado de águas claras, muitas vezes acompanhado pela dominância de macrófitas submersas, é geralmente mais rico em espécies (Jeppesen et al, 1998).

Lagos rasos proporcionam condições adequadas para o desenvolvimento da heterogeneidade espacial, especialmente considerando as características hidrodinâmicas que podem ter uma forte influência do regime de ventos (Cardoso & Motta Marques, 2009). O vento pode ser um fator dominante que conduz à heterogeneidade espacial e temporal do fitoplâncton (Carrick et al., 1993) e do zooplâncton (Cardoso & Motta Marques, 2004) ou de ambos (Cardoso & Motta Marques, 2009). Na Lagoa Mangueira, a heterogeneidade espacial como consequência da ação dos ventos e da influência do banhado foi relatada para a comunidade de peixes (Rodrigues et al., 2012), para o fitoplâncton (Crossetti et al., 2013) e para a comunidade perifítica (Matias de Faria et al., submetido para Inland Waters). No entanto, apesar de ser o principal modelador hidrodinâmico do sistema, o vento não foi um fator relevante na distribuição espacial do zooplâncton, demonstrando que outros fatores ainda não estudados, como relações tróficas e predação, podem nos dar mais informações sobre o comportamento do grupo. É importante ressaltar que para compreender a influência da hidrodinâmica sobre os padrões temporais e espaciais da estrutura do plâncton em um lago raso, a escala temporal adotada nesse trabalho provavelmente não foi a mais adequada. De acordo com Cardoso & Motta Marques (2007), para atingir tal objetivo, uma escala de tempo de amostragem adequada, no caso de curto prazo (turnos diários com intervalos de 4h), é fundamental. Logo, apenas uma amostragem de alta frequência associada a uma análise de curto prazo dentro de cada estação poderia identificar padrões de gradientes espaciais impulsionados pelo vento. Era esperado que a espacialidade exercesse maior influência sobre a ordenação da comunidade zooplânctônica. Entretanto, na escala de amostragem aqui utilizada, a sazonalidade foi a principal direcionadora dos padrões de distribuição observados no zooplâncton, onde a espacialidade, com características limnológicas peculiares entre os extremos da lagoa, exerceu um controle secundário sobre o mesmo.

Agradecimentos

Os autores agradecem às agências de fomento à pesquisa, CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) e CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelos recursos concedidos ao projeto.

Referências Bibliográficas

Agasild, H., P. Zingel, K. Karus, K. Kangro, J. Sahuõe & T. Nõges, 2013. Does metazooplankton regulate the ciliate community in a shallow eutrophic lake? *Freshwater Biology* 58: 183–191.

- Aoyagui, A.S.M. & C.C. Bonecker, 2004. Rotifers in different environments of the Upper Paraná River floodplain: richness, abundance and the relationship with connectivity (PR/MS-Brazil). *Hydrobiologia* 522: 281-290.
- Beaver, J.R. & T.L. Crisman, 1990. The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems. *Microbial Ecology* 17: 111-136.
- Bottrell, H.H., A. Duncan, Z.M.V. Gliwicz, E. Grygierek, A. Herzig, A. Hillbricht-Ilkowska, H. Kurasawa, P. Larsson & T. Weglenska, 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology* 24: 419-456.
- Burks, R.L., D.L. Lodge, E. Jeppesen & T.L. Lauridsen, 2002. Diel horizontal migration of zooplankton: cost and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology* 47: 343-365.
- Cardoso, L.S. & D.M.L. Motta Marques, 2004. Structure of the zooplankton community in a subtropical shallow lake (Itapeva Lake - South of Brazil) and its relationship to hydrodynamic aspects. *Hydrobiologia* 518: 123-134.
- Cardoso, L.S. & D.M.L. Motta Marques, 2007. Hydrodynamics-driven plankton community in a shallow lake. *Aquatic ecology* 43: 73-84.
- Cardoso, L.S. & D.M.L. Motta Marques, 2009. Hydrodynamics-driven plankton community in a shallow lake. *Aquatic Ecology* 43: 73-84.
- Carrick, H.L., F.J. Aldridge & C.L. Schelske, 1993. Wind influences phytoplankton biomass and composition in a shallow, productive lake. *Limnology and Oceanography* 38: 1179-1192.
- CETESB, 1990. Determinação de pigmentos fotossintetizantes – clorofila A, B e C e feofitina-A: método de ensaio. Norma técnica L5. 306: 22p. Crossetti, L.O., L.S. Cardoso, V.L.M. Callegaro, S.A. Silva, V. Werner, Z. Rosa & D.M. Marques, 2007. Influence of the hydrological changes on the phytoplankton structure and dynamics in a subtropical wetland-lake system. *Acta Limnologica Brasiliensia* 19: 315 – 329.
- Crossetti, L.O., V. Becker, L.S. Cardoso, L.R. Rodrigues, L.S. Costa & D.M.L. Motta-Marques, 2013. Is phytoplankton functional classification a suitable tool to investigate spatial heterogeneity in a subtropical shallow lake?. *Limnologica* 25310: 7p.
- Domis, L.S., J. J. Elser, A.S. Gsell, V.L. M. Huszar, B.W. Ibelings, E. Jeppesen, S. Kosten, W.M. Mooij, F. Roland, U. Sommer, E.V. Donk, M. Winder, & M. Lürling, 2013. Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time. *Freshwater Biology* 58: 463-482.
- Doulka, E. & G. Kehayias, 2011. Seasonal vertical distribution and diel migration of zooplankton in a temperate stratified lake. *Biologia* 66(2): 308-319.
- Dumont, H.J., I. Van De Velde & S. Dumont, 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 19: 75-97.
- Eaton, A.D., L.S. Clesceri & A.E. Greenberg (orgs.), 2005. American Public Health Association (APHA). Standard methods for the examination of water and wastewater. Washington: American Public Health Association, Inc. 21^a ed.
- Fragoso, C.R., D.M.L. Motta Marques, W. Collischonn, C.E.M. Tucci & E.H. Van Nes, 2008. Modelling spatial heterogeneity of phytoplankton in lake Mangueira, a large shallow subtropical lake in south Brazil. *Ecological Modelling* 219: 125-137.
- Garcia, A.M., D.J. Hoeinghaus, J.P. Vieira, K.O. Winemiller, D. Marques & M.A. Bemvenuti, 2006. Preliminary examination of food web structure of Nicola Lake (Taim Hydrological System, south Brazil) using dual C and N stable isotope analyses. *Neotropical Ichthyology* 4: 279-284.
- García, C.E., S. Nandini & S.S.S. Sarma, 2009. Seasonal dynamics of zooplankton in Lake Huetzalín, Xochimilco (Mexico City, Mexico). *Limnologica* 39: 283-291.
- Gillooly, J.F. & S.I. Dodson, 2000. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world freshwater cladocerans. *Limnology and Oceanography* 45: 22-30.
- Havens, K.E., T.L. East, J. Marcus, P. Essex, B. Bolan, S. Raymond & J.R. Beaver, 2000. Dynamics of the exotic *Daphnia lumholtzii* and native macro-zooplankton in a subtropical chain-of-lakes in Florida, USA. *Freshwater Biology* 45: 21-32.

- Havens, K.E., J.R. Beaver & T.L. East, 2007. Plankton biomass partitioning in a eutrophic subtropical lake: comparison with results from temperate lake ecosystems. *Journal of Plankton Research* 18: 1605–1625.
- Havens, K.E., A.C. Elia, M.I. Taticchi & R.S. Fulton, 2009. Zooplankton-phytoplankton relationships in shallow subtropical versus temperate lakes Apopka (Florida, USA) and Trasimeno (Umbria, Italy). *Hydrobiologia* 628: 165–175.
- Havens, K.E., J.R. Beaver & T.L. East, 2011. Composition, size, and biomass of zooplankton in large productive Florida lakes. *Hydrobiologia* 668: 49–60.
- Hillbricht-Ilkowska, A., 1983. Morphological variation of *Keratella cochlearis* (Gosse) in Lake Biwa, Japan. *Hydrobiologia* 104: 297–305.
- Iglesias, C., G. Goyenola, N. Mazzeo, M. Meerhoff, E. Rodo & E. Jeppesen, 2008. Horizontal dynamics of zooplankton in subtropical Lake Blanca (Uruguay) hosting multiple zooplankton predators and aquatic plant refuges. *Hydrobiologia* 584: 179–189.
- Jeppesen, E., M. Søndergaard & K. Christoffersen, 1998. The Structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer Verlag: 423p.
- Jeppesen, E., J.P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen & F. Landkildehus, 2000. Trophic structure, species richness and diversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology* 45: 201–218.
- Jeppesen, E.J., M. Meerhoff, B.A. Jacobsen, R.S. Hansen, M. Søndergaard, J.P. Jensen, T.L. Lauridsen, N. Mazzeo & C.W.C. Branco, 2007. Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation—the successful strategy varies with lake size and climate. *Hydrobiologia* 581: 269–285.
- Jespersen, A.M. & K. Christoffersen, 1987. Measurements of chlorophyll-a from phytoplankton using ethanol as extraction solvent. *Hydrobiologia* 109 (3): 445–454.
- Ji, G., X. Wang & L. Wang, 2013. Planktonic Rotifers in a Subtropical Shallow Lake: Succession, Relationship to Environmental Factors, and Use as Bioindicators. *The Scientific World Journal* 2013: 14p.
- Kottek, M., J. Grieser, C. Beck, B. Rudolf & F. Rubel, 2006. World map of the Köppen- Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15: 259–263.
- Lacerot, G., C. Kruk, M. Lüring & M. Scheffer, 2013. The role of subtropical zooplankton as grazers of phytoplankton under different predation levels. *Freshwater Biology* 58: 494–503.
- Mackeret, F.J.H., J. Heron, J.F. Talling, 1989. *Water Analysis: some revised methods for limnologists*. Freshwater Biological Association 36.
- Malley, D.F., S.G. Lawrence, M.A. Maciver & W.J. Findlay, 1989. Range of variation in estimates of dry weight for planktonic Crustacea and Rotifera from temperate north american lakes. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 1666 21: 49p.
- Matias de Faria, D., L.S. Cardoso & D.M.L. Motta Marques. Periphytic diatoms show a longitudinal gradient in a large subtropical shallow lake. *Submetido para Inland Waters*.
- McCune, B. & M.J. Mefford, 1999. *PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data – Version 4*. MJM Software Design, Gleneden Beach: 273 pp.
- Meerhoff, M., C. Fosalba, C. Bruzzone, N. Mazzeo, W. Noordoven & E. Jeppesen, 2006. An experimental study of habitat choice by *Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. *Freshwater Biology* 51: 1320–1330.
- Meerhoff, M., C. Iglesias, F. Teixeira-de-Mello, J.M. Clemente, E. Jensen, T.L. Lauridsen & E. Jeppesen, 2007. Effects of contrasting climates and habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of zooplankton in the shallow lake littoral. *Freshwater Biology* 52: 1009–1021.
- Moss, B., R. Kornijów & G.J. Measey, 1998. The effects of nymphaeid (*Nuphar lutea*) density and predation by perch (*Perca fluviatilis*) on the zooplankton communities in a shallow lake. *Freshwater Biology* 39: 689–697.
- Moss, D., 2000. Diversity in fresh waters – an issue of species preservation or system functioning?. *Environmental Conservation* 27: 1–4.
- Motta Marques, D. M. L., C. Tucci, D. Calazans, V. L. M. Callegaro & A. Villanueva, 2002. O Sistema Hidrológico do Taim - site 7. Pp. 125-144. In: U. Seeliger, C.V. Cordazzo & F. Barbosa (Eds.). Os sites e o programa Brasileiro de pesquisas ecológicas de longa duração. Belo Horizonte, MCT-CNPq, 184p.

- Pappas, J.L. & E.F. Stoermer, 1996. Quantitative method for determining a representative algal sample count. *Journal of Phycology* 32: 693–696.
- Pedrozo, C.S. & O. Rocha, 2005. Zooplankton and water quality of lakes of the northern coast of Rio Grande do Sul state, Brasil. *Acta Limnologica Brasileira* 17 (4): 445-464.
- Preisendorfer, R.W., 1986. Secchi disk science: visual optics of natural waters. *Limnology and Oceanography* 31: 909-926.
- Rettig, J.E., L.S. Schuman & J.K. McCloskey, 2006. Seasonal patterns of abundance: do zooplankton in small ponds do the same thing every spring–summer?. *Hydrobiologia* 556: 193–207.
- Rodrigues, L.R., N.F. Fontoura & D.M. Marques, 2012. Feeding dynamics of *Oligosarcus jenynsii* (Gunther, 1864) in a subtropical coastal lake assessed by gut-content analysis and stable isotopes. *International Journal of Plant, Animal and Environmental Sciences* 2: 126-134.
- Rodrigues, L.R., N.F. Fontoura & D.M. Marques. Food web structure in a subtropical coastal lake: how phylogenetic constraints may affect species linkages. *Submetido para Marine & Freshwater Research*.
- Ruttner-Kolisko, A., 1977. Suggestions for biomass calculations of plankton rotifers. *Archiv für Hydrobiologie* 8:71–76.
- Sagrario, M.A.G. & E. Balseiro, 2010. The role of macroinvertebrates and fish in regulating the provision by macrophytes of refugia for zooplankton in a warm temperate shallow lake. *Freshwater Biology* 55: 2153–2166.
- Scheffer, M. & R.J. De Boer, 1995. Implications of spatial heterogeneity for the paradox of enrichment. *Ecology* 76: 2270–2277.
- Scheffer, M., 2005. *The Ecology of Shallow Lakes*. Kluwer Academic Publishers: 2^{ed}.
- Teixeira de Mello, F., M. Meerhoff, Z. Pekcan-Hekim & E. Jeppesen, 2009. Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology* 54: 1202–1215.
- Zingel, P., H. Agasild, T. Nöges & V. Kisand, 2007. Ciliates are the dominant grazers on pico- and nanoplankton in a shallow, naturally highly eutrophic lake. *Microbial Ecology* 53: 134–142.
- Zingel, P. & J. Haberman, 2008. A comparison of zooplankton densities and biomass in Lakes Peipsi and Võrtsjärv (Estonia): rotifers and crustaceans versus ciliates. *Hydrobiologia* 599: 153–159.
- Wen, X., Y. Xi, F. Qian, G. Zhang & X. Xiang, 2011. Comparative analysis of rotifer community structure in five subtropical shallow lakes in east China: role of physical and chemical conditions. *Hydrobiologia* 661 (1): 303–316.
- Wetzel, R.G. & G.E. Likens, 2000. *Limnological analyses*. Springer-Verlag 3^a ed: 429p.

Anexos

Tabela 1: Intervalo (mínimo e máximo), média e desvio padrão das variáveis ambientais nas três áreas da Lagoa Mangueira nas quatro estações de 2010.

Variáveis ambientais	South	Center	North	Summer	Fall	Winter	Spring
Sólidos Suspensos Totais (mg.L ⁻¹)	4.0-12.5 (8.3±2.6)	7.5-20.0 (11.7±4.3)	2.5-27.5 (14.1±6.7)	9.0-20.0 (12.4±3.8)	2.5-21.5 (12.8±6.2)	5.5-16.5 (9.3±3.1)	4.0-27.5 (10.9±7.1)
Fósforo Total (mg.L ⁻¹)	0.01-0.04 (0.02±0.01)	0.02-0.04 (0.03±0.01)	0.02-0.05 (0.04±0.01)	0.02-0.05 (0.04±0.01)	0.01-0.03 (0.02±0.01)	0.01-0.05 (0.02±0.01)	0.01-0.05 (0.03±0.01)
Nitrogênio Total (mg.L ⁻¹)	0.2-0.5 (0.3±0.1)	0.1-0.6 (0.3±0.1)	0.1-0.6 (0.4±0.2)	0.3-0.6 (0.4±0.1)	0.3-0.5 (0.4±0.1)	0.2-0.3 (0.3±0.03)	0.1-0.6 (0.3±0.2)
NO ₃ (mg.L ⁻¹)	0.01-0.28 (0.10±0.08)	0.03-0.23 (0.09±0.05)	0.03-0.41 (0.11±0.10)	0.01-0.11 (0.05±0.03)	0.04-0.07 (0.06±0.01)	0.09-0.15 (0.11±0.02)	0.05-0.41 (0.18±0.11)
PO ₄ (ppm)	0.001-0.010 (0.007±0.004)	0.001-0.009 (0.007±0.003)	0.001-0.009 (0.007±0.003)	0.009-0.010 (0.009±0.0003)	0.001-0.002 (0.001±0.0005)	0.009-0.009 (0.009±0.0)	0.009-0.009 (0.009±0.0)
Clorofila <i>a</i> (µg.L ⁻¹)	1.5-7.6 (2.9±1.7)	2.4-8.5 (4.6±1.9)	0.8-9.1 (5.0±2.2)	3.6-9.1 (6.0±2.3)	0.8-5.2 (3.2±1.6)	2.0-8.1 (4.4±1.8)	1.5-5.7 (3.0±1.3)
Nível de água (m)	1.6-5.2 (3.0±1.5)	1.4-7.0 (4.0±2.2)	1.4-3.7 (2.8±0.7)	1.4-6.3 (3.0±1.7)	1.4-6.2 (2.9±1.6)	1.8-6.8 (3.5±1.6)	1.7-7.0 (3.5±1.7)
Transparência (m)	1.1-2.7 (1.6±0.6)	0.7-2.4 (1.3±0.5)	0.6-1.4 (0.9±0.3)	0.9-2.1 (1.3±0.4)	0.7-1.4 (1.0±0.2)	0.7-2.7 (1.8±0.8)	0.6-1.6 (1.1±0.3)
Temperatura (°C)	11.0-22.4 (18.0±4.4)	11.4-23.1 (18.6±4.6)	11.8-23.6 (18.9±4.7)	19.8-23.6 (22.3±1.3)	17.6-18.5 (17.9±0.3)	11.0-12.4 (11.6±0.5)	21.3-22.8 (22.1±0.6)
Condutividade (mS/cm)	0.26-0.36 (0.33±0.03)	0.31-0.38 (0.34±0.02)	0.28-0.38 (0.34±0.03)	0.31-0.35 (0.33±0.01)	0.36-0.38 (0.37±0.01)	0.26-0.31 (0.30±0.02)	0.33-0.35 (0.34±0.01)
pH	8.0-8.5 (8.2±0.2)	7.9-8.5 (8.2±0.2)	7.9-8.6 (8.2±0.3)	8.4-8.6 (8.5±0.1)	8.0-8.2 (8.1±0.1)	7.9-8.1 (8.1±0.1)	7.9-8.1 (8.0±0.1)
Potencial redox (mV)	83.3-194.0 (145.6±39.2)	85.7-179.4 (142.3±34.7)	96.3-167.3 (138.0±25.8)	148.1-194.0 (169.8±13.9)	118.9-172.3 (138.3±18.4)	83.3-110.2 (94.5±11.0)	156-178.6 (165.1±7.4)
Turbidez (NTU)	1.2-4.1 (2.7±0.8)	2.7-8.9 (5.0±1.9)	2.2-14.9 (7.1±3.5)	2.3-8.2 (4.4±1.9)	2.2-8.9 (5.5±2.5)	2.2-10.2 (5.4±2.9)	1.2-14.9 (4.4±4.2)
Oxigênio Dissolvido (mg.L ⁻¹)	8.3-11.8 (9.5±1.3)	8.5-11.8 (9.6±1.2)	8.5-11.9 (9.7±1.1)	8.6-9.8 (9.0±0.3)	9.1-9.6 (9.3±0.1)	10.7-11.9 (11.5±0.4)	8.3-8.8 (8.6±0.2)
Direção do Vento	5.0-18.0 (13.8±5.5)	5.0-29.5 (17.8±6.6)	7.0-23.0 (15.7±5.9)	18.0-18.0 (18.0±0.0)	5.0-29.5 (16.4±11.1)	7.0-18.0 (14.6±5.2)	14.0-14.0 (14.0±0.0)
Velocidade do Vento (m/s)	1.0-9.0 (3.3±3.2)	1.5-9.0 (3.5±2.6)	2.0-8.0 (4.3±2.3)	1.0-2.0 (1.7±0.5)	7.0-9.0 (7.9±0.9)	1.5-4.5 (2.2±1.3)	2.0-4.0 (3.0±0.9)
Nebulosidade	0.0-10.0 (2.5±4.5)	0.5-10.0 (5.1±4.6)	3.0-9.0 (6.9±2.4)	0.0-3.0 (1.3±1.3)	8.0-10.0 (9.4±0.9)	0.0-8.5 (2.9±4.1)	0.0-9.0 (5.7±4.3)
Precipitação (mm)	0.0-2.1 (0.5±0.9)	0.0-13.7 (2.5±5.3)	0.0-13.7 (3.4±6.2)	0.0-0.0 (0.0±0.0)	2.1-13.7 (8.5±6.1)	0.0-0.0 (0.0±0.0)	0.0-0.0 (0.0±0.0)
Insolação	0.0-10.8 (5.9±4.0)	0.0-10.8 (5.7±3.8)	0.9-10.8 (5.4±3.7)	10.8-10.8 (10.8±0.0)	0.0-0.9 (0.5±0.5)	4.2-7.0 (5.6±1.2)	5.6-5.6 (5.6±0.0)
Evaporação (mm)	2.8-4.2 (3.6±0.5)	0.9-4.2 (3.0±1.2)	0.9-4.2 (2.7±1.3)	4.2-4.2 (4.2±0.0)	0.9-3.8 (2.2±1.5)	2.2-2.8 (2.5±0.3)	3.5-3.5 (3.5±0.0)

Tabela 2: Análise de Correlação r de Pearson (com $p < 0,05$) das espécies com as variáveis ambientais.

	COD1	COD2	VMICR	CILI	DIFF	ANU	CON1	CON2	GAST	HEX	KCOC	KTEC	PLOE	ROTI	BOSD	COP	NAU
SST																	
TP	0.51	0.43	-0.53		0.47	-0.34				0.34	-0.37						0.37
TN																	
NO ₃							-0.38										
PO ₄	0.33					-0.56											
Chlra	0.39	0.40			0.63					0.35							0.51
Prof																	
Secchi			0.57	0.40				0.62	0.43		0.61						
Temp			-0.53				0.35				-0.48						
Cond				-0.35													
pH	0.44	0.42			0.62		0.68			0.39			0.43		0.36		0.61
ORP	0.43		-0.42				0.39				-0.49		0.42				
Turb														0.34			
DO			0.49					0.34			0.49	0.34					
WD						-0.43											0.34
WV						0.57	-0.39										
Nebul						0.38	-0.45	-0.38							-0.36		-0.35
Precip																	0.48
Insol	0.50				0.44	-0.48	0.65								0.44		0.50
Evapor	0.34						0.48						0.44		0.34	-0.39	

(COD1 = *Codonella* sp1; COD2 = *Codonella* sp2; VMICR = *Vorticella microstoma*; CILI = Ciliado NI; DIFF = *Diffugia oviformis*; ANU = *Anuraeopsis cf. coelata*; CON1 = *Conochilus* sp1; CON2 = *Conochilus* sp2.; GAST = *Gastropus* sp.; HEX = *Hexarthra* sp.; KCOC = *Keratella cochlearis*; KTEC = *Keratella cochlearis var. tecta*; PLOE = *Ploesoma lenticulare*; ROTI = Rotífero NI; BOSD = *Bosminopsis deitersi*; COP = Copepodito Cyclopoida; NAU = Náuplio). Abreviatura das variáveis ambientais: ver Tabela 1.

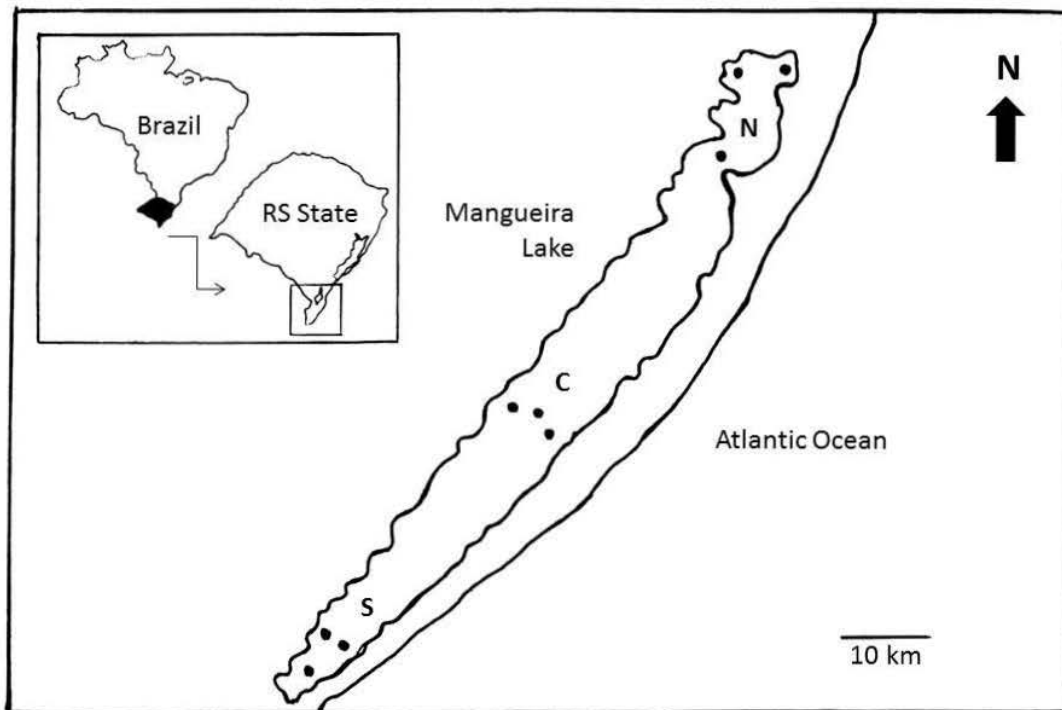


Figura 1: Lagoa Mangueira (extremo sul do Brasil) e pontos de amostragem (S = Área Sul; C = Área Centro; N = Área Norte).

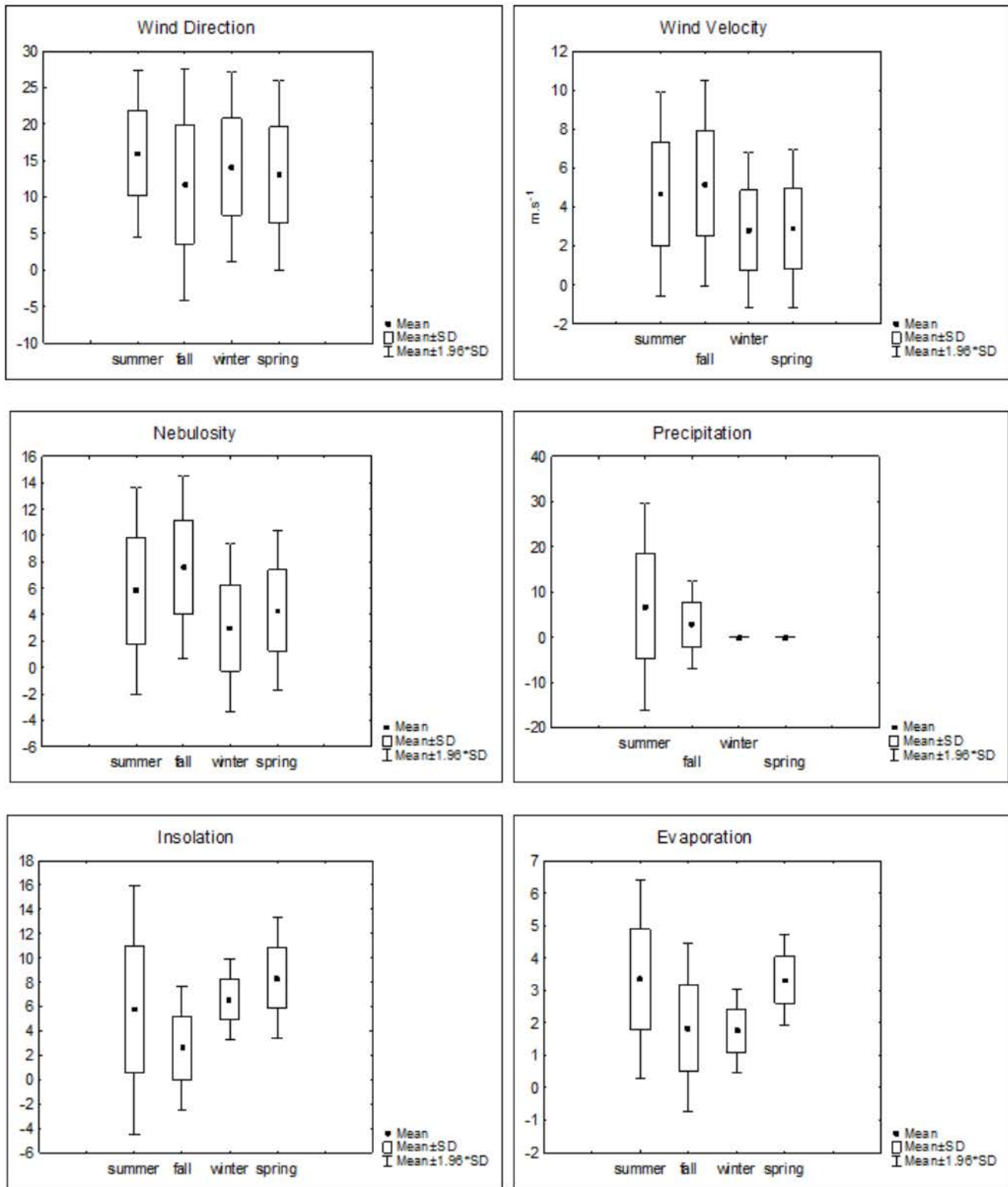


Figura 2: Variação dos dados meteorológicos na semana anterior a coleta para cada estação.

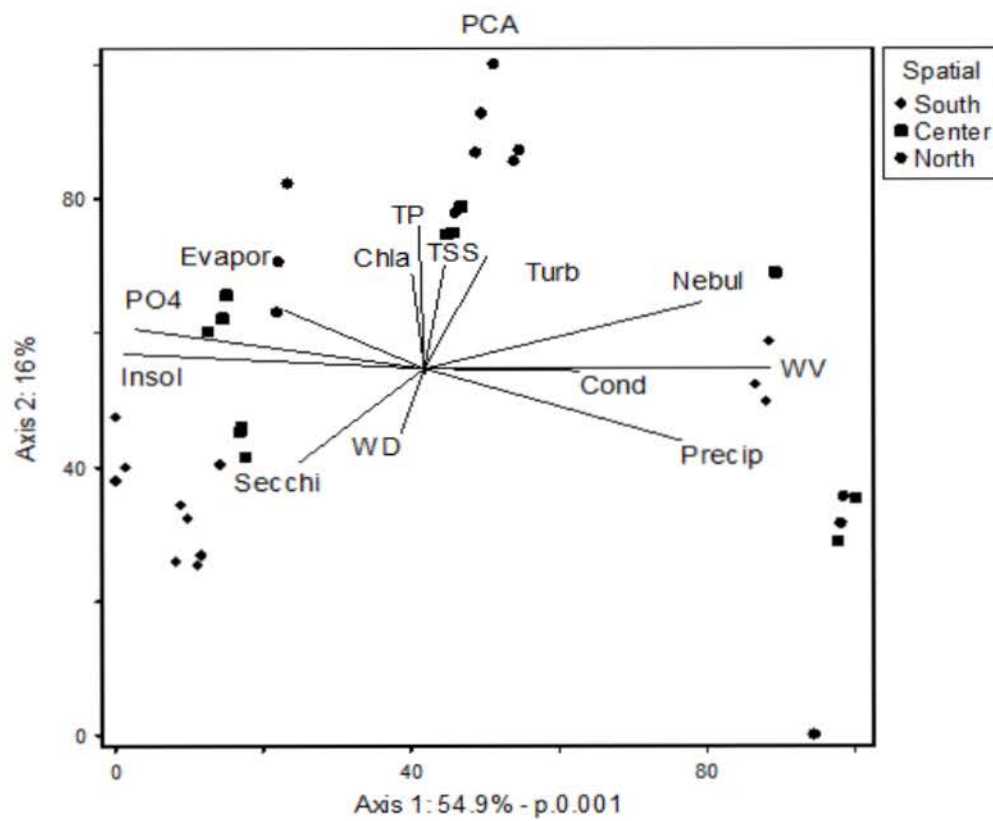
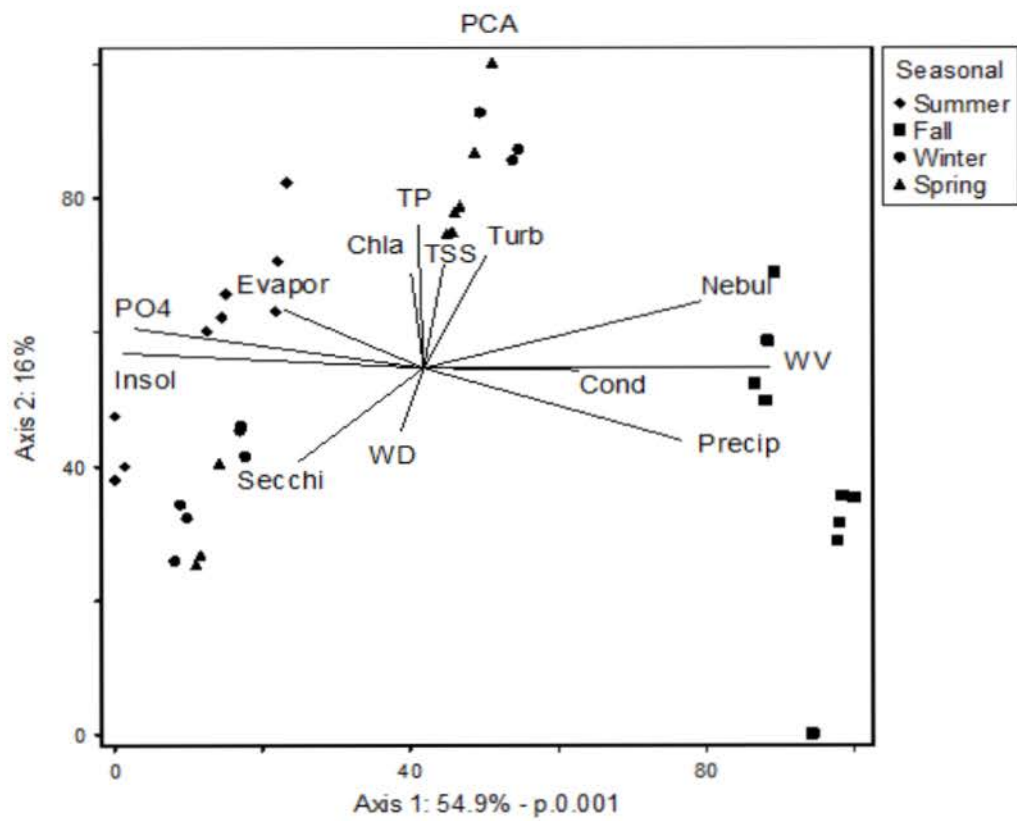


Figura 3: Análise de Componentes Principais das variáveis ambientais em escala sazonal e espacial.

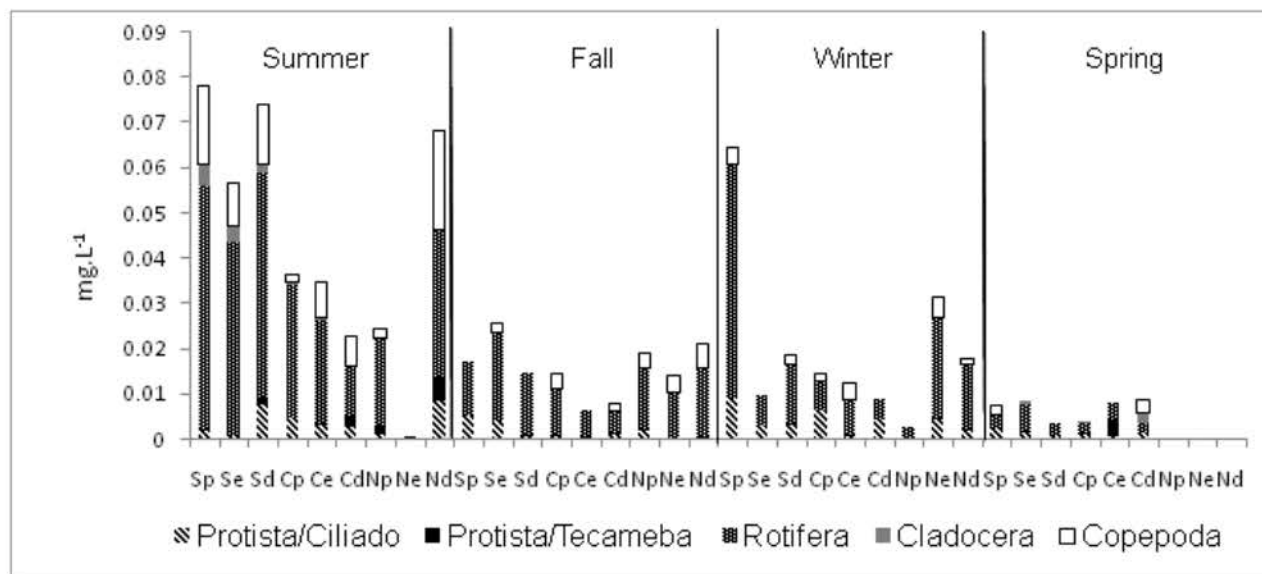
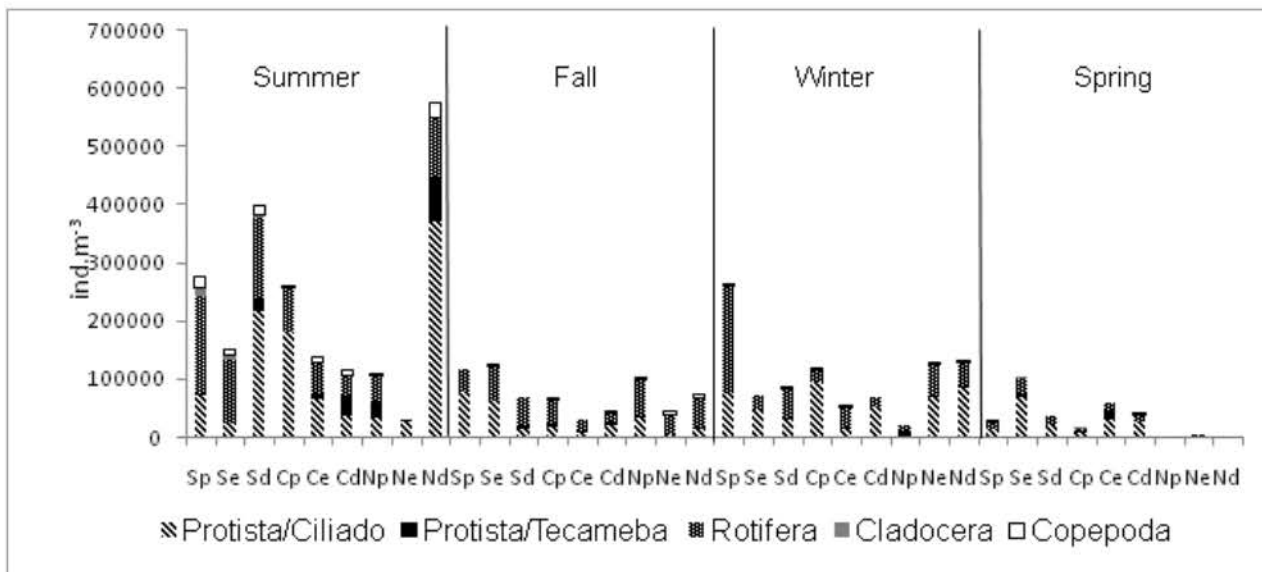


Figura 4: Distribuição espacial e sazonal dos grupos do zooplâncton (S=Sul, C=Centro, N=Norte, p = zona pelágica, e = margem esquerda/oeste, d = margem direita/leste).

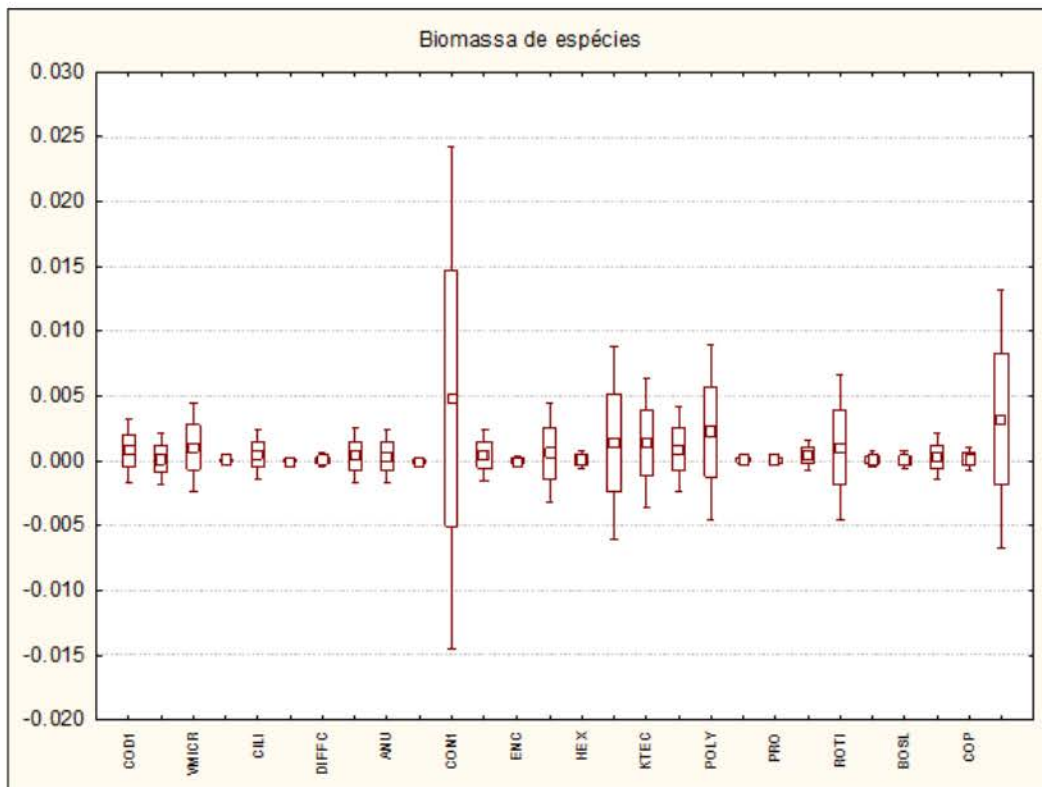
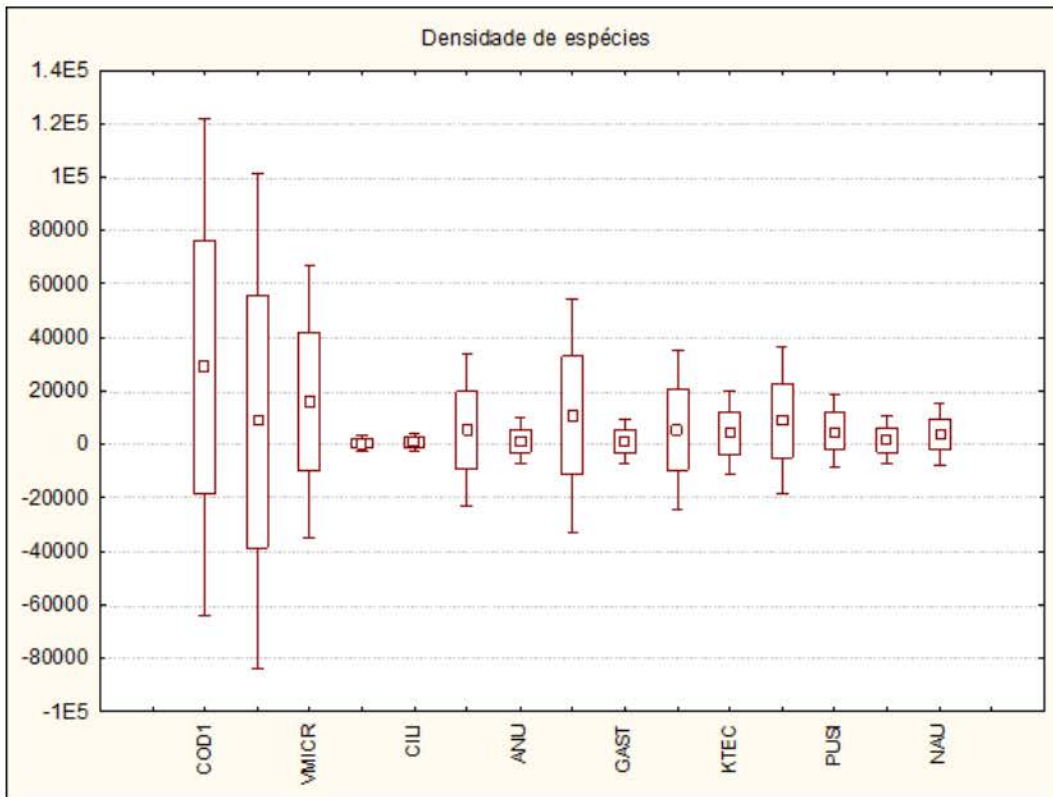


Figura 5: Variação da densidade e biomassa de espécies com valores >5% (COD1 = *Codonella* sp1, COD2 = *Codonella* sp2, VMICR = *Vorticella microstoma*, VORT = *Vorticella* sp., CILU = Ciliado NI, DIFF = *Diffugia oviformis*, ANU = *Anuraeopsis cf.coelata*, CON1 = *Conochilus* sp1, ENC= *Encentrum* sp., HEX= *Hexarthra* sp., PRO= *Proales* sp., BOSL= *Bosmina longirostris*, COP= Copepodito Cyclopoida, GAST = *Gastropus* sp., KCOC = *Keratella cochlearis*, KTEC = *Keratella cochlearis* var. *tecta*, POLY = *Polyarthra* sp., PUSI = *Trichocerca pusilla*, ROTI = Rotífero contraído NI, NAU = Náuplio).

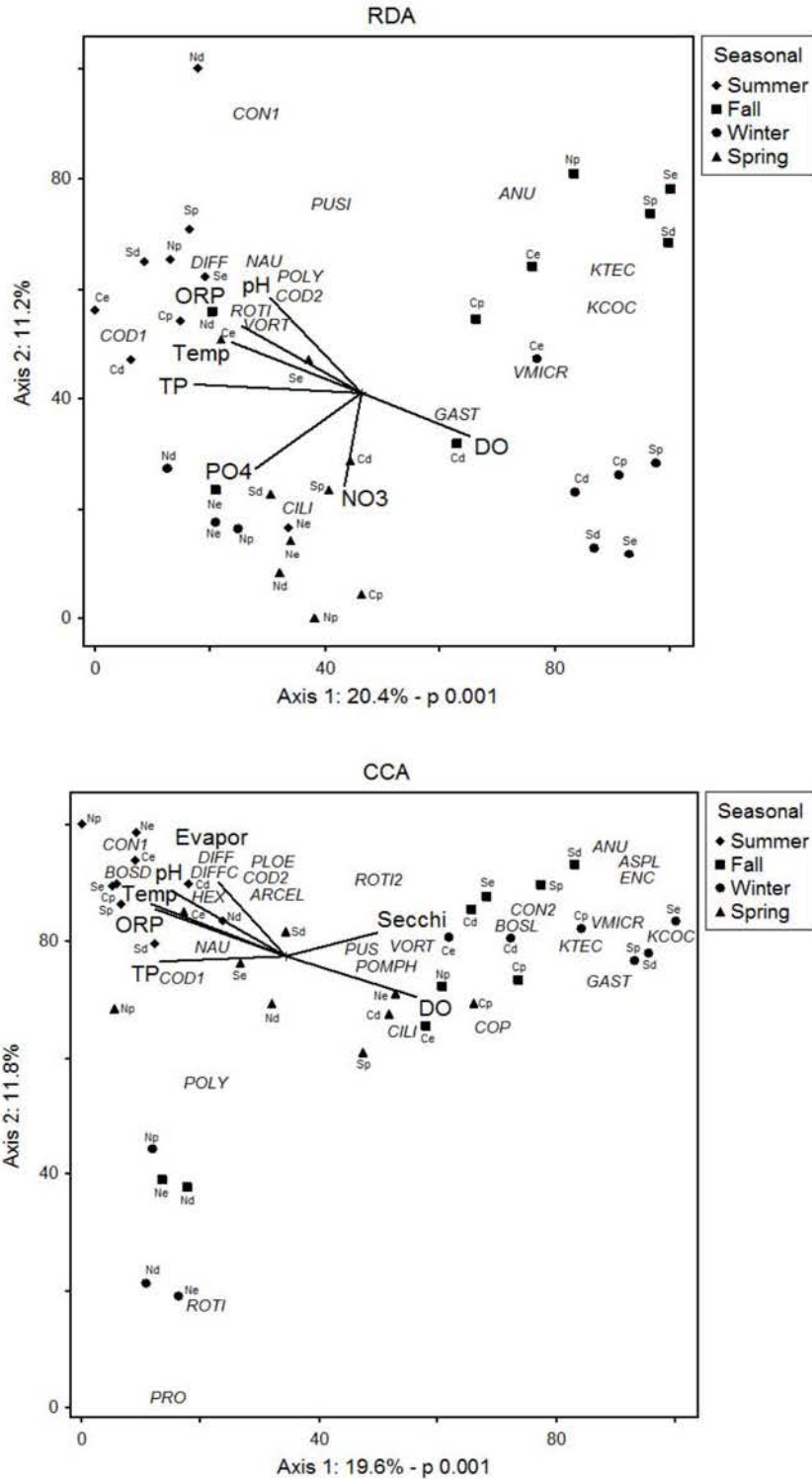


Figura 6: Diagramas de Ordenação da Análise de Redundância das espécies com densidade acima de 5% com os dados abióticos e Análise de Correspondência Canônica das espécies com biomassa acima de 5% com os dados abióticos (ORP = Potencial redox; Temp = Temperatura; TP = Fósforo Total; PO4 = Fósforo Solúvel Reativo; NO3 = Nitrato; DO = Oxigênio Dissolvido; Evap = Evaporação; ARCEL = *Arcella vulgaris*; ASPL = cf. *Asplanchna*; DIFFC = *Diffugia claviformis*; POMPH = *Pompholix* sp.; ROTI 2 = Rotífero Contraído N2). Abreviatura das demais espécies e unidades amostrais: ver legendas Tab. 2, Fig.5 e Fig.4, respectivamente.