

UNIVERSIDADE DO VALE DO RIO DOS SINOS - UNISINOS
UNIDADE ACADÊMICA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
NÍVEL MESTRADO

DAIANE VENDRAMIN

A PRESENÇA DE PEIXES ANUAIS INFLUENCIA O BANCO DE PROPÁGULOS
DORMENTES DE INVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM ÁREAS ÚMIDAS
INTERMITENTES?

São Leopoldo
2017

Daiane Vendramin

A PRESENÇA DE PEIXES ANUAIS INFLUENCIA O BANCO DE PROPÁGULOS
DORMENTES DE INVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM ÁREAS ÚMIDAS
INTERMITENTES?

Dissertação apresentada como requisito parcial
para obtenção do título de Mestre em Biologia,
pelo Programa de Pós-Graduação em Biologia
da Universidade do Vale do Rio dos Sinos -
UNISINOS

Área de Concentração: Diversidade e Manejo
de Vida Silvestre

Orientadora: Profa. Dra. Cristina Stenert Maltchik Garcia

São Leopoldo

2017

V453p

Vendramin, Daiane

A presença de peixes anuais influencia o banco de propágulos dormentes de invertebrados aquáticos em áreas úmidas intermitentes? / por Daiane Vendramin– 2017.

53 f. : il. ; 30 cm.

Dissertação (mestrado) — Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Programa de Pós-graduação em Biologia, São Leopoldo, RS, 2017.

“Orientadora: Dra. Cristina Stenert Maltchik Garcia.”

1. Predação. 2. Diapausa. 3. Ovos efípias. 4. Microcrustáceos I. Título.

CDU: 573

Catálogo na Publicação:
Bibliotecário Alessandro Dietrich - CRB 10/2338

Daiane Vendramin

A PRESENÇA DE PEIXES ANUAIS INFLUENCIA O BANCO DE PROPÁGULOS
DORMENTES DE INVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM ÁREAS ÚMIDAS
INTERMITENTES?

Dissertação apresentada como requisito parcial
para obtenção do título de Mestre em Biologia,
pelo Programa de Pós-Graduação em Biologia
da Universidade do Vale do Rio dos Sinos -
UNISINOS

Aprovada em 21 / 02 / 2017

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Cristina Stenert Maltchik Garcia – UNISINOS

Profa. Dra. Ana Maria Leal – Zanchet - UNISINOS

Prof. Dr. Alexandre Arenzon - UFRGS

DEDICO À MÃE RAINHA E
VENCEDORA TRÊS VEZES
ADMIRÁVEL DE SCHOENSTATT,
AO TEMPO E À SAUDADE.

AGRADECIMENTOS

Agradecer é demonstrar gratidão e sou eternamente grata por este momento:

- Aos meus pais, Roque e Nita, que sempre sonham os meus sonhos comigo;
- Ao Gio, minha verdadeira vocação, pelo seu companheirismo, amor e compreensão;
- Aos meus familiares, por entenderem minha ausência e sempre me apoiarem, hoje em especial ao meu herói Aldo, que me acompanha em lembranças;
- Aos professores Leonardo e Cristina, pela oportunidade, por me ensinarem a fazer pesquisa e por acreditarem no meu trabalho;
- À Camila Spaniol Klagenberg e a Marina Ramos Provensi, ao qual tive a honra de ensinar o pouco que sei e aprender muito mais, também por toda a dedicação e entusiasmo para com o meu trabalho;
- Aos amigos que cativei;
- A todos do LECEA e LEMIA;
- À Raquel Fontoura Freiry e a Fernanda Mara Esquinatti por me auxiliar a trabalhar com os propágulos dormentes;
- Ao João Alberto Leão Braccini por me auxiliar na identificação dos microturbelários;
- Ao Francisco Diogo Rocha Sousa por me auxiliar na identificação dos cladóceros;
- À professora Norma Luiza Würdig por seu carinho e auxílio na identificação dos ostracodes;
- Às irmãs Filhas da Imaculada Conceição de Buenos Aires, pelo acolhimento e oportunidade de ter um lar e uma família em São Leopoldo;
- A todos os colegas, corpo docente, funcionários e coordenação do PPG em Biologia da UNISINOS;
- Por todas as orações e pensamentos positivos.

RESUMO

Áreas úmidas têm elevada importância devido aos seus serviços ecossistêmicos. Os solos secos das áreas úmidas intermitentes acumulam uma variedade de estruturas dormentes que adotam estratégias de sobrevivência frente a estímulos ambientais adversos. Essas estratégias dão origem a um banco de propágulos dormentes, que no início do ciclo hidrológico se torna fonte de alimento, para colonizadores tardios dando origem a importantes relações tróficas, como por exemplo, a predação. Os efeitos da predação são diversos e podem diminuir ou elevar a diversidade da comunidade zooplanctônica local. Assim, o objetivo geral deste trabalho foi avaliar a influência da presença de peixes anuais predadores na estrutura e emergência do banco de propágulos dormentes de invertebrados aquáticos em áreas úmidas intermitentes. Para tanto, foram selecionadas 8 áreas úmidas do entorno do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, sendo que em quatro delas os peixes anuais estão presentes. O sedimento seco de cada área úmida foi peneirado e homogeneizado para a realização de dois procedimentos distintos. No primeiro deles, uma subamostra de cada área úmida foi flotada e, no segundo, uma subamostra foi incubada e parâmetros de fotoperíodo, temperatura e oxigênio controlados durante 36 dias. Os resultados rejeitam as duas hipóteses deste trabalho, ou seja, a densidade de estágios dormentes foi similar entre as áreas ($U = 10$, $df=1$, $p = 0,564$) e não houve variação no tamanho corporal dos invertebrados aquáticos nas áreas sob pressão de predação de peixes anuais ($\chi^2 = 0,555$, $df=3$). A riqueza ($F_{1,6} = 0,040$, $p=0,849$), abundância ($F_{1,6} = 0,692$, $p=0,437$), e composição ($r^2 = 0,069$, $p = 0,827$) de espécies foi similar entre as áreas úmidas. No entanto, houve diferença no incremento temporal da abundância entre táxons, bem como determinadas espécies estão mais relacionadas com certas áreas. Os resultados devem ser interpretados tendo-se em consideração que a eclosão de ovos efípias em experimentos controlados elimina outros fatores relevantes e presentes em ambientes naturais, tais como fatores abióticos relacionados com luminosidade, temperatura e salinidade, bem como diversas interações bióticas. Assim, o estudo com bancos de propágulos dormentes oferece informações acerca da comunidade de invertebrados aquáticos, mas ainda carece de esforços que ampliem a compreensão de suas respostas frente aos diferentes estímulos ambientais.

Palavra-chave: Predação; diapausa; ovos efípias; microcrustáceos

ABSTRACT

Wetlands play an important role due to its ecosystem services. The dry soils from intermittent wetlands accumulate a variety of dormant structures that adopt survival strategies against adverse environmental conditions. These strategies ensure the survival of the dormant propagule bank at the beginning of the hydrological cycle, allowing this bank to act as food source for late colonizers, which support the establishment of important trophic relationships, such as predation. The effects of predation are diverse and may both diminish or elevate the diversity of the local zooplankton community. Thus, the general objective of this work was to evaluate the influence of the presence of annual predatory fish over the structure and emergence of the dormant propagule bank of aquatic invertebrates in intermittent wetlands. Therefore, it was selected 8 wetlands from the surroundings of the Lagoa do Peixe National Park, four of them with the presence of annual fishes. The dry sediment of each wetland was sieved and homogenized in order to perform two different procedures. In the first one, a sub-sample of each wetland was floated and, in the second step, a sub-sample was incubated and parameters as photoperiod, temperature and oxygen were controlled for 36 days. The results reject the two hypotheses of this work, in other words, the density of dormant stages was similar between the areas ($U = 10$, $df = 1$, $p = 0.564$) and there was no variation in body size of aquatic invertebrates in areas under predation pressure from annual fish ($\chi^2 = 0.555$, $df = 3$). The species richness ($F_{1,6} = 0.040$, $p = 0.849$), abundance ($F_{1,6} = 0.692$, $p = 0.437$) and composition ($r^2 = 0.069$, $p = 0.827$) was similar among wetlands. However, there was difference in the temporal increase of abundance among taxa, as well as certain species are more related to certain areas. These results should be interpreted taking into account that the eclosion of ephippial eggs in controlled experiment conditions eliminates others relevant factors that occurs in natural environments, such as abiotic factors related to luminosity, temperature and salinity, as well as several biotic interactions. Then, the study with dormant propagule banks offers information about the aquatic invertebrate community, but there is still a lack of effort in order to increase the understanding of their responses to different environmental conditions.

Keywords: Predation; diapause; ephippial eggs; microcrustaceans

SUMÁRIO

1.APRESENTAÇÃO.....	6
2 REFERENCIAL TEÓRICO.....	7
2.1 Áreas Úmidas Intermitentes.....	7
2.2 Banco de Propágulos Dormentes.....	9
2.3 Predação.....	11
3 ARTIGO: A PRESENÇA DE PEIXES ANUAIS INFLUENCIA O BANCO DE PROPÁGULOS DORMENTES DE INVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM ÁREAS ÚMIDAS INTERMITENTES?	20
3.1 Resumo	20
3.2 Abstract.....	21
3.3 Introdução	22
3.4 Material e Métodos.....	24
3.4.1 Área de Estudo	24
3.4.2 Delineamento Amostral	25
3.4.2.1 Amostragem do Sedimento.....	26
3.4.2.2 Procedimentos em Laboratório.....	27
3.4.3 Análise de Dados	29
3.5 Resultados	30
3.6 Discussão	39
3.7 Considerações Finais	43
3.8 Referências	43
3.9 Anexos.....	50

1 APRESENTAÇÃO

A estrutura desta dissertação está dividida em duas partes: um referencial teórico abordando os principais tópicos que envolvem as áreas úmidas, o banco de propágulos dormentes de invertebrados aquáticos e a relação trófica de predação estabelecida com o banco de propágulos dormentes; um artigo científico contemplando o estudo sobre essas relações tróficas em áreas úmidas intermitentes no entorno do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, Rio Grande do Sul, Brasil.

A metodologia aqui empregada visa avaliar a influência da presença de peixes anuais predadores na estrutura e emergência do banco de propágulos dormentes de invertebrados aquáticos em áreas úmidas intermitentes. A partir desse objetivo, as hipóteses tratam do aumento da indução da dormência de invertebrados aquáticos, especialmente de espécies zooplanctônicas, e da influência sobre a diminuição do tamanho corporal dessas espécies, ambas por efeito da presença de peixes anuais.

Tendo-se em vista a publicação dos resultados deste estudo, a formatação do artigo científico foi baseada nas normas do periódico *Journal of Plankton Research* (Oxford Journals), cujo escopo e relevância se enquadram nos objetivos dessa dissertação.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Áreas Úmidas Intermitentes

Áreas úmidas são designadas como ecossistemas aquáticos cuja influência da água não é absoluta, sendo melhor descritas pelo termo, em inglês, *wetlands* (Maltchik, 2003). Pela sua estrutura biológica e abiótica variar ao longo do tempo, e por ser influenciada por aspectos climáticos de grande dinamismo, várias definições de áreas úmidas foram propostas. Sob um prisma ecológico, as áreas úmidas surgem com inundações que produzem solos dominados por processos anaeróbios e cuja biota local deve se adaptar para tolerar as inundações (Keddy, 2000).

Um importante marco histórico no que diz respeito a discussão sobre áreas úmidas trata-se do ano de 1971 na Convenção de Ramsar. Este encontro ocorreu em virtude da preocupação, ainda naquela década, sobre as ameaças que as áreas úmidas estavam sofrendo. Este tratado intergovernamental ocorrido na cidade iraniana de Ramsar, serviu para ações nacionais e cooperação internacional, entrando em vigor em 1975. Até os dias atuais é o único tratado global sobre meio ambiente que discute sobre um ecossistema em particular, apesar de conter generalidades e iniciativas isoladas (Ramsar, 2013). Áreas úmidas são consideradas ecossistemas de elevada produtividade e diversidade biológica. Por tal, fica evidente a necessidade de sua proteção, que se estende por uma gama variada de espécies, incluindo mamíferos, répteis, anfíbios, aves, peixes, invertebrados e diversificada flora (Mitsch e Gosselink, 2000; Getzner, 2002; Ramsar, 2013).

O Ministério do Meio Ambiente definiu essas áreas como provedoras de inúmeros serviços ecológicos para a flora e fauna, bem como para o bem estar de populações humanas, caracterizando-as como portadoras de elevado valor econômico, cultural e recreativo (MMA, 2003; Greene *et al.*, 2015). Melhor especificando, tratam-se de serviços ecológicos como armazenamento de água, equilíbrio da vazão de rios e córregos, recarga de águas subterrâneas, retenção de sedimentos, purificação de água, regulação de microclimas, recreação e ecoturismo, criação de peixes e produção agrícola (Junk *et al.*, 2013). Entretanto, as áreas úmidas são frequentemente alvo da ação humana, que avança sobre as mesmas por ação de agricultura, centros urbanos e diversas formas de poluição. A estreita relação entre áreas úmidas e seu hidroperíodo gera risco adicional devido às mudanças climáticas globais, capazes de alterar os ciclos naturais e, assim, as inundações e a sua frequência (Gibbs, 2000; Cobelas *et al.*, 2005; Angeler *et al.*, 2007).

No Brasil estão instituídos 11 locais que integram a “lista de áreas úmidas de importância internacional”, e se estendem por mais de 6 milhões de hectares, sendo importantes por sua dimensão e riqueza (20% do território nacional) (Junk *et al.*, 2013). Além do Brasil, que aderiu em 1993, são signatários da Convenção de Ramsar outras 162 nações, resultando em 197 milhões hectares (Ramsar, 2013). Por sua extensão territorial, as áreas úmidas apresentam ampla variação climática e fisiogeográfica que, por sua vez, origina grande diversidade de áreas úmidas com diferentes características. Dentre tantos fatores, pode-se citar principalmente o tipo de solo, a fonte hídrica, a geologia e altitude como importantes para determinar a estrutura e dinâmica das comunidades biológicas nessas áreas (Maltchik *et al.*, 2004).

Cerca de metade das áreas úmidas da América do Sul estão em território brasileiro (Gomes e Magalhães, 2004), totalizando mais de 3 mil unidades inventariadas, com tamanho médio inferior a 1 km², perfil esse obtido como consequência direta da fragmentação gerada pela expansão agrícola, sobretudo em função da elevada área de cultivo de arroz (Gibbs, 2000; Maltchik, 2003). Em se tratando do sul do Brasil, estudos recentes apontam que restam apenas 10% das áreas úmidas originais e isso decorre, em parte, pelo Rio Grande do Sul ser o maior produtor nacional de arroz irrigado (Maltchik, 2003; Gomes e Magalhães, 2004).

O tamanho reduzido de algumas áreas úmidas resulta em altos valores de perímetro/área, o que por sua vez aumenta a interação com a matriz adjacente por meio de materiais, organismos e fluxo energético. Dessa forma, perturbações nessa matriz podem afetar a composição das comunidades bióticas e estrutura trófica das áreas úmidas (Maltchik, 2003). Eis mais um dos motivos para aumentar os esforços de conservação das áreas úmidas.

Portanto, a compreensão de nossa responsabilidade para com os ecossistemas associados a essas áreas é fundamental (Gomes e Magalhães, 2004). Apesar de somarem apenas 5% da cobertura terrestre, aproximadamente 24% da produção mundial e 40% da diversidade de espécies pertencem às áreas úmidas (Williams, 1993; Gibbs, 2000). Apesar da falta de dados precisos, estima-se que metade delas, em nível global, já foram perdidas, e isso é válido como afirmação para vários biomas, já que cerca de 30% das áreas úmidas ocorrem nos trópicos, 24% em regiões subtropicais, 12% em regiões temperadas e 30% na região boreal (Dugan, 1993; Mitsch e Gosselink, 2000; Carvalho e Ozorio, 2007; Batzer e Sharitz, 2014).

Em virtude da duração do período de inundação das áreas úmidas, suas características derivam diretamente da extensão do hidropérido, que deve ser suficientemente longo para o estabelecimento de solos hídricos e, assim, capaz de sustentar organismos aquáticos (Tiner,

1999). As áreas úmidas podem ser permanentes ou intermitentes, sendo estas especialmente vulneráveis, haja vista a pequena profundidade, tamanho comumente reduzido e pelo fato de conviverem com secas durante parte do ano (Williams, 2006). Pode-se definir hidroperíodo como a ocorrência periódica ou regular de cheias, dependente principalmente do balanço hídrico e topografia do local. A disponibilidade de nutrientes, salinidade do solo, níveis de pH e condições do sedimento são influenciadas pelo balanço hídrico, e isso altera a resposta da biota local em termos de produtividade e riqueza (Marques *et al.*, 2013).

Ainda sobre as áreas úmidas intermitentes, estas são caracterizadas por se manterem secas por até oito meses ao ano, e o estudo sobre o hidroperíodo (incluindo-se flutuações do nível de água) pode contribuir para a compreensão da história de vida de muitos organismos, da dinâmica de populações e comunidades, apresentando importantes informações sobre espécies com atributos evolutivos que os tornam capazes de suportarem distintas condições de estresse hídrico (Maltchik, 1999; Maltchik *et al.*, 2004; Williams, 2006).

2.2 Banco de Propágulos Dormentes

Os solos secos de áreas úmidas intermitentes, mesmo que aparentemente desprovidos de vida, acumulam certa variedade de estruturas dormentes (invertebrados e sementes de plantas). Neste ambiente, espécies de invertebrados aquáticos necessitam resistir ou se dispersar durante períodos secos (Brendonck e De Meester, 2003). Ao contrário dos insetos, por exemplo, que possuem capacidade de dispersão ativa, poríferos, rotíferos, cnidários, nematódeos, moluscos, tardígrados, microcrustáceos, platelmintos e anelídeos fazem uso de adaptações morfológicas e fisiológicas a fim de suportar o estresse hídrico (Ruppert e Barners, 1996; Jenkins *et al.*, 2003; Valk, 2006). Em virtude da fase seca imposta pelo regime do hidroperíodo, as áreas úmidas exigem que os organismos sobrevivam à fase escassa em água, ou seja, alterem o comportamento, morfologia e até mesmo a história de vida, visando assim a manutenção de seu genótipo e persistência das populações (Santangelo, 2009).

A estratégia da dormência aparenta ser a mais utilizada por invertebrados em prol da sobrevivência, em áreas úmidas temporárias. Além disso, pode ser adotada não só em resposta às variações na disponibilidade hídrica, mas também em resposta à variações no pH do meio, salinidade, profundidade do nível de água e, predominantemente, em virtude da reduzida concentração de oxigênio dissolvido na água, bem como severas alterações na temperatura (Wiggins *et al.*, 1980; Valk, 2006; Sipaúba-Tavares *et al.*, 2014).

Por definição, bancos de ovos são formados por propágulos dormentes ou estruturas similares com caráter de resistência por parte de invertebrados aquáticos, constituindo-se como reserva ecológica evolutiva fundamental (Gaikwad *et al.*, 2008). A intensidade e os estímulos necessários para a produção de ovos variam entre espécies e entre populações da mesma espécie (Brendonck e De Meester, 2003). Dois mecanismos de dormência são, em geral, adotados por invertebrados aquáticos: 1) quiescência e 2) diapausa, sendo ambas dependentes de fatores ambientais. A dormência ainda pode ser influenciada por fatores exógenos (e.g. mudança de temperatura e fotoperíodo, escassez de alimento ou incremento da predação) ou endógenos (e.g. idade reprodutiva e qualidade do genótipo) (Ruppert e Barners, 1996; Alekseev *et al.*, 2007; Santangelo, 2009; Acuña *et al.*, 2015).

A quiescência em particular consiste em forma de hibernação onde os organismos produzem secreção que envolve o seu corpo, processo esse interrompido quando as condições ambientais são favoráveis (Wiggins *et al.*, 1980; Euliss e Mushet, 1999). Por outro lado, a diapausa consiste na formação de ovos de resistência (com alto custo energético, liberados isoladamente ou envoltos por efípios) oriundos de reprodução sexuada, que se acumulam no substrato e assim permanecem, até mesmo por muitos anos (Santangelo, 2009). Prova disso são os ovos de resistência encontrados com idades estimadas de décadas e até mesmo séculos (Hairston, 1996; Cáceres, 1998). Entretanto, o processo de dormência por diapausa exige período prévio onde deve ser acumulada uma reserva de recursos que garanta o sucesso final da estratégia (Hahn e Delinger, 2007).

A diapausa, em especial, tem seus padrões influenciados pela duração do hidroperíodo e, por tal, tem sido estudada juntamente com suas implicações ecológicas e evolutivas. Em áreas de dimensões reduzidas, predominantes no sul do Brasil, as áreas úmidas são geralmente rasas e, dessa forma, altamente suscetíveis ao aquecimento rápido, o que pode levar os invertebrados a entrarem em diapausa prematuramente, diminuindo a contribuição do seu genótipo para gerações futuras em populações ativas. Ao contrário, mudanças tardias podem não permitir tempo suficiente para a formação final dos ovos, assim colocando em risco a capacidade de restabelecimento futuro da população (Santangelo, 2009).

Quando são novamente inundadas, as áreas úmidas possibilitam que o banco de propágulos dormentes dê origem a uma diversa e funcionalmente importante comunidade, onde os organismos emergidos se constituem em fundamental fonte alimentar para colonizadores tardios como anfíbios, peixes e aves (Jenkins e Boulton, 2007). Embora ainda não se conheça o estímulo responsável pela quebra de dormência, há indícios de que não deve ser o mesmo para todas as espécies e todos os ovos, e fatores abióticos devem ser relevantes

(De Meester *et al.*, 1998; Santangelo, 2009). Rotíferos, cladóceros, anostracas e copépodes, por exemplo, adotam a diapausa, enquanto a quiescência é utilizada por rotíferos e copépodes (Ricci, 2001; Schroder, 2005; Santangelo, 2009).

A composição e distribuição das comunidades de invertebrados aquáticos variam tanto espacialmente como temporalmente. Assim, distintos métodos de amostragem devem ser previstos de acordo com cada comunidade, visando determinar sua composição e riqueza (Valk, 2006). Em geral, os estudos com bancos de ovos avaliam a composição e a densidade, juntamente com sua potencial contribuição para o restabelecimento da comunidade zooplanctônica ativa (Santangelo, 2009). A densidade de ovos dormentes nas áreas úmidas pode variar de 10^3 até 10^5 ovos por m^2 (Brendonck e De Meester, 2003).

O banco de propágulos dormentes já foi motivo de estudo para diferentes grupos de invertebrados, tais como Chironomidae (Danks, 1987), Copepoda (Dahms, 1995), ovos efípias de Cladocera (Dodson e Frey, 2001), bem como outros grupos de invertebrados (Thorp e Covich, 2001). Já foram desenvolvidos trabalhos em lagoas (Medland e Taylor, 2001), estuários (Marcus *et al.*, 1994) e áreas úmidas com matriz de planícies de inundação (Jenkins e Boulton, 2007). No Brasil, pode-se citar trabalhos que contemplam a região do semi-árido (Crispim e Watanabe, 2001), planície de inundação do alto Rio Paraná (Palazzo *et al.*, 2008), reservatórios (Maia-Barbosa *et al.*, 2003) e áreas úmidas utilizadas para o cultivo de arroz irrigado (Stenert *et al.*, 2009; Rolon e Maltchik, 2010; Ávila *et al.*, 2015).

2.3 Predação

Os predadores de topo de cadeia influenciam a abundância, diversidade e biomassa de níveis tróficos mais baixos (*top-down*) (Hammill *et al.*, 2015). Em áreas pequenas, homogêneas e isoladas, os predadores podem reduzir a abundância de suas presas e indiretamente facilitar o estabelecimento de outras espécies (Brooks e Dodson, 1965; Carpenter e Kitchell, 1993). Dessa forma, os efeitos da predação são diversos, podendo diminuir ou elevar a diversidade local (Proulx e Mazumder, 1998; Walseng *et al.*, 2015).

Se a predação exerce maior pressão sobre a espécie-chave, então esta interação gera fortes efeitos sobre a estrutura trófica (Brooks e Dodson, 1965; Carpenter e Kitchell, 1993). Alternativamente, se as espécies indiretamente facilitadas compensarem a produção das espécies-chave, então a predação causa alteração na composição de espécies, mas sem afetar a biomassa dos níveis tróficos mais baixos (Persson, 1999).

Quando se fala em condições ambientais favoráveis, fatores como disponibilidade de alimento, fotoperíodo, temperatura, hidroperíodo e interações ecológicas (Stibor, 1992; Chaparro *et al.*, 2015) devem ser considerados. Maior disponibilidade de alimentos representa acréscimo de aptidão da espécie (Ślusarczyk, 2001, estudando *Daphnia*). Já a temperatura é um fator ambiental que influencia na dinâmica da comunidade de invertebrados aquáticos como um todo, porém, juntamente com os demais, apresenta menor influência do que a presença de predadores na comunidade (Iglesias *et al.*, 2011).

Sabe-se que condições adversas induzem, obrigatoriamente, a formação de períodos inativos em invertebrados aquáticos (Pijanowska e Stolpe, 1996). O estímulo inicial da diapausa é reconhecido como sendo dependente do fotoperíodo e concentração populacional (Stross, 1987; Kleiven *et al.*, 1992), contudo, recentemente foi reconhecido que estímulos de natureza química são associados com a predação por peixes (Pijanowska e Stolpe, 1996) sendo, no entanto, questão ainda aberta e que demanda esforços de pesquisa (Ślusarczyk, 1999).

A produção de ovos, na diapausa, por *Daphnia magna*, estimulada por substâncias exaladas por peixes predadores, pode ser caracterizada como resposta anti-predação que visa garantir a proteção do genoma em períodos com alto risco de predação (Ślusarczyk, 1999). O desenvolvimento de sistemas sensoriais químicos auxilia, também, em aspectos como a habilidade em procurar alimento e deslocamento do indivíduo (Boersma *et al.*, 1998). A comunidade zooplânctônica encontra dois tipos de predadores no ambiente: peixes com preferências alimentares por indivíduos maiores e invertebrados que predam indivíduos menores (Gliwicz e Pijanowska, 1989). Os mecanismos anti-predação, usados pelo zooplâncton, são diferentes em cada caso, e aqueles adequados contra peixes não são os mesmos usados contra invertebrados predadores, e vice-versa (Ślusarczyk, 1999).

O estímulo químico é feito por duas vias: através de cairomônios (substâncias voláteis que servem de alerta às presas) (Brown *et al.*, 1970) e substâncias de alerta, a primeira partindo da presença do predador, e a segunda, oriunda da presa (Dodson *et al.*, 1994; Laforsch e Beccara, 2006). Apesar dos cairomônios serem mais confiáveis como alerta de atividade dos predadores, eles não informam sobre a natureza do predador, assim, um mecanismo combinado parece ser mais efetivo (Ślusarczyk, 1999).

Ademais, a pressão gerada pelo predador pode ser observada também sobre o tamanho médio dos indivíduos e sobre a sua taxa de crescimento e amadurecimento, que são ambas retardadas (Santangelo *et al.*, 2010; Chaparro *et al.*, 2015). O tamanho do corpo é um fator que influencia a seleção de presas (Brooks e Dodson, 1965; Chaparro *et al.*, 2015). Assim,

algumas espécies podem mostrar mudanças de crescimento somático (aceleração ou retardamento por mudança na alocação de recursos) em resposta ao tipo de predador (vertebrados ou invertebrados) (Stibor, 1992; Ślusarczyk, 2001). As mudanças morfológicas (e.g. rotíferos e cladóceros) (Gilbert, 1999; Tollrian e Dodson, 1999) conduzem à redução do forrageamento de predadores sobre essas espécies (Laforsch e Tollrian, 2004).

Recentemente, alguns estudos têm demonstrado que a presença acentuada de peixes predadores é um dos principais fatores responsáveis pela redução no tamanho médio de espécies da comunidade de zooplâncton (Jeppesen *et al.*, 2007; Sosnovsky *et al.*, 2010; Havens e Beaver, 2011; Iglesias *et al.*, 2011). A temperatura ambiente parece também ser fator preponderante sobre o tamanho dos invertebrados, ao afetar direta (fisiologicamente) e indiretamente (e.g. incremento da predação) o mesmo (Iglesias *et al.*, 2011).

Estudos que avaliam o efeito da predação sobre os invertebrados aquáticos costumam utilizar os cladóceros maiores, tais como *Daphnia*, como organismos modelos para a dinâmica predador-presa e a avaliação da plasticidade fenotípica. *Moina*, um organismo modelo que apresenta menores dimensões (Sakwinska, 2002; Santangelo *et al.*, 2011), e *Bosmina*, são também estudadas por serem capazes de responder rapidamente às pressões de predação e, assim, seus subfósseis são indicadores do histórico dos regimes de predação (Korosi *et al.*, 2013).

O restabelecimento da comunidade de invertebrados, especialmente de microcrustáceos, é mais fortemente influenciado pela densidade dos ovos depositados no sedimento do que pelo recrutamento de novos táxons em áreas úmidas intermitentes via dispersão (Nielsen *et al.*, 2000). Essa densidade de ovos, afetada por fatores abióticos (e.g. pH, salinidade e temperatura), tem sido alvo de estudos que demonstraram como a presença de peixes predadores induz a dormência de invertebrados aquáticos, especialmente de espécies zooplancônicas (Nielsen *et al.*, 2000; Ślusarczyk, 2001; Santangelo *et al.*, 2010; 2011). Esse estímulo de predação poderia então aumentar a densidade de propágulos dormentes produzidos por essas espécies de invertebrados aquáticos.

As relações tróficas e a riqueza de espécies das áreas úmidas intermitentes são consequência dos fatores abióticos e bióticos locais, como a presença de nutrientes, níveis de salinidade e pH e duração do hidroperíodo. Essas áreas úmidas impõem à biota local um período de seca e fazem-se necessárias estratégias de sobrevivência por parte das espécies locais. Dessa forma, invertebrados aquáticos adotam estratégias de dormência como a formação do banco de propágulos dormentes resistentes à seca que em condições favoráveis (e.g. períodos de cheia) constituem-se em reserva alimentar para peixes e, dessa forma,

restabelecem a relação trófica de predação que, por sua vez, afeta a dinâmica da comunidade zooplanctônica. A cada novo período de inundação o ciclo se reinicia, cabendo compreender melhor o papel da predação e as repostas da comunidade local nesses ecossistemas aquáticos dinâmicos.

2.4 Referências

Acuña, A. A., Ramos-Jiliberto, R. and Serra, M. (2015) Zooplankton competition promotes trade-offs affecting diapause in rotifers. *Oecologia*, **177**, 273–279, doi 10.1007/s00442-014-3172-7.

Alekseev, V., Ravera, O. and De Stasio, B. T. (2007) Introduction to diapauses. In: Diapause in aquatic invertebrates. *Springer Netherlands*, Amsterdam, p.3-10.

Angeler, D. G., Boulton, B. A. J., Jenkins, B. M. K., Sáncheza, B. Cobelasc, M. A. and Carrilloc, S. S. (2007) Alternative states and temporary wetlands: Research opportunities for understanding effects of anthropogenic stress and natural disturbance. *Environmental Research Advances Nova Science Publishers*, **17**, 1105-1115.

Ávila, A. C., Boelter, T., Martins dos Santos, R., Stenert, C., Würdig, N. L., Rocha, O. and Maltchik, L. (2015) The effects of different rice cultivation systems and ages on resting stages of wetland invertebrates in southern Brazil. *Marine and Freshwater Research*, **66**, 276-285, doi.org/10.1071/MF14048.

Batzer, D. P. and Sharitz, R. R. (2014) *Ecology of freshwater and estuarine wetlands*. Second Edition. University of California Press, California.

Boersma, M., Spaak, P. and De Meester, L. (1998) Predator-mediated plasticity in morphology, life history, and behavior of *Daphnia*: the uncoupling of responses. *The American Naturalist*, **152** (2), 237–248.

Brendonck, L. and De Meester, L. (2003) Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia*, **49**, 65-84.

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

Brown, W. L. Jr., Eisner, T. and Whittaker, R. H. (1970) Allomones and kairomones: Transspecific chemical messengers. *Bio. Sci.*, **20**, 21–22.

Cáceres, C. E. (1998) Interspecific variation in the abundance, production, and emergence of *daphnia* diapausing eggs. *Ecology*, **79** (5), 1699–1710.

Carpenter, S. R. and Kitchell, J. F. (1993) *The trophic cascade in lakes*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Carvalho, A. B. P. and Ozorio, C. P. (2007) Avaliação sobre os banhados do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista de Ciências Ambientais*, **1** (2), 83-95.

Chaparro, G., Fontanarrosa, M. S., Cataldo, D. and O'Farrell, I. (2015) Hydrology driven factors might weaken fish predation effects on zooplankton structure in a vegetated warm temperate floodplain lake. *Hydrobiologia*, **752**, 187–202, doi 10.1007/s10750-014-1993-3.

Cobelas, M. A., Rojo, C. and Angeler, D. G. (2005) Mediterranean Limnology: Status, gaps and future. *Journal of Limnology*, **64**, 13-29.

Crispim, M. C. and Watanabe, T. (2001) What can dry reservoir sediments in a semi-arid region in Brazil tell us about cladocera? *Hydrobiologia*, **442**, 101-105.

Dahms, H. U. (1995) Dormancy in the copepoda - an overview. *Hydrobiologia*, **306**, 199-211.

Danks, H. V. (1987) Insect dormancy: an ecological perspective. Biological survey of Canada monograph series n.1 Ottawa, Canada: National museum of natural Sciences.

De Meester, L., Cousyn, C. and Vanoverbeke, J. (1998) Chemical interactions, maternal effects and the hatching of *Daphnia* diapausing eggs. *Archiv Für Hydrobiologie*, **53**, 263-272.

Dodson, S. I., Crowl, T. A., Peckarsky, B. L., Kats, L. B., Covich, A. and Culp, J. M. (1994) Non-visual communication in freshwater benthos: an overview. *J N Am Benthol Soc.*, **13**, 268-282.

Dodson, S. I. and Frey, D. G. (2001) Cladocera and other Branchipoda. In: Thorp, J. H. and Covich, A. P. (Eds.). *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. New York: Academic Press.

Dugan, P. (1993) *Wetlands in danger: a world conservation atlas*. Oxford University Press, New York.

Euliss, N. H. Jr. and Mushet, D. M. (1999) Influence of agriculture on aquatic invertebrate communities of temporary wetlands in the prairie pothole region of North Dakota, USA. *Wetlands*, **19**, 578–583, doi:10.1007/BF03161695.

Gaikwad, S. R., Ingle, K. N. and Thorat, S. R. (2008) Study of zooplankton emergence pattern and resting egg diversity of recently dried waterbodies in North Maharashtra Region. *Journal of Environmental Biology*, **29** (3), 353-356.

Getzner, M. (2002) Investigating public decision about protecting wetlands. *Journal of Environmental Management*, **64**, 237-246.

Gibbs, J. P. (2000) Wetland loss and biodiversity conservation. *Conservation biology*, v. **14** (1), 314-317.

Gilbert, J. J. (1999) Kairomone-induced morphological defenses in rotifers. In: *The ecology and evolution of inducible defenses* (Eds R. Tollrian & C.D. Harvell Princeton). University Press, New Jersey, pp.127–141.

Gliwicz, Z. M. and Pijanowska, J. (1989) The role of predation in zoo-plankton succession. In: Sommer U (ed) Plankton ecology. Succession in plankton communities. Springer, Berlin Heidelberg, New York, pp 253-296.

Gomes, A. D. S. and Magalhães, A. M. D. Jr., (ed). (2004) *Arroz irrigado do Brasil* (Irrigated rice in southern Brazil). Embrapa, Pelotas.

Greene, C. M., Blackhart, K., Nohner, J., Candelmo, A. and Nelson, D. M. (2015) A National Assessment of Stressors to Estuarine Fish Habitats in the Contiguous USA. *Estuaries and Coasts*, **38**, 782-799, doi 10.1007/s12237-014-9855-9.

Hahn, D. A. and Denlinger, D. L. (2007) Meeting the energetic demands of insect diapause: nutrient storage and utilization. *J Insect Physiol.*, **53**, 760–773.

Hairton, N. G. (1996) Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography*, **41**, 1087-1092.

Hammill, E., Atwood, T. B., Corvalan, P. and Srivastava, D. S. (2015) Behavioural responses to predation may explain shifts in community structure. *Freshwater Biology*, **60**, 125–135, doi:10.1111/fwb.12475.

Havens, K. E. and Beaver, J. B. (2011) Composition, size, and biomass of zooplankton in large productive Florida lakes. *Hydrobiologia*, **668**, 49–60, doi:10.1007/s10750-010-0386-5.

Iglesias, C., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Lacerot, G., Clemente, J. M., Scasso, F., Kruk, C., Goyenola, G., *et al.* (2011) High predation is of key importance for dominance of smallbodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish enclosures and surface sediments. *Hydrobiologia*, **667**, 133-147, doi 10.1007/s10750-011-0645-0.

Jenkins, D. G., Grissom, S. and Miller, K. (2003) Consequences of Prairie Wetlands drainage for Crustacean Biodiversity and metapopulations. *Conservation Biology*, **17**, 158-167.

Jenkins, K. M. and Boulton, A. J. (2007) Detecting impacts and setting restoration targets in arid-zone Rivers: aquatic micro-invertebrate responses to reduced floodplain inundation. *Journal of Applied Ecology*, **44** (4), 823-832.

Jeppesen, E., Meerhoff, M., Jacobsen, B. A., Hansen, R. S., Søndergaard, R. S., Jensen, J. P., Lauridsen, T. L., Mazzeo, N., *et al.*, (2007) Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation - the successful strategy varies with lake size and climate. *Hydrobiologia*, **581**, 269–285, doi 10.1007/s10750-006-0507-3.

Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Lourival, R., Wittman, F., Kandus, P., Lacerda, L. D., Bozelli, R. L., Esteves, F. A., *et al.*, (2013) Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.*, **24**, 5-22, doi: 10.1002/aqc.2386.

Keddy, P. A. (2000) *Wetland ecology: Principles and conservation*. Cambridge University Press, New York, ISBN 0-521-78367-4.

- Kleiven, O. T., Larsson, P. and Hobaek, A. (1992) Sexual reproduction in *Daphnia magna* requires three stimuli. *Oikos*, **65**, 197-206.
- Korosi, J. B., Kurek, J. and Smol, J. P. (2013) A review on utilizing *Bosmina* size structure archived in lake sediments to infer historic shifts in predation regimes. *Journal of Plankton Research*, **35** (2), 444–460, doi:10.1093/plankt/fbt007.
- Laforsch, C. and Tollrian, R. (2004) Inducible defenses in multipredator environments: cyclomorphosis in *Daphnia cucullata*. *Ecology*, **85**, 2302–2311.
- Laforsch, C. and Beccara, L. (2006) Inducible defenses: The relevance of chemical alarm cues in *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.*, **51** (3), 1466–1472.
- Maia-Barbosa, P. M., Eskinazi-Sant’Anna, E. M., Valadares, C. F. and Pessoa, G. C. D. (2003) The resting eggs of zooplankton from a tropical, eutrophic reservoir (Pampulha Reservoir, south-east Brazil). *Lakes & Reservoirs: research and Management*, **8**, 269-275.
- Maltchik, L. (1999) Biodiversidade e estabilidade em Lagoas do semi-arido. *Ciência Hoje*, **25**, 64-67.
- Maltchik, L. (2003) Tree news wetlands inventories in Brazil. *Interciência*, **28**, 421-423.
- Maltchik, L., Rolon, A. S., Guadagnin, D. and Stenert, C. (2004) Wetlands of Rio Grande do Sul, Brazil: a classification with emphasis on plant communities. *Acta, Limnol. Bras.*, **16** (2): 137-151.
- Marcus, N. H., Lutz, R., Burnett, W. and Cable, P. (1994) Age, viability and vertical distribution of zooplakton resting eggs from an anoxic basin: evidence of an egge bank. *Limnology and Oceanography*, **39**, 154-158.
- Marques, D. M., Rodrigues, L. R., Fragoso, C. R., Crossetti, L., Cardoso, L. S., Collischonn, W., Tassi, R., They, N. H., *et al.*, (2013) *O sistema hidrológico do Taim*. In: Tabarelli, M. et al. (ed). PELD - CNPq : Dez anos do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração do Brasil : achados, lições e perspectivas. Editora UFPE, Recife.
- Medland, V. L. and Taylor, B. E. (2001) The strategies of emergence from diapause for cyclopoid copepods in a temporary pond. *Archiv für Hydrobiologie*, **150**, 329–349.
- Ministério do Meio Ambiente (MMA). (2003) Secretaria de Biodiversidade e Florestas. Diretoria da Conservação de Biodiversidade Projeto Estratégia Nacional de Diversidade Biológica. Avaliação do Estado do Conhecimento da Diversidade Biológica do Brasil. Brasília.
- Mitsch, W. J. and Gosselink, J. G. (2000) *Wetlands*. 3 ed. John Wiley & Sons, New York.
- Nielsen, D. L., Smith, F. J., Hillman, T. J. and Shiel, R. J. (2000) Impact of water regime and fish predation on zooplankton resting egg production and emergence. *Journal of Plankton Research*, **22**(3), 433-446.

- Palazzo, F., Bonecker, C. C. and Fernandes, A. C. P. (2008) Resting cladoceran eggs and their contribution to zooplankton diversity in a lagoon of the Upper Paraná River floodplain. *Lakes & Reservoirs: Research and Management*, **13**, 207-214.
- Persson, L. (1999) Trophic cascade: abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road. *Oikos*, **85**, 385–397.
- Pijanowska, J. and Stolpe, G. (1996) Summer diapause in *Daphnia* as a reaction to the presence of fish. *Journal of Plankton Research*, **18** (8), 1407-1412.
- Proulx, M. and Mazumder, A. (1998) Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient- rich ecosystems. *Ecology*, **79**, 2581–2592.
- Ramsar, (2013) *Manual de la Convención de Ramsar: Guía a la Convención sobre los Humedales* (Ramsar, Irán, 1971) 6ed., Secretaría de la Convención de Ramsar, Gland.
- Ricci, C. (2001) Dormancy patterns in rotifers. *Hydrobiologia*, **446**, 1-11.
- Rolon, A. S. and Maltchik, L. (2010) Does flooding of rice fields after cultivation contribute to wetland plant conservation in southern Brazil? *Applied Vegetation Science*, **13**, 26–35.
- Ruppert, E. E. and Barnes, R. D. (1996) *Zoologia dos Invertebrados*. Ed.6. Editora Roca, São Paulo.
- Sakwinska, O. (2002) Response to fish kairomone in *Daphnia galeata* life history traits relies on shift to earlier instar at maturation. *Oecologia*, **131** (3), 409–417.
- Santangelo, J. M. (2009) Produção, eclosão e implicações ecológicas e evolutivas dos estágios dormentes do zooplâncton. *Limnotemas. Sociedade Brasileira de Limnologia*, **7**, 1806-7115.
- Santangelo, J. M., Bozelli, R. L., Esteves, F. A. and Tollrian, R. (2010) Predation cues do not affect the induction and termination of diapause in small-bodied cladocerans. *Freshwater Biology*, **55**, 1577-1586, doi:10.1111/j.1365-2427.2009. 02389.
- Santangelo, J. M., Esteves, F. A., Tollrian, R. and Bozelli, R. L. (2011) A small-bodied cladoceran (*Moina micrura*) reacts more strongly to vertebrate than invertebrate predators: a transgenerational life-table approach. *Journal of Plankton Research*, **33** (11), 1767-1772, doi:10.1093/plankt/fbr063.
- Schroder, T. (2005) Diapause in monogonont rotifers. *Hydrobiologia*, **546**, 291-306.
- Sipaúba-Tavares, L. H., Truzzi, B. S. and Berchielli-Morais, F. A. (2014) Growth and development time of subtropical Cladocera *Diaphanosoma birgei* Korinek, 1981 fed with different microalgal diets. *Braz. J. Biol.*, **74** (2), 464-471, doi.org/10.1590/1519-6984.12012.
- Ślusarczyk, M. (1999) Predator-induced diapause in *Daphnia magna* may require two chemical cues. *Oecologia*, **119**, 159-165.
- Ślusarczyk, M. (2001) Food threshold for diapause in *Daphnia* under the threat of fish predation. *Ecology*, **82** (4), 1089-1096.

- Sosnovsky, A., Rosso, J. J. and Quirós, R. (2010) Trophic interactions in shallow lakes of the Pampa plain (Argentina) and their effects on water transparency during two cold seasons of contrasting fish abundance. *Limnetica*, **29** (2), 233-246.
- Stenert, C., Bacca, R. C., Maltchik, L. and Rocha, O. (2009) Can hydrologic management practices of rice fields contribute to macroinvertebrate conservation in southern Brazil wetlands? *Hydrobiologia*, **635**, 339-350.
- Stibor, H. (1992) Predator Induced Life-History Shifts in a Fresh-Water Cladoceran. *Oecologia*, **92**, 162-165.
- Stross, R. G. (1987) Photoperiodism and phased growth in *Daphnia* populations: coaction in perspective. *Mem. Ist. Ital. Idrobio*, **45**, 413-437.
- Thorp, J. H. and Covich, A. P. (2001) *Ecology and classification of North American Freshwater Invertebrates*. 2ed. London: Academic Press.
- Tiner, R. W. (1999) *Wetlands indicators. A guide to Wetland Identification, Delineation, Classification, and Mapping*. CRC Press LLC, Florida.
- Tollrian, R. and Dodson, S. I. (1999) *Inducible defenses in Cladocera*: constraints, costs and multipredator environments. In: *The ecology and evolution of inducible defenses* (Eds R. Tollrian & C.D. Harvell). Princeton University Press, New Jersey.
- Valk, A. G. (2006) *The Biology of freshwater wetlands*. Oxford University Press, New York.
- Walseng, B., Andersen, T. and Hessen, D. O. (2015) Higher zooplankton species richness associated with na invertebrate top predator. *Freshwater Biology*, **60**, 903-910, doi:10.1111/fwb.12543.
- Wiggins, G. B., Mackay, R. J. and Smith, I. M. (1980) Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie*, **58**, 97-206.
- Williams, M. (1993) *Wetlands: a threatened landscape*. Oxford: Blackwell Publishers, UK, 419 p.
- Williams, D. D. (2006) *The Biology of temporary Waters*. Oxford University Press, Canada, 336 p.

3 ARTIGO: A PRESENÇA DE PEIXES ANUAIS INFLUENCIA O BANCO DE PROPÁGULOS DORMENTES DE INVERTEBRADOS AQUÁTICOS EM ÁREAS ÚMIDAS INTERMITENTES?

3.1 Resumo

As relações tróficas como a predação, estabelecidas nas áreas úmidas intermitentes após o período de seca, influenciam a diversidade da comunidade zooplanctônica. Assim, objetivou-se avaliar a influência da presença de peixes anuais predadores na estrutura e emergência do banco de propágulos dormentes de invertebrados aquáticos em áreas úmidas intermitentes. Para tanto, foram selecionadas oito áreas úmidas no entorno do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, sendo que em quatro delas os peixes anuais estavam presentes. O sedimento seco de cada área foi peneirado e homogeneizado para a realização de dois procedimentos distintos. No primeiro deles, uma subamostra de cada área úmida foi flotada para o isolamento dos efípios de cladóceros e, no segundo, uma subamostra foi incubada para monitorar a eclosão de invertebrados aquáticos durante 36 dias. Os resultados rejeitaram as hipóteses deste estudo já que a densidade de estágios dormentes foi similar entre as áreas e não houve variação no tamanho corporal dos invertebrados aquáticos nas áreas sob pressão de predação de peixes anuais. A riqueza, abundância e composição de espécies foram similares entre as áreas úmidas. O estudo com bancos de propágulos dormentes oferece informações acerca da comunidade de invertebrados aquáticos, mas necessita de esforços que ampliem a compreensão de suas respostas frente aos diferentes estímulos ambientais.

Palavra-chave: Predação; diapausa; ovos efípias; microcrustáceos

3.2 Abstract

Trophic relationships such as predation, that occurs in intermittent wetlands after the dry season, affect the diversity of the zooplankton community. Thus, the objective of this study was to evaluate the influence of the presence of annual predatory fish over the structure and emergence of the dormant propagule bank of aquatic invertebrates in intermittent wetlands. Therefore, it was selected eight wetlands near to the Lagoa do Peixe National Park, four of them with the presence of annual fish. The dry sediment of each wetland was sieved and homogenized in order to perform two different procedures. Firstly, a sub-sample of each wetland was floated for the isolation of cladoceran ephippial eggs and, in the second step, a sub-sample was incubated for monitoring the hatch of aquatic invertebrates eggs over 36 days. The results rejected the hypotheses of this study since the density of dormant stages was similar between the areas and there was no variation in body size of aquatic invertebrates in areas under predation pressure from annual fish. The richness, abundance and composition of species were similar among wetlands. The study with dormant propagule banks offers relevant information about the aquatic invertebrate community, however many efforts are needed in order to increase the understanding of their responses to the different environmental conditions.

Keywords: Predation; diapause; ephippial eggs; microcrustaceans

3.3 Introdução

As áreas úmidas estão presentes em todo o planeta e possuem características físicas, químicas e biológicas únicas que os tornam ecossistemas diversificados. Áreas úmidas têm elevada importância devido aos seus serviços ecossistêmicos, tais como armazenamento e purificação de água, recarga de aquíferos e regulação de microclimas (Junk *et al.*, 2013; Shriever, 2015). Apesar de sua importância, esses ecossistemas estão fortemente ameaçados pela agricultura e crescimento urbano, tornando-se foco de esforços globais de pesquisa (Darwall *et al.*, 2008; Junk *et al.*, 2013; Papa e Briones, 2014; Richardson *et al.*, 2015).

Com forte oscilação hídrica, as áreas úmidas apresentam dois extremos hidrológicos cujos efeitos e duração podem variar em magnitude (Batzer e Sharitz, 2014). A duração do hidroperíodo nas áreas úmidas influencia a diversidade dos organismos aquáticos, repercutindo diretamente nas funções e na estrutura desses ecossistemas. O estudo sobre o hidroperíodo pode contribuir para a compreensão da história de vida de muitos organismos e da dinâmica de populações e comunidades, apresentando informações sobre os mecanismos que garantem a sobrevivência em condições de estresse hídrico (Maltchik, 1999; Maltchik *et al.*, 2004; Williams, 2006).

Áreas úmidas intermitentes tornam mais vulneráveis os organismos que não possuem estratégias para sobreviver em período sem água superficial (Williams, 2006). Por outro lado, os solos secos das áreas úmidas intermitentes acumulam uma variedade de estruturas dormentes de diferentes grupos de organismos (e.g. invertebrados e sementes de plantas) capazes de sobreviver a períodos de estresse hídrico (Brendonck e De Meester, 2003; Gaikwad *et al.*, 2008). Estratégias de dormência são respostas dos organismos frente a estímulos ambientais físicos e químicos (e.g. estresse hídrico, alterações na temperatura, oxigênio dissolvido e fotoperíodo) e biológicos (e.g. competição e predação) (Williams, 1993; Brendonck e De Meester, 2003; Williams, 2006; Sipaúba-Tavares *et al.*, 2014).

Os invertebrados aquáticos são organismos importantes no fluxo de energia entre níveis tróficos em áreas úmidas, sendo também fundamentais no transporte e ciclagem de nutrientes em virtude de seu metabolismo acelerado (Fahd *et al.*, 2007). Algumas espécies de invertebrados aquáticos têm baixa dispersão ativa e são dotadas de estratégias de sobrevivência que alteram seu comportamento, morfologia e história de vida, garantindo a manutenção genotípica das populações em condições ambientais adversas (Santangelo, 2009).

A quiescência e a diapausa são dois mecanismos de dormência adotados por invertebrados aquáticos. A quiescência constitui-se em forma de hibernação induzida por

condições ambientais desfavoráveis à sobrevivência, na qual o corpo dos indivíduos é envolvido por secreção protetora (Santangelo, 2009; Radzikowski, 2013). Já a diapausa consiste na formação de ovos de resistência (com alto custo energético, liberados isoladamente ou envoltos por efípios) oriundos de reprodução sexuada, que se acumulam no substrato e assim permanecem até mesmo por muitos anos (Santangelo, 2009), até o surgimento de condições ambientais favoráveis (Hairston, 1996; Cáceres, 1998). Rotíferos, cladóceros, anostracas e copépodes, por exemplo, adotam a diapausa, enquanto a quiescência é utilizada por rotíferos e copépodes (Ricci, 2001; Schroder, 2005; Santangelo, 2009).

Esses mecanismos de dormência são afetados por fatores exógenos (e.g. mudança de temperatura e fotoperíodo, escassez de alimento ou incremento da predação e competição) e/ou endógenos (e.g. idade reprodutiva e qualidade do genótipo) (Ruppert e Barners, 1996; Alekseev *et al.*, 2007; Santangelo, 2009; Acuña *et al.*, 2015). Dessa forma, a comunidade zooplanctônica altera sua locação de recursos para a produção de propágulos dormentes, crescimento e reprodução. Isso, por sua vez, influencia a abundância, diversidade e biomassa de níveis tróficos inseridos neste ecossistema (Sakwiska, 2002; Santangelo *et al.*, 2010; Hammil *et al.*, 2015).

O banco de propágulos dormentes das áreas úmidas intermitentes proporciona fonte de alimento, no início do ciclo hidrológico, para colonizadores tardios como anfíbios, peixes e aves (Jenkins e Boulton, 2007), dando origem a importantes relações tróficas. Em regiões tropicais e subtropicais, a comunidade de peixes é representada, sobretudo, por espécies pequenas e onívoras (Iglesias *et al.*, 2011). Em áreas úmidas intermitentes dessas regiões é possível encontrar espécies de peixes anuais predadores capazes de gerar estruturas dormentes e se restabelecer sob condições favoráveis (Keppeler *et al.*, 2013; Lanés *et al.*, 2013; Keppeler *et al.*, 2015; Lanés *et al.*, 2015).

A pressão de predação por peixes em áreas úmidas consiste em importante estímulo para a produção de formas dormentes pela comunidade de invertebrados aquáticos (Nielsen *et al.*, 2000; Ślusarczyk, 2001; Santangelo *et al.*, 2010; 2011). Em particular, a comunidade zooplanctônica pode ser predada tanto por vertebrados, como os peixes, por exemplo, quanto por invertebrados (Gliwicz e Pijanowska, 1989) e os mecanismos anti-predação adotados pela comunidade zooplanctônica são diversificados e adaptados ao tipo de predador (Ślusarczyk, 1999). Em áreas úmidas pequenas, homogêneas e isoladas, predadores reduzem a abundância de suas presas, facilitando o estabelecimento de outras espécies (Brooks e Dodson, 1965).

Os efeitos da predação podem diminuir ou elevar a diversidade da comunidade zooplanctônica local (Walseng *et al.*, 2015). Nielsen *et al.*, (2000), Ślusarczyk (2001) e

Santangelo *et al.*, (2010; 2011) observaram elevação na indução da dormência de invertebrados aquáticos, especialmente de espécies zooplancônicas, na presença de peixes predadores. Iglesias *et al.*, (2011) observaram que a predação por peixes determina a redução do tamanho corporal médio de espécies, bem como reduz a abundância das espécies de invertebrados aquáticos com tamanho corporal maior presentes nos bancos de propágulos dormentes.

O objetivo geral deste trabalho foi avaliar a influência da presença de peixes anuais predadores na estrutura e emergência do banco de propágulos dormentes de invertebrados aquáticos em áreas úmidas intermitentes. Os objetivos específicos foram: 1) Avaliar as diferenças de densidade e tamanho de ovos efípias de cladóceros produzidos em áreas úmidas com e sem a presença de peixes anuais predadores; e 2) Comparar a riqueza, a abundância e a composição de espécies de invertebrados aquáticos após a eclosão dos estágios dormentes entre áreas úmidas com e sem peixes predadores.

Assumindo que ocorra aumento na indução da dormência de invertebrados aquáticos, especialmente de espécies zooplancônicas na presença de peixes predadores (Nielsen *et al.*, 2000; Ślusarczyk, 2001; Santangelo *et al.*, 2010; 2011), espera-se que a densidade de estágios dormentes seja maior nas áreas úmidas sob pressão de predação em relação às áreas sem peixes. Além disso, assumindo que a predação por peixes exerça influência sobre o tamanho corporal de espécies de invertebrados aquáticos oriundos de bancos de propágulos dormentes (Iglesias *et al.*, 2011), o tamanho corporal das espécies de cladóceros será menor nas áreas úmidas com a presença de peixes anuais predadores do que nas áreas sem peixes.

3.4 Material e Métodos

3.4.1 Área de Estudo

A área de estudo está localizada no entorno do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, entre os municípios de Mostardas e Tavares, na Planície Costeira do Rio Grande do Sul, Brasil (Figura 1). A Planície Costeira do Sul do Brasil é uma região com alta concentração de áreas úmidas (Maltchik *et al.*, 2003). O parque está localizado nas coordenadas geográficas 31° 00' 46" a 31° 29' 00" latitude sul e 50° 46' 31" a 51° 09' 51" longitude oeste, e se caracteriza como o único sítio Ramsar das regiões Sul e Sudeste do Brasil.

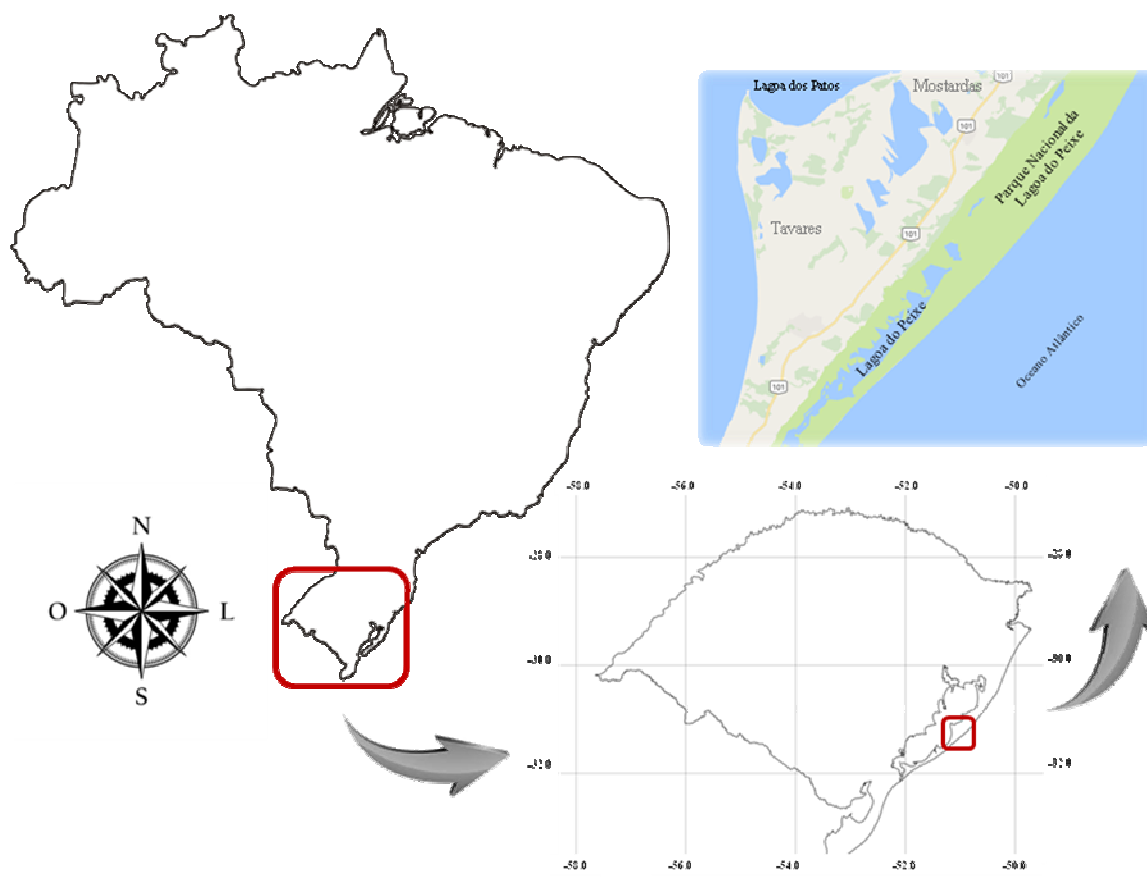


Figura 1. Localização da área de estudo no entorno do Parque Nacional da Lagoa do Peixe, RS, Brasil.

O clima na região é subtropical úmido com temperatura média anual de 17,5°C, variando entre 13°C no inverno, e 24°C no verão. A precipitação média anual varia entre 1.200 e 1.500 mm. A topografia plana e a baixa altitude (menor que 20 metros acima do nível do mar) fazem com que as condições climáticas (precipitação e temperatura) sejam muito similares entre as áreas úmidas da região (Rambo, 2000).

3.4.2 Delineamento Amostral

Um total de oito áreas úmidas intermitentes (tamanho de aproximadamente 0,8 hectares) foram selecionadas no entorno do Parque Nacional da Lagoa do Peixe. As áreas úmidas eram isoladas (sem conexão com outras áreas úmidas) e estavam distantes entre si por, no mínimo, 2 km. As condições abióticas encontradas nessas áreas foram previamente avaliadas dentro do grupo de pesquisa (Rolon *et al.*, 2011) e constatou-se parâmetros de condutividade na ordem de $10,02 \pm 4,14 \text{ mS cm}^{-1}$, oxigênio dissolvido em $10,29 \pm 0,76 \text{ mgL}^{-1}$

e pH na faixa de $6,63 \pm 0,23$. O regime hidrológico também foi monitorado pelo grupo de pesquisa e as áreas úmidas estudadas apresentaram hidroperíodo similar, caracterizado pela presença de água superficial entre sete e oito meses ao ano (Stenert *et al.*, 2012), com períodos de seca entre o final da primavera e início do outono. As macrófitas presentes nas áreas úmidas estudadas apresentaram hábito submerso e emergente (*Micranthemum* sp. e espécies das famílias Poaceae, Cyperaceae e Juncaceae).

Dentre as áreas úmidas selecionadas, quatro delas foram caracterizadas pela presença de peixes anuais (chamadas de lagoas anuais), enquanto as outras quatro áreas úmidas foram caracterizadas pela ausência de peixes anuais predadores (chamadas de lagoas não anuais). As espécies de peixes anuais presentes nas quatro lagoas anuais foram *Austrolebias minuano* e *Cynopoecilus fulgens* (Keppeler *et al.*, 2013; 2015), que possuem alimentação baseada em espécies de microcrustáceos. A ausência de peixes anuais nas lagoas não anuais foi confirmada por estudos prévios desenvolvidos na região (Keppeler *et al.*, 2013; Lanés *et al.*, 2013; Keppeler *et al.*, 2015; Lanés *et al.*, 2015).

Tanto nas lagoas anuais como nas lagoas não anuais foi observada a presença de diferentes táxons de macroinvertebrados predadores em estudos prévios, representados principalmente por Ceratopogonidae, Dytiscidae, Belostomatidae, Pleidae, Libellulidae, ácaros e Hirudinea (Stenert *et al.*, 2012; Keppeler *et al.*, 2013).

3.4.2.1 Amostragem do Sedimento

A amostragem do sedimento das áreas úmidas ocorreu no início do outono (abril) de 2015. No momento da coleta as áreas úmidas não apresentavam água superficial, permitindo a coleta de sedimento seco. Em cada área úmida, um total de 15 subamostras de sedimento seco foram coletadas por meio de coletor do tipo *core* (7,5 cm de diâmetro) inserido até a profundidade de 5 cm ao longo de toda a extensão da área úmida (Brendonck e De Meester, 2003). O volume de sedimento seco proveniente das 15 subamostras foi unificado de forma a compor uma única amostra representativa de cada área úmida. As amostras foram acondicionadas em sacos plásticos escuros de 20 litros e mantidas sob refrigeração entre 4 e 8°C (Maia-Barbosa *et al.*, 2003).

3.4.2.2 Procedimentos em Laboratório

O sedimento seco foi peneirado para a remoção de raízes e folhas (peneira com malha de 1 mm de diâmetro) e homogeneizado antes de seu processamento. O sedimento de cada área úmida foi subdividido em duas subamostras para a realização de dois procedimentos distintos descritos a seguir:

1) Isolamento, Quantificação e Medição dos ovos dormentes de cladóceros

O primeiro procedimento quantificou a densidade e o tamanho dos ovos dormentes de cladóceros (ovos efípias ou efípios) presentes nas áreas úmidas selecionadas, a fim de responder se há diferença na densidade e no tamanho desses ovos entre lagoas anuais e não anuais.

Esse experimento utilizou subamostra de 600 g de sedimento seco submetido ao método adaptado a partir da flotação em açúcar (Vandekerkhove *et al.*, 2004a; Iglesias *et al.*, 2016). Este método consiste na mistura de água destilada e açúcar (comercial refinado) em razão de 1:1 a fim de compor solução de adição ao sedimento seco. A centrifugação, em tubos cônicos (polipropileno) graduados de 15 mL, ocorreu a 3000 rpm (FANEM, São Paulo, SP) por 3 minutos em sistema de razão 1:1 entre sedimento seco e solução de açúcar.

Após o término da centrifugação de cada batelada, todo o sobrenadante foi filtrado em peneira de malha 53 μm , sendo lavado com água destilada para a remoção do açúcar. Os estágios dormentes retidos foram primeiramente quantificados em placas de Petri sob estereomicroscópio (ZEISS, São Paulo, SP). A densidade foi expressa em estágios dormentes por cm^3 e as medidas de comprimento dos estágios dormentes flotadas foram obtidas por meio de esteriomicroscópio (Nykon, São Paulo, SP). No total foram medidos 205 ovos efípias e as dimensões (comprimento em mm) destes foram categorizadas em quatro classes de tamanho [C1 (0,0 – 0,3 mm); C2 (0,3 – 0,6 mm); C3 (0,6 – 0,9 mm) e C4 (0,9 – 1,2 mm)], para posterior análise e discussão. Estudos anteriores (Jeppsen *et al.*, 2002; Vandekerkhove *et al.*, 2004b) demonstraram relação direta entre o tamanho do espécime e sua forma dormente (efípio), corroborando a presente abordagem de medição dos efípios com vista a responder a uma de nossas hipóteses.

2) Incubação e Eclosão dos estágios dormentes de invertebrados aquáticos

O segundo procedimento foi realizado para comparar a riqueza, a abundância e a composição de espécies de invertebrados aquáticos após a eclosão dos estágios dormentes entre lagoas anuais e não anuais. Para a realização desse experimento utilizou-se subamostra de aproximadamente 1000 g de sedimento seco de cada área úmida. A incubação do sedimento tem se mostrado um método eficiente para a eclosão de diferentes espécies de invertebrados aquáticos (Stenert *et al.*, 2010; Ávila *et al.*, 2015).

O sedimento de cada área úmida foi fracionado em duas porções de 500 g, resultando na incubação total de 16 bandejas plásticas (30,3 cm (C) x 22,1 cm (L) x 7,5 cm (A)). O sedimento de cada bandeja foi mantido submerso, com 2 cm de coluna d'água, com nível constante. As bandejas foram mantidas sob temperatura (23 ± 2 °C), fotoperíodo (12 h claro e 12 h escuro) e adição de oxigênio na lâmina d'água constantes (Stenert *et al.*, 2010; Ávila *et al.*, 2015). Parâmetros adicionais controlados estiveram relacionados com a água utilizada, denominada reconstituída (definida por água destilada com ajuste de pH e dureza visando o cultivo de espécies zooplancônicas): potencial hidrogeniônico (pH) na faixa de 7,0 e 7,6 e dureza total entre 40 e 48 mg/L de CaCO₃, ambos conforme Norma ABNT NBR 13373 (2006) que estabelece método de ensaio ecotoxicológico com *Ceriodaphnia* spp (Cladocera).

O experimento foi mantido e as eclosões monitoradas e quantificadas durante 36 dias, três vezes por semana, totalizando 15 alíquotas. A retirada de cada alíquota consistiu na utilização de rede com as mesmas dimensões da bandeja, com aproximadamente 53 µm de abertura da malha, passada três vezes consecutivas na lâmina d'água. O material retido na rede era transferido para peneira de mesma malha com auxílio de água reconstituída lavando a rede com o intuito de evitar a contaminação de material entre diferentes bandejas. O material retido na peneira era transferido para placas de petri estéreis, onde se procedia à retirada dos estágios dormentes presentes (para devolução às bandejas correspondentes) com auxílio de estereomicroscópio (ZEISS, São Paulo, SP).

Essa amostragem ocorria de imediato, fazendo com que os indivíduos emergidos ainda se encontrassem em movimento ao serem triados. Isto, por sua vez, possibilitou a identificação dos microturbelários a nível de espécie. Após, cada alíquota era transferida para microtubos (polipropileno) de 1,5 mL contendo álcool 80%. A identificação foi realizada até o nível de espécie com auxílio de microscópio binocular e lâminas confeccionadas com gota de glicerina contendo o indivíduo a ser identificado ou partes dele (antenas, antênulas, pós-abdome). A identificação foi realizada com o auxílio de literatura especializada (Lopreto e

Tell, 1995; Elmoor-Loureiro, 1997; Gazulha, 2012) e de especialistas da área. As amostras foram armazenadas no Laboratório de Ecologia e Monitoramento de Invertebrados Aquáticos da Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS).

3.4.3 Análise de Dados

A densidade de efípios foi expressa em ovos dormentes por cm^3 e a relação entre o comprimento dos ovos efípias (representando o tamanho corporal das espécies de cladóceros) e a presença ou ausência de peixes anuais predadores foi verificada por meio de testes não-paramétricos (Mann-Whitney e Qui-Quadrado). Foram definidas quatro classes de tamanho dos ovos efípias de acordo com a amplitude encontrada nos dados: [C1 (0,0 ─ 0,3 mm); C2 (0,3 ─ 0,6 mm); C3 (0,6 ─ 0,9 mm) e C4 (0,9 ─ 1,2 mm)].

A riqueza e a abundância de invertebrados aquáticos após a eclosão dos estágios dormentes foram representadas pelo número de espécies e indivíduos, respectivamente. As diferenças em riqueza e abundância de indivíduos após a eclosão dos estágios dormentes ao longo do experimento e entre as lagoas anuais e não anuais foram analisadas por meio de Análises de Variância de Medidas Repetidas.

A fim de estimar a riqueza de espécies nas áreas em estudo, curvas de rarefação foram construídas para extrapolar a riqueza de espécies esperada em ambas as áreas. Para tanto, utilizou-se o estimador Chao1 por ser mais acurado e adequado para o tipo de amostragem realizada (Colwell *et al.*, 2004). Os valores de Chao 1 foram obtidos a partir do agrupamento dos dados de cada tratamento (lagoa anual e lagoa não anual) ao longo da incubação do sedimento.

As relações de dissimilaridade na composição de invertebrados aquáticos entre as lagoas anuais e não anuais foram analisadas através da técnica de ordenação de Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (*Non-Metric Multidimensional Scaling-NMDS*). Uma Análise de Variância Multivariada por Permutação (PERMANOVA) foi usada para comparar diferenças na composição de invertebrados entre as lagoas anuais e não anuais. As análises foram realizadas utilizando o pacote *vegan* no programa estatístico R versão 2.9.0 (R Development Core Team, 2009). Posteriormente, com o mesmo pacote/software, foi realizada análise multivariada SIMPER (similaridade de porcentagens) com o objetivo de identificar se alguma espécie de invertebrado contribui mais significativamente para os resultados de ambos os tratamentos sob avaliação (Clarke e Warwick, 2001).

3.5 Resultados

1) Isolamento, Quantificação e Medição dos ovos dormentes de cladóceros

Nas áreas úmidas estudadas foram isolados 3.139 efípios de cladóceros. A densidade média do sedimento foi de $0,84 \pm 0,052 \text{ g mL}^{-1}$ nas lagoas anuais e de $0,88 \pm 0,082 \text{ g mL}^{-1}$ nas lagoas não anuais. Nas lagoas anuais foram encontrados 2.286 efípios, representando 72,7% do total de efípios isolados no estudo, com densidades variando de 0,23 a 1,79 ovos efípias cm^{-3} (ou 10^5 ovos efípias por m^2), sendo que em somente duas lagoas anuais foram encontrados 61,4% do total de ovos efípias encontrados no estudo (Figura 2). No caso das lagoas não anuais, 853 efípios (27,3%) se distribuíram uniformemente entre as áreas amostradas (variando entre 4,8 e 8% do total de efípios por lagoa). As densidades também foram similares entre as lagoas não anuais, variando de 0,22 a 0,35 ovos efípias cm^{-3} (ou 10^5 ovos efípias por m^2). A densidade de efípios cm^{-3} não variou entre as lagoas anuais e não anuais ($U = 10$, $df=1$, $p = 0,564$) (Fig. 2).

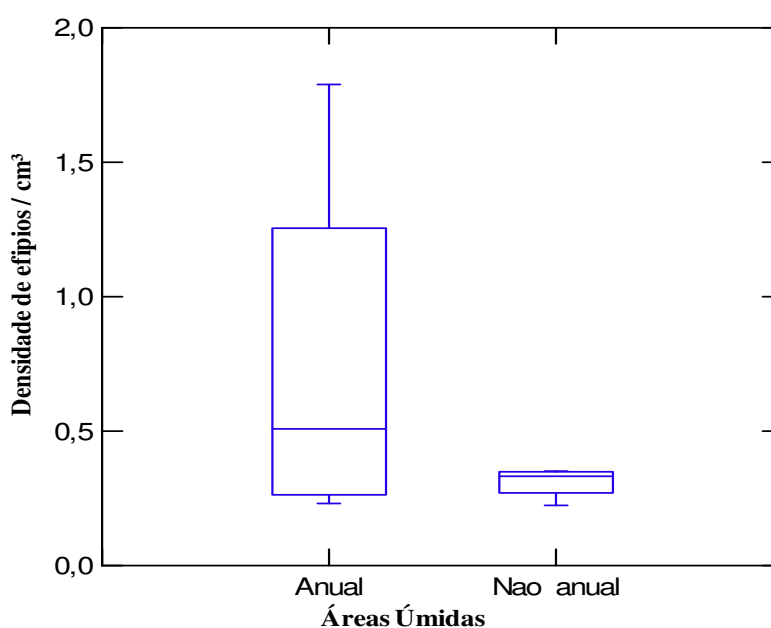


Figura 2: *Boxplot* da relação entre densidade de efípios cm^{-3} e lagoas anuais e não anuais. O segundo quartil representa a mediana e as barras representam os valores mínimo e máximo.

As diferentes classes de tamanho dos ovos efípias apresentaram frequências similares nas lagoas anuais e não anuais (Fig. 3). Ovos efípias da classe 2, com tamanhos variando de

0,3 a 0,6 mm, foram os mais frequentes nas lagoas estudadas. Os tamanhos dos ovos efípias não variaram entre as lagoas anuais e não anuais ($\chi^2 = 2.085$, $df=3$, $p = 0,555$) (Fig.3).

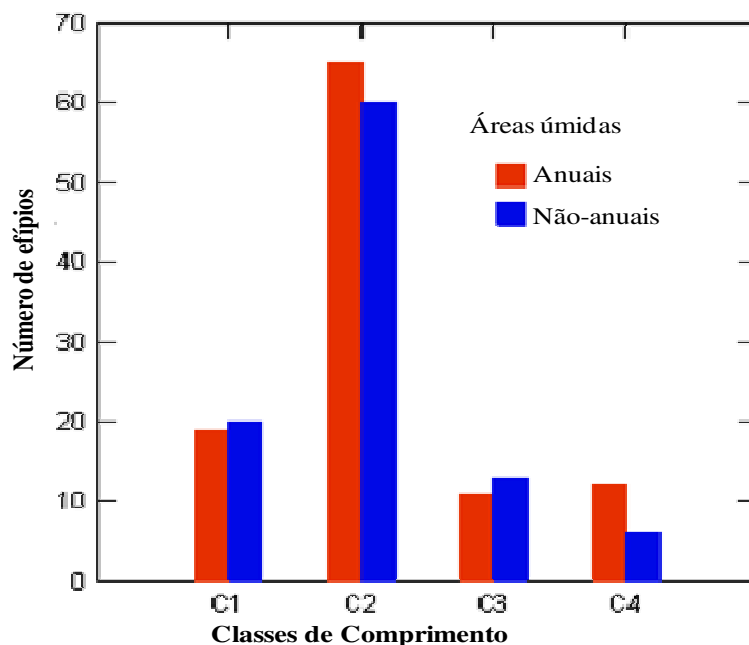


Figura 3: Relação dos ovos efípias e suas classes de comprimento nas lagoas anuais e não anuais.

2) Incubação e Eclosão dos estágios dormentes de invertebrados aquáticos

A incubação do sedimento seco resultou em 1.299 invertebrados aquáticos distribuídos em 19 táxons. Os invertebrados mais representativos foram os microcrustáceos da subordem Cladocera com um total de 731 indivíduos (56,27%) distribuídos em cinco espécies das famílias Chydoridae [*Chydorus eurynotus*, 205 indivíduos (15,78%), *Leberis davidi*, 149 indivíduos (11,47%), *Leydigia striata*, 86 indivíduos (6,62%), *Camptocercus simili*, 29 indivíduos (2,23%) e *Magnospina dentifera*, 28 indivíduos (2,22%)], duas espécies da família Macrothricidae [*Macrothrix elegans*, 131 indivíduos (10,08%) e *Macrothrix laticornis*, 98 indivíduos (7,54%)] e uma espécie da família Daphnidae [*Ceriodaphnia silvestrii*, 5 indivíduos, 0,38%)] (Tabela 1).

Tabela 1: Relação de táxons, riqueza e abundância de indivíduos emergidos na incubação do sedimento.

TÁXONS	LAGOAS ANUAIS ABUNDÂNCIA				LAGOAS NÃO ANUAIS ABUNDÂNCIA				ABUNDÂNCIA TOTAL (por táxon)
	LA1	LA2	LA3	LA4	LNA1	LNA2	LNA3	LNA4	
<i>Camptocercus simili</i>	4	8	0	0	14	0	0	3	29
<i>Ceriodaphnia silvestrii</i>	1	1	0	0	3	0	0	0	5
<i>Chydorus eurynotus</i>	14	37	15	0	20	12	7	100	205
<i>Leberis davidi</i>	18	15	4	14	27	6	14	51	149
<i>Leydigia striata</i>	39	0	7	13	11	1	13	2	86
<i>Macrothrix elegans</i>	53	38	5	0	7	2	2	24	131
<i>Macrothrix laticornis</i>	41	21	2	0	2	1	2	29	98
<i>Magnospina dentifera</i>	7	3	0	0	1	0	1	16	28
<i>Cypreta vivacis</i>	250	20	2	1	114	8	2	12	409
<i>Chlamydotheca riograndensis</i>	17	2	0	2	6	2	0	0	29
Cyprididae	1	1	0	0	12	0	0	0	14
Copepoda	6	6	50	3	1	1	1	8	76
Collembola	1	4	0	2	0	0	1	3	11
<i>Mesostoma ehrenbergii</i>	5	1	0	0	1	0	1	0	8
<i>Gieysztorina</i> sp 1	0	1	2	4	0	0	0	1	8
<i>Gieysztorina</i> sp 2	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Rotífero	1	0	0	0	0	0	0	4	5
Anostraca	1	0	0	0	1	2	0	0	4
Nematódeo	0	1	0	1	0	0	0	1	3
Riqueza total	16	15	9	8	14	9	10	13	
Abundância total	459	159	88	40	220	35	44	254	

O segundo grupo mais representativo foi composto por crustáceos da classe Ostracoda com um total de 452 indivíduos (34,79%) distribuídos em três táxons: *Cyprretta vivacis* [409 indivíduos (31,48%)], *Chlamydotheca riograndensis* [29 indivíduos (2,23%)] e Cyprididae [14 indivíduos (1,07%)]. Ao longo do experimento foram encontrados microcrustáceos da subclasse Copepoda, ordem Calanoida [76 indivíduos (5,85%)], platelmintos representados por três espécies [*Mesostoma ehrenbergii*, 8 indivíduos (0,62%), *Gieysztoria* sp. 1, 8 indivíduos (0,62%) e *Gieysztoria* sp. 2, um indivíduo], artrópodes da ordem Collembola com 11 indivíduos (0,85%), representantes do filo Rotifera com 5 indivíduos (0,38%), crustáceos da ordem Anostraca com 4 indivíduos (0,31%) e 3 indivíduos do filo Nematoda (0,23%) (Tabela 1).

Nas lagoas anuais, os microcrustáceos representaram 97% dos indivíduos eclodidos, sendo que a espécie *Cyprretta vivacis* (Classe Ostracoda) correspondeu a 273 indivíduos (36,8%), enquanto a subordem Cladocera, com as espécies *M. elegans* (96 indivíduos – 12,9%), *C. eurynotus* (66 indivíduos – 8,9%), *M. laticornis* (64 indivíduos – 8,6%) e *L. striata* (59 indivíduos – 7,9%) representou 38,3% do total de eclosões (Figura 4).

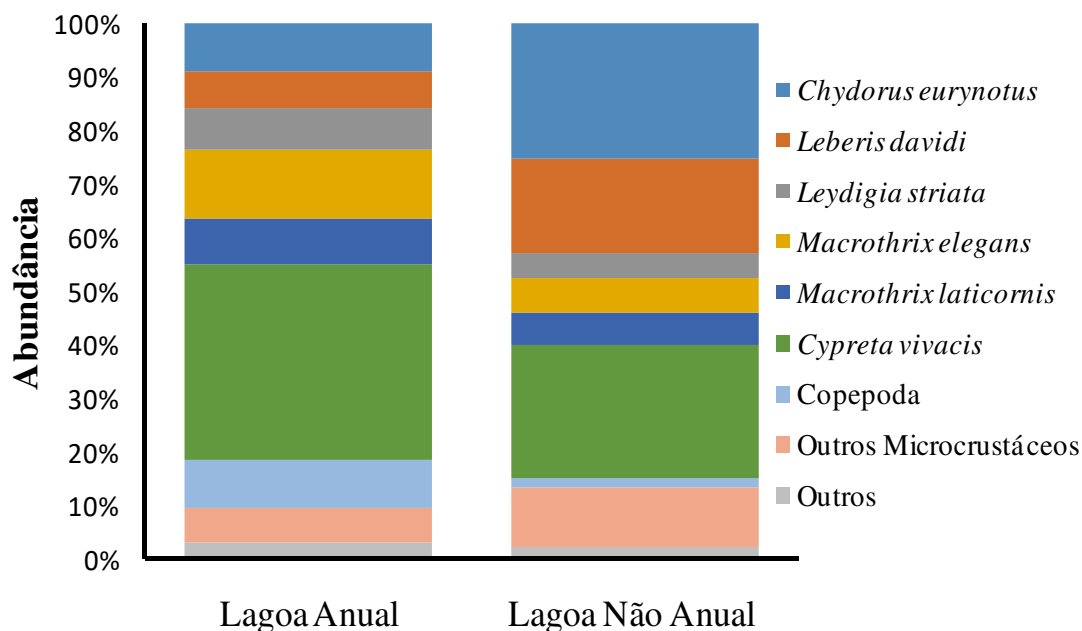


Figura 4: Abundância relativa de invertebrados aquáticos nas lagoas anuais e não anuais.

No caso das lagoas não anuais, os microcrustáceos novamente constituíram a maior parte das eclosões, com 97,8% do total, sendo que a espécie *Cyprretta vivacis* (classe Ostracoda) correspondeu a 136 indivíduos (24,8%), enquanto a subordem Cladocera, com as

espécies *C. eurynotus* (139 indivíduos – 25,2%), *L. davidi* (98 indivíduos – 17,8%), *M. elegans* (35 indivíduos – 6,3%) e *M. laticornis* (34 indivíduos – 6,1%) representou 55,5% do total de eclosões (Figura 4).

A riqueza média variou ao longo do experimento de incubação do sedimento ($F_{4,24} = 12,614$, $p < 0,001$) (Fig.5). Os valores de riqueza média das três primeiras semanas variaram significativamente entre si ($p < 0,05$), com acréscimo progressivo durante o período do experimento. A riqueza obtida na última semana do experimento foi maior do que a riqueza encontrada na semana anterior ($p < 0,05$) (Fig.5).

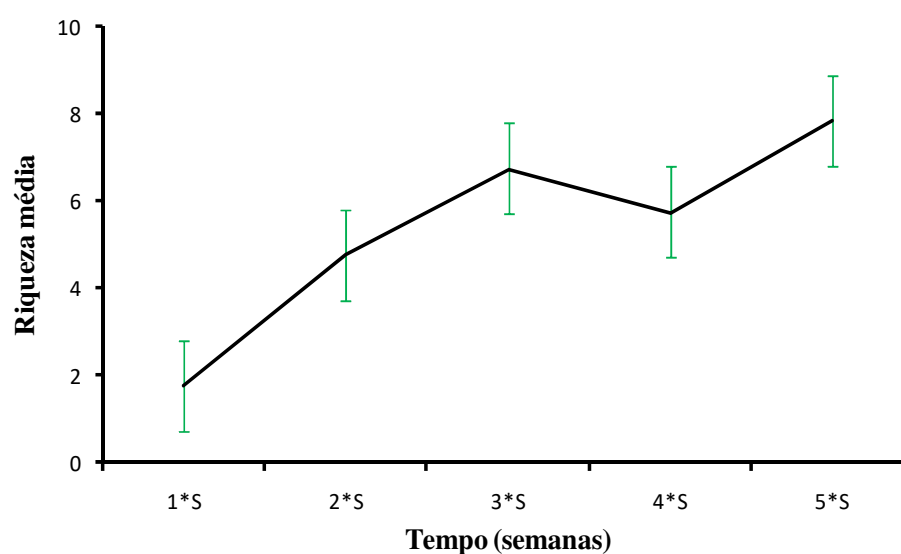


Figura 5: Riqueza média de invertebrados que emergiram dos estágios dormentes ao longo do experimento de incubação do sedimento.

Entretanto, a riqueza não variou entre as lagoas anuais e não anuais ($F_{1,6} = 0,040$, $p = 0,849$), e não houve interação entre variação temporal e tipo de lagoa (anual e não anual) influenciando a riqueza média de invertebrados aquáticos que emergiram dos estágios dormentes ($F_{4,24} = 1,193$, $p = 0,339$) (Fig. 6).

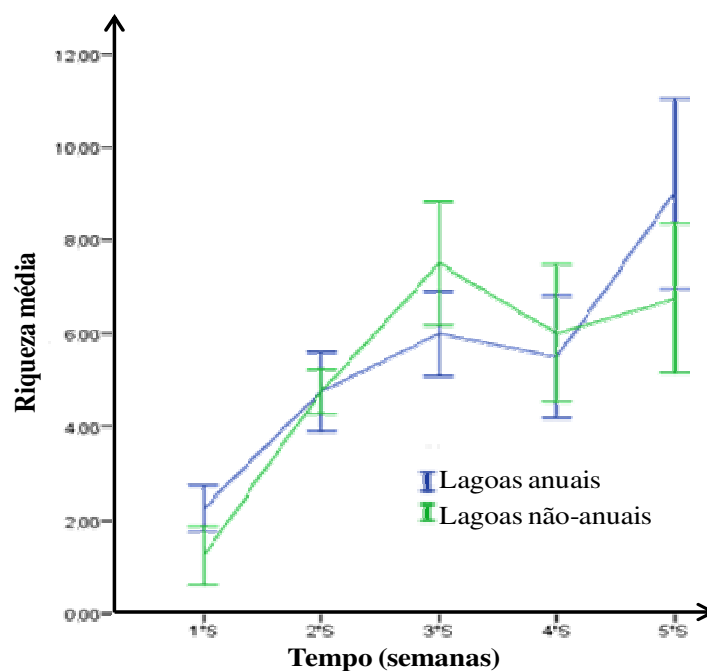


Figura 6: Comparação da riqueza média de invertebrados que emergiram dos estágios dormentes ao longo do experimento de incubação do sedimento nas lagoas anuais e não anuais.

A abundância média variou ao longo do experimento de incubação do sedimento ($F_{4,24} = 6,263$, $p = 0,001$) (Fig.7). A abundância média das duas primeiras semanas diferiu do valor relativo à terceira semana ($p < 0,05$). De forma similar, a abundância obtida na última semana do experimento foi maior do que a abundância encontrada na semana anterior ($p < 0,05$) (Fig.7).

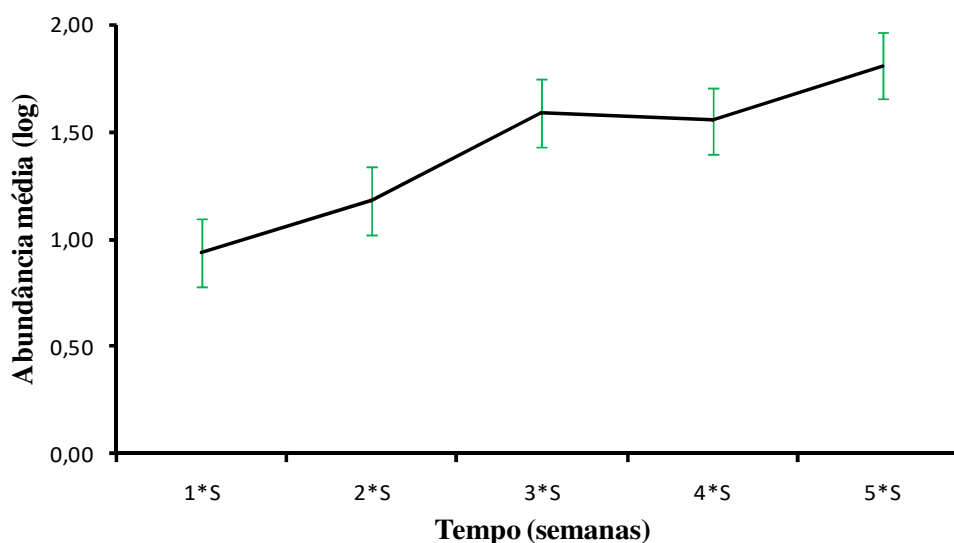


Figura 7: Abundância média (log) de invertebrados que emergiram do estágio dormente ao longo do experimento de incubação do sedimento.

Entretanto, a abundância não variou entre as lagoas anuais e não anuais ($F_{1,6} = 0,692$, $p=0,437$), e não houve interação entre variação temporal e tipo de lagoa (anual e não anual) influenciando a abundância média de invertebrados aquáticos que emergiram dos estágios dormentes ($F_{4,24} = 1,209$, $p=0,333$) (Fig. 8).

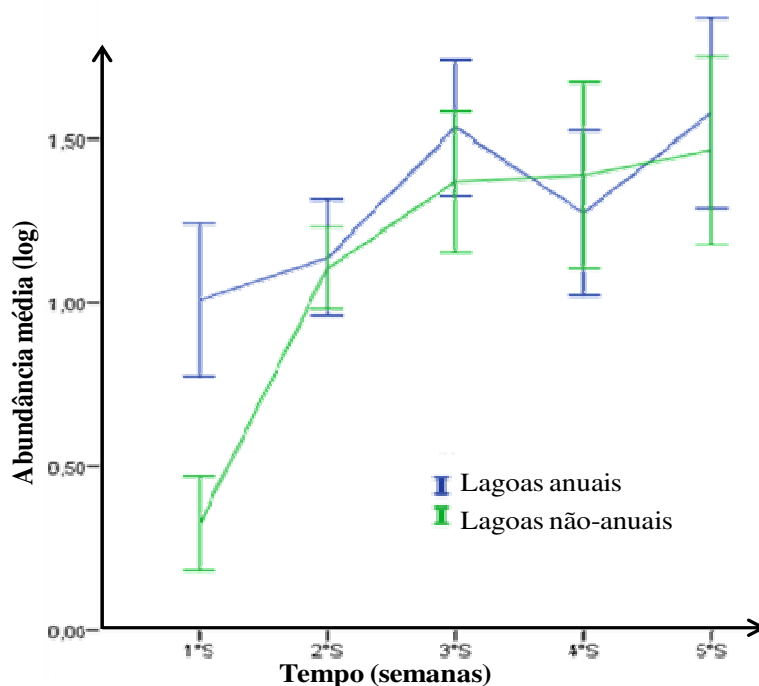


Figura 8: Comparação da abundância média de invertebrados que emergiram do estágio dormente ao longo do experimento de incubação do sedimento nas lagoas anuais e não anuais.

Comparações adicionais utilizando curvas de rarefação relacionadas com a riqueza de espécies em ambas as áreas (lagoas anuais e não anuais) permitiram extrapolar, por meio de curvas assintóticas, o aumento de riqueza de espécies decorrentes de esforços amostrais adicionais, neste caso, em relação ao tempo de monitoramento da incubação (Fig.9). De acordo com a estimativa de riqueza de espécies produzida pelo estimador Chao 1 (utilizando valores de abundância de cada táxon), obteve-se para as lagoas anuais $19,75 \pm 6,5$, tendo sido observados 19 táxons, e para as lagoas não anuais estimou-se $18,5 \pm 3,5$, tendo sido observados 18 táxons (Fig. 9).

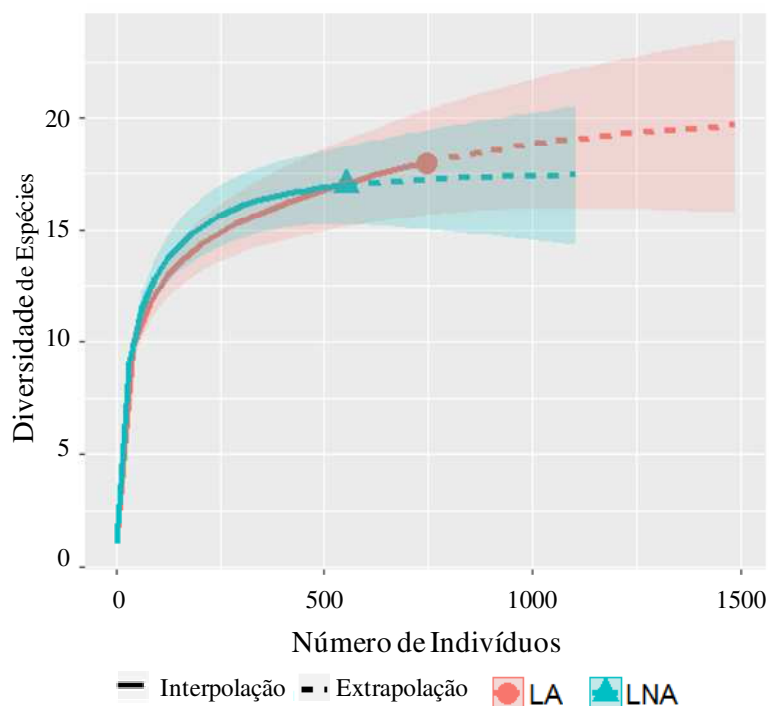


Figura 9: Curva de rarefação (Estimador Chao1) de riqueza entre os tratamentos.

A dissimilaridade na composição dos invertebrados aquáticos entre as lagoas anuais e não anuais foi representada por dois eixos da análise de ordenação (NMDS, stress= 0,054) (Fig. 10). A composição de invertebrados não variou entre as lagoas anuais e não anuais ($r^2 = 0,069$, $p = 0,827$).

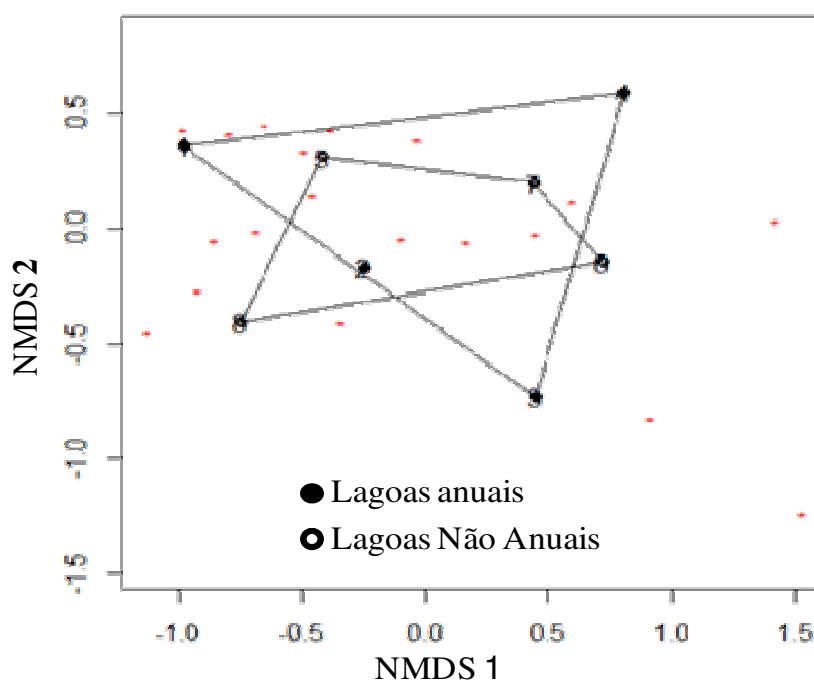
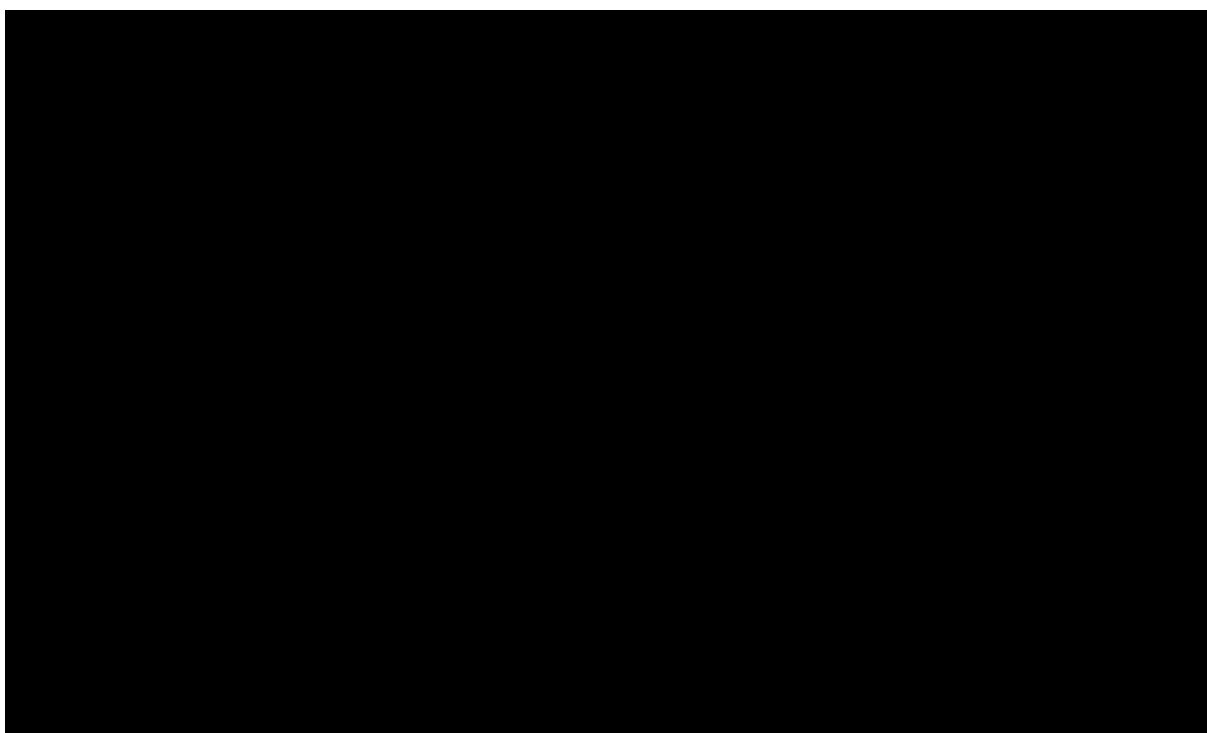


Figura 10: Análise NMDS da composição de espécies presentes nas lagoas anuais e não anuais.

Embora a composição de invertebrados não tenha variado entre as lagoas anuais e não anuais, a análise de porcentagem de similaridade (SIMPER) indicou que os táxons mais representativos nas lagoas anuais foram *C. vivacis* (68%), *C. eurynotus* (16%), copépodes (16%), *M. elegans* (24%) e *M. laticornis* (16%). Já para as lagoas não anuais os táxons mais representativos foram *C. vivacis* (34%), *C. eurynotus* (34%) e *L. davidi* (24%) (Tabela 2).

Tabela 2: Resultados de análise SIMPER de invertebrados aquáticos que emergiram de lagoas com presença de peixes anuais e ausência de peixes anuais. A dissimilaridade média geral foi de 65,95%.



Os diferentes táxons de invertebrados aquáticos apresentaram tempos de eclosão similares entre as lagoas anuais e não anuais. Nas lagoas anuais, *C. vivacis* (classe Ostracoda) foi mais abundante a partir do 15º dia de incubação, enquanto *M. elegans* (subordem Cladocera) foi mais abundante a partir do 20º dia. No caso das lagoas não anuais, *C. vivacis* e *M. elegans* mantiveram o comportamento acima descrito e as espécies *L. davidi* e *C. eurynotus* também foram mais abundantes a partir do 20º dia de incubação. *M. laticornis* apresentou maior emergência de indivíduos no 29º dia de incubação, tanto em lagoas anuais como não anuais.

3.6 Discussão

Áreas úmidas intermitentes impõem à comunidade de invertebrados aquáticos a necessidade de restabelecimento após períodos de seca. Para tanto, o recrutamento a partir do banco de estágios dormentes, a dispersão por indivíduos de regiões vizinhas e o estabelecimento bem sucedido de novas espécies são fundamentais (Olmo *et al.*, 2012). O presente estudo avaliou a influência da presença de peixes anuais predadores na estrutura e emergência do banco de propágulos dormentes de invertebrados aquáticos em áreas úmidas intermitentes.

Os resultados que visaram responder ao primeiro objetivo específico, acerca de diferenças na densidade e no tamanho de ovos efípias de cladóceros produzidos em áreas úmidas com e sem a presença de peixes anuais predadores, rejeitaram a hipótese de que a densidade de estágios dormentes é maior em áreas úmidas sob pressão de predação (Nielsen *et al.*, 2000; Ślusarczyk, 2001; Santangelo *et al.*, 2010; 2011), já que os valores de densidade foram similares e, por tal, não apresentaram diferenças estatísticas significativas, a despeito de mais de 70% dos efípios de cladóceros isolados estarem presentes nas lagoas anuais. Em ambas as áreas os valores de densidade de efípios encontrados no banco de propágulos dormentes se manteve dentro da faixa esperada e predita por Brendonck e De mester (2003) de 10^3 a 10^5 ovos efípias por m^2 , visto os valores aqui descritos serem da ordem de 10^5 ovos efípias por m^2 .

O tamanho dos ovos efípias, e, por conseguinte dos indivíduos, também não variou entre lagoas anuais e não anuais, rejeitando a segunda hipótese do presente trabalho que trata da diminuição do tamanho corporal dos invertebrados aquáticos sob pressão de predação (Iglesias *et al.*, 2011). O tamanho corporal médio reduzido, afetado grandemente pela classe mais representativa de tamanho, com dimensões de 0,3 a 0,6mm, pode ter influenciado na aparente similaridade entre as áreas úmidas quanto aos ovos efípias presentes, visto que a influência do predador é limitada em se tratando de espécies de cladóceros de pequeno tamanho corporal.

Cladóceros com maior tamanho corporal, como por exemplo *Daphnia*, são largamente estudadas e sofrem influencia de predação por peixes (Santangelo *et al.*, 2010). Em regiões tropicais e subtropicais prevalecem espécies zooplantônicas menores (Havens *et al.*, 2009), cuja resposta a pressão de predação por peixes ainda gera controvérsias (Jeppesen *et al.*, 2010). Santangelo *et al.*, (2011), trabalhando com cladóceros de pequeno tamanho corporal (*Moina micrura* com até 1,0 mm de comprimento), concluiu que apesar de ser afetada pela

predação por peixes, essa espécie tem em seu próprio tamanho corporal (reduzido) a melhor resposta antipredação disponível, não modificando suas taxas de eclosão na presença de predadores (*Gasterosteus aculeatus*).

Nosso segundo objetivo específico buscou comparar a riqueza, a abundância e a composição de espécies de invertebrados aquáticos após a eclosão dos estágios dormentes entre áreas úmidas com e sem peixes predadores. Microcrustáceos representaram a maior parte dos indivíduos emergidos, e dentre eles, cladóceros e ostracodes se mostraram mais abundantes. Em áreas úmidas, os cladóceros já foram identificados como invertebrados dominantes por sua elevada plasticidade fenotípica (Stenert *et al.*, 2010; Ávila *et al.*, 2015; Freiry, 2015), e microcrustáceos em geral são reconhecidos por suportarem grandes variações hidrológicas devido a sua capacidade de produção de ovos de resistência de elevada viabilidade (Euliss e Mushet, 1999). Já a presença de ostracodes foi igualmente reportada pelo trabalho de Ávila *et al.*, (2015), realizado em arrozais e áreas úmidas naturais.

A ausência de rotíferos dentre os indivíduos emergidos pode ser explicada pela abertura da malha utilizada na amostragem do sedimento incubado, haja visto que tais espécies possuem dimensões reduzidas (a partir de 40 μm) (Hickman *et al.*, 2013; Weber e Traunspurger, 2015), e foram encontradas em diversos trabalhos similares (Brendonck e De Meester 2003; Angeler e Moreno 2007; Palazzo *et al.*, 2008; Panarelli *et al.*, 2008). Ademais, a oxigenação constante da água pode ter acentuado esse resultado, visto haver correlação negativa entre a presença de oxigênio dissolvido e eclosão de rotíferos (Panarelli *et al.*, 2008). Por outro lado, a eclosão de platelmintos no sedimento incubado trata-se de evento raramente descrito na literatura, a despeito dos platelmintos microturbelários serem abundantes em ecossistemas de água doce (Braccini *et al.*, 2016). Sua presença entre os indivíduos emergidos pode ser explicada pela metodologia de coleta e identificação empregada.

Os valores de riqueza de espécies, quando usados para construir uma curva de rarefação que extrapole, por meio de curvas assintóticas, o aumento de riqueza decorrente de esforços amostrais adicionais (em relação ao tempo de monitoramento da incubação) pode fornecer informações relevantes sobre as áreas em estudo (Magurran, 2013). Como as curvas de rarefação indicaram pouco incremento (ou seja, proximidade com a assíntota), é possível afirmar que poucas espécies poderiam ainda ser encontradas no presente estudo (Gotelli e Colwell 2001; Chiarucci *et al.*, 2011). A extrapolação das curvas de rarefação indica que mesmo com o incremento do tempo de incubação do sedimento, não haveria acréscimo relevante na riqueza de espécies, apontando que a riqueza média real de invertebrados

aquáticos observada até a quinta semana de experimento é compatível com a riqueza da comunidade de invertebrados aquáticos local.

A riqueza de invertebrados aquáticos emergentes (19 táxons) foi inferior a trabalhos desenvolvidos em sedimentos de lavouras de arroz (Stenert *et al.*, 2010; Ávila *et al.*, 2015) e sedimentos de áreas úmidas inseridas em matriz de *Pinus* sp. (Stenert *et al.*, in press) do sul do Brasil. Stenert *et al.*, (2010) amostraram 40 táxons de invertebrados aquáticos emergentes, (sendo apenas sete táxons da subordem Cladocera) em sedimentos de lavouras de arroz convencionais e Ávila *et al.*, (2015) encontraram 23 táxons em lavouras de arroz com diferentes históricos e sistemas de cultivo. Stenert *et al.*, (in press) constataram a emergência de 20 espécies de cladóceros em sedimentos de áreas úmidas invadidas por *Pinus* sp., valor superior às oito espécies contabilizadas nos resultados do presente estudo.

A riqueza e abundância de invertebrados aquáticos não variaram entre as áreas úmidas, no entanto o período de emergência de microcrustáceos variou entre os táxons. As primeiras espécies de cladóceros a emergir foram *L. striata* (6º dia), *M. elegans* (8º dia) e *L. davidi* (10º dia), período superior ao reportado por Freiry (2015), que verificou a eclosão em dois dias para as espécies *M. elegans* e *L. davidi*. No entanto, o tempo necessário para a emergência de espécies foi mais curto se comparado a outros estudos (Nielsen *et al.*, 2000; Stenert, 2009). A Classe Ostracoda, já no 15º dia, apresentou elevação na sua abundância, enquanto que os cladóceros apresentaram esse perfil a partir do 20º dia, indicando que há diferença nas respostas aos estímulos ambientais. Porém, o fator primordial para a quebra da dormência ainda é muito discutido no meio científico, uma vez que varia conforme a idade, genótipo e qualidade do ovo efipial (De Meester e Jager, 1993; Deng, 1997; De Meester *et al.*, 1998).

A análise da composição de indivíduos emergidos do sedimento das áreas úmidas não indicou diferença estatística significativa, porém os táxons mais frequentes foram *C. vivacis* (espécie que mais contribuiu para a dissimilaridade percentual entre as áreas em estudo, já que esteve associada com as lagoas anuais duas vezes mais que em relação às lagoas não anuais), *C. eurynotus* e *M. elegans*, corroborando com Stenert *et al.*, (in press) em relação a maior frequência da espécie *C. eurynotus* e Ávila *et al.*, 2015 quanto ao gênero *Cypretta* spp e a espécie *M. elegans*.

Em virtude dos resultados não terem corroborado as hipóteses deste trabalho, por sua vez baseadas nos relatos da literatura, questionou-se a história de vida do predador (peixes anuais), já que a maioria dos estudos é focada em áreas úmidas permanentes, bem como regiões temperadas (Europa e América do Norte) (Iglesias *et al.*, 2016). Áreas úmidas permanentes apresentam forte regulação da comunidade zooplanctônica por peixes, em

resposta ao tamanho corporal das espécies zooplanctônicas e, também, ao hábito alimentar carnívoro dos peixes dessas áreas (Zaret, 1980; Waterkeim *et al.*, 2016). Este efeito se reduz em áreas intermitentes e tropicais, onde o zooplâncton apresenta tamanho médio corporal menor, tornando-os menos vulneráveis a predação por peixes (Keppeler *et al.*, 2015; Waterkeim *et al.*, 2016), cujo hábito alimentar generalista também contribui para atenuar seu efeito sobre o zooplâncton (Keppeler *et al.*, 2013).

Assumindo que o tamanho corporal do predador é fator crucial sobre a seleção de presas (Brooks e Dodson, 1965), no caso de peixes anuais, seu reduzido tamanho (entre 15 e 40 mm) (Gonçalves *et al.*, 2011) tende a exercer pressão sobre espécies zooplanctônicas de menor tamanho corporal (Ortiz e Arim, 2016). Porém, o hábito generalista somado a sua variação sazonal da dieta (Keppeler *et al.*, 2013), bem como as diferenças nas respostas aos estímulos ambientais que determinam a eclosão dos estágios dormentes, tendem a explicar a ausência de relação mais significativa entre a presença desses peixes predadores nas áreas intermitentes em estudo e a comunidade zooplanctônica.

Conforme já descrito por Arenzon *et al.*, (1999), embora os peixes anuais apresentem rápido crescimento e maturação sexual, podem necessitar de até 2 meses para atingir tamanho máximo (e assim ampliar sua dieta alimentar) e produzir ovos de resistência. Esse período é superior ao tempo de emergência do banco de propágulos dormentes (Iglesias *et al.*, 2016) que, por sua vez, por meio de seu ciclo reprodutivo rápido sob condições favoráveis, sofre menor pressão de predação. Siziba *et al.*, (2013), estudando áreas úmidas intermitentes no Delta do Okavango verificou que há influência da predação sobre a comunidade, contudo, apenas se o hidroperíodo for suficiente para que o peixe (<20 mm) complete seu ciclo de vida.

Os resultados aqui descritos devem ser interpretados tendo-se em consideração que a eclosão de ovos efípias em experimentos controlados eliminam outros fatores relevantes e presentes em ecossistemas naturais, tais como fatores abióticos relacionados com luminosidade, temperatura e salinidade (Butorina, 2004; Nielsen *et al.*, 2012; Sipaúba-Tavares *et al.*, 2014; Haridevan *et al.*, 2015; Stracham *et al.*, 2016), bem como diversas interações bióticas (Brendonck e De Meester 2003; Vandekerkhove *et al.*, 2005; Araujo *et al.*, 2013). Assim, o estudo com bancos de propágulos dormentes oferece informações sobre a comunidade de invertebrados aquáticos, mas ainda carece de esforços adicionais (Iglesias *et al.*, 2016) que ampliem a compreensão de suas respostas frente aos diferentes estímulos ambientais.

3.7 Considerações Finais

A predação por peixes é considerada um fator preponderante de controle sobre a comunidade zooplancônica, no entanto, existem controvérsias sobre a extensão desse efeito, principalmente em ecossistemas subtropicais como os aqui descritos. Nesse cenário, características relacionadas com o tamanho médio dos organismos (peixes e zooplâncton), questões ligadas à história de vida, heterogeneidade gerada pela presença de vegetação aquática e mesmo o hábito generalista dos predadores, interferem na dinâmica de predação e influenciam a pressão exercida sobre o zooplâncton.

Por fim, as considerações presentes ao longo da discussão buscam refletir sobre essas questões à luz de um âmbito mais amplo que considere toda a gama de variáveis e características singulares presentes em cada ecossistema. Acaba-se por concluir que há necessidade de novos estudos que abordem em maior detalhe a relação entre a presença de peixes anuais predadores e sua influencia sobre a comunidade zooplancônica ao longo de seu ciclo de vida.

3.8 Referências

- Acuña, A. A., Ramos-Jiliberto, R. and Serra, M. (2015) Zooplankton competition promotes trade-offs affecting diapause in rotifers. *Oecologia*, **177**, 273-279.
- Alekseev, V., Ravera, O. and Stasio, B. T. (2007) *Introduction to diapause*. In Alekseev, V; Stasio, B. T; Gilbert, J. J. (eds). *Diapause in Aquatic Invertebrates*. Springer, Netherlands, pp. 3–10.
- Angeler, D. G., and Moreno, J. M. (2007) Zooplankton community resilience after press-type anthropogenic stress in temporary ponds. *Ecological Applications*, **17**, 1105-1115, doi:10.1890/06-1040.
- Araújo, L. R., Lopes, P. M., Santangelo, J. M., Petry, A. C. and Bozelli, R. L. (2013) Zooplankton resting egg banks in permanent and temporary tropical aquatic systems. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **25**, 235-245.
- Arenzon, A. Peret, A. C and Bohrer, M. B. C. (1999) Reproduction of the annual fish *Cynopoecilus maelanotaenia* (Regan 1912) based on a temporary water body population in Rio Grande do Sul State, Brazil. *Hydrobiologia*, **411**, 65-70.
- Ávila, A. C., Boelter, T., Martins dos Santos, R., Stenert, C., Würdig, N. L., Rocha, O. and Maltchik, L. (2015) The effects of different rice cultivation systems and ages on resting stages of wetland invertebrates in southern Brazil. *Marine and Freshwater Research*, **66**, 276-285, doi.org/10.1071/MF14048.

- Batzer, D. P. and Sharitz, R. R. (2014) *Ecology of freshwater and estuarine wetlands*. Second Edition. University of California Press, California.
- Braccini, J. A. L., Amaral, S. V. and Leal-Zanchet, A. M. (2016) Microturbellarians (Platyhelminthes and Acoelomorpha) in Brazil: invisible organisms? *Braz. J. Biol.*, **76**, 476-494, doi.org/10.1519-6984.21514.
- Brendonck, L. and De Meester, L. (2003) Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia*, **49**, 65-84.
- Brooks, J. L. and Dodson, S. I. (1965) Predation, body size, and composition of the plankton. *Science*, **150**, 28-35.
- Butorina, L. G. (2004) Conditions of Development and Hatching from Resting Eggs in *Polyphemus pediculus* (Crustacea: Branchiopodiodes). *Hydrobiological Journal*, **40**, doi.org/10.1615/HydrobJ.v40.i1.30
- Cáceres, C. E. (1998) Interspecific variation in the abundance, production, and emergence of daphnia diapausing eggs. *Ecology*, **79**(5), 1699-1710.
- Clarke, K. R. and Warwick, R. M. (2001). *Change in marine communities, an approach to statistical analysis and interpretation*. PRIMER-E: Plymouth, UK.
- Chiarucci, A., Bacaro, G. and Scheiner, S. M. (2011) Old and new challenges in using species diversity for assessing biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences*, **366**, 2426–2437.
- Colwell, R. K., Mao, C. X., and Chang, J. (2004) Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology*, **85**, 2717-2727.
- Darwall, W., Smith, K., Allen, D., Seddon, M., McGregor Reid, G., Clausnitzer, V. and Kalkman, V. (2008) Freshwater biodiversity – a hidden resource under threat. In: The Review of the IUCN Red List of Threatened Species, Vié J-C, Hilton-Taylor C, Stuard SN (eds). IUCN: Gland, Switzerland.
- De Meester, L., Cousyn, C. and Vanoverbeke, J. (1998) Chemical interactions, maternal effects and the hatching of *Daphnia* diapausing eggs. *Arch. Hydrobiol.*, **53**, 263-272.
- De Meester, L. and Jager, H. (1993) Hatching of *Daphnia* sexual eggs. The effect of age and a second stimulus. *Freshwater Biology*, **30** (2), 227-233.
- Deng, H. W. (1997) Photoperiodic response of sexual reproduction in the *Daphnia pulex* group is reversed in two distinct habitats. *Limnology and Oceanography*, **42** (3), 609–611.
- Elmoor-Loureiro, M. A. L. (1997) *Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil*. Universa, Brasília.
- Euliss, N. H. Jr. and Mushet, D. M. (1999) Influence of agriculture on aquatic invertebrate communities of temporary wetlands in the prairie pothole region of North Dakota, USA. *Wetlands*, **19**, 578-583, doi:10.1007/BF03161695.

Fahd, K., Florencio, M., Keller, C. and Serrano, L. (2007) The effect of the sampling scale on zooplankton community assessment and its implications for the conservation of temporary ponds in South West Spain. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **17**, 175-193.

Freiry, R. F. (2015) Efeito da escala espacial na diversidade beta de propágulos dormentes de invertebrados aquáticos em áreas úmidas intermitentes de altitude. Dissertação de Mestrado. Universidade do Vale do Rio dos Sinos, UNISINOS, Brasil.

Gaikwad, S. R., Ingle, K. N. and Thorat, S. R. (2008) Study of zooplankton emergence pattern and resting egg diversity of recently dried waterbodies in North Maharashtra Region. *Journal of Environmental Biology*, **29** (3), 353-356.

Gazulha, V. (2012) *Zooplâncton Limnico*. Manual Ilustrado. 1 ed. Technical Books, Rio de Janeiro.

Gliwicz, Z. M. and Pijanowska, J. (1989) *The role of predation in zoo-plankton succession*. In: Sommer U (ed) *Plankton ecology. Succession in plankton communities*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp 253-296.

Gonçalves, C. S., Souza, U. P. and Volcan, M. V. (2011) The opportunistic feeding and reproduction strategies of the annual fish *Cynopocilus melanotaenia* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) inhabiting ephemeral habitats on Southern Brazil. *Neotropical Ichthyology*, **9**, 191-200.

Gotelli, N. J. and Colwell, R. K. (2001) Quantifying biodiversity, procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**, 379-391.

Hairton, N. G. (1996) Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography*, **41**, 1087-1092.

Haridevan, G., Jyothibabu, R., Arunpandi, N., Jagadeesan, L. and Biju, A. (2015) Influence of salinity on the life table demography of a rare Cladocera *Latonopsis australis*. *Environ. Monit. Assess.*, **187**, 643-658, doi 10.1007/s10661-015-4849-z.

Hammill, E., Atwood, T. B., Corvalan, P. and Srivastava, D. S. (2015) Behavioural responses to predation may explain shifts in community structure. *Freshwater Biology*, **60**, 125-135, doi:10.1111/fwb.12475.

Havens, K. E., Elia, A., Taticchi, M. and Fulton, R. (2009) Zooplankton–phytoplankton relationships in shallow subtropical versus temperate lakes Apopka (Florida, USA) and Trasimeno (Umbria, Italy). *Hydrobiologia*, **628**, 165-175.

Hickman, C. P., Roberts, L. S., Keen, S. L., Eisenhour, D. J., Larson, A. and I'Anson, H. (2013) *Princípios Integrados de Zoologia*, 15ª ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.

Iglesias, C., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Lacerot, G., Clemente, J. M., Scasso, F., Kruk, C., Goyenola, G., *et al.* (2011) High predation is of key importance for dominance of small-bodied zooplankton in warm shallow lakes: evidence from lakes, fish enclosures and surface sediments. *Hydrobiologia*, **667**, 133-147, doi 10.1007/s10750-011-0645-0.

- Iglesias, C., Bonecker, C., Brandão, L., Crispim, M. C., Eskinazi-Sant'Anna, E. M., Gerhard, M., Portinho, J. L., Maia-Barbosa, P., Panarelli, E. and Santangelo, J. M. (2016) Current knowledge of South American cladoceran diapause: A brief review. *International Review of Hydrobiology*, **101**, 1-14, doi10.1002/iroh.201501825.
- Jenkins, K. M. and Boulton, A. J. (2007) Detecting impacts and setting restoration targets in arid-zone Rivers: aquatic micro-invertebrate responses to reduced floodplain inundation. *Journal of Applied Ecology*, **44** (4), 823-832.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Amsinck, S., Landkildehus, F., Lauridsen, T. and Mitchell, S. F. (2002) Reconstructing the historical changes in Daphnia mean size and planktivorous fish abundance in lakes from the size of Daphnia ephippia in the sediment. *Journal of Paleolimnology*, **27**, 133-143.
- Jeppesen, E., M. Meerhoff, K. Holmgren, I. Gonza'lez-Bergonzoni, F. Teixeira-de Mello, S. Declerck, L. De Meester, M. Søndergaard, T. L., *et al.*, (2010) Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia*, **646**, 73-90.
- Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Lourival, R., Wittman, F., Kandus, P., Lacerda, L. D., Bozelli, R. L., Esteves, F. A., *et al.*, (2013) Brazilian wetlands: their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquatic Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.*, **24**, 5-22, doi: 10.1002/aqc.2386.
- Keppeler, F. W., Lanés, L. E. K., Rolon, A. S., Stenert, C. and Maltchik, L. (2013) The diet of *Cynopoecilus fulgens* Costa, 2002 (Cyprinodontiformes: Rivulidae) in Southern Brazil wetlands. *The Italian Journal of Zoology*, **80**, 291-302.
- Keppeler, F. W., Lanés, L. E. K., Rolon, A. S., Stenert, C., Lehmann, P., Reichard, M. and Maltchik, L. (2015) The morphology-diet relationship and its role in the coexistence of two species of annual fishes. *Ecology of Freshwater Fish*, **24**, 77-90.
- Lanés, L. E. K., Gonçalves, Â. C. and Volcan, M. V. (2013) *Austrolebias arachan* Loureiro, Azpelicueta & García 2004 (Cyprinodontiformes: Rivulidae) in Rio Grande do Sul, Brazil: occurrence, length-weight relationships and condition factor. *J. Appl. Ichthyol.*, **29**, 252-256.
- Lanés, L. E. K., Rolon, A. S., Stenert, C. and Maltchik, L. (2015) Effects of an artificial and annual opening of a natural sandbar on the fish community in a coastal lagoon system: a case study in Lagoa do Peixe floodplains, southern Brazil. *J. Appl. Ichthyol.*, **31**, 321-327.
- Lopretto, E. C. and Tell, G. (1995) *Ecosistemas de aguas continentales: metodologías para su estudio*. Ediciones Sur, La Plata.
- Magurran, A. E. (2013) *Medindo a diversidade biológica*. Editora UFPR, Curitiba, 261p.
- Maia-Barbosa, P. M., Eskinazi-Sant'Anna, E. M., Valadares, C. F. and Pessoa, G. C. D. (2003) The resting eggs of zooplankton from a tropical, eutrophic reservoir (Pampulha Reservoir, south-east Brazil). *Lakes & Reservoirs: research and Management*, **8**, 269-275.

Maltchik, L. (1999) Biodiversidade e estabilidade em Lagoas do semi-árido. *Ciência Hoje*, **25**, 64-67.

Maltchik, L., Costa, E. S., Becker, C. G. and Oliveira, A. E. (2003) Inventory of wetlands of Rio Grande do Sul (Brazil). *Pesq. Bot.*, **53**, 89-100.

Maltchik, L., Rolon, A. S., Guadagnin, D. and Stenert, C. (2004) Wetlands of Rio Grande do Sul, Brazil: a classification with emphasis on plant communities. *Acta Limnol. Bras.*, **16**(2), 137-151.

Nielsen, D. L., Smith, F. J., Hillman, T. J. and Shiel, R. J. (2000) Impact of water regime and fish predation on zooplankton resting egg production and emergence. *Journal of Plankton Research*, **22** (3), 433-446.

Nielsen, D. L., Smith, D. and Petrie, R. (2012) Resting egg banks can facilitate recovery of zooplankton communities after extended exposure to saline conditions. *Freshwater Biology*, **57**, 1306-1314.

Norma Brasileira ABNT NBR13373, (2006) Ecotoxicologia Aquática – Toxicidade Crônica – Método de Ensaio com *Ceriodaphnia spp* (Crustacea, Cladocera), 2ª edição, Brasil.

Olmo, C., Armengol, X. and Ortells, R. (2012) Re-establishment of zooplankton communities in temporary ponds after autumn flooding, Does restoration age matter? *Limnologica*, **42**, 310–319.

Ortiz, E. and Arim, M. (2016) Hypotheses and trends on how body size affects trophic interactions in a guild of South American killifishes. *Austral Ecology*, **41**, 976-982, doi:10.1111/aec.12389.

Palazzo, F., Bonecker, C. C. and Nagae, M. Y. (2008) Zooplankton dormancy forms in two environments of the upper Parana River floodplain (Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia*, **20**, 55-62.

Panarelli, E. A., Casanova, S. M. C., and Henry, R. (2008) The role of resting eggs in the recovery of zooplankton community in a marginal lake of the Paranapanema River (São Paulo, Brazil), after a long drought period. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **20**, 73–88.

Papa, R. D. and Briones, J. C. A. (2014) Climate and Human-induced Changes to Lake Ecosystems: What We Can Learn From Monitoring Zooplankton Ecology. *Journal of Environmental Science and Management*, **17**(1), 60-67.

R Development Core Team. (2009) *R: A language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.

Radzikowski, J. (2013) Resistance of dormant stages of planktonic invertebrates to adverse environmental conditions. *Journal of Plankton Research*, **35**, 707-723.

Rambo, B. (2000) *A Fisionomia do Rio Grande do Sul: Ensaio de Monografia Natural*. Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS), São Leopoldo, 456p.

- Ricci, C. (2001) Dormancy patterns in rotifers. *Hydrobiologia*, **446**, 1-11.
- Richardson, S. J., Clayton, R., Rance, B. D., Broadbent, H., Mcglone, M. S. and Wilmshurst, J. M. (2015) Small wetlands are critical for safeguarding rare and threatened plant species. *Applied Vegetation Science*, **18**, 230-241.
- Rolon, A. S., Rocha, O. and Maltchik, L. (2011) Does pine occurrence influence the macrophyte assemblage in Southern Brazil ponds? *Hydrobiologia*, **675**, 157-165, doi 10.1007/s10750-011-0813-2.
- Ruppert, E. E. and Barnes, R. D. (1996) *Zoologia dos Invertebrados*. 6. ed. Roca, São Paulo.
- Sakwinska, O. (2002) Response to fish kairomone in *Daphnia galeata* life history traits relies on shift to earlier instar at maturation. *Oecologia*, **131** (3), 409-417.
- Santangelo, J. M. (2009) Produção, eclosão e implicações ecológicas e evolutivas dos estágios dormentes do zooplâncton. Limnotemas. *Sociedade Brasileira de Limnologia*, **7**, ISSN p. 1806-7115.
- Santangelo, J. M., Bozelli, R. L., Esteves, F. A. and Tollrian, R. (2010) Predation cues do not affect the induction and termination of diapause in small-bodied cladocerans. *Freshwater Biology*, **55**, 1577-1586, doi:10.1111/j.1365-2427.2009.02389.
- Santangelo, J. M., Esteves, F. A., Tollrian, R. and Bozelli, R. L. (2011) A small-bodied cladoceran (*Moina micrura*) reacts more strongly to vertebrate than invertebrate predators: a transgenerational life-table approach. *Journal of Plankton Research*. **33** (11), 1767-1772, doi:10.1093/plankt/fbr063.
- Schriever, T. A. (2015) Food webs in relation to variation in the environment and species assemblage: a multivariate approach. *PLOS ONE*, **10**, 1-17, doi:10.1371/journal.pone.0122719.
- Schroder, T. (2005) Diapause in monogonont rotifers. *Hydrobiologia*, **546**, 291-306.
- Sipaúba-Tavares, L. H., Truzzi, B. S. and Berchielli-Morais, F. A. (2014) Growth and development time of subtropical Cladocera *Diaphanosoma birgei* Korinek, 1981 fed with different microalgal diets. *Braz. J. Biol.*, **74** (2), 464-471, doi.org/10.1590/1519-6984.12012.
- Siziba, N., Chimbari, M. J., Masundire, H., Mosepele, K. and Ramberg, L. (2013) Variation in Assemblages of Small Fishes and Microcrustaceans After Inundation of Rarely Flooded Wetlands of the Lower Okavango Delta, Botswana. *Environmental Management*, **52**, 1386-1399, doi 10.1007/s00267-013-0183-9.
- Ślusarczyk, M. (1999) Predator-induced diapause in *Daphnia magna* may require two chemical cues. *Oecologia*, **119**, 159-165.
- Ślusarczyk, M. (2001) Food threshold for diapause in *Daphnia* under the threat of fish predation. *Ecology*, **82** (4), 1089-1096.

- Stenert, C. (2009) Estrutura da comunidade de invertebrados aquáticos em arrozais do RS. Tese de doutorado. Universidade Federal de São Carlos, UFSCAR, São Carlos, Brasil.
- Stenert, C., Bacca, R. C., Ávila, A. C., Maltchik, L. and Rocha, O. (2010) Do hydrologic regimes used in rice fields compromise the viability of resting stages of aquatic invertebrates? *Wetlands*, **30**, 989-996.
- Stenert, C., Bacca, R. C., Moraes, A. B., Ávila, A. C. and Maltchik, L. (2012) Negative effects of exotic pine invasion on macroinvertebrate communities in southern Brazil coastal ponds. *Marine and Freshwater Research*, **63**, 283-292.
- Stenert, C., Ehlert, B., Ávila, A. C., Sousa, F. D. R., Esquinatti, F. M., Batzer, D. P. and Maltchik, L. (In press) Dormant propagule banks of aquatic invertebrates in ponds invaded by exotic pine species in southern Brazil.
- Strachan, S. R., Chester, E. T. and Rodson, B.J. (2016) Habitat alters the effect of false starts on seasonal-wetland Invertebrates. *Freshwater Biology*, **61**, 680-692.
- Vandekerkhove, J., Niessen, B., Declerck, S., Jeppesen, E., Conde Porcuna, J. M., Brendonck, L. and De Meester, L. (2004a) Hatching rate and success of isolated versus non-isolated zooplankton eggs. *Hydrobiologia*, **526**, 235-241.
- Vandekerkhove, J., Declerck, S., Vanhove, M., Brendonck, L. Jeppesen, E., Conde Porcuna, J. M. and De Meester, L. (2004b) Use of ephippial morphology to assess richness of anomopods: potentials and pitfalls. *Journal of Limnology*, **63**, 75-84.
- Vandekerkhove, J., Declerck, S., Jeppesen, E., Conde-Porcuna, J. M., Brendonck, L. and De Meester, L. (2005) Dormant propagule banks integrate spatio-temporal heterogeneity in cladoceran communities. *Oecologia*, **142**, 109-116, doi 10.1007/s00442-004-1711-3.
- Walseng, B., Andersen, T. and Hessen, D. O. (2015) Higher zooplankton species richness associated with na invertebrate top predator. *Freshwater Biology*, **60**, 903-910, doi:10.1111/fwb.12543.
- Waterkeyn, A., Grillas, P. and Brendonck, L. (2016) Experimental test of the ecosystem impacts of the keystone predator *Triops cancriformis* (Branchiopoda: Notostraca) in temporary ponds. *Freshwater Biology*, **61**, 1392-1404.
- Weber, S. and Traunspurger, W. (2015) The effects of predation by juvenile fish on the meiobenthic community structure in a natural ponds. *Freshwater Biology*, **60**, 2392-2409 doi:10.1111/fwb.12665.
- Williams, M. (1993) *Wetlands: a threatened landscape*. Oxford: Blackwell Publishers, UK, 419 p.
- Williams, D. D. (2006) *The Biology of temporary Waters*. Oxford University Press, Canada, 336 p.
- Zaret, T. M. (1980) *Predation and Freshwater Communities*. Yale University Press, New Haven.

3.9 Anexos

Os registros fotográficos a seguir foram produzidos a partir da etapa de incubação e eclosão dos estágios dormentes de invertebrados aquáticos. Para tanto, as fotos feitas pela autora utilizaram estereomicroscópio (ZEISS, São Paulo, SP) com software ZEN (editor de fotografias). Esses registros fotográficos possuem, aqui, caráter ilustrativo e auxiliaram na etapa de identificação das espécies de invertebrados aquáticos emergidos.



Figura 1: Registro fotográfico do espécime *Chamydotheca riograndensis* (Crustacea: Ostracoda). Fonte: Norma Luiza Würdig



Figura 2: Registro fotográfico do indivíduo da família Cyprididae (Crustacea: Ostracoda). Fonte: Norma Luiza Würdig



Figura 3: Registro fotográfico do espécime *Cypretta vivacis* (Crustacea: Ostracoda).

Fonte: Autora



Figura 4: Registro fotográfico do espécime *Camptocercus simili* (Crustacea: Cladocera). Fonte: Autora

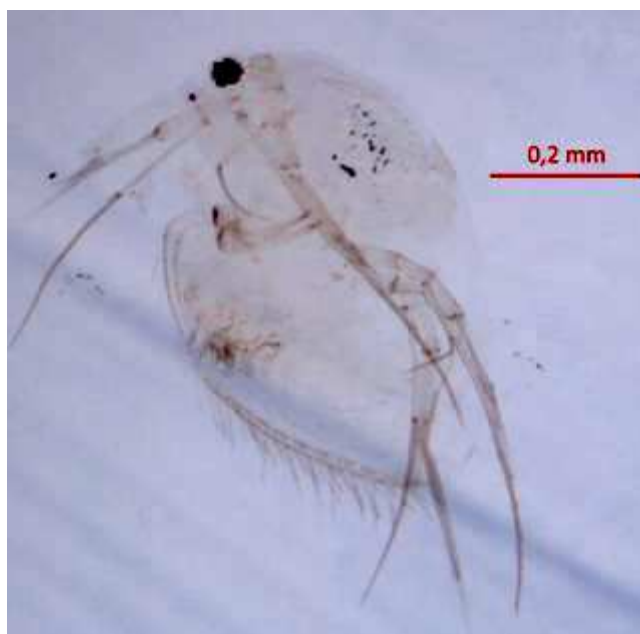


Figura 5: Registro fotográfico do espécime *Macrothrix elegans* (Crustacea: Cladocera). Fonte: Autora

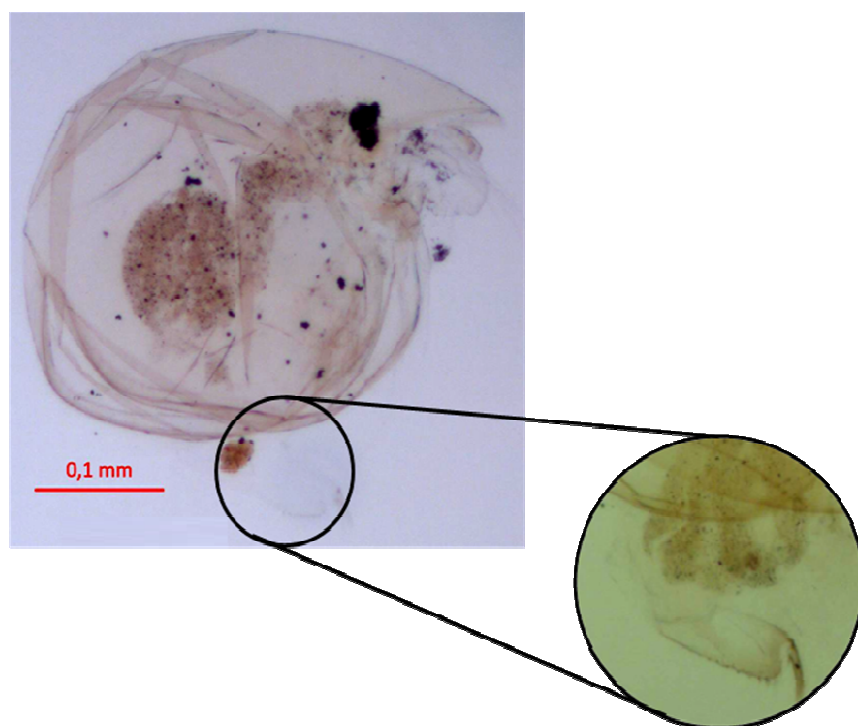


Figura 6: Registro fotográfico do espécime *Chydorus eurynotus* (Crustacea: Cladocera). Fonte: Autora



Figura 7: Registro fotográfico do espécime *Leberis davidi* (Crustacea: Cladocera).

Fonte: Autora



Figura 8: Registro fotográfico do espécime *Leydigia striata* (Crustacea: Cladocera).

Fonte: Autora

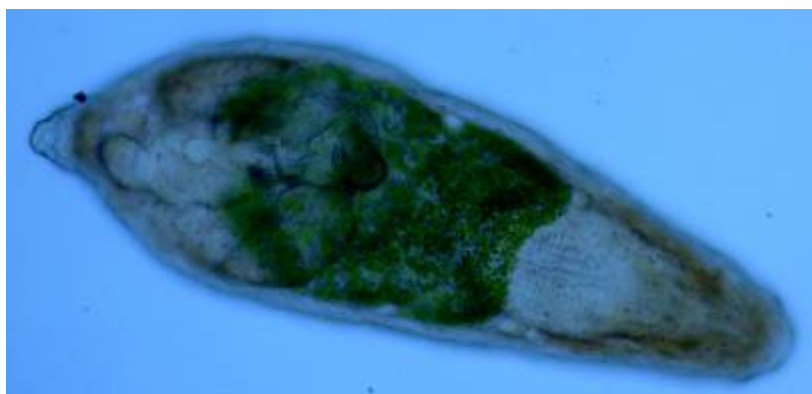


Figura 9: Registro fotográfico do espécime *Gieystoria* sp. 1 (Platyhelminthes).

Fonte: João Alberto Leão Braccini