

Crescimento populacional e análise isotópica de *Diaphanosoma spinolosum* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustacea: Cladocera), alimentadas com diferentes frações de seston natural

Pedro Caraballo^{1,2*}, Andrés Felipe Sanchez-Caraballo¹, Bruce Forsberg³ e Rosseval Leite³

¹Universidad de Sucre, Sincelejo, Sucre, Colombia. ²Programa de Pós-graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Av. André Araújo, 2936, 69060-001, Aleixo, Manaus, Amazonas, Brasil. ³Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Aleixo, Manaus, Amazonas, Brasil. *Autor para correspondência. E-mail: caraballo7@yahoo.com

RESUMO. Para definir o efeito do seston como fonte de alimento para *Ceriodaphnia cornuta* e *Diaphanosoma spinolosum* durante a enchente no lago Catalão (Amazônia Central) foram desenvolvidos experimentos “in situ”, utilizando a variação natural de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ como traçadores de alimento. As duas espécies tiveram acesso a três diferentes frações de seston (< 10, < 30 e < 60 μm) sendo mantidas em garrafas plásticas de 1,1 L submersas, durante nove dias. As atividades foram iniciadas com uma população de dez indivíduos em cada frasco, com três frascos por cada fração e quatro intervalos de tempo, para um total de 27 frascos por espécie. A cada três dias, foram coletados três frascos e os organismos foram fixados para contagem e observação de parâmetros populacionais. Os organismos nos últimos três frascos de cada fração foram fixados com formalina e usados para análise de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio. As duas espécies cresceram em todas as frações de alimento, sendo melhor seu desempenho populacional na fração < 30 μm . *D. spinolosum* e *C. cornuta* apresentaram enriquecimento nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$, sendo maior na fração < 10 μm . Estes resultados sugerem que as frações do seston testadas produzem diferentes taxas de crescimento populacional e assinaturas isotópicas nos cladóceros.

Palavras-chave: dinâmica populacional; cladóceros; ecologia isotópica.

ABSTRACT. Population growth and stable isotope analyses of *Diaphanosoma spinolosum* and *Ceriodaphnia cornuta* (Crustacea: Cladocera) fed with different seston size fractions. In order to define the effect of seston size fraction as a food source for *Ceriodaphnia cornuta* and *Diaphanosoma spinolosum*, in situ experiments using natural abundance of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were carried out during the rising water period in Catalão Lake. Both species were fed with three different fractions of seston from the lake (< 10, < 30 and < 60 μm) and maintained in submerged 1.1 L plastic bottles for nine days. Ten individuals were put in each flask, maintaining three flasks for each fraction, for a total of 27 flasks per species. Every three days we collected three flasks and fixed the individuals for subsequent counting and observation of demographic population parameters. The organisms in the last three flasks of each fraction were fixed for stable isotope analysis of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. Both species grew in all of the food fractions, with the best the performance coming in the < 30 μm fraction. *D. spinolosum* and *C. cornuta* showed enrichment in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, which was highest in the < 10 μm fraction for both species. These results show that the seston size fractions tested produce different population growth rates and isotopic signatures in cladocerans.

Key words: Population dynamic; cladocerans; isotopic ecology.

Introdução

O seston, que é definido como todo material particulado presente em águas livres (WETZEL, 2001), é uma mistura de algas, protozoários, bactérias, detritos e material inorgânico com seus respectivos agregados estáveis (RICHARDSON et al., 2009) e representa o principal alimento consumido pelos cladóceros em lagos, sendo objeto de pesquisas recentes, sobre seu efeito nestes organismos (FILETO et al., 2004). Assim, pelo fato dos cladóceros ocuparem papel-chave no

fluxo de carbono pela ação de pastejo, e servirem como presas para organismos maiores, a composição bioquímica do seston é considerada muito importante na dinâmica do fluxo de matéria e energia nos ecossistemas aquáticos (BOËCHAT; GIANI, 2008) por meio destes organismos. O fitoplâncton por sua vez é o principal componente da matéria orgânica particulada nos lagos de inundação (ARAUJO-LIMA et al., 1986; FORSBERG et al., 1993) e dentre todas as fontes de energia disponíveis nesses sistemas (plantas com metabolismo C3 e C4), as algas são as melhores

fontes de proteína, sendo altamente nutritivas e de rápida assimilação pela maioria dos consumidores.

As relações tróficas entre o zooplâncton e o fitoplâncton são definidas, de forma geral, pelo princípio da cascata trófica, no qual a estrutura da comunidade fitoplanctônica depende da abundância e tamanho do zooplâncton e da disponibilidade de nutrientes (CARPENTER et al., 1985). Assim, as avaliações do fitoplâncton como um elo na cadeia alimentar da herbívoros são baseadas, principalmente, no número de células por unidade de volume e/ou na concentração da clorofila-a. Existem, no entanto, estimativas mais adequadas da comunidade fitoplanctônica, como o biovolume (BECKER et al., 2008; PAGANO, 2008) e o fracionamento da clorofila-a pelo tamanho das células (ELSER et al., 1996), e nestes métodos o tamanho das partículas ocupa um lugar de destaque nas mensurações das comunidades fitoplanctônicas, fornecendo informações importantes com relação às partículas consumidas pelo zooplâncton, que em geral, dependem do tamanho do alimento.

O cladóceros *Moina micrura* pasteja eficientemente partículas entre 2-4 μm até algas maiores como *Coelastrum reticulatum* com 20-40 μm . Por outro lado, *Diaphanosoma excisum* consome somente pequenas partículas entre 2-4 μm (PAGANO, 2008). Embora o tamanho mínimo das partículas ingeridas dependa do aparelho filtrador (GLIWICZ; SIEDLAR, 1980), o tamanho máximo depende do tamanho do consumidor (STEINER, 2001; FILETO et al., 2004) o que limita a capacidade filtradora dos organismos de pequeno porte. Nesse sentido, é importante ressaltar que, sendo o zooplâncton tropical de água doce menor quando comparado ao zooplâncton das regiões temperadas, sua capacidade filtradora é mais limitada. Brooks e Dodson (1965), na sua hipótese da eficiência por tamanho, estabeleceram que espécies maiores são mais eficientes na competição por recursos e Gliwicz (1990) demonstrou que o nível crítico de alimento ("threshold food concentration") é menor para espécies maiores do que aquelas de pequeno porte em condições ambientais estáveis e baixa mortalidade. Porém fica a dúvida entre o que é consumido pelo zooplâncton independente do tamanho, e o que é assimilado em termos do carbono; o que é assimilado e o que serve para manter o crescimento de uma população. Estas questões podem ser mais bem compreendidas pela técnica de análise de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio.

Em geral, o zooplâncton limnético tem duas fontes principais de alimento: bactérias heterotróficas, consumidas de forma direta ou

indireta por meio dos protozoários (BOUVY et al., 2006) ou microalgas. Nos ecossistemas lacustres amazônicos, o fitoplâncton apresenta uma marca isotópica típica de plantas C3 com valores médios de -32‰ (FORSBERG et al., 1993; HAMILTON; LEWIS, 1992) e as bactérias heterotróficas apresentam valor de -16‰ (WAICHMAN, 1996). Assim, nestes ecossistemas aquáticos, esperamos forte enriquecimento no $\delta^{13}\text{C}$ no zooplâncton, quando o carbono passa predominantemente pelo microbial loop, e um forte empobrecimento quando o carbono do zooplâncton é derivado principalmente do fitoplâncton. É claro que os sistemas naturais não funcionam dessa forma binária e sim, como um contínuo, no qual há variações sazonais, verticais e até diárias na composição do seston (PARK et al., 2004).

As frações de tamanho das algas no seston que são consumidas pelos cladóceros variam entre 10 e 60 μm . Estas variações foram comprovadas tanto por experimentos controlados em laboratório quanto por resultados obtidos em um lago no Sudeste brasileiro, onde a fração de 35 μm é utilizada como ponto intermediário na dieta do zooplâncton (FERRÃO-FILHO et al., 2005; FILETO et al., 2004; STEINER, 2001). Mesmo assim, é importante conhecer a resposta dos cladóceros em ecossistemas tropicais, em termos da sua taxa de crescimento populacional, quando expostos às diferentes frações do alimento natural (MARTÍNEZ, 1999) para entender a participação de cada uma delas no fluxo de carbono. Nesse sentido, a dinâmica populacional é uma ferramenta poderosa porque define as variações do número de organismos nas populações e os fatores que as produzem. Assim, o processo de crescimento populacional, seja negativo ou positivo, é discreto, mas em uma escala tão pequena que em termos práticos é considerado contínuo, o que faz mais fácil sua comparação para avaliar o desempenho de várias espécies. Isto, tendo presente que a disponibilidade alimentar e a predação seletiva (por invertebrados e vertebrados) são considerados como os principais fatores que controlam o tamanho dos indivíduos (BROOKS; DODSON, 1965) e sua abundância.

Para entender o processo de crescimento populacional do zooplâncton no seu meio natural é preciso avaliar entre todas as possibilidades de forma, tamanho e qualidade nutricional do seston, quais são aquelas realmente disponíveis como alimento (RUNGE; OHMAN, 1982). Neste sentido, a técnica de fracionamento do seston por tamanho, associada com a análise isotópica dessas frações é uma forma de visualizar uma parte desse universo,

definindo como primeiro passo o tamanho do fitoplâncton que tem maior impacto sobre o crescimento populacional. Diante disto, o objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito de três frações do seston natural do lago Catalão, sobre o crescimento populacional de *Diaphanosoma spinolosum* e *Ceriodaphnia cornuta* e assim responder à pergunta de qual fração de tamanho do seston, vai gerar maior crescimento individual e populacional do zooplâncton num lago de inundação da Amazônia Central.

Material e métodos

O lago do Catalão está situado numa planície fluvial próxima à confluência dos rios Solimões e Negro (3°10'04"S e 59°54'45"W), a 3 km da cidade de Manaus. A região corresponde a uma zona de terras baixas, com uma série de corpos de água interconectados que, conforme as variações anuais do nível da água podem formar uma unidade contínua, isolar-se ou até mesmo secar completamente (BRITO, 2006). Durante o período hidrológico da seca (out-dez) pode até ficar isolado do rio Negro, que logo no final de dezembro inicia o período de inundação misturando-se com as águas do rio Solimões, o que confere ao lago o caráter especial de águas mistas.

A abundância do fitoplâncton no lago tem relação direta com a condutividade, apresentando as maiores concentrações na seca (ALMEIDA, 2008). Valores médios de 9,0 $\mu\text{g L}^{-1}$ de clorofila total e produtividade primária de $29,1 \pm 17,9 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ durante o período de enchente foram determinados por Brito (2006), e nesse período a comunidade fitoplanctônica é dominada pelas cianofíceas, especialmente *Synechocystis aquatilis*, *Synechococcus elongatus* e *Planktothrix isoethrix* (ALMEIDA, 2008).

O trabalho de campo foi desenvolvido no laboratório flutuante que o Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) tem no lago Catalão, no período de enchente, entre fevereiro e abril de 2008. Amostras de zooplâncton foram coletadas utilizando uma rede de 60 μm e indivíduos de *Ceriodaphnia cornuta* e *Diaphanosoma spinolosum* foram isolados sob estereomicroscópio. Os organismos foram aclimatados durante um mês em frascos plásticos transparentes no laboratório, trocando a água semanalmente. Durante este período, os organismos foram alimentados com água do lago filtrada em malha de 30 μm (CARABALLO, 1992; FERRÃO-FILHO et al., 2003). Frascos plásticos de 1,1 L foram cheios com água do lago filtrada usando redes de 10, 30 e 60 μm , para colocar em cada um

deles, grupos de dez indivíduos adultos com e sem ovos das populações aclimatadas. Nove frascos por cada fração de água, para um total de 27 frascos por cada espécie.

Como informações complementares foram feitas avaliações dos pigmentos totais, por extração em frio com acetona usando filtros GF/F (GOLTERMAN et al., 1978) para determinar a concentração de algas em cada uma das frações experimentais: < 10, < 30 e < 60 μm . Desta forma, a fração < 30 μm inclui a fração < 10 μm e a fração < 60 inclui os dois menores. Os teores de pigmentos totais nas frações de 10-30 e 30-60 μm , foram calculados por subtração dos valores menores (< 10 μm e < 10 + < 30 μm , respectivamente). Foi assumido que a ampla variabilidade em termos da oferta alimentar impede que seja definida com exatidão em um experimento "in situ", pelo que optamos por uma generalização do que poderia conter cada uma das frações. Esta variabilidade foi demonstrada recentemente por Boëchat e Giani (2008) num reservatório no Sul do Brasil, onde observaram como as flutuações ambientais assim como as mudanças na estrutura da comunidade do fitoplâncton alteram a composição bioquímica do seston, que neste estudo só foi caracterizado pelo seu tamanho de acordo com as frações de água filtradas.

Para os experimentos de crescimento populacional, os frascos foram tampados com malhas de 10, 30 e 60 μm e dispostos a uma profundidade de 0,5 m no lago. Estas malhas permitiam o intercâmbio de partículas como foi demonstrado por Caraballo (1992), com o uso de corantes, porém evitam a entrada de predadores invertebrados e vertebrados. Os frascos e as malhas de cada tampa foram limpos diariamente com escova, para garantir o intercâmbio de água com o meio. Três frascos de cada fração e espécie foram coletados ao acaso no terceiro, sexto e nono dias de experimento (primeiro, segundo e terceiro intervalo de crescimento populacional), sendo os organismos presentes fixados com solução final de 4% de formalina. A temperatura da água e a transparência foram medidas diariamente com termômetro e disco de Secchi, respectivamente. Três ciclos de 24h foram realizados para avaliar a temperatura, com medições a cada 4h. Os experimentos para as duas espécies foram desenvolvidos de forma simultânea.

Os organismos foram contados na sua totalidade e uma fração de 10% dos indivíduos em cada amostra foi medida, usando um micrômetro ocular. Esta informação foi usada para calcular o crescimento médio das populações, em termos da variação do número de indivíduos no tempo. Três

estimações da taxa instantânea de crescimento populacional r foram realizadas a partir dos três pares sucessivos de estimativas do tamanho da população: 0-3, 3-6 e 6-9 dia. A seguinte fórmula foi usada:

$$r = (\ln N_t - \ln N_{t_0})/t$$

em que:

N_t e N_{t_0} são o número final e inicial de organismos e t o tempo em dias.

A fecundidade foi estimada como função do número de ovos por fêmea ovada na amostra (CARABALLO, 1992) e o desempenho fisiológico das populações em termos do seu tamanho médio (PAGANO, 2008). Os dados obtidos foram analisados com base na média aritmética e desvio-padrão. Para definir se existe ou não uma diferença estatística entre o número de indivíduos e a taxa de crescimento populacional, uma Anova de duas vias foi aplicada e, para definir em qual das frações os organismos cresceram mais, utilizou-se o teste de Tukey em nível de 5% de probabilidade (ZAR, 1996).

Contados todos os organismos, foram lavados com água desmineralizada e concentrados em filtro GF/F de 25 mm de diâmetro pré-queimado a 450°C por 1h. Os filtros com a biomassa de zooplâncton foram postos para secar em estufa a 60°C durante 24h. A biomassa seca foi macerada e colocada em frascos Ependorf® de 5 mL para envio ao Centro de Isótopos Estáveis da Universidade Estadual Paulista, campus de Botucatu (Estado de São Paulo, Brasil), onde foram analisadas por duplicata em um espectrômetro de massa (IRMS/EA), com erro analítico de 0,2%. As proporções de $\delta^{13}\text{C}/\delta^{12}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}/\delta^{14}\text{N}$ foram avaliadas usando como referências os padrões internacionais PDB para o carbono (Pee Dee *Belemnite* na Carolina do Sul, EUA) e o nitrogênio atmosférico para o nitrogênio. Os valores são expressos em delta por mil ($\delta\text{‰}$), como resultado da expressão:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ou } \delta^{15}\text{N} = R_{\text{amostra}} = \{(R_{\text{amostra}} - R_{\text{padrão}}) - 1\} \times 10^3$$

em que:

R é a proporção isotópica $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, para amostra e padrão.

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ do zooplâncton fixados com formalina foram corrigidos, de acordo com Sarakinos et al. (2002), que encontraram uma depleção no $\delta^{13}\text{C}$ de 1,65‰ pelo efeito da fixação. No caso do $\delta^{15}\text{N}$, em geral, assume-se que não há

variação significativa entre os valores das amostras antes e depois da fixação, o que tem a ver com o fato da formalina não ter nitrogênio, porém existe a possibilidade de diminuir a quantidade de proteínas nas amostras.

Resultados

Durante o período do experimento, a temperatura da água na área do experimento oscilou entre 28 e 30°C ao longo das 24h do dia, a transparência da água variou entre 0,6 e 0,8 m e a condutividade elétrica aumentou de 60 para 90 $\mu\text{S cm}^{-1}$ como conseqüência da entrada de água do rio Solimões no mês de abril. A profundidade do lago aumentou seu nível aproximadamente em 1 m, de acordo com os valores de profundidade da Capitania dos Portos de Manaus. As concentrações de pigmentos totais na água dos frascos experimentais, a participação percentual dos pigmentos totais por frações, valor isotópico do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e do nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) são apresentados na Tabela 1.

Tabela 1. Características básicas do seston usado como alimento no experimento. Pigmentos totais nas frações de tamanho, sua participação percentual por fração e os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$.

| Frações do seston | Pigmentos totais ($\mu\text{g L}^{-1}$) | Aporte de pigmentos por fração (%) | ^{13}C Seston (‰) | ^{15}N Seston (‰) |
|--------------------|---|------------------------------------|----------------------------|----------------------------|
| < 60 μm | 1,5 | 32,1 | -29,87 | 6,6 |
| < 30 μm | 1,3 | 27,9 | -30,02 | 6,29 |
| < 10 μm | 1,9 | 40 | -29,35 | 5,58 |
| Total | 4,67 | 100 | | |

A concentração total média de pigmentos totais durante o período do estudo foi de 4,67 $\mu\text{g L}^{-1}$, o que corresponde com um sistema de tipo oligotrófico. A fração < 10 μm teve a maior concentração de pigmentos totais, o que está relacionado com o fato da região pelágica estar dominada por algas cianofíceas nessa faixa de tamanho (ALMEIDA 2008), pelo que sua percentagem de participação não mudou nas diferentes avaliações realizadas. As concentrações de pigmentos totais nas frações de 10-30 e 30-60 μm por sua vez, em média não foram diferentes, mesmo que em alguns casos, a participação da fração 30-60 tenha sido quase zero, o que pode ser associado com a taxa de sedimentação maior dessas células.

Os resultados dos experimentos para *D. spinolosum* e *C. cornuta* são apresentados nas Tabelas 2 e 3, respectivamente. Em geral, o número de indivíduos por litro aumentou até o último dia do experimento, mesmo que a fecundidade e a taxa de crescimento populacional estivessem diminuindo. A taxa de crescimento populacional r , foi sempre maior no primeiro intervalo de tempo (0-3 dias) e sempre

diminuiu no terceiro intervalo (6-9 dias), chegando a apresentar valor negativo no caso de *C. Cornuta* na fração < 10 μm . No segundo intervalo, a resposta das populações foi diferenciada, de acordo com a fração de seston usada como alimento.

Tabela 2. Valores dos parâmetros populacionais de *D. spinolosum*, alimentadas com três frações de seston: < 10, < 30 e < 60 μm , no lago Catalão, Amazônia. Indivíduos por litro (Ind. L⁻¹), percentagem de fêmeas ovadas (% ovadas), fecundidade (Ovos/fêmea ovada), tamanho dos indivíduos (μm) e a taxa de crescimento populacional ($r = \text{ind. dia}^{-1}$).

| <i>Diaphanosoma spinolosum</i> | | | | | |
|--------------------------------|-------------------------------|-----------------|----------------------|------------------|------|
| Fração < 10 μm | | | | | |
| Dia | ind. L ⁻¹ \pm dp | %Ovada \pm dp | Fecundidade \pm dp | Tamanho \pm dp | r |
| 0 | 9 | 20 \pm 10 | 4,97 \pm 0,78 | 650 \pm 4,7 | |
| 3 | 51 \pm 7 | 29 \pm 8 | 4,72 \pm 1,07 | 650 \pm 3,6 | 0,58 |
| 6 | 284 \pm 68 | 20 \pm 2 | 2,83 \pm 0,48 | 650 \pm 4,4 | 0,57 |
| 9 | 348 \pm 61 | 10 \pm 1 | 1,98 \pm 0,67 | 620 \pm 2,5 | 0,07 |
| Fração < 30 μm | | | | | |
| Dia | ind. L ⁻¹ \pm dp | %Ovada \pm dp | Fecundidade \pm dp | Tamanho \pm dp | r |
| 0 | 9 | 20 | 5,3 \pm 0,45 | 645 \pm 7,3 | |
| 3 | 39 \pm 6 | 31 \pm 2 | 5,25 \pm 1,5 | 653 \pm 9,1 | 0,49 |
| 6 | 131 \pm 30 | 16 \pm 10 | 2,8 \pm 0,82 | 658 \pm 17 | 0,4 |
| 9 | 323 \pm 36 | 7 \pm 1 | 1,24 \pm 0,14 | 594 \pm 0,14 | 0,3 |
| Fração < 60 μm | | | | | |
| Dia | ind. L ⁻¹ \pm dp | %Ovada \pm dp | Fecundidade \pm dp | Tamanho \pm dp | r |
| 0 | 9 | 40 \pm 10 | 5,06 \pm 0,3 | 653 \pm 6,2 | |
| 3 | 28 \pm 2 | 36 \pm 10 | 4,81 \pm 0,82 | 640 \pm 19,7 | 0,38 |
| 6 | 162 \pm 32 | 16 \pm 3 | 2,41 \pm 0,43 | 648 \pm 6,3 | 0,59 |
| 9 | 258 \pm 7 | 7 \pm 1 | 1,58 \pm 0,26 | 615 \pm 11,8 | 0,16 |

Tabela 3. Parâmetros populacionais de *C. cornuta*, que teve acesso a três frações de seston: < 10, < 30 e < 60 μm , no lago Catalão, Amazônia. Indivíduos por litro (Ind. L⁻¹), percentagem de fêmeas ovadas (% ovadas), fecundidade (Ovos/ fêmea ovada), tamanho dos indivíduos (μm) e a taxa instantânea de crescimento populacional ($r = \text{ind. dia}^{-1}$).

| <i>Ceriodaphnia cornuta</i> | | | | | |
|-----------------------------|-------------------------------|-----------------|----------------------|------------------|-------|
| Fração < 10 μm | | | | | |
| Dia | ind. L ⁻¹ \pm dp | %Ovada \pm dp | Fecundidade \pm dp | Tamanho \pm dp | r |
| 0 | 9 | 50 | 4,71 \pm 0,1 | 350 \pm 11 | |
| 3 | 41 \pm 9 | 31 | 3,95 \pm 0,97 | 355 \pm 13 | 0,51 |
| 6 | 132 \pm 35 | 26 | 3,52 \pm 0,33 | 288 \pm 7 | 0,39 |
| 9 | 87 \pm 63 | 6 | 1,61 \pm 0,19 | 271 \pm 29 | -0,14 |
| Fração < 30 μm | | | | | |
| Dia | ind. L ⁻¹ \pm dp | %Ovada \pm dp | Fecundidade \pm dp | Tamanho \pm dp | r |
| 0 | 9 | 40 | 4,31 \pm 0,1 | 342 \pm 0,1 | |
| 3 | 25 \pm 7 | 30 | 3,06 \pm 0,73 | 320 \pm 11 | 0,34 |
| 6 | 80 \pm 28 | 37 | 2,11 \pm 0,61 | 289 \pm 19 | 0,39 |
| 9 | 226 \pm 60 | 29 | 1,76 \pm 0,16 | 286 \pm 20 | 0,35 |
| Fração < 60 μm | | | | | |
| Dia | ind. L ⁻¹ \pm dp | %Ovada \pm dp | Fecundidade \pm dp | Tamanho \pm dp | r |
| 0 | 9 | 60 | 4,21 \pm 0,1 | 338 \pm 9 | |
| 3 | 47 \pm 28 | 31 | 1,09 \pm 1,17 | 317 \pm 12 | 0,55 |
| 6 | 175 \pm 38 | 22 | 2,2 \pm 0,18 | 304 \pm 19 | 0,44 |
| 9 | 286 \pm 53 | 18 | 1,68 \pm 0,26 | 320 \pm 16 | 0,16 |

O número de indivíduos por litro de *D. spinolosum* nos diferentes tratamentos foi diferente ($p < 0,05$) para os dois primeiros intervalos de crescimento populacional avaliados no experimento, apresentando o maior crescimento populacional na fração < 10 μm e o menor na fração < 60 μm . No final do experimento não houve diferença estatística ($p = 0,056$) nos três tratamentos. O maior número de

indivíduos por litro (Ind. L⁻¹) na fração < 10 μm , corresponde com a percentagem de fêmeas ovadas e a taxa de crescimento populacional em cada período, apresentando esta última um comportamento inverso ao número de indivíduos (Tabela 2).

A taxa de crescimento populacional dos organismos alimentados com a fração < 30 μm diminuiu no segundo intervalo, porém, no final do experimento seu valor foi maior que nos outros dois tratamentos. O pior desempenho do r foi observado para *D. spinolosum* na fração < 10 μm , com valores que estiveram entre 0,59 e 0,07 ind. dia⁻¹ (Tabela 2). O crescimento populacional de *C. cornuta* foi homogêneo nas três frações de alimento utilizadas e nenhum dos tratamentos apresentou valores de densidade populacionais estatisticamente diferentes. Nas populações alimentadas com a fração < 10 μm houve uma queda forte em todos os parâmetros demográficos, sendo relevante o valor negativo de r no terceiro intervalo, quando os organismos foram alimentados com a fração < 10 μm (Tabela 3).

As três frações de seston apresentaram composição isotópica similar com valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre -30 e -30,8‰ e valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre 4-5‰. Por sua vez, os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ para as duas espécies no final do experimento, foram diferentes, especialmente para os organismos alimentados com uma fração de seston < 10 μm (Tabela 4). Em termos do carbono, o fracionamento isotópico foi de 3,95‰ para *D. spinolosum* na fração < 10 μm e com relação ao nitrogênio, o fracionamento isotópico foi 5,65‰ nessa mesma fração. O enriquecimento nos organismos alimentados com as outras duas frações foi similar para as duas espécies (Figura 1).

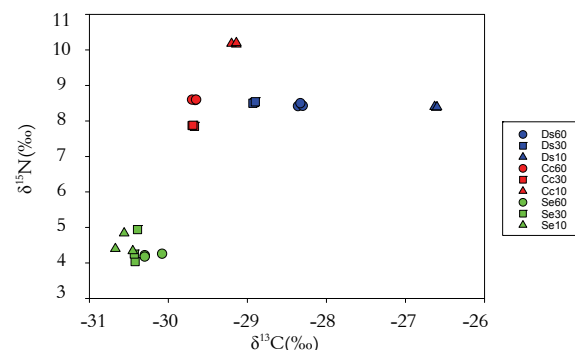


Figura 1. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ para as duas espécies e o seston nas diferentes faixas de tamanho empregadas para sua alimentação. Ds, Cc e Se são *Diaphanosoma spinolosum*, *Ceriodaphnia cornuta* e seston respectivamente. Os valores de 60, 30 e 10 são as diferentes frações de tamanho do seston usadas como alimento.

Tabela 4. Valores médios e desvio-padrão do $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ do seston e de todos os organismos no final dos nove dias de crescimento populacional.

| | $\delta^{13}\text{C}(x \pm dp)$ | $\delta^{15}\text{N}(x \pm dp)$ |
|---|---------------------------------|---------------------------------|
| Seston < 10 μm | -30,56 \pm 0,11 | 4,53 \pm 0,27 |
| Seston < 30 μm | -30,41 \pm 0,02 | 4,41 \pm 0,47 |
| Seston < 60 μm | -30,23 \pm 0,13 | 4,22 \pm 0,04 |
| <i>D. spinolosum</i> < 10 μm | -26 \pm 0,02 | 8,39 \pm 0,01 |
| <i>D. spinolosum</i> < 30 μm | -28,91 \pm 0,02 | 8,52 \pm 0,02 |
| <i>D. spinolosum</i> < 60 μm | -28,33 \pm 0,03 | 8,45 \pm 0,04 |
| <i>C. cornuta</i> < 10 μm | -29,16 \pm 0,03 | 10,18 \pm 0,02 |
| <i>C. cornuta</i> < 30 μm | -29,69 \pm 0,02 | 7,87 \pm 0,01 |
| <i>C. cornuta</i> < 60 μm | -29,67 \pm 0,03 | 8,60 \pm 0,02 |

Discussão

Pode ser inferido, com base no crescimento populacional positivo observado, que as três frações do seston utilizadas como alimento estiveram acima do nível crítico de alimentação (LAMPERT, 1985). Houve exceção neste comportamento no terceiro intervalo do experimento com *C. cornuta* na fração menor de 10 μm , que apresentou taxa de crescimento negativo, com diminuição forte da fecundidade, mas mantendo o tamanho médio dos indivíduos. Considerando que todas as frações incluem a fração < 10 μm , o papel que microrganismos como bactérias e protozoários tem como fonte de alimento (BOUVY et al., 2006) é igual para os três tratamentos, correndo a diferença por conta das algas presentes no seston, especialmente se levar em conta o crescimento negativo apontado acima, na fração em que havia a menor quantidade de algas.

Disponibilidade de alimento, turbidez, temperatura e predação foram definidas por Caraballo e Hardy (1995) como parâmetros que controlam a fecundidade avaliada dos cladóceros nos lagos de inundação. Desta forma, as variações observadas no número de ovos por fêmea ovada, são um bom indicador de a disponibilidade alimentar, na medida em que a predação foi eficientemente evitada pelas malhas nas tampas, a temperatura flutuou pouco e a turbidez era mínima. Esta condição afetaria também a taxa de crescimento populacional, que foi sempre alta no primeiro intervalo e mínima (até negativa no caso de *C. cornuta* na fração < 10 μm) no último. A queda nos valores da taxa de crescimento populacional no último intervalo avaliado reflete a condição crítica das populações nesse período. É relevante o fato que a fração < 30 μm foi a que apresentou menor variabilidade, gerando crescimento populacional mais estável.

Em geral, melhores condições de alimento geram aumentos nos valores de r . Segundo Nandini e Sarma (2003), os cladóceros apresentam valores de r entre 0,01 e 1,5 ind. dia⁻¹ dependendo da espécie, temperatura, qualidade e quantidade da dieta. Estes

pesquisadores determinaram valores de r até 0,23 ind. dia⁻¹ para *C. cornuta* (NANDINI et al., 2000), pelo que se pode afirmar que os valores obtidos na pesquisa são altos. No caso do gênero *Diaphanosoma*, Sipaúba-Tavares e Bachion (2002) determinaram um valor máximo para r de 0,57 ind. dia⁻¹ para *Diaphanosoma birgei* sendo alimentados com algas e vitaminas. O valor não é diferente do determinado nesta pesquisa durante o primeiro intervalo de crescimento populacional. Neste contexto, é viável afirmar que as duas espécies estudadas tiveram acesso a um alimento de boa qualidade e quantidade durante os dois primeiros intervalos de crescimento avaliados. No terceiro intervalo, quando o número de ind. L⁻¹ nos frascos era maior, é provável que independente da qualidade e quantidade de alimento, os organismos estivessem numa situação de estresse por espaço, como observado por Caraballo (1992).

As depleções no $\delta^{13}\text{C}$ com relação às fontes de carbono são causadas pelo carbono (algas e protozoários) metanogénico, entanto que o enriquecimento pode ser decorrente da presença de algas e/ou carbono de origem C4. No caso do $\delta^{15}\text{N}$, depleções no valor em amostras de fitoplâncton são associadas com presença de bactérias cianofíceas, fixadoras de nitrogênio atmosférico mais enriquecido em ¹⁴N.

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$, com média de -30,34‰, representam principalmente o fitoplâncton presente no seston, que em média teve valor de -30,81‰ durante o ano de 2007 (CARABALLO, 2010). Valores mais negativos (-33,3‰) foram reportados para lagos de várzea da Amazônia Central por Araujo-Lima et al. (1986) e Forsberg et al. (1993), e mais negativos ainda (-34,2‰) para o seston na bacia do Orinoco por Hamilton e Lewis (1992). Essa diferença de valores pode ser conseqüência do caráter misto do lago Catalão com maior quantidade de material vegetal de origem C4 e a presença de bactérias heterotróficas com marca isotópica mais enriquecida como observado por Waichman (1996) num lago de várzea próximo ao local do estudo. Por outro lado, o valor médio de $\delta^{15}\text{N}$ foi de 4,68‰, que é maior que o esperado para uma amostra de fitoplâncton (3,5‰ \pm 0,4), mas concorda com os resultados de Hamilton e Lewis (1992) para uma massa que inclui algas e outras partículas (“bulk”), que é equivalente ao seston deste trabalho.

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ são apresentados na Tabela 4 e Figura 1, observando-se a maior variabilidade nos dados de $\delta^{13}\text{C}$ de *D. Spinolosum* e de $\delta^{15}\text{N}$ de *C. cornuta*, o que significa que há seletividade na herbivoria por parte destas espécies,

levando em conta que as análises isotópicas das mesmas frações de seston não foram diferentes entre si. No caso do carbono, observou-se enriquecimento isotópico nas duas espécies, em todas as frações de seston, o que sugere uma herbivoria seletiva, sobre certo tipo de algas mais negativas presentes no seston, e se reflete no fator de discriminação isotópico ($\delta^{13}\text{C}$) de *D. spinolosum* (1,9 - 1,5 - 3,95‰) e *C. cornuta* (0,56-0,73-1,4‰) quando subtraídas as respectivas marcas isotópicas do seston daquela obtida nos organismos. O maior fracionamento isotópico ocorre nos organismos alimentados com a fração < 10 μm do seston, o que evidencia a plasticidade alimentar destas espécies, capazes de mudar sua dieta regular, o que já foi discutido na dinâmica populacional. Neste ponto, ainda resta saber se esta mudança na dieta teria sucesso populacional?

Em geral, o enriquecimento pode ser no caso de *C. cornuta*, uma consequência do consumo de bactérias e bacteriófagos, de acordo com os resultados da Waichman (1996), que encontrou uma assinatura isotópica de -15,5‰ para as bactérias heterotróficas em um lago de várzea amazônico. De fato, a discriminação isotópica de 3,95‰ no $\delta^{13}\text{C}$ de *D. spinolosum* para a fração do seston < 10 μm , mostra a maior eficiência alimentar desta espécie de tamanho maior, sobre *C. cornuta* que é menor, corroborando a hipótese de eficiência por tamanho de Brooks e Dodson (1965). Prova dessa ineficiência trófica para se alimentar nas menores frações do seston, é o fato da população de *C. cornuta* da fração < 10 μm apresentar diminuição da taxa de crescimento populacional no final do experimento (Figura 3), o que sugere que estes itens alimentares são uma alternativa temporal, mas que não poderiam manter a população em crescimento. Por sua vez, *D. spinolosum* pode manter seu crescimento populacional ingerindo algas com marca isotópica mais enriquecida, pois seu $\delta^{13}\text{C}$ mostrou-se enriquecido em relação à fonte, mas mudando só um nível trófico, o que corresponde a um $\Delta^{15}\text{N}$ de 4‰ (Figura 4). *C. cornuta* por sua vez, apresentou um $\delta^{15}\text{N}$ de 5,65‰ nos organismos alimentados com a fração < 10 μm , o que sugere “a priori” um aumento em dois níveis tróficos, considerando que cada nível trófico há enriquecimento de 3,4‰ no $\delta^{15}\text{N}$ (POST, 2002). Porém, Webb et al. (1998) sugerem que variações na qualidade da dieta podem gerar variações tão altas no $\delta^{15}\text{N}$, que podem ser assimiladas como aumento em 2-3 níveis tróficos, dependendo do fator de fracionamento assumido. Esta variação está relacionada à deficiência de aminoácidos na dieta, que aumentam a taxa de turnover no consumidor e, em consequência, a

discriminação isotópica (VENTURA; CATALAN, 2008).

O comportamento populacional e isotópico das duas espécies estudadas corrobora a hipótese de eficiência por tamanho de Brooks e Doodson (1965), segundo a qual espécies de maior tamanho têm maior eficiência na filtração. Assim, a espécie de maior tamanho, *D. spinolosum*, apresentou maior crescimento populacional consumindo alimento < 10 μm e a espécie menor cresceu mais na fração < 30 μm , o que sugere alta eficiência alimentar na espécie de maior tamanho. É necessário apontar aqui, que a qualidade do alimento não está definida exclusivamente, pelo tamanho das partículas, mas, também por características bioquímicas que incluem a presença ou não de aminoácidos essenciais e ácidos graxos poli-insaturados (FILETO et al., 2004). Assim, com a exceção de *C. cornuta*, que teve crescimento populacional negativo no intervalo do sexto para o nono dia na fração < 10 μm evidenciando incompetência para se alimentar com sucesso nessa faixa de tamanho, todas as populações mostraram-se capazes de se manter, independentemente da fração de seston disponível como alimento. É claro que organismos com deficiência nutricional não poderiam apresentar este tipo de comportamento (CHOUERI et al., 2007) e isso é relevante na intenção de demonstrar que são as frações menores do seston as que constituem a base alimentar do zooplâncton tropical, caracterizado por ser de pequeno porte (AKA et al., 2000) e ineficientes filtradores de partículas grandes (PAGANO, 2008).

Nas populações de *D. spinolosum*, por ser uma espécie maior que *C. cornuta*, era de se esperar uma taxa de crescimento populacional inferior nas frações de alimento menores, pela inadequação morfológica do seu sistema de filtração em capturar partículas menores (GLIWICZ; SIEDLAR, 1980; LAMPERT, 1985). Estes resultados, porém, coincidem com os obtidos por Pagano (2008), nos quais *D. exisum*, também de tamanho médio, selecionou algas entre 2-4 μm , deixando de lado outras maiores como *Scenedesmus* sp. e *Cyclotella* sp. sugerindo este pesquisador, que seja consequência de uma condição morfológica especial do gênero a qual restringe a entrada de partículas maiores. Da mesma forma, era de se esperar que o comportamento das populações de *C. cornuta*, por ser uma espécie de pequeno porte, tivesse maior crescimento nas frações de alimento menores. De fato, Fileto et al. (2004) observaram maior crescimento de *C. cornuta* quando alimentada com partículas de tamanho < 20 μm que contempla também a fração < 10 μm . Assim, os resultados obtidos na presente pesquisa podem ser consequência do estresse por

espaço, que se manifestou em todos os tratamentos com uma queda da taxa de crescimento populacional no último intervalo do experimento ou deficiência nutricional nos organismos, de acordo com os resultados da análise isotópica. Os valores de r , nos dois primeiros intervalos do experimento, foram altos, quando comparados com os obtidos em experimentos “*in situ*” por Caraballo (1992) e no laboratório por Choueri et al. (2007). Esta situação de estresse também poderia ter afetado a produção de ovos, que diminuiu no final do experimento em todos os tratamentos e nas duas espécies.

Em geral, culturas massivas de cladóceros podem ser mantidas usando seston < 30 μm como fonte de alimento. Dessa forma, pode se garantir crescimento populacional sustentável, mas afetado pelo espaço, pelo que é necessário fazer coletas parciais, repondo o volume com nova água filtrada. Frações < 10 μm , constituídas principalmente por bactérias, flagelados, picoplâncton e nanoplâncton representam alternativa temporal de alimento, que não é usada significativamente (de acordo com os resultados da análise isotópica) pelos cladóceros estudados quando tem acesso às frações maiores de alimento. Nesse sentido e com base nos resultados desta pesquisa, pode-se afirmar que, o papel do microbial loop como uma via trófica até o macrozooplâncton é, no melhor dos casos, insustentável do ponto de vista do crescimento populacional.

Referências

- AKA, M. M.; PAGANO, L.; SAINT-JEAN, R.; ARFI, M.; BOUVY, P.; CECCHI, D.; CORBIN, V.; THOMAS, S. Zooplankton variability in 49 shallow tropical reservoirs of Côte d'Ivoire (West Africa). **International Revue Gesamten Hydrobiologie**, v. 85, n. 4, p. 491-504, 2000.
- ALMEIDA, F. F. **Fitoplâncton de um lago de inundação amazônico (lago Catalão, Amazonas-Brasil)**: estrutura da comunidade, flutuações espaciais e temporais. Dissertação (Mestrado em Biologia de Água Doce e Pesca Interior)-Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 2008.
- ARAUJO-LIMA, C. A. R. M.; FORSBERG, B. R.; VICTORIA, R.; MARTINELLI, L. A. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. **Science**, v. 234, n. 4781, p. 1256-1258, 1986.
- BECKER, V.; HUSZAR, V. L.; NASELLI-FLORES, L. PADISÁK, J. Phytoplankton equilibrium phases during thermal stratification in a deep subtropical reservoir. **Freshwater Biology**, v. 53, n. 5, p. 952-963, 2008.
- BOËCHAT, I.; GIANNI, A. Seasonality affects diel cycles of seston biochemical composition in a tropical reservoir. **Journal of Plankton Research**, v. 30, n. 12, p. 1417-1430, 2008.
- BOUVY, M.; PAGANO, M.; M'BOUP, M.; GOT, P.; TROUSSELLIER, M. Functional structure of microbial food web in the Senegal river Estuary (West Africa): impact of metazooplankton. **Journal of Plankton Research**, v. 28, n. 2, p. 195-207, 2006.
- BRITO, J. **Estudo sazonal de variáveis limnológicas de um lago de várzea da Amazônia Central, lago Catalão**. Dissertação (Mestrado em Biologia de Água Doce e Pesca Interior)-Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 2006.
- BROOKS, J. L.; DODSON, S. I. Predation, body size and composition of plankton. **Science**, v. 150, n. 3692, p. 28-35, 1965.
- CARABALLO, P. **História de vida e dinâmica populacional de *Daphnia gessneri* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustácea-Cladóceras) no Lago Calado, AM, Brasil**. Dissertação (Mestrado em Biologia de Água Doce e Pesca Interior)-Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, 1992.
- CARABALLO, P. **O papel da alça microbiana na dinâmica trófica de um lago de várzea na Amazônia Central**. 2010. Tese (Doutorado em Ecologia)-Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 2010.
- CARABALLO, P.; HARDY, E. Fluctuación diaria de las poblaciones de *Daphnia gessneri* HERBST y *Ceriodaphnia cornuta* SARS (Crustacea – Cladocera) en el lago Calado (Amazonas, Brasil). **Boletín Científico INPA**, v. 1, n. 3, p. 79-96, 1995.
- CARPENTER, S. R.; KITCHELL, J. F.; HODGSON, J. Cascading trophic interactions and lake productivity. **Bioscience**, v. 35, n.10, p. 634-639, 1985.
- CHOUERI, R. B.; GRAÇA, M.; MELAO, A. G.; LOMBARDI, A.; VIEIRA, A. Effects of cyanobacterium exopolysaccharides on life-history of *Ceriodaphnia cornuta* SARS. **Journal of Plankton Research**, v. 29, n. 4, p. 339-345, 2007.
- ELSER, J. J.; DOBBERFUHL, D.; MACKAY, N. A.; SCHAMPEL, J. H. Organism size, life history, and N: P stoichiometry: towards a unified view of cellular and ecosystem processes. **Bioscience**, v. 46, n. 7, p. 674-684, 1996.
- FERRÃO-FILHO, A; ARCIFA, S.; FILETO, C. Resource limitation and food quality for cladocerans in a tropical Brazilian lake. **Hydrobiologia**, v. 491, n. 1-3, p. 201-210, 2003.
- FERRÃO-FILHO, A. ARCIFA, S.; FILETO, C. Influence of seston quantity and quality on growth of tropical cladocerans. **Brazilian Journal of Biology**, v. 65, n. 1, p. 77-89, 2005.
- FILETO, C.; FERRAO-FILHO, A. ARCIFA, S.; SILVA, L. Influence of phytoplankton fractions on growth and reproduction of tropical cladocerans. **Aquatic Ecology**, v. 38, n. 4, p. 503-514, 2004.
- FORSBERG, B.; ARAUJO-LIMA, C. A. R. M.; MARTINELLI, L. A.; VICTORIA, R.; BONASSI, J.

- A. Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. **Ecology**, v. 74, n. 3, p. 643-652, 1993.
- GLIWICZ, Z. Food thresholds and body size in cladocerans. **Nature**, v. 343, n. 6259, p. 638-640, 1990.
- GLIWICZ, M. Z.; SIEDLAR, E. Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia*. **Archiv für Hydrobiologie**, v. 87, n. 88, p. 155-177, 1980.
- GOLTERMAN, H. L.; CLYMO, R. S.; OHNSTAD M. A. M. **Methods for physical and chemical analysis of fresh waters**, 2nd. ed. Oxford: Blackwell Publications, 1978. (IBP Handbook n. 8).
- HAMILTON, S. K.; LEWIS, W. M. Stable carbon and nitrogen isotopes in algae and detritus from the Orinoco river floodplain, Venezuela. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v. 56, n. 12, p. 4237-4246, 1992.
- LAMPERT, W. Food limitations and the structure of zooplankton communities. **Archiv für Hydrobiologie Beih.**, v. 21, n. 98, p. 1-495, 1985.
- MARTÍNEZ, G. Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia* (Cladocera). **Revista Chilena Historia Natural**, v. 72, n. 72, p. 671-676, 1999.
- NANDINI, S.; SARMA, S. Population growth of some genera of cladocerans (Cladocera) in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) levels. **Hydrobiologia**, v. 491, n. 1-3, p. 211-219, 2003.
- NANDINI, S.; RAMIREZ, P.; SARMA, S. Life table demography and population growth of *daphnia laevis* (cladocera, anomopoda) under different densities of *chlorella vulgaris* and *microcystis aeruginosa*. **Crustaceana**, v. 73, n. 10, p. 1273-1286, 2000.
- PAGANO, M. Feeding of tropical cladocerans (*Moina micrura*, *Diaphanosoma excisum*) and rotifer (*Brachionus calyciflorus*) on natural phytoplankton: effect of phytoplankton size-structure. **Journal of Plankton Research**, v. 30, n. 4, p. 401-414, 2008.
- PARK, S.; CHANDRA, S.; MULLER-NAVARRA, D. C.; GOLDMAN, C. R. Diel and vertical variability of seston food quality and quantity in a small subalpine oligomesotrophic lake. **Journal of Plankton Research**, v. 26, n. 12, p. 1489-1498, 2004.
- POST, D. M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. **Ecology**, v. 83, n. 3, p. 703-718, 2002.
- RICHARDSON, D. C.; KAPLAN, L. A.; NEWBOLD, J. D.; AUFDENKAMPE, A. K. Temporal dynamics of seston: A recurring nighttime peak and seasonal shift composition in a stream ecosystem. **Limnology and Oceanography**, v. 54, n. 1, p. 344-354, 2009.
- RUNGE, J.; OHMAN, M. Size fractionation of phytoplankton as an estimate of food available to herbivore. **Limnology and Oceanography**, v. 27, n. 3, p. 570-576, 1982.
- SARAKINOS, H. C.; JOHNSON, M. L.; VANDER ZANDEN, M. J. A synthesis of tissue-preservation effects on carbon and nitrogen stable isotope signatures. **Canadian Journal of Zoology**, v. 80, n. 2, p. 381-387, 2002.
- SIPAÚBA-TAVARES, L.; BACHION, M. A. Population growth and development of two species of cladocera, *Moina micrura* and *Diaphanosoma birgei*, in laboratory. **Brazilian Journal of Biology**, v. 62, n. 4, p. 701-711, 2002.
- STEINER, C. F. The effects of prey heterogeneity and consumer identity on the limitation of trophic level biomass. **Ecology**, v. 82, n. 9, p. 2495-2506, 2001.
- VENTURA, M.; CATALAN, J. Incorporating life histories and diet quality in stable isotope interpretations of crustacean zooplankton. **Freshwater Biology**, v. 53, n. 7, p. 1453-1469, 2008.
- WAICHMAN, A. Autotrophic carbon sources for heterotrophic bacterioplankton in a floodplain lake. **Hydrobiologia** v. 341, n. 1, p. 27-36, 1996.
- WEBB, S. C.; HEDGES, R. E. M.; SIMPSON, S. J. Diet quality influences the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of locusts and their biochemical components. **Journal of Experimental Biology**, v. 201, n. 20, p. 2903-2911, 1998.
- WETZEL, R. G. **Limnology: lake and river ecosystems**. San Diego: Academic Press, 2001.
- ZAR, J. H. **Bioestatistical analysis**. 3rd. ed. Englewood Cliff: Prentice-Hall, Inc., 1996.

Received on June 4, 2009.

Accepted on September 17, 2009.

License information: This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.