

**UFRRJ**

**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**DISSERTAÇÃO**

**ESTÁGIOS DORMENTES DO ZOOPLÂNCTON:  
VARIAÇÃO MORFOLÓGICA ENTRE ESPÉCIES E  
INFLUÊNCIA DO TEMPO DE DESSECAÇÃO NA  
ECLOSÃO**

**THAMIRES BRAZIL MARTINS MACHADO**

**2022**



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE**  
**CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**ESTÁGIOS DORMENTES DO ZOOPLÂNCTON:  
VARIAÇÃO MORFOLÓGICA ENTRE ESPÉCIES E  
INFLUÊNCIA DO TEMPO DE DESSECAÇÃO NA  
ECLOSÃO**

**THAMIRES BRAZIL MARTINS MACHADO**

*Sob a Orientação do Professor*

**Jayme Magalhães Santangelo**

Dissertação submetida como  
requisito parcial para obtenção do  
grau de **Mestre em Ciências**, no  
Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal

Seropédica – RJ  
Fevereiro/2022

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro  
Biblioteca Central / Seção de Processamento Técnico

Ficha catalográfica elaborada  
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

B794e Brazil, Thamires, 1993-  
ESTÁGIOS DORMENTES DO ZOOPLÂNCTON: VARIAÇÃO  
MORFOLÓGICA ENTRE ESPÉCIES E INFLUÊNCIA DO TEMPO DE  
DESSECAÇÃO NA ECLOSÃO / Thamires Brazil. -  
Seropédica, 2022.  
54 f.

Orientador: Jayme Magalhães Santangelo.  
Dissertação(Mestrado). -- Universidade Federal Rural  
do Rio de Janeiro, Pós-graduação em Biologia Animal,  
2022.

1. ovos de resistência . 2. zooplâncton. 3.  
diapausa . 4. seca. 5. lagos perenes . I. Santangelo,  
Jayme Magalhães, 1981-, orient. II Universidade  
Federal Rural do Rio de Janeiro. Pós-graduação em  
Biologia Animal III. Título.



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL



TERMO Nº 175 / 2022 - PPGBA (12.28.01.00.00.00.42)

Nº do Protocolo: 23083.011913/2022-06

Seropédica-RJ, 23 de fevereiro de 2022.

Seropédica, 23 de fevereiro de 2022

**THAMIRES BRAZIL MARTINS**

Dissertação submetida como requisito parcial para a obtenção do grau de **Mestre(a)** no Programa de Pós Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração em Biodiversidade Animal.

DISSERTAÇÃO APROVADA EM 22/02/2022

Conforme deliberação número 001/2020 da PROPPG, de 30/06/2020, tendo em vista a implementação de trabalho remoto e durante a vigência do período de suspensão das atividades acadêmicas presenciais, em virtude das medidas adotadas para reduzir a propagação da pandemia de Covid-19, nas versões finais das teses e dissertações as assinaturas originais dos membros da banca examinadora poderão ser substituídas por documento(s) com assinaturas eletrônicas. Estas devem ser feitas na própria folha de assinaturas, através do SIPAC, ou do Sistema Eletrônico de Informações (SEI) e neste caso a folha com a assinatura deve constar como anexo ao final da tese / dissertação.

JAYME MAGALHÃES SANTANGELO (ORIENTADOR)

CLAUDIA COSTA BONECKER (UEM)

HÉLIO RICARDO DA SILVA

RAYANNE BARROS SETÚBAL (UFRJ)

*(Assinado digitalmente em 24/02/2022 12:16 )*

HELIO RICARDO DA SILVA  
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR  
DeptBA (12.28.01.00.00.00.45)  
Matrícula: 2289640

*(Assinado digitalmente em 24/02/2022 10:03 )*

JAYME MAGALHAES SANTANGELO  
PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR  
DeptCAmb (12.28.01.00.00.00.00.29)  
Matrícula: 1728466

*(Assinado digitalmente em 25/02/2022 15:26 )*

CLAUDIA COSTA BONECKER  
ASSINANTE EXTERNO  
CPF: 967.537.657-00

*(Assinado digitalmente em 23/02/2022 14:38 )*

RAYANNE BARROS SETUBAL  
ASSINANTE EXTERNO  
CPF: 107.925.417-07

Para verificar a autenticidade deste documento entre em <https://sipac.ufrj.br/public/documentos/index.jsp> informando seu número: **175**, ano: **2022**, tipo: **TERMO**, data de emissão: **23/02/2022** e o código de verificação: **8d221e91f6**

## AGRADECIMENTOS

Qualquer palavra de gratidão em finalizar uma etapa acadêmica nesse tempo conturbado que vivemos (2020) parecem mínimas ao se pensar na extensão dos problemas que enfrentamos e por estarmos ainda vivos diante deles. A pandemia veio nos mostrar o quão limitados somos e como, apesar dos nossos esforços, o controle não está em nossas mãos. Passar no temporal e depois sentir a brisa leve é uma grande e inexprimível dádiva. Não é possível ignorar o medo, apreensão, incertezas que passamos neste tempo. Não há como deixar de lado o fato desse trabalho ter sido gerado nesse momento marcante da história, e isso me faz enxergá-lo ainda mais como um milagre. Essa fase de mestrado será marcada pelos “Formados da Pandemia”. O COVID-19 trouxe uma experiência que jamais imaginamos ter.

Agradeço a Deus, por todo sustento neste tempo e em toda a minha vida. Pelo conhecimento e inteligência, que direciona e cuida de todo o processo, etapa e passo. Não sou nada sem Ele. Há em mim o anseio de louvá-lo através da minha inteligência. Olhar para este período é vê-Lo segurando minha mão, e por vezes, me carregando no colo. Ele foi minha saúde mental, emocional e espiritual, direcionando a pessoas específicas para que nessa fase não me sentisse só – seja em isolamento social ou acadêmico.

Deus estava no momento que enviei o primeiro e-mail para meu orientador Jayme. Minha oração específica foi para que Ele abra a “porta” por onde eu deveria entrar. Eu lembro a frase resposta daquele e-mail até hoje: “qual é a sua pressa?” Nem o pós-doc do Jayme, no exterior, impediu que eu fosse previamente orientada. Ser direcionada ao Jayme, mostrando todas as minhas demandas trabalhistas e tendo uma solução para cada empecilho que eu colocava na orientação, é a certeza da extraordinária resposta de oração. Agradeço ao Jayme, não só pelo profissional de excelência que é, mas pela pessoa que ele é. Antes de eu ser sua orientada, ele me viu como uma pessoa. A pessoa que trabalha, que se casou no meio do mestrado, que ficou aflita e sem vontade de fazer nada na pandemia, que tinha várias lacunas de aprendizado tecnológico. Deus sabe todas as feridas acadêmicas que foram curadas através de sua orientação. Orientação no sentido íntegro da palavra. Passei por orientadores dos quais apenas aprendi como não devo ser, entretanto no mestrado, aprendi com o Jayme com o que quero parecer.

Agradeço minha família, por seu amor incondicional, por sempre acreditarem em mim, e serem minha alavanca acadêmica - mesmo tendo pouca ideia do que eu faço. Por se interessarem por tudo que eu ensino e me deixarem feliz quando aprendem. Vocês me trazem a certeza de que, ainda que não existisse carreira acadêmica, mérito ou diploma, meu “trabalho” de vida valeria a pena e eu seria igualmente apreciada, amada e especial. Agradeço a vocês pelas idas ao laboratório, para que eu não ficasse sozinha. Esperavam-me por horas, naquelas filtragens infinitas, dia sim, dia não, em um longo revezamento de quem estava disponível no dia. Lembro que quando mostrei o zooplâncton para meu esposo – sim ele encontrou o minúsculo ser – ele não queria sair no microscópio. Ah, eu amo vocês infinitamente. Valter, Rose, Thamara e Filipe são meus grandes amores!

Agradeço ao grupo do Laboratório de Ecologia e Limnologia. Não somos muitos e convivemos ainda menos por conta da pandemia, mas sempre estamos dispostos a nos ajudar mutuamente. À Ana Clara, que foi minha parceira em várias etapas dessa pesquisa, ao Bruno, Bruna, e à Carol, nossa à técnica de laboratório, meu sorriso de gratidão.

Agradeço ao Ravelli, meu vizinho, padrinho e professor ruralino aposentado, pelas longas conversas motivacionais na esquina. Essas nossas longas conversas me fazem crescer como profissional mais do que qualquer sala de aula foi capaz de fazer.

Agradeço à Miliane, professora ruralina, por sempre me encaixar na sua agenda desde o momento que me inscrevi para o mestrado até a longa ligação e desabafo no meio da pandemia. Obrigada por suas orações estarem presentes na minha vida acadêmica desde sempre.

Agradeço aos membros da banca, que aceitaram acrescentar ao meu trabalho: Professora Rayanne, professora Cláudia, professor Hélio e professor Gerson.

Agradeço à REGUA, por nos permitir a coleta e estudo no sedimento de seus lagos.

Por fim, agradeço a Universidade mais linda do Brasil, minha casa “Ruralinda”, pela oportunidade de concluir mais uma etapa.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

## RESUMO

A formação de estágios dormentes é uma característica marcante do ciclo de vida dos organismos zooplancônicos dulcícolas. A presença de ovos de resistência e a existência de bancos de ovos no sedimento são vistas como um refúgio temporal contra condições adversas, possibilitando o restabelecimento das comunidades após o retorno de condições favoráveis no ambiente. Esse estudo se divide em duas abordagens que são expostas em dois capítulos distintos, ambos utilizando o banco de ovos de lagos perenes. Na primeira delas foi feita uma comparação quantitativa da morfologia de ovos de resistência (com seus efípios) de cladóceros, coletados em 4 lagos diferentes, buscando similaridades e métricas que auxiliem na identificação das espécies. Essa abordagem morfométrica constatou que parâmetros de medidas, tais como altura, largura e área do efípio podem ser resumidos em apenas uma medida, pois são correlacionadas. Deve-se ponderar se o uso da morfologia para a identificação da espécie supera o benefício de usar o ovo para eclosão, devido aos custos tecnológicos e tempo necessário. Os resultados aqui apresentados também sugerem a formação de um catálogo fotográfico com ovos de diferentes espécies, para auxiliar na identificação da comunidade do banco de ovos. Na segunda abordagem foi avaliado de forma experimental o efeito da dessecação do banco de ovos nas comunidades eclodidas, buscando avaliar como as comunidades se recuperam após eventos atípicos de seca em lagos perenes. Foi esperado que quanto maior o tempo de dessecação do sedimento, menor o número de indivíduos e de espécies eclodidos. Para avaliar a abundância, composição e riqueza de espécies em diferentes comunidades, uma amostra do banco de ovos foi coletado em 4 lagos diferentes. Outra proposta do trabalho foi avaliar o efeito da dessecação em uma população, para isso usamos réplicas de apenas um lago em um segundo experimento complementar ao primeiro. No nível de população foi encontrado apenas um copépode calanóide em alta abundância *Notodiaptomus iheringi*. Essa espécie apresentou maior número de eclosões em sedimentos com maiores períodos de seca. A dessecação aumentou o número de eclosões em ambas as abordagens quando comparado ao controle, indicando que ovos de resistência de algumas espécies de zooplâncton são capazes de sobreviver à dessecação de ao menos 9 meses e também que a dessecação pode ser considerada como um dos possíveis estímulos à eclosão dos ovos. Modelos de mudanças climáticas já preveem aumento dos ciclos de seca para muitas regiões do mundo, logo estudos futuros são desejáveis para que haja a caracterização de quais são as espécies eventualmente beneficiadas ou vulneráveis ao período de seca.

Palavras-chave: Zooplâncton, Ovos de resistência, Diapausa, Efípio, Lagos perenes, Seca

## ABSTRACT

The presence of dormant stages is a key feature in the life cycle of zooplanktonic organisms. The presence of resting eggs and the existence of eggs banks in the sediment are considered as a temporal refuge against adverse conditions, enabling the reestablishment of communities after favorable conditions resume in the environment. This study is divided into two approaches described in two chapters, both using egg banks from permanent lakes. In the first one, a quantitative comparison was performed on the morphology of cladoceran resting eggs (and their ephippia), sampled from 4 different lakes, and looking for similarities and metrics that may help in the identification of the species. This morphometric approach found that ephippia descriptors such as height, width and area of the ephippia can be summarized in just one measurement, as these descriptors are highly correlated. However, it is important to consider if the use of morphology for species identification outweighs the hatching of resting eggs, due to technological costs and available time. The results presented here also created a photographic catalog with eggs from different species, for greater readiness in identifying the egg bank community. In the second approach, the effect of desiccation of sediment on hatchling communities was experimentally evaluated, seeking to assess how communities recover after atypical drought events in permanent lakes. It was expected that longer desiccation durations would result in lower abundance and species richness of hatchlings. For the response variables abundance, composition and species richness in different communities, sediment samples were taken in 4 different lakes. A complementary experiment was aimed to recognize the effects of desiccation at the population level, so replicates were taken from a single lake. At the population level, only one calanoid copepod, *Notodiaptomus iheringi*, was found in high numbers. This species showed more hatchlings in longer desiccated sediments. Desiccation increased the number of hatchlings in both experiments when compared to humid sediments, implying that resting eggs of some species are able to survive desiccation for at least 9 months, so desiccation can be considered as one of the possible cues to stimulate hatching. Climate change models predict an increase in drought cycles for many regions of the world, so future studies are desirable in order to determine which species eventually benefit or are vulnerable to drought periods.

Keywords: Zooplankton, Resting eggs, Diapause, Ephippia, Perennial lake, Drought

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo I

**Tabela 1:** Lista de taxa observados em cada ponto amostral e número de ovos de resistência mensurados para a análise da morfologia. P = região pelágica; L = região litorânea.

**Tabela 2:** Correlação de Pearson (r) e respectivos valores de P entre descritores morfológicos do efípio. N = 11.

### Capítulo II

**Tabela 1:** Detalhamento dos experimentos 1 e 2 avaliando o efeito da dessecação na viabilidade e eclosão de ovos de resistência

**Tabela 2:** Taxa zooplancctônicos eclodidos de ovos de resistência de sedimentos dessecados por diferentes intervalos de tempo

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo I-

**Figura 1:** Imagem aérea da REGUA. A numeração indica os diferentes lagos onde foram feitas as coletas, enquanto o X representa o local da coleta de sedimentos. Cores iguais representam coletas em um mesmo lago. Fonte: Google Maps

**Figura 2:** Descritores morfológicos dos ovos de resistência de cladóceros. Em (a) observa-se a margem dorsal (que conecta o efípio à carapaça da fêmea), a câmara incubadora (que engloba o embrião) e células de flutuação (que diminuem a densidade do efípio). Em (b) observa-se o comprimento e a altura do efípio. Descritores adaptados de MERGEAY; VERSCHUREN; MEESTER, 2005)

**Figura 3:** Densidade de efípios de diferentes taxa encontrados no banco de ovos de resistência das áreas pelágicas (P) e litorâneas (L) de três lagos (1, 2 e 3).

**Figura 4:** Morfotipos de ovos de resistência de cladóceros que foram encontrados neste estudo: (A) *Ceriodaphnia cornuta*; (B) *Macrothrix* sp.; (C) *Chydorus* sp1; (D) *Moina reticulata*; (E) *Moina micrura*; (F) *Chydorus* sp2; (G) Non-identified; (H) *Coronatella monocantha*; (I) *Macrothrix triserialis*; (J) *Ilyocriptus spinifer*; (K) Sididae.

**Figura 5:** Valores médios de quatro descritores morfológicos dos efípios de cladóceros: (a) comprimento do efípio, (b) altura do efípio, (c) área do efípio e (d) área do embrião. Em todos os gráficos os taxa estão ordenados do menor para o maior valor do comprimento do efípio.

**Figura 6:** Biplot baseado em uma ACP ilustrando (a) as relações entre três descritores morfológicos dos efípios (primeiros dois eixos explicando 88,07% da variação total) e (b) as semelhanças entre os morfotipos. A ACP foi realizada em dados de 11 taxa de cladóceros.

## Capítulo II

**Figura 1** - Vista aérea da área da UFRRJ, com identificação do Lago Açú, Lago do IB e Lago do JB (extraída de google Maps).

**Figura 2** - Vista aérea da área da REGUA, com identificação do local de coleta no lago 1 da REGUA. (extraída de Google Maps).

**Figura 3:** Desenho experimental desenvolvido nesse estudo. Os ovos de todos os tratamentos permaneceram úmidos por 2 meses após sua coleta nos lagos. A partir de então, 4 réplicas de cada tratamento eram secas de forma natural, criando um gradiente de “tempo de dessecação”. N = 4.

**Figura 4:** Abundância média ( $\pm 1$  erro padrão) de organismos zooplancctônicos eclodidos nos tratamentos de dessecação. Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças entre os tratamentos. n = 4.

**Figura 5** Curva de rarefação ( $\pm$ IC 95%) das comunidades eclodidas dos bancos de ovos dessecados por diferentes tempos. N = 4.

**Figura 6:** Análise de coordenadas principais (PCoA) baseada na dissimilaridade de Bray-Curtis das comunidades eclodidas em 4 tratamentos de dessecação.

**Figura 7:** Número de eclosões ( $\pm 1$  erro padrão) de náuplios de Calanoida nos tratamentos de dessecação. Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças entre os tratamentos.  $n = 4$ .

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL .....	13
------------------------	----

### CAPÍTULO 1 – INFLUÊNCIA DO TEMPO DE DESSECAÇÃO NO PADRÃO DE ECLOSÃO DOS OVOS DE RESISTÊNCIA DO ZOOPLÂNCTON

1. INTRODUÇÃO .....	17
2. MATERIAIS E MÉTODOS .....	19
2.1 Estrutura do banco de ovos de resistência .....	21
2.2 Análise morfológica dos ovos de resistência .....	21
3. RESULTADOS .....	23
3.1 Estrutura do banco de ovos de resistência .....	23
3.2 Análise morfológica dos ovos de resistência .....	23
4. DISCUSSÃO .....	29
5. CONCLUSÃO .....	31

### CAPÍTULO II - INFLUÊNCIA DO TEMPO DE DESSECAÇÃO NO PADRÃO DE ECLOSÃO DOS OVOS DE RESISTÊNCIA DO ZOOPLÂNCTON

1. INTRODUÇÃO .....	32
2. MATERIAIS E MÉTODOS .....	34
2.1 Área de estudo .....	34
2.2 Coleta do Sedimento .....	36
2.3 Desenho Experimental .....	36
2.4 Análises de Dados .....	39
3. RESULTADOS .....	40
3.1 Experimento 1 .....	40
3.2 Experimento 2 .....	43
4. DISCUSSÃO .....	44
5. CONCLUSÃO .....	47
BIBLIOGRAFIA .....	48

## INTRODUÇÃO GERAL

Zooplâncton é um termo geral usado para classificar organismos heterotróficos que tem a coluna d'água como seu habitat em alguma parte do seu ciclo de vida ou por todo ele. Este grupo de organismos possui função importante na dinâmica ecológica dos ambientes aquáticos, principalmente na cadeia alimentar (ESTEVES; BOZELLI; BRANCO, 2011). A história de vida dos organismos zooplânctônicos é fortemente influenciada por fatores bióticos e abióticos que afetam de forma positiva ou negativa a sua sobrevivência, crescimento e reprodução. Entre os organismos zooplânctônicos, um importante representante são o copépodes, pois representam maior biomassa na maioria dos ambientes aquáticos, quando comparados aos demais grupos de zooplâncton - especialmente rotíferos e cladóceros (ESTEVES; BOZELLI; BRANCO, 2011). Grande parte das espécies de copépodes possui hábito alimentar herbívoro durante todas as fases de seu desenvolvimento, sendo assim um importante elo de transferência de energia do fitoplâncton para níveis mais elevados da cadeia trófica. Sasaki e Dam (2021) ressaltam que, por sua importância na dinâmica energética do ecossistema, a forma como o zooplâncton responder às mudanças climáticas poderá afetar toda a cadeia aquática. O zooplâncton, de forma geral, possui uma estratégia de perpetuação em situações de perturbação do ambiente através do estado de dormência. O estado de dormência consiste em uma mudança fisiológica e estrutural que pode ocorrer no próprio organismo ou na formação da geração subsequente. Quando a dormência é temporária, reversível, uma espécie de hibernação que ocorre no próprio indivíduo, ela é chamada de quiescência (GYLLSTRÖM; HANSSON, 2004). Já a diapausa é o estágio de dormência na geração posterior. Em ambos os casos há a manutenção do genótipo. No caso da diapausa, o progenitor percebe os fatores ambientais desfavoráveis e há a produção de um estágio mais tolerante com ovos maiores e com casca mais grossa, chamados de ovos de resistência (WANG et al., 2005).

Fatores de estresse ambiental como seca, variação de temperatura, deficiência de oxigênio, predação e competição na comunidade podem desencadear episódios de dormência no zooplâncton. Estes episódios tem valor adaptativo para as espécies, tais como aumento da variabilidade genética, dispersão temporal e espacial, economia de energia, realocação de recursos e mudanças na história de vida dos organismos em regiões que sofrem diferentes pressões bióticas e abióticas sazonais, por exemplo (DAHMS,

1995).

Cladóceros, copépodes calanóides e rotíferos são os principais grupos do zooplâncton que apresentam a diapausa como estágio de dormência (GYLLSTRÖM; HANSSON, 2004). Em cladóceros e rotíferos, os ovos de resistência são produzidos por reprodução cruzada, enquanto os ovos oriundos da reprodução assexuada em ambiente favorável são chamados de partenogênicos, clones da genitora produzidos por partenogênese. Em Copépodes tanto os ovos de resistência quanto aqueles produzidos em condições favoráveis (ovos subcutâneos) são gerados por reprodução sexuada. A diapausa consiste então na produção de ovos de estrutura externa diferenciada e mais resistente, em que o embrião estará em estado de dormência até que o ambiente seja favorável à eclosão. De modo geral, o ovo de resistência é maior e mais denso do que o ovo partenogênico e subcutâneo (GILBERT, 2004; WANG et al., 2005). Enquanto o ovo de resistência só eclodirá quando as condições forem favoráveis, a eclosão do partenogênico acontecerá logo após a sua formação.

Apesar das semelhanças nos fatores que induzem a diapausa em rotíferos, cladóceros e copépodes, há variações no ciclo de vida e reprodutivo desses grupos. Os rotíferos produzem dois tipos de ovos em seu ciclo de vida. O que ocorre na maior parte do ciclo de vida é o ovo amíctico. Este ovo possui a casca fina, é diplóide e dele só eclodem fêmeas amícticas que são clones da mãe. O outro tipo de ovo só é produzido em resposta à uma perturbação que torne o ambiente desfavorável para a espécie. Esse segundo ovo é chamado de míctico, que é haplóide. Destes ovos é que se originam os machos também haplóides. Entretanto, uma vez fecundado, o ovo míctico se torna diplóide, com a casca mais espessa, caracterizando um ovo de resistência que só eclode em meio ao ambiente favorável (DE MEESTER et al., 2006).

Os cladóceros tem rápido desenvolvimento através de mudas e não apresentam fase larval. Em condições favoráveis as fêmeas partenogênicas se reproduzem de forma assexuada, por gerações, através de ovos diplóides, que darão origem a fêmeas clones da progenitora. Já em condições desfavoráveis, as fêmeas são chamadas de gametogênicas e produzem machos, que fecundarão os ovos produzidos. Nesta condição ovos haplóides também são produzidos e ocorre fecundação cruzada com os machos. Após a fecundação, os ovos resultantes originam os ovos de resistência (DE MEESTER et al., 2006). Condições como alteração de temperatura, nível da água, suprimento alimentar ou ocorrência de superpopulação são apontados como alguns dos processos de inibição da

partenogênese e a formação dos machos que resulta na reprodução sexuada em rotíferos e cladóceros (GILBERT, 2004)

Em copépodes, a reprodução é exclusivamente sexuada em qualquer cenário, sendo sempre encontrados indivíduos machos e fêmeas na comunidade ativa. Os espermatozoides são colocados no corpo da fêmea através do espermatóforo. Após a fecundação, os ovos são mantidos no abdômen da fêmea em um ou dois sacos ovíferos. A ordem Calanoida, em copépodes, pode produzir tanto ovos de casca mais fina (ovos subcutâneos) quanto ovos de casca mais grossa, que são os ovos de resistência. Esses últimos não eclodem de forma imediata, mas se depositam no sedimento por longos períodos. Dos dois tipos de ovos eclode uma larva chamada de náuplio, e após cerca de cinco mudas, inicia-se o estágio de copepodito, que muito se assemelha a um adulto.

Os ovos de resistência produzidos por rotíferos, cladóceros e copépodes formam um banco de ovos no sedimento dos lagos. Esse banco de ovos é formado por diferentes espécies que foram depositadas ali em diferentes tempos e circunstâncias desfavoráveis da história do lago. No sedimento, os ovos mais superficiais do banco de ovos são aqueles depositados a menos tempo e possuem maior probabilidade de eclosão, visto que quanto mais soterrados menor a probabilidade de receber um dos principais estímulos descritos para a eclosão, que é a incidência de luz solar com alteração do fotoperíodo (PANCELLA; STROSS, 1963; VANDEKERKHOVE et al., 2005a). Por isso, somente a fração superficial do banco de ovos (em média 3 cm) é considerada capaz de contribuir para o recrutamento de organismos para a coluna d'água, sendo assim considerado como o banco de ovos ativo (CACERES; HAIRSTON, 1998).

Independente do grupo taxonômico, a deposição de novos ovos faz com que a densidade do banco de ovos aumente, enquanto a eclosão, predação, degradação, senescência e soterramento faz com que a densidade diminua (DESTASIO, 1989, 2007). Ademais, os bancos de ovos de resistência servem como reservatório de diversidade genética, desempenhando um papel importante na manutenção da diversidade e dinâmica das comunidades zooplanctônicas (BRENDONCK; DE MEESTER, 2003)

Ovos de resistência têm sido estudados sob diferentes perspectivas ecológicas e evolutivas. Nos três grupos, a morfologia diferente dos ovos de resistência em relação ao ovo partenogenético é alvo de estudo e pesquisa, pois podem servir para a identificação das espécies (GUERRERO-JIMÉNEZ et al., 2020; KAYA; ERDOĞAN, 2014; VANDEKERKHOVE et al., 2004) Outra abordagem pertinente aos ovos de resistência é a sua viabilidade após longos períodos ou formas de perturbação, estimando também a

idade de ovos de resistência nos sedimentos em que são coletados. Hairston (1996) apresenta a datação de ovos de resistência de copépodes calanóides que estavam viáveis após 330 anos de dormência no sedimento. Compilados de estudos realizados por pesquisadores em diferentes regiões e épocas demonstram que copépodes e rotíferos apresentam viabilidade maior da diapausa após longos anos (HAIRSTON, 1996; RADZIKOWSKI, 2013). Apesar disso, Cáceres (1998) encontrou ovos viáveis de Cladocera - *Daphnia pulicaria* e *Daphnia galeata mendotae* – com estimativa de 125 anos.

As possibilidades de estudo dos ovos de resistência são amplas, porém ainda pouco exploradas. A importância ecológica destes estágios na manutenção do genótipo no zooplâncton, assim como a individualidade em cada uma das espécies em termos de morfologia e resiliência, faz desses animais um importante objeto de estudo para o entendimento da biologia animal e das comunidades ecológicas.

Esse estudo se divide em duas abordagens. Na primeira delas foi feita uma comparação quantitativa da morfologia de ovos de resistência e efípios em cladóceros buscando similaridades e métricas que auxiliem na identificação das espécies. Na segunda abordagem foi avaliado de forma experimental o efeito da dessecação do banco de ovos de lagos perenes nas comunidades eclodidas, buscando avaliar como as comunidades se recuperam após eventos atípicos de seca em lagos perenes.

# CAPÍTULO I - VARIAÇÕES MORFOLÓGICAS EM EFÍPIOS DE CLADÓCEROS

## 1 INTRODUÇÃO

Cladocera é uma subordem da Classe Branchiopoda de crustáceos. A maioria das espécies conhecidas de cladóceros vive em ambientes lacustres. Os cladóceros tem rápido desenvolvimento através de mudas e não apresentam fase larval. Em condições favoráveis as fêmeas se reproduzem de forma assexuada, por gerações, através de ovos partenogênicos, diplóides, que possuem o mesmo número de cromossomos que a progenitora, e são clones da mãe. Esse tipo de reprodução é chamada de partenogênese e as fêmeas são chamadas de partenogênicas. Já em condições desfavoráveis, as fêmeas são chamadas de gametogênicas e produzem machos, que fecundarão os ovos produzidos. Nesta condição os ovos produzidos serão haplóides, com metade do número de cromossomos e a fecundação será cruzada. Após a fecundação, estes ovos são chamados de ovos de resistência (DE MEESTER et al., 2006).

Morfologicamente, o ovo de resistência difere do ovo partenogênético à medida que é maior e mais denso. Enquanto o ovo de resistência eclodirá apenas quando as condições forem favoráveis, a eclosão do partenogênético acontecerá logo após a sua formação.

Gyllström e Hansson (2004) evidenciam que processos de inibição da partenogênese podem ser devido a alterações nas condições de temperatura, disponibilidade de alimento, superpopulação e competição intraespecífica e interespecífica, nível da água. A inibição da partenogênese viabiliza a formação dos machos que resulta na reprodução sexuada.

Os ovos de resistência em cladóceros apresentam alguma opacidade, maior tamanho e são mais resistentes a fatores desfavoráveis que os ovos partenogênicos. Além disso, os ovos de muitas espécies possuem uma estrutura protetora do embrião que é chamada de efípio (MERGEAY; VERSCHUREN; MEESTER, 2005). Os ovos de resistência possuem, portanto, determinadas características que nos permite distinguir uma espécie de outra.

Diferentes morfotipos nos ovos de resistência de cladóceros podem ser identificados através do efípio (VANDEKERKHOVE et al., 2004). A caracterização de cada efípio, e sua posterior eclosão, torna possível a identificação de cada espécie através da morfologia. Características como número de embriões, orientação e posicionamento do embrião no efípio, número e posição de espinhos e forma da margem dorsal podem ser usados como recursos diagnósticos para a identificação dos ovos. Outras análises possíveis nestes ovos podem ser tamanho, forma e cor do ovo, espaço extraembrionário, presença de ornamentações ou estruturas acessórias (GUERRERO-JIMÉNEZ et al., 2020).

Kaya e Erdoğan (2014) compararam ovos de resistência de 3 diferentes espécies de cladóceros, e apontaram diferenças significativas na relação de comprimento e largura, afirmando assim que diferentes espécies produzem ovos morfologicamente diferentes e o tamanho pode ser usado para a diferenciação entre espécies. A estratégia de identificação das espécies através dos morfotipos de efípio pode substituir o trabalho de identificação através da eclosão, que é muitas vezes mais laborioso (VANDEKERKHOVE et al., 2004), permitindo por exemplo estimar a riqueza de espécies da região coletada.

O estudo da comunidade ativa exige repetidas amostragens, em diferentes locais do lago, ao longo de variadas épocas e estações do ano. A análise da riqueza de espécies através do banco de ovos representa uma relação favorável custo-benefício, pois permite determinar as espécies ocorrentes durante longos períodos pela comunidade ativa do lago (GUERRERO-JIMÉNEZ et al., 2020). Além disso, alguns estudos mostram que há equivalência entre a comunidade ativa e as espécies encontradas no banco de ovos, considerando-se especialmente rotíferos e cladóceros (CRISPIM; WATANABE, 2001; VANDEKERKHOVE et al., 2005b), mas há exceções (SANTANGELO et al., 2015).

Vandekerkhove et al. (2004) encontraram uma correlação positiva entre a riqueza de morfotipos dos efípios de cladóceros e a riqueza de espécies ao colocar estes ovos para eclodir, permitindo a possível identificação das espécies através da coleta no banco de ovos e análise da morfologia dos ovos. Entretanto, a ausência de um banco de dados de caracteres diagnósticos dos efípios dificulta a identificação das espécies através do uso da morfologia associado a uma chave de identificação (BRENDONCK; DE MEESTER, 2003; MERGEAY; VERSCHUREN; MEESTER, 2005). Duggan, Green e Shiel (2002) ressaltam ainda a importância do aumento no número de estudos taxonômicos, a fim de usar a morfologia dos ovos para identificação das espécies (GERHARD et al., 2017)

Ainda com relação aos ovos de resistência, muitos estudos são desenvolvidos para analisar os efeitos das condições ambientais sobre o banco de ovos, tais como poluição (COELHO et al., 2021; ROGALSKI; VAN DONK, 2015), dessecação (ARNOTT; YAN, 2002; VARGAS; SANTANGELO; BOZELLI, 2019), salinidade (BAILEY et al., 2004) e hidrograma (ARAÚJO et al., 2013), mas poucos estudos se aprofundam na morfologia métrica dos ovos de resistência para a sua identificação (GUERRERO-JIMÉNEZ et al., 2020; KAYA; ERDOĞAN, 2014).

Os objetivos deste trabalho foram (1) determinar a composição, riqueza de espécies e densidade do banco de ovos e (2) descrever e comparar de forma quantitativa a morfologia dos ovos de resistência de cladóceros, buscando identificar quais descritores são mais úteis na diferenciação das espécies.

## 2 MATERIAIS E MÉTODOS

A coleta de sedimento foi realizada em três lagos da Reserva Ecológica do Guapiaçu (S:22°27'10.309" W: 42° 46' 13.011"), localizado no estado do Rio de Janeiro, Brasil, conhecida com REGUA. A REGUA inicialmente era uma fazenda de comércio agropecuário, comercialização de madeira nobre e produção de cachaça, referência em 1907. A fim de proteger os remanescentes florestais da propriedade Rural, em 2001, "foi formada a ONG ambientalista Associação Reserva Ecológica de Guapiaçu com a missão institucional de conservar a Mata Atlântica da alta bacia do rio Guapiaçu." Anos antes já haviam feito o levantamento da avifauna da região e de bioindicadores. (<https://regua.org.br/quem-somos/historia/>). O incentivo à pesquisa científica, proteção à mata, restauração das áreas degradadas, educação ambiental e turismo sustentável é a forma que estão desenvolvendo e prosseguindo com a conservação do local.

Evidências mostram que havia um terreno alagadiço na fazenda, que foi drenado dando lugar a lavouras e pastos em 1980. Em 2005 houve o alagamento de 12 hectares da região, onde constatou-se uma rápida colonização por plantas aquáticas e animais invertebrados. (<https://regua.org.br/conservacao/restauracao/areas-alagadas>).

Para cada lago, um ou dois pontos foram amostrados, dependendo da presença de bancos de macrófitas aquáticas. A composição de espécies do zooplâncton normalmente

difere entre regiões pelágicas (sem macrófitas) e litorâneas (com macrófitas), o que aumenta a variedade de ovos potencialmente encontrados. Os três lagos foram amostrados em regiões pelágicas, enquanto os lagos 1 e 2 foram amostrados também em regiões litorâneas (Figura 1). Para reduzir o efeito da profundidade na composição dos bancos de ovos entre as cinco estações amostrais, todos os pontos de coleta tinham profundidade de 0,8 m.

Amostras de sedimento foram obtidas em cada estação amostral com um coletor do tipo core de 8 cm de diâmetro. Em cada estação foram retiradas 10 amostras, totalizando 156 cm<sup>2</sup> coletados (usando  $\pi = 4$ ). Apenas o sedimento superficial (5 cm) foi retido. O sedimento foi imediatamente guardado em sacos plásticos escuros e protegido da luz. O sedimento foi mantido no laboratório em temperatura ambiente até o seu uso dois meses mais tarde.



**Figura 1:** Imagem aérea da REGUA. A numeração indica os diferentes lagos onde foram feitas as coletas, enquanto o X representa o local da coleta de sedimentos. Cores iguais representam coletas em um mesmo lago. Fonte: Google Maps.

Através do método de flotação em açúcar (VANDEKERKHOVE et al., 2004) os ovos de resistência foram isolados do sedimento. Foi feita uma mistura homogênea de açúcar e água, na proporção de 1:1. A esta mistura foram adicionados, para cada estação de amostragem, 40g de sedimento úmido, cada um misturado previamente, dentro de seu próprio compartimento. O material foi centrifugado em tubos de 50 ml, por 3 minutos na velocidade de 3000 rpm. Foram retiradas 3 amostras de cada uma das 5 estações de coleta, e este procedimento foi realizado para cada uma delas.

Após a centrifugação, a parte sobrenadante passou por filtração em rede de malha de 20  $\mu\text{m}$  e foi lavada com água filtrada para a remoção do açúcar. Ao final desse processo foram obtidos 54 ovos de cladóceros, os quais foram usados para os dois objetivos desse trabalho: (1) determinar a composição e densidade do banco de ovos e (2) comparar a morfologia dos ovos de resistência

## **2.1 Estrutura do banco de ovos de resistência**

Com base na contagem e identificação das espécies correspondentes aos diferentes morfotipos foram determinadas a densidade de ovos no sedimento ( $n^\circ$  de ovos/ $\text{m}^2$ ) e a composição de espécies em cada estação amostral.

## **2.2 Análise morfológica dos ovos de resistência**

A segunda abordagem consistiu na comparação da morfologia dos ovos de resistência. Os ovos foram inicialmente separados por morfotipos imediatamente após o isolamento do sedimento, sendo fotografados e por fim incubados para eclosão. Para a eclosão, os ovos foram alocados em placas de cultura de células com 2 ml de água filtrada de um tanque artificial usado para cultura de peixes.

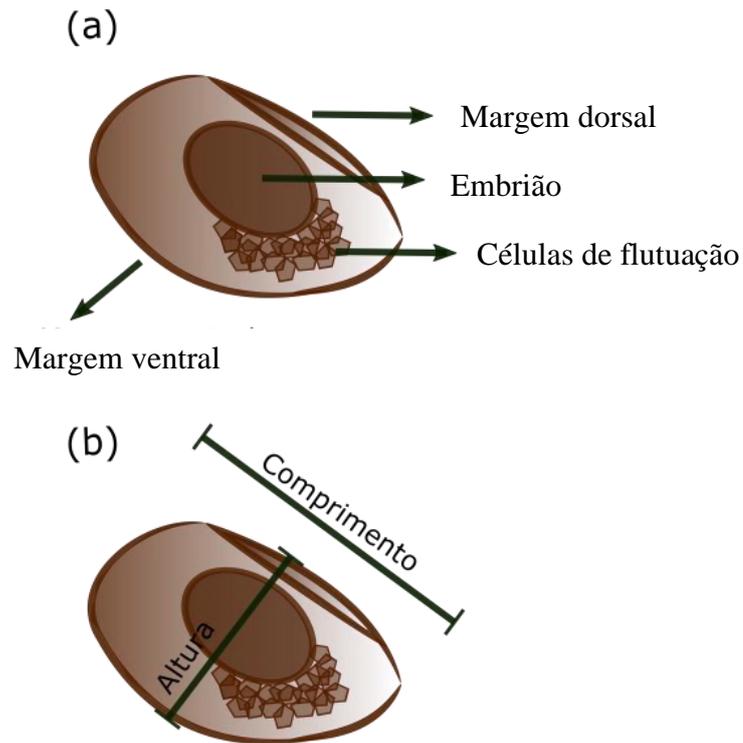
Cinco descritores da morfologia foram mensurados em cada efípio, sendo estes i) o comprimento, ii) a altura, iii) a área do embrião, iv) a área total do efípio e v) o número de embriões por efípio (MERGEAY; VERSCHUREN; MEESTER, 2005) (Figura 2). As medições foram realizadas com o programa NIS-Elements através das imagens obtidas em lupa.

As relações entre os descritores morfológicos foram avaliadas inicialmente por meio da correlação de Pearson. Como o comprimento, a altura e a área do efípio estavam todos significativamente correlacionados entre si (todos  $p \geq 0,83$ , Tabela 2), criamos uma variável composta de "tamanho" executando uma Análise de Componente Principal (ACP) anterior sobre essas três variáveis de resposta (semelhante a KNOLL et al., 2015).

As pontuações do PC1 denotam um valor de “tamanho” para cada táxon individual e variaram de -2,37 a 2,25. Valores mais altos da variável composta “tamanho” estão relacionados a valores mais altos de comprimento, altura e área do efípio.

Em seguida, outra ACP foi realizada para investigar a relação entre os descritores morfológicos dos efípios usando a variável composta (escores PC 1), área embrionária e número de embriões. Todas as variáveis foram dimensionadas para o valor unitário antes das análises. Tanto para a ACP quanto para correlações, foram utilizados os valores médios dos descritores morfológicos de cada espécie (n = 11 espécies).

Todas as análises foram feitas no ambiente R (versão 3.4.1). A ACP foi feita com o pacote vegan. A figura da ACP foi feita com o pacote factoshiny.

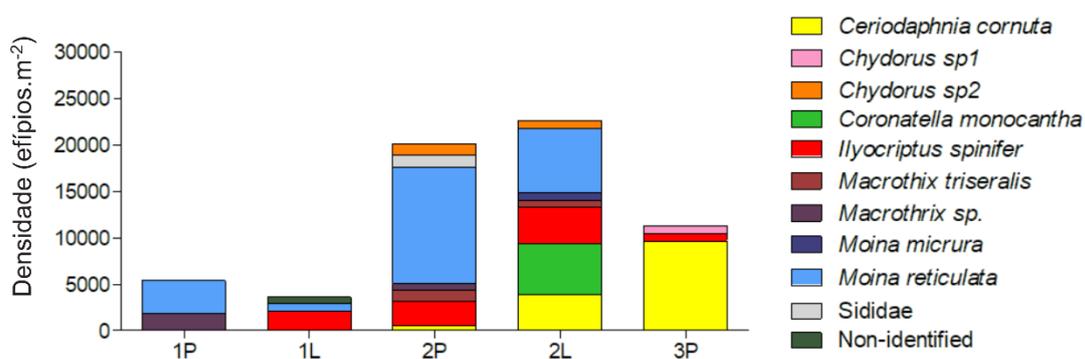


**Figura 2:** Descritores morfológicos dos ovos de resistência de cladóceros. Em (a) observa-se a margem dorsal (que conecta o efípio à carapaça da fêmea), a câmara incubadora (que engloba o embrião) e células de flutuação (que diminuem a densidade do efípio). Em (b) observa-se o comprimento e a altura do efípio. Descritores adaptados de Mergeay, Verschuren e Meester (2005).

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 - Estrutura do banco de ovos de resistência

A densidade total do banco de ovos variou de 3628 a 22589 efípios por m<sup>2</sup>, nas estações litorâneas dos lagos 1 e 2, respectivamente (Figura 3), enquanto a riqueza de espécies variou de 2 a 7 nas estações pelágica do lago 1 e nas duas estações do lago 2. As espécies *Ilyocriptus spinifer* e *Moina reticulata* foram observadas em 4 das 5 estações amostradas. *M. reticulata* apresentou a maior densidade de efípios no sedimento, chegando a 12603 efípios por m<sup>2</sup>. O gráfico da Figura 3 evidencia que espécies tipicamente pelágicas (p. ex. *Ceriodaphnia* e *Moina*) e litorâneas (p. ex. *Chydorus* e *Macrothrix*) foram encontradas no mesmo banco de ovos, demonstrando que a dinâmica temporal de propagação das macrófitas propicia a formação de ovos de resistência em zonas pelágicas ou litorâneas de um mesmo lago.



**Figura 3:** Densidade de efípios de diferentes taxa encontrados no banco de ovos de resistência das áreas pelágicas (P) e litorâneas (L) de três lagos (1, 2 e 3).

#### 3.2 Análise morfológica dos ovos de resistência

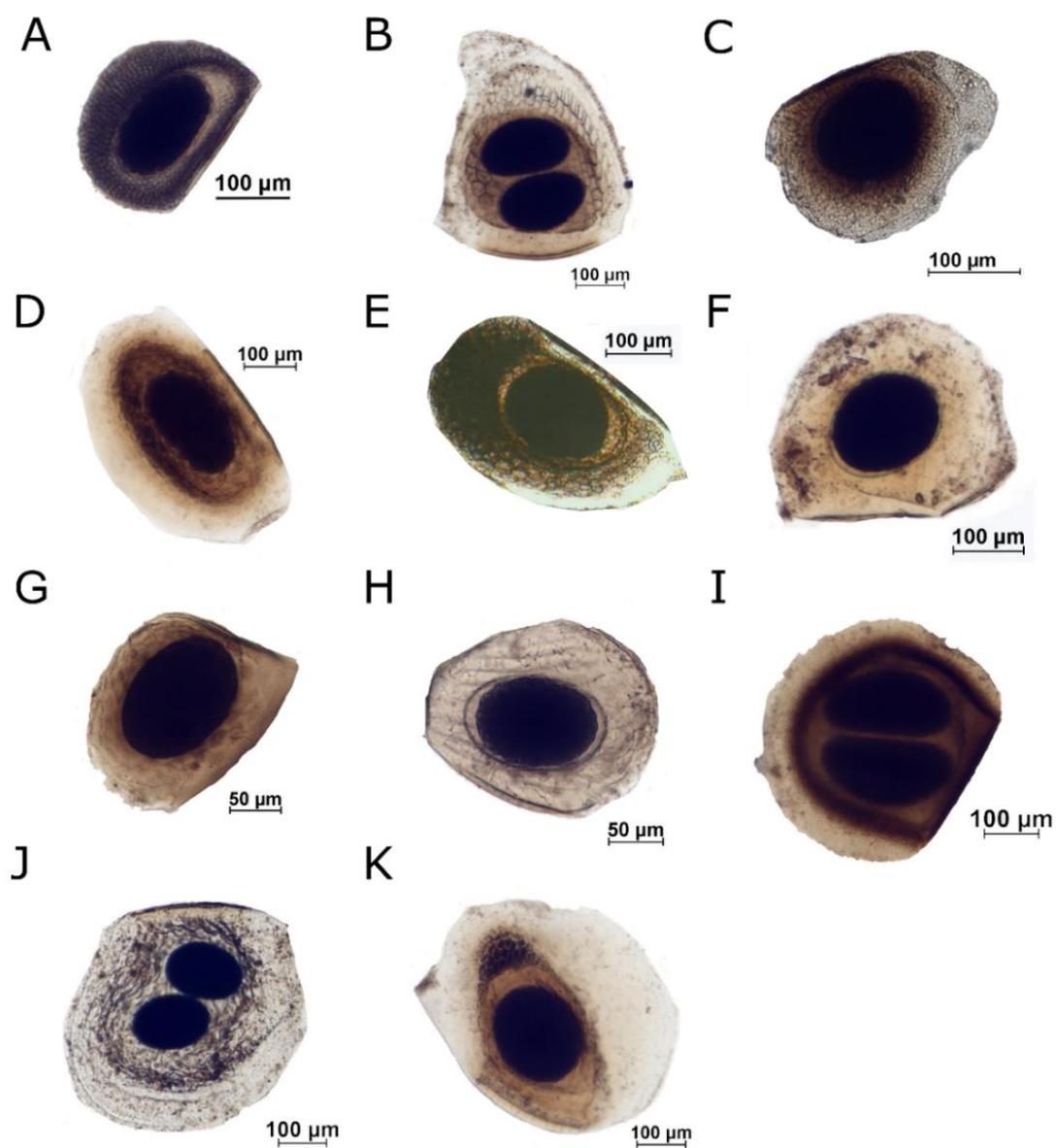
A centrifugação das amostras de sedimento resultou na obtenção de 54 efípios pertencentes a 11 morfotipos (Tabela 1, Figura 4.). A eclosão dos efípios para identificação resultou na identificação de 10 taxa, e não foi possível identificar 1 morfotipo. Para cada morfotipo, a quantidade de efípios encontrados variou de 1 a 11. As

espécies de maior abundância foram *Moina reticulata* e *Coronatella monocantha*, com 11 e 9 efípios encontrados, respectivamente.

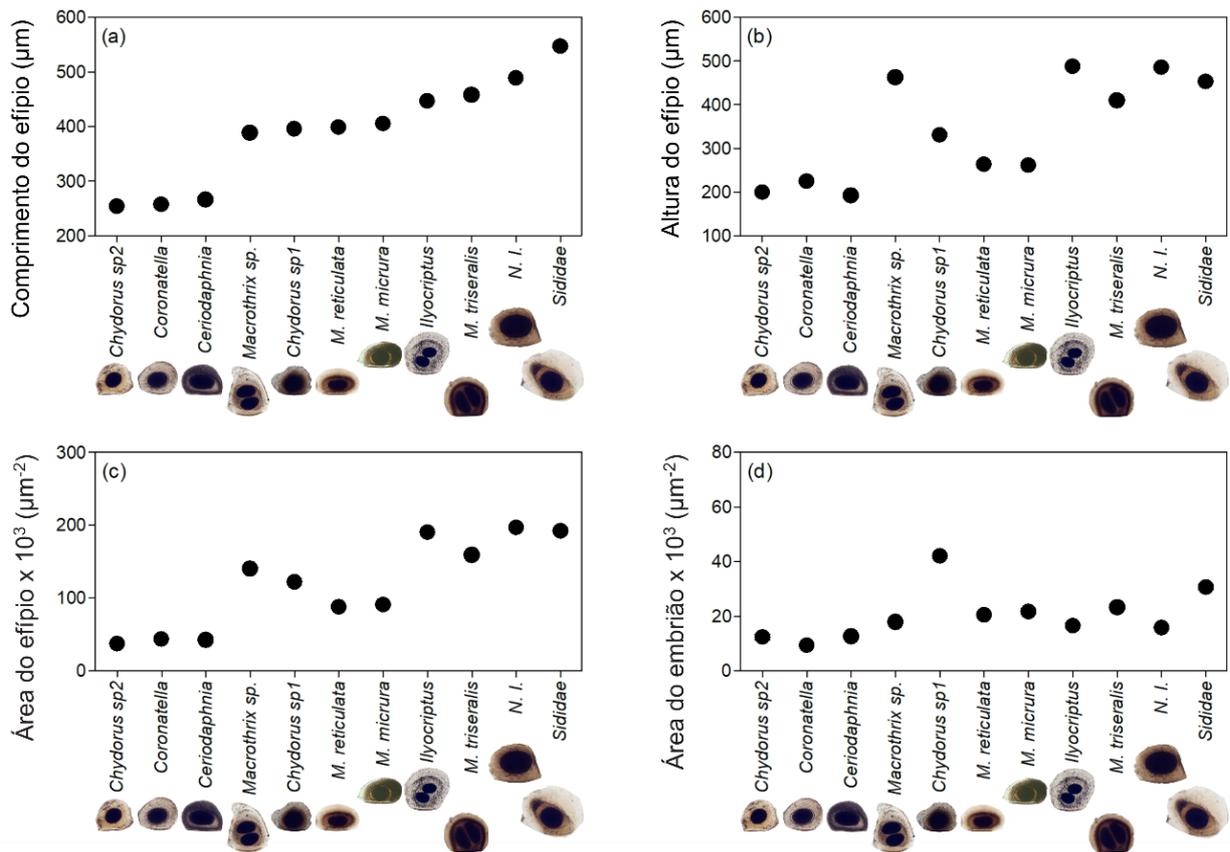
**Tabela 1:** Lista de taxa observados em cada ponto amostral e número de ovos de resistência mensurados para a análise da morfologia. P = região pelágica; L = região litorânea.

	1P	1L	2P	2L	3P	N total
<i>Ceriodaphnia cornuta</i>			x	x	x	7
<i>Coronatella monocantha</i>				x		9
<i>Ilyocriptus spinifer</i>		x	x	x	x	8
<i>Macrothrix</i> sp.	x		x			7
<i>Macrothrix triserialis</i>			x	x		4
<i>Moina micrura</i>				x		1
<i>Moina reticulata</i>	x	x	x	x		11
Sididae			x			1
<i>Chydorus</i> sp1					x	3
<i>Chydorus</i> sp2			x	x		2
Não identificado		x				1
Total de efípios						54

Dos 11 morfotipos encontrados, apenas *Macrothrix* sp, *Macrothrix triserialis* e *Ilyocriptus spinifer* apresentaram 2 embriões por efípio. A largura dos ovos variou 115.1% entre os efípios, de 254.6 a 547.6  $\mu\text{m}$  para as espécies *Chydorus* sp e Sididae, respectivamente. A altura dos ovos variou 153.2% entre os efípios, de 192.7 a 488  $\mu\text{m}$  para as espécies *Ceriodaphnia cornuta* e *I. spinifer*, respectivamente. Já a área do efípio variou 749.7% entre os efípios, de 30212 a 256737,58  $\mu\text{m}^2$  para as espécies *C. monocantha* e *I. spinifer*, respectivamente. Por fim, a área do embrião variou 248.09% entre os taxa, de 8811,5 a 30672,46  $\mu\text{m}^2$  para as espécies *C. monocantha* e Sididae respectivamente (Figura 5).



**Figura 4:** Morfotipos de ovos de resistência de cladóceros que foram encontrados neste estudo: (A) *Ceriodaphnia cornuta*; (B) *Macrothrix* sp.; (C) *Chydorus* sp1; (D) *Moina reticulata*; (E) *Moina micrura*; (F) *Chydorus* sp2; (G) Non-identified; (H) *Coronatella monocantha*; (I) *Macrothrix triserialis*; (J) *Ilyocriptus spinifer*; (K) Sididae



**Figura 5:** Valores médios de quatro descritores morfológicos dos efípios de cladóceros: (a) comprimento do efípio, (b) altura do efípio, (c) área do efípio e (d) área do embrião. Em todos os gráficos os taxa estão ordenados do menor para o maior valor do comprimento do efípio.

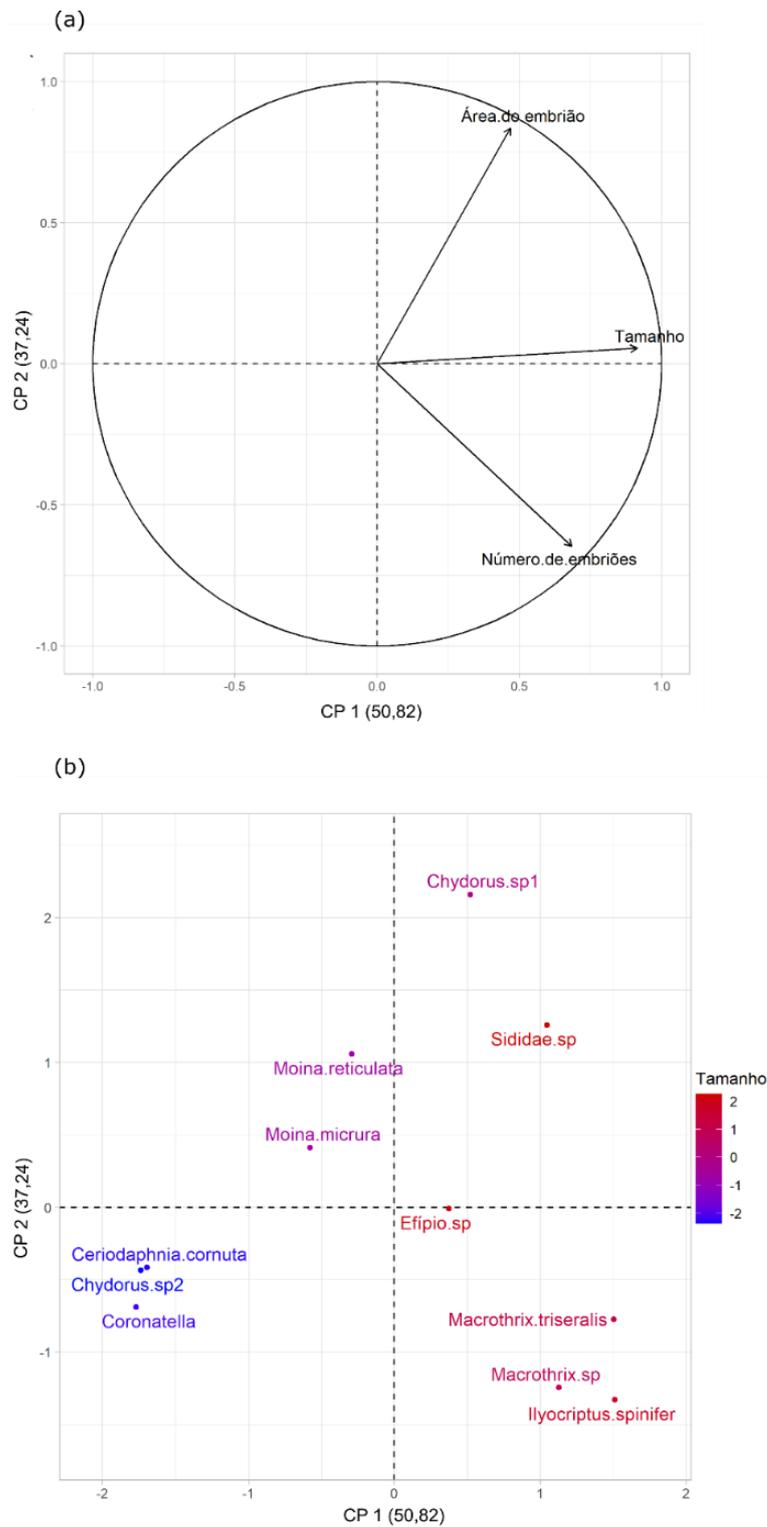
Alguns descritores morfológicos foram correlacionados entre si. O comprimento do efípio foi significativamente correlacionado com a altura do efípio ( $r = 0,83$ ) e a área ( $r = 0,93$ ). A altura e a área do efípio também foram correlacionadas ( $r = 0,97$ ). Outras correlações não foram significativas (Tabela 2).

**Tabela 2:** Correlação de Pearson (r) e os respectivos valores de p entre descritores morfológicos do efípio. N = 11.

	r	p
Comprimento x altura	0,83*	0,002
Comprimento x área do efípio	0,93*	< 0,001
Comprimento x área do embrião	0,52	0,11
Altura x área do efípio	0,97*	< 0,001
Altura x área do embrião	0,20	0,55
Área do embrião x área do efípio	0,33	0,32

A partir destes resultados há a possibilidade de medição apenas de um destes descritores (comprimento ou altura), pois estão diretamente correlacionadas à área do efípio, não sendo necessária a medição de ambas para a identificação da espécie. Esta simplificação tornaria o processo de identificação através de medidas ainda mais rápido.

A respeito do teste ACP (Figura 6), os dois primeiros eixos do ACP explicaram 88,07% da variabilidade total dos dados. O primeiro componente foi responsável por 50,82% da variância e foi positivamente associado ao tamanho do efípio e ao número de embriões. O segundo componente foi associado com 37,24% da variância e foi positivamente associado à área do embrião e negativamente associado ao número de embriões (Figura 6). *I. spinifer*, *Macrothrix* e Sididae foram positivamente correlacionados com o primeiro componente do ACP, enquanto *C. cornuta*, *C. monocantha* e *Chydorus* sp2 foram negativamente correlacionados.



**Figura 6:** Biplot baseado em uma ACP ilustrando as relações entre três descritores morfológicos dos efípios (primeiros dois eixos explicando 88,07% da variação total) e (b) as semelhanças entre os morfotipos. A ACP foi realizada em dados de 11 taxa de cladóceros.

## 4 DISCUSSÃO

Nesse estudo foi realizada a caracterização de alguns aspectos morfológicos de efípios de cladóceros, com o intuito de facilitar a sua identificação futura sem a necessidade de eclosão dos ovos. Essa abordagem tem como vantagem um menor tempo necessário na identificação dos morfotipos (não há a obrigatoriedade de eclosão dos ovos) e ainda assim pode responder de forma satisfatória algumas perguntas ecológicas, tais como inventários e status de conservação das espécies (MEYER-MILNE; BRENDONCK; PINCEEL, 2021, 2022). A abordagem desse estudo usou apenas descritores quantitativos (comprimento, altura, área do embrião e do efípio e número de ovos nos efípios), mas descritores qualitativos (tais como a presença de espinhos, células de flutuação, forma do efípio e orientação do embrião no efípio) podem ser empregados também em abordagens futuras, expandindo as formas de descrição dos efípios (GUERRERO-JIMÉNEZ et al., 2020).

Entre os descritores medidos neste estudo, aqueles associados ao tamanho do efípio (comprimento, altura e área) foram altamente correlacionados de forma positiva. Dessa forma, nossos resultados mostraram não ser necessária a medição dos três descritores na caracterização dos efípios, tornando sua caracterização menos trabalhosa. Portanto, dentre esses três descritores, sugerimos que a medição apenas do comprimento é suficiente para caracterizar o tamanho dos efípios. O comprimento é a medida de tamanho mais comumente fornecida em estudos anteriores (GERHARD et al., 2017; GUERRERO-JIMÉNEZ et al., 2020; MERGEAY et al., 2006; VANDEKERKHOVE et al., 2004) e certamente tem mensuração mais fácil que a área do efípio, que demanda programas computacionais mais caros e específicos.

Apesar do número restrito de espécies analisadas nesse estudo, é possível observar padrões de similaridade entre espécies pertencentes a um mesmo gênero (p. ex. espécies de *Moina* e espécies de *Macrothrix*), sugerindo alguma proximidade filogenética dessas espécies baseada na morfologia do efípio ou ainda pressões seletivas semelhantes na morfologia do efípio, tais como profundidade ou presença de macrófitas aquáticas. No entanto, a detecção de padrões de similaridade entre diferentes níveis taxonômicos requer a inclusão de mais espécies em abordagens futuras.

Sabe-se também que alguns fatores ambientais e genéticos podem alterar o tamanho dos animais adultos, com consequências no tamanho dos efípios produzidos.

Boersma, Boriss e Mitchell (2000) encontraram relação entre os tamanhos dos efípios produzidos e das progenitoras, concluindo que fêmeas maiores produzem efípios maiores. A presença de predadores invertebrados é um fator que determina maiores tamanhos corporais, enquanto predadores vertebrados reduzem o tamanho corporal dos cladóceros (JEPPESEN et al., 2002). Nesses casos é possível que haja variações interpopulacionais nas medidas descritoras dos efípios.

Por fim, a morfologia dos ovos de resistência pode estar relacionada a alguns padrões ecológicos importantes, tais como a dispersão e o estabelecimento das diferentes espécies. Entre cladóceros, foi demonstrado que efípios mais leves e achatados demandam ventos de menor intensidade para sua remoção, facilitando sua dispersão em locais onde predominam ambientes temporários (PINCEEL; BRENDONCK; VANSCHOENWINKEL, 2016). Em relação a anostracas, um trabalho recente mostrou que ovos mais pesados e sem estruturas de fixação ao sedimento são mais comumente encontrados em ambientes temporários, sugerindo que a morfologia do ovo tem papel relevante na dispersão e colonização de novos habitats (MEYER-MILNE; BRENDONCK; PINCEEL, 2021). Finalmente, a caracterização de bancos de ovos de anostracas, baseada na quantificação de diferentes morfotipos, permitiu determinar a diversidade e a vulnerabilidade das comunidades em um gradiente natural de aridez (MEYER-MILNE; BRENDONCK; PINCEEL, 2022).

O detalhamento da morfologia de ovos de resistência de cladóceros e de outros organismos zooplanctônicos tem grande potencial de contribuir não só na taxonomia e identificação das espécies, mas também na compreensão de processos e padrões ecológicos ainda pouco explorados, tais como a dispersão e colonização de novos habitats.

Dentre as possibilidades dos processos ecológicos a serem explorados, Vandekerkhove et al.(2004) demonstrou existir uma correlação positiva entre o número de morfotipos encontrados no sedimento e o número de espécies ativas em um conjunto de lagos europeus. Dessa forma, o estudo da morfologia dos ovos de resistência presentes no banco de ovos pode estimar o potencial de riqueza da comunidade de um local.

## 5 CONCLUSÃO

A composição, riqueza e densidade de espécies encontradas no banco de ovos aparenta ter mais correlação com o lago a que pertence do que a presença ou ausência de macrófitas nas zonas pelágicas ou litorâneas. No entanto, mais réplicas e testes específicos seriam necessários para comprovar essa ideia nos lagos amostrados.

Quanto à estratégia de medições dos efípios, seu uso pode ser aplicado como mais um recurso para a identificação das espécies, com o principal proveito de não necessitar da eclosão do ovo para a identificação. A associação entre as medições indica que a medida de comprimento do efípio é suficiente quando associado à altura e área do efípio. A respeito dessa estratégia de identificação, é preciso ponderar o trabalho como mais custoso que a eclosão, já que pode exigir equipamentos tecnológicos avançados.

Os resultados aqui apresentados também sugerem a formação de um catálogo fotográfico com ovos de diferentes espécies, para a maior prontidão na identificação da comunidade do banco de ovos.

# **CAPÍTULO II - INFLUÊNCIA DO TEMPO DE DESSECAÇÃO NO PADRÃO DE ECLOSÃO DOS OVOS DE RESISTÊNCIA DO ZOOPLÂNCTON**

## **1 INTRODUÇÃO**

Ao longo dos anos as águas continentais podem sofrer alterações em seu volume e em sua composição química devido a fatores naturais e à ação antropogênica direta ou indireta (SANTANGELO et al., 2007; THOMAZ; BINI; BOZELLI, 2007). A deposição de ácidos, assoreamento, eutrofização e seca, entre outros fatores, podem levar à alterações na composição da comunidade zooplanctônica. Um mecanismo que permite a manutenção das espécies zooplanctônicas ao longo do tempo é a diapausa, em que são formados ovos de resistência, os quais ficam em repouso no sedimento enquanto as condições ambientais não forem favoráveis para sua eclosão. Desta forma, é possível no futuro a recuperação da comunidade anterior ao distúrbio (GYLLSTRÖM; HANSSON, 2004).

Os lagos podem ser classificados como perenes ou temporários em função do seu hidroregime. Entre os lagos temporários a seca pode ser previsível e sazonal, ou imprevisível e variável ao longo do tempo. A importância da diapausa para as formas viventes em lagos temporários representa uma adaptação importante e é intuitiva, pois eventos de seca levariam as espécies daquele local à extinção (BRENDONCK; RIDDOCH, 2000). Entretanto, vários estudos demonstraram que mesmo em lagos perenes a diapausa tem importância, uma vez que as variáveis ambientais variam no lago e este pode ser submetido a eventos catastróficos, mesmo que raros. Gyllström e Hansson (2004) evidenciam que fatores físico-químicos, predação e disponibilidade de alimentos podem afetar fortemente a sobrevivência e reprodução do zooplâncton mesmo em lagos perenes, reforçando a importância da diapausa nestes ambientes.

Colaborando com essa afirmação, Arnott e Yan (2002) indicam que as mudanças ambientais sazonais provocam mudanças na composição da comunidade sazonalmente também. Dessa forma, mesmo em lagos perenes pode haver uma modificação na estrutura da comunidade ao longo do tempo. Eventos de seca e reinundação em lagos influenciam

na emergência do zooplâncton advindos dessas mudanças sazonais, desde que estejam na zona ativa do banco de ovos para serem recrutados.

O zooplâncton dos lagos temporários apresenta, teoricamente, maior resiliência em relação aos lagos perenes frente a eventos de seca, por conta da sazonalidade em que as secas ocorrem. Há também rotatividade maior de espécies em lagos temporários, mas mesmo em lagos perenes a composição das espécies pode variar anualmente em 15% (ARNOTT; YAN, 2002).

Mudanças climáticas estão afetando o balanço hídrico dos lagos e é preciso saber se as comunidades de lagos perenes continuariam viáveis após eventuais episódios de seca total, e se sim, por quanto tempo os ovos de resistência dessecados continuam viáveis para a eclosão e recolonização do ambiente após sua reinundação. Modelos de mudanças climáticas já preveem aumento dos ciclos de seca para muitas regiões do mundo (JENTSCH; KREYLING; BEIERKUHNLEIN, 2007) bem como o aumento da frequência de eventos hidrometeorológicos extremos, como o El Niño (TIMMERMANN et al., 1999), tornando o estudo das flutuações acentuadas do nível da água e suas consequências cada vez mais importantes.

Lagos perenes têm eventualmente sofrido com períodos de estiagem e períodos de seca extrema, o que pode levar de forma extraordinária a sua dessecação total. Esse problema vem ocorrendo em regiões temperadas e tropicais (DORETTO et al., 2019; TEFERI et al., 2014), e já há histórico destas secas em inundações perenes no Brasil (AMARAL et al., 2018), com previsões de redução significativa da extensão de áreas inundadas (SORRIBAS et al., 2016). Estudos sobre o banco de ovos de resistência e sua viabilidade frente aos períodos de estiagem e seca se tornam ainda mais necessários a fim de prever a forma de recuperação destes ecossistemas.

A comunidade de zooplânctons de lagos temporários e perenes possuem diferentes respostas aos tempos de dessecação. Eskinazi-sant'anna e Pace (2018) mostraram o quanto o período de seca pode afetar a viabilidade e eclosão dos ovos de resistência, notando um decréscimo maior de eclosões em lagos temporários do que em lagos perenes. Ainda são necessários estudos que avaliem a eclosão dos ovos em diferentes intervalos de seca, tal como ocorre na natureza, pois esses podem afetar diferentemente a recuperação das comunidades zooplanctônicas tanto em lagos temporários quanto em perenes.

Com base no exposto acima, o objetivo deste trabalho foi a) testar a viabilidade dos ovos de resistência do zooplâncton depois de períodos diferentes de dessecação. b) testar se períodos mais prolongados de dessecação afetam diferentemente a taxa de eclosão dos ovos de resistência. A hipótese desse estudo é de que quanto maior o tempo de dessecação, menor a abundância e a riqueza de espécies eclodida do banco de ovos.

## 2 MATERIAIS E MÉTODOS

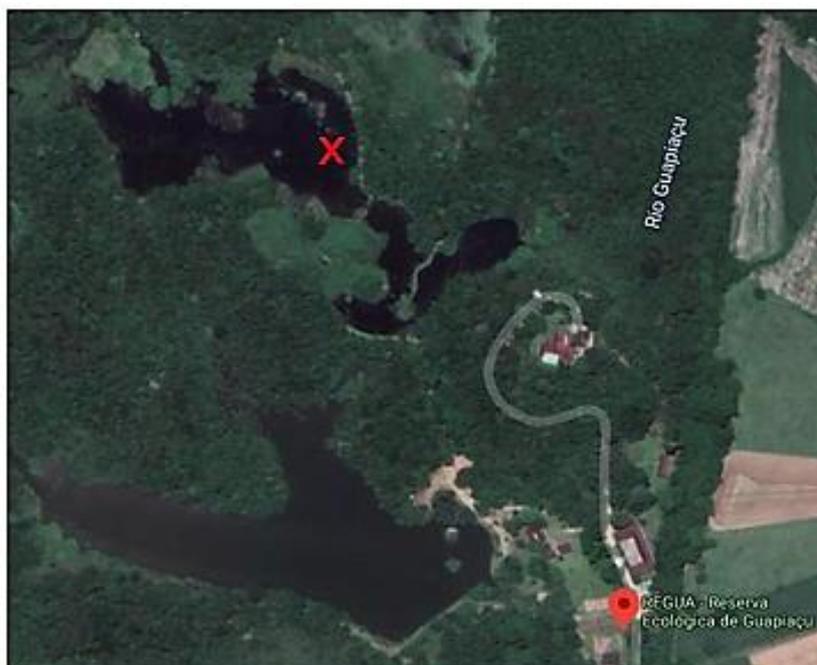
### 2.1) Área de Estudo

Para a pesquisa foram realizadas duas diferentes abordagens que objetivaram avaliar o efeito da dessecação em parâmetros da comunidade e em espécies distintas. Para tal, foram coletados (1) lagos diferentes como uma única réplica do tempo de dessecação para cada lago e (2) um único lago, com réplicas do mesmo lago para cada tempo de dessecação. Todos os lagos usados neste estudo são perenes, de modo a simular eventos recentes de seca registrados em variados ambientes até então perenes (AMARAL et al., 2018; DORETTO et al., 2019; TEFERI et al., 2014).

Na abordagem 1 foram coletados sedimentos em 3 lagos localizados na UFRRJ, a saber lago Açu, Lago do Instituto de Biologia (IB) e lago do Jardim Botânico (JB) (Figura 1), e um lago na Reserva Ecológica de Guapiaçu (REGUA) (Figura 2). Na abordagem 2, a coleta foi feita apenas na região central do Lago Açu (Figura 1).



**Figura 1** - Vista aérea da área da UFRRJ, com identificação do Lago Açú, Lago do IB e Lago do JB, extraída de google Maps.



**Figura 2** - Vista aérea da área da REGUA, com identificação do local de coleta no lago 1 da REGUA, extraída de Google Maps.

## 2.2) Coleta do sedimento

A coleta para a abordagem 1 foi realizada com auxílio de um core de 5 cm de diâmetro nas regiões marginais (0,8 m de profundidade), sendo retidos apenas os 3 cm superficiais do sedimento, pois é nesta área que estão contidos os bancos de ovos ativos (CACERES; HAIRSTON, 1998). Nesta abordagem temos como objetivo buscar padrões de eclosão no nível da comunidade, comparando a resposta dos diferentes lagos em termos de abundância de eclosões, composição de espécies e riqueza de espécies.

Para a abordagem 2 foi realizada a coleta no lago Açú localizado na UFRRJ. A coleta foi realizada na região central do lago (1,6 m de profundidade), mais funda que a borda, e acessada através de um barco. O objetivo desta abordagem foi obter réplicas da mesma comunidade, submetendo-as a diferentes tratamentos de dessecação. Nesta abordagem comparamos as respostas à dessecação em relação a abundância de eclosões de cada espécie.

Nas duas abordagens a coleta foi realizada uma única vez em cada lago.

As duas abordagens foram submetidas aos mesmos tratamentos de dessecação, conforme descrição abaixo.

## 2.3) Desenho experimental

Foram realizados quatro tratamentos, consistindo em um controle e três tratamentos de dessecação. O controle consistiu na incubação de sedimento úmido enquanto os tratamentos de dessecação permaneceram secos por 3, 6 ou 9 meses antes da incubação para eclosão dos ovos.

Os sedimentos ficaram estocados de forma úmida por dois meses em um saco plástico único antes dos tratamentos de dessecação. Após este período foram estabelecidas 16 réplicas de 40 g de sedimento úmido para cada abordagem acima. Na abordagem 1 cada lago contou com 4 unidades experimentais, enquanto na abordagem 2 o lago Açú contribuiu com 16 unidades experimentais (Tabela 1).

Após a coleta, o sedimento foi separado em frascos fechados de 40 g cada. 4 frascos de cada lago foram separados para abordagem 1 (totalizando 16 frascos) e 16

frascos foram separados para a abordagem 2. As réplicas foram separadas antes de serem submetidas à dessecação, com o sedimento proveniente de uma única coleta em cada lago.

Durante o estabelecimento dos tratamentos, as réplicas foram mantidas em frascos fechados, no escuro e em temperatura de 24°C dentro de uma estufa. Para estabelecer os tratamentos, 4 réplicas foram escolhidas de forma aleatória em diferentes momentos e seus frascos foram abertos de forma que secassem naturalmente. O estabelecimento dos diferentes tempos de dessecação (3, 6 e 9 meses) se deu ao permitir que os sedimentos secassem em diferentes tempos (Figura 3). No caso da abordagem 1, cada lago contribuiu com uma réplica em cada tempo.

**Tabela 1:** Detalhamento dos experimentos 1 e 2 avaliando o efeito da dessecação na viabilidade e eclosão de ovos de resistência

	<b>Experimento 1</b>	<b>Experimento 2</b>
<b>Abordagem</b>	Comunidade (Abundância total e de cada espécie, composição e riqueza de espécies)	Populações (Abundância de cada espécie)
<b>No. de lagos amostrados</b>	4 (lagos Açú, IB, JB, REGUA)	1 (lago Açú)
<b>No. de unidades amostrais</b>	16	16
<b>Tratamentos de dessecação</b>	4 (0, 3, 6 e 9 meses de dessecação)	4 (0, 3, 6 e 9 meses de dessecação)
<b>No. de réplicas</b>	4	4
<b>Tempo de incubação</b>	30 dias	5 semanas
<b>Análise dos dados</b>	- Modelo linear geral misto (GLMM) - Curvas de rarefação - PerManova	- Modelo linear geral (GLM)

Os sedimentos foram secos de forma regressiva no tempo, de forma que o primeiro a ser dessecado foi o de 9 meses. Nove meses antes da inundação foram separadas 1 réplica de cada um dos lagos coletados para a abordagem 1 e 4 réplicas do lago Açú, e assim sucessivamente com os outros tempos, usando sempre o sedimento da única coleta realizada.

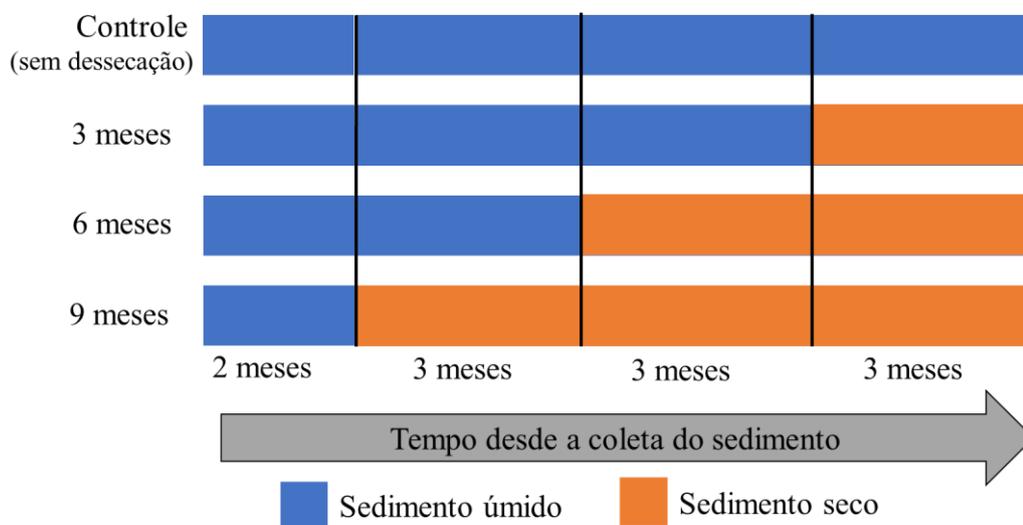
É válido notar que os sedimentos diferiram também no intervalo de tempo em que permaneceram úmidos antes de secar. Tratamentos com maior tempo de dessecação se

mantiveram úmidos por menos tempo. Isso assegurou que todos os ovos tivessem a mesma idade no momento da inundação (Figura 3).

No início do experimento de eclosão, os frascos (úmidos e secos) foram inundados com 300 ml de água retirada de um lago local de criação de peixes e previamente filtrada a vácuo em filtro de fibra de vidro de 0,45  $\mu\text{m}$ , para evitar a contaminação por organismos zooplancctônicos não pertencentes a amostra. Os frascos foram mantidos a 24°C e expostos a um fotoperíodo de 12:12h de claro/escuro.

Na abordagem 1 os frascos foram filtrados por 30 dias, com intervalo de 1 a 2 dias, três vezes na semana. Já na abordagem 2 a remoção de organismos eclodidos foi feita ao longo de 5 semanas, com o mesmo intervalo de filtração.

Duração da dessecação:



**Figura 3:** Desenho experimental desenvolvido nesse estudo. Os ovos de todos os tratamentos permaneceram úmidos por 2 meses após sua coleta nos lagos. A partir de então, 4 réplicas de cada tratamento eram secas de forma natural, criando um gradiente de “tempo de dessecação”. N = 4.

Os organismos eclodidos foram obtidos por filtração do meio em rede de malha de 50  $\mu\text{m}$  e fixados em álcool 70% para posterior visualização e identificação em lupa e microscópio. O procedimento de filtração em pequenos intervalos visa reter, para identificação, os organismos zooplancctônicos que nasceram de ovos de resistência e

impedir que eles se reproduzam por partenogênese. Após a filtração, a água de cada frasco foi devolvida ao frasco original para a continuidade do experimento.

Após os dias de filtração, o conteúdo fixado em álcool 70% precisou ser apurado em virtude de pequenas partículas e grãos minerais que ficam aglomerados, o que pode dificultar a visualização e quantificação dos organismos de interesse. Dessa forma, é feita uma mistura saturada de uma parte de água para uma parte de açúcar. As amostras são misturadas a ela em tubos de Falcon e centrifugadas a 2500 rotações por minuto, por 3 minutos. Ao final a parte pesada de compostos inorgânicos fica no fundo do tubo, e a mais leve – que contém o zooplâncton – fica na parte superior. O sobrenadante foi filtrado na rede de 50  $\mu\text{m}$  e lavado com água para posterior quantificação sob uma lupa. Para fins de armazenamento foi utilizado o álcool 70%.

#### 2.4) Análise dos dados

Foram usados modelos lineares generalizados (GLMs) para comparar a abundância total de eclosões ao longo dos diferentes tempos de dessecação. Na abordagem 1 comparou-se a abundância total de eclosões, enquanto na abordagem 2 comparou-se a abundância de cada espécie eclodida de forma individual. Na abordagem 1 foi usada um modelo linear generalizado misto (GLMM) com distribuição de Poisson (indicada para dados de contagem), enquanto na abordagem 2 foi usada uma GLM com distribuição binomial negativa (indicada para dados com superdispersão). A significância dos modelos foi avaliada por meio de testes de razão de verossimilhança. Comparações foram realizadas também entre pares de tratamentos quando efeitos significativos foram observados.

Ainda na abordagem 1, a riqueza de espécies foi comparada com curvas de rarefação baseadas em indivíduos usando intervalos de confiança de 95% plotados como barras de erro para inferir diferenças significativas entre os tratamentos (GOTELLI; COLWELL, 2001). Diferenças na composição da comunidade entre os tratamentos foram investigados por meio de uma análise multivariada de permutação (PerMANOVA) (ANDERSON, 2001). A PerMANOVA foi realizada com dados de abundância transformados em raiz quadrada usando distâncias de Bray–Curtis. As significâncias foram testadas com 4.999 permutações. Comparações pareadas foram realizadas quando efeitos significativos foram observados. Foi realizada também uma análise de

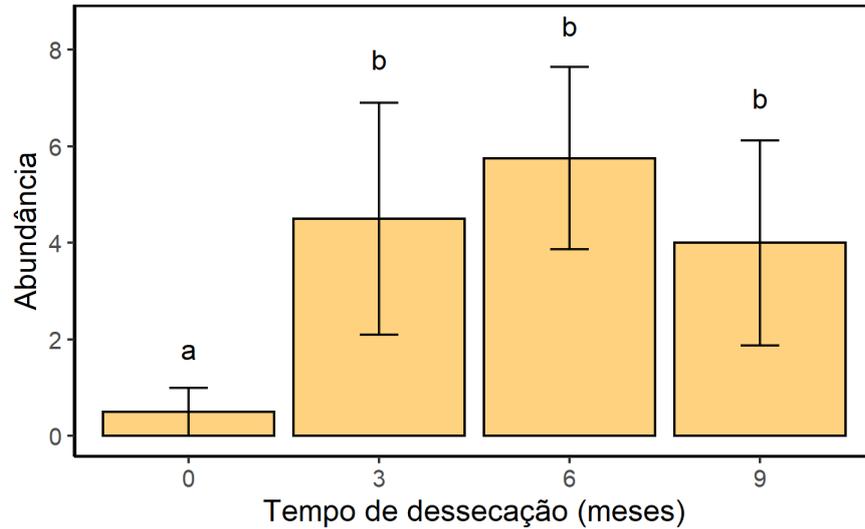
coordenadas principais (PCoA) para exibir os padrões de dissimilaridade entre os tempos de dessecação. Para a GLMM e PerMANOVA da abordagem 1, a identidade do lago foi usada como uma variável aleatória. GLM, GLMM, PerMANOVA e PCoA foram realizados no R 3.4.1 (R Development Core Team, 2017) usando as funções `glmer`, `glm.nb`, `adonis` e `capscale` disponíveis nos pacotes `lme4`, `MASS` e `vegan`. Comparações pareadas após GLMs e GLMMs foram realizadas com a função `emmeans` disponível no pacote `emmeans`. As curvas de rarefação foram realizadas com o pacote `INext` (COWLWELL, 2013).

### 3 RESULTADOS

#### 3.1) Experimento 1

O tratamento controle apresentou baixo número de eclosões, com apenas 2 animais eclodidos, e ambos oriundos do sedimento do lago IB. O tratamento de 3 meses de dessecação apresentou 18 indivíduos eclodidos, de 6 meses, 23 indivíduos e o de 9 meses, 16 indivíduos, totalizando 59 eclosões em todo o experimento. Em termos percentuais, o controle apresentou 88,8% menos eclosões que o tratamento de 3 meses, e 91,3 e 87,5% menos eclosões que os tratamentos de 6 e 9 meses de dessecação, respectivamente. Os taxa com maior abundância foram *Brachionus bidentata* (Rotifera) (13 eclosões) e ostrácodes não-identificados (23 eclosões). Os organismos eclodidos pertencem à 15 taxa (Tabela 2)

A abundância de eclosões dos tempos de 3, 6 e 9 meses de dessecação diferiu significativamente do controle. Entre os diferentes tratamentos de dessecação não houve diferença na abundância das eclosões, o que demonstra que diferentes tempos de dessecação não influenciaram na quantidade de ovos eclodidos (Figura 4).

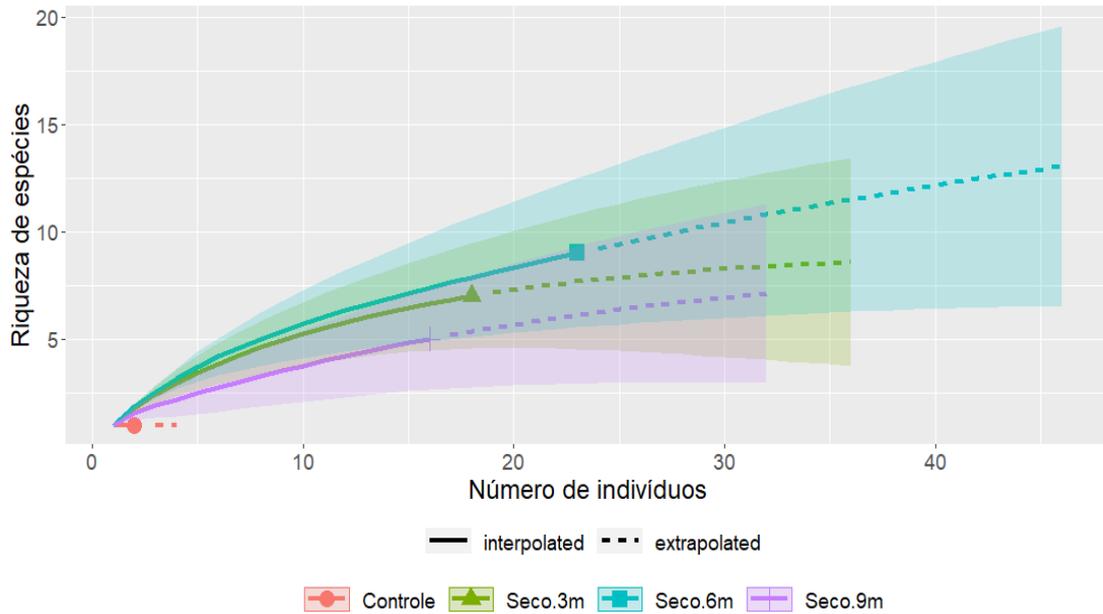


**Figura 4:** Abundância média ( $\pm 1$  erro padrão) de organismos zooplancônicos eclodidos nos tratamentos de dessecação. Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças entre os tratamentos.  $n = 4$ .

**Tabela 2:** Taxa zooplancônicos eclodidos de ovos de resistência de sedimentos dessecados por diferentes intervalos de tempo.

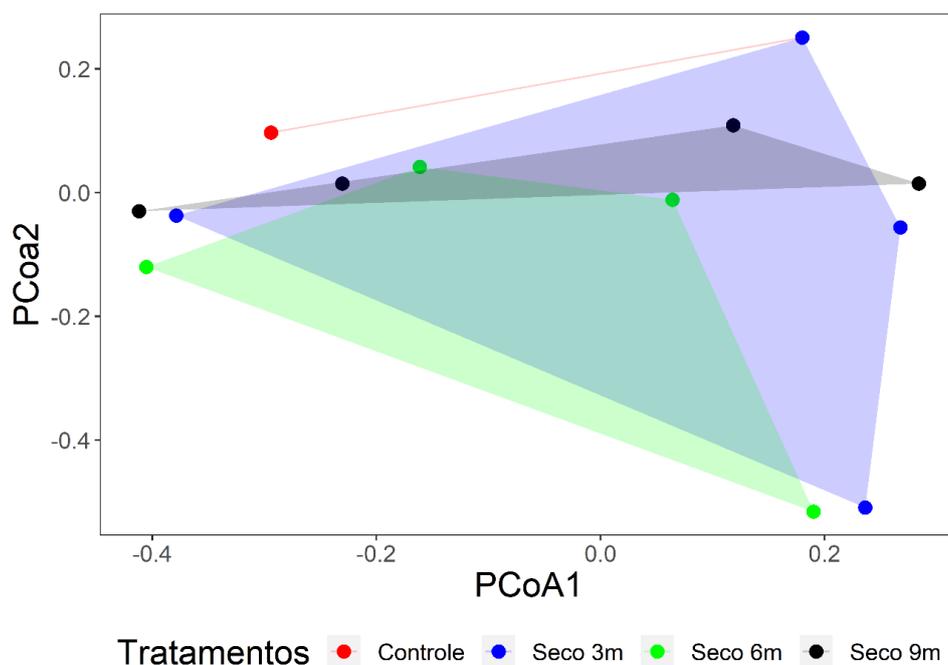
	Controle	3 meses	6 meses	9 meses
<i>Asplanchna</i> sp			X	
<i>Brachionus angularis</i>		X	X	
<i>Brachionus bidentada</i>		X	X	X
<i>Epiphanes macrourus</i>		X		
<i>Lecane lunaris</i>				X
<i>Lepadella</i> sp				X
<i>Mytilina</i> sp			X	
<i>Testudinella</i> cf. <i>parva</i>			X	
Rotífero não identificado 1			X	
Rotífero não identificado 2			X	
Náuplios de Calanoida		X		
Náuplios de Harpacticoida			X	X
Chydoridae não identificado 1		X		
Chydoridae não identificado 2		X		
Ostracoda	X	X	X	X

Em relação à riqueza de espécies (Figura 5), houve sobreposição dos intervalos de confiança dos três tempos de dessecação, demonstrando que não há diferença significativa entre eles no que diz respeito à riqueza de espécies que eclodem nos diferentes tempos de dessecação. Não foi possível comparar os tempos de dessecação com o controle dado o baixo número de indivíduos eclodidos no controle (2 indivíduos).



**Figura 5:** Curva de rarefação ( $\pm$ IC 95%) das comunidades eclodidas dos bancos de ovos dessecados por diferentes tempos. N = 4.

Em relação à composição de espécies, novamente não houve diferença entre os tratamentos de dessecação (PERMANOVA, todos os valores de  $P > 0,05$ ), mas todos eles diferiram do controle ( $P < 0,05$ ). A PCoA representou graficamente a composição da comunidade. É possível perceber certa sobreposição entre os tratamentos de dessecação na figura bidimensional da PCoA (Figura 6).



**Figura 6:** Análise de coordenadas principais (PCoA) baseada na dissimilaridade de Bray-Curtis das comunidades eclodidas em 4 tratamentos de dessecação.

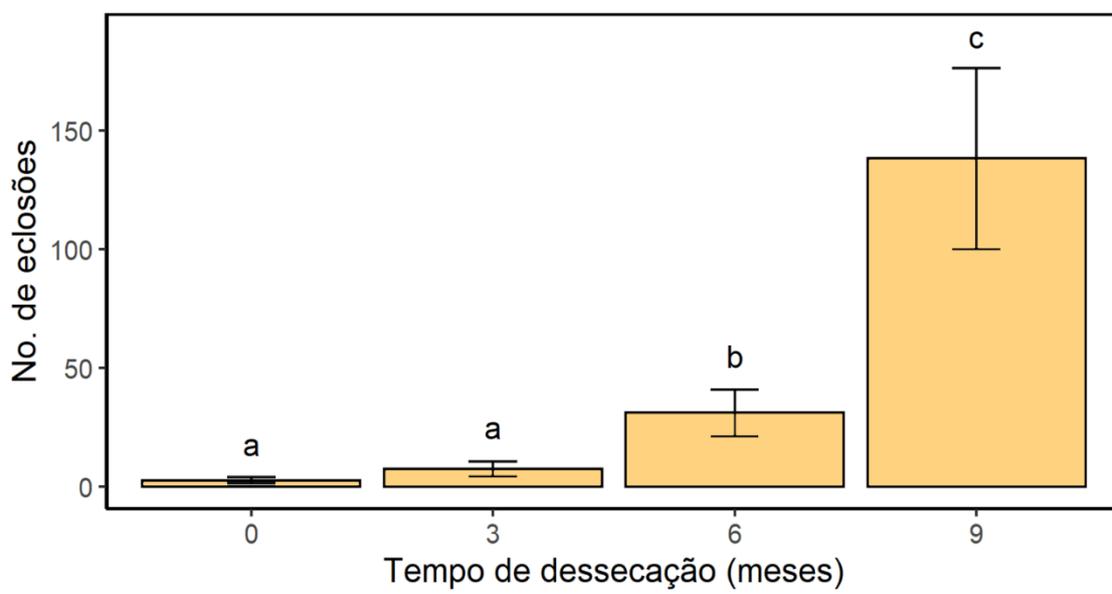
### 3.2) Experimento 2

Ao longo das cinco semanas de experimento foram encontrados 722 indivíduos. No entanto, náuplios de Calanoida foram dominantes entre os organismos com 716 indivíduos (99% do total). Os demais organismos pertenciam aos gêneros *Brachionus* (3 indivíduos) e *Asplanchna* (1) (Rotifera), além de *Ceriodaphnia* (1) e *Diaphanosoma* (1) (Cladocera). Os tratamentos apresentaram as seguintes quantidades de eclosões: controle (10 indivíduos), 3 meses (29), 6 meses (124) e 9 meses (553).

Dada a dominância de náuplios de Calanoida, apenas este táxon foi comparado entre os tratamentos. Assumimos tratar-se da espécie *Notodiaptomus iheringi*, pois nenhum outro Calanoida vem sendo observado na comunidade ativa do lago Açú nos últimos 10 anos de observação.

O GLM mostrou existir diferença entre os tratamentos ( $X^2(3) = 71,81$ ,  $p < 0,0001$ ). Comparações par-a-par mostraram não haver diferenças entre os tratamentos controle e 3 meses de dessecação. A abundância de náuplios foi 91,9% e 98,2% menor no controle do que nos tratamentos de 6 e 9 meses de dessecação, respectivamente. Além

disso, a abundância foi 77,6% menor no tratamento de 6 meses em comparação ao tratamento de 9 meses de dessecação. (Figura 7).



**Figura 7:** Número de eclosões ( $\pm 1$  erro padrão) de náuplios de Calanoida nos tratamentos de dessecação. Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças entre os tratamentos.  $n = 4$ .

#### 4 DISCUSSÃO

Esse capítulo avaliou a influência da dessecação do sedimento por diferentes intervalos de tempo na eclosão de organismos zooplancctônicos do banco de ovos. Para diferentes espécies, nossos resultados mostraram que (ao menos alguns) ovos de resistência podem sobreviver à dessecação por pelo menos 9 meses, mesmo que esses ovos sejam provenientes de lagos perenes. Ao contrário da hipótese testada, que previa menos eclosões em sedimentos secos por mais tempo, foram observadas menos eclosões nos sedimentos úmidos, tanto na abordagem 1 quanto na abordagem 2 desse capítulo. No caso da abordagem 2, mais eclosões foram observadas nos sedimentos secos por mais tempo.

Para o experimento 1, o baixo número total de eclosões pode ter dificultado a detecção de padrões em relação ao gradiente de dessecação. O baixo número de eclosões

pode estar associado à baixa densidade de ovos no sedimento das regiões marginais dos lagos. De fato, ao comparar o número de eclosões de náuplios de Calanoida do experimento 1 (coleta na margem) com o experimento 2 (coleta no centro do lago), mais náuplios eclodiram no experimento 2. Abordagens futuras devem certificar-se que o sedimento avaliado tem alta densidade de ovos para uma melhor detecção de padrões.

Apesar disso, o experimento 1 mostrou não existir diferenças nos tratamentos de dessecação por 3, 6 e 9 meses em relação à abundância, riqueza e composição de espécies. Esses resultados demonstram que o tempo de dessecação parece não ter interferido nos padrões de eclosão. De fato, muitos estudos secam o sedimento antes de experimentos de eclosão e detectam indivíduos eclodidos de variadas espécies (CHITTAPUN; PHOLPUNTHIN; SEGERS, 2005; NING; NIELSEN, 2011; VAN DAMME; DUMONT, 2010). Ovos viáveis e que eclodem ao serem inundados também são observados em sedimentos naturalmente secos de ambientes aquáticos temporários (STENERT et al., 2017; WALSH; MAY; WALLACE, 2017).

No experimento 2, náuplios de Calanoida foram observados em todos os tratamentos de dessecação. Esta espécie de Calanoida, *Notodiptomus iheringi*, tem uma ampla distribuição latitudinal, ocorrendo de 5° S a 25° S, indicando que essa espécie possui uma grande faixa de tolerância à temperatura e a fatores hidrogeoquímicos, como sugere MATSUMURA-TUNDISI; TUNDISI (2003).

Nosso estudo corrobora com o encontrado por Vargas, Santangelo e Bozelli (2019) em que observaram a presença de náuplios de Calanoida em sedimentos que sofreram dessecação de 8 meses, mas não em sedimentos úmidos e acrescenta mais 1 mês de viabilidade dos ovos sob a mesma condição de seca. No entanto, não é possível saber qual espécie eclodiu no experimento de Vargas; Santangelo e Bozelli, (2019). Logo, os ovos de resistência de *N. iheringi* podem sobreviver à dessecação por pelo menos 9 meses.

Dois razões não exclusivas podem explicar a relação positiva entre o número de eclosões e a duração da dessecação. Primeiro, a dessecação pode ajudar a terminar a dormência (CHITTAPUN; PHOLPUNTHIN; SEGERS, 2005; NING; NIELSEN, 2011) e períodos mais longos de dessecação podem resultar em frações maiores de ovos propícios a eclodir.

Algumas espécies podem utilizar a seca como incentivo para a eclosão, como fase refratária obrigatória, onde a exposição à seca seja um dos mecanismos capazes de quebrar a dormência dos ovos (NING; NIELSEN, 2011; VAN DAMME; DUMONT,

2010).

Arnott; Yan (2002) demonstraram a influência da re-acidificação provocada pela seca na ressurgência de espécies que já não eram encontradas na comunidade ativa, ou seja, oriunda do banco de ovos. Considera-se que existam eventos específicos para que haja a ativação dos ovos de resistência para a eclosão, tal como a seca prolongada provocou maior número de eclosões para a espécie de copépode encontrada em nosso estudo.

Em segundo lugar, manter os ovos de resistência em sedimentos naturais (úmidos) a longo prazo pode reduzir sua viabilidade ou inibir a eclosão. Conforme assumido por modelos teóricos, ovos de resistência podem se deteriorar no sedimento devido a fatores bióticos e abióticos, como predação e toxicidade (DESTASIO, 1989; GARCÍA-ROGER; CARMONA; SERRA, 2006), e talvez a dessecação dos sedimentos possa diminuir a adversidade do sedimento, por exemplo eliminando predadores ou alterando a estrutura química de compostos tóxicos. No entanto, esse possível efeito da adversidade do sedimento úmido pode ser mais intenso em condições de laboratório do que no sedimento dos lagos.

Em lagos temporários, há uma pressão de seleção pela seca que pode remover espécies inaptas a sobreviver à longos períodos de seca, resultando numa maior semelhança na composição de espécies de diferentes lagos temporários. Entretanto, os ovos de resistência utilizados neste estudo originaram-se de lagos perenes nos quais as populações não estão sob seleção natural para sobreviver à dessecação. Isso sugere que os ovos de resistência podem desempenhar um papel importante na recuperação mesmo em lagos perenes que enfrentam dessecação, semelhante ao observado em habitats temporários (LOPES et al., 2016).

Do ponto de vista aplicado, se os ovos de resistência se mostrarem viáveis após longos períodos de seca, a coleta de sedimentos úmidos e sua dessecação pode ser uma alternativa para formar um banco de ovos artificial, estocado no laboratório, com o uso de menos espaço, assegurando a recuperação da comunidade ativa de determinado lago em um momento futuro.

Por fim, apesar das duas abordagens apresentarem resultados coerentes, testando tanto a comunidade do lago Açú, quanto a resposta de diferentes comunidades em relação ao tempo de dessecação, não é possível generalizar os resultados para todas as espécies, visto que alguns estudos também apontam uma diminuição das eclosões após secas para alguns taxa (BRANSTRATOR et al., 2013; CHITTAPUN; PHOLPUNTHIN; SEGERS,

2005; SANTANGELO et al., 2011). No entanto, ao menos para algumas espécies, sabe-se que nem todos os ovos eclodem no primeiro evento de inundação, sendo necessários alguns ciclos de seca e inundação para que a eclosão finalmente ocorra. Essa estratégia evita que todos os ovos eclodam numa eventual inundação de “baixa qualidade” (por exemplo de baixa duração temporal), o que comprometeria a persistência da população. Esse mecanismo é comumente chamado de bet-hedging e mais comumente demonstrado para anostracas de ambientes temporários (PINCEEL et al., 2017)

## 5 CONCLUSÃO

Ao contrário da nossa hipótese inicial, o tempo de dessecação aumentou o número de eclosões em ambas as abordagens, implicando que ovos de resistência de algumas espécies de zooplâncton são capazes de sobreviver à dessecação de ao menos 9 meses.

A dessecação pode ser considerada como um dos prováveis estímulos à eclosão dos ovos. Embora existam muitas variáveis para o estímulo da eclosão dos ovos de resistência, esse trabalho se propôs a apresentar o efeito da seca prolongada na eclosão. Estudos futuros são desejáveis para que haja a caracterização de quais são as espécies eventualmente beneficiadas pelo período de seca.

Compreender por quanto tempo os ovos de resistência de várias taxa podem sobreviver à dessecação e como isso afeta os padrões de eclosão pode ajudar a entender como as comunidades zooplanctônicas se recuperam após secas.

## BIBLIOGRAFIA

- AMARAL, J. H. F. et al. **Influence of plankton metabolism and mixing depth on CO<sub>2</sub> dynamics in an Amazon floodplain lake.** *Science of the Total Environment*, v. 630, p. 1381–1393, 2018.
- ANDERSON, M. J. **A new method for non-parametric multivariate analysis of variance.** *Austral Ecology*, v. 26, n. 1, p. 32–46, 2001.
- ARAÚJO, L. R. et al. **Zooplankton resting egg banks in permanent and temporary tropical aquatic systems.** *Acta Limnologica Brasiliensia*, v. 25, n. 3, p. 235–245, 2013.
- ARNOTT, S. E.; YAN, N. D. **The influence of drought and re-acidification on zooplankton emergence from resting stages.** *Ecological Applications*, v. 12, n. 1, p. 138–153, 2002.
- BAILEY, S. A. et al. **Salinity tolerance of diapausing eggs of freshwater zooplankton.** *Freshwater Biology*, v. 49, n. 3, 2004.
- BOERSMA, M.; BORISS, H.; MITCHELL, S. E. **Maternal effects after sexual reproduction in *Daphnia magna*.** *Journal of Plankton Research*, v. 22, n. 2, p. 279–285, 2000.
- BRANSTRATOR, D. K. et al. **Effects of chemical and physical conditions on hatching success of *Bythotrephes longimanus* resting eggs.** *Limnology and Oceanography*, v. 58, n. 6, p. 2171–2184, 2013.
- BRENDONCK, L.; DE MEESTER, L. **Egg banks in freshwater zooplankton: Evolutionary and ecological archives in the sediment.** *Hydrobiologia*, v. 491, p. 65–84, 2003.
- BRENDONCK, L.; RIDDOCH, B. J. **Egg bank dynamics in anostracan desert rock pool populations (Crustacea: Branchiopoda).** *Archiv für Hydrobiologie*, v. 148, n. 1, p. 71–84, 2000.
- CÁCERES, C. E. **Interspecific variation in the abundance, production, and emergence of *Daphnia* diapausing eggs.** *Ecology*, v. 79, n. 5, p. 1699–1710, 1998.
- CACERES, C. E.; HAIRSTON, N. G. **Benthic-pelagic coupling in planktonic crustaceans: the role of the benthos.** [s.l: s.n.]. v. 52
- CHITTAPUN, S.; PHOLPUNTHIN, P.; SEGERS, H. **Restoration of Tropical Peat Swamp Rotifer Communities after Perturbation: an Experimental Study of Recovery of Rotifers from the Resting Egg Bank.** *Hydrobiologia*, v. 546, p. 281–289,

2005.

COELHO, P. N. et al. **Effects of pollution on dormant-stage banks of cladocerans and rotifers in a large tropical reservoir.** Environmental Science and Pollution Research, 2021.

CRISPIM, M. C.; WATANABE, T. **What can dry reservoir sediments in a semi-arid region in Brazil tell us about cladocera?** Hydrobiologia, v. 442, p. 101–105, 2001.

DAHMS, H. U. **Dormancy in the Copepoda - an overview.** Hydrobiologia, v. 306, n. 3, p. 199–211, 1995.

DE MEESTER, L. DE et al. **Genetic structure of cyclic parthenogenetic zooplankton populations — A conceptual framework.** n. September, 2006.

DESTASIO, B. **The Seed Bank of a Freshwater Crustacean: Copepodology for the Plant Ecologist.** Ecology, v. 70, p. 1377, 1989.

DESTASIO, B. T. **Egg bank formation by aquatic invertebrates.** Diapause in aquatic invertebrates, n. Danks 1987, p. 121–133, 2007.

DORETTO, A. et al. **Stay with the flow: How macroinvertebrate communities recover during the rewetting phase in Alpine streams affected by an exceptional drought.** River Research and Applications, v. 36, 2019.

DUGGAN, I. C.; GREEN, J. D.; SHIEL, R. J. **Rotifer resting egg densities in lakes of different trophic state, and their assessment using emergence and egg counts.** Archiv fur Hydrobiologie, v. 153, n. 3, p. 409–420, 2002.

ESKINAZI-SANT'ANNA, E. M.; PACE, M. L. **The potential of the zooplankton resting-stage bank to restore communities in permanent and temporary waterbodies.** Journal of Plankton Research, v. 40, n. 4, p. 458–470, 2018.

ESTEVEZ, F. DE A.; BOZELLI, R. L.; BRANCO, C. W. C. **Comunidade Zooplanctônica.** In: Fundamentos da Limnologia. 3. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2011. p. 524–580.

GARCÍA-ROGER, E. M.; CARMONA, M. J.; SERRA, M. **A simple model relating habitat features to a diapause egg bank.** Limnology and Oceanography, v. 51, n. 3, p. 1542–1547, 2006.

GERHARD, M. et al. **What can resting egg banks tell about cladoceran diversity in a shallow subtropical lake?** Hydrobiologia, v. 798, n. 1, p. 75–86, 2017.

GILBERT, J. J. **Females from resting eggs and parthenogenetic eggs in the rotifer *Brachionus calyciflorus*: lipid droplets, starvation resistance and reproduction.** Freshwater Biology, v.49, p. 1505–1515, 2004.

GOTELLI, N. J.; COLWELL, R. K. **Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness.** *Ecology Letters*, v. 4, n. 4, p. 379–391, 2001.

GUERRERO-JIMÉNEZ, G. et al. **Analysis of the morphological structure of diapausing propagules as a potential tool for the identification of rotifer and cladoceran species.** *Hydrobiologia*, v. 847, n. 1, p. 243–266, 1 jan. 2020.

GYLLSTRÖM, M.; HANSSON, L. A. Dormancy in freshwater zooplankton: Induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. ***Aquatic Sciences***, v. 66, n. 3, p. 274–295, 2004.

HAIRSTON, N. G. Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. ***Limnology and Oceanography***, v. 41, n. 5, 1996.

JENTSCH, A.; KREYLING, J.; BEIERKUHNLEIN, C. A new generation of climate change experiments : events , not trends. n. January 2007, 2007.

JEPPESEN, E. et al. **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*, v. 27, n. 1, p. 133–143, 2002.

KAYA, M.; ERDOĞAN, S. **Morphological examination of the resting egg structure of 3 cladoceran species [Ceriodaphnia quadrangula (O. F. Müller, 1785), Daphnia longispina (O. F. Müller, 1776), and D. Magna Straus, 1820].** *Turkish Journal of Zoology*, v. 38, n. 2, p. 131–135, 2014.

LOPES, P. et al. **Contributions of airborne dispersal and dormant propagule recruitment to the assembly of rotifer and crustacean zooplankton communities in temporary ponds.** *Freshwater Biology*, v. 61, p. n/a-n/a, 2016.

MATSUMURA-TUNDISI, T.; TUNDISI, J. G. **Calanoida (Copepoda) species composition changes in the reservoirs of São Paulo State (Brazil) in the last twenty years.** *Hydrobiologia*, v. 504, p. 215–222, 2003.

MERGEAY, J. et al. **Daphnia community analysis in shallow Kenyan lakes and ponds using dormant eggs in surface sediments.** *Freshwater Biology*, v. 51, n. 3, p. 399–411, 2006.

MERGEAY, J.; VERSCHUREN, D.; MEESTER, L. DE. **Daphnia species diversity in Kenya, and a key to the identification of their ephippia.** *Hydrobiologia*, n. January, 2005.

MEYER-MILNE, E.; BRENDONCK, L.; PINCEEL, T. **Egg morphology may underpin the successful distribution of large branchiopods in temporary waters.**

Aquatic Ecology, v. 55, n. 1, p. 237–251, 2021.

MEYER-MILNE, E.; BRENDONCK, L.; PINCEEL, T. **Egg banks in dryland wetlands provide information on the diversity and vulnerability of branchiopod communities along a longitudinal aridity gradient.** Wetlands Ecology and Management, v. 2, 2022.

NING, N.; NIELSEN, D. **Community structure and composition of microfaunal egg bank assemblages in riverine and floodplain sediments.** Hydrobiologia, v. 661, p. 211–221, 2011.

PANCELLA, J. R.; STROSS, R. G. **Light induced hatching of Daphnia resting eggs.** Chesapeake Science, v. 4, n. 3, p. 135–140, 1963.

PINCEEL, T. et al. **Aridity promotes bet hedging via delayed hatching: a case study with two temporary pond crustaceans along a latitudinal gradient.** Oecologia, v. 184, n. 1, p. 161–170, 1 maio 2017.

PINCEEL, T.; BRENDONCK, L.; VANSCHOENWINKEL, B. **Propagule size and shape may promote local wind dispersal in freshwater zooplankton—a wind tunnel experiment.** Limnology and Oceanography, v. 61, n. 1, p. 122–131, 2016.

RADZIKOWSKI, J. **Resistance of dormant stages of planktonic invertebrates to adverse environmental conditions** Journal of Plankton Research, jul. 2013.

ROGALSKI, M. A.; VAN DONK, E. **Tainted resurrection: Metal pollution is linked with reduced hatching and high juvenile mortality in Daphnia egg banks.** Ecology, v. 96, n. 5, 2015.

SANTANGELO, J. M. et al. **Zooplankton responses to sandbar opening in a tropical eutrophic coastal lagoon.** Estuarine, Coastal and Shelf Science, v. 71, n. 3, p. 657–668, 2007.

SANTANGELO, J. M. et al. **Método para a eclosão de ovos de resistência do zooplâncton tropical: Efeitos da seca ou exposição a baixas temperaturas antes da incubação.** Acta Limnologica Brasiliensia, v. 23, n. 1, p. 42–47, 2011.

SANTANGELO, J. M. et al. **Community structure of resting egg banks and concordance patterns between dormant and active zooplankters in tropical lakes.** Hydrobiologia, v. 758, n. 1, p. 183–195, 2015.

SASAKI, M.; DAM, H. G. **Global patterns in copepod thermal tolerance.** Journal of Plankton Research, v. 43, n. 4, p. 598–609, 2021.

SORRIBAS, M. V. et al. **Projections of climate change effects on discharge and inundation in the Amazon basin.** Climatic Change, v. 136, n. 3, p. 555–570, 2016.

- STENERT, C. et al. **Composition of cladoceran dormant stages in intermittent ponds with different hydroperiod lengths.** *Ecological Research*, v. 32, n. 6, 2017.
- TEFERI, M. et al. **Strong effects of occasional drying on subsequent water clarity and cyanobacterial blooms in cool tropical reservoirs.** *Freshwater Biology*, v. 59, n. 4, p. 870–884, 2014.
- THOMAZ, S. M.; BINI, L. M.; BOZELLI, R. L. **Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems.** *Hydrobiologia*, v. 579, n. 1, p. 1–13, 2007.
- TIMMERMANN, A. et al. **Ä o frequency in Increased El Nin a climate model forced by future greenhouse warming.** *Nature*. v. 398, n. July 1978, p. 1996–1999, 1999.
- VAN DAMME, K.; DUMONT, H. **Cladocera of the Lençóis Maranhenses (NE - Brazil): Faunal composition and a reappraisal of Sars' Method.** *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia*, v. 70, p. 755–779, 2010.
- VANDEKERKHOVE, J. et al. Use of ehippial morphology to assess richness of anomopods: Potentials and pitfalls. **Journal of Limnology**, v. 63, n. SUPPL. 1, p. 75–84, 2004.
- VANDEKERKHOVE, J. et al. **Hatching of cladoceran resting eggs: temperature and photoperiod.** *Freshwater Biology*, v. 50, n. 1, p. 96–104, 2005a.
- VANDEKERKHOVE, J. et al. **Dormant propagule banks integrate spatio-temporal heterogeneity in cladoceran communities.** *Oecologia*, v. 142, n. 1, p. 109–116, 2005b.
- VARGAS, A. L.; SANTANGELO, J. M.; BOZELLI, R. L. **Recovery from drought: Viability and hatching patterns of hydrated and desiccated zooplankton resting eggs.** *International Review of Hydrobiology*, 2019.
- WALSH, E. J.; MAY, L.; WALLACE, R. L. **A metadata approach to documenting sex in phylum Rotifera: diapausing embryos, males, and hatchlings from sediments.** *Hydrobiologia Springer International Publishing*, p. 265-276. 2017
- WANG, G. et al. **Differences in the density, sinking rate and biochemical composition of *Centropages tenuiremis* (Copepoda: Calanoida) subitaneous and diapause eggs.** *Marine Ecology Progress Series*, v. 288, n. March 2005, p. 165–171, 2005.