

Universidade Federal de Minas Gerais
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre

**FONTES BASAIS DE CARBONO E CADEIA ALIMENTAR
PLANCTÔNICA EM UM LAGO TROPICAL PRODUTIVO**

Paula Campos Junqueira Reis

Belo Horizonte

2014

Paula Campos Junqueira Reis

**FONTES BASAIS DE CARBONO E CADEIA ALIMENTAR PLANCTÔNICA EM UM
LAGO TROPICAL PRODUTIVO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre da Universidade Federal de Minas Gerais como requisito parcial para obtenção de título de Mestre.

Orientador: Prof. Dr. Francisco A. R. Barbosa

Coorientador: Prof. Dr. Luiz A. Martinelli

Belo Horizonte

2014

Aos meus pais

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador e amigo Chico por todo conhecimento que me passou ao longo destes anos e pela confiança que sempre depositou em mim e no meu trabalho. Sem o seu exemplo e apoio, eu com certeza não estaria aqui hoje.

Ao meu coorientador Zebu, com quem tive o prazer de aprender muitas coisas novas, principalmente sobre os isótopos estáveis. Quero agradecê-lo por ter aceitado me coorientar, por me receber em Piracicaba e pela sua disponibilidade em ajudar sempre, mesmo que à distância.

À Liss Gato, Thécia Paes, Ludmila Brighenti, Holger, Diego Pujoni e Paulina Maia Barbosa por toda ajuda nas coletas.

A toda equipe do CENA, principalmente à Fabiana Fracassi e Maria Antonia Perez, pela grande ajuda recebida com as análises isotópicas.

Ao Neliton Lara e à Juliana Antonio pela amizade e acolhimento em Piracicaba. Sou muito grata a todo apoio e ajuda que me deram.

À Rosinha por avaliar as amostras de zooplâncton.

Ao Marco Otávio Pivari pela identificação das espécies de macrófitas aquáticas.

Ao Marcelo, Graça, Fred e Cris e todos os membros do LIMNEA e da pós-graduação ECMVS pela ajuda recebida, além do agradável convívio diário.

À minha mãe e ao meu pai pela confiança, apoio e amor incondicionais. Aos meus irmãos e às minhas amigas pelo companheirismo e alegrias compartilhadas. Ao Bruno pelo amor, paciência e cumplicidade desde o começo desta caminhada, além da confecção do esquema da rede trófica. À Liss Gato, Lorena Oporto, Júnia Aguiar e Thécia Paes pela amizade e companheirismo diário no laboratório.

Ao CNPq pela bolsa de estudos concedida.

Ao Programa de pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre pela oportunidade de estudo.

Ao Programa Brasileiro de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração-PELD pelo financiamento do projeto.

À banca por se dispor à leitura e análise do trabalho.

Muito obrigada!

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	6
LISTA DE TABELAS.....	8
RESUMO.....	9
ABSTRACT.....	10
1. INTRODUÇÃO.....	11
1.1. Aplicação de isótopos estáveis em estudos ecológicos: bases teóricas	13
2. HIPÓTESES CIENTÍFICAS.....	17
3. MATERIAL E MÉTODOS	17
3.1. Área de estudo.....	17
3.2. Desenho amostral.....	21
3.3. Protocolos de amostragem	22
3.3.1. Caracterização física e química da água	22
3.3.2. Coleta de material para análise isotópica.....	22
3.4. Análise isotópica.....	25
3.5. Análise dos dados	26
3.5.1. Posições tróficas.....	26
3.5.2. Contribuições relativas das fontes	27
3.5.3. Análises estatísticas	28
4. RESULTADOS	28
4.1. Caracterização física e química da água	28
4.2. Caracterização isotópica	31
4.3. Posições tróficas.....	34
4.4. Contribuições relativas das fontes	35
5. DISCUSSÃO.....	39
5.1. Caracterização física e química da água	39
5.2. Caracterização isotópica	40
5.3. Contribuições relativas das fontes	43
5.4. Posições tróficas.....	48
6. CONCLUSÃO.....	49
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	51
ANEXO I.....	60
ANEXO II.....	62
ANEXO III.....	63

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Parque Estadual do Rio Doce – PERD (contorno reforçado em preto), localizado no Estado de Minas Gerais, Brasil. O círculo mostra a lagoa Carioca. Fonte: Reis & Barbosa (2014, *in press*).18
- Figura 2. Mapa batimétrico da lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil). O ponto no centro da lagoa indica a localização da profundidade máxima (11,8 m). Fonte: Bezerra-Neto et al. (2010).20
- Figura 3. Produtividade primária fitoplanctônica diária na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) nas estações secas e chuvosas de 2011, 2012 e 2013 (PELD/UFMG, dados não publicados).21
- Figura 4. Imagem de satélite da lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) com pontos amostrais indicados. Marcadores amarelos representam pontos de coleta de seston, consumidores e sedimento; triângulos (Δ) representam pontos de coleta de litter. “*E. interstincta*” e “*Nymph.*” indicam localização dos bancos de macrófitas de *Eleocharis interstincta* e *Nymphaea caerulea* + *Nymphoides indica* respectivamente. Fonte: Google Earth.22
- Figura 5. Esquema dos procedimentos de coleta e obtenção das amostras de seston na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil).23
- Figura 6. Esquema de obtenção das amostras de perifiton na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil).23
- Figura 7. Esquema dos procedimentos de coleta e obtenção das amostras de microzooplâncton, mesozoplâncton e larvas de chaoborídeos na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil).24

Figura 8. Perfis da coluna d'água da lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) nas estações chuvosa de 2012 (A-D) e seca de 2013 (E-H). A e E. Perfis térmicos; B e F. Perfis de concentração de oxigênio dissolvido; C e G. Perfis de pH; D e H. Perfis de condutividade. ...30

Figura 9. Valores médios (\pm desvio padrão) das composições isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) das fontes basais e consumidores analisados na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil). A. Estação chuvosa de 2012; B. Estação seca de 2013. Macróf. *E. interstincta*: macrófita *Eleocharis interstincta*; Macróf. *Nymp.*: macrófitas *Nymphaea caerulea* + *Nymphoides indica*. O círculo pontilhado indica a localização dos consumidores.34

Figura 10. Posições tróficas (média \pm desvio padrão) dos consumidores planctônicos da lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) nas estações chuvosa (A) e seca (B). Letras iguais indicam diferença não significativa e letras diferentes indicam diferença significativa. Microzoop.: microzooplâncton; Mesozoop.: mesozooplâncton; Larvas de chaob.: larvas de chaoborídeos.35

Figura 11. Contribuições relativas das fontes de carbono para as frações do zooplâncton na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG) estimadas por modelo de mistura Bayesiano com intervalos de probabilidade de 5, 25, 50 e 95%. Perif.: perifiton; *Nymp.*: macrófitas *Nymphaea caerulea* + *Nymphoides indica*; *E. int.*: macrófita *Eleocharis interstincta*; Micro.: microzooplâncton; Meso.: mesozooplâncton.38

Figura 12. Esquema da cadeia alimentar planctônica da lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) na estação chuvosa de 2012 e seca de 2013. Valores associados às setas são as modas das contribuições relativas estimadas por modelo de mistura Bayesiano. Apenas as principais fontes de carbono (contribuição relativa > 15%) foram representadas.50

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Coordenadas geográficas, altitude, perímetro, volume, área da lagoa, área da bacia, profundidade máxima (Zmax), profundidade média (\bar{Z}) e índice de desenvolvimento de margem (IDM) da lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) (Bezerra-Neto et al. 2010; Barbosa et al. 2011).20

Tabela 2. Valores médios (\pm desvio padrão), mínimos e máximos de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) dos compartimentos coletados na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) nas duas estações amostradas. Médias seguidas por letras diferentes na mesma linha indicam diferença significativa por teste-t ($p < 0,05$).32

Tabela 3. Valores médios (\pm desvio padrão), mínimos e máximos de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) dos compartimentos coletados na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) nas duas estações amostradas. Médias seguidas por letras diferentes na mesma linha indicam diferença significativa por teste-t ($p < 0,05$).33

RESUMO

Todos os organismos estão inseridos numa rede complexa de relações alimentares composta por múltiplas ligações. Particularmente em lagos, onde produtores e consumidores nem sempre ocupam o mesmo habitat, conexões tróficas entre habitats são ubíquas e podem ter importância central na dinâmica de redes tróficas. A comunidade zooplanctônica realiza uma importante conexão entre fontes basais de carbono e organismos de níveis tróficos superiores em lagos. Assim, o objetivo deste trabalho foi determinar as fontes basais de carbono e estabelecer as relações tróficas entre frações do zooplâncton em um lago tropical produtivo (lagoa Carioca, MG, Brasil), utilizando isótopos estáveis de carbono e nitrogênio. As coletas das fontes (seston, perifiton, macrófitas aquáticas e litter) e consumidores (micro e mesozooplâncton e larvas de chaoborídeos) foram realizadas na estação chuvosa de 2012 e na estação seca de 2013. Os dados foram analisados no pacote computacional SIAR que resolve modelos de mistura de isótopos estáveis com estatística Bayesiana. A principal fonte basal de carbono para a cadeia alimentar pelágica da lagoa Carioca variou com a estação do ano, sendo o recurso terrestre (litter) o mais importante na estação chuvosa (56,7%) e o recurso pelágico (seston) o mais importante na estação seca (56,3%). As três frações do zooplâncton ocuparam posições tróficas distintas na estação chuvosa, enquanto na estação seca o mesozooplâncton e as larvas de chaoborídeos ocuparam a mesma posição. O presente estudo demonstrou que apesar de ser uma lagoa produtiva, o zooplâncton da lagoa Carioca - e toda cadeia trófica que depende dele - depende tanto de fontes de carbono oriundas do ambiente aquático quanto do ambiente terrestre e que a contribuição destas fontes variou entre as estações, assim como a estrutura da cadeia alimentar planctônica da zona pelágica desta lagoa. Estes achados têm implicações importantes para a conservação deste sistema e dos lagos do médio rio Doce em geral.

Palavras-chave: fontes de carbono autóctones e alóctones, isótopos estáveis, rede trófica planctônica, zooplâncton.

ABSTRACT

All organisms are part of a complex network of feeding relationships composed by multiple links. Particularly in lakes, where producers and consumers do not always share the same habitat, trophic connections between habitats are ubiquitous and may be central to food web dynamics. The zooplankton of lakes plays an important link between basal carbon sources and organisms in higher trophic positions. Therefore, the aim of this study was to determine the basal carbon sources and the trophic relationships between zooplankton size fractions in a tropical productive lake (Lake Carioca, MG, Brazil) through the natural distribution of carbon and nitrogen stable isotopes. Sampling of sources (seston, periphyton, aquatic macrophytes and litter) and consumers (micro and mesozooplankton and Chaoboridae larvae) was done during the wet season of 2012 and the dry season of 2013. Data were analyzed through Bayesian mixing models for stable isotopes with SIAR package in R. The main basal carbon source supporting Lake Carioca's pelagic food web varied between seasons, with the terrestrial source (litter) being the most important during the wet season (56.7%) and the pelagic source (seston) being the most important during the dry season (56.3%). Planktonic food web structure also varied between seasons: during the wet season all zooplankton size fractions occupied different trophic positions, while during the dry season mesozooplankton and Chaoboridae larvae shared the same trophic position. Thereby, this study demonstrated that although Lake Carioca is a productive lake, its zooplankton – and all food chain that depends on it - depends not only on aquatic but also on terrestrial carbon sources, and that the contribution of these sources as well as the planktonic food web structure varied between seasons. These findings have important implications to the conservation of this ecosystem and all Rio Doce valley lakes in general.

Key words: autochthonous and allochthonous carbon sources, stable isotopes, planktonic food web, zooplankton.

1. INTRODUÇÃO

Todos os organismos estão inseridos numa rede complexa de relações alimentares composta por centenas a milhares de espécies conectadas por múltiplas ligações (Polis & Strong 1996). Redes tróficas descrevem essas relações entre organismos de uma comunidade ou parte dela (Morin 2011) e representam padrões de biodiversidade e fluxo de energia em ecossistemas, de forma quantificável e comparável (Thompson et al. 2012). Identificar as estruturas e padrões de redes tróficas na natureza, bem como descrevê-las quantitativamente são alguns dos principais interesses de pesquisa nesta área (Pimm et al. 1991).

Conexões tróficas entre habitats são ubíquas, sejam entre habitats relativamente similares (*e.g.* litorâneo e pelágico) ou bastante distintos (*e.g.* aquático e terrestre), e podem ter importância central na dinâmica de redes tróficas (Polis et al. 1995; Polis & Strong 1996). Movimentos de matéria orgânica e organismos através de habitats aparentemente separados podem conectar, por exemplo, consumidores num habitat a produtores primários em outros (Solomon et al. 2011). Em lagos, estas conexões são particularmente comuns já que produtores primários e consumidores nem sempre compartilham o mesmo habitat.

Fontes basais de carbono em lagos se originam de produção primária autóctone ou alóctone em três habitats distintos: pelágico, litorâneo/bentônico e terrestre adjacente. A disponibilidade relativa de cada fonte determina a utilização das mesmas pelos consumidores aquáticos e governa as conexões tróficas entre habitats (Solomon et al. 2011).

A comunidade zooplanctônica realiza uma importante conexão entre fontes basais de carbono e organismos de níveis tróficos superiores na zona pelágica de lagos. Além do fitoplâncton (fonte majoritariamente pelágica), fontes de carbono provenientes das regiões litorânea e terrestre adjacente também podem sustentar o zooplâncton através do escoamento de matéria orgânica produzida nestes habitats para a zona pelágica, movimentos horizontais e verticais de massas d'água e vento (Polis et al. 1997; Schindler & Scheuerell 2002). A contribuição relativa de cada fonte de carbono para o zooplâncton pode variar com o ambiente (*e.g.* Grey et al. 2000), com o taxon (*e.g.* Modéran et al. 2012) e sazonalmente (*e.g.* Taipale et al. 2008).

Acredita-se que fontes de carbono autóctones contribuem mais para a produção do zooplâncton do que fontes alóctones devido à elevada qualidade do carbono oriundo de algas se comparado ao carbono vegetal de origem terrestre (Brett et al. 2009). No entanto, a matéria orgânica terrestre pode constituir a principal fonte de carbono para consumidores aquáticos (Pace

et al. 2004; Carpenter et al. 2005; Cole et al. 2011), já que a quantidade de matéria orgânica alóctone em ecossistemas aquáticos é em geral maior do que a produção primária autóctone (Caraco & Cole 2004). O carbono terrestre pode ser consumido pelo zooplâncton através de diversos mecanismos: consumo da fração dissolvida do carbono orgânico terrestre (CODt) pelo bacterioplâncton seguido da ingestão destes microrganismos por protozoários e zooplâncton filtrador, consumo direto de CODt por protozoários através de osmotrofia, ou ainda consumo direto da fração particulada do carbono orgânico terrestre (COPt) pelo zooplâncton (Berggren et al. 2010; Cole et al. 2011).

Recursos bentônicos e litorâneos também podem ser importantes fontes de carbono e energia para consumidores aquáticos (*e.g.* Vander Zanden et al. 2011; Cazzanelli et al. 2012). Sabe-se que a produção primária bentônica pode contribuir substancialmente para a produção primária e secundária em lagos (Lindeman 1942) e que processos e fluxos de energia pelágicos e bentônicos podem estar acoplados numa variedade de formas, incluindo consumo de perifiton e bactérias associadas a macrófitas pelo zooplâncton (Schindler et al. 1996).

A distribuição dos isótopos estáveis na natureza frequentemente varia entre habitats dentro de um mesmo ecossistema e, por isso, pode fornecer informações sobre as contribuições relativas de recursos provenientes de diferentes habitats para a estrutura e o funcionamento de redes tróficas (Schindler & Lubetkin 2004). Em lagos, a composição isotópica do carbono, comumente expressa como $\delta^{13}\text{C}$, é útil para diferenciar as principais fontes de energia para consumidores, pois as macrófitas aquáticas e o perifiton da região litorânea tendem a ser enriquecidos em ^{13}C (valores maiores de $\delta^{13}\text{C}$) em relação ao fitoplâncton, gerando um contraste conveniente entre produtores litorâneos/bentônicos e pelágicos (France 1995). Por sua vez, a composição isotópica do nitrogênio (comumente expressa como $\delta^{15}\text{N}$) é útil para determinar a posição trófica de organismos pertencentes a uma determinada cadeia alimentar, pois ao longo da cadeia há uma perda preferencial de ^{14}N em relação aos átomos de ^{15}N . Como consequência, organismos que ocupam posições mais elevadas em uma determinada cadeia alimentar terão valores mais elevados de $\delta^{15}\text{N}$ (Vander Zanden & Rasmussen 1999). O conhecimento sobre a incorporação de carbono e nitrogênio em cadeias alimentares contribui para a compreensão de como se processa o fluxo de energia nos ecossistemas, embasando formas para o manejo e conservação (Calheiros 2003).

O sistema lacustre do médio rio Doce é um *relictus* de lagos quaternários nos trópicos e tem suma importância no conjunto de ecossistemas de água doce do Brasil (Saijo & Tundisi 1985). Apesar desta importância, a região sofre com mudanças constantes na cobertura e uso do solo que constituem uma grande ameaça a este conjunto lacustre. A lagoa Carioca, pertencente a este sistema, tem sua bacia relativamente preservada por estar inserida no Parque Estadual do Rio Doce e, por isso, estudos básicos em sistemas lacustres como este são de extrema importância em programas atuais e futuros de conservação.

Diante deste contexto, o objetivo deste trabalho é determinar as fontes basais de carbono e estabelecer as relações tróficas no plâncton da lagoa Carioca utilizando isótopos estáveis de carbono e nitrogênio, com o intuito de embasar formas para o manejo e conservação da lagoa Carioca e dos lagos do sistema lacustre do médio rio Doce em geral.

1.1. Aplicação de isótopos estáveis em estudos ecológicos: bases teóricas

Isótopos estáveis são espécies atômicas de um mesmo elemento que se diferem quanto ao número de nêutrons no núcleo e não emitem radiação (Fry 2006). Estes isótopos estão naturalmente distribuídos na natureza, sendo sua circulação e ciclagem controladas por processos de fracionamento e mistura entre substratos e produtos (Fry 2006). Na biosfera, estes processos geram distribuições isotópicas regulares e características, possibilitando a utilização da análise de isótopos estáveis como ferramenta importante em diversos estudos ecológicos (*e.g.* migração e movimento animal, partição de recursos, interação hospedeiro-parasita, processos ecofisiológicos, ciclagem de elementos em ecossistemas, teias alimentares, identificação de fontes de poluição e muitos outros) (Phillips et al. 2005; Fry 2006; Boecklen et al. 2011).

A maioria dos estudos ecológicos expressam as composições isotópicas com notação δ , que denota diferença em partes por mil em relação a um padrão:

$$\delta^P X = \left[\left(\frac{R_{\text{amostra}}}{R_{\text{padrão}}} \right) - 1 \right] \times 1000 \quad (1)$$

onde X é um elemento, P a massa do isótopo mais pesado deste elemento (*e.g.* 13 para o carbono), e R a razão do isótopo mais pesado sobre o mais leve (*e.g.* $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$) (Fry 2006). Os materiais padrões convencionados são PeeDee Belemnite (PDB) para o carbono, e nitrogênio

gasoso atmosférico para o nitrogênio. A maioria dos valores $\delta^{13}\text{C}$ de amostras biológicas varia entre -40 e -9‰, sendo que valores mais negativos significam menor abundância do isótopo pesado em relação ao padrão e valores menos negativos maior abundância. Logo, um aumento do valor de δ significa aumento da proporção do isótopo mais pesado, enquanto uma redução do valor de δ significa redução da proporção do mesmo (Fry 2006).

A distribuição dos isótopos estáveis na natureza, principalmente C e N, tem sido bastante utilizada em Ecologia para fornecer medidas de relações tróficas e fluxo de energia através de teias alimentares (Vander Zanden & Rasmussen 1999). Estes estudos se baseiam na comparação das razões isotópicas de C e N dos consumidores em estudo com as mesmas das suas possíveis fontes alimentares (Peterson & Fry 1987). A similaridade entre o consumidor e suas fontes (após ajuste para fracionamentos isotópicos) gera um índice da importância relativa de cada item alimentar para a dieta do consumidor (Phillips & Koch 2002). Assim, os valores isotópicos funcionam como etiquetas naturais das diferentes fontes de alimento (Phillips & Koch 2002).

A análise de isótopos estáveis é complementar e oferece algumas vantagens sobre outros métodos para o estudo das relações tróficas. Em oposição às análises de conteúdo estomacal, os isótopos estáveis informam sobre os alimentos assimilados e não apenas sobre os materiais ingeridos (Kling et al. 1992); oferecem uma informação de longo prazo e não apenas uma “fotografia” do momento e podem até identificar fontes que não são detectáveis pela inspeção do conteúdo estomacal (Grey et al. 2001). Além disso, a análise de isótopos estáveis é especialmente útil por possibilitar uma visão temporal e espacialmente integrada das relações tróficas entre os organismos e permitir o desenvolvimento de modelos de estrutura trófica (Layman et al. 2011). Quando propriamente aplicadas, técnicas de isótopos estáveis capturam simultaneamente complexas interações tróficas e rastreiam o fluxo de energia ou massa através dos caminhos reticulados das comunidades ecológicas (Post 2002).

No entanto, existem alguns fatores que limitam a utilização dos isótopos estáveis em estudos de teias alimentares e esses devem ser considerados com cautela. Por exemplo, se fontes alimentares tem valores isotópicos que se sobrepõem, então somente o uso de isótopos estáveis, particularmente de um único isótopo, pode não ser suficiente para identificar a utilização de uma determinada fonte por consumidores (Layman et al. 2011). Além disso, a variação individual e interespecífica do fracionamento trófico ou a utilização de valores de fracionamento trófico não adequados podem levar a falsas conclusões sobre fontes utilizadas e sobre a posição trófica de

uma espécie ou guilda. Ainda, diferentes tecidos de um mesmo consumidor podem ter composições isotópicas distintas (DeNiro & Epstein 1981; Tieszen et al. 1983) levando a conclusões diferentes dependendo do tecido analisado. A dificuldade em se determinar uma linha de base (*baseline*) adequada é outro fator que compromete o cálculo da posição trófica. Em alguns sistemas, recursos basais são facilmente isolados, porém à medida que a complexidade da rede trófica aumenta e o número de fontes basais potenciais também aumenta, a determinação de uma linha de base acurada fica cada vez mais complicada (Layman et al. 2011).

Carbono

A composição isotópica do carbono estável, expressa como $\delta^{13}\text{C}$, possibilita traçar fluxos de matéria orgânica e identificar fontes de energia para consumidores. Sua transferência entre níveis tróficos é conservativa, ou seja, a composição isotópica do carbono se mantém praticamente a mesma entre consumidor e seu alimento com enriquecimentos máximos de 1‰ (DeNiro & Epstein 1978). Em contrapartida, produtores primários variam consideravelmente quanto ao $\delta^{13}\text{C}$ dependendo da composição isotópica da fonte de CO_2 e da forma como este é fixado (via fotossintética).

Produtores primários que utilizam a via fotossintética C_3 são mais empobrecidos em ^{13}C do que aqueles que utilizam a via C_4 , pois realizam maior discriminação isotópica do carbono durante a fotossíntese. A enzima fixadora de CO_2 na via C_3 (bifosfato ribulose carboxilase – Rubisco) discrimina mais em relação a moléculas de $^{13}\text{CO}_2$ do que a enzima fixadora de CO_2 na via C_4 (fosfoenolpiruvato carboxilase – PEPcase), resultando em valores relativamente baixos de $\delta^{13}\text{C}$ em plantas C_3 (média de -27‰) se comparados aos valores das plantas C_4 (média de -12‰) (Farquhar et al. 1989). As enzimas que mediam as diferentes vias fotossintéticas (Rubisco e PEPcase) estão presentes não só nas plantas terrestres, mas também nas plantas aquáticas (Keeley & Sandquist 1992) e no fitoplâncton (Takahashi et al. 1990).

A composição isotópica da fonte de carbono inorgânico para produtores é praticamente constante no ambiente terrestre ($\delta^{13}\text{C}$ do CO_2 atmosférico *c.* -7‰; Hecky & Hesslein 1995), porém é bastante variável no meio aquático. A composição isotópica do carbono inorgânico dissolvido (CID) depende de diversos fatores, dentre eles a origem do carbono (atmosfera, respiração, dissolução de rochas calcáreas, etc) e a proporção de cada fração dissolvida ($\text{CO}_{2(\text{aq})}$, HCO_3^- e CO_3^{2-}) (Keeley & Sandquist 1992; Finlay & Kendall 2007). O $\delta^{13}\text{C}$ das diferentes

frações do CID varia desde +1‰ para HCO_3^- derivado de rochas calcáreas até menos que -30‰ para $\text{CO}_{2(\text{aq})}$ derivado de respiração (Keeley & Sandquist 1992), fazendo com que o $\delta^{13}\text{C}$ de produtores primários aquáticos seja tipicamente mais variável do que o $\delta^{13}\text{C}$ de produtores terrestres.

Dessa forma, a composição isotópica do carbono estável é uma ferramenta útil na identificação de fontes basais de energia por variar consideravelmente entre produtores primários, mas se manter praticamente a mesma entre consumidor e seu alimento (Post 2002).

Nitrogênio

A composição isotópica do nitrogênio estável, ou $\delta^{15}\text{N}$, pode ser utilizada para estimar a posição trófica dos organismos em uma comunidade. Isto é possível porque a excreção preferencial de átomos de ^{14}N pelos organismos (DeNiro & Epstein 1981) causa um fracionamento isotópico ao longo das cadeias alimentares aumentando os valores de $\delta^{15}\text{N}$ à medida que se eleva o nível trófico (*i.e.* fracionamento trófico).

A magnitude do fracionamento trófico do nitrogênio é comum a muitos animais, porém pode variar com diferentes tipos de excreção, dieta, ambiente, taxa e tecido analisado (Vanderklift & Ponsard 2003). Em geral, assume-se um fracionamento trófico entre 3 e 4‰ para o nitrogênio (Peterson & Fry 1987), mas trabalhos mais recentes de meta-análise obtiveram fracionamentos tróficos médios (considerando diversos taxa, tecidos, hábitos alimentares e ambientes) de 2‰ (McCutchan et al. 2003), 2,5‰ (Vanderklift & Ponsard 2003) e 2,8‰ (Caut et al. 2009) para este elemento.

As reações de transformação do nitrogênio (*i.e.* denitrificação, nitrificação, volatilização e mineralização) são fracionantes, promovendo alta variabilidade do $\delta^{15}\text{N}$ no ambiente. Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ do nitrogênio inorgânico dissolvido (NID) variam desde tipicamente baixos (-10 a +5‰) para N derivado de fixação ou combustão de combustíveis fósseis até bastante positivos (> +30‰) para N derivado de excreção animal ou N que sofreu denitrificação intensa (Finlay & Kendall 2007). Dessa forma, assim como para o carbono, as fontes de nitrogênio no ambiente aquático têm $\delta^{15}\text{N}$ bastante variável e o $\delta^{15}\text{N}$ dos organismos dependem da composição isotópica das fontes de nitrogênio assimiladas na base da cadeia alimentar.

2. HIPÓTESES CIENTÍFICAS

Hipótese 1: A principal fonte de carbono na base da cadeia alimentar pelágica da lagoa Carioca é de origem pelágica (fitoplâncton).

Predição: Por ser uma lagoa produtiva, espera-se que o fitoplâncton seja a principal fonte de carbono na base da cadeia alimentar pelágica da lagoa Carioca. Se o fitoplâncton é a principal fonte basal de carbono, então a composição dos isótopos estáveis de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) do zooplâncton reflete principalmente o $\delta^{13}\text{C}$ do fitoplâncton.

Hipótese 2: Diferentes frações de tamanho do zooplâncton ocupam diferentes posições tróficas na cadeia alimentar pelágica da lagoa Carioca.

Predição: Rotíferos e náuplios de Copepoda Cyclopoida (fração < 200 μm ou microzooplâncton) devem ocupar a menor posição trófica na cadeia alimentar planctônica da lagoa Carioca (menor valor de $\delta^{15}\text{N}$), seguidos por copépodos adultos e larvas de chaoborídeos jovens (fração > 200 μm ou mesozooplâncton) e em seguida por larvas de chaoborídeos nos últimos instares do desenvolvimento (maior valor de $\delta^{15}\text{N}$).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Área de estudo

A bacia hidrográfica do rio Doce abrange uma área de 83.400 km^2 distribuídos entre os estados de Minas Gerais (86%) e Espírito Santo (14%) no leste do Brasil (Marques & Barbosa 2002). Em Minas Gerais, a bacia está situada numa região conhecida como depressão interplanáltica do rio Doce (altitude de *c.* 300 m) que abriga um sistema lacustre com 202 lagos em diferentes estágios de eutrofização (Pivari 2011). Este sistema de lagos do vale do médio rio Doce é um *relictus* de lagos quaternários nos trópicos que apresentam padrões de circulação específicos produzidos por suas condições geomorfológicas (Saijo & Tundisi 1985; Barbosa & Padisák 2002). Apesar de ser única e extremamente importante para a conservação dos ecossistemas de água doce do Brasil, a região é ocupada por áreas de pastagem, indústria metalúrgica e vastas áreas com cultivo de *Eucalyptus* spp que promovem impactos significativos no sistema lacustre (Brito et al. 1997).

Dos 202 lagos do trecho médio da bacia, *c.* 51 estão localizados no Parque Estadual do Rio Doce (-19°29'24''-19°48'18''; -42°28'18''-42°38'30'') (PERD, Fig. 1), que constitui o maior

remanescente contínuo de Mata Atlântica em Minas Gerais (c. 36.000 ha de florestas). Além da sua importância para a conservação do bioma, o qual apresenta elevada diversidade e endemismos, o PERD foi incluído na lista de sítios Ramsar em julho de 2009, sendo reconhecido como área úmida de importância internacional (Ramsar website 2013).

A lagoa Carioca é pequena e rasa (Tabela 1; Fig. 2), está localizada na porção sudoeste do Parque Estadual do Rio Doce e é fechada para visitação pública. Ela apresenta curto período de circulação durante o inverno (estação seca) e um longo período de estratificação térmica durante o resto do ano, sendo portanto um lago monomítico-quente (Wetzel 2001). A lagoa Carioca é produtiva (produtividade primária fitoplanctônica média entre 2011 e 2013: $807 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$, PELD/UFMG, dados não publicados) apresentando em geral taxas de produção primária mais elevadas durante a estação seca, quando há mistura vertical da coluna d'água (Fig. 3; Barbosa & Tundisi 1980). Além disso, esta lagoa recebe aporte substancial de litter de origem terrestre ($4,6 \text{ ton.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$, Barbosa et al. 1982).



Figura 1. Parque Estadual do Rio Doce – PERD (contorno reforçado em preto), localizado no Estado de Minas Gerais, Brasil. O círculo mostra a lagoa Carioca. Fonte: Reis & Barbosa (2014, *in press*).

A lagoa Carioca foi selecionada dentre as demais para realização deste estudo por ser pequena e possuir formato próximo ao circular (IDM: 1,31; Tabela 1), reduzindo as chances de variabilidade espacial na zona pelágica da lagoa. Além disso, a lagoa Carioca vem sendo amostrada desde 1999 pelo Programa Brasileiro de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração-PELD, o qual forneceu informações detalhadas sobre as comunidades aquáticas deste sistema e possibilitou a formulação de novas perguntas, particularmente sobre o funcionamento ecossistêmico.

O zooplâncton da lagoa Carioca é composto basicamente por rotíferos (*e.g. Brachionus, Polyarthra, Hexarthra*), copepódos Cyclopoida (com predominância de *Thermocyclops minutus*) e larvas de chaoborídeos (Diptera, Chaoboridae) (Bezerra-Neto 2007). Em geral, rotíferos se alimentam de fitoplâncton, bactérias e detritos através da movimentação de sua coroa de cílios, mas algumas espécies são predadoras (Tundisi & Tundisi 2008). Copépodos Cyclopoida jovens são essencialmente herbívoros, enquanto os adultos são predadores raptoriais (se alimentam de protozoários, rotíferos e outros microcrustáceos) (Tundisi & Tundisi 2008). Larvas de chaoborídeos nos primeiros ínstares do desenvolvimento (I e II) se alimentam principalmente de fito e zooflagelados e pequenos rotíferos, enquanto os ínstares finais (III e IV) se alimentam predominantemente de rotíferos maiores e mesozooplâncton (Moore 1988; Moore et al. 1994; Arcifa 2000). Porém, estas larvas tem elevada capacidade de diversificar seus hábitos alimentares dependendo da disponibilidade de presas no ambiente, podem ser altamente onívoras (Moore et al. 1994; Arcifa 2000).

O fitoplâncton da lagoa Carioca é composto principalmente por clorofíceas (*e.g. Monoraphidium e Chlorella*), desmídeas (Zygnemaphyceae) (*e.g. Cosmarium, Staurastrum, Staurodemus*) e cianobactérias (*e.g. Pseudanabaena e Planktolyngbya*) (Barbosa et al. 2013; Barros et al. 2013). A lagoa possui bancos de macrófitas aquáticas (*Eleocharis interstincta* (Cyperaceae), *Nymphaea caerulea* (Nymphaeaceae) e *Nymphoides indica* (Menyanthaceae)) que também contribuem para a produção primária interna do sistema e recebe aporte substancial de litter de origem terrestre (Barbosa et al. 1982).

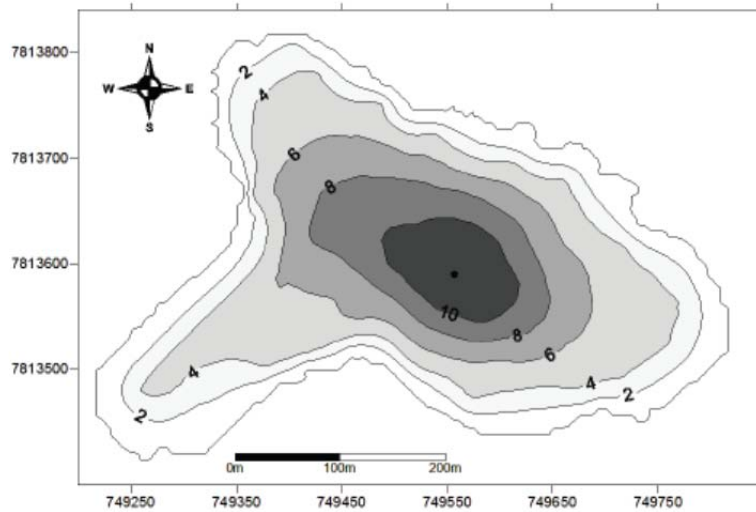


Figura 2. Mapa batimétrico da lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil). O ponto no centro da lagoa indica a localização da profundidade máxima (11,8 m). Fonte: Bezerra-Neto et al. (2010).

Tabela 1. Coordenadas geográficas, altitude, perímetro, volume, área da lagoa, área da bacia, profundidade máxima (Z_{max}), profundidade média (\bar{Z}) e índice de desenvolvimento de margem (IDM) da lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) (Bezerra-Neto et al. 2010; Barbosa et al. 2011).

Parâmetros	
Coordenadas geográficas	19°45'26,0''S; 42°37'06,2''W
Altitude	270 m
Perímetro (P)	1718 m
Volume (V)	671,2 x 10 ³ m ³
Área da lagoa (S)	0,14 km ²
Área da bacia	0,67 km ²
Profundidade máxima (Z_{max})	11,8 m
Profundidade média (\bar{Z})	4,76 m
Índice de desenvolvimento de margem (IDM)	1,31

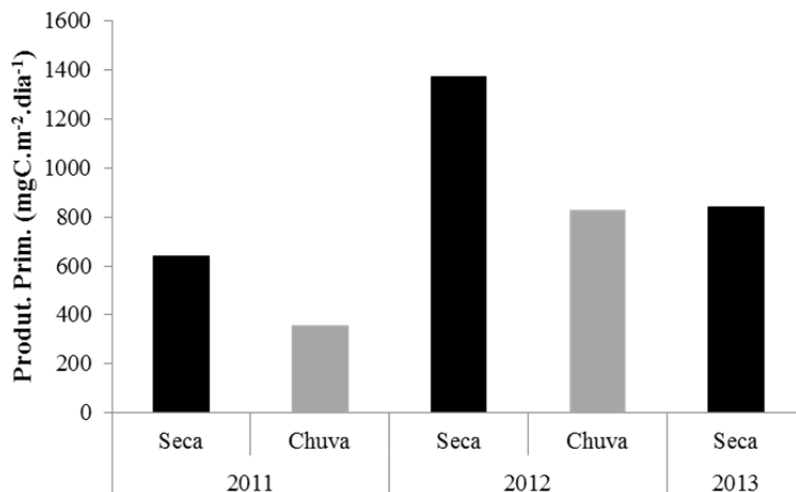


Figura 3. Produtividade primária fitoplanctônica diária na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) nas estações secas e chuvosas de 2011, 2012 e 2013 (PELD/UFGM, dados não publicados).

3.2. Desenho amostral

Foram realizadas duas coletas: uma na estação chuvosa de 2012 (novembro) e outra na estação seca de 2013 (junho). Em ambos os períodos de amostragem foi feita a caracterização física e química da água da lagoa. Para as análises isotópicas, foram coletadas as seguintes fontes basais de carbono: seston (fonte pelágica), perifiton e macrófitas aquáticas (fontes litorâneas) e litter (fonte terrestre). Quanto aos consumidores, foram coletadas três frações do zooplâncton: microzooplâncton ($< 200 \mu\text{m}$) composto por rotíferos e náuplios de Copepoda Cyclopoida; mesozooplâncton ($> 200 \mu\text{m}$) composto por copépodos Cyclopoida adultos e larvas de chaoborídeos jovens (primeiros instares do desenvolvimento); e larvas de chaoborídeos em estágio final do desenvolvimento. Seston e zooplâncton foram coletados em 10 pontos na região pelágica da lagoa; macrófitas aquáticas e o perifiton aderido a elas foram coletados em bancos de macrófitas na região litorânea e o litter foi coletado em 10 pontos distribuídos na margem da lagoa. Amostras de sedimento de fundo também foram coletadas em 10 pontos na região pelágica. Todos os pontos foram escolhidos com o auxílio de um mapa batimétrico de forma a representar toda a região pelágica e margem da lagoa (Fig. 4).

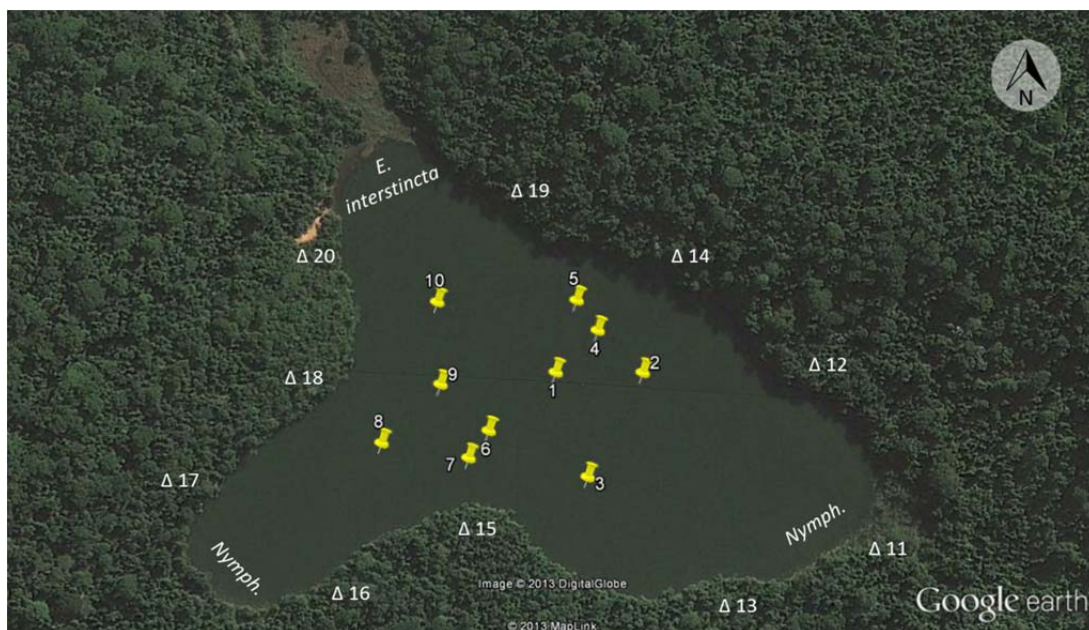


Figura 4. Imagem de satélite da lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) com pontos amostrais indicados. Marcadores amarelos representam pontos de coleta de seston, consumidores e sedimento; triângulos (Δ) representam pontos de coleta de litter. “*E. interstincta*” e “*Nymph.*” indicam localização dos bancos de macrófitas de *Eleocharis interstincta* e *Nymphaea caerulea* + *Nymphoides indica* respectivamente. Fonte: Google Earth.

3.3. Protocolos de amostragem

3.3.1. Caracterização física e química da água

Uma sonda multiparâmetros Hydrolab DS 5 (Hydromet Inc.) foi utilizada para determinação dos perfis de temperatura, concentração de oxigênio dissolvido, pH e condutividade no ponto mais profundo da lagoa Carioca nos dois períodos de amostragem.

3.3.2. Coleta de material para análise isotópica

Seston (fonte de carbono pelágica): foram feitos cinco arrastos verticais e cinco horizontais com rede de plâncton de 20 μm de abertura de malha em 10 pontos da região pelágica da lagoa Carioca. Cada amostra foi pré-filtrada em peneiras de 200 e 68 μm para retirada de organismos zooplancônicos grandes e detritos grosseiros. Em seguida, cada amostra foi transferida para uma proveta de 1L coberta por folha de alumínio de forma que apenas a parte superior da amostra ficasse exposta à luz. Este procedimento foi mantido por meia hora para que as algas presentes nas amostras se deslocassem para a região iluminada da proveta e que o zooplâncton remanescente, de forma contrária, se deslocasse para o fundo do recipiente (Straskraba 1964). O

seston (fitoplâncton e detritos associados) concentrado na parte superior das provetas foi sugado (200 mL de amostra) com pipeta volumétrica e recolhido em filtros Whatman QMA (Quartz Microfibre Filter 2,2 μm) previamente calcinados (550°C/4h) e pesados, os quais foram utilizados nas análises isotópicas (Fig. 5). Uma alíquota do seston foi separada para inspeção posterior em microscópio óptico.

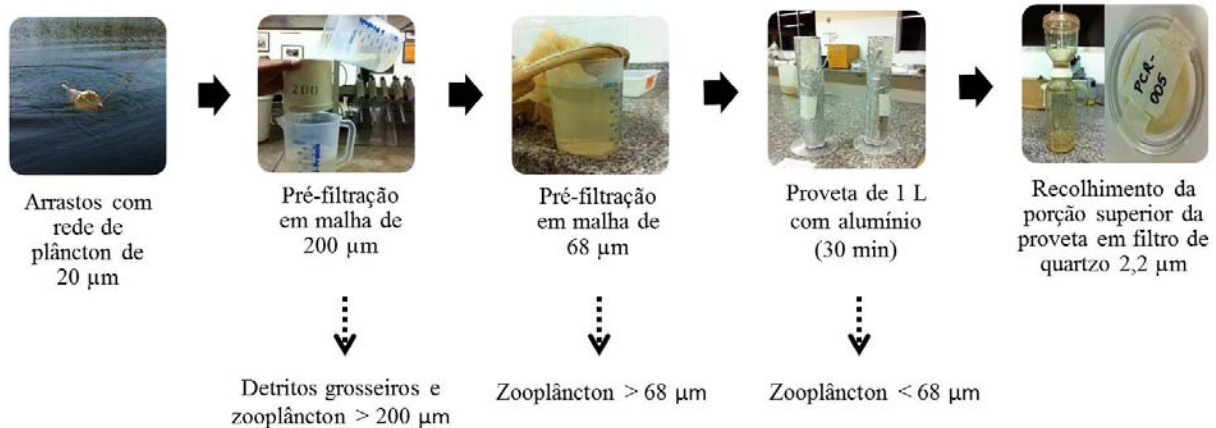


Figura 5. Esquema dos procedimentos de coleta e obtenção das amostras de seston na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil).

Macrófitas aquáticas e perifiton (fontes de carbono litorâneas): foram coletadas manualmente cinco amostras de folhas de *Eleocharis interstincta* e cinco amostras de folhas e caules de *Nymphaea caerulea* e *Nymphoides indica* (combinadas) na região litorânea da lagoa Carioca. As amostras foram raspadas e lavadas com água destilada para remoção do perifiton, fauna associada e partículas aderidas. O perifiton removido foi recolhido e triado para retirada de detritos, fragmentos de plantas e invertebrados (Fig. 6).



Figura 6. Esquema de obtenção das amostras de perifiton na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil).

Litter (fonte de carbono terrestre): foram coletadas manualmente 10 amostras de folhas caídas de plantas terrestres em pontos distribuídos na margem da lagoa. As amostras foram triadas e as folhas limpadas com pincéis para remoção de invertebrados e detritos. Preferiu-se utilizar amostras de litter ao invés de folhas frescas presas às árvores devido à alteração da composição isotópica no material vegetal decomposto, apesar de pequena (Finlay 2001; Calheiros 2003). Sendo assim, a composição isotópica do litter deve ser mais adequada do que das folhas frescas para se estimar a contribuição desta fonte de carbono para consumidores aquáticos.

Zooplâncton (consumidores): em pontos adjacentes aos de coleta de seston, foram feitos 10 arrastos verticais com rede de plâncton de 45 μm de abertura de malha para coleta dos consumidores. Cerca de 1L das amostras concentradas foi filtrado em peneira de 200 μm de abertura de malha para separação dos consumidores em duas frações: > 200 μm (larvas de chaoborídeos, copépodos adultos e copepoditos) e < 200 μm (náuplios e rotíferos). A fração < 200 μm foi recolhida em filtros Whatman QMA (Quartz Microfibre Filter 2,2 μm) previamente calcinados (550°C/4h) e pesados, e a fração > 200 μm foi reservada em frascos após pipetagem das larvas de chaoborídeos nos últimos instares do desenvolvimento (observação a olho nu), as quais também foram separadas em frascos (Fig. 7). Amostras das frações do zooplâncton foram separadas para inspeção posterior em microscópio óptico.

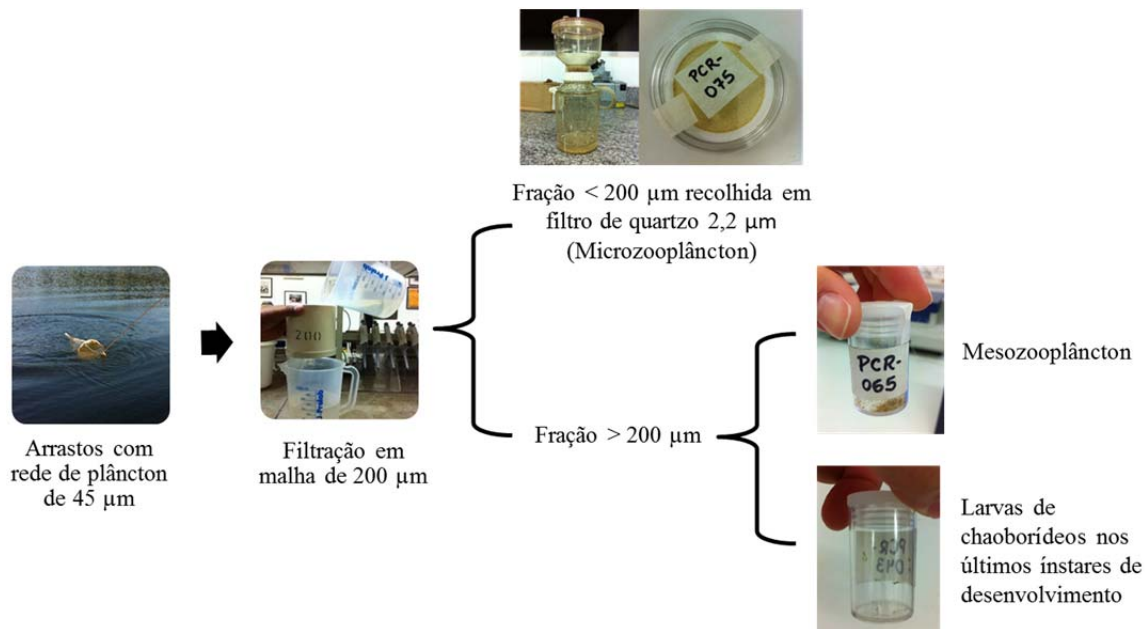


Figura 7. Esquema dos procedimentos de coleta e obtenção das amostras de microzooplâncton, mesozooplâncton e larvas de chaoborídeos na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil).

Sedimento: foram coletadas amostras de sedimento superficial (*c.* 20 cm de profundidade) nos 10 pontos na região pelágica da lagoa com auxílio de um *corer*. Após secas em estufa, as amostras foram divididas homogeneamente em quatro frações com auxílio de um quarteador de Jones e peneiradas em peneiras de 250 µm para retirada de restos vegetais grosseiros.

Apesar da importância do bacterioplâncton e das formas particulada e dissolvida do carbono orgânico (COP e COD) como fontes de carbono para os consumidores aquáticos, esses compartimentos não foram analisados no presente estudo por não se tratarem de fontes basais (primárias) de carbono. Este estudo limitou-se em avaliar a importância das diferentes fontes basais de carbono (produtores primários) presentes na lagoa Carioca para os consumidores planctônicos desta lagoa. Diferentemente das fontes basais de carbono consideradas neste estudo (fitoplâncton, macrófitas aquáticas e perifíton), o carbono que compõe o bacterioplâncton, o COP e o COD não é produto direto de produção primária. Assim, suas composições isotópicas dependem da composição isotópica das fontes basais de carbono utilizadas como substrato (no caso do bacterioplâncton) ou das fontes basais de carbono que compõem a mistura (no caso do COP e do COD) (*e.g.* Coffin et al. 1989; Hullar et al. 1996). Apesar disso, a caracterização isotópica do bacterioplâncton, do COP e do COD na lagoa Carioca deve ser considerada em estudos futuros, pois pode fornecer informações-chave que possibilitam um delineamento mais detalhado do fluxo de carbono e das conexões tróficas nesta lagoa.

3.4. Análise isotópica

Todas as amostras coletadas foram congeladas e levadas para o laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática-LIMNEA/UFMG onde foram secas em estufa a 60°C por 48 h. Depois de secas, as amostras foram levadas para o Laboratório de Ecologia Isotópica do Centro de Energia Nuclear na Agricultura-CENA/USP onde foram maceradas até pó fino em almofariz, pesadas (perifíton e mesozooplâncton: 0,9 a 1,2 mg; macrófitas e litter: 2 a 3 mg; sedimento: 3,2 a 3,4 mg) e acondicionadas em cápsulas de estanho. Para os filtros de seston e microzooplâncton, ao invés de pesagem, foi feito o recorte de uma área de *c.* 2,8 cm² em cada filtro e estas partes foram acondicionadas em cápsulas de estanho. Para a composição isotópica do seston, perifíton, litter, frações do zooplâncton e sedimento foram utilizadas 10 réplicas (10

cápsulas) para cada e para as macrófitas aquáticas foram utilizadas 5 réplicas (5 cápsulas) para cada grupo (*Eleocharis interstincta* e *Nymphaea caerulea* + *Nymphoides indica*).

As composições dos isótopos estáveis de carbono e nitrogênio foram determinadas através da combustão das amostras sob fluxo contínuo de hélio em um analisador elementar Carlo Erba (CNH – 1110) acoplado ao espectrômetro de massas Thermo Finnigan Delta Plus. Os gases CO₂ e N₂ liberados na combustão foram purificados de outros subprodutos e separados por cromatografia gasosa antes de serem injetados no espectrômetro de massas. Os resultados foram expresos em notação delta (δ) que denota a diferença em partes por mil (‰) em relação a um padrão:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ou } \delta^{15}\text{N} = \left[\left(\frac{R_{\text{amostra}}}{R_{\text{padrão}}} \right) - 1 \right] \times 1000 \quad (2)$$

onde R é a razão do isótopo mais pesado sobre o mais leve (¹³C:¹²C ou ¹⁵N:¹⁴N). Os materiais padrões utilizados foram PeeDee Belemnite (PDB) para o carbono e nitrogênio gasoso atmosférico para o nitrogênio. A precisão das medidas foi de 0,3‰ para o carbono e 0,5‰ para o nitrogênio e os padrões internos utilizados foram *Sugarcane* para mesozooplâncton, perifíton, macrófitas aquáticas e litter, e *Tropical Surface Soil* para o sedimento e filtros (seston e microzooplâncton). Além das composições isotópicas, também foram obtidas as concentrações de C e N em cada amostra através do analisador elementar e estas medidas foram incluídas nos modelos de mistura utilizados.

3.5. Análise dos dados

3.5.1. Posições tróficas

Para o cálculo da posição trófica das frações do zooplâncton (PT_{consumidor}), a seguinte fórmula foi utilizada (Post 2002):

$$\text{PT}_{\text{consumidor}} = 2 + \left[\frac{(\delta^{15}\text{N}_{\text{consumidor}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{linha de base}})}{\Delta_{\text{N}}} \right] \quad (3)$$

onde $\delta^{15}\text{N}_{\text{linha de base}}$ é o $\delta^{15}\text{N}$ do consumidor na base da cadeia alimentar (aquele com menor valor de $\delta^{15}\text{N}$) e Δ_{N} é o enriquecimento no $\delta^{15}\text{N}$ por nível trófico, considerado neste trabalho como 2,1‰ (McCutchan et al. 2003).

3.5.2. Contribuições relativas das fontes

Para determinar as contribuições relativas de cada fonte para a base da cadeia alimentar pelágica da lagoa Carioca em cada estação, foi utilizado o pacote computacional *Stable Isotope Analysis in R* (SIAR) que foi projetado para resolver modelos de mistura de isótopos estáveis com estatística Bayesiana (Parnell et al. 2010) no software *R* (R Development Core Team 2013). Diferentemente dos modelos de mistura lineares, os modelos Bayesianos permitem que o número de fontes (f) exceda o número de isótopos (i) mais 1 ($f > i + 1$), o que é particularmente útil em sistemas complexos onde as fontes são diversas. Além disso, os modelos Bayesianos permitem representações mais realísticas da variabilidade dos parâmetros de entrada (requerem os desvios padrões das fontes e dos fracionamentos tróficos) e expressam o resultado em distribuições de probabilidade permitindo estimativas mais acuradas das soluções possíveis (Parnell et al. 2010; Layman et al. 2011; Hopkins & Ferguson 2012).

Os consumidores considerados foram microzooplâncton, mesozooplâncton e larvas de chaoborídeos e as fontes consideradas foram seston, macrófitas aquáticas (*Eleocharis interstincta* e *Nymphaea caerulea* + *Nymphoides indica*), perifíton e litter. Além da composição isotópica de consumidores e fontes, o pacote SIAR requer a entrada do fracionamento isotópico entre consumidor e seu alimento. Foram assumidos os fracionamentos de 0,3‰ (SD = 1,28‰) para o carbono e 2,1‰ (SD = 1,6‰) para o nitrogênio (McCutchan et al. 2003), os quais são valores médios de fracionamento trófico quando o corpo inteiro do consumidor é utilizado na análise isotópica, como realizado neste estudo. Apesar da meta-análise de McCutchan et al. (2003) também apresentar valores médios de fracionamento trófico para organismos aquáticos, preferiu-se utilizar os fracionamentos tróficos para organismos analisados com o corpo inteiro, porque o método de preparo da amostra se mostrou mais importante do que o ambiente (terrestre ou aquático) na determinação do fracionamento trófico (McCutchan et al. 2003). Estes autores não encontraram diferença significativa nos fracionamentos tróficos de C e N entre organismos aquáticos e terrestres, mas foi encontrada diferença significativa entre modos de análise (corpo inteiro ou apenas músculo).

As concentrações de C e N das fontes também foram incorporadas nos modelos de mistura, o que permitiu um cálculo mais acurado da contribuição relativa de cada fonte para a dieta dos consumidores, já que fontes alimentares frequentemente diferem quanto à concentração dos elementos (Phillips & Koch 2002). As concentrações de C e N no seston e no microzooplâncton não puderam ser determinadas na estação chuvosa devido a falha metodológica, por isso utilizou-se os valores de concentração obtidos na estação seca para as duas estações. Acredita-se que este fato não tenha comprometido a análise da concentração de C e N no seston e no microzooplâncton, pois não foi observada diferença significativa na aparência (*i.e.* quantidade de amostra ou coloração) dos filtros entre as estações.

As posições tróficas de cada fração do zooplâncton em cada estação foram utilizadas para determinar quais fontes seriam incluídas como itens alimentares de cada fração nos modelos.

3.5.3. Análises estatísticas

A fim de comparar as composições isotópicas de carbono e nitrogênio dos compartimentos analisados entre as estações, foram realizados testes-t. Para verificar se as frações do zooplâncton (microzooplâncton, mesozooplâncton e larvas de chaoborídeos) ocupam posições tróficas diferentes na cadeia alimentar pelágica da lagoa Carioca em cada estação, foram utilizados análise de variância (ANOVA) e teste de Tukey post-hoc quando os pressupostos de normalidade dos resíduos e homogeneidade das variâncias foram atendidos, ou teste de Kruskal-Wallis quando estes não foram atendidos. Testes-t foram aplicados para verificar diferença significativa nas posições tróficas de cada fração do zooplâncton entre as estações. Todas as análises foram realizadas no software Statistica 8.0 (StatSoft, Inc 2007).

4. RESULTADOS

4.1. Caracterização física e química da água

Na estação chuvosa de 2012 (novembro), a coluna d'água da lagoa Carioca estava termica e quimicamente estratificada (Fig. 8.A-D). A temperatura da água variou mais de 6°C da superfície (29,9°C) ao fundo (23,2°C) e a termoclina foi observada entre 3,5 e 4 m de profundidade (Fig. 8.A). A concentração de oxigênio dissolvido apresentou queda brusca com oxiclina bem definida entre 4 e 5 m de profundidade e formação de hipolímnio anóxico a partir dos 7 m de profundidade (Fig. 8.B). O pH apresentou menor valor (5,4) a 6 m de profundidade (Fig. 8.C)

sugerindo alta concentração de carbono inorgânico dissolvido (CID) nesta profundidade. A condutividade da água foi praticamente constante entre 0 e 5 m e sofreu aumento brusco entre 6 e 7 m (Fig. 8.D), na mesma região da coluna d'água onde houve mudança brusca na concentração de oxigênio dissolvido e no pH. A condutividade foi mais elevada ($160 \mu\text{S}\cdot\text{s}^{-1}$) no fundo da lagoa indicando altas concentrações de nutrientes (íons) no hipolímnio.

Na estação seca de 2013 (junho), a lagoa Carioca estava termicamente desestratificada (Fig. 8.E). A concentração de oxigênio dissolvido apresentou gradiente pouco acentuado se comparado à estação chuvosa, apresentando hipolímnio oxigenado e maiores concentrações de oxigênio dissolvido nas camadas superiores da coluna d'água (Fig. 8.F). O pH apresentou valores em geral mais elevados na seca do que na chuva, variando de 8,2 (1,5 m) a 6,2 (9,5 m) durante a seca (Fig. 8.G). A condutividade foi constante ao longo da coluna d'água, apenas apresentando pequeno aumento a 9,5 m de profundidade onde apresentou seu valor máximo ($32 \mu\text{S}\cdot\text{s}^{-1}$).

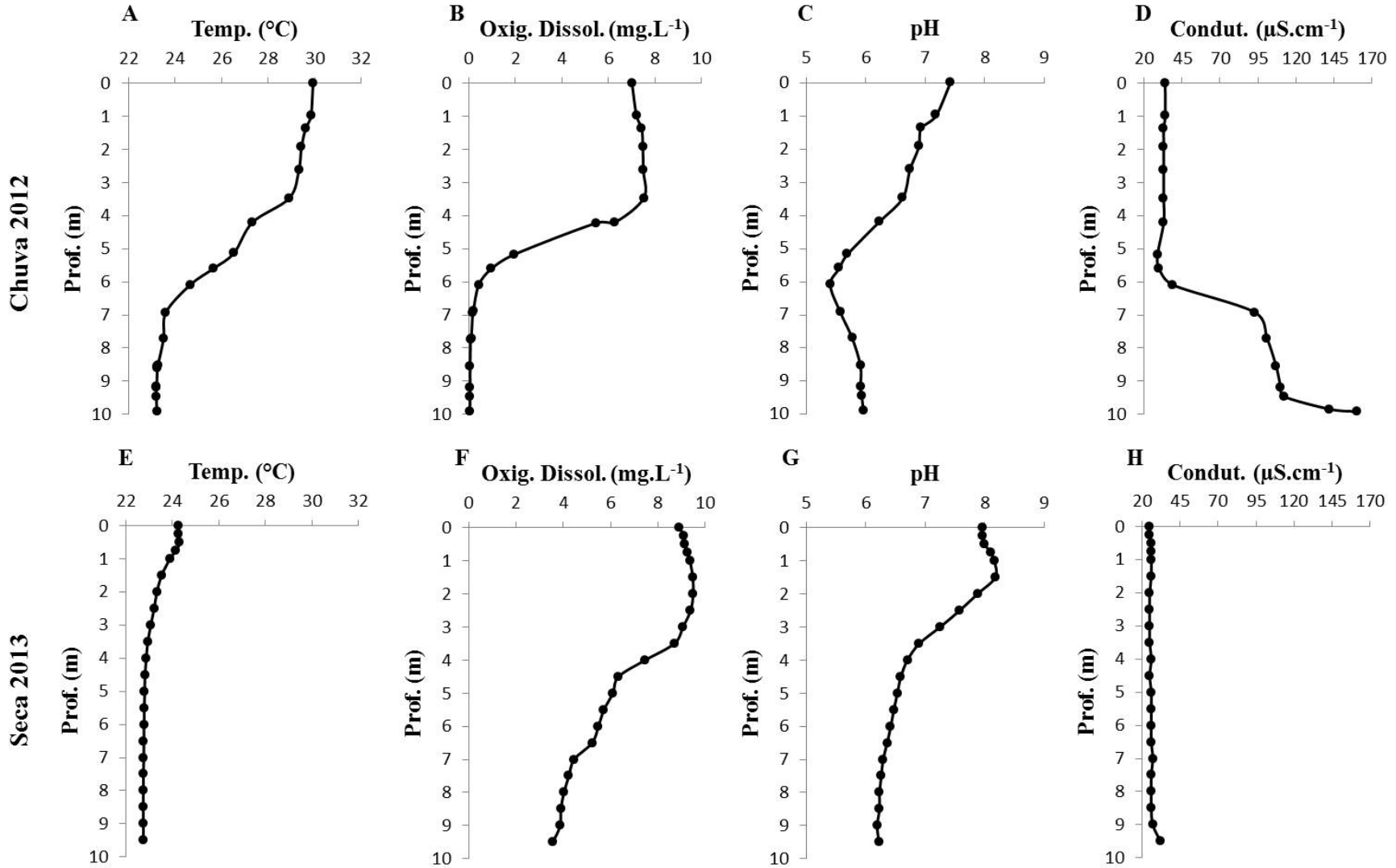


Figura 8. Perfis da coluna d'água da lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) nas estações chuvosa de 2012 (A-D) e seca de 2013 (E-H). A e E. Perfis térmicos; B e F. Perfis de concentração de oxigênio dissolvido; C e G. Perfis de pH; D e H. Perfis de condutividade.

4.2. Caracterização isotópica

A inspeção em microscópio óptico das amostras de seston e das frações do zooplâncton confirmou a presença dos organismos esperados em cada fração, mas também indicaram algumas contaminações tanto na estação chuvosa quanto na seca. No seston, foram observadas majoritariamente algas (inclusive fitoflagelados mixotróficos, *e.g.* dinoflagelados), mas também alguns indivíduos de Rotifera (*e.g.* *Brachionus* sp) e detritos. Nas amostras de microzooplâncton, os principais organismos encontrados foram Copepoda Cyclopoida (principalmente náuplios e copepoditos, mas também alguns adultos) e rotíferos. Nas amostras de mesozooplâncton, os adultos de Copepoda Cyclopoida foram os mais abundantes, além de larvas de chaoborídeos nos primeiros ínstares do desenvolvimento.

Nas tabelas 2 e 3 encontram-se os valores de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ dos compartimentos analisados nas estações chuvosa e seca. Nota-se que, em geral, as composições isotópicas de carbono foram mais negativas na estação seca do que na estação chuvosa, sendo esta diferença significativa ($p < 0,05$) para o seston, macrófita *Eleocharis interstincta*, microzooplâncton e larvas de chaoborídeos (Tabela 2). Essa tendência não foi observada nos valores de $\delta^{15}\text{N}$, os quais foram significativamente diferentes ($p < 0,05$) entre as estações apenas para o seston, microzooplâncton e sedimento, sendo os valores médios do seston e microzooplâncton menores na seca e do sedimento menor na chuva (Tabela 3).

Em ambas as estações, os consumidores apresentaram valores médios de $\delta^{13}\text{C}$ significativamente ($p < 0,05$) mais negativos do que as fontes potenciais amostradas ou estatisticamente iguais a elas (Tabela 1 e 3 - Anexo I). Quanto aos valores de $\delta^{15}\text{N}$, mesozooplâncton e larvas de chaoborídeos foram significativamente ($p < 0,05$) mais positivos do que as fontes litorâneas e terrestres nas duas estações, mas apenas na estação seca estes consumidores diferiram significativamente da fonte pelágica (seston) (Tabela 2 e 4 - Anexo I). Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ do microzooplâncton nas duas estações não diferiram significativamente das fontes potenciais amostradas (Tabela 2 e 4 - Anexo I). Além disso, nem todas as fontes basais de carbono diferiram significativamente ($p < 0,05$) entre si quanto ao $\delta^{13}\text{C}$ e ao $\delta^{15}\text{N}$ (Tabelas 1 a 4 - Anexo I).

A Fig. 9 mostra o espaço isotópico ($\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$) das fontes e dos consumidores analisados na lagoa Carioca. Em ambas as estações, os consumidores se localizaram a esquerda das composições isotópicas das fontes potenciais, indicando que mais fontes além das amostradas

devem contribuir para estes consumidores ou que os fracionamentos tróficos utilizados são inadequados para os organismos analisados.

Tabela 2. Valores médios (\pm desvio padrão), mínimos e máximos de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) dos compartimentos coletados na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) nas duas estações amostradas. Médias seguidas por letras diferentes na mesma linha indicam diferença significativa por teste-t ($p < 0,05$).

Compartimento	Estação chuvosa 2012				Estação seca 2013			
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)				$\delta^{13}\text{C}$ (‰)			
	Média \pm SD	Mín.	Máx.	n	Média \pm SD	Mín.	Máx.	n
Fontes basais								
Seston	-29,4 \pm 0,2 a	-29,7	-29,1	10	-32,6 \pm 0,3 b	-33,0	-32,0	10
Perifíton	-24,0 \pm 2,8 a	-26,9	-18,4	10	-24,3 \pm 2,1 a	-26,6	-20,6	10
Macrófitas <i>N. caerulea</i> e <i>N. indica</i>	-25,6 \pm 1,0 a	-27,2	-24,5	5	-26,1 \pm 0,7 a	-27,0	-25,5	5
Macrófita <i>Eleocharis interstincta</i>	-29,6 \pm 0,5 a	-30,2	-28,9	5	-31,3 \pm 0,7 b	-32,2	-30,4	5
Litter	-30,9 \pm 0,6 a	-31,8	-29,6	9	-30,7 \pm 0,7 a	-31,6	-29,4	10
Consumidores								
Microzooplâncton	-30,7 \pm 0,3 a	-31,3	-30,2	10	-32,2 \pm 0,2 b	-32,4	-32,0	10
Mesozooplâncton	-31,9 \pm 0,5 a	-32,4	-31,0	10	-32,5 \pm 1,4 a	-33,8	-29,0	10
Larvas de chaoborídeos	-33,7 \pm 1,0 a	-35,4	-32,5	7	-34,8 \pm 0,2 b	-35,0	-34,5	10
Sedimento	-32,6 \pm 0,5 a	-33,1	-31,3	10	-32,2 \pm 0,5 a	-32,7	-31,4	10

Tabela 3. Valores médios (\pm desvio padrão), mínimos e máximos de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) dos compartimentos coletados na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) nas duas estações amostradas. Médias seguidas por letras diferentes na mesma linha indicam diferença significativa por teste-t ($p < 0,05$).

Compartimento	Estação chuvosa 2012				Estação seca 2013			
	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)				$\delta^{15}\text{N}$ (‰)			
	Média \pm SD	Mín.	Máx.	n	Média \pm SD	Mín.	Máx.	n
Fontes basais								
Seston	6,4 \pm 0,4 a	6,0	7,2	10	4,3 \pm 0,2 b	4,0	4,6	10
Perifíton	4,7 \pm 0,5 a	4,1	5,6	10	5,0 \pm 0,7 a	3,9	5,9	10
Macrófitas <i>N. caerulea</i> e <i>N. indica</i>	2,0 \pm 1,4 a	0,5	3,9	5	4,1 \pm 1,8 a	2,3	6,1	5
Macrófita <i>Eleocharis interstincta</i>	1,8 \pm 2,7 a	-1,3	5,1	5	3,2 \pm 1,4 a	1,5	5,2	5
Litter	2,7 \pm 1,3 a	0,9	4,6	9	2,9 \pm 1,4 a	1,3	6,1	10
Consumidores								
Microzooplâncton	6,3 \pm 0,3 a	5,9	7,0	10	4,9 \pm 0,1 b	4,8	5,1	10
Mesozooplâncton	7,8 \pm 0,4 a	7,3	8,6	10	7,7 \pm 0,8 a	6,7	9,5	10
Larvas de chaoborídeos	8,4 \pm 0,4 a	7,9	9,2	8	8,2 \pm 0,3 a	7,5	8,5	10
Sedimento	2,4 \pm 0,4 a	1,8	2,9	10	3,0 \pm 0,3 b	2,7	3,5	10

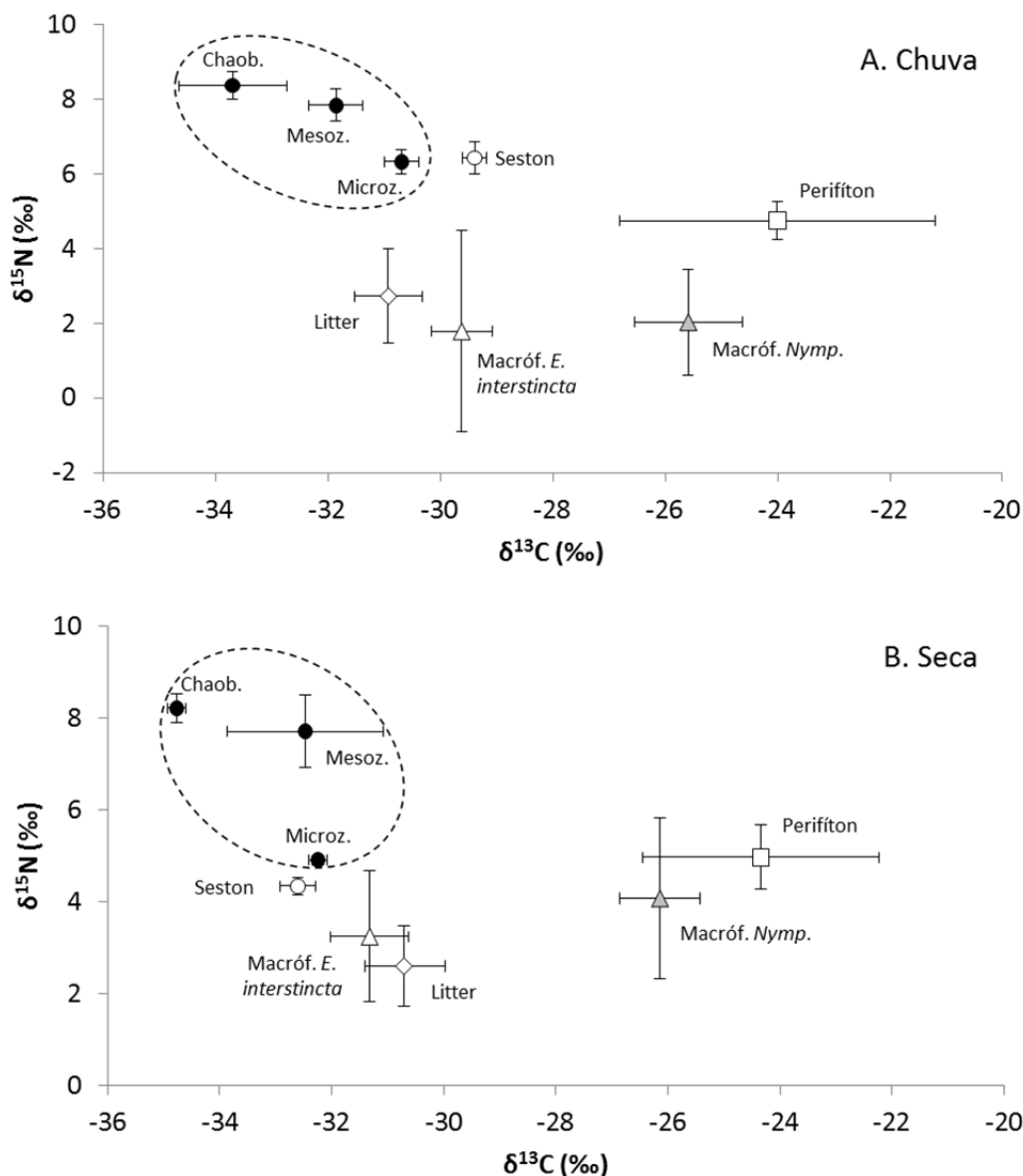


Figura 9. Valores médios (\pm desvio padrão) das composições isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) das fontes basais e consumidores analisados na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil). A. Estação chuvosa de 2012; B. Estação seca de 2013. Macróf. *E. interstincta*: macrófita *Eleocharis interstincta*; Macróf. *Nymp.*: macrófitas *Nymphaea caerulea* + *Nymphoides indica*. O círculo pontilhado indica a localização dos consumidores.

4.3. Posições tróficas

Dentre as frações de consumidores analisadas, o microzooplâncton apresentou o menor valor médio de $\delta^{15}\text{N}$ nas duas estações e por isso foi considerado a linha de base (*i.e.* consumidor primário) para o cálculo das posições tróficas.

As três frações zooplantônicas ocuparam posições tróficas distintas na estação chuvosa (Fig. 10.A; Anova one-way; $F_{2,25}=71,3$; $p<0,0001$), sendo que as larvas de chaoborídeos ocuparam a posição mais alta (média \pm SD: $3,0 \pm 0,2$) seguidas do mesozooplâncton (média \pm SD: $2,7 \pm 0,2$) e do microzooplâncton (média \pm SD: $2,0 \pm 0,1$). Em contrapartida, na estação seca, as posições tróficas do mesozooplâncton (média \pm SD: $3,3 \pm 0,4$) e das larvas de chaoborídeos (média \pm SD: $3,4 \pm 0,3$) não foram significativamente diferentes (Kruskal-Wallis; $p=1,0$), enquanto o microzooplâncton (média \pm SD: $2,0 \pm 0,0$) ocupou posição trófica significativamente mais baixa que o mesozooplâncton (Kruskal-Wallis; $p=0,002$) e que as larvas de chaoborídeos (Kruskal-Wallis; $p<0,0001$) (Fig. 10.B).

As posições tróficas do mesozooplâncton e das larvas de chaoborídeos foram significativamente diferentes entre as estações (Fig. 10; teste-t; $t=4,5$; $p=0,0002$ e $t=3,9$; $p=0,001$ respectivamente), sendo mais altas na estação seca do que na estação chuvosa. Já o microzooplâncton ocupou a mesma posição trófica nas duas estações (Fig. 10) por ter sido considerado a linha de base (*i.e.* consumidor primário) nas duas estações (menor valor de $\delta^{15}\text{N}$ entre os consumidores).

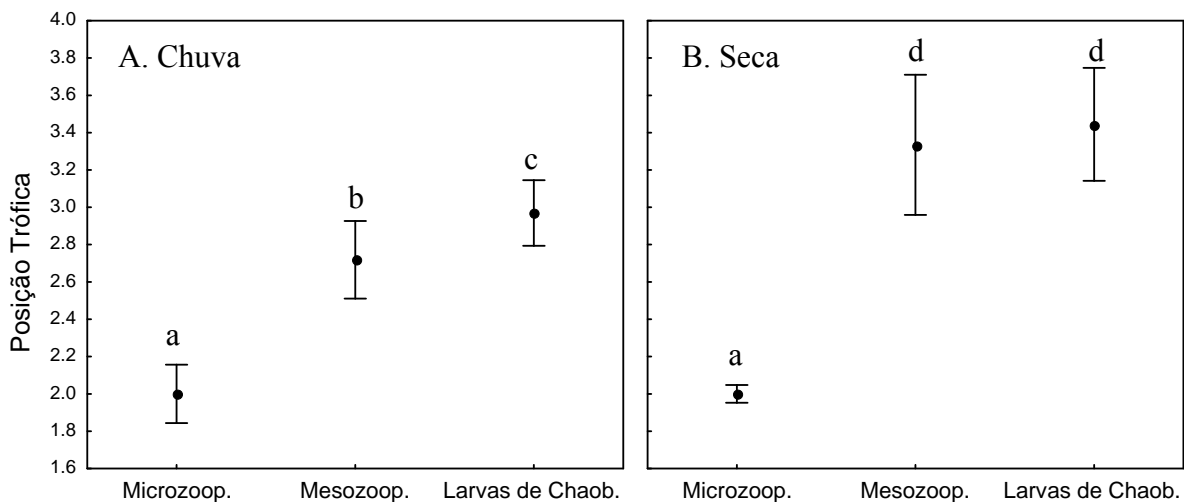


Figura 10. Posições tróficas (média \pm desvio padrão) dos consumidores planctônicos da lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) nas estações chuvosa (A) e seca (B). Letras iguais indicam diferença não significativa e letras diferentes indicam diferença significativa. Microzoop.: microzooplâncton; Mesozoop.: mesozooplâncton; Larvas de chaob.: larvas de chaoborídeos.

4.4. Contribuições relativas das fontes

Como o zooplâncton apresentou valores isotópicos de carbono mais negativos do que a maioria das fontes potenciais, é possível que estes consumidores também dependam de uma

fonte que não foi considerada, ou que alguma fonte tenha sido indevidamente amostrada (*i.e.* amostra não pura), ou ainda que o fracionamento entre dieta e consumidor seja diferente do considerado. Dessa forma, os resultados dos modelos de mistura devem ser interpretados com cautela, lembrando que as contribuições relativas das fontes podem estar superestimadas caso exista uma fonte importante para o zooplâncton que não foi considerada ou a contribuição relativa de uma fonte pode estar subestimada caso esta esteja indevidamente amostrada.

Para o microzooplâncton, foram consideradas fontes (ou itens alimentares) todos os produtores primários nas duas estações, inclusive o seston, apesar de este não apresentar valores de $\delta^{15}\text{N}$ significativamente diferentes dos valores de $\delta^{15}\text{N}$ do microzooplâncton (Kruskal-Wallis; $p=1,0$). Escolheu-se incluir o seston como fonte do microzooplâncton apesar da ausência de fracionamento trófico entre estes compartimentos devido à reconhecida importância das algas como fonte de carbono pelágica em lagos, principalmente nos lagos produtivos como a lagoa Carioca. Para o mesozoplâncton, o microzooplâncton também foi considerado um item alimentar além dos produtores primários, visto que o microzooplâncton ocupou nível trófico significativamente menor que o mesozoplâncton (Fig. 10). Finalmente, para as larvas de chaoborídeos, as fontes alimentares consideradas variaram com a estação: na estação chuvosa, as fontes incluídas foram os produtores primários, microzooplâncton e mesozoplâncton, enquanto na estação seca o mesozoplâncton não foi considerado uma fonte por ter ocupado o mesmo nível trófico que as larvas de chaoborídeos (Fig. 10). Os valores de concentração de carbono e nitrogênio das fontes e dos consumidores utilizados nos modelos de mistura encontram-se na Tabela 1 - Anexo II. No contexto Bayesiano, a moda é a solução mais provável, logo esta medida de tendência central foi utilizada ao invés da média na interpretação dos resultados.

Na estação chuvosa, a principal fonte de carbono na base da cadeia alimentar pelágica da lagoa Carioca foi o litter, e secundariamente o seston. O litter foi a principal fonte de carbono para o microzooplâncton (56,7%) e o seston contribuiu com 21,0% para dieta desta fração (Fig. 11.A; Tabela 1 - Anexo III). O microzooplâncton foi o principal item consumido pelo mesozoplâncton (28,1%), seguido do seston (26,0%) e do litter (24,1%, Fig. 11.C; Tabela 1 - Anexo III). A dieta das larvas de chaoborídeos foi bastante diversificada (Fig. 11.E), mas os principais itens consumidos por estas larvas foram o micro (18,9%) e o mesozoplâncton (18,4%; Fig. 11.E; Tabela 1 - Anexo III).

Em contrapartida, na estação seca, a base da cadeia alimentar pelágica da lagoa Carioca foi constituída quase que inteiramente por recursos autóctones (Fig. 11.B, D e F). Nesta estação, o seston foi a principal fonte de carbono para o microzooplâncton (56,3%; Fig. 11.B; Tabela 1 - Anexo III) e a macrófita *Eleocharis interstincta* foi a segunda principal fonte de carbono para esta fração (32,2%; Fig. 11.B; Tabela 1 - Anexo III). O microzooplâncton foi o principal item alimentar consumido pelo mesozooplâncton (32,6%; Fig. 11.D; Tabela 1 - Anexo III) e pelas larvas de chaoborídeos (27,4%; Fig. 11.F; Tabela 1 - Anexo III). Além disso, o seston também foi um importante item consumido pelo mesozooplâncton (28,1%; Fig. 11.D; Tabela 1 - Anexo III) e pelas larvas de chaoborídeos (24,5%; Fig. 11.F; Tabela 1 - Anexo III) na estação seca.

Com exceção da macrófita *E. interstincta*, os recursos litorâneos foram pouco importantes para os consumidores planctônicos analisados. Além das modas das contribuições relativas do perifíton e das macrófitas aquáticas *Nymphaea caerulea* + *Nymphoides indica* terem sido muito baixas para as três frações do zooplâncton analisadas (< 2,5%) nas duas estações, os limites inferiores de probabilidade (95%) das contribuições destes recursos foram iguais à zero em todos os modelos (Tabela 1 - Anexo III), indicando que é possível que as contribuições destes recursos para todas as frações do zooplâncton sejam nulas. Apesar de ter sido a segunda fonte de carbono mais importante para o microzooplâncton na estação seca, a macrófita aquática *E. interstincta* também apresentou limites inferiores de probabilidade (95%) sempre iguais ou muito próximos a zero (Tabela 1 - Anexo III).

No geral, os modelos tiveram dificuldade em determinar as contribuições relativas das fontes consideradas. A extensão dos intervalos de confiança (Fig. 11; Tabela 1 - Anexo III) demonstram esta incerteza. Em ambas as estações, os modelos tiveram maior dificuldade em determinar as contribuições do seston, macrófita aquática *E. interstincta*, litter e microzooplâncton. Estas incertezas refletem o fato de as composições isotópicas de carbono dos consumidores serem mais negativas do que as fontes consideradas nos modelos e o fato de nem todas as fontes se diferenciarem isotopicamente entre si e de todos os consumidores (Tabelas 1-4 - Anexo I). Os maiores erros residuais dos modelos foram os associados ao carbono (Tabela 1 - Anexo III), indicando que a variação deste isótopo nos consumidores pode ser menos explicada pela dieta em si do que a variação no nitrogênio.

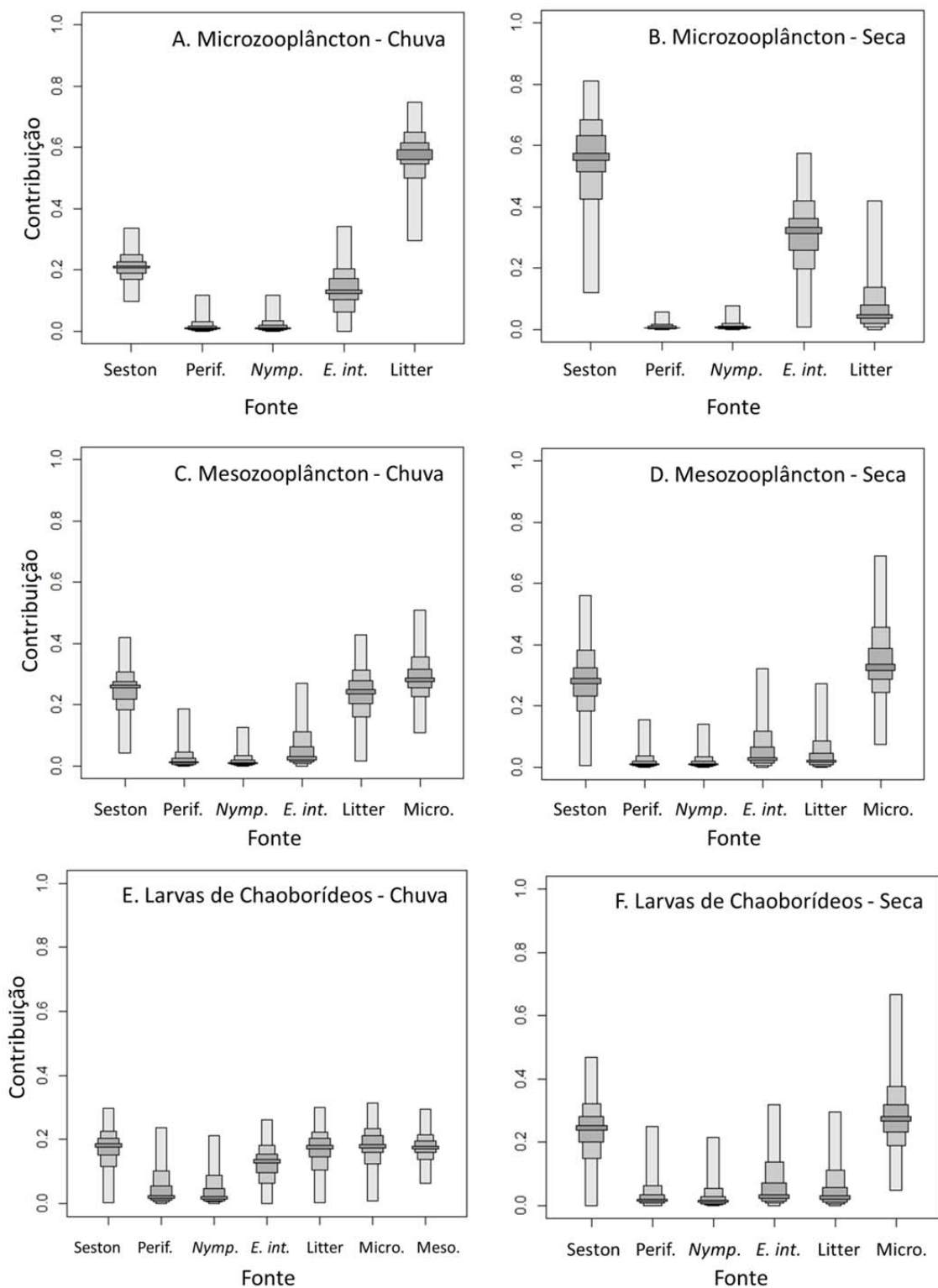


Figura 11. Contribuições relativas das fontes de carbono para as frações do zooplâncton na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG) estimadas por modelo de mistura Bayesiano com intervalos de probabilidade de 5, 25, 50 e 95%. Perif.: perifíton; *Nyp.*: macrófitas *Nymphaea caerulea* + *Nymphoides indica*; *E. int.*: macrófita *Eleocharis interstincta*; Micro.: microzooplâncton; Meso.: mesozooplâncton.

5. DISCUSSÃO

5.1. Caracterização física e química da água

Os perfis físicos e químicos obtidos na lagoa Carioca representam bem as duas estações amostradas. A coluna d'água da lagoa Carioca se mantém estratificada durante o período chuvoso (verão) e desestratifica por um curto período na estação seca (inverno), padrão que pode ser observado pelos perfis obtidos neste trabalho.

A formação de hipolímnio anóxico apenas na estação chuvosa se deve à estagnação da coluna d'água nesta estação e às elevadas taxas de respiração nesta camada. Na estação seca, a mistura vertical da coluna d'água permite que o oxigênio produzido pela produção primária nas camadas mais superiores se difunda pela coluna d'água fazendo com que o oxigênio chegue até as camadas mais inferiores.

Quanto ao pH, os valores mais elevados na camada superficial da coluna d'água durante a estação seca podem ter sido causados por uma menor concentração de carbono inorgânico dissolvido (CID) devido às elevadas taxas de produção primária nesta época. A resuspensão dos nutrientes do hipolímnio durante a desestratificação da coluna d'água na estação seca causa aumento das taxas de produção primária e, portanto, aumento do consumo de CID. O perfil de condutividade nesta estação reforça o fato de a mistura vertical da coluna d'água distribuir os nutrientes (íons) igualmente pela coluna d'água disponibilizando-os para assimilação pelas algas planctônicas e alimentando a produção primária.

Na estação chuvosa, o baixo pH a 6 m de profundidade sugere elevada concentração de CID e pode ser causado pela presença de bactérias metanotróficas aeróbias que se localizam no limite entre a camada oxigenada e a camada anóxica da coluna d'água, onde há disponibilidade de oxigênio e metano ao mesmo tempo (Carini et al. 2005). No processo de oxidação do metano por estas bactérias, o produto é o CO₂, logo a possível maior concentração deste gás a 6 m de profundidade pode ter sido causada pela presença destas bactérias. Diferentemente do observado na estação chuvosa, a condição da coluna d'água durante a estação seca não indica a presença de bactérias metanotróficas aeróbias numa determinada profundidade da coluna d'água. Nesta estação, a mistura vertical da água da lagoa deve distribuir estas bactérias por toda coluna d'água.

5.2. Caracterização isotópica

Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ obtidos para o seston da lagoa Carioca (-33,0 a -29,1‰) se enquadram na faixa de valores já observados para o fitoplâncton (-42 a -19‰; Finlay & Kendall 2007). Muitos fatores podem interagir para modificar a composição isotópica de carbono do fitoplâncton, como a disponibilidade de carbono inorgânico dissolvido (CID) na água, o $\delta^{13}\text{C}$ da forma de CID preferencialmente assimilada, a presença de diferentes vias fotossintéticas nas espécies de algas, além da resistência à difusão do CO_2 no meio aquático (Takahashi et al. 1990; Finlay 2001). Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ bastante negativos obtidos para o seston da lagoa Carioca - principalmente na estação seca - indicam que grande parte do CID assimilado pelo fitoplâncton durante a fotossíntese é originário de respiração e decomposição de matéria orgânica e que as algas não sofrem limitação por carbono nesta lagoa (O'Leary 1988; Hecky & Hesslein 1995).

Macrófitas aquáticas também apresentam valores de $\delta^{13}\text{C}$ altamente variáveis (-50 a -11‰; Keeley & Sandquist 1992) e os valores encontrados na lagoa Carioca (-32,2 a -24,5‰) estão dentro deste amplo intervalo. O perifiton da lagoa Carioca também apresentou valores de $\delta^{13}\text{C}$ (-26,9 a -18,4‰) dentro da faixa dos valores já observados em outros trabalhos (-47 a -8‰; Finlay & Kendall 2007). Em geral, fontes de carbono litorâneas são mais enriquecidas em ^{13}C do que fontes de carbono pelágicas e terrestres devido ao baixo fracionamento isotópico do carbono realizado por produtores primários litorâneos (France 1995). Este fracionamento reduzido se deve à baixa concentração de CID na camada limite no entorno de macrófitas aquáticas e do perifiton no habitat litorâneo, fazendo com que as fontes de carbono oriundas deste habitat sejam isotopicamente mais pesadas (France 1995; Hecky & Hesslein 1995; Post 2002). Entretanto, os produtores primários litorâneos da lagoa Carioca apresentaram $\delta^{13}\text{C}$ significativamente mais positivos que o seston apenas na estação seca (com exceção de *Eleocharis interstincta*) (Tabelas 1 e 3 – Anexo I), indicando que as macrófitas aquáticas e o perifiton desta lagoa devem sofrer com baixa concentração de CID em suas camadas limites apenas nesta estação.

Quanto ao $\delta^{15}\text{N}$, os valores obtidos para o seston, macrófitas aquáticas e perifiton da lagoa Carioca (-1,3 a 7,2‰) também estão dentro do esperado para algas e macrófitas aquáticas (-15 a +20‰; Finlay & Kendall 2007). A diferença significativa nos valores de $\delta^{15}\text{N}$ do seston entre as estações (Tabela 3) pode ser causada por mudanças nas fontes de nitrogênio inorgânico dissolvido (NID) assimiladas pelas algas. A proporção relativa de NH_4^+ e NO_3^- na coluna d'água depende das condições de oxi-redução, sendo NH_4^+ mais abundante em águas com baixas

concentrações de oxigênio dissolvido e NO_3^- mais abundante em águas bem oxigenadas. Sendo assim, na estação seca, a principal forma de NID assimilada pelas algas na lagoa Carioca deve ser NO_3^- devido à oxigenação completa da coluna d'água, enquanto na estação chuvosa, NH_4^+ também deve ser uma importante fonte de NID para estes produtores. A maior assimilação de NO_3^- pelas algas na estação seca deve reduzir os valores de $\delta^{15}\text{N}$ do seston, enquanto a assimilação de NH_4^+ na estação chuvosa deve elevar estes valores (McCusker et al. 1999). Além de mudanças nas fontes de NID assimiladas, alterações na composição de espécies do fitoplâncton também podem modificar o valor de $\delta^{15}\text{N}$ do seston (Vuorio et al. 2006). Diferentes taxa de algas fitoplanctônicas apresentam diferentes fracionamentos sobre o ^{15}N e, conseqüentemente, valores de $\delta^{15}\text{N}$ distintos.

O litter apresentou valores isotópicos de carbono e nitrogênio bastante similares entre as estações, demonstrando a maior estabilidade isotópica do ambiente terrestre em relação ao ambiente aquático. Os valores de $\delta^{13}\text{C}$ do litter confirmaram o fato de as plantas terrestres do entorno da lagoa Carioca possuírem majoritariamente o metabolismo C_3 . A diferença entre os valores de $\delta^{13}\text{C}$ do litter (-31,8 a -29,4‰) e o valor médio de $\delta^{13}\text{C}$ para as plantas C_3 (-27‰) indicam mudança na composição isotópica do carbono devido ao processo de decomposição (Finlay 2001). Ou ainda, esta diferença pode ser causada pela presença de microorganismos associados às folhas que não puderam ser separados para análise isotópica ou pela própria composição florística da mata do entorno.

A composição isotópica de carbono do sedimento da lagoa Carioca refletiu a integração das diversas fontes de matéria orgânica pela rede trófica aquática: seus valores de $\delta^{13}\text{C}$ foram bastante negativos e próximos aos valores de $\delta^{13}\text{C}$ dos consumidores analisados. Já os valores de $\delta^{15}\text{N}$, indicaram proporção representativa da fonte de matéria orgânica terrestre (litter) no sedimento (Tabela 3), sugerindo que apesar de não ser sempre a principal fonte de matéria orgânica para o zooplâncton (apenas na estação chuvosa), a matéria orgânica de origem terrestre é abundante na lagoa Carioca. Apesar do sedimento não ser considerado uma fonte de basal de carbono para o zooplâncton e por isso não ter sido incluído nos modelos de mistura para dieta do zooplâncton da lagoa Carioca, caracterizá-lo isotopicamente é muito importante. O sedimento de lagos reflete suas fontes de matéria orgânica (biota aquática e bacia de drenagem) (Meyers & Ishiwatari 1993) carregando, assim, informações importantes sobre o funcionamento destes ecossistemas. Além disso, as larvas de chaoborídeos nos últimos instares do desenvolvimento

(III e IV) realizam migração vertical diurna entre a água e o sedimento (Stahl 1966; Xie et al. 1998), o que faz com que a caracterização isotópica deste habitat seja de grande relevância para o estudo das relações tróficas entre as frações do zooplâncton.

No período das chuvas, alguns autores constataram que o aporte de material vegetal terrestre para os ecossistemas aquáticos pode elevar as taxas de respiração nestes ambientes reduzindo o valor de $\delta^{13}\text{C}$ do CO_2 dissolvido (Keeley & Sandquist 1992; Calheiros 2003). Se este CO_2 isotopicamente leve for assimilado pelos produtores primários, os baixos valores de $\delta^{13}\text{C}$ são transmitidos aos consumidores. No entanto, no presente estudo esta tendência não foi observada: a maioria dos produtores primários e consumidores apresentaram valores de $\delta^{13}\text{C}$ mais negativos na estação seca do que na estação chuvosa. Este fenômeno deve ser causado pela estratificação vertical da coluna d'água da lagoa Carioca durante a estação chuvosa, a qual impede que o CO_2 produzido pela respiração no hipolímnio da lagoa seja assimilado pelos produtores primários localizados na região iluminada da coluna d'água. Dessa forma, o CO_2 altamente empobrecido em ^{13}C proveniente de decomposição só é disponibilizado para os produtores primários e incorporado na cadeia alimentar aquática quando ocorre a mistura vertical da coluna d'água no inverno (estação seca), fazendo com que os valores mais negativos de $\delta^{13}\text{C}$ nos organismos ocorram na seca. Esta hipótese é reforçada pela possibilidade de que a proporção de CO_2 respiratório e isotopicamente leve aumente com a profundidade na coluna d'água estratificada da lagoa Carioca, como o observado por Quay et al. (1986) no lago Washington, EUA. Além disso, assim como no presente estudo, Zohary et al. (1994) também encontraram valores mais negativos de $\delta^{13}\text{C}$ no plâncton durante o período de mistura vertical da coluna d'água no lago Kinneret.

Além disso, o aumento da proporção de fitoplâncton no seston durante a estação seca é outro fator que pode causar redução no valor isotópico de carbono do seston. A mistura vertical da coluna d'água da lagoa Carioca promove aumento da produtividade primária fitoplanctônica na estação seca (PELD/UFMG relatórios técnicos; Barbosa & Tundisi 1980) devido à resuspensão de nutrientes estocados no hipolímnio durante a fase estratificada. Assim, na estação seca, a biomassa algal aumenta e a proporção de algas no seston também, podendo fazer com que este seja isotopicamente mais leve (del Giorgio & France 1996). Além disso, deve ocorrer redução na quantidade de detritos de origem terrestre no seston nesta estação devido ao menor aporte de

material alóctone para a lagoa no período seco, também contribuindo para a redução dos valores de $\delta^{13}\text{C}$ do seston.

5.3. Contribuições relativas das fontes

As contribuições relativas dos recursos pelágico, litorâneo e terrestre para a dieta do zooplâncton da lagoa Carioca variaram com a estação. O recurso terrestre (litter) foi a principal fonte de carbono na base da cadeia alimentar pelágica da lagoa Carioca durante a estação chuvosa, enquanto o recurso pelágico (seston) foi o mais importante na estação seca. Durante o período chuvoso, espera-se que o aporte de material vegetal alóctone para a lagoa seja maior e que por isso o consumo deste recurso pelo zooplâncton também seja maior nesta estação. Em contrapartida, na estação seca, a entrada de material alóctone é bastante reduzida e a mistura vertical da coluna d'água eleva as taxas de produção primária fitoplanctônica fazendo com que a disponibilidade do recurso pelágico aumente e este se torne o mais importante para o zooplâncton.

A baixa contribuição da maioria dos recursos litorâneos para o zooplâncton pelágico indica pequena conexão entre as redes tróficas pelágica e litorânea na lagoa Carioca, pelo menos nos níveis tróficos analisados. A contribuição representativa da macrófita *Eleocharis interstincta* para o microzooplâncton na estação seca pode estar associada à maior senescência desta macrófita nesta estação (observação visual). Como o zooplâncton não ingere diretamente partes da planta, mas sim carbono orgânico particulado (COP) ou dissolvido (COD) oriundo dela ou bactérias que utilizam estas fontes de carbono (cadeia detritívora), é possível que o carbono fixado por *E. interstincta* fique mais disponível para o zooplâncton quando a planta entra em senescência. Em contrapartida, não foi observada senescência das macrófitas *Nymphaea caerulea* e *Nymphoides indica*. Esta diferença pode estar relacionada com a forma biológica de cada espécie - *N. caerulea* e *N. indica* são flutuantes fixas enquanto *E. interstincta* é emergente (Pivari et al. 2011) - e a capacidade de cada uma de resistir à redução no nível da água da lagoa durante a estação seca. Dessa forma, é provável que as características de cada macrófita aquática e a sazonalidade definam a disponibilidade dos recursos litorâneos para a cadeia alimentar pelágica da lagoa Carioca.

Vários trabalhos também encontraram variação sazonal na dieta do zooplâncton lacustre (e.g. Grey et al. 2001; Taipale et al. 2008; Taipale et al. 2009; Rautio et al. 2011). Assim como no

presente estudo, Grey et al. (2001) e Rautio et al. (2011) encontraram que a dependência do zooplâncton nos recursos autóctones é maior no período de maior produção primária algal (verão no hemisfério norte), enquanto no inverno estes consumidores se tornam mais dependentes dos recursos alóctones. Assim, mudanças sazonais na disponibilidade de recursos para o zooplâncton parecem determinar a principal fonte de alimento utilizada por eles.

Diferentemente do hipotetizado, demonstrou-se que apesar da lagoa Carioca ser produtiva, seus consumidores planctônicos dependem não só de recursos autóctones, mas também de recursos alóctones. A principal fonte basal de carbono para os consumidores planctônicos da zona pelágica da lagoa Carioca parece variar sazonalmente em função do aporte de material vegetal terrestre trazido pelas chuvas e do padrão natural de produtividade primária fitoplanctônica da lagoa. Desta forma, a manutenção da floresta do entorno, bem como das dinâmicas naturais da lagoa são imprescindíveis para manutenção da integridade deste sistema e da vida aquática que o habita.

Se a floresta do entorno da lagoa Carioca fosse retirada, o aporte de litter para a lagoa seria interrompido enquanto a entrada de detritos aumentaria, causando redução da transparência da água e, conseqüentemente, diminuição da produtividade primária fitoplanctônica. Neste quadro, os consumidores aquáticos estariam sem as duas principais fontes basais de carbono e a vida aquática provavelmente não se manteria. Além disso, a demonstração da importância do recurso terrestre para a lagoa Carioca sugere que a substituição da mata nativa por *Eucalyptus* spp, como o observado em diversas lagoas localizadas no entorno do Parque Estadual do Rio Doce, pode afetar os consumidores aquáticos destes ecossistemas. As diferenças nutricionais e de decomposição entre o litter do eucalipto e o litter da mata nativa podem fazer com que os consumidores destas lagoas modifiquem sua dependência no recurso alóctone, podendo causar inclusive efeitos de cascata trófica. Por exemplo, na ausência de uma fonte de carbono terrestre adequada, as larvas de chaoborídeos podem exercer maior pressão de predação sobre o meso e microzooplâncton, já que o carbono alóctone serve de fonte de carbono complementar para estas larvas durante a estação chuvosa, como demonstrado.

Além de mudanças na cobertura do solo, outros fatores também podem afetar o equilíbrio das contribuições autóctones e alóctones para os consumidores aquáticos. Por exemplo, eventos extremos de chuva causados por mudanças climáticas podem aumentar a disponibilidade do recurso terrestre para estes consumidores, além de diminuir a disponibilidade do recurso pelágico

(fitoplâncton) através da redução da transparência da água. Elevações na temperatura média do ar podem impedir que ocorra desestratificação térmica da coluna d'água na estação seca causando redução da produtividade primária fitoplanctônica e da disponibilidade deste recurso nesta estação. Em contrapartida, a eutrofização das lagoas pode causar aumento da contribuição do recurso autóctone para os consumidores através do aumento da densidade de algas planctônicas. A introdução de espécies exóticas de peixes, problema comum nas lagoas do médio rio Doce, também pode alterar a dependência dos consumidores planctônicos nos recursos autóctones e alóctones através de efeitos de cascata trófica que se propaguem até a base da cadeia alimentar aquática.

Fontes de incerteza

Como visto, os consumidores planctônicos da lagoa Carioca mostraram composições isotópicas de carbono mais negativas do que a maioria das fontes potenciais amostradas, o que vai contra o fracionamento trófico normalmente utilizado de +1‰ para o carbono (DeNiro & Epstein 1978). As possíveis causas para este fato são diversas.

É possível que o zooplâncton se alimente de fontes de carbono bastante empobrecidas em ^{13}C que não foram amostradas, como por exemplo, bactérias metanotróficas (*methane oxidizing bacteria*, MOB) (e.g. Taipale et al. 2008; Jones & Grey 2011; Sanseverino et al. 2012). Estes organismos utilizam o metano como fonte de carbono, o qual é isotopicamente muito negativo ($\delta^{13}\text{C}$ tipicamente entre -60‰ e -80‰, Jones & Grey 2011). Um pequeno consumo de uma fonte altamente empobrecida em ^{13}C como as MOB já seria suficiente para causar valores de $\delta^{13}\text{C}$ negativos nos consumidores como os observados. Porém, diferentemente do $\delta^{13}\text{C}$, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das frações do zooplâncton não foram mais negativos que os valores de $\delta^{15}\text{N}$ das fontes potenciais. Logo, se o zooplâncton consome MOB na lagoa Carioca, o $\delta^{15}\text{N}$ destas bactérias não é negativo como o $\delta^{13}\text{C}$ (informação ainda não conhecida) ou um consumo indireto das MOB pelo zooplâncton faz com que os valores de $\delta^{15}\text{N}$ nos consumidores não sejam tão negativos quanto os valores de $\delta^{13}\text{C}$ (devido a sucessivos fracionamentos tróficos do nitrogênio). A presença de estratificação térmica na lagoa Carioca durante a maior parte do ano apoia a possibilidade do consumo de MOB pelos consumidores analisados, pois a presença de hipolímnio e sedimento anóxicos permite que ocorra produção de metano, fonte de carbono para estas bactérias (Jones & Grey 2011). Além disso, a mistura da coluna d'água na estação seca

deve estimular a oxidação bacteriana do metano produzido no hipolímnio durante a fase estratificada, fazendo com que a biomassa de MOB e o consumo das mesmas pelo zooplâncton aumentem e os valores de $\delta^{13}\text{C}$ destes consumidores diminuam nesta estação, como o observado no presente estudo (Grey et al. 2004; Harrod & Grey 2006; Kankaala et al. 2006a; Taipale et al. 2009).

Considerando-se a composição isotópica de carbono das MOB como -86‰ (Bastviken et al. 2003), esta fonte foi incluída no modelo de mistura para estimar sua contribuição potencial para o zooplâncton da lagoa Carioca. A contribuição relativa das MOB para as frações do zooplâncton variou entre 5 e 9% e os limites inferiores de probabilidade (95%) nunca foram iguais a 0 (mínimo: 2,7%). As larvas de chaoborídeos nos últimos instares do desenvolvimento apresentaram as maiores porcentagens de consumo de MOB com uma média de 8,8% entre as estações do ano. Isto deve ser explicado pela migração vertical diurna entre o sedimento e a água realizada por estas larvas (Stahl 1966; Xie et al. 1998), causando uma maior capacidade desta fração do zooplâncton em consumir MOB ao longo da coluna d'água do que o micro e mesozooplâncton – apesar de Bezerra-Neto et al. (2009) não terem verificado migração vertical diurna evidente nas larvas de chaoborídeos da lagoa Carioca em um dia de amostragem. Além disso, as contribuições relativas de MOB para as larvas de chaoborídeos e para o mesozooplâncton foram maiores na estação seca do que na estação chuvosa, reforçando a possibilidade do consumo de MOB pelo zooplâncton ser estimulado pela mistura vertical da coluna d'água (Taipale et al. 2009). Os valores estimados da contribuição relativa de MOB para o zooplâncton da lagoa Carioca são menores do que os encontrados por Bastviken et al. (2003), os quais estimaram uma contribuição de MOB para o zooplâncton entre 5 e 15%, sendo fitoplâncton ($\delta^{13}\text{C}$: -35‰) e MOB ($\delta^{13}\text{C}$: -86‰) as únicas fontes de carbono consideradas. Assim, é possível que o zooplâncton da lagoa Carioca assimile direta ou indiretamente pequenas, porém representativas, quantidades de carbono proveniente de bactérias metanotróficas (MOB).

No entanto, vários outros mecanismos além do consumo de MOB podem resultar em baixos valores de $\delta^{13}\text{C}$ no zooplâncton como os observados. Por exemplo, pode ser que o zooplâncton da lagoa Carioca se alimente preferencialmente ou realize digestão seletiva de grupos de algas específicos que são isotopicamente mais leves que outros (Pel et al. 2003). Também é possível que o $\delta^{13}\text{C}$ do fitoplâncton puro (*i.e.* sem detritos terrestres) seja mais negativo do que o seston e que o zooplâncton se alimente seletivamente da parte algal do seston. Além disso, mesmo que os

detritos sejam ingeridos, nem sempre eles são assimilados (del Giorgio & France 1996). O fato de o valor de $\delta^{13}\text{C}$ do seston da lagoa Carioca ter sido significativamente mais negativo na estação seca (quando a produtividade primária fitoplanctônica é maior e, conseqüentemente, a densidade algal também) do que na estação chuvosa reforça as possibilidades de consumo seletivo ou digestão seletiva de algas pelo zooplâncton. Além da diferença sazonal nas taxas de produção primária, a proporção de detritos terrestres no seston deve ser maior na estação chuvosa devido a um maior escoamento da bacia de drenagem, contribuindo para o aumento nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ do seston observados nesta estação. Assim, como a composição isotópica do seston na estação seca deve representar melhor a composição isotópica do fitoplâncton propriamente dito, estimou-se a contribuição potencial do seston para o zooplâncton da lagoa Carioca na estação chuvosa utilizando os valores isotópicos do seston da estação seca ($\delta^{13}\text{C}$: -32,6‰ e $\delta^{15}\text{N}$: 4,3‰) no modelo de mistura. Foi encontrado um aumento muito representativo da contribuição do seston para a dieta do micro e mesozooplâncton: para o microzooplâncton, a contribuição do seston na estação chuvosa aumentou de 21% para 43,8% e, para o mesozooplâncton, esta aumentou de 26,0% para 50,8%. Em contrapartida, para as larvas de chaoborídeos nos últimos instares do desenvolvimento (que apresentaram os valores mais negativos de $\delta^{13}\text{C}$) este aumento não foi representativo (de 17,7% para 18,8%). Assim, mesmo que este quadro seja verdadeiro, ele não justifica os valores muito negativos de $\delta^{13}\text{C}$ observados nas larvas de chaoborídeos nos últimos instares do desenvolvimento, nem os valores de $\delta^{13}\text{C}$ das frações do zooplâncton serem mais negativos que todas as fontes potenciais amostradas. Além disso, o fato das composições isotópicas de carbono das frações do zooplâncton se tornarem mais negativas com o aumento da posição trófica sugere que o consumo de fitoplâncton puro não deve ser a única causa dos baixos valores de $\delta^{13}\text{C}$ observados nestes consumidores.

Outro mecanismo alternativo que pode contribuir para baixos valores de $\delta^{13}\text{C}$ em consumidores é a presença de lipídios em seus tecidos. Lipídios são isotopicamente mais leves que os materiais a partir dos quais eles são sintetizados (DeNiro & Epstein 1977) e o acúmulo de grandes quantidades de lipídios pelo zooplâncton pode alterar a sua composição isotópica de carbono (Kling et al. 1992).

É possível ainda que haja fracionamento negativo do carbono nos consumidores analisados. Num trabalho de meta-análise, McCutchan et al. 2003 observaram que fracionamentos tróficos negativos para o carbono não são incomuns.

O empobrecimento de ^{13}C no zooplâncton parece ser uma característica geral em lagos (del Giorgio & France 1996). Além do zooplâncton da lagoa Carioca, vários estudos já registraram valores de $\delta^{13}\text{C}$ do zooplâncton mais negativos do que fontes potenciais (*e.g.* Bunn & Boon 1993; del Giorgio & France 1996; Bastviken et al. 2003; Calheiros 2003; Kankaala et al. 2006b; Zigah et al. 2012). Como visto, as possíveis causas para este fenômeno são diversas, mas cada vez mais a importância de fontes de carbono derivadas do metano tem sido atribuída a este fenômeno, principalmente em lagos com estratificação acentuada onde a interface entre as camadas óxica e anóxica é alcançável pelos consumidores (Jones & Grey 2011).

5.4. Posições tróficas

A estrutura da cadeia alimentar planctônica da lagoa Carioca variou com a estação amostrada. Na estação chuvosa, as frações do zooplâncton ocuparam três posições tróficas distintas, enquanto na estação seca apenas duas posições tróficas foram encontradas. Os incrementos observados nas posições tróficas do microzooplâncton às larvas de chaoborídeos nos últimos instares do desenvolvimento vão de acordo com o esperado, já que o microzooplâncton (rotíferos e Copepoda Cyclopoida jovens) é predominantemente herbívoro, o mesozoplâncton (Copepoda Cyclopoida adultos e larvas de chaoborídeos nos primeiros instares do desenvolvimento) é herbívoro e carnívoro, e as larvas de chaoborídeos nos últimos instares do desenvolvimento são predominantemente carnívoras.

Como as diferenças entre as posições tróficas das frações do zooplâncton nem sempre foram iguais ou maiores que 1 (*e.g.* diferença entre as posições tróficas médias das larvas de chaoborídeos e do mesozoplâncton na estação chuvosa: 0,3), cada fração do zooplâncton não ocupou um nível trófico exclusivo. Além disso, valores não inteiros de posição trófica, como os encontrados para as frações do zooplâncton da lagoa Carioca, indicam alimentação em diferentes níveis tróficos (*i.e.* onivoria) (McCutchan et al. 2003; Vander Zanden et al. 1997). Assim, as dietas das frações do zooplâncton desta lagoa são constituídas por proporções distintas de diferentes níveis tróficos, mas não exclusivamente de níveis tróficos distintos. A lagoa Carioca não é uma exceção entre os ecossistemas aquáticos, já que um elevado grau de onivoria parece ser uma característica geral das redes tróficas aquáticas (Havens et al. 1996).

Apesar de apresentarem valores de $\delta^{15}\text{N}$ estatisticamente iguais entre as estações, o mesozoplâncton e as larvas de chaoborídeos apresentaram posições tróficas mais baixas na

estação chuvosa do que na estação seca devido aos valores mais elevados de $\delta^{15}\text{N}$ na base da cadeia alimentar (microzooplâncton) na estação chuvosa. Esta redução na posição trófica durante a estação chuvosa indica maior ingestão de outros itens alimentares com $\delta^{15}\text{N}$ menores que o microzooplâncton (*e.g.* litter) pelo mesozooplâncton e pelas larvas de chaoborídeos nesta estação. Isto foi confirmado pelos resultados dos modelos de mistura (Fig. 11.C-F).

Pode-se considerar que na estação chuvosa as larvas de chaoborídeos foram os predadores de topo da cadeia alimentar planctônica da lagoa Carioca por terem apresentado posição trófica significativamente maior que as outras frações nesta estação. Porém, isso não significa que as larvas de chaoborídeos não se alimentem em diferentes níveis tróficos (*i.e.* sejam onívoras), como já relatado por outros autores (Moore et al. 1994; Arcifa 2000) e demonstrado pelos resultados dos modelos de mistura neste trabalho. Já na estação seca, as larvas de chaoborídeos e o mesozooplâncton ocuparam a posição de topo juntos. Nesta estação, a dieta das larvas de chaoborídeos foi bastante similar à do mesozooplâncton (Fig. 11.D e F) com um consumo significativo de seston pelas larvas de chaoborídeos nos últimos instares do desenvolvimento provavelmente devido à maior disponibilidade de fitoplâncton nesta estação.

A posição de topo das larvas de chaoborídeos na cadeia alimentar planctônica da lagoa Carioca indica a presença de possíveis alterações decorrentes da introdução de espécies exóticas de peixes. Acredita-se que a introdução de espécies exóticas de peixes piscívoros como o tucunaré (*Cichla kelberi*) e o apaiari (*Astronotus cf. ocellatus*) na lagoa Carioca desde a década de 1970 (Godinho et al. 1994) tenha reduzido a densidade de peixes planctívoros nesta lagoa e feito com que as larvas de chaoborídeos assumissem o papel de predadores de topo na cadeia alimentar planctônica. Os resultados encontrados neste trabalho apoiam esta hipótese, porém não são suficientes para afirmar que as larvas de chaoborídeos são os únicos consumidores no topo da cadeia alimentar planctônica da lagoa Carioca. Para isso, o $\delta^{15}\text{N}$ de toda a rede trófica deveria ser avaliado, sendo assim possível afirmar a posição trófica dos outros consumidores, inclusive peixes.

6. CONCLUSÃO

A principal fonte de carbono sustentando os consumidores planctônicos da lagoa Carioca variou entre as estações, assim como a estrutura da cadeia alimentar planctônica da zona pelágica desta lagoa (Fig. 12). Dessa forma, tanto a principal fonte basal de carbono quanto a estrutura da

cadeia alimentar planctônica da lagoa Carioca parecem ser governadas pelo regime de chuvas e pelo padrão sazonal de produtividade primária fitoplanctônica, os quais causam mudanças na disponibilidade das fontes basais de carbono para os consumidores aquáticos.

O presente estudo explicita a complexidade da lagoa Carioca e a importância da conexão entre os habitats aquático, terrestre e litorâneo para manutenção deste sistema. Como demonstrado, apesar de ser uma lagoa produtiva, o zooplâncton da lagoa Carioca - e toda cadeia trófica que depende dele - depende tanto de fontes de carbono oriundas do ambiente aquático quanto do ambiente terrestre. Este fato tem implicações muito importantes para a conservação deste sistema e dos lagos do médio rio Doce em geral. Fica clara a necessidade de manutenção da Mata Atlântica nas bacias das lagoas, a qual provém recursos indispensáveis para a manutenção da vida aquática. Da mesma forma, fica evidenciada a importância da manutenção da dinâmica natural de produtividade primária fitoplanctônica das lagoas, padrão chave na regulação da disponibilidade de recursos autóctones para o zooplâncton. Assim, impactos que alterem a cobertura vegetal natural ou as dinâmicas sazonais das lagoas, como mudanças no uso da terra, mudanças climáticas, eutrofização e introdução de espécies exóticas, são ameaças à conservação dos ecossistemas aquáticos do médio rio Doce e devem ser considerados em programas futuros de conservação, especialmente no caso das lagoas situadas fora da área de preservação.

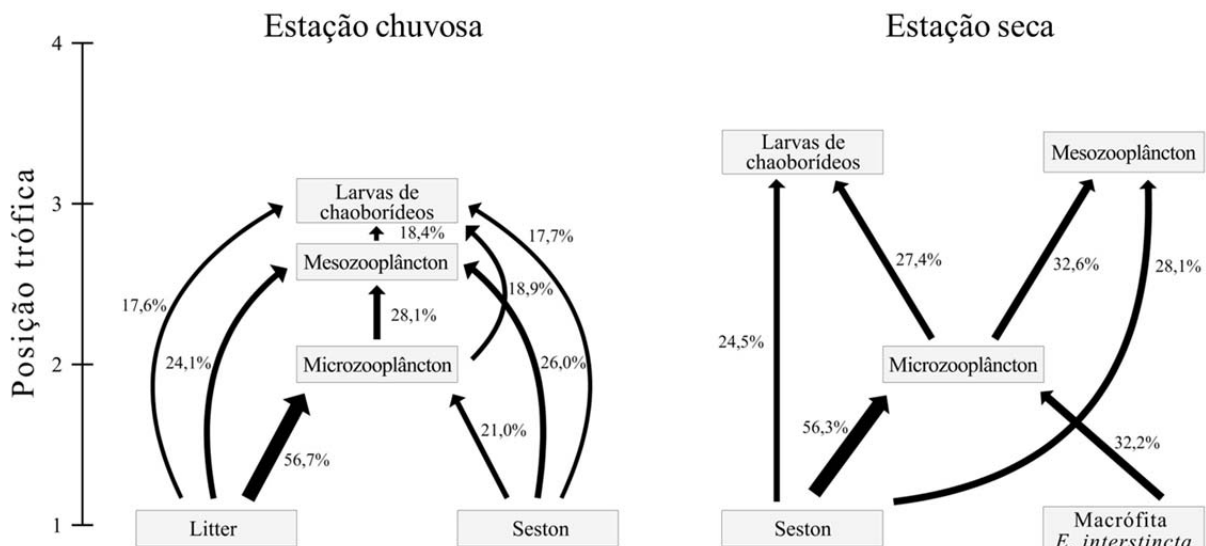


Figura 12. Esquema da cadeia alimentar planctônica da lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) na estação chuvosa de 2012 e seca de 2013. Valores associados às setas são as modas das contribuições relativas estimadas por modelo de mistura Bayesiano. Apenas as principais fontes de carbono (contribuição relativa > 15%) foram representadas.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arcifa, M.S. 2000. Feeding habits of Chaoboridae larvae in a tropical Brazilian reservoir. *Braz. J. Biol.* **60**(4): 591-597.
- Barbosa, F.A.R., Bezerra-Neto, J.F. & Barbosa, P.M. 2011. Emissão e ciclagem de CO₂ em lagos do Médio Rio Doce, Minas Gerais. Relatório Técnico-Científico Final. MCT/CNPq.
- Barbosa, F.A.R., Esteves, F.A. & Tundisi, J.G. 1982. Limnological studies at Eastern Brazil (Rio Doce Valley). II. Chemical composition and nutritional quality of the forest litter. *Trop. Ecol.* **23**(1): 155-164.
- Barbosa, F.A.R. & Padisák, J. 2002. The forgotten lake stratification pattern: atelomixis, and its ecological importance. *Verh. Internat. Verein Limnol.* **28**: 1385-1395.
- Barbosa, F.A.R. & Tundisi, J.G. 1980. Primary production of phytoplankton and environmental characteristics of a shallow quaternary lake at Eastern Brazil. *Arch. Hydrobiol.* **90**: 139-161.
- Barbosa, L.G., Barbosa, F.A.R., Araujo, G.J.M. & Bicudo, C.E.M. 2013. The dominance of desmids in tropical monomictic lakes (SE Brazil). *Limnetica* **32**(1): 71-86.
- Barros, C.F.A., Santos, A.M.M. & Barbosa, F.A.R. 2013. Phytoplankton diversity in the middle Rio Doce lake system of southeastern Brazil. *Acta Bot. Bras.* **27**(2): 327-346.
- Bastviken, D., Ejlertsson, J., Sundh, I. & Tranvik, L. 2003. Methane as a source of carbon and energy for lake pelagic food webs. *Ecology* **84**(4): 969-981.
- Berggren, M., Ström, L., Laudon, H., Karlsson, J., Jansson, A., Giesler, R., Bergström, A.-K. & Jansson, M. 2010. Lake secondary production fueled by rapid transfer of low molecular weight organic carbon from terrestrial sources to aquatic consumers. *Ecol. Lett.* **13**: 870-880.
- Bezerra-Neto, J. 2007. Migração vertical diária e cascata trófica em corpos aquáticos tropicais: influência da larva do díptero Chaoborus. Tese de Doutorado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre - Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 153p.
- Bezerra-Neto, J.F., Brighenti, L.S. & Pinto-Coelho, R.M. 2010. A new morphometric study of Carioca Lake, Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais State, Brazil. *Acta Scient. Biol. Sci.* **32**: 49-54.
- Bezerra-Neto, J.F., Mello, N.A.S.T., Maia-Barbosa, P.M. & Pinto-Coelho, R.M. 2009. The role of predation in the diel vertical migration of zooplankton in two tropical freshwater ecosystems. *Acta Limnol. Bras.* **21**(1): 45-56.

- Boecklen, W.J., Yarnes, C.T., Cook, B.A. & James, A.C. 2011. On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **42**: 411-440.
- Brett, M.T., Kainz, M.J., Taipale, S.J., Seshan, H. 2009. Phytoplankton, not allochthonous carbon, sustain herbivorous zooplankton production. *PNAS* **106**(50): 21197-21201.
- Brito, F.R.A., Oliveira, A.M.H.C. & Junqueira, A.C. 1997. A ocupação e a devastação da Mata Atlântica. In: Paula, J.A. (ed) Biodiversidade, População e Economia: uma região de Mata Atlântica. PADCT-CIAMB/CEDEPLAR-ECMVS/UFMG, Rona Editora: Belo Horizonte, 49-89p.
- Bunn, S.E. & Boon, P.I. 1993. What sources of organic carbon drive food webs in billabongs? A study based on stable isotope analysis. *Oecologia* **96**: 85-94.
- Calheiros, D.F. 2003. Influência do pulso de inundação na composição isotópica ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$) das fontes primárias de energia na planície de inundação do rio Paraguai (Pantanal - MS). Tese de Doutorado em Ciências, Área de Concentração: Energia Nuclear na Agricultura. Universidade de São Paulo, Piracicaba, 163p.
- Caraco N.F. & Cole J.J. 2004. When terrestrial organic matter is sent down the river: the importance of allochthonous carbon inputs to the metabolism of lakes and rivers. In: Polis, G.A., Power, M.E. & Huxel, G.R. (eds) *Food Webs at the Landscape Level*. University of Chicago Press: Chicago, 301–316p.
- Carini, S., Bano, N., LeCleir, G. & Joye, S.B. 2005. Aerobic methane oxidation and methanotroph community composition during seasonal stratification in Mono Lake, California (USA). *Environ. Microbiol.* **7**: 1127-1138.
- Carpenter, S.R., Cole, J.J., Pace, M.L., Van de Bogert, M., Bade, D.L., Bastviken, D., Gille, C.M., Hodgson, J.R., Kitchell, J.F. & Kritzberg, E.M. 2005. Ecosystem subsidies: terrestrial support of aquatic food webs from ^{13}C addition to contrasting lakes. *Ecology* **86**(10): 2737-2750.
- Caut, S., Angulo, E. & Courchamp, F. 2009. Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *J. Appl. Ecol.* **46**: 443-453.
- Cazzanelli, M., Forsström, L., Rautio, M., Michelsen, A. & Christoffersen, K.S. 2012. Benthic resources are the key to *Daphnia middendorffiana* survival in a high arctic pond. *Fresh. Biol.* **57**: 541-551.

- Coffin, R.B., Fry, B., Peterson, B.J. & Wright, R.T. 1989. Carbon isotopic compositions of estuarine bacteria. *Limnol. Oceanogr.* **34**(7): 1305-1310.
- Cole, J.J., Carpenter, S.R., Kitchell, J., Pace, M.L., Solomon, C.T. & Weidel, B. 2011. Strong evidence for terrestrial support of zooplankton in small lakes based on stable isotopes of carbon, nitrogen and hydrogen. *PNAS* **108**(5): 1975-1980.
- del Giorgio, P.A. & France, R.L. 1996. Ecosystem-specific patterns in the relationship between zooplankton and POM or microplankton $\delta^{13}\text{C}$. *Limnol. Oceanogr.* **41**(2): 359-365.
- DeNiro M. & Epstein S. 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* **197**: 261–263.
- DeNiro, M.J. & Epstein, S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* **42**: 495–506.
- DeNiro, M.J. & Epstein, S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* **45**: 341–351.
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R. & Hubick, K.T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Phys.* **40**: 503-537.
- Finlay, J.C. 2001. Stable-carbon-isotope ratios of river biota: implications for energy flow in lotic food webs. *Ecology* **82**(4): 1052-1064.
- Finlay, J.C. & Kendall, C. 2007. Stable isotope tracing of temporal and spatial variability in organic matter sources to freshwater ecosystems. In: Michener, R. & Lajtha, K. (eds) *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Publishing: Oxford, UK. 283-333p.
- France, R.L. 1995. Differentiation between pelagic and littoral food webs in lakes using carbon isotopes. *Limnol. Oceanogr.* **40**:1310-1313.
- Fry, B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer: New York, US. 308p.
- Godinho, A.L., Fonseca, M.T. & Araújo, L.M. 1994. The ecology of predator fish introductions: the case of Rio Doce Valley lakes. In: Pinto-Coelho, R.M., Giani, A. & Von Sperling, M. (eds) *Ecology and Human Impact on Lakes and Reservoirs in Minas Gerais with special reference to future development and management strategies*. SEGRAC: Belo Horizonte, 77–83p.
- Grey, J., Jones, R.I. & Sleep, D. 2000. Stable isotopes analysis of the origins of zooplankton carbon in lakes of differing trophic state. *Oecologia* **123**: 232-240.

- Grey, J., Jones, R.I. & Sleep, D. 2001. Seasonal changes in the importance of the source of organic matter to the diet of zooplankton in Loch Ness, as indicated by stable isotope analysis. *Limnol. Oceanogr.* **46**(3): 505-513.
- Grey, J., Kelly, A., Ward, S., Sommerwerk, N. & Jones, R.I. 2004. Seasonal changes in the stable isotope values of lake-dwelling chironomid larvae in relation to feeding and life cycle variability. *Fresh. Biol.* **49**: 681-689.
- Harrod C. & Grey J. 2006. Isotopic variation complicates analysis of trophic relations within the fish community of Plußsee: a small, deep, stratifying lake. *Arch. Hydrobiol.* **167**: 281–299.
- Havens, K.E., Bull, L.A., Warren, G.L., Crisman, T.L., Philips, E.J. & Smith, J.P. 1996. Food web structure in a subtropical lake ecosystem. *Oikos* **75**(1): 20-32.
- Hecky, R.E. & Hesslein, R.H. 1995. Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **14**(4): 631-653.
- Hopkins, J.B. III & Ferguson, J.M. 2012. Estimating the diets of animals using stable isotopes and a comprehensive Bayesian mixing model. *PLoS ONE* **7**(1): e28478. doi:10.1371/journal.pone.0028478.
- Hullar, M.A.J., Fry, B., Peterson, B.J. & Wright, R.T. 1996. Microbial utilization of estuarine dissolved organic carbon: a stable isotope tracer approach tested by mass balance. *Appl. Environ. Microb.* **62**(7): 2489-2493.
- Jones, R.I. & Grey, J. 2011. Biogenic methane in freshwater food webs. *Fresh. Biol.* **56**: 213-229.
- Kankaala, P., Huotari, J., Peltomaa, E., Saloranta, T. & Ojala, A. 2006a. Methanotrophic activity in relation to methane efflux and total heterotrophic bacterial production in a stratified, humic, boreal lake. *Limnol. Oceanogr.* **51**(2): 1195-1204.
- Kankaala, P., Taipale, S., Grey, J., Sonninen, E., Arvola, L., & Jones, R.I. 2006b. Experimental $\delta^{13}\text{C}$ evidence for a contribution of methane to pelagic food webs in lakes. *Limnol. Oceanogr.* **51**(6): 2821-2827.
- Keeley, J.E. & Sandquist, D.R. 1992. Carbon: freshwater plants. *Plant Cell Environ.* **15**(9): 1021-1035.
- Kling, G.W., Fry, B. & O'brien, W.J. 1992. Stable isotopes and planktonic trophic structure in Arctic lakes. *Ecology* **73**: 561–566.

- Layman, C.A., Araujo, M.S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C.M., Harrison, E., Jud, Z.R., Matich, P., Rosenblatt, A.E., Vaudo, J.J., Yeager, L.A., Post, D.M. & Bearhop, S. 2011. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol. Rev.* **87**(3): 545-562.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* **23**(4): 399-418.
- Marques, M.M. & Barbosa, F.A.R. 2002. Áreas prioritárias para a conservação da diversidade aquática no trecho médio da bacia do Rio Doce, MG. *Naturalia* **27**: 211– 229.
- McCusker, E.M., Ostrom, P.H., Ostrom, N.E., Jeremiason, J.D. & Baker, J.E. 1999. Seasonal variation in the biogeochemical cycling of seston in Grand Traverse Bay, Lake Michigan. *Org. Geochem.* **30**: 1543-1557.
- McCutchan, J.H.Jr, Lewis, W.M., Kendall, C. & McGrath, C.C. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* **102**: 378–390.
- Meyers, P.A. & Ishiwatari, R. 1993. Lacustrine organic geochemistry – an overview of indicators of organic matter sources and diagenesis in lake sediments. *Org. Geochem.* **20**(7): 867-900.
- Modéran, J., David, V., Bouvais, P., Richard, P. & Fichet, D. 2012. Organic matter exploitation in a highly turbid environment: planktonic food web in the Charente estuary, France. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **98**: 126-137.
- Moore, M.V. 1988. Differential use of food resources by the instars of *Chaoborus punctipennis*. *Fresh. Biol.* **19**(2): 249-268. doi: 10.1111/j.1365-2427.1988.tb00346.x
- Moore, M.V., Yan, N.D. & Pawson, T. 1994. Omnivory of the larval phantom midge (*Chaoborus* spp.) and its potential significance for freshwater planktonic food webs. *Can. J. Zoolog.* **72**: 2055-2065.
- Morin, P. J. 2011. *Community Ecology*. 2nd ed. Wiley-Blackwell: Oxford, UK, 417p.
- O’leary, M.O. 1988. Carbon isotopes in photosynthesis - Fractionation techniques may reveal new aspects of carbon dynamics in plants. *BioScience* **38**(5): 328-336.
- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., Hodgson, J.R., Van de Bogert, M.C., Bade, D.L., Kritzberg, E.S. & Bastviken, D. 2004. Whole-lake carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature* **427**: 240-243.
- Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S. & Jackson, A.L. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PlosOne* **5**(3): e9672.

- Pel, R., Hoogveld, H. & Floris, V. 2003. Using the hidden isotopic heterogeneity in phyto-and zooplankton to unmask disparity in trophic carbon transfer. *Limnol. Oceanogr.* **48**(6): 2200-2207.
- Peterson, B. & Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 293–320.
- Phillips, D.L. & Koch, P.L. 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia* **130**: 114-125.
- Phillips, D.L., Newsome, S.D. & Gregg, J.W. 2005. Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia* **144**: 520-527.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H. & Cohen, J.E. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* **360**: 669-674.
- Pivari, M.O.D. 2011. Inventário e sucessão das plantas aquáticas do sistema lacustre do vale do Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. Tese de Doutorado em Biologia Vegetal. Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- Pivari, M.O., Oliveira, V.B., Costa, F.M., Ferreira, R.M. & Salino, A. 2011. Macrófitas aquáticas do sistema lacustre do Vale do Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* **62**(4): 759-770.
- Polis, G.A., Anderson, W.B. & Holt, R.D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **28**: 289–316.
- Polis, G.A., Holt, R.D., Menge, B.A. & Winemiller, K.O. 1995. Time, space, and life history: influences on food webs. In: Polis, G.A. & Winemiller, K.O. (eds) *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman and Hall: New York, 435–460p.
- Polis, G.A. & Strong, D.R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *Am. Nat.* **147**(5): 813-846.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* **83**(3): 703-718.
- Quay, P.D., Emerson, S.R., Quay, B.M. & Devol, A.H. 1986. The carbon cycle for Lake Washington - a stable isotope study. *Limnol. Oceanogr.* **31**(3): 596-611.
- R Development Core Team. 2013. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Disponível em <<http://www.r-project.org/>>. Acesso em outubro de 2013.

- Ramsar website <<http://www.ramsar.org>> Acesso em 8 de abril de 2013.
- Rautio, M., Mariash, H. & Forsström, L. 2011. Seasonal shifts between autochthonous and allochthonous carbon contributions to zooplankton diets in a subarctic lake. *Limnol. Oceanogr.* **56**(4): 1513-1524.
- Reis, P.C.J. & Barbosa, F.A.R. 2014. Diurnal sampling reveals significant variation in CO₂ emission in a tropical productive lake. *Braz. J. Biol.* **74** (*in press*).
- Saijo, Y. & Tundisi, J. G. 1985. Limnological studies in Central Brazil Rio Doce Valley Lakes and Pantanal Wetland. 1st Report, Water Research Institute, Nagoya University, 201p.
- Sanseverino, A.M., Bastviken, D., Sundh, I., Pickova, J. & Enrich-Prast, A. 2012. Methane carbon supports aquatic food webs to the fish level. *PlosOne* **7**(8): e42723.
- Schindler, D.E., Carpenter, S.R., Cottingham, K.L., He, X., Hodgson, J.R., Kitchell, J.F., Soranno, P.A. 1996. Food web structure and littoral zone coupling to pelagic trophic cascades. In: Polis, G.A. & Winemiller, K.O. (eds) *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. Chapman and Hall: New York, 96–105p.
- Schindler, D.E. & Lubetkin, S.C. 2004. Using Stable Isotopes to Quantify Material Transport in Food Webs. In: Polis, G.A., Power, M.E. & Huxel, G.R. (eds) *Food Webs at the Landscape Level*. University of Chicago Press: Chicago, 25-42p.
- Schindler, D.E. & Scheuerell, M.D. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos* **98**: 177–189.
- Solomon, C.T., Carpenter, S.R., Clayton, M.K., Cole, J.J., Coloso, J.J., Pace, M.L., Vander Zanden, M.J. & Weidel, B.C. 2011. Terrestrial, benthic and pelagic resource use in lakes: results from a three-isotope Bayesian mixing model. *Ecology* **92**(5): 1115-1125.
- Stahl, J.B. 1966. The ecology of *Chaoborus* in Myers Lake, Indiana. *Limnol. Oceanogr.*, **11**: 177-183.
- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.
- Straskraba, M. 1964. Preliminary results of a new method for the quantitative sorting of freshwater net plankton into main groups. *Limnol. Oceanogr.*, **9**: 268-270.
- Taipale, S., Kankaala, P., Tirola, M. & Jones, R.I. 2008. Whole-lake dissolved inorganic ¹³C additions reveal seasonal shifts in zooplankton diet. *Ecology* **89**(2): 463-474.

- Taipale, S., Kankaala, P., Hämäläinen, H. & Jones, R.I. 2009. Seasonal shifts in the diet of lake zooplankton revealed by phospholipid fatty acid analysis. *Fresh. Biol.* **54**(1): 90-104.
- Takahashi, K., Yoshioka, T., Wada, E. & Sakamoto, M. 1990. Temporal variations in carbon isotope ratio of phytoplankton in an eutrophic lake. *J. Plankton Res.* **12**: 799-808.
- Thompson, R.M., Dunne, J.A. & Woodward, G. 2012. Freshwater food webs: towards a more fundamental and understanding of biodiversity and community dynamics. *Fresh. Biol.* **57**: 1329-1341.
- Tieszen, L.L., Boutton, T.W., Tesdahl, K.G. & Slade, N.A. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* **57**: 32-37.
- Tundisi, J.G. & Tundisi, T.M. 2008. *Limnologia. Oficina de Textos: São Paulo.* 631p.
- Vander Zanden, M.J., Cabana, G. & Rasmussen, J.B. 1997. Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**(5): 1142-1158.
- Vander Zanden, M.J. & Rasmussen, J.B. 1999. Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* **80**(4): 1395-1404.
- Vander Zanden, M.J., Vadeboncoeur, Y. & Chandra, S. 2011. Fish reliance on littoral-benthic resources and the distribution of primary production in lakes. *Ecosystems* **14**: 894-903.
- Vanderklift, M.A. & Ponsard, S. 2003. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* **136**: 169-182.
- Vuorio, K., Meili, M. & Sarvala, J. 2006. Taxon-specific variation in the stable isotopic signatures ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of lake phytoplankton. *Fresh. Biol.* **51**: 807-822.
- Xie, P., Iwakuma, T. & Fujii, K. 1998. Studies on the biology of *Chaoborus flavicans* (Meigen) (Diptera: Chaoboridae) in a fish-free eutrophic pond, Japan. *Hydrobiologia*, **368**: 83-90.
- Wetzel, R.G. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*, 3rd edn. Academic Press: San Diego. 1006p.
- Zigah, P.K., Minor, E.C., Werne, J.P. & Leigh McCallister, S. 2012. An isotopic ($\Delta^{14}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$) investigation of the composition of particulate organic matter and zooplankton food sources in Lake Superior and across a size-gradient of aquatic systems. *Biogeosciences* **9**: 3663–3678.

Zohary, T., Erez, J., Gophen, M., Berman-Frank, I. & Stiller, M. 1994. Seasonality of stable carbon isotopes within the pelagic food web of Lake Kinneret. *Limnol. Oceanogr.* **39**(5): 1030-1043.

ANEXO I

Tabela 1. Resultado do teste Kruskal-Wallis para os valores de $\delta^{13}\text{C}$ dos compartimentos analisados na estação chuvosa na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil). Microzoo.: microzooplâncton; Mesozoo.: mesozooplâncton; Chaob.: larvas de chaoborídeos nos últimos instares do desenvolvimento; *Nymph.*: *Nymphaea caerulea* + *Nymphoides indica*; *E. interstincta*: macrófita *Eleocharis interstincta*; Sedim.: sedimento. Valores em negrito indicam diferença significativa ($p < 0,05$).

	Seston	Microzoo.	Perifíton	Mesozoo.	Chaob.	<i>Nymph.</i>	<i>E. interstincta</i>	Litter	Sedim.
Seston	1								
Microzoo.	1	1							
Perifíton	1	0,05	1						
Mesozoo.	0,04	1	<0,001	1					
Chaob.	<0,001	0,07	0	1	1				
<i>Nymph.</i>	1	0,66	1	0,01	<0,001	1			
<i>E. interstincta</i>	1	1	1	0,51	0,01	1	1		
Litter	1	1	0,01	1	0,34	0,26	1	1	
Sedim.	<0,001	0,33	0	1	1	<0,001	0,04	1	1

Tabela 2. Resultado do teste Kruskal-Wallis para os valores de $\delta^{15}\text{N}$ dos compartimentos analisados na estação chuvosa na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil). Microzoo.: microzooplâncton; Mesozoo.: mesozooplâncton; Chaob.: larvas de chaoborídeos nos últimos instares do desenvolvimento; *Nymph.*: *Nymphaea caerulea* + *Nymphoides indica*; *E. interstincta*: macrófita *Eleocharis interstincta*; Sedim.: sedimento. Valores em negrito indicam diferença significativa ($p < 0,05$).

	Seston	Microzoo.	Perifíton	Mesozoo.	Chaob.	<i>Nymph.</i>	<i>E. interstincta</i>	Litter	Sedim.
Seston	1								
Microzoo.	1	1							
Perifíton	1	1	1						
Mesozoo.	1	1	0,03	1					
Chaob.	1	1	0,01	1	1				
<i>Nymph.</i>	0,08	0,09	1	<0,001	<0,001	1			
<i>E. interstincta</i>	0,12	0,13	1	<0,001	<0,001	1	1		
Litter	0,05	0,06	1	<0,001	<0,001	1	1	1	
Sedim.	0,01	0,02	1	<0,001	<0,001	1	1	1	1

Tabela 3. Resultado do teste Kruskal-Wallis para os valores de $\delta^{13}\text{C}$ dos compartimentos analisados na estação seca na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil). Microzoo.: microzooplâncton; Mesozoo.: mesozooplâncton; Chaob.: larvas de chaoborídeos nos últimos instares do desenvolvimento; *Nymph.*: *Nymphaea caerulea* + *Nymphoides indica*; *E. interstincta*: macrófita *Eleocharis interstincta*; Sedim.: sedimento. Valores em negrito indicam diferença significativa ($p < 0,05$).

	Seston	Microzoo.	Perifiton	Mesozoo.	Chaob.	<i>Nymph.</i>	<i>E. interstincta</i>	Litter	Sedim.
Seston	1								
Microzoo.	1	1							
Perifiton	<0,001	0,01	1						
Mesozoo.	1	1	<0,001	1					
Chaob.	1	0,09	0	1	1				
<i>Nymph.</i>	0,01	0,28	1	0,02	<0,001	1			
<i>E. interstincta</i>	1	1	1	1	0,01	1	1		
Litter	0,05	1	1	0,12	<0,001	1	1	1	
Sedim.	1	1	<0,001	1	0,14	0,20	1	1	1

Tabela 4. Resultado do teste Kruskal-Wallis para os valores de $\delta^{15}\text{N}$ dos compartimentos analisados na estação seca na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil). Microzoo.: microzooplâncton; Mesozoo.: mesozooplâncton; Chaob.: larvas de chaoborídeos nos últimos instares do desenvolvimento; *Nymph.*: *Nymphaea caerulea* + *Nymphoides indica*; *E. interstincta*: macrófita *Eleocharis interstincta*; Sedim.: sedimento. Valores em negrito indicam diferença significativa ($p < 0,05$).

	Seston	Microzoo.	Perifiton	Mesozoo.	Chaob.	<i>Nymph.</i>	<i>E. interstincta</i>	Litter	Sedim.
Seston	1								
Microzoo.	1	1							
Perifiton	1	1	1						
Mesozoo.	0,04	1	1	1					
Chaob.	<0,01	0,25	0,24	1	1				
<i>Nymph.</i>	1	1	1	0,15	0,03	1			
<i>E. interstincta</i>	1	1	1	<0,001	<0,001	1	1		
Litter	1	0,24	0,25	<0,001	<0,001	1	1	1	
Sedim.	1	0,14	0,15	<0,001	<0,001	1	1	1	1

ANEXO II

Tabela 1. Porcentagem de C e N (média ± SD) e razão C:N (média ± SD) dos compartimentos coletados na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) nas duas estações amostradas. Traços (-) indicam medidas não realizadas. Médias de razão C:N seguidas por letras diferentes na mesma linha indicam diferença significativa por teste-t ($p < 0,05$).

Compartimento	Estação chuvosa 2012			Estação seca 2013		
	C (%)	N (%)	Razão C:N	C (%)	N (%)	Razão C:N
Seston	-	-	-	39,7 ± 7,6	4,2 ± 0,9	9,5 ± 0,3
Perifiton	34,6 ± 5,6	2,4 ± 0,5	15,0 ± 4,4 a	35,2 ± 3,7	3,8 ± 0,3	9,4 ± 1,2 b
Macrófitas <i>N. caerulea</i> + <i>N. indica</i>	41,6 ± 0,5	2,6 ± 0,5	16,4 ± 3,3 a	41,6 ± 0,7	1,9 ± 0,3	22,1 ± 3,1 b
Macrófita <i>Eleocharis interstincta</i>	41,5 ± 0,4	1,4 ± 0,5	33,1 ± 8,7 a	41,5 ± 1,6	1,8 ± 0,4	23,5 ± 6,1 a
Litter	47,9 ± 1,5	1,5 ± 0,2	31,4 ± 3,9 a	48,3 ± 1,5	1,4 ± 0,2	34,9 ± 5,6 a
Microzooplâncton	-	-	-	35,1 ± 5,0	4,2 ± 0,6	8,3 ± 0,2
Mesozooplâncton	36,7 ± 10,6	7,7 ± 2,4	4,8 ± 0,4 a	33,1 ± 9,6	5,9 ± 2,2	5,8 ± 1,0 b
Larvas de chaoborídeos	41,7 ± 3,2	10,9 ± 1,4	4,0 ± 0,1 a	43,2 ± 1,1	9,5 ± 0,4	4,6 ± 0,2 b
Sedimento	22,3 ± 4,2	1,9 ± 0,4	12,0 ± 0,5 a	22,7 ± 1,5	1,6 ± 0,1	13,8 ± 0,6 b

ANEXO III

Tabela 1. Limite inferior e superior (95%), moda e média das distribuições de probabilidade das contribuições relativas de cada fonte para as frações do zooplâncton da lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce, MG, Brasil) nas estações chuvosa (2012) e seca (2013), estimados por modelo de mistura Bayesiano. SD carbono e SD nitrogênio são os erros residuais do modelo associados aos isótopos de carbono e nitrogênio em cada modelo.

Estação	Consumidor	Fontes	Lim. Inferior (95%)	Lim. Superior (95%)	Moda	Média
Chuvosa	Microzooplâncton	Seston	0,097	0,336	0,210	0,215
		Perifiton	0	0,116	0,009	0,040
		<i>N. caerulea</i> + <i>N. indica</i>	0	0,118	0,010	0,041
		<i>Eleocharis interstincta</i>	0	0,342	0,128	0,166
		Litter	0,295	0,746	0,567	0,539
		SD carbono	0	1,930	0,166	0,738
		SD nitrogênio	0	0,954	0,081	0,367
		Mesozooplâncton	Seston	0,043	0,420	0,260
	Perifiton		0	0,185	0,011	0,062
	<i>N. caerulea</i> + <i>N. indica</i>		0	0,126	0,010	0,044
	<i>Eleocharis interstincta</i>		0	0,270	0,024	0,117
	Litter		0,016	0,429	0,241	0,235
	Microzooplâncton		0,109	0,508	0,281	0,303
	SD carbono		1,141	4,686	2,345	2,743
	SD nitrogênio		0	0,905	0,070	0,348
	Larvas de chaoborídeos	Seston	0,005	0,295	0,177	0,160
		Perifiton	0	0,236	0,021	0,106
		<i>N. caerulea</i> + <i>N. indica</i>	0	0,211	0,019	0,091
		<i>Eleocharis interstincta</i>	0	0,262	0,104	0,131
		Litter	0,001	0,299	0,176	0,159
		Microzooplâncton	0,009	0,315	0,189	0,173
Mesozooplâncton		0,064	0,296	0,184	0,180	
SD carbono		2,490	9,820	4,519	5,690	
SD nitrogênio		0	0,952	0,073	0,354	
Seca	Microzooplâncton	Seston	0,121	0,809	0,563	0,489
		Perifiton	0	0,058	0,005	0,020
		<i>N. caerulea</i> + <i>N. indica</i>	0	0,078	0,007	0,027
		<i>Eleocharis interstincta</i>	0,007	0,575	0,322	0,305
		Litter	0	0,419	0,042	0,160
		SD carbono	0	1,937	0,141	0,735
		SD nitrogênio	0	1,641	0,196	0,669
	Mesozooplâncton	Seston	0,004	0,561	0,281	0,292
		Perifiton	0	0,155	0,010	0,052
		<i>N. caerulea</i> + <i>N. indica</i>	0	0,140	0,010	0,047
		<i>Eleocharis interstincta</i>	0	0,321	0,026	0,131

	Litter	0	0,272	0,019	0,103
	Microzooplâncton	0,073	0,689	0,326	0,376
	SD carbono	0,715	3,790	1,674	2,092
	SD nitrogênio	0	2,087	0,909	1,021
	Seston	0	0,469	0,245	0,242
	Perifiton	0	0,250	0,016	0,088
	<i>N. caerulea</i> + <i>N. indica</i>	0	0,216	0,014	0,073
Larvas de chaoborídeos	<i>Eleocharis interstincta</i>	0	0,320	0,028	0,141
	Litter	0	0,295	0,024	0,124
	Microzooplâncton	0,049	0,666	0,274	0,332
	SD carbono	2,183	7,897	3,923	4,767
	SD nitrogênio	0,195	2,917	1,410	1,576