

LIMNOLOGIA DE UM SISTEMA ARTIFICIAL RASO (REPRESA DO MONJOLINHO - SÃO CARLOS, SP). DINÂMICA DAS POPULAÇÕES PLANCTÔNICAS.

NOGUEIRA, M.G.* & MATSUMURA-TUNDISI, T.**

* Universidade Estadual Paulista, UNESP,
Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia,
Rubião Junior - 18618-000. Botucatu, SP.

** Universidade Federal de São Carlos,
UFSCar, Departamento de Ecologia e Biologia Evolutiva,
Rod. Washington Luiz, km 235 - 13565-905. São Carlos, SP.

RESUMO: Limnologia de um sistema artificial raso (Represa do Monjolinho - São Carlos, SP). Dinâmica das populações planctônicas. O principal objetivo desse trabalho foi o de investigar a estrutura ecológica e os processos funcionais de um ecossistema artificial raso, de pequeno porte, localizado no centro do Estado de São Paulo (Represa do Monjolinho - São Carlos). A flutuação sazonal da composição e abundância das populações fito e zooplancônicas refletiu a instabilidade física característica desse ambiente (circulação contínua e baixo tempo de residência da água). Na maior parte do ano a comunidade foi dominada por organismos do tipo r-estrategistas como as diatomáceas e os rotíferos. A espécie fitoplancônica mais abundante, *Aulacoseira italica* (Bacillariophyceae), foi substituída pelas crisofíceas *Dinobryon divergens* e *Dinobryon sertularia* somente no curto período de tempo em que se observaram estratificações térmicas diárias, durante o outono. A sucessão planctônica foi influenciada principalmente pelas variáveis alogênicas como a precipitação e a intensidade do vento, enquanto que as interações populacionais desempenharam um papel secundário.

Palavras-chave: reservatório, flutuação anual, fitoplâncton, zooplâncton.

ABSTRACT: Limnology of a shallow system (Monjolinho Reservoir - São Carlos, SP). Dynamic of the planctonic populations. The main objective of this work was to investigate the ecological structure and functional processes of an artificial lake located in the center of São Paulo State (Monjolinho Reservoir, São Carlos). The seasonal fluctuation of the composition and abundance of phyto and zooplankton populations reflected the physical instability of the environment (continuous circulation and short residential time of the water). Most of the year the community was dominated by r-strategists organisms, as diatoms and rotifers. The main species of the phytoplankton, *Aulacoseira italica* (Bacillariophyceae), was replaced by *Dinobryon divergens* and *Dinobryon sertularia* (Chrysophyceae) only when thermal stratifications were observed in the autumn. The plankton succession was driven mainly

by external variables such as precipitation and wind speed, and the populations interactions had a secondary role.

Key words: reservoir, annual fluctuation, phytoplankton, zooplankton.

INTRODUÇÃO

Estudos sobre a estrutura e a dinâmica do plâncton têm despertado o interesse de um grande número de pesquisadores de ecossistemas aquáticos pelo fato desses organismos responderem prontamente às mudanças que ocorrem no ambiente, funcionando assim como indicadores ecológicos e auxiliando no entendimento das interações existentes entre os processos físicos num extremo e as respostas biológicas no outro. A comunidade planctônica responde não somente a amplitude de variação mas também a frequência das forças físicas periódicas que agem sobre o ambiente. Os organismos atuam como sensores refinados das propriedades ambientais e refletem, melhor que qualquer artefato tecnológico, a dinâmica do ecossistema (Margalef, 1983; Legendre *et al.*, 1985).

Em inúmeros trabalhos encontrados na literatura o plâncton é tratado genericamente em termos de unidades de biomassa ou de energia, ou através de categorias funcionais como produtores, herbívoros, carnívoros primários, etc. Tais informações, embora possam indicar características gerais dos sistemas planctônicos, ignoram a composição da comunidade e conferem ao estudo uma aura de irrealidade, descrevendo uma ecologia sem espécies. Daí a importância de se considerar o plâncton como um conjunto de espécies individuais, melhor do que um grupo coletivo determinado através da concentração de clorofila, carbono orgânico, taxas fotossintéticas, "pacotes" de íons ou de qualquer outro indicador de biomassa ou processo fisiológico (Steele & Frost, 1977; Kilham & Kilham, 1980). Lewis (1979) enfatiza que o estudo das comunidades ecológicas deveria ser sempre uma composição de propriedades sistêmicas (estrutura e energética da comunidade) e de propriedades populacionais (padrões de ciclos biológicos e estratégias adaptativas), baseado num "completo" entendimento do ambiente físico-químico.

Estudos do fito e zooplâncton enquanto entidades associadas são importantes pois possibilitam identificar as interfaces existentes entre estes grupos de organismos, bem como a atuação da comunidade a nível do ecossistema.

Neste trabalho é analisada a flutuação sazonal da composição, dominância e densidade das populações do fito e zooplâncton na Represa do Monjolinho. Procura-se estabelecer as possíveis relações existentes entre a flutuação das populações dominantes e a atuação dos principais fatores ambientais ao longo de um ciclo anual, assim como identificar o papel destas populações no sistema como um todo.

MATERIAIS E MÉTODOS

A Represa do Monjolinho (S. Carlos, SP) é um sistema artificial raso, de pequeno porte, com baixo tempo de residência da água, e localizado em região subtropical (47°53' W e 22°01' S) com verões chuvosos e invernos secos. A descrição detalhada do ambiente, suas características morfométricas, variáveis físicas e químicas da água, e seu funcionamento durante o período estudado, foram descritos previamente em Nogueira & Matsumura-Tundisi (1994).

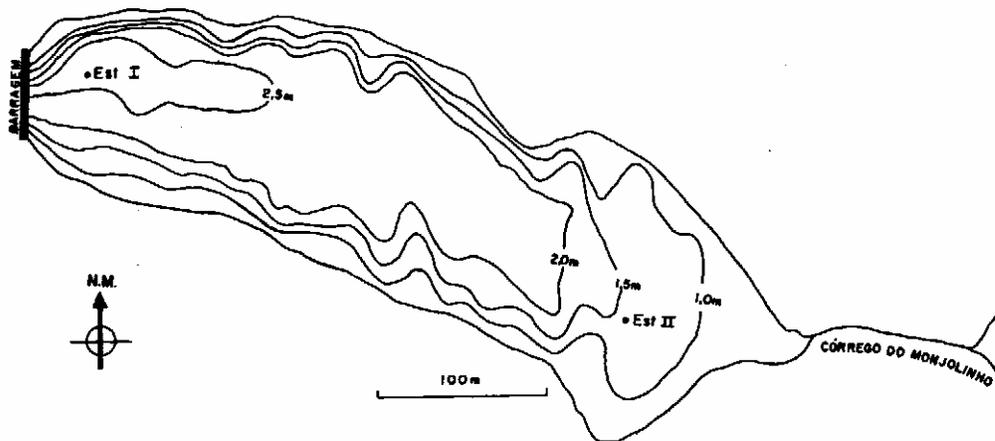


Figura 1. Represa do Monjolinho com a localização das estações de coleta de dados.

Para este trabalho foram realizadas coletas quinzenais entre março de 1986 e fevereiro de 1987, e devido a pouca profundidade do ambiente foram obtidas amostras integradas da coluna d'água para a análise do plâncton através de arrastos verticais. Utilizou-se redes de 25m e 68m de abertura de malha para a análise do fito e zooplâncton, respectivamente. As amostragens foram realizadas em dois pontos da represa: na região central (Estação I) e junto a entrada do Córrego do Monjolinho no sistema (Estação II) (Figura 1).

As contagens dos organismos fitoplanctônicos para a análise quantitativa foram feitas em câmaras de sedimentação sob microscópio invertido (Utermohl, 1958). Foram contados 120 campos (aumento de 300 vezes), aleatoriamente, após sedimentação do material por 24 horas. Os copépodos adultos, copepoditos e cladóceros foram contados em cubetas de acrílico com fundo quadriculado, sob microscópio estereoscópio, e os náuplios de Copepoda e os rotíferos foram contados em lâminas do tipo Sedgewick Rafter, sob microscópio óptico comum.

O volume de água filtrado nos arrastos foi calculado segundo Edmondson & Winberger (1971).

A extração da clorofila *a* (pigmentos totais) e os cálculos para a determinação de sua concentração foram realizados segundo Golterman *et al.* (1978), utilizando-se acetona 90% a frio como solvente e maceração manual.

RESULTADOS

Pelo fato de não ter sido observada uma heterogeneidade significativa na distribuição das variáveis limnológicas (Nogueira & Matsumura-Tundisi, 1994) e comunidades planctônicas entre as estações de coleta, optou-se por apresentar neste trabalho apenas os dados relativos a Estação I, ou eventualmente a média dos valores entre os dois locais de amostragem.

Comunidade fitoplanctônica

Durante o período estudado foram observados 59 taxons de algas, num total de 42 gêneros (Tabela I), sendo que as Chlorophyceae apresentaram o maior número de espécies. Em termos quantitativos (número de indivíduos) o fitoplâncton foi dominado pelas Bacillariophyceae (97,00%), seguidas pelas Chrysophyceae (2,20%), Chlorophyceae (0,72%), e Cyanophyceae (0,08%).

A variação anual da composição percentual dos grupos fitoplanctônicos mostra que o único período em que as diatomáceas não dominaram a comunidade foi abril/maio, quando então as Chrysophyceae foram mais abundantes (Figura 2). Entre as Bacillariophyceae o gênero predominante foi *Aulacoseira*, sendo a principal espécie *A. italica*; e entre as Chrysophyceae as espécies mais abundantes foram *Dinobryon divergens* e *D. sertularia*.

O fitoplâncton apresentou um marcado padrão de variação temporal, com as maiores densidades, acima de 105 indivíduos.l⁻¹, ocorrendo nos meses de agosto, setembro, outubro e novembro (Figura 3). O valor mais baixo foi encontrado em março, 625 indivíduos.l⁻¹, e o maior foi encontrado em novembro, 1,2 X 10⁶ indivíduos.l⁻¹. A flutuação da densidade dos 2 gêneros mais abundantes que ocorreram na represa durante o período estudado revela que na época de densidade máxima de *Aulacoseira* ocorreu o completo desaparecimento de *Dinobryon* (Figura 4).

Em termos de biomassa (concentração de clorofila) o fitoplâncton também apresentou um padrão definido de flutuação sazonal, acoplado às mudanças de densidade. Valores mais baixos se mantiveram relativamente estáveis entre o final do verão e o início da primavera, a partir daí houve um incremento da biomassa, atingindo o pico em dezembro (Figura 5).

No período de maior desenvolvimento do fitoplâncton, principalmente em outubro e novembro, observou-se um decréscimo na concentração de determinados nutrientes dissolvidos como o nitrato, amônio e silicato (Nogueira & Matsumura-Tundisi, 1994), demonstrando que estes nutrientes estavam, provavelmente, incorporados à biomassa das algas neste período. O fosfato, por sua vez, apresentou um padrão de variação irregular (Nogueira & Matsumura-Tundisi, 1994), não relacionado a variação da concentração fitoplanctônica.

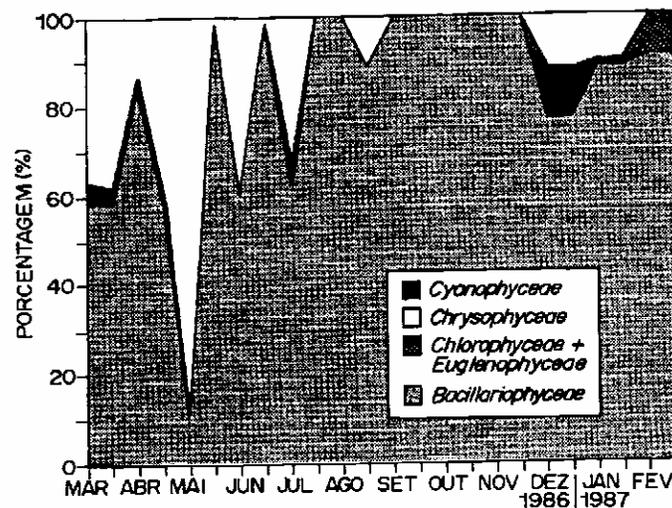


Figura 2. Variação anual da composição percentual dos grupos fitoplanctônicos na Estação I.

Tabela I - Lista de espécies fitoplanctônicas da Represa do Monjolinho (Estações I e II).

Bacillariophyceae	
<i>Aulacoseira distans</i>	<i>Nitzschia</i> spp
<i>Aulacoseira italica</i>	<i>Pinularia</i> spp
<i>Aulacoseira granulata</i>	<i>Rhaphalodia gibba</i>
<i>Aulacoseira granulata</i> var. <i>angustissima</i>	<i>Surirella guatemalensis</i> var. <i>guatemalensis</i>
<i>Aulacoseira roseana</i>	<i>Surirella robbusta</i> var. <i>splendida</i>
<i>Cymatopleura</i> sp	<i>Tabellaria</i> sp
<i>Navicula</i> spp	
Chlorophyceae	
<i>Actinotaenium</i> sp	<i>Microsterias</i> sp
<i>Ankistrodesmus spiralis</i>	<i>Microtinium pusillum</i>
<i>Ankistrodesmus</i> spp	<i>Microspora</i> sp
<i>Botriococcus braunii</i>	<i>Mougeotia</i> sp
<i>Botriococcus rubescens</i>	<i>Pediastrum duplex</i> var. <i>duplex</i> f. <i>duplex</i>
<i>Closterium setaceum</i>	<i>Scenedesmus acuminatus</i>
<i>Coelastrum pseudomicroporum</i>	<i>Scenedesmus quadricauda</i>
<i>Coelastrum reticulatum</i>	<i>Scenedesmus</i> sp
<i>Cosmarium denticulatum</i>	<i>Selenastrum elongata</i>
<i>Cosmarium</i> spp	<i>Sphaerocystis planctonica</i>
<i>Crucigenia</i> sp	<i>Spirogyra</i> sp
<i>Desmidiium grevilli</i>	<i>Spondilosium</i> sp
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	<i>Staurastrum johnsonii</i> var. <i>triradiatum</i>
<i>Hyaloteca</i> sp	<i>Staurastrum rotula</i>
<i>Kirchineriella lunaris</i>	<i>Staurastrum</i> spp
<i>Kirchineriella obesa</i>	<i>Zignema</i> sp
Euglenophyceae	
<i>Euglena accus</i>	<i>Euglena longissima</i>
	<i>Phacus longicauda</i>
Cyanophyceae	
<i>Anabaena</i> spp	<i>Merismopedia</i> sp
<i>Chroococcus</i> sp	<i>Microcystis aeruginosa</i>
	<i>Oscillatoria</i> sp
Chrysophyceae	
<i>Dinobryon divergens</i>	<i>Dinobryon sertularia</i> var. <i>sertularia</i>
	<i>Synura</i> sp
Dinophyceae	
<i>Dinosphaera</i> sp	<i>Peridinium cinctum</i>
	<i>Peridinium</i> sp

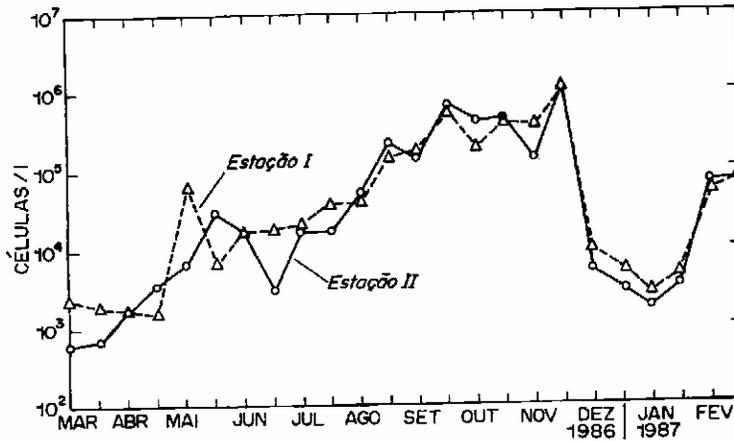


Figura 3. Variação anual da densidade fitoplanctônica nas Estações I e II.

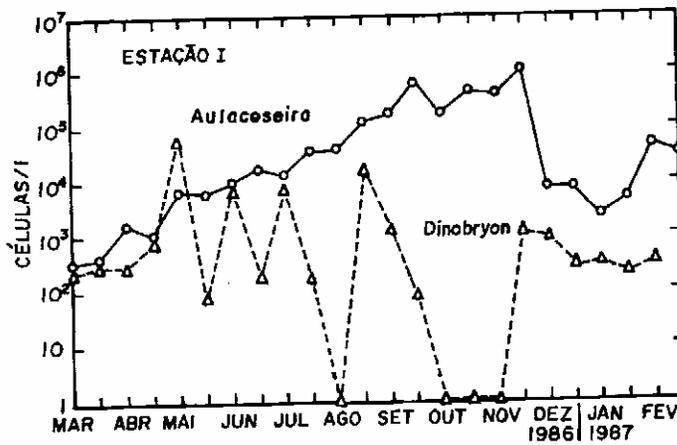


Figura 4. Variação anual da densidade dos gêneros *Aulacoseira* e *Dinobryon* na Estação I.

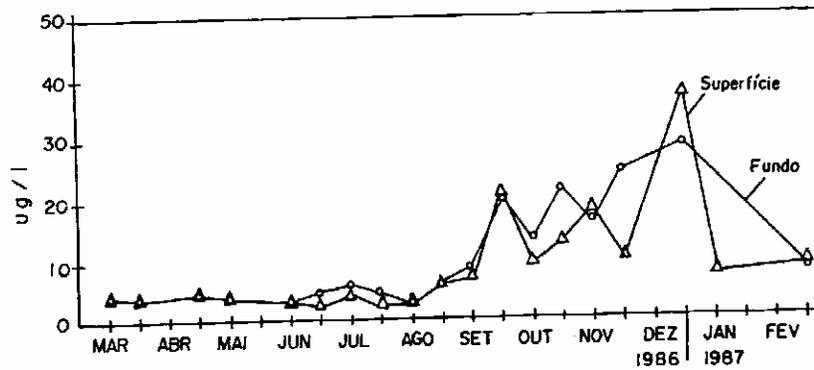


Figura 5. Variação anual da concentração de clorofila *a* total na Estação I.

Um segundo pico máximo na densidade do fitoplâncton ocorreu no mês de maio, em função de incrementos de densidade nas populações de *Dinobryon divergens* e *D. sertularia*.

Em termos sucessionais não se verificou durante o período estudado um padrão direcional típico, com uma substituição gradual de diferentes espécies ou associações de espécies dominantes. Os filamentos de *Aulacoseira italica* dominaram a comunidade praticamente o ano todo, embora o desenvolvimento mais intenso dessa alga tenha ocorrido nos meses de setembro, outubro e novembro, quando do período de maior intensidade dos ventos e portanto de maior turbulência no sistema. As clorofíceas ocorreram em maior proporção nos meses de dezembro, janeiro e fevereiro, após uma queda acentuada das diatomáceas, mas não chegaram a dominar numericamente a comunidade. As crisofíceas, representadas por *D. divergens* e *D. sertularia* dominaram por um curto período de tempo (abril/maio), numa época de maior estabilidade física, com estratificações térmicas da coluna d'água, poucas chuvas e poucos ventos. As cianofíceas somente se fizeram notar no início do outono (março/abril). A Figura 6 mostra, esquematicamente, a sucessão dos grupos fitoplanctônicos da Represa do Monjolinho.

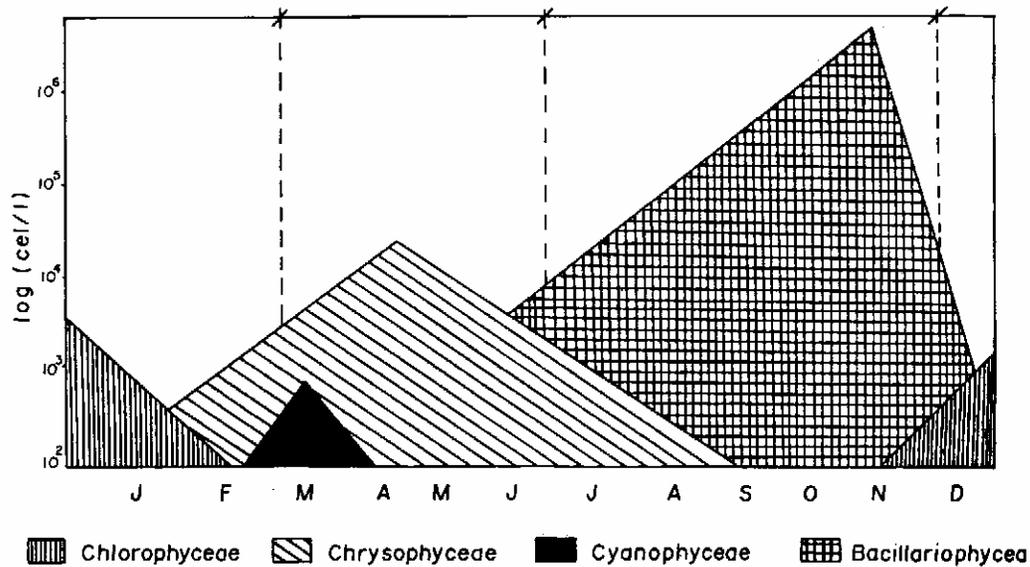


Figura 6. Flutuação anual dos grupos fitoplanctônicos na Represa do Monjolinho.

Comunidade zooplantônica

Durante o período de estudos foram encontrados 46 taxons (29 gêneros) nas amostras do zooplâncton (Tabela II). A comunidade apresentou a seguinte composição percentual dos grupos analisados: 89,18% de Rotifera, 6,04% de Copepoda, e 4,7% de Cladocera.

Na maior parte do ano os rotíferos foram dominantes (Figura 7), exceto nos meses de abril e agosto na Estação I; e março, abril, agosto e fevereiro na Estação II, quando então a densidade dos cladóceros superou a dos demais grupos. Os copépodos não dominaram numericamente a comunidade em nenhum período. Este grupo esteve representado por apenas uma espécie, o Cyclopoida *Thermocyclops decipiens*, demonstrando ser esse ambiente seletivo para as demais espécies de Copepoda.

Tabela II - Lista das espécies zooplantônicas da Represa do Monjolinho (Estações I e II).

Copepoda

Thermocyclops decipiens

Cladocera

Alona david
Alona retangula pulchra
Alona sp
Acropterus avirostris

Bosmina hagmani
Bosminopsis deitersi
Daphnia ambigua
Disparalona sp
Moina minuta

Rotifera

Asplanchna sieboldi
Asplanchna sp
Brachionus angularis
Brachionus calyciflorus
Brachionus caudatus f. *personatus*
Brachionus falcatus
Brachionus mirus
Brachionus patulus
Brachionus plicatilis
Cephalodella sp
Collotheca spp
Conochiloides sp
Conochilus unicornis
Filinia longiseta
Gastropus sp
Hexarthra mira
Hexarthra sp
Keratella americana

Keratella cochlearis
Keratella cruciformis
Lecane monostyla
Lecane spp
Lepadella triptera
Lepadella sp
Macrochaetus sp
Philodina sp
Platyas quadricornis
Polyarthra longiremis
Polyarthra vulgaris
Proales sp
Ptygura libera
Synchaeta stylata
Synchaeta pectinata
Testudinella spp
Trichocerca agnatha
Trichocerca sp

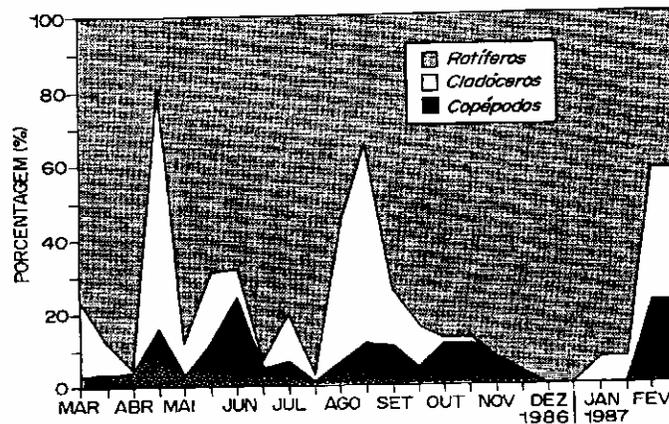


Figura 7. Variação anual da composição percentual dos grupos zooplanctônicos na Estação I.

Em relação aos cladóceros foram identificadas 9 espécies, sendo 4 típicas de região limnética e 5 de região litorânea. As espécies predominantes neste grupo foram *Bosminopsis deitersi* e *Moina minuta* com, respectivamente, 58,67% e 35,85% dos organismos do grupo. Esta duas espécies ocorreram praticamente o ano todo (Figura 8). Na Estação I a única exceção se deu em janeiro, quando houve o desaparecimento de *B. deitersi* coincidindo com uma elevada concentração de *M. minuta*. Tal coincidência pode estar indicando uma relação de competição entre estas populações; em agosto/setembro estas espécies apresentaram picos alternados, com *M. minuta* sucedendo *B. deitersi*. Na Estação II ocorreu o desaparecimento de *M. minuta* em outubro/novembro; em dezembro, quando a população de *M. minuta* já se encontrava em alta densidade, *B. deitersi* desapareceu.

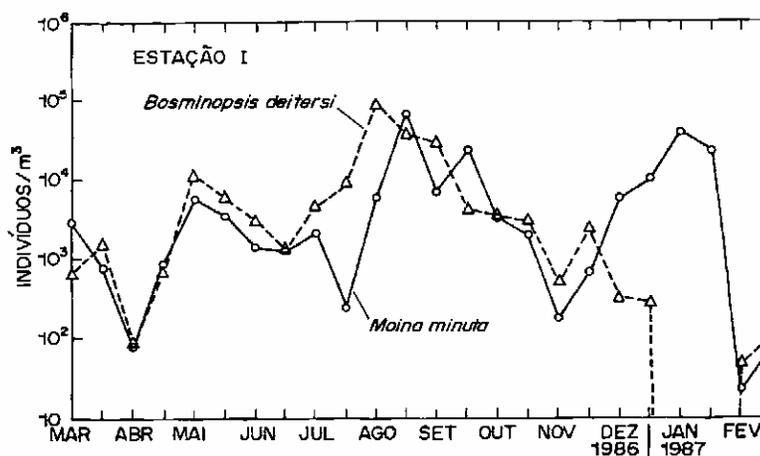


Figura 8. Variação anual da densidade populacional de *Bosminopsis deitersi* e *Moina minuta* na Estação I.

Das 36 espécies de Rotifera identificadas as mais importantes, seja por apresentarem altas densidades ou por serem mais persistentes no tempo, foram: *Brachionus falcatus*, *B. caudatus*, *B. calyciflorus*, *Keratella americana*, *K. cochlearis*, *Polyarthra vulgaris*, *Conochilus unicornis*, *Synchaeta stylata*, *S. pectinata*, *Asplanchna sieboldi*, *Filinia longiseta*, *Lecane* spp, *Collotheca* sp, *Hexarthra* spp. As espécies de *Keratella*, principalmente *K. americana* e *K. cochlearis*, e as espécies de *Brachionus*, principalmente *B. falcatus*, *B. caudatus* e *B. calyciflorus*, foram as predominantes, perfazendo mais de 50% do total de organismos do grupo.

O zooplâncton total da Represa do Monjolinho apresentou um padrão de desenvolvimento marcado pela sazonalidade, com acentuado aumento de densidade nos meses mais chuvosos (de outubro a janeiro). Neste período a comunidade se manteve com concentrações maiores que 500.000 indivíduos.m⁻³ na Estação I. A densidade de organismos variou amplamente ao longo do ano, com o máximo de 2.183.300 indivíduos.m⁻³ em outubro e o mínimo de 197 indivíduos.m⁻³ em fevereiro. A variação da densidade numérica dos três grupos analisados é apresentada na Figura 9.

O aumento na densidade do zooplâncton esteve associado ao crescimento das algas, e após a queda abrupta do fitoplâncton em dezembro, seguiu-se o declínio do zooplâncton em janeiro e fevereiro.

Os rotíferos apresentaram um padrão de flutuação bem definido em que as maiores densidades foram observadas no período das chuvas, estando também associadas com a época de maior densidade do fitoplâncton. Contudo picos irregulares de abundância destes organismos ocorreram em outros períodos do ano. A maior densidade de rotíferos ocorreu em dezembro com $2,1 \times 10^6$ indivíduos.m⁻³, e a menor se deu em fevereiro com 83 indivíduos.m⁻³.

Os cladóceros não mostraram um padrão sazonal de desenvolvimento, apresentando picos irregulares de abundância ao longo do ano. A maior densidade de organismos desse grupo ocorreu nos meses de julho e agosto, coincidindo com o início do desenvolvimento das diatomáceas. A maior densidade dos cladóceros foi de $1,4 \times 10^5$ indivíduos.m⁻³ em agosto e a menor foi de 70 indivíduos.m⁻³ em fevereiro.

Os copépodos, representados por *Thermocyclops decipiens*, apresentaram um padrão de variação sazonal acoplado ao ciclo de desenvolvimento do fitoplâncton. A maior densidade dos copépodos se deu em outubro com $2,5 \times 10^5$ indivíduos.m⁻³, e a menor ocorreu em março com 9 indivíduos.m⁻³.

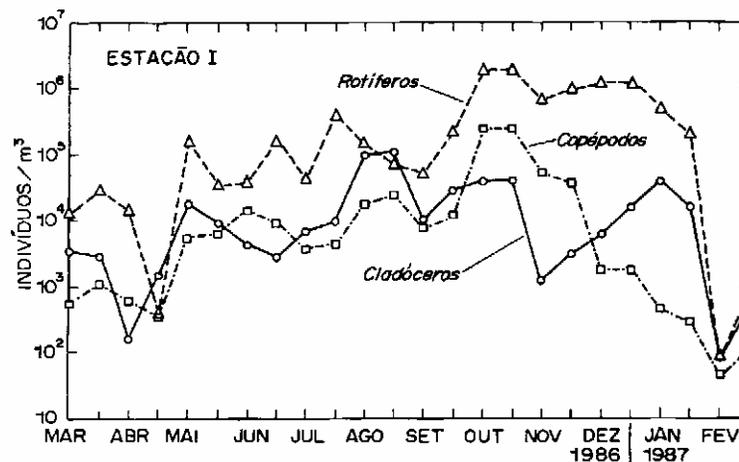


Figura 9. Variação anual da densidade dos grupos zooplancctônicos na Estação I.

DISCUSSÃO

Composição e dominância do fitoplâncton

As principais espécies fitoplanctônicas encontradas na Represa do Monjolinho foram *Aulacoseira italica*, que dominou a comunidade a maior parte do ano, *Dinobryon divergens* e *D. sertularia*, que apresentaram uma maior abundância relativa no outono.

Segundo Talling (1986), baseado em observações de lagos africanos, a ocorrência de *Aulacoseira* e *Dinobryon* dominando a comunidade parece ser característica de ambientes rasos e turbulentos de regiões subtropicais que apresentam marcadas diferenças anuais nas condições climatológicas.

O ciclo de vida das espécies de *Aulacoseira* está condicionado por um fator físico que é a estrutura móvel da coluna d'água, pois esta alga apresenta uma elevada taxa de afundamento em função da alta densidade específica dos filamentos, que precisam ser periodicamente ressuspensos para a zona eufótica através de processos hidrodinâmicos. Estoques de filamentos depositados junto ao sedimento funcionam como inóculos para o desenvolvimento das populações quando ressuspensos para a zona eufótica. Marins (1975) verificou, na Represa do Lobo (S. Carlos, SP), que o número de filamentos de *Aulacoseira* na coluna d'água se associava positivamente à velocidade do vento. Segundo Lund (1954) células de *Aulacoseira* podem sobreviver em condições anóxicas e sem luz, junto ao sedimento, por um período de 3 anos, em estado de repouso fisiológico.

Reynolds (1987a, 1987b) considera o gênero *Aulacoseira* como sendo r-estrategista, por ser tolerante a freqüentes distúrbios na camada eufótica. Já o gênero *Dinobryon* é considerado pelo mesmo autor como sendo k-estrategista, devido a sua capacidade de movimentação e de sobreviver em condições de baixa concentração de nutrientes. Tais características podem explicar o fato das espécies *D. sertularia* e *D. divergens* serem mais abundantes no plâncton da Represa do Monjolinho durante o outono, único período em que se observou a ocorrência de estratificações térmicas na coluna d'água (Nogueira & Matsumura-Tundisi, 1994).

No período de maior desenvolvimento das Chrysophyceae prevaleceram condições moderadas de precipitação e vento, e conseqüentemente de maior estabilidade física. Tais condições devem ter propiciado o desenvolvimento de *Dinobryon*, visto tratar-se de um organismo flagelado, que através de deslocamentos na coluna d'água consegue explorar melhor as condições diferenciais de distribuição de luz e nutrientes ao longo de um gradiente vertical.

As clorofíceas alcançaram maiores densidades no mês de dezembro, após uma queda na abundância de *Aulacoseira*, contudo não chegaram a dominar numericamente a comunidade.

A fraca ocorrência de cianofíceas nesse ambiente, tanto em número de espécies como em densidade de organismos, pode ser atribuída à ausência de estabilidade física do sistema. Outros autores também verificaram a ausência ou o decréscimo de cianofíceas em ambientes ou períodos em que estes apresentam uma turbulência elevada (Hino, 1979; Trimbee & Harris, 1984; Boucher *et al.* 1984; De Filippo, 1987).

“Standing stock” do fitoplâncton e nutrientes dissolvidos

Vários autores têm observado que em regiões temperadas muitas seqüências sucessionais do fitoplâncton são resultantes da competição interespecífica ao longo de um gradiente de recursos nutricionais (Reynolds, 1976 e 1984a; Kilham & Kilham, 1980; Sommer, 1984). Esquemas similares de sucessão também são verificados para lagos tropicais e subtropicais que apresentam um período definido de mistura (Lewis, 1979; Richerson *et al.*, 1986; Pollinger, 1986).

No ambiente estudado ocorreu uma diminuição na concentração das formas nitrogenadas, principalmente nitrato e amônio, durante a época de maior desenvolvimento do fitoplâncton, sendo que a diminuição do amônio se iniciou antes do decréscimo do nitrato (Nogueira & Matsumura-Tundisi, 1994), sugerindo que o fitoplâncton da Represa do Monjolinho tivesse consumido preferencialmente esta forma de nitrogênio. Tal preferência também foi observada por Toetz (1981) e Berman *et al.* (1984). Tucker & Lloyd (1984), trabalhando em tanques de piscicultura, observaram que episódios de decréscimo da concentração de clorofila estavam associados com repentinos aumentos na concentração de amônio, enquanto que o aumento na concentração de clorofila implicava na diminuição de amônio, indicando que as flutuações deste nutriente, em curtos períodos de tempo, eram devidas principalmente a processos biológicos.

O grande incremento na concentração de amônio (1826g.l^{-1}) (Nogueira & Matsumura-Tundisi, 1994), verificado após o súbito desaparecimento do fitoplâncton no mês de dezembro, pode estar indicando um intenso processo metabólico oriundo das atividades do zooplâncton (excreção/egestão), que se encontrava abundante neste período. Tal hipótese é reforçada pelo fato do oxigênio dissolvido ter alcançado concentrações muito baixas no mês de janeiro (Nogueira & Matsumura-Tundisi, 1994).

Na Represa do Monjolinho as populações de *Dinobryon divergens* e *D. sertularia* desapareceram no período em que as concentrações de fosfato estiveram mais elevadas. A ocorrência de algumas espécies de Chrysophyceae flageladas, principalmente de *Dinobryon* e *Uroglena* tem sido associada por vários autores ao decréscimo de fosfato no meio, parecendo inclusive que tais populações sejam inibidas à concentrações supostamente ótimas ao desenvolvimento de outras espécies (Lund, 1965; Hutchinson, 1967; Margalef, 1983; Reynolds, 1986).

Flutuação temporal do “standing stock” do fitoplâncton

Em lagos de regiões temperadas observa-se uma clara periodicidade da flutuação da biomassa fitoplanctônica durante os ciclos anuais. Normalmente o número de organismos aumenta grandemente após a circulação da primavera e ao melhorarem as condições de luz e a temperatura. Por sua vez, em lagos de regiões tropicais e subtropicais a luz e a temperatura podem não ser as variáveis determinantes na flutuação temporal da comunidade, sendo substituídas por outros fatores que variam mais pronunciadamente e que são dependentes das condições geográficas e morfométricas, entre outras. Segundo Talling (1986), padrões anuais de sazonalidade do fitoplâncton em ecossistemas lacustres da África são usualmente governados por fatores hidrológicos - “input” e “output” da água, ou por fatores hidrográficos - estrutura da coluna d’água e circulação.

A comunidade fitoplanctônica da Represa do Monjolinho apresentou um padrão sazonal de flutuação da sua biomassa, com as maiores densidades de organismos ocorrendo entre os meses de setembro e dezembro. A máxima concentração de organismos foi observada em novembro e não coincidiu com o maior valor de clorofila *a*, que se deu em dezembro.

Essa diferença provavelmente se deve ao incremento na densidade das Chlorophyceae e Euglenophyceae, que apresentaram uma maior contribuição percentual em dezembro. Nesse grupo de algas a clorofila *a* existe em maior proporção, quando comparado por exemplo ao grupo das diatomáceas, dominantes no mês de novembro.

O aumento na densidade do fitoplâncton nos meses de setembro, outubro e novembro foi sustentado basicamente pelos filamentos de *A. italica*, sendo que o desenvolvimento dessa alga se associou positivamente com a intensidade do vento, que também foi mais intenso nesta mesma época (Nogueira & Matsumura-Tundisi, 1994).

O súbito decréscimo da população de *A. italica* em dezembro pode ser atribuído ao fluxo unidirecional decorrente da intensa precipitação ocorrida e que provocou a perda da biomassa dessas algas à jusante. Nessa época verificou-se o maior índice pluviométrico de todo o período estudado (Nogueira & Matsumura-Tundisi, 1994). Marins (1975) também observou uma queda brusca na população de *Aulacoseira* na Represa do Lobo (S. Carlos, SP) durante os períodos das chuvas. Shurman (1932) *apud* Talling (1986) atribui, da mesma forma, a queda nas populações fitoplanctônicas do Lago Florida (África do Sul) ao "wash-out", isto é, perdas por fluxos unidirecionais devidas à alta precipitação.

Outra hipótese que poderia explicar o declínio da população de *Aulacoseira* seria a predação pelo zooplâncton. O zooplâncton e o fitoplâncton apresentaram nesse período uma notável relação inversa de desenvolvimento.

Sucessão fitoplanctônica

Pode-se dizer que a flutuação do fitoplâncton na Represa do Monjolinho não se enquadra exatamente em nenhum dos principais esquemas sucessionais propostos na literatura (Reynolds, 1976; Lewis, 1979; Richerson *et al.*, 1986). A maioria desses esquemas prevê que o ciclo sucessional do fitoplâncton se inicie com as diatomáceas dominando no período de mistura e elevada disponibilidade de nutrientes; estas seriam seguidas pelas clorofíceas, cianofíceas e finalmente pelos dinoflagelados.

Contudo pode-se tentar acomodar os resultados obtidos na Represa do Monjolinho aos esquemas propostos, ainda que, em nosso estudo, a fase das clorofíceas tenha sido breve e pouco expressiva e a fase das cianofíceas praticamente inexistiu. Estas últimas, reconhecidamente *k*-estrategistas, talvez não tenham encontrado suficiente estabilidade para se desenvolver.

Segundo Caljon (1987) apesar do fato de alguns lagos serem fortemente dominados por um determinado taxon permite-se que eles sejam enquadrados nos esquemas sucessionais propostos, particularmente quando o lago em questão se encontra num extremo do espectro trófico ou sob influência de forças externas poderosas. Neste caso a sucessão autogênica exerce um papel menos significante e a posição de determinados taxa é temporariamente expandida sob a influência de variáveis alogênicas. Este parece ser o caso típico observado na Represa do Monjolinho.

Composição e dominância do zooplâncton

A maior riqueza de espécies e a dominância numérica dos rotíferos permite considerá-los como o grupo zooplanctônico mais importante deste reservatório. A presença dos rotíferos foi mais expressiva durante o período de intensas precipitações, e conseqüentemente de menor tempo de residência da água no sistema - 2 dias (Nogueira & Matsumura-Tundisi, 1994). No mês de dezembro eles representaram 98,72% do total de organismos zooplanctônicos.

Inúmeros outros autores têm demonstrado a predominância dos rotíferos no zooplâncton de reservatórios de regiões tropicais e subtropicais (Duncan & Gulatti, 1981; Arcifa, 1984; Arcifa *et al.*, 1992; Khan & Ejike, 1984; Matsumura-Tundisi *et al.*, 1989; Rocha *et al.*, 1995). A dominância dos rotíferos neste tipo de ambiente e, particularmente na Represa do Monjolinho, provavelmente está associada ao ciclo biológico de menor duração destes organismos, que atingem a maturidade mais cedo e apresentam taxas de reposição mais rápidas que a dos microcrustáceos. Duncan & Gulatti (1981) verificaram que populações de rotíferos do Reservatório de Para-Krama Samudra (Sri-Lanka) apresentavam taxas de "turnover" de apenas 1,85 dias. Tal característica permite ao grupo se estabelecer em sistemas nos quais prevalecem condições de instabilidade física, como em geral ocorre em muitos reservatórios, devido ao baixo tempo de retenção hidráulica e elevada turbulência.

O ambiente mostrou-se seletivo em relação aos microcrustáceos, sobretudo para os copépodos. Um dos fatores que deve ter influenciado tal situação é o baixo tempo de residência da água no sistema, dado que estes organismos apresentam um tempo de desenvolvimento e longevidade maiores que os rotíferos. Um segundo fator a ser considerado é que os copépodos e cladóceros, por serem organismos zooplancônicos de maior tamanho, talvez sejam mais suscetíveis à predação por peixes que se orientam visualmente.

Além da instabilidade hidrodinâmica (baixo tempo de residência) da Represa do Monjolinho, outro fator que pode limitar a diversidade de espécies entre os cladóceros e copépodos é a baixa diversidade de habitats que ocorre nesse ambiente, como a ausência de bancos de macrófitas e de uma região litorânea bem desenvolvida que poderiam funcionar, por exemplo, como zona de reprodução ou refúgio.

Flutuação temporal da abundância do zooplâncton

De um modo geral pode-se dizer que o desenvolvimento do zooplâncton se relacionou positivamente com o desenvolvimento do fitoplâncton, embora tenham sido observadas diferenças entre os grupos individuais quanto a este padrão. Os cladóceros apresentaram um incremento de densidade simultâneo ao início do desenvolvimento do fitoplâncton em agosto/setembro. Porém este grupo se mostrou menos competitivo e foi suplantado pelos copépodos que começaram a aumentar o tamanho da população mais tarde; os rotíferos só apresentaram um aumento notável da população no início das chuvas. Os cladóceros tiveram um crescimento limitado, entrando em decréscimo antes mesmo que o fitoplâncton atingisse seu máximo. Já os copépodos, assim como os rotíferos, apresentaram suas maiores densidades quando o fitoplâncton estava mais abundante. Um rápido declínio da população de Copepoda foi observado logo após a queda abrupta do fitoplâncton, enquanto que os Rotífera ainda permaneceram em elevada densidade por mais de um mês, provavelmente se alimentando de detritos e bactérias, que foram observados em abundância nas amostras coletadas para a observação do plâncton nesse período.

Uma outra hipótese para explicar o desaparecimento dos copépodos seria o "wash out", dado que nessa época ocorreram as maiores precipitações e a perda significativa de espécimens à jusante pode ter impedido a manutenção da população, dado o fato destes organismos apresentarem taxas de reposição dos jovens maiores que o tempo de residência da água no sistema.

A flutuação das populações individuais de rotíferos, que foi o grupo que mais se destacou no zooplâncton, parece ter sido muito dinâmica e complexa, não apresentando um padrão identificável com picos de abundância e decréscimos bruscos das populações entre os intervalos de amostragem.

Inter-relações fito-zooplâncton e intra-zooplanctônicas

Autores como Lewis (1979, 1986), Reynolds (1984b), Tait *et al.* (1984) e Lehman (1985) são de opinião que o fitoplâncton exerce forte controle sobre o zooplâncton, embora esse controle não seja recíproco. O zooplâncton não constituiria um mecanismo de controle quantitativo importante para o fitoplâncton, por ingerir apenas uma pequena porção de sua biomassa. Por outro lado, para Steele & Frost (1977), Devol (1979), Timms & Moss (1984), e Gophen (1984), a forma e a natureza da predação do zooplâncton é pelo menos tão importante na determinação da composição e densidade do fitoplâncton quanto as variáveis físicas e químicas do ambiente.

Segundo Timms & Moss (1984) muitos ambientes similares físico-quimicamente podem apresentar biomassa e composição planctônica diferentes entre si em função dos tipos de interações bióticas que ocorrem a nível da comunidade. Os autores estudando dois reservatórios de um mesmo rio da Inglaterra, verificaram que estes eram semelhantes em suas características físicas e químicas, contudo possuíam consideráveis diferenças em relação ao plâncton. Em um dos reservatórios o zooplâncton era dominado por grandes cladóceros com alta eficiência de predação e baixa concentração de clorofila na água, diferente do outro com elevada concentração de clorofila e pequenos organismos zooplanctônicos. Nestes sistemas a biomassa do fitoplâncton era função principalmente do tipo de zooplâncton presente

Gophen (1984) também observou que a biomassa das algas no Lago Kinneret (Israel) é controlada por atividades de predação por parte do zooplâncton. Devol (1979) verificou que a diminuição da atividade de "grazing" por parte do zooplâncton levou a formação de "blooms" de fitoplâncton no Lago Washington (EUA).

Outros autores não atribuem grande importância ao papel do "grazing" como forma de controle para o fitoplâncton. Lewis (1986) estudando o Lago Valência (Venezuela) concluiu que naquele ambiente menos de 10% da produção primária é consumida pelos herbívoros. Tait *et al.* (1984) também verificaram que a pressão de "grazing" sobre o fitoplâncton não é suficientemente alta para reduzir consideravelmente a comunidade fitoplanctônica no Rio Alligator (Austrália).

Lehman (1985) após uma série de experimentos utilizando um sistema de "enclosures" "in situ" verificou que algumas espécies de algas tiveram sua densidade diminuída pelo "grazing", outras não foram afetadas (42%); e há aquelas cujo crescimento foi inclusive estimulado, sendo provavelmente uma resposta à liberação de nutrientes pelos herbívoros. O autor também observou que colônias maiores são freqüentemente poupadas da ingestão, a custa de algas unicelulares.

No período de maior densidade do fitoplâncton na Represa do Monjolinho, este era constituído principalmente por filamentos de *A. italica*, e logo em seguida ao início do crescimento das algas houve um grande desenvolvimento do zooplâncton. Esta notável relação inversa entre o fito e o zooplâncton demonstra que estes filamentos, apesar de serem relativamente grandes, podem ter sido consumidos por populações de rotíferos e copépodos presentes no ambiente naquele momento. Fulton (1988) demonstrou experimentalmente que várias espécies do zooplâncton como *Diaptomus reighardi*, *Furytemora affinis*, *Daphnia parvula*, *Daphnia pulex*, *Bosmina longirostris* e *Brachionus calyciflorus* são capazes de ingerir proporções significativas de algas filamentosas, entre elas os organismos do gênero *Aulacoseira*.

Outra relação importante a nível das comunidades planctônicas é o controle do zooplâncton através da pressão de predação por parte dos invertebrados do próprio plâncton.

No ambiente estudado ocorreram picos significativos de *Asplanchna*, rotífero reconhecidamente carnívoro. O crescimento deste gênero esteve associado negativamente com o desenvolvimento das seguintes espécies: *Brachionus falcatus*, *Polyarthra vulgaris*, *Keratella cochlearis*, nas Estações I e II; *Conochilus unicornis* somente na Estação I; *Collotheca* sp e *Keratella americana* somente na Estação II. Observou-se a presença de longos espinhos na população de *Brachionus calyciflorus* quando *Asplanchna* também estava presente no ambiente. Segundo Gilbert (1980) o desenvolvimento dos espinhos em *B. calyciflorus* é induzido em presença de *Asplanchna* devido a liberação por parte desta, de uma substância peptídica ("*Asplanchna*-substance"). Outro gênero de rotífero que também pode apresentar hábitos carnívoros e que esteve presente no plâncton dessa represa é *Synchaeta*. As espécies *S. stylata* e *S. pectinata* ocorreram praticamente o ano todo.

Existem inúmeras evidências de que os copépodos Cyclopoida também são predadores potenciais dos rotíferos. Williamson (1983) cita os trabalhos pioneiros de Naumann (na década de 20) e Fryer (na década de 50), que observaram a presença de rotíferos no trato digestivo de copépodos Cyclopoida. Para o autor a característica mais importante influenciando a predação dos Cyclopoida sobre os Rotífera é a natureza da lóricas, sendo que os mais predados seriam os rotíferos sem lóricas, como *Polyarthra*, *Synchaeta*, *Conochilus*, etc. No plâncton da Represa do Monjolinho o Cyclopoida *T. decipiens* esteve presente em quase todo o período de estudos. Infelizmente ainda pouco se sabe sobre os hábitos alimentares desta espécie, mas é possível que ela tenha exercido alguma pressão de predação sobre as espécies menores de Rotífera, formas jovens de Cladocera e mesmo sobre náuplios de sua própria população.

A predominância de rotíferos e pequenos cladóceros na represa estudada também pode estar associada a predação por parte de peixes planctívoros, como o Lambari (*Astianax fasciatus*), que ocorre neste sistema, e que pode estar selecionando as formas maiores de Cladocera e Copepoda.

O zooplâncton e o fitoplâncton também podem se relacionar indiretamente através do ciclo de nutrientes, sendo a regeneração de nutrientes dissolvidos pelo zooplâncton uma interface importante a se considerar. O pico bastante elevado de amônio que ocorreu no mês de dezembro (Nogueira & Matsumura-Tundisi, 1994), por exemplo, pode ser devido principalmente às atividades do zooplâncton. Nessa época o zooplâncton alcançou a densidade mais elevada de todo o período estudado e era composto basicamente por rotíferos, que apresentam altas taxas metabólicas intrínsecas que podem desempenhar um papel importante na ciclagem dos nutrientes.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A interpretação dos resultados obtidos neste estudo demonstra existir dois conjunto de forças atuando no sistema: as físicas e as biológicas. O ambiente físico exerce uma forte ação através dos fatores hidrodinâmicos (turbulência e tempo de residência da água), e climatológicos (precipitação e vento). Tais fatores impõem uma forte ação seletiva sobre a biota planctônica, tanto em termos de biomassa como na composição de espécies, com o predomínio de organismos oportunistas com altas taxas reprodutivas (r-estrategistas), como os rotíferos e as diatomáceas. Por sua vez a dinâmica da biota planctônica parece controlar, em determinados períodos, as variáveis químicas da água, como as concentrações de oxigênio e nutrientes dissolvidos (nitrato, amônio e silicato).

Outra característica importante do sistema é a ausência de uma heterogeneidade espacial, o que é demonstrado pela similaridade da composição e abundância, tanto do fito como do zooplâncton, entre as duas estações de coleta de dados.

As Figuras 10 e 11 procuram representar, através de modelos esquemáticos simples, os mecanismos de funcionamento e padrões de organização da comunidade planctônica em função das principais funções de forças agindo no ambiente.

Os estudos que procuram explicar a dinâmica das comunidades fito e zooplânctônicas de forma integrada, principalmente nas regiões tropicais e subtropicais, necessitam ainda de uma base experimental que dê suporte às hipóteses obtidas com as observações no campo. Dentre os experimentos a serem realizados devem ser destacados aqueles abordando aspectos sobre preferência alimentar das espécies mais importantes; estimativas das taxas de liberação de nutrientes pelo zooplâncton, a forma química em que estes se encontram e o reflexo sobre o desenvolvimento do fitoplâncton.

A utilização de resultados experimentais, acoplado às informações existentes sobre a flutuação das populações planctônicas associada aos fatores ambientais, abre uma perspectiva promissora ao entendimento e previsão do comportamento dos sistemas planctônicos, tanto em termos de flutuação da biomassa como da variação da composição de espécies, e o reflexo dessa dinâmica sobre o ecossistema como um todo. Tais informações poderão ser úteis para o manejo do ecossistema, seja em relação ao controle da produtividade orgânica ou da qualidade de água nos pequenos reservatórios artificiais, como o Monjolinho, amplamente distribuídos nas zonas urbanas e rurais do Estado de São Paulo.

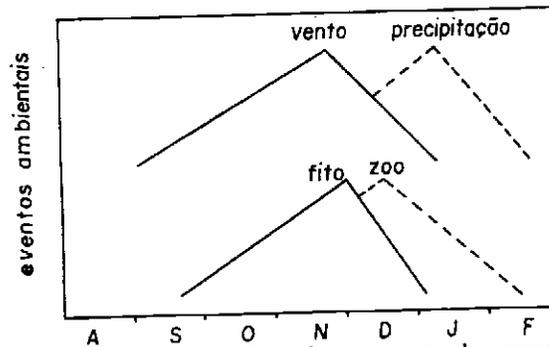


Figura 10. Sequência de eventos ambientais e resposta da comunidade planctônica da Represa do Monjolinho.

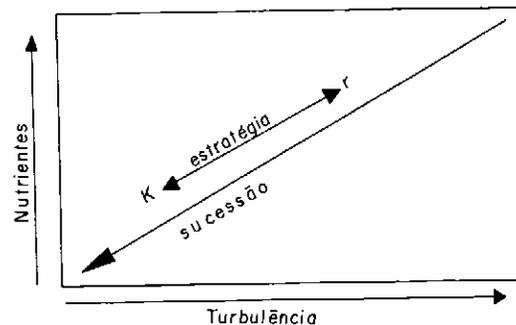


Figura 11. Modelo esquemático do padrão de organização da comunidade planctônica na Represa do Monjolinho (baseado em Reynolds, 1987b).

Agradecimentos

Ao CNPq e a CAPES pela concessão de bolsas de estudo durante a execução deste trabalho. Aos Professores Doutores Orlando Necchi Júnior (UNESP) e Francisco Barbosa (UFMG) pela revisão crítica do manuscrito.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Arcifa, M. S. (1984). Zooplankton composition of ten reservoirs in Southern Brazil. *Hydrobiologia*, 113: 137-145.
- Arcifa, M. S.; Gomes, E. A. T.; Meschiatti, A. J. (1992). Composition and fluctuations of the zooplankton of a tropical Brazilian reservoir. *Arch. Hydrobiol.*, 123 (4): 479-495.
- Berman, T.; Sherr, B. F.; Sherr, E.; Wynne, D.; McCarthy, J. J. (1984). The characteristics of ammonium and nitrate uptake by fitoplankton in Lake Kinneret. *Limnol. Oceanogr.* 29(2), 287-297.
- Boucher, P.; Blinn, D. W.; Johnson, D. B. (1984). Phytoplankton ecology in an unusually stable environment (Montezuma Well, Arizona, USA). *Hydrobiologia*, 119: 149-160.
- Caljon, A. G. (1987). A recently land locked brackish-water lagoon of Lake Tanganica: physical and chemical characteristics, and spatio-temporal distribution of phytoplankton. *Hydrobiologia*, 153: 55-70.
- De Fillipo, R. (1987). Ciclo Sazonal do Fitoplâncton, fatores climáticos e hidrológicos na Represa de Barra Bonita, São Paulo. São Carlos. Dissertação de Mestrado. UFSCar. 90pp.
- Devol, A. H. (1979). Zooplankton respiration and its relation to plankton dynamics in two lakes of contrasting trophic state. *Limnol. Oceanogr.*, 24(5): 893-905.
- Duncan, A. & Gulatti, D. (1981). Parakrama Samudra (Sri-Lanka) project - a study of a tropical lake ecosystem, 3. Composition, density and distribution of the zooplankton in 1979. *Vern. Internat. Verein. Limnol.*, 21: 1001-1008.
- Edmondson, W. T. & Winberg, G. G. (1971). A manual on methods for the assesment of secondary productivity in fresh waters. IBP n. 17. Oxford. Blackwell Scientific Publication. 358pp.
- Fulton III, R. S. (1988). Grazing on filamentous algae by herbivorous zooplankton. *Freshwater Biology*, 20: 263-271.
- Gilbert, J. J. (1980). Feeding in the Rotifer *Asplanchna*: Behaviour, Cannibalism, Selectivity, Prey Defenses and Impact on rotifer Communities. *In: Kerfoot, W. C. (ed.). Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. Hanover University Press of New England. 158-172.
- Golterman, H. L.; Clymo, R. S.; Ohnstad, M. A. (1978). Methods for physical & chemical analysis of freshwaters. IBP n.8. 2nd edition. Oxford. Blackwell Scientific Publications. 213pp.
- Gophen, M. (1984). The impact of zooplankton status on the management of Lake Kinneret (Israel). *Hydrobiologia*, 113: 249-256.
- Hino, K. (1979). Análise qualitativa e quantitativa do microfitoplâncton da Represa do Lobo (Broa) São Carlos, SP. São Carlos. Dissertação de Mestrado. UFSCar. 119pp.
- Hutchinson, G. E. (1967). A treatise on Limnology. Vol. II. Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton. N. York. John Wiley & Sons. 1115pp.
- Khan, M. A. & Ejike, C. (1984). Limnology and plankton periodicity of Jos Plateau Water Reservoir, Nigeria, West Africa. *Hydrobiologia*, 114: 189-199.
- Kilham, P. & Kilham, S. S. (1980). The evolutionary ecology of phytoplankton. *In: Morris, I. (ed.). The physiological ecology of phytoplankton*. Blackwell Scientific Publications. 571-597.
- Legendre, L.; Kemp, W. M.; Atlan, H.; Conrad, M.; Frechette, M.; Lane, P.; Platt, T.; Rodriguez, G.; Tundisi, J.; Yentsch, C. S. (1985) Possible holistic approaches to the study of biological-physical interaction in the oceans. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 213: 248-253.

- Lehman, J. T. (1985). Species - specific rates of growth and grazing loss among freshwater algae. *Limnol. Oceanogr.*, 30 (1): 34-36.
- Lewis Jr., W. M. (1979). *Zooplankton community Analysis Studies on a Tropical System*. Springer-Verlag. 163pp.
- Lewis Jr., W. M. (1986). Phytoplankton Succession in Lake Valencia, Venezuela. *Hydrobiologia*, 138: 189-203.
- Lund, J. W. G. (1954). The seasonal cycle of the plankton diatom *Melosira italica* (EHR.) Kutz subsp *subartica* O. Mull. *J. Ecol.*, 42: 141-179.
- Lund, J. W. G. (1965). The ecology of Freshwater phytoplankton. *Biol. Rev.*, 40: 231-293.
- Margalef, R. (1983). *Limnologia*. Barcelona. Ediciones Omega. 1010pp.
- Marins, M. A. (1975). *Ecologia da alga Melosira italica* (EHR) Kutz: Represa do Lobo, Estado de São Paulo (Brasil). São Paulo. Tesc de Doutorado. Instituto de Biociências, USP. 144pp.
- Matsumura-Tundisi, T; Rietzler, A. C.; Tundisi, J. G. (1989). Biomass (dry weight and carbon content) of plankton Crustacea from Broa Reservoir (São Carlos, SP - Brasil) and its fluctuation across one year. *Hydrobiologia*, 179: 229-236.
- Nogueira, M. G. & Matsumura-Tundisi, T. (1994). *Limnologia de um sistema artificial raso* (Represa do Monjolinho - São Carlos, SP). I - Dinâmica das variáveis físicas e químicas. *Rev. Brasil. Biol.*, 54 (1): 147-159.
- Pollinger, U. (1986). Phytoplankton periodicity in a subtropical lake (Lake Kinneret, Israel). *Hydrobiologia*, 138: 127-138.
- Reynolds, C. S. (1976). The ecology of phytoplankton in Shropshire and Cheshire meres. 44 Annual Report. Freshwater Biological Association. 36-45.
- Reynolds, C. S. (1984a). *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge. Cambridge University Press. 384pp.
- Reynolds, C. S. (1984b). Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability. *Freshwater Biology*, 14: 111-142.
- Reynolds, C. S. (1986). Experimental manipulations of the phytoplankton periodicity in large limnetic enclosures in Blelham Tarn. English Lake District. *Hydrobiologia*, 138: 43-64.
- Reynolds, C. S. (1987a). The concept of ecological succession applied to seasonal periodicity of freshwater phytoplankton. *Inter. Verein. fur Theor. Und Ang. Limnologie*, 23: 683-691.
- Reynolds, C. S. (1987b). The response of phytoplankton communities to changing lake environments. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 49 (2): 220-236.
- Richerson, P.J.; Neale, P.J.; Wurtsbaugh, W.; Alfaro, R.; Vincent, W. (1986). Patterns of temporal variation in Lake I. Back-ground, physical and chemical processes, and primary production. *Hydrobiologia*, 136: 205-220.
- Rocha, O.; Sendacz, S.; Matsumura-Tundisi, T. (1995). Composition, biomass and productivity of zooplankton in natural lakes and reservoirs of Brazil. *In: Tundisi, J. G.; Bicudo, C. E. M.; Matsumura-Tundisi, T. Eds. Limnology in Brazil*. São Paulo. Brazilian Academy of Sciences and Brazilian Limnological Society. p. 155-165.
- Sommer, U. (1984). The paradox of the plankton: fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures. *Limnol. Oceanogr.*, 29(3): 633-636.
- Steele, J. H. & Frost, B. W. (1977). The structure of plankton communities. *B. Biological Sciences*, 280 (976): 485-534.
- Tait, R. D.; Shiel, R. J.; Koste, W. (1984). Structure and dynamics of zooplankton communities, Alligator River region, N. T., Australia. *Hydrobiologia*, 113: 1-13.
- Talling, J. F. (1986). The seasonality of phytoplankton in African lakes. *Hydrobiologia*, 138: 139-160

- Timms, R. M. & Moss, B. (1984). Prevention of growth of potentially dense populations by zooplankton grazing in the presence of zooplankton fish in a shallow wetland ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 29(3): 472-486.
- Toetz, D. W. (1981). Effects of pH, phosphate and ammonia on the rate of uptake of nitrate and ammonia by freshwater phytoplankton. *Hydrobiologia*, 76: 23-26.
- Trimbee, A. M. & Harris, G. P. (1984). Phytoplankton population dynamics of a small reservoir: effect of Intermittent mixing on phytoplankton succession and the growth of blue-green algae. *Journal of Plankton Research*, 6 (4): 699-713.
- Tucker, C. S. & Lloyd, S. W. (1984). Phytoplankton communities in channel catfish ponds. *Hydrobiologia*, 112: 137-141.
- Utermohl, H. (1958). Zur Vervollkommung der quantitativen phytoplankton - Methodik. *Mitt. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.*, 9: 1-38.
- Williamson, C.E. (1983). Invertebrate predation on planktonic rotifers. *Hydrobiologia*, 104: 385-396.