

Rede de alimentação de invertebrados das águas pretas do sistema rio Negro

1. Observações sobre a predação de uma Ameba do tipo *Ameba discoides*.

Ilse Walker (*)

Resumo

Observação de pequenos ecossistemas estabelecidos quase naturalmente no laboratório a partir de material coletado em "habitats" específicos do rio, permitiu construir uma rede alimentar da *Amoeba (discoides)*, um predador voraz proveniente da fauna encontrada entre capins submersos nas margens de lagos e rios. O comportamento predador é bastante variado; as presas preferidas são ciliados, e, além de vários outros protozoários, a ameba ataca anelídeos (*Aeolosoma* sp.). Observou-se a caça cooperativa a espécies presas que chegam a fugir se atacadas por amebas solitárias. Cooperação é definida em termos de aumento de alimento obtido. Todos os organismos predadores na rede mostravam-se específicos na escolha da presa, notando-se também preferências por algumas espécies de presas aceitáveis. O gráfico da rede alimentar apresentado na figura 7, permite uma comparação quantitativa de diversas redes equivalentes.

INTRODUÇÃO

Diversas razões justificam o interesse na rede alimentar dos invertebrados das águas pretas. Algumas são relacionadas à química peculiar do sistema do rio Negro, o qual é caracterizado pela pobreza de cátions e presença de ácidos húmicos resultando em valores de pH excessivamente baixos e na densa cor negra da superfície da água.

Parece que isto resulta em níveis baixos da produção primária nestas águas e, conseqüentemente, na pobreza do estoque de peixes. Por esse motivo o INPA vem explorando a possibilidade de estabelecer viveiros de peixes nativos da região. Uma informação minuciosa sobre a rede alimentar dos invertebrados permitiria escolher o "input" mais econômico para a sustentação dos viveiros.

A pobreza da produção primária sugere que estas cadeias alimentares dependem principalmente da decomposição da matéria orgânica florestal que cai na água, especialmente da decomposição do folheto submerso. Assim, estas cadeias alimentares seriam, em grande parte, cadeias de decomposição específicas, um aspecto bastante importante na ecologia dos ciclos alimentares. Descuidar-se deste aspecto teria conseqüências graves com respeito ao desmatamento das margens dos rios de águas pretas.

Também, há necessidade de desenvolver uma instrução biológica para todos os níveis do sistema educacional, que seria baseada no entendimento do ambiente local, do qual a ecologia aquática constitui uma parte integrante na Amazônia.

Por todas essas razões, o conhecimento da ecologia dos invertebrados das águas pretas torna-se indispensável. Além disso, informação pormenorizada sobre a rede de alimentação dos invertebrados aquáticos é deficiente mesmo nas outras partes do mundo; portanto, este tipo de pesquisa não deveria incitar os interesses somente da região Amazônica.

Temos a intenção de apresentar, numa série de publicações, os resultados sobre a rede alimentar dos protozoários até às larvas de peixes. Essencialmente, analisaremos dois tipos de dados:

1. dados coletados no laboratório, pertinentes a ecossistemas, os quais se estabelecem quase naturalmente de material coletado nos rios;
2. dados obtidos no campo sobre o consumo de iscas naturais colocadas em "habitats" específicos; tais dados deveriam confirmar ou não os resultados do laboratório.

(*) — Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus

Os resultados dessa comunicação sobre a *Amoeba discoides* referem-se unicamente a sistemas estabelecidos no laboratório.

O maior problema desse tipo de trabalho é a identificação dos organismos. É claro que, a respeito dos protozoários, a determinação da espécie e, em alguns casos mesmo do gênero, é impossível. A sistemática contemporânea necessita da análise macromolecular das organelas (Lynn, 1976; Bardele, 1977) e tais projetos estão bem fora dos objetivos de nosso trabalho. Entretanto, todos os organismos apresentados na rede alimentar foram criados e observados por várias semanas e mesmo por meses, o que permite reconhecer e distinguir, com quase certeza, as espécies na forma tradicional e inexata, ao menos aquelas com diâmetros ultrapassando cerca de 30 μm . Organismos de tamanho menor, não permitindo discriminação com bastante confiança, são chamados globalmente "micro-ciliados", "micro-flagelados", etc. Em geral, as identificações foram baseadas nos livros de Kudo (1966), Hyman (1951), Grassé (1952) e especialmente, nos trabalhos de Marcus (1943-1947). As chaves de Pennak (1953) também foram utilizadas para chegar às famílias ou mesmo aos gêneros. Em casos de identificação duvidosa, o nome da espécie, ou do gênero, é posto entre parênteses.

MÉTODOS E MATERIAL

COLEÇÃO — O material é coletado em "habitats" característicos dos rios, especialmente nas zonas de folhiço submerso e nas zonas cobertas de capim, gramíneas gigantes cobrindo as margens dos rios e igapós, as quais são freqüentes somente em águas brancas, mas encontram-se ocasionalmente em águas pretas. A coleção inclui vegetação viva com raízes e vegetação morta, lama do fundo, material coletado com redes de diferentes malhas entre a vegetação e na água livre, e bastante água da região para estabelecer as culturas no laboratório.

CULTURA — No laboratório, grande parte do material proveniente de um "habitat" específico é colocado em recipientes de vidro com capacidade de 5 litros. Essas culturas são no-

meadas culturas iniciais (IC) e a numeração (IC) I, (IC) II, (IC) III... etc, designa simplesmente a cronologia das coleções durante todo o período deste projeto. A parte menor deste material é colocada em caixas de 250-500ml para observação direta sob estereoscópio. A designação dessa cultura é IA₁... IA₂... IIA₁... IIA₂... etc. No caso de serem tomadas subculturas cronológicas das culturas iniciais (IC) I, (IC) II... etc., estas serão chamadas IA, IB, IC,... IIA, IIB... etc. O número romano sempre indica a respectiva cultura inicial (IC). Tais subculturas servem à observação de processos de sucessão nas culturas iniciais. Para a caracterização quantitativa da fauna de um "habitat", a coleta inicial é feita em várias pequenas amostras simultâneas que são designadas (IC) I₁, (IC) I₂, (IC) I₃... (IC) II₁, (IC) II₂... etc. Contudo, essa primeira comunicação não inclui séries de sucessão ou amostragens quantitativas.

Para chegar a densidade de organismos observáveis, bem como observação de seus comportamentos alimentares, pequenos pedaços de matéria alimentícia são colocados nas culturas, geralmente um animal morto de uma das espécies que vivem nessa cultura, ou um pedacinho de peixe cozido; um grão de fermento seco (*Saccharomyces*) também serve à manutenção de cadeias alimentares que dependem de bactérias como primeiro estágio. Entretanto, algumas espécies comem diretamente o fermento, uma condição artificial que, todavia, é prática e fácil para criar certas espécies em rotina no laboratório.

Observações das culturas IA₁, IA₂... IIA₁, IIA₂... dá a impressão de que certas culturas formam grupos característicos durante a micro-sucessão, desenvolvendo-se nas vizinhanças de um alimento específico. Tais grupos são transferidos para vidros de 100 ml, ou para placas de Petri, onde eles são mantidos por período tão longo quanto possível com o mesmo tipo de alimento. Essas culturas são chamadas Ia₁, Ia₂... Ib₁, Ib₂... IIA₁, IIA₂... se derivadas das culturas IA, IB, e IIA, respectivamente, e são mantidas em 2-3 duplicatas para evitar extinção por acidentes de qualquer origem.

A observação das culturas sob o estereomicroscópio (aumento de 10-40x) realizam-se

em intervalos de 1-3 dias e anotam-se as seguintes condições: aparecimento e extinção das espécies; espécies presas e predadoras, período até chegarem certas espécies na vizinhança de uma isca fresca, e os notáveis comportamentos dos organismos.

Com a finalidade de observar o comportamento predatório dos organismos em aumentos maiores (160x, 640x), colocamo-los em uma câmara de Neubauer com uma rede quadrática de 0,05 X 0,05 mm permitindo estimar o tamanho dos organismos em desenhos à mão livre durante o período inicial do projeto, quando ainda não havia disponibilidade de câmara-clara. Posteriormente, todos os desenhos foram feitos com ajuda da câmara-clara, e as fases características durante o processo de predação foram medidas com cronômetro.

MATERIAL — A *Amoeba (discoides)* apareceu no capim da cultura inicial (IC)1, coletada em 28 de dezembro de 1976 em Samaúma, perto da ilha Anavilhana situada no rio Negro a 55 km a montante de Manaus. Em 16 de janeiro de 1977, a cultura IA foi derivada da cultura (IC)1, e um camarão morto da mesma cultura serviu como fonte local de alimentação. Uma descrição da fauna deste "habitat" precisa de coletas adicionais; neste trabalho, limitamo-nos a apresentar as interações entre os organismos da cultura IA com respeito a *Amoeba (discoides)*.

A lista I inclui todos os organismos encontrados na cultura IA. Em anexo, há uma série de organismos provenientes de culturas derivadas de folhigo submerso, os quais serviram para testar o comportamento da *Amoeba* ou da presa para com eles. Em outros termos: exploramos a extensão potencial da rede alimentar da *Amoeba*.

LISTA 1. Organismos da Cultura IA.

Saprolegnia sp. Saprolegniaceae, Oömycetes, Fungi
Chilomonas sp. Cryptomonadidae, Flagellata.
Peranema sp. Anisonemidae, Flagellata.
(Vampyrella) sp. Vampyrellidae, Rhizopoda
Amoeba, 2 espécies lobosas, Amoebidae, Rhizopoda
Amoeba sp., tipo radiosa, Amoebidae, Rhizopoda
Amoeba (discoides), Amoebidae, Rhizopoda
Arcella (discoides), Testacida, Rhizopoda
Diffugia corona, Testacida, Rhizopoda
Diffugia, 2 espécies, Testacida, Rhizopoda

Rede de alimentação...

Vorticellidae, espécie 1, Peritricha, Ciliata
Paramecium sp. Hymenostomatida, Ciliata
Dileptus (anser), Gymnostomatida, Ciliata
 Micro-Hypotrichida, espécie 1, Ciliata
Stenostomum sp. Rhabdocoela, Platyhelminthes
 Nematoda, espécie não identificada
 Philodinidae, 1 espécie, Bdelloidea, Rotifera
 (Euchlanidae) 1 espécie, Pseudotrocha, Rotifera
 Gastrotricha, 1 espécie
Aeolosoma espécie 1 (pigmento vermelho), Aeolosomatidae, Annelida.
Pristina sp. Naididae, Annelida
 Cladocera, 2 espécies, Crustácea
 Ostracoda, 1 espécie, Crustácea
 Copepoda, 1 espécie, Cyclopidae, Crustacea

ANEXO: Espécies provenientes de folhigo submerso:

(Vahlkampfia limax) Amoebidae, Rhizopoda
Anisonema sp. Anisonemidae, Flagellata
Spirostomus (teres), Spirotricha, Ciliata
Stentor (coeruleus), Spirotricha, Ciliata
Vorticella espécie 2, Peritricha, Ciliata
Micro-Hypotrichida espécie 2, Ciliata
Euplotes sp. Hypotrichida, Ciliata
Stylonychia sp. Hypotrichida, Ciliata

Em 24 de janeiro de 1977, foram feitas duas subculturas derivadas da cultura IA:

Cultura Ia₁ — com a *Amoeba* e as seguintes espécies: Vampyrellidae espécie 1, *Arcella*, micro-hipotrichidos, Vorticellidae espécie 2, bdelloideos rotíferos, euchlanideos rotíferos, *Aeolosoma*, espécie 1. A ameba exterminou os ciliados durante as primeiras semanas da subcultura;

Cultura Ia₂ — com *Dileptus*, *Arcella*, euchlanideos rotíferos e um nematódeo que apareceu numa duplicata somente depois de 7 meses, provavelmente originário de uma contaminação acidental. As subculturas Ia₁ e Ia₂ são mantidas desde mais de um ano somente com *Saccharomyces*.

RESULTADOS

A. INVENTÁRIO PREDADOR — PRESA

1. A presa de *Amoeba (discoides)*

A. (*discoides*) foi observada repetitivamente ingerindo os organismos apresentados na lista 2.

LISTA 2. Presa de Amoeba (discoides)

- Bactéria, colônias esféricas desenvolvendo-se sobre *Saccharomyces*.
- Saccharomyces*, alimento artificial (p. 424) (*Saprolegnia*), Oömycetes, Fungi; esporos sexuais (*Chilomonas*), Cryptomonadinae, Flagellata (*Vampyrella*) spec. Vampyrellidae, Proteomyxidae, Rhizopoda
- Arcella* (discoides), Arcellidae, Testacida, Rhizopoda
- Paramecium* (caudatum), Parameciidae, Hymenotomatida, Ciliata
- Dileptus* (anser), Tracheliidae, Gymnostomatida, Ciliata
- Spirostomum* (teres), Spirostomatidae, Spirotricha, Ciliata (*)
- Vorticella*, Vorticellidae espécie 1, Peritricha, Ciliata (*)
- Vorticellidae espécie 2, espécie grande de um gênero não identificada (p. 425), Peritricha, Ciliata
- Hypotrichida, 2 espécies pequenas (< 30 μ m) não identificadas, Ciliata
- Stylonychia*, Hypotrichida, Ciliata (*)
- Aeolosoma* espécie 1, Aeolosomatidae, Oligochaeta; pigmento vermelho
- Aeolosoma* espécie 2, Aeolosomatidae, Oligochaeta; pigmento amarelo (*).
- Nenhum desses organismos mostra a mais ligeira reação de tigmotaxia negativa para com a ameba. Tentativas de fugir só acontecem quando o plasma do predador já está em processo de envolvimento da presa, e apenas são bem sucedidas em casos de movimentos bastante rápidos ou fortes da presa. Geralmente *Aeolosoma* de tamanho adulto e ciliados mais velozes chegam a se libertar. Contudo, esses organismos são bem capazes de tigmotaxia negativa no encontro com outras espécies.

2. Espécies rejeitadas por Amoeba (discoides)

A ameba sobe, freqüentemente, ao longo do corpo dos bdelloideos rotíferos (Fam. Philodinidae), quase sedentários, como se eles fossem Vorticellidae, as quais são ingeridas vorazmente; contudo, ao chegar próximo à metade do comprimento do rotífero, a ameba abandona a tentativa. A ameba comporta-se como se não percebesse euchlanideos rotíferos, pequenas amebas lobosas, amebas do tipo *Vahlkampfia* (*limax*) e nematódeos. Todavia, esses organismos são comestíveis para *Dileptus* (anser) um predador não menos voraz que a ameba. Nenhum dos organismos mais volu-

mosos é velozes da cultura IA (*Stenostomum*, micro-crustacea, Pristina), induz a menor reação em *A. (discoides)*.

3. Amoeba (discoides) como presa.

Durante seis meses de observação intensiva, nenhuma das espécies coabitantes na cultura IA manifestava uma reação visível, de atração ou repulsa, ao encontrar-se com *A. (discoides)*. Todos os indivíduos observados ingerindo qualquer alimento, mostravam regularmente, que a ingestão é precedida de um processo de escolha que permite uma seleção, ou rejeição de materiais não aceitáveis. Ingestão de *A. (discoides)* nunca foi observada, nem mesmo acidentalmente. O fato de *A. (discoides)* não figurar como presa dos predadores coabitantes na cultura chama a atenção do observador, uma vez que a ameba consiste unicamente de protoplasma aparentemente sem abrigo e defesa. Outros rhizópodos servem bem de presa, assim (*Vahlkampfia limax*) para *Dileptus* (anser), *Arcella* para *Stenostomum*. Observações das culturas IA e IA₁ dão a impressão de que a reprodução de *A. (discoides)* seja um tanto lenta em comparação com espécies consideradas como predadores potenciais. Assim, parece que a insensibilidade bilateral entre a ameba e outras espécies durante encontros parece garantir a sobrevivência da ameba, pelo menos nas culturas de laboratório: sua presa capaz de rapidez superior é capturada de surpresa (*Aeolosoma* e vários ciliados) enquanto a ameba fica livre de ataques.

B) OBSERVAÇÕES SOBRE O COMPORTAMENTO PREDATÓRIO DE *A. (discoides)*.

1. Características Gerais

Em relação à presa de tamanho bastante menor do que *A. (discoides)* a predação ocorre de maneira típica das amebas em geral: a ameba cerca a presa de pseudópodos e encerra-a num vacúolo alimentar. A reação da ameba, ao encontrar-se com a presa, é caracterizada por uma excitação marcada: o fluxo

(*) — Espécies provenientes de culturas estabelecidas com folheto submerso.

de protoplasma pára, de repente, por cerca de 0,5 a 1,0 seg. e depois recomeça mais intensivamente na direção do contato inicial com a presa. O fluxo plasmático de uma ameba ativa, mas não estimulada, é de $0,74 \pm 0,50$ mm/min. (7 amebas, 30 medições), e de uma ameba estimulada por contato, com o ciliado *Spirostomum (teres)* é de $1,67 \pm 1,76$ mm/min. (5 amebas, 13 medições). Parece que o fluxo intensificado do protoplasma começa no interior da célula e não no lugar periférico do contato com a presa, sendo portanto, o resultado de um processo de comunicação entre a periferia e o interior da célula.

A reação protoplasmática é semelhante ao contato com *Aeolosoma* e com todos os ciliados examinados, que são duas espécies de micro-Hypotrichida, duas espécies de Vorticellidae, *Spirostomum (teres)*, *Paramecium* sp., *Dileptus (anser)* e *Stylonychia* sp.; exceção foi uma espécie de *Euplotes* de tamanho semelhante ao da ameba, e com uma rapidez e força de movimentos que torna a predação por *A. (discooides)* impossível. A reação do protoplasma ao contato com outros organismos presa é bem menos intensa ou mesmo ausente, tal com (*Vampyrella*) e *Arcella*, que estão presentes permanentemente na cultura Ia₁, no entanto, são ingeridos só ocasionalmente.

É plausível pensar-se que a reação plasmática de *A. (discooides)* conduz aos três fenômenos observados nas culturas:

a) Ingestão e vacuolização de uma presa que fica tranqüila ao lado da ameba durante o período necessário para o processo;

b) Acumulação de amebas em lugares com alta densidade de micro-organismos servindo de presa, tal como bactérias, flagelados e micro-ciliados. Os contatos são mais freqüentes do lado da densidade maior, por isto o fluxo de protoplasma e, em consequência, o movimento das amebas, fica orientado nesta direção. Por exemplo, 24 horas depois de termos colocado um pedacinho de peixe morto na cultura IA, uma dúzia de amebas estiveram congregadas em cima e embaixo da isca povoada de bactérias e flagelados (*Chilomonas* sp.);

c) A estimulação do fluxo protoplasmático resulta na caça cooperativa, um fenômeno que será pormenorizado na seção B4.

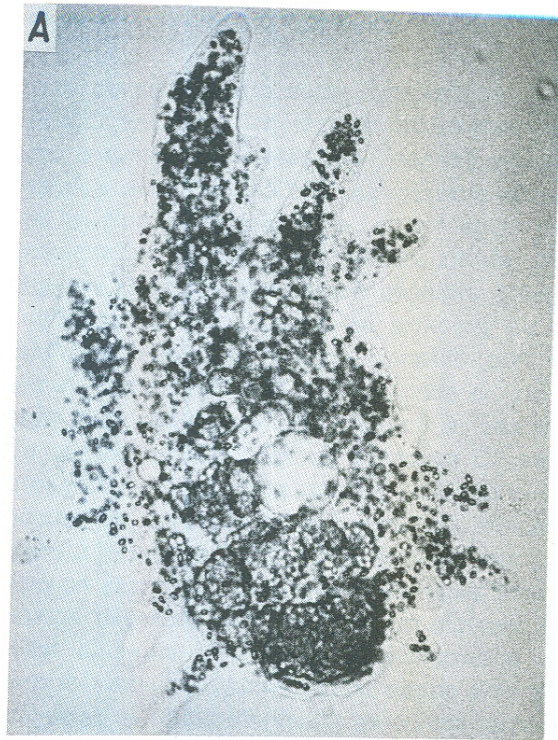
2. Macro-ciliados como presa

A. (discooides) ataca organismos de tamanho comparável ao seu, tal como os ciliados *Dileptus (anser)*, *Spirostomum (teres)* e uma grande espécie de Vorticellidae que sobreviveu pouco tempo e somente na cultura Ia₁. Com efeito, observou-se que *A. (discooides)* causa a extinção destes ciliados cada vez que ela se encontra na mesma cultura com eles. Por isto, *Dileptus (anser)* é criado separadamente na subcultura Ia₂(p. 425). Muitas vezes, a ameba é incapaz de vacuolizar toda esta presa. O processo de vacuolização parece dividido em duas partes: primeiro, envolvimento completo da presa; o protoplasma da ameba está em contato direto com a superfície do ciliado; segundo, compressão da presa no próprio vacúolo que contém uma secreção líquida que a circunda. Durante esta segunda fase, a ameba quase transformada em um enorme vacúolo, rompe-se freqüentemente e parte do ciliado é comprimido e então expulso através da ruptura. Em geral, o fragmento liberado regenera cílios e, às vezes, todas as organelas características da espécie. Logo, é verossímil que, na natureza, a notável capacidade regenerativa dos ciliados tem significação real para a sobrevivência da espécie numa determinada região. Várias cenas de predação são mostradas em séries de esboços nas figuras 1, 2, 5.

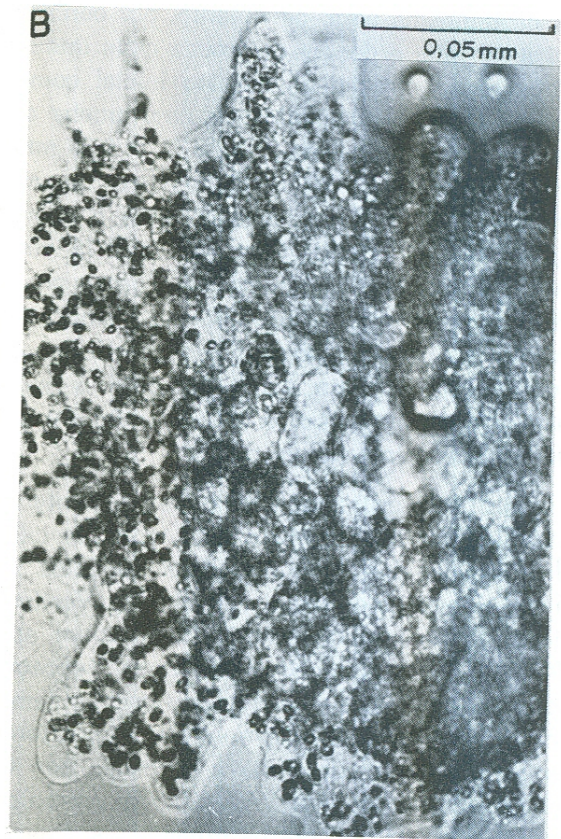
3. Aeolosoma como presa

O anelido *Aeolosoma* é o maior dos organismos que se constituem presa de *A. (discooides)*. Geralmente o aprisionamento de vermes adultos não é possível, e vermes de tamanho menor muitas vezes chegam a libertar-se. No entanto, pequenos indivíduos recentemente produzidos (*Aeolosoma* reproduz-se assexualmente por fissão) podem ser vacuolizados com sucesso. Este tipo de predação foi observado 2 vezes, e amebas com vacúolos alimentares contendo o pigmento vermelho de *Aeolosoma* espec. 1 foram encontrados mais freqüentemente na cultura Ia₁, onde *A. (discooides)* co-existe com *Aeolosoma*, há mais de um ano.

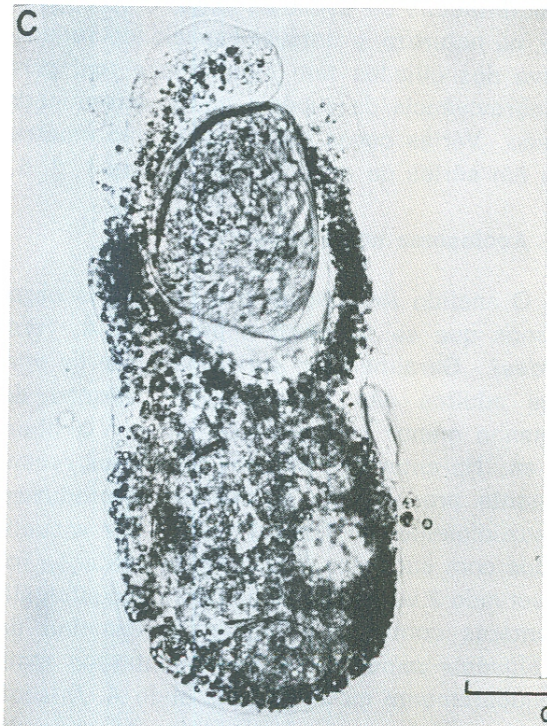
Acontece que várias amebas atacam só um anelido. Tal cena é mostrada na figura 3; uma cena semelhante foi registrada com *Aeoloso-*



0,10 mm



0,05 mm



0,10 mm

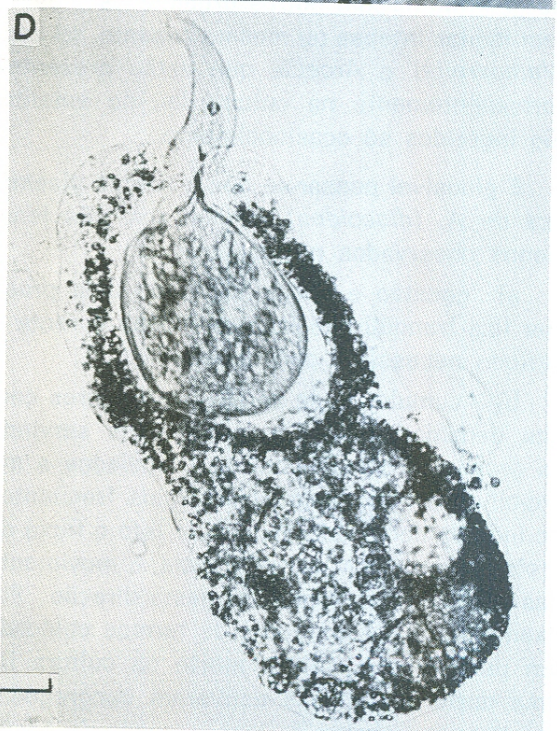


Fig. 1 — A) *Amoeba (discoides)*; aumento 160x; B) Aumento maior (640x) mostrando o tamanho e a densidade das partículas endoplasmáticas; no centro a forma discoide do núcleo (vista lateral) e o grande vacúolo pulsátil único; C) *A. (discoides)* vacuoliza o ciliado *Dileptus (anser)* (vide Fig. 6); D) a presa tenta libertar-se.

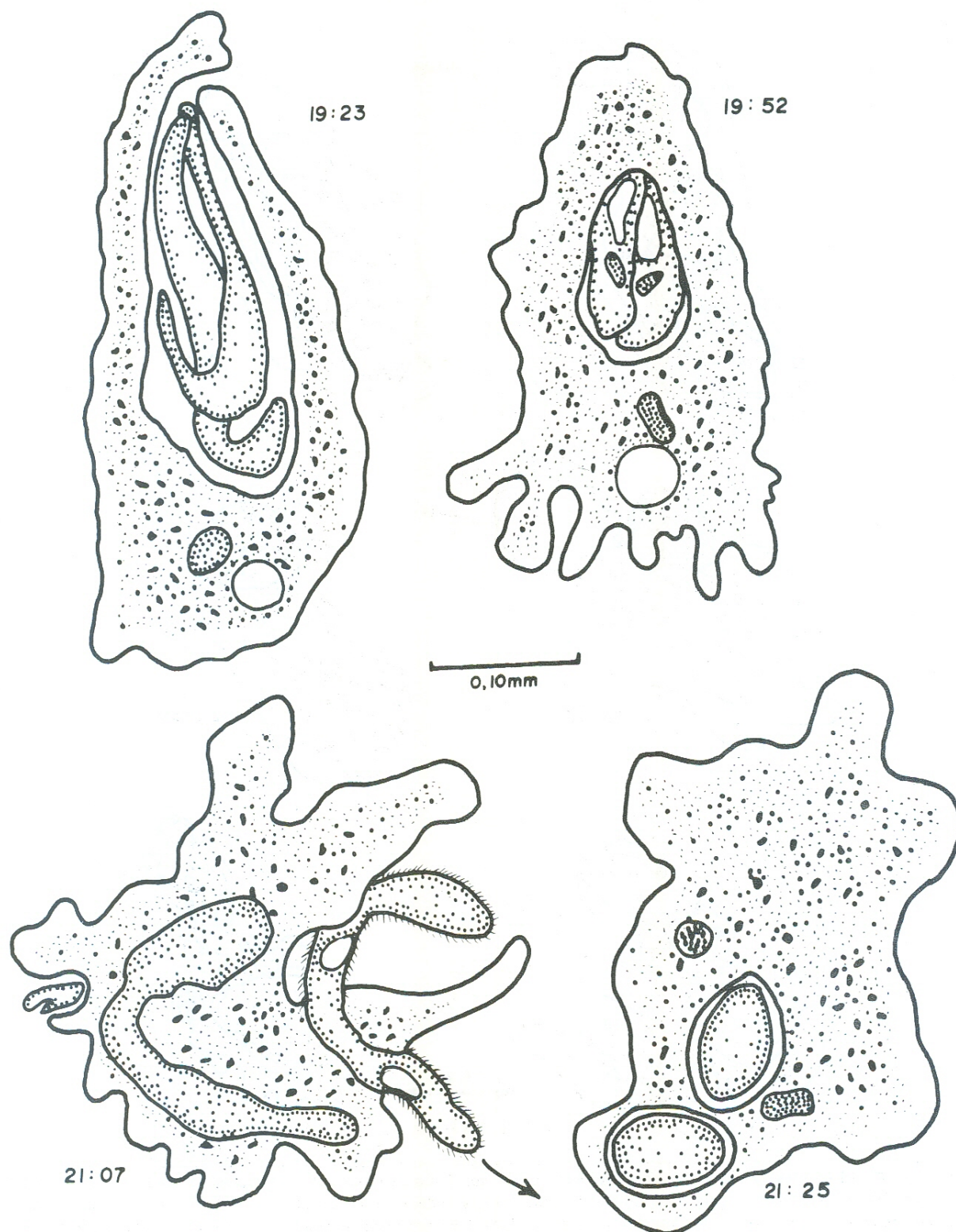


Fig. 2 — 19.23 h.: A. (discoides) capturando dois indivíduos de *Spirostomum* sp. e comprimindo-os dentro de um grande vacúolo alimentar. 75 min. mais tarde (21.07 h.) os ciliados rompem o vacúolo; um deles, desorganizado pelo processo (dois vacúolos pulsáteis) escapa (seta), o outro é recapturado e digerido dentro de dois grandes vacúolos alimentares (21.25 h.). Simultaneamente, um pequeno flagelado (*Chilomonas*) é ingerido (margem esquerda). (Desenhos com câmara clara, 160x).

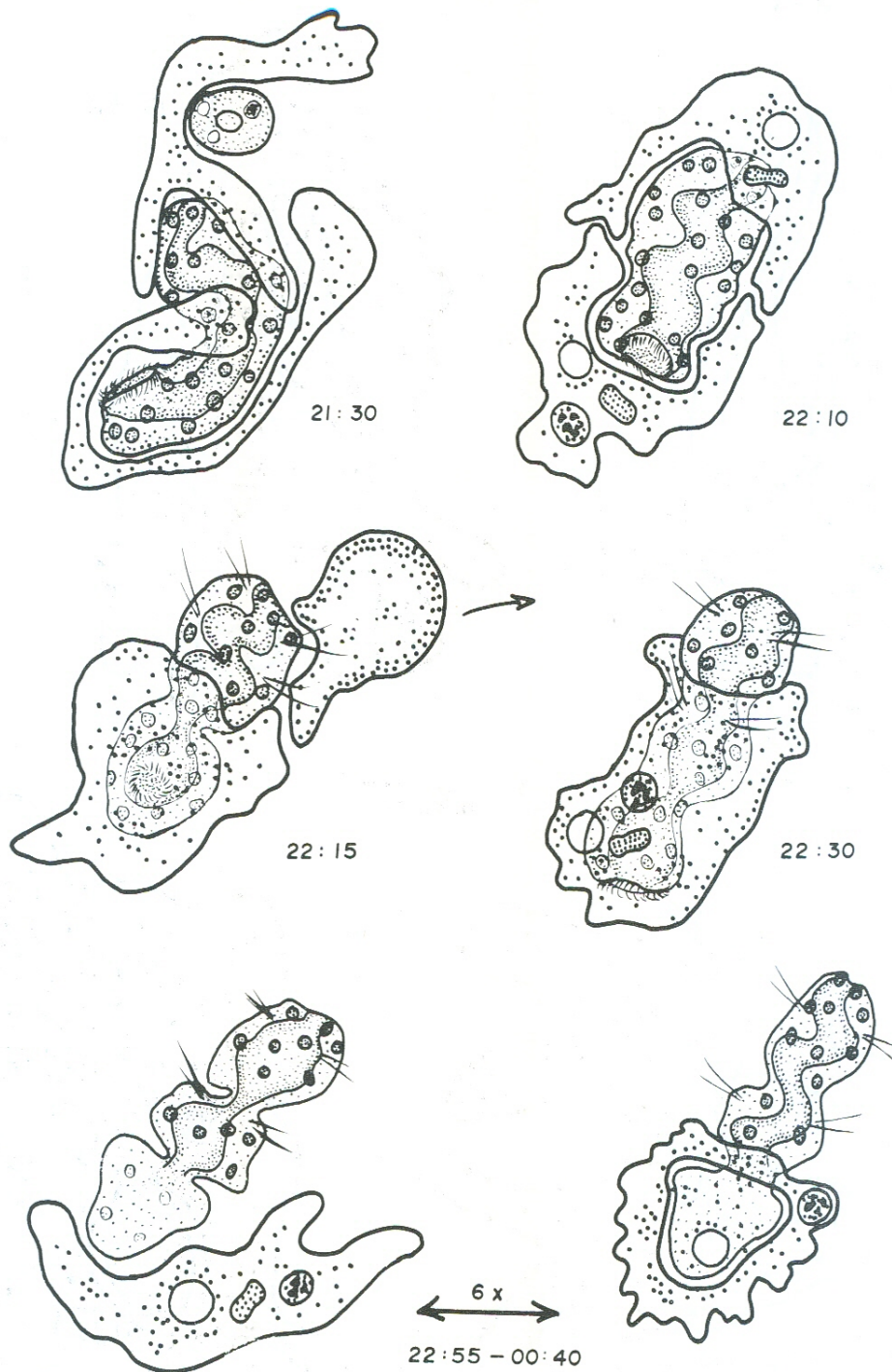


Fig. 3 — *A. (discoides)* atacando o anelídeo *Aeolosoma* sp. (caracterizada pelas vesículas de pigmento epidérmicas redondas pelo tubo digestivo, pela boca ciliada e pelas cerdas abdominais). 21.30 h : Duas amebas cercam o anelídeo já bastante comprimido e finalmente incluem-no dentro de um vacúolo comum (22.10 h); uma das amebas também cerca ao mesmo tempo a tecameba *Arcella* sp., mas abandona esta tentativa posteriormente. 22.15 h : O verme consegue libertar os segmentos posteriores e uma das amebas abandona o ataque (seta). Uma tentativa da ameba estante de englobar todo o verme é abandonada; continuando o predador a envolver apenas a parte anterior já vacuolizada desde o início. 22.50-00.40 h : A ameba libera e recaptura seis vezes a parte anterior do anelídeo, a qual se desorganiza progressivamente enquanto os segmentos posteriores livres se recuperam. (Desenhos à mão livre, 160x).

ma espec. 2 (p. 426) que é tomada como presa por *A. (discooides)* ainda que proveniente de um outro "habitat", folhiço submerso. Estas observações agora descritas parecem ter uma significação biológica bastante interessante, no entanto há necessidade de repetidas observações para melhor comprovar os fenômenos. No começo, 4 amebas tentaram envolver o verme, mas, após ter sido envolvido e então liberado por duas amebas, (vide fig. 3) nenhuma das 5 outras amebas que depois toca-

ram o verme acidentalmente mostraram a menor atração ou estimulação protoplasmática. Também, a ameba que tinha aprisionado a parte anterior do verme, relaxando e reenvolvendo esta parte por 6 vezes, nunca ultrapassava a parte posterior recentemente envolvida pela outra ameba. Será que a ameba predadora marca sua presa quimicamente? Só uma análise imunológica poderia responder a questão. Quando se rompeu a epiderme de *Aeolosoma*, outras amebas, ciliados e flagelados chegavam

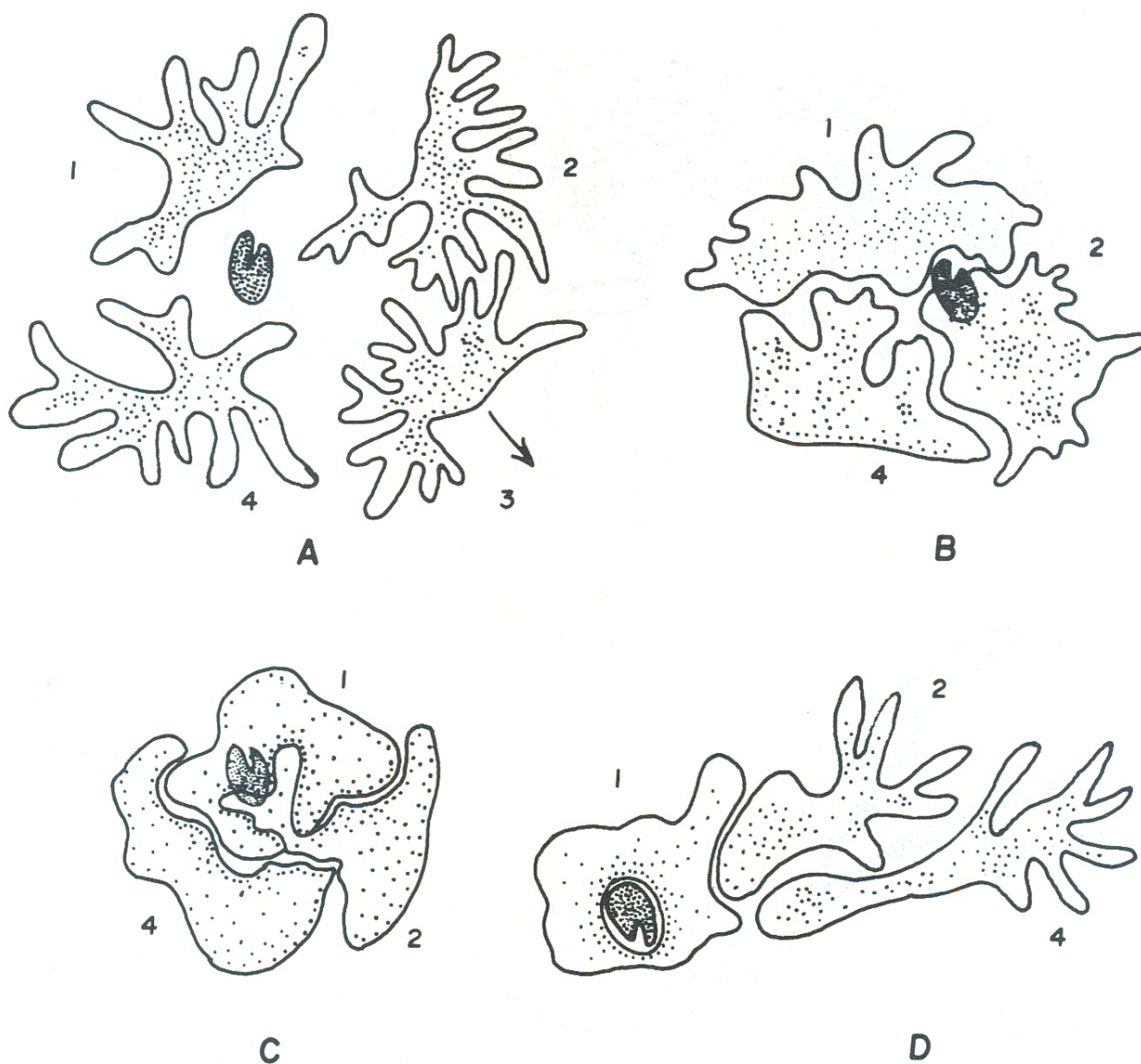


Fig. 4 — Caça cooperativa. A) formação do labirinto; B, C) formação de um domo fechado; D) vacuolização da presa (micro-hipotrichido) pela ameba cobrindo-a. Duração do processo: 12 min. (desenhos à mão livre durante a observação de uma cultura sob estereoscópio, aumento 40x; explicações detalhadas p. 432).

ao local e ingeriam as partículas que saiam da ruptura. Assim, parece que estes protozoários não só funcionam como predadores, mas também como organismos necrófagos.

4. Predação cooperativa

As seguintes observações foram feitas durante a tarde (março, 13. 1977), numa duplicata da cultura Ia, contendo uma alta densidade de amebas, euchlanídeos rotíferos e microhipotrichídeos. Os rotíferos e ciliados são de

tamanho e de velocidade semelhante, e permanecem preferivelmente no fundo do vidro. Em consequência dos toques freqüentes com os ciliados, as amebas assumiam uma forma de estrela com vários pseudópodos, e, desse modo, formavam verdadeiros labirintos, onde os ciliados eram capturados. A freqüência dos toques aumentava com o estreitamento do labirinto e, finalmente, alguns dos labirintos fechavam-se encerrando um dos ciliados. Estes cativos, tentando sair, giravam ao longo dos pseudópodos, os quais cresciam formando uma

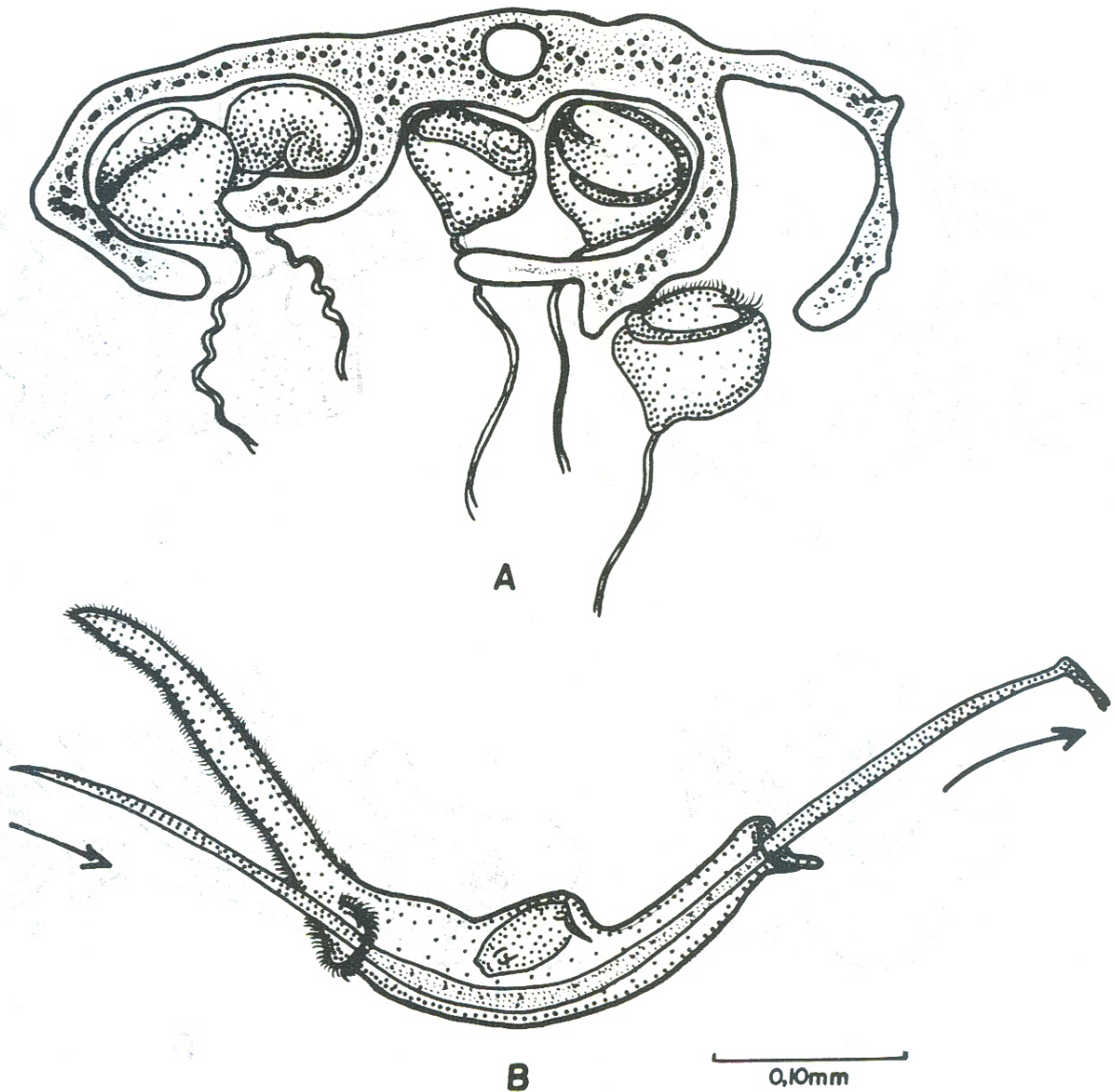


Fig. 5 — A) *A* (*discoides*) atacando uma colônia de *Vorticellidae* (camara clara, 160x); B) O ciliado *Dileptus* (*anser*) tentando ingerir um nematodo paralisado por tricocistos muito maior que ele. O verme não digerido simplesmente passa através do ciliado. O (euchlanídeo) rotífero, que é presa normal de *Dileptus*, foi vacuolizado com sucesso.

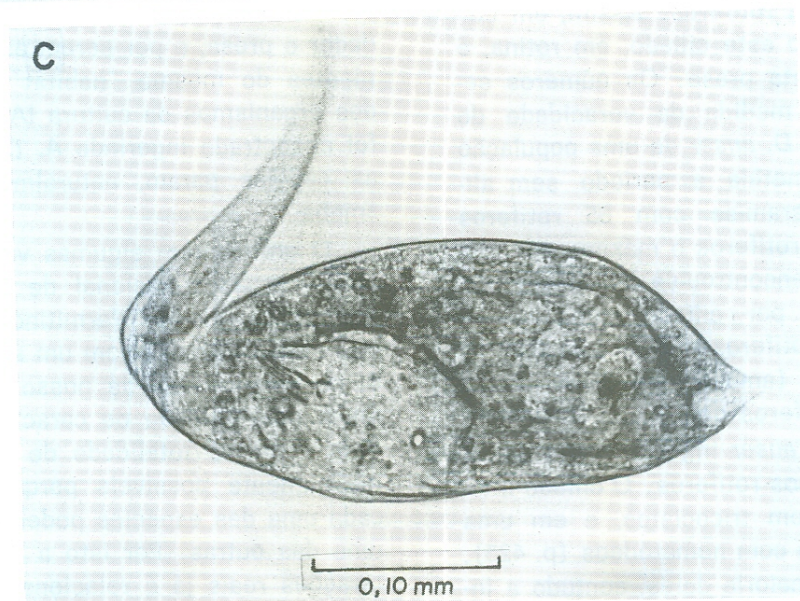
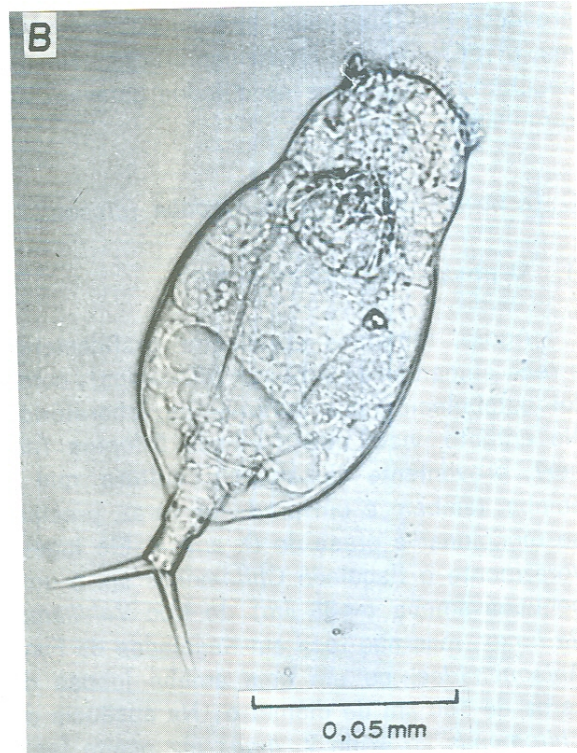
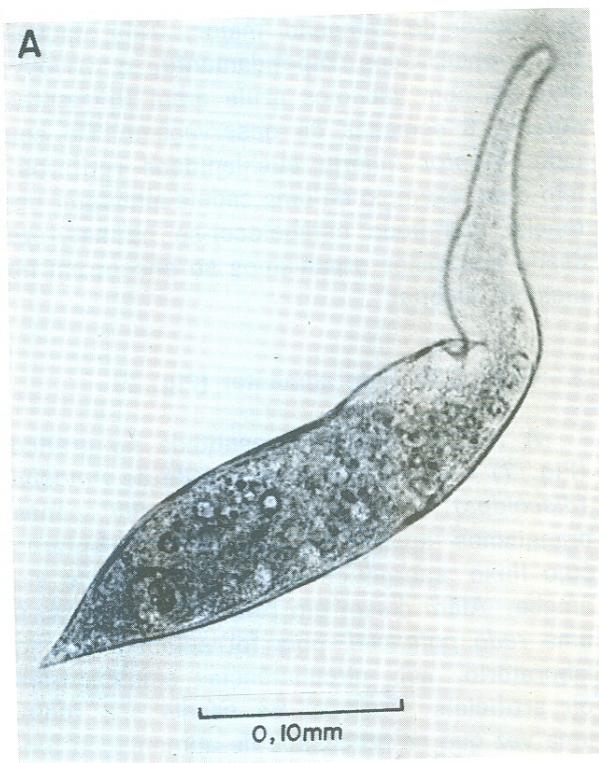


Fig. 6 — A) *Dileptus (anser)* e B) sua presa, um rotífero pseudotroco (euchlanidea); C) *Dileptus* com 2 rotíferos ingeridos.

cápsula fechada sobre o ciliado. Uma vez que o ciliado permanecia tranqüilo durante alguns momentos, a ameba colocada superiormente sobre ele descia e vacuolizava sua presa, ao mesmo tempo em que as outras amebas do grupo cooperativo se afastavam.

Rede de alimentação...

Foram observados 12 processos semelhantes durante esta tarde. O número de amebas cooperando num processo foi 2-5 (1X2, 1X5, 10X3 ou 4). Durante as 3 horas de observação, não foi observada uma ameba sozinha aprisionando uma presa. Contatos com rotíferos não

provocou um fluxo mais intenso do protoplasma, e rotíferos não foram capturados. No dia seguinte, quase todos os ciliados estavam exterminados.

C. A REDE ALIMENTAR DE *Amoeba (discoïdes)*

1. O predador *Dileptus (anser)*

Agora, tentamos apresentar graficamente a rede alimentar de *Amoeba (discoïdes)*, como foi estabelecida nas culturas de laboratório. No entanto, visto que o ciliado *Dileptus (anser)*, proveniente da mesma cultura que a ameba, também é um predador voraz, precisa-se mencionar a presa de *D. anser*. Ele ingere vorazmente o flagelado *Chilomonas* sp. e uma pequena ameba (<35 μm) do tipo *Vahlkampfia limax*, mas não toca em flagelados da Fam. *Anisonemidae*, ou em uma ameba lobosa de cerca de 100 μm de diâmetro. Na ausência de *Chilomonas* sp. e de *V. limax* ele aceita facilmente euchlanideos rotíferos. Assim, em culturas de laboratório este ciliado, em rotina, é alimentado com esta presa. Os números seguintes dão uma medida da voracidade de *Dileptus anser*: 10 *D. anser* de uma população anteriormente submetida a período sem alimentação encontraram-se com 65 rotíferos ingeridos, sendo 9 rotíferos o máximo por predador. Outra vez, encontrou-se em média 1,51 rotíferos ingeridos por ciliado numa cultura com $1,30 \pm 0,35$ rotíferos/ mm^2 e com $0,26 \pm 0,26$ *Dileptus*/ mm^2 (amostra de 35 *D. anser* "range" = 0-5 rotíferos dentro um *D. anser*). Ocasionalmente *D. anser* ingere *Arcella* sp., e raramente bdelloideos rotíferos. O ciliado imobiliza sua presa com tricocistos, e em uma cultura contaminada com nematódeos (p. 425), *D. anser* matou a maioria deles, contudo a ingestão de nematódeos foi observada apenas 3 vezes. Introduzido numa cultura de folhíço submerso, *D. anser* atacou Gastrotrichidos, e tentou também ingeri-los, sem contudo obter sucesso, em razão das longas cerdas. *D. anser* não foi observado atacando outros ciliados. Outro predador voraz, servindo também como presa a *A. (discoïdes)* é um tipo de *Stylonychia* proveniente de uma cultura estabelecida com folhíço submerso. Nessa cultura, *Stylonychia* sp. ataca *Stentor (coeruleus)* mesmo sen-

do *Stentor* de tamanho maior. Tais ataques foram observados repetidamente, e *Stylonychia* sp. com vacúolos azuis eram freqüentes durante 6 semanas de observações. De seu lado, *Stentor* ingeriu euchlanideos rotíferos. Isto é um exemplo de uma cadeia alimentar potencial que pode estabelecer-se na natureza desde que esses organismos se encontrem no mesmo "habitat".

2. Gráfico da rede alimentar (Fig. 7)

A rede alimentar apresentada no gráfico (Fig. 7) é especificamente a rede de *Amoeba (discoïdes)*, o que significa que inclui apenas organismos ligados nas cadeias alimentares cujo fluxo energético passa diretamente via ameba. Além disso, em relação à natureza, é uma rede potencial, pois foi estabelecida no laboratório, sob circunstâncias semi-naturais ou artificiais. Todavia, os canais são reais, uma vez que os processos de alimentação funcionavam repetitivamente nos encontros predador e presa, e por serem as espécies provenientes do mesmo "habitat". Como nenhum dos organismos da cultura IA (Lista I, p. 425) foi encontrado ingerindo *A. (discoïdes)*, todas as cadeias param, naturalmente, na própria ameba.

O gráfico tem algumas vantagens sobre a apresentação tradicional de "black boxes" e flechas ligando-as. Permitindo que as bactérias sejam tratadas com um só ecótipo (o que é, no estado atual de nosso conhecimento, a única possibilidade de caracterização), o gráfico mostra a totalidade de interações matematicamente possíveis porque, teoricamente, cada uma das espécies poderia consumir cada uma das outras. Por isto a densidade das interações reais já é relacionada a um parâmetro objetivo proveniente do próprio material, o que permite (se todas as precauções forem tomadas!) a comparação de diversas redes equivalentes.

As colunas verticais mostram todas as presas de um consumidor, as seções horizontais todos os consumidores de uma espécie presa, e a diagonal indica canibalismo. Bactérias e fungos, funcionando como consumidores, definem um campo de decomposição; funcionando, de outro lado, como alimento,

definem um campo de interações do segundo nível trófico, onde consumidores primários se alimentam de produtores (note-se que, na relação de níveis tróficos, decompositores ocupam o lugar equivalente aos produtores). Todo campo restante mostra interações no terceiro nível (consumidores secundários ingerindo consumidores primários), e as flechas indicam cadeias com níveis superiores. Assim, a cadeia bactéria, (*Vampyrella*), *Arcella*, *Dileptus*,

A. (discoides), coloca a ameba em quinto nível trófico. Nota-se, finalmente, que não há funções simétricas: se A come B, B não come A.

O gráfico da rede alimentar é, em parte, análogo à representação do fluxo energético através de um ecossistema como foi introduzido por Margalef (1974), e, se houvesse a informação necessária, seria fácil de converter a rede qualitativa biológica em rede de

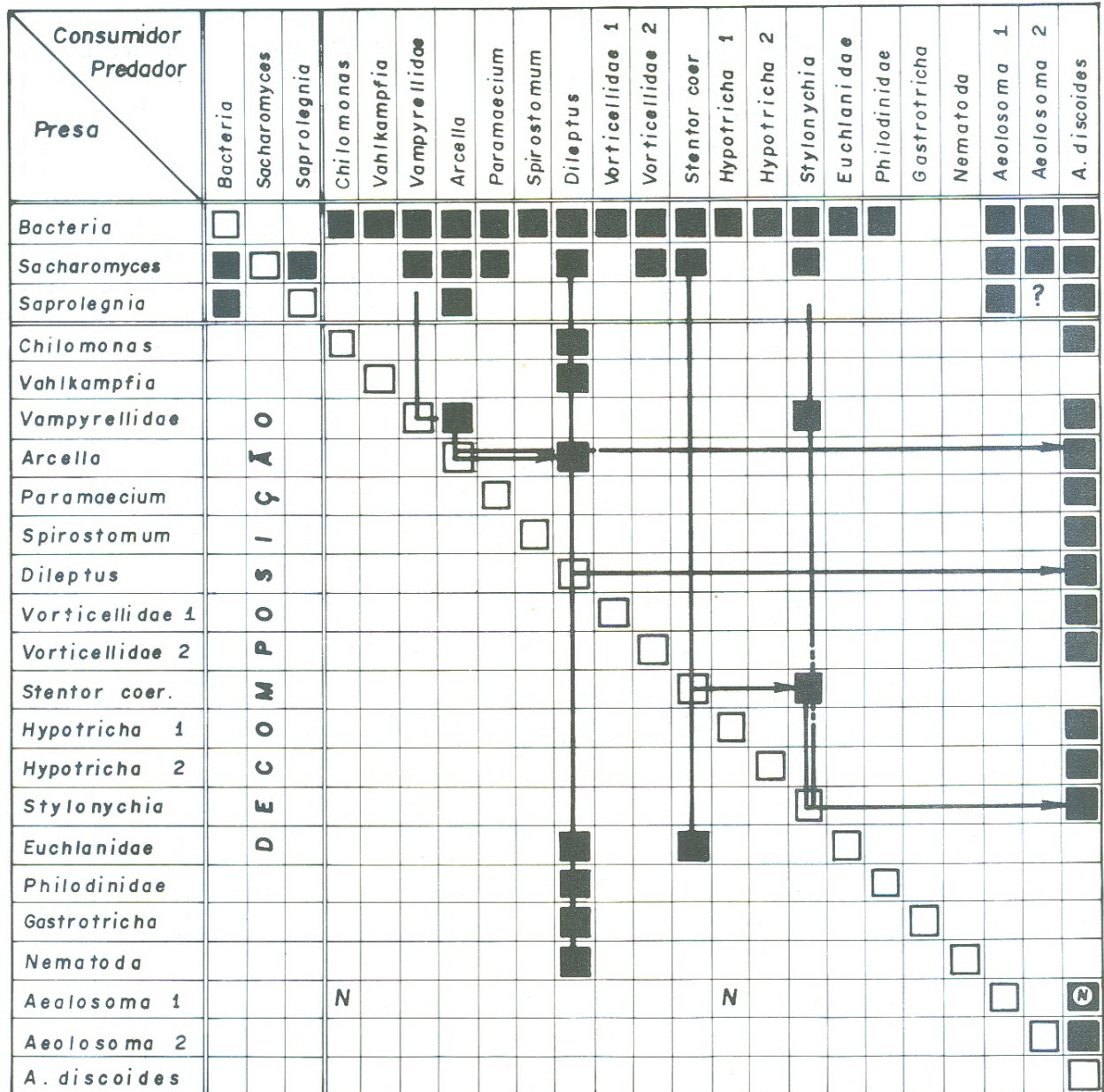


Fig. 7 — Rede alimentar de *A. (discoides)*. Quadrados pretos indicam interações observadas; N = Necrofagia. (Explicações pormenorizadas p. 434-436).

transferência calórica. Contudo, a parte inferior à diagonal, na rede de Margalef, não é análoga à informação nesta parte em nossa rede, e logo, precisa-se de cuidado ao fazer a transformação.

CONCLUSÕES

As observações sobre *A. (discoides)* nos micro-ecossistemas conduzem a conclusão geral de que nas comunidades de micro-invertebrados há uma ordem bem definida nos processos alimentares. Esta ordem é o resultado do fato de que os protozoários já são específicos na escolha de suas presas. Certas espécies são aceitas e outras, embora bem semelhantes sob o ponto de vista físico (forma, tamanho, caráter de movimento e de nutrição), são rejeitadas. *A. (discoides)* é ávida por micro-ciliados, mas nunca ataca euchlanídeos rotíferos; *Dileptus anser* ingere o flagelado (*Chilomonas* sp.) mas rejeita uma espécie de anisonemídeo. Há ainda preferências dentre a coleção de espécies presas: a ameba prefere ciliados à *Arcella* ps., e *D. anser* não dá atenção à Euchlanídeos na presença de (*Chilomonas* sp.). Também não podemos concluir que outras grandes espécies de amebas aceitem a mesma presa que *A. (discoides)*. Por exemplo uma ameba do tipo *A. (dubia)* que se encontrava, diversas vezes, nas culturas de folhicho submerso, não vacuoliza ciliados e não mostra a mais ligeira reação protoplasmática ao contato com eles (8 amebas examinadas, 36 toques com *Spirostomum* sp. e micro-hypotrichida; controle simultâneo: 9 *A. (discoides)*, 39 toques dos quais somente 4 não apresentaram reação protoplasmática). Tudo isto significa que já, a nível de vida unicelular, existe "behaviour", ou comportamento diferenciado.

É realmente notável que, a nível de protozoário, encontremos cadeias alimentares incluindo 5 níveis tróficos, e que esteja uma ameba no quinto nível, sendo os níveis inferiores representados por nematódeos, rotíferos, gastrotrichida, e anelídeos. Isto é bem o contrário do que se imagina geralmente, isto é, que metazoários se alimentem de protozoários.

A significação ecológica real de todos esses resultados só poderá ser estimada depois da verificação experimental com iscas colocadas no ambiente natural.

Finalmente, o comportamento cooperativo da ameba, como foi observado a respeito das presas *Aeolosoma* sp. e hipotrichídeos, permite definir cooperação em termos físicos objetivos. Trata-se de cooperação, se a quantidade média de alimentos (calorias) obtidos por indivíduo de uma população é maior quando grupos de predadores caçam juntos, do que quando indivíduos caçam isoladamente. O grau de cooperação pode ser medido diretamente pelo aumento de calorias por predador. Esta interpretação é análoga à cooperação macromolecular medida em unidades de energia (Eigen, 1971) e ela liberta-nos da confusão proveniente dos termos da psicologia humana tais como egoísmo, altruísmo e outros. É interessante também, que a mecânica do fluxo protoplasmático garantindo a caça solitária, também permite a caça cooperativa; não há evolução entre os dois processos. Outros casos de "cooperação inevitável" foram discutidos anteriormente (Walker & Williams, 1976).

AGRADECIMENTOS

Desejo expressar meus agradecimentos à Srta. Yone Ayres e ao Sr. Osório Fonseca pela valiosa ajuda na versão do artigo para o português.

SUMMARY

This is the first of a series of intended reports on observation of mini-ecosystems as they establish themselves naturally in the laboratory from material collected in specific field habitats. "Black Water" (coloured dark by dissolved humic acids) is often found to be poor in plant and animal life, yet little is known on species abundance, population densities and food-chain relationships in lower organisms in the rio Negro region.

The amoeba appeared in material collected in the submerged parts of floating gramineae in the lago Samauma, circa 55 km upstream from Manaus, together with the organisms listed in Lista 1. (annexed are species from submerged leaf litter of different places, introduced experimentally to test their suitability as prey. Names of species and Genera set in brackets indicate uncertain identification). *Amoeba (discoides)* proved one of the most voracious predators (Lista 2). Accidental contact with prey organisms (and only with these) leads to an intensified plasma stream in the direction of contact and to envelopment and

vacuolization of the prey adjacent to the amoeba. The same plasma reaction results in accumulation of amoebae in places with high densities of small, faster moving prey and in cooperative predation. Cooperation is expressed as mean increase of food obtained by a given population as a result of group interaction as compared to food obtained by solitary predation.

The food web of *A. (discoides)* is presented in a graph which allows for quantitative comparison of trophic interactions between the equivalent nets of different organisms (Fig. 7).

All organisms proved to be specific in the choice of their prey, *A. (discoides)* and *Dileptus (anser)*, moreover, show clear preferences if presented simultaneously with different acceptable prey species.

English figure captions :

Fig. 1 — A: *Amoeba (discoides)* (magnification 160x). B: higher magnification (640x) showing lateral view of disc-shaped nucleus and pulsating vacuole in the centre as well as size and density of endoplasmatic granulation. C: *A. discoides* vacuolizing *Dileptus (anser)* (See fig. 6). D: *Dileptus* trying to free itself; the extruded part may fractionate and form a regenerate as observed on several occasions in *Dileptus*, *Spirostomum* and *Vorticellidae*.

Fig. 2 — *A. (discoides)* capturing two specimens of *Spirostomum* (19.23h) and compressing them into a large food vacuole (19.52h). At 21.07h the ciliates break out; one, desorganized, with two pulsating vacuoles, frees himself and swims off (arrow), the other is recaptured and finally digested within two large food vacuoles (21.25h). Simultaneously a small flagellate (*Chilomonas*) is ingested (left margin). (Camera lucida drawings 160x).

Fig. 3 — *A. (discoides)* attacking the annelid *Aeolosoma* (characterized by the round epidermal pigment vesicles, the gut, ciliated mouth and by abdominal bristles). 21.30h: Two amoebae encircle the already compressed annelid and enclose it within a common vacuole (22.10h) a tentative to vacuolize the thecamoeba *Arcella* simultaneously is abandoned. 22.15h: The worm frees his posterior segments and the respective amoeba leaves the scene (arrow). 22.30: an initial attempt to englobe the whole annelid is given up; henceforth the amoeba encloses only the anterior part it vacuolized in the first place (vacuolization of a whole *Aeolosoma* by a single amoeba was, however, observed on a dozen other occasions). 22.55-00.40h: six times the amoeba releases and re-envelopes the anterior part of its prey, which gets progressively disorganized, while the freed abdominal segments are normalizing. At 00.40h the epidermis breaks within the food vacuole and part of the content

flows out of the vacuole. Other amoebae, ciliates and flagellates ingest those particles. (Choice of scenes of a series of free-hand sketches during observation at magnification 160x).

Fig. 4 — Cooperative predation of small hypotrich ciliates in a culture with high density of predators (*A. discoides*) and prey. A: frequent touch between ciliates and amoebae leads to formation of multiple, elongated pseudopods, and giration of the ciliates in such formed labyrinths leads to enclosures within which the prey is caught. Ameba Nr 3 not touched further by the emprisoned ciliate, leaves the scene (arrow). B: Further giration of the ciliate along the plasma margin of the amoebas leads to close juxtaposition of the cells. C: formation of a closed dome; vertical escape too, is now impossible. D: The amoeba situated above a shortly resting ciliate descends and vacuolizes its prey, at which the other cooperators leave the scene. Duration of the process: 12 min. Twelve similar processes were observed within the same culture. Single amoebae never managed to vacuolize the much faster ciliates. Equally dense in this culture were pseudotroch (euchlanid) rotifers of similar size as the ciliates, but *A. discoides* never attack these. (Free-hand sketches made during observation of the entire culture under low-power stereomicroscope at 40x magnification).

Fig. 5 — *A. (discoides)* attacking a small colony of *Vorticellidae* (camera lucida, 160x). B: The ciliate *Dileptus (anser)* ingesting a far too large nematod after paralyzing or killing it by trichocysts. The undigested worm merely glides through the ciliate. The rotifer is vacuolized normally (see also fig. 6).

Fig. 6 — A: *Dileptus (anser)* and B: its prey, a pseudotroch rotifer (euchlanidae). C: *Dileptus* having ingested two rotifers.

Fig. 7 — Foodweb of *A. (discoides)*. Black squares: interactions observed repeatedly in small "quasi natural" ecosystems as they establish themselves in the laboratory from material brought from the field. N = necrofagous interaction. Arrows indicate food chains over several trophic levels as for instance: Bacteria, Vampyrellidae, *Arcella*, *Dileptus*, *A. (discoides)*. Only those organisms are considered which enter the energy flow that passes through the amoeba. As no predators of *A. (discoides)* were encountered, all food chains terminate with the amoeba. This type of presentation relates the number of observed interactions to the total of mathematically possible interactions (each organism may consume all others), and delimitates areas of common properties: Columns show all prey of one predator, horizontal rows all predators of a given prey; field of primary interactions (top 3 rows) and of decomposition.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- BARDELE, C.F.
1977 — Organization and control of microtubule pattern in centrohelidan Heliozoa. *J. Protozool.*, 24:9-14.
- GRASSÉ, P.P.
1952 — *Traité de Zoologie* 17 Vols. Paris, Masson + Cie.
- HYMAN, L.H.
1951 — *The invertebrates*. New York, McGraw-Hill
- EIGEN, M.
1971 — Selforganization of matter and the evolution of macromolecules. *Naturwissenschaften*, 58:465-523.
- KUDO, R.R.
1966 — *Protozoology*. 5th ed. Springfield, Charles C. Thomas, 111.1174.
- LYNN, D.H.
1976 — Comparative ultrastructure and systematics of the Colpodida. *Protistologica*, 12:629-648.
- MARCUS, E.
1943 — Sobre Naididae do Brasil. *Bols. Iniv S. Paulo. Zoologia*, 7:3-248.
1944 — Sobre Oligochaeta limnicos do Brasil. *Ibid.*, 8:5-126.
1946 — Sobre Catenuvida brasileiros. *Ibid.*, 10:3-134.
1947 — Sobre Turbellarias limnicos brasileiros. *Ibid.*, 11:5-254.
- MARGALEF, R.
1974 — *Ecologia*. Barcelona, eds. Omega SA, 951 pp.
- PENNAK, R.W.
1953 — *Fresh water invertebrates of the United States*. New York. The Ronald Press, 769 pp.
- WALKER, I. & WILLIAMS, R.M.
1976 — The evolution of the cooperative group. *Acta biotheor.*, 25(1):1-43.

(Aceito para publicação em 19-05-78)