UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

"Competição, predação e variação temporal de microcrustáceos planctônicos no Lago Monte Alegre"

TÂNIA CRISTINA DOS SANTOS FERREIRA

Dissertação de Mestrado apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em Ciências. Área: BIOLOGIA COMPARADA

Versão corrigida

RIBEIRÃO PRETO – SP
2013

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

"Competição, predação e variação temporal de microcrustáceos planctônicos no Lago Monte Alegre"

ORIENTADORA: MARLENE SOFIA ARCIFA FROEHLICH
TÂNIA CRISTINA DOS SANTOS FERREIRA

Dissertação de Mestrado apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em Ciências. Área: BIOLOGIA COMPARADA

Ribeirão Preto – SP
2013

AUTORIZO A DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Ferreira, Tânia Cristina dos Santos

"Competição, predação e variação temporal de microcrustáceos planctônicos no Lago Monte Alegre"

86p.: 25il.

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Ciências. Área: Biologia Comparada
Orientador: Froehlich, Marlene Sofia Arcifa

1. Zooplâncton 2. Competição 3. Cladóceros 4. Variação temporal

Agradecimentos

À minha orientadora, **Profa. Dra. Marlene Sofia Arcifa Froehlich**, por todo o ensinamento, orientação, apoio e amizade!

Ao **CNPq** pela bolsa concedida **(Processo -136207/2011-1)**.

À **Profa. Dra. Cláudia Fileto**, da Universidade Federal de São Carlos, pela ajuda com as análises de nutrientes.

Ao **Prof. Dr. João Atílio Jorge**, do Depto. de Biologia desta faculdade, pelo empréstimo de equipamentos de seu laboratório, e ajuda nas análises de espectrofotometria.

Ao **Prof. Dr. Carlos Alberto Martinez y Huaman**, pela disponibilidade de uso dos equipamentos de laboratório.

Ao **Professor Wagner Eustáquio P. Avelar**, pela análise do relatório e sugestões dadas.

Ao **Walter José Minto**, pela ajuda com a manutenção das cepas algais do laboratório e pelos ensinamentos sobre cultivo e assuntos correlatos.

Ao **André Luiz Henríques Esguícero**, pela ajuda com as análises estatísticas e programas computacionais.

À **Prof. Dra. Maria Stela Maioli Castillo-Noll**, pelas sugestões dadas para o melhoramento deste trabalho.

À secretária **Vera Cassia Ciccilini de Lucca** pela gentileza e disponibilidade.

Aos amigos **Andrés Ricardo Domingos** e **Rodner William**, pelo auxílio nas coletas das amostras no lago.

Aos amigos **Clycie Machado e Osmar dos Santos**, pela grande amizade e pelos momentos felizes.

Ao meu companheiro e amigo, **Carlos Henrique**, pela paciência e compreensão durante toda esta etapa.

Aos meus pais, **Sônia e Fábio Ferreira**, pelo apoio e incentivo aos estudos.

A todos aqueles que, direta ou indiretamente, colaboraram para o desenvolvimento deste trabalho.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO 1

2. OBJETIVOS 10

3. MATERIAL E MÉTODOS 11

Área de Estudo 11

3.1 Experimentos em laboratório 13

3.2. Variação temporal no Lago Monte Alegre 18

4. RESULTADOS 24

4.1. Experimentos em laboratório 24

4.2. Variação temporal no Lago Monte Alegre 33

5. DISCUSSÃO 54

5.1. Experimentos em laboratório 54

5.2. Variação temporal no Lago Monte Alegre 59

6. CONCLUSÕES 71

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 73

Resumo

Tema importante no estudo da ecologia, a competição inter-específica é a demanda ativa por indivíduos de duas ou mais espécies de mesmo nível trófico por um recurso comum que é potencialmente limitante.

Esse estudo teve como objetivo avaliar a ocorrência de competição entre espécies de microcrustáceos cladóceros e seu papel na estruturação da comunidade zooplanctônica. Este elo é o que faltava para completar o modelo conceitual sobre interações no Lago Monte Alegre. Foram selecionadas duas espécies de microcrustáceos cladóceros coexistentes e abundantes no lago, *Ceriodaphnia richardi* e *Daphnia gessneri*. Dois experimentos de competição foram realizados, sendo utilizadas concentrações diferentes de alimento (0,70 $mgC.L^{-1}$, 0,25 $mgC.L^{-1}$ da clorofícea cultivada, *Scenedesmus spinosus*) para alimentar os cladóceros. Os tratamentos foram (3 réplicas cada): a. controle com *Ceriodaphnia richardi* em frascos individuais; b. controle com *Daphnia gessneri* em frascos individuais; c. duas espécies colocadas no mesmo frasco. Todos os experimentos foram conduzidos sob temperatura controlada de 23°C, que representa a temperatura média anual no lago. A taxa de crescimento (r) por dia foi calculada pela equação exponencial: $r = (\ln Nt - \ln N_o)/t$, onde N_o e Nt são as densidades inicial e final, respectivamente, e t é o tempo em dias. A maior concentração de alimento favoreceu o crescimento populacional das duas populações estudadas. *C. richardi* não teve seu crescimento influenciado pela presença de *D. gessneri*, superando-a em termos de densidade e taxas de crescimento. Já *D. gessneri* teve sua taxa de crescimento populacional influenciado pela presença de *C. richardi*, na menor concentração de alimento.

Para melhor compreender as razões da superioridade competitiva de *C. richardi* e o papel da predação com relação a essa espécie, foram feitos experimentos adicionais. Um deles testou a hipótese de que essa espécie pode alimentar-se de outros recursos além de algas, com os tratamentos (3 réplicas): a. água filtrada do lago e b. água filtrada, com adição da alga *S. spinosus*. Os resultados deram suporte à hipótese. O experimento de

predação, com 5 cladóceros e 2 larvas IV de *Chaoborus* por réplica, mostrou que essa espécie é predada por elas.

Flutuações das populações de microcrustáceos zooplanctônicos e dos predadores invertebrados (larvas de *Chaoborus brasiliensis* e o ácaro aquático *Krendowskia* sp.) foram acompanhadas semanalmente no lago, durante um ano, entre maio de 2011 e abril de 2012, bem como fatores físicos, químicos e biológicos, como temperatura, oxigênio dissolvido, condutividade elétrica, pH, transparência na coluna d'água e clorofila-*a*, na tentativa de estabelecer conexão entre os resultados de laboratório e campo.

Os resultados mostraram que um período de estratificação térmica mais nítida ocorreu no lago entre outubro e abril (estação quente-chuvosa), sendo mais acentuada a partir de dezembro, enquanto circulação freqüente da coluna d'água foi registrada nos meses mais frios do ano, de maio a setembro (estação fria-seca). A distribuição vertical de outras variáveis ambientais mostrou relação com o padrão de circulação do lago, refletindo na dinâmica populacional das populações zooplanctônicas.

Cladóceros foram mais abundantes na estação fria-seca, enquanto copépodos aumentaram no início da estação quente-chuvosa. Porém, ambos os grupos apresentaram as menores densidades entre os meses de fevereiro e abril de 2012. O aumento das larvas de caoborídeos e dos ácaros aquáticos na estação quente-chuvosa parece ser a principal causa do declínio de cladóceros neste período, devido à predação. Já o alimento e temperatura parecem ter maior influência sobre as populações na estação fria-seca. Além da predação, temperatura e alimento, os resultados de competição inter-específica também mostraram ser esse um dos fatores potencialmente controladores da dinâmica populacional do zooplâncton no Lago Monte Alegre, particularmente no período frio, quando o alimento é mais escasso.

Abstract

Competitive interactions are an important topic in the study of ecology. The interspecific competition is the demand for active individuals of two or more species of the same trophic level for a common resource that is potentially limiting.

This study aimed to evaluate the occurrence of competition between species of cladocerans and their role in structuring the zooplankton community. This is the missing link to complete the conceptual model on interactions in the Lake Monte Alegre. Two species of abundant cladocerans that coexist in the lake were selected, *Ceriodaphnia richardi* and *Daphnia gessneri*. Two competition experiments were carried out, using different concentrations (0.70 $mgC.L^{-1}$ and 0.25 $mgC.L^{-1}$) of the cultivated chlorophycean *Scenedesmus spinosus*. The treatments were (with 3 replicates each): a. control with *Ceriodaphnia richardi* in individual bottles; b. control with *Daphnia gessneri* in individual bottles; c. the two species placed in the same bootle. All experiments were conducted under controlled temperature of 23 °C, which represents the average annual temperature in the lake. The growth rate (r) per day was calculated by the exponential equation: $r = (\ln Nt - \ln No)/t$, where No and Nt are the initial and final densities, respectively, and t is time in days. Increased population growth of the two populations occurred in the highest concentration of food. The growth of *C. richardi* was not influenced by the presence of *D. gessneri*, exceeding it in terms of density and growth rates. The population growth of *D. gessneri* was also influenced by the presence of *C. richardi* in the lowest concentration of food.

For a better understanding of the reasons for the competitive superiority of *C. richardi* and the role of predation related to this species, two additional experiments were made. For testing the hypothesis that the species exploits other food resources, the treatments were (3 replicates): a. with lake filtered water and b. with filtered water + alga *S. spinosus*. The results supported the hypothesis. The predation experiment with 5

cladocerans and 2 larva IV of *Chaoborus* per replicate showed that the species is preyed on by the larvae.

The fluctuations of zooplanktonic microcrustaceans and invertebrate predators (*Chaoborus brasiliensis* larvae and aquatic mite *Krendowskia* sp.) were monitored weekly in the lake during one year, from May 2011 to April 2012. Physical, chemical and biological factors, such as temperature, dissolved oxygen, electrical conductivity, pH, transparency in the water column and chlorophyll-*a* were monitored in an attempt to establish a link between the results of laboratory and field.

The results showed that the period of more stable thermal stratification in the lake occurred between October and April (warm-wet season). A more stable stratification started in December, while more frequent circulation of the water column was recorded during the coldest months of the year, from May to September (cold- dry season). The vertical distribution of other environmental variables are a consequence of the lake circulation pattern.

Cladocerans were more abundant in the cold-dry season, while copepods increased in early warm-wet season. However, both groups had the lowest densities between February and April 2012. Increased densities of chaoborid larvae and water mites in the warm-wet season seem to be the main cause of the decline of cladocerans in this period due to predation. Food and temperature can exert greater influence on populations in the cold-dry season. In addition to predation, temperature, and food, the results of interspecific competition indicated that it may be one of the factors controlling the population dynamics of zooplankton in the Lake Monte Alegre in periods of food shortage, particularly in the cool period.

1.INTRODUÇÃO

➢ *Competição inter-específica*

Os cladóceros desempenham um papel importante nas comunidades aquáticas por representarem um elo na transferência de energia de produtores primários para níveis tróficos superiores. O tempo de geração destes organismos é curto e com alta eficiência reprodutiva, sendo a energia do zooplâncton transferida para predadores vertebrados e invertebrados.

Esses organismos respondem rapidamente as mudanças ambientais (Nandini & Sarma, 2000) que favorecem umas espécies sobre outras (DeMott, 1989). Variáveis ambientais, como temperatura, concentração de oxigênio dissolvido, qualidade e quantidade de alimento, competição e predação, podem interferir no desenvolvimento dos cladóceros em termos de composição e riqueza de espécie bem como na abundância das populações. Esses fatores podem afetar a capacidade competitiva, promovendo espécies persistentes, apesar da contínua limitação de recursos e forte competição antes que a exclusão ocorra (Hutchinson, 1961).

A relação entre a sucessão de espécies zooplanctônicas e a competição foi amplamente abordada na revisão de DeMott (1989). Segundo o autor, a substituição de uma população por outra pode ser resultado de alternância entre espécies de rápido crescimento (espécie-r), e de crescimento lento (espécie-K), mas eficiente na competição, sendo o sucesso competitivo de cada espécie variável ao longo do tempo. Crispim & Boavida (2002) citam um exemplo: se uma espécie apresenta picos em uma determinada época do ano, isso significa que aquelas condições são ótimas ao seu desenvolvimento e ela pode ser competitivamente superiora até que mudanças sazonais ocorram e favoreçam outras espécies.

A competição é a demanda ativa por indivíduos da mesma espécie (competição intra-específica) ou por duas ou mais espécies de mesmo nível

trófico (competição inter-específica) por um recurso comum que é potencialmente limitante (Wilson, 2000). É um tema importante no estudo da ecologia, pois a competição intra e/ou inter-específica pode alterar a abundância da espécie, reduzindo a fecundidade ou aumentando a mortalidade dos jovens (Dantas, 2009). Ela pode ser dividida em dois tipos, segundo Holldöbler & Wilson (1990): competição por interferência – na qual os indivíduos excluem uns aos outros por ameaça, combate físico ou uso de compostos químicos; competição explorativa – na qual os indivíduos usam recursos alimentares privando os demais do uso, mas sem agressão direta. A intensidade de ambas as competições difere grandemente de acordo com o hábitat e a posição da espécie na cadeia alimentar.

Para ocorrer competição por interferência, uma espécie precisa ter tamanho suficiente para levar à interferência mecânica, caso contrário, a competição passa a ser do tipo explorativa (Bengtsson, 1987). Esse tipo de competição é considerado eficaz quando a diferença de tamanho dos organismos que estão competindo é maior que 500 µm (Nandini & Sarma, 2002).

Em teoria, o aumento da competição intra-específica deve expandir um nicho de espécies, enquanto que uma maior competição inter-específica deve reduzi-lo (Connell, 1983). O autor cita o exemplo: "If species A is superior to species B in interspecific competition, one might conclude that A will eventually eliminate B, unless something interrupts the process. If, however, intraspecific competition in A is stronger than interspecific competition on B, A may be self-limited below the density necessary to eliminate B".

Na competição inter-específica, a interação é decorrente da diminuição das frações de alimento compartilhado bem como pela alteração da qualidade desses recursos (Kerfoot *et al.*, 1985). Nos estudos relacionados a este tipo de competição entre populações zooplanctônicas, as análises geralmente são feitas por meio de experimentos que avaliam as taxas de crescimento dessas populações durante um determinado período de tempo, quantificando suas densidades (Fernández-Araiza *et al.*, 2005). Geralmente, a espécie com maior abundância relativa (Romanovsky & Feniova, 1985) e

maior taxa de crescimento populacional (Hurtado-Bocanegra *et al.*, 2002) suprime a espécie concorrente.

Quando o alimento é limitante, as taxas de crescimento e o tamanho do organismo na fase primípara tendem a diminuir, da mesma forma que a idade da primeira reprodução poderá aumentar (Lynch, 1980). Isto porque a quantidade de alimento disponível afeta diretamente o crescimento, a taxa de filtração, a taxa de assimilação, a fecundidade, a viabilidade dos ovos e a taxa de mortalidade (Melão, 1999). A concentração de alimento e a temperatura afetam o número de ovos produzidos pelas fêmeas de cladóceros, sendo o alimento o fator mais importante na determinação do número de ovos por ninhada (Hardy, 1992). Segundo o autor, a temperatura influencia a fecundidade porque está relacionada às adaptações fisiológicas, taxas de crescimento, desenvolvimento e reprodução.

Segundo o conceito de concentração limiar de alimento (Lampert, 1977), a espécie que requer menor quantidade de alimento para se reproduzir pode eliminar sua concorrente (Gliwicz, 1990; Sarma *et al.*, 1999). Mas quando o alimento diminui abaixo do seu nível limiar para cada espécie, a capacidade de resistir à fome é o que explicaria o sucesso competitivo, pelo aumento da sobrevivência (Tilman, 1982). Segundo Tessier *et al.* (1983) se uma população se reproduz continuamente sob condições de pouco alimento, o tempo de sobrevivência diminui, mas se aloca mais energia em sobrevivência, poderá permanecer por mais tempo no ambiente. Mas para Melão (1999) são ambas as estratégias, sobrevivência e reprodução, que permitem que uma espécie defina seu sucesso competitivo.

Nandini *et al.* (2002) consideram que histórias de vida variáveis relacionadas às taxas reprodutivas e às taxas de crescimento populacional são determinantes para o resultado final da competição entre populações. Pouco se conhece sobre o ciclo de vida de *Ceriodaphnia richardi*. Dentre os cladóceros utilizados nos experimentos de competição do presente estudo, *Ceriodaphnia richardi* tem a história de vida menos conhecida, sendo alguns dados encontrados em Fileto *et al.* (2007a,b) e Bunioto & Arcifa (2007). Já com relação à *Daphnia gessneri*, seu ciclo de vida é mais conhecido, e foi estudado por Fileto *et al.* (2004, 2007a, b); Ferrão-Filho *et al.* (2003a, b,

2005, 2006); e Bunioto & Arcifa (2007). Alguns aspectos reprodutivos de *Daphnia gessneri* também são abordados por Rocha & Matsumura-Tundisi (1990) e Hardy & Duncan (1994).

Na sucessão sazonal do fitoplâncton, mudanças na composição, tamanho e toxicidade do alimento influenciam o crescimento e a reprodução dos cladóceros (Connel, 1983). Neste caso, a vantagem competitiva pode estar relacionada à amplitude da dieta dos cladóceros, ao modo de selecionar partículas, à capacidade de lidar com a interferência de grandes partículas, como cianobactérias e dinoflagelados, e da capacidade de digerir e assimilar vários recursos (DeMott, 1989).

Cladóceros filtradores selecionam partículas principalmente pelo tamanho, e, no caso das algas, outras características como forma, dureza da parede celular, bainha gelatinosa, presença de espinhos, tamanho dos filamentos e das colônias, também são considerados (Fileto *et al.*, 2004). Além disso, esses organismos podem se alimentar de outras fontes além de algas, como bactérias e detritos (Dodson & Frey, 2001). A seleção de partículas pode depender do tamanho do corpo do cladócero e/ou da estrutura e do tamanho das cerdas filtradoras (Geller & Müller, 1981). Há indícios de vantagem competitiva à espécie capaz de se alimentar de partículas menores do que 1 μm (Hall *et al.,* 1976). No estudo de Brendelberg (1985), por exemplo, diferenças na eficiência de cladóceros em capturar pequenas partículas tiveram relação com a morfologia da estrutura filtradora.

Em seu clássico artigo sobre "o paradoxo do plâncton", Hutchinson (1961), considera que a habilidade competitiva depende das condições a que estão submetidos os organismos no ambiente e que as variações ambientais são responsáveis pela coexistência em comunidades zooplanctônicas. A coexistência requer diferenças inter-específicas que tenham relação com os diferentes espectros alimentares, fuga da competição via migração vertical, pressão predatória, além da temperatura (Feniova *et al.,* 2006).

Adamczuck (2009), em seu trabalho sobre a influência da predação seguido de competição sobre o comportamento de migração vertical de cladóceros, relata que dois fatores principais estão relacionados ao

comportamento de migração vertical: a predação por peixes e a distribuição não uniforme do alimento na coluna d'água. Porém, foi observado que apesar da forte pressão da predação por peixes sobre espécies de cladóceros, a migração vertical desses organismos ocorria para evitar a competição excessiva por alimento. Kerfoot *et al.* (1985) acrescenta ainda que limitação de recursos nem sempre é sinal de competição intensa, pois depende do grau de sobreposição da dieta entre as populações e da habilidade de cada uma em diminuir ou alterar os itens compartilhados. A divisão de recursos diminui a sobreposição das dietas dos cladóceros e, conseqüentemente, reduz a competição (Allan, 1973).

- **Influência da predação sobre a competição inter-específica**

As interações competitivas entre espécies de cladóceros são de grande interesse, uma vez que a predação dentro deste grupo é limitada a alguns gêneros que ocorrem em regiões temperadas (Fernando *et al.*, 1990). Por isso, é importante conhecer a competição ou a coexistência entre esses organismos de águas tropicais, pois estas são ricas em táxons (Nandini *et al.*, 2002).

O zooplâncton de água doce está constantemente sujeito à competição e predação (Nandini & Sarma, 2002). Segundo os autores, a predação, por ser um processo rápido, ocasiona efeitos ecológicos em curto tempo, enquanto que na competição seus efeitos podem levar muito mais tempo para serem detectados. Citam como exemplo o que ocorreu nos lagos Tanganica e Baikal, onde a baixa diversidade de zooplâncton pelágico estaria relacionada à intensa competição por um longo período. Para Chesson *et al.* (2008) a competição e a predação devem ser vistas de forma simétrica, pois estas duas interações são igualmente capazes de limitar ou promover a manutenção da diversidade, permitindo assim a coexistência entre as espécies ou a exclusão de uma das espécies competidoras.

A coexistência das espécies depende de um balanço entre competição e predação, sendo que a "hipótese do tamanho eficiente" de Brooks & Dodson (1965) sugere que espécies grandes são competidores superiores, mas se

tornam mais vulneráveis à predação por peixes. Mas existem outros organismos além de peixes conhecidos como planctófagos, sendo a maioria invertebrados, que são mais restritos quanto ao tamanho das presas (Gliwicz & Pijanowska, 1989). *Chaoborus*, por exemplo, é um predador seletivo de organismos de pequeno porte (Allan, 1973) e limitado pelo tamanho da boca (Arcifa, 2000). A seletividade do predador pode determinar a predominância de espécies com um determinado tamanho, influenciando a estrutura das comunidades zooplanctônicas (Benndorf & Horn, 1985).

Em sua revisão, Chase *et al.* (2002) relatam haver incertezas sobre as circunstâncias biológicas sob as quais a competição inter-específica influencia as características das espécies, suas densidades populacionais e a estrutura geral das comunidades, e consideram a predação um dos fatores de grande impacto nas interações competitivas. Há experimentos realizados para determinar o efeito de predadores sobre a competição entre as presas que ora apresentam a predação como uma força que aumenta a competição inter-específica, ora como uma força que diminui a competitividade, ou que a predação tem pouco efeito sobre as interações competitivas. Relatam ainda que esta aparente indefinição no entendimento das interações inter-específicas poderá ser minimizada quando houver maior clareza quanto ao que se entende por "força", "intensidade", "impacto" e "importância" da competição e quando se der maior atenção à distinção entre os mecanismos pelos quais a predação altera a competição inter-específica. Segundo Nandini *et al.* (2002), quando a pressão predatória é baixa, a competição torna-se mais importante.

➢ Variação temporal no Lago Monte Alegre

No Lago Monte Alegre as pesquisas tiveram início em 1985, sendo a variação temporal da fauna zooplanctônica estudada por Arcifa *et al.* (1992, 1998); Fileto (2001); Bunioto (2003) e Minto (2009).

Nos estudos de Arcifa *et al.* (1992) sobre as flutuações do zooplâncton (microcrustáceos e rotíferos) e do predador invertebrado (larvas de dípteros caoborídeos), os resultados de dados semanais de densidades das espécies

propiciaram a elaboração de um modelo conceitual sobre os fatores que influenciariam as flutuações populacionais (Fig. 1). Com base nesse modelo, várias hipóteses foram testadas, no lago e em laboratório, sobre fatores como quantidade e qualidade do alimento, predação por invertebrados e temperatura, como um fator abiótico importante.

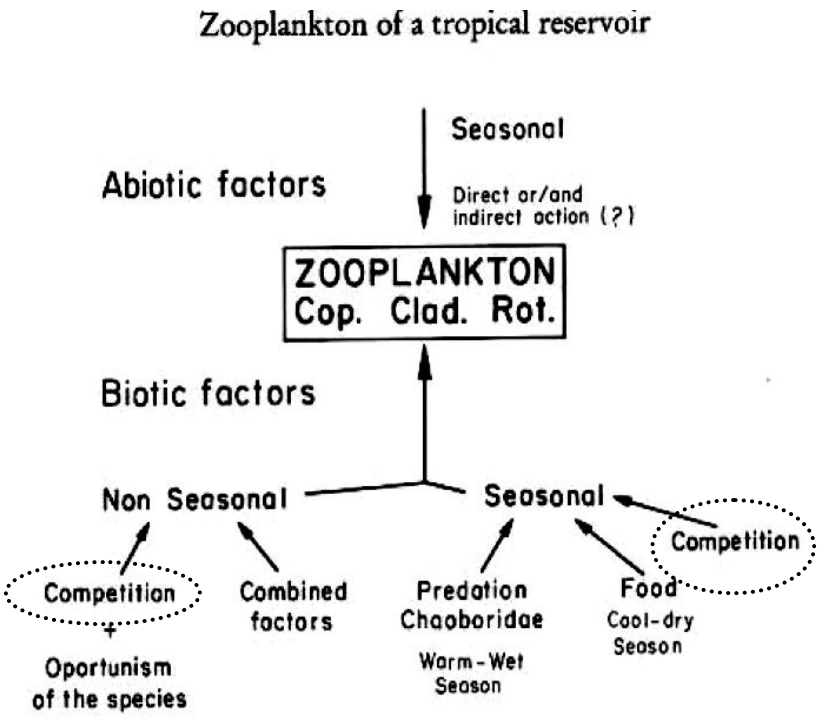


Figura 1. Modelo conceitual dos principais fatores que influenciariam a flutuação do zooplâncton no Lago Monte Alegre. Em destaque no modelo a competição. Fonte: Arcifa *et al.* (1992).

O funcionamento térmico do Lago Monte Alegre foi estudado por Arcifa *et al.* (1990), quando o lago foi caracterizado como polimíctico descontínuo quente por apresentar vários períodos de circulação durante o ano, com estratificação mais estável ocorrendo na primavera e verão. Neste trabalho, os autores ressaltam a importância de se conhecer os fatores que influenciam a estratificação e circulação em lagos pequenos e rasos, uma vez que esses ambientes apresentam estratificação instável, que afetam suas características físicas, químicas e biológicas, refletindo nas variações da comunidade zooplanctônica ao longo do tempo.

Segundo Hart (1985), em lagos tropicais a sazonalidade não é tão marcada como em lagos temperados, e por isso comunidades zooplanctônicas de lagos temperados estariam mais susceptíveis às variações sazonais. Entretanto, Lewis (1983) verificou em seus estudos que sistemas aquáticos localizados próximos ao Equador também podem apresentar sazonalidade. Para Saunders & Lewis (1988) eventos sazonais em lagos de regiões tropicais algumas vezes pode ser tão variável quanto em lagos temperados. Porém, a natureza desses eventos varia nas duas regiões.

Como pressuposto no modelo (Fig. 1), há indícios de que a temperatura é um fator abiótico que limita o crescimento populacional de cladóceros por um curto período no inverno no Lago Monte Alegre, quando a temperatura diminui para 18 ou 19°C (Bunioto & Arcifa, 2007). Entretanto, a influência da temperatura não pode ser separada de um fator biótico como o alimento, cujo efeito é evidente na estação fria. Nesse período ocorre a menor produtividade primária do fitoplâncton, influenciada principalmente por fatores físicos e químicos (Feresin, 2010), mas pouco influenciada pelos fatores bióticos, como controle do zooplâncton sobre o fitoplâncton (Silva, 2004). Além disso, algumas algas existentes no lago são consideradas relativamente mais indigestas (Fileto *et al.*, 2004). A variação temporal do fitoplâncton e a influência do padrão térmico sobre a distribuição vertical das algas no lago foram analisadas por Silva (1995) e Rangel *et al.* (2009) respectivamente.

A limitação de energia no lago pode afetar principalmente o crescimento e a reprodução dos cladóceros (Ferrão-Filho *et al.*, 2003a, 2005; Ferrão-Filho & Arcifa, 2006). Esses aspectos foram confirmados em testes sobre qualidades mineral, bioquímica e morfológica do séston do Lago Monte Alegre (Fileto *et al.*, 2007a, b) e sobre os efeitos da limitação de nutrientes sobre o crescimento dos cladóceros (Ferrão-Filho *et al.,* 2003b). A produção secundária de microcrustáceos influenciada por ambos os fatores, alimento e temperatura, é variável entre as espécies e entre diferentes classes etárias, como já testado por Minto (2009).

A predação seria o fator mais intenso atuando sobre a comunidade zooplanctônica durante a estação quente. Larvas de estádio III e IV de

caoborídeos parecem apresentar um modo de migração noturna, permanecendo nas camadas mais profundas durante o dia (Arcifa, 1997). Por isso alguns cladóceros e copépodos migram verticalmente na coluna d'água para fugir da predação pelo Diptera (Perticarrari *et al.,* 2003, 2004; Minto *et al.*, 2010). Porém, nem todos apresentam esse comportamento, pois as larvas de Chaoboridae têm itens preferenciais em suas dietas, como já observado por Arcifa (2000) e Castilho-Noll & Arcifa (2007a, b). A predação por outro invertebrado, o ácaro aquático *Krendowskia* sp., foi estudada por Cassano *et al.* (2002). Dentre os microcrustáceos, copépodos parecem ser menos afetados pela predação, devido a sua eficiência reprodutiva (Castilho-Noll & Arcifa, 2007b) e migração (Minto *et al.*, 2010).

Considerando o amplo conhecimento sobre as interações entre as populações no Lago Monte Alegre, a hipótese desta pesquisa foi elaborada com o intuito de testar se a competição, em destaque no modelo (Fig. 1) seria outro fator significativo na dinâmica temporal do zooplâncton e se é responsável pela sucessão ou exclusão de espécies em condições de limitação de recursos. Por isso, este trabalho investigou a variação temporal de microcrustáceos planctônicos, bem como de seus predadores potenciais, caoborídeos e ácaros aquáticos, além do tamanho da ninhada dos cladóceros, para tentar estabelecer relação entre dados de campo e de laboratório.

2. OBJETIVOS

➢ Objetivo Geral

Completar o modelo conceitual sobre os fatores que influenciam as populações zooplanctônicas no Lago Monte Alegre, testando em laboratório a ocorrência de competição inter-específica entre cladóceros, bem como acompanhar as variações dos fatores bióticos e abióticos ao longo do tempo no ambiente, para melhor compreender as flutuações das populações, e verificar se competição exerce papel importante sobre tais flutuações.

➢ Objetivos Específicos

I. Investigar a existência de competição inter-específica entre duas espécies de cladóceros, *Ceriodaphnia richardi* e *Daphnia gessneri*, do Lago Monte Alegre, em duas concentrações de alimento;

II. Avaliar a eficiência alimentar de *C. richardi* sob baixas concentrações de alimento;

III. Analisar a ocorrência de predação por Chaoboridae sobre a população de *Ceriodaphnia richardi*;

IV. Analisar fatores abióticos (temperatura, pH, condutividade elétrica, oxigênio dissolvido, nutrientes) e biótico (clorofila-*a*) para avaliar as condições a que estão submetidos os organismos no lago;

V. Acompanhar a flutuação das populações dos cladóceros no lago, na busca de uma conexão com os resultados experimentais, bem como de copépodos para completar a avaliação de microcrustáceos, buscando estabelecer possíveis relações entre a abundância dos microcrustáceos e de seus predadores potenciais;

VI. Avaliar se copépodos apresentam vantagem em relação aos fatores analisados no lago, em comparação com os cladóceros.

3. MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

O Lago Monte Alegre (Fig. 2), situado no campus da Universidade de São Paulo, em Ribeirão Preto- SP, a uma altitude de 500 m (21º 10' 04"S, 47º 51' 28"W), faz parte da história da fazenda Monte Alegre, formada em 1874, cuja principal cultura era o café. Em 1940, a fazenda deu lugar à Escola Prática de Agricultura e, em 1942, foi formado o lago, que resultou do represamento do Córrego Laureano, pertencente à bacia do Rio Pardo. O lago servia para irrigação e lazer, mas atualmente é ornamental, destinado ao ensino e à pesquisa. Como não há manipulação de comporta e o tempo de retenção (45 dias) é relativamente elevado, seu funcionamento assemelha-se ao de um lago, apesar de ser um reservatório.

Duas estações marcadas caracterizam a região: uma fria-seca (de maio a setembro), e uma quente-chuvosa (de outubro a abril).

O lago é eutrófico (Meschiatti, 1986) e polimíctico descontínuo quente quanto à circulação (Lewis, 1983), com estratificações irregulares durante o ano, as quais são um pouco mais estáveis em alguns períodos da primavera e verão (Arcifa *et al.*, 1990).

Características gerais do lago encontram-se na Figura 2 e Tabela I.

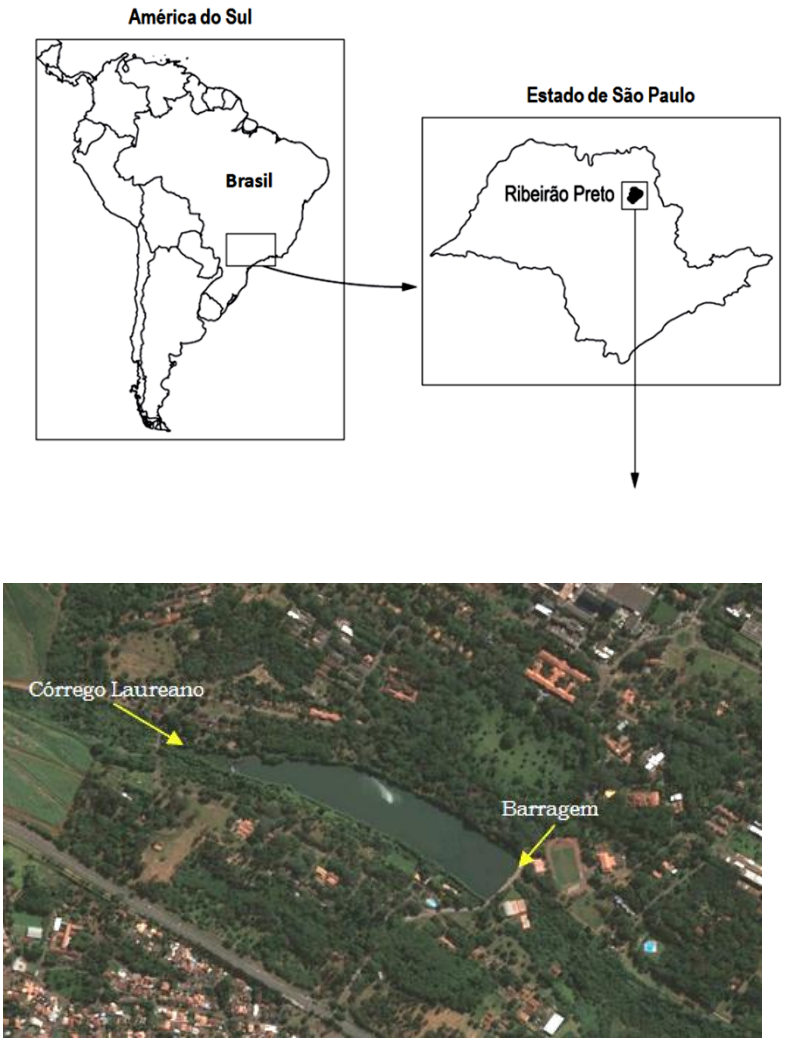


Figura 2. Localização geográfica na América do Sul e no estado de São Paulo e foto aérea do Lago Monte Alegre.

Tabela 1: Dados morfométricos e hidrológicos do Lago Monte Alegre.

Área (ha)	7
Comprimento total (m)	906
Perímetro (m)	1900
Volume (m^3)	187×10^3
Profundidade máxima (m)	5
Profundidade média (m)	2,9
Vazão do Córrego ($m^3.s^{-1}$)	0,0095

Fonte: Arcifa *et al.* (1990).

3.1 Experimentos em laboratório

Ao todo, 4 experimentos foram realizados durante este estudo, sendo os experimentos 1 e 2, sobre competição entre *Daphnia gessneri* e *Ceriodaphnia richardi* em diferentes concentrações de alimento; o experimento 3 sobre a dieta de *C. richardi*, e o experimento 4 sobre a predação de *Chaoborus brasiliensis* sobre a população de *C. richardi*.

- ***Coleta e aclimatação dos cladóceros***

Populações de cladóceros foram obtidas a partir de indivíduos coletados no lago, com rede de plâncton de malha de 58 µm. No laboratório, os organismos foram aclimatados em béqueres contendo água do lago filtrada em membrana de fibra de vidro Millipore AP20, com retenção de 0,45 µm, sob temperatura constante de 23ºC e fotoperíodo de 12:12 h, dentro de uma câmara de germinação (FANEM, modelo CDG). Os cladóceros foram alimentados com a clorofícea *Scenedesmus spinosus* na mesma concentração utilizada para cada experimento. O tempo de aclimatação foi de 24-48 horas.

- ***Cultura de Algas para alimentação dos cladóceros***

As cepas algais de *Scenedesmus spinosus* utilizadas para alimentar os cladóceros foram cultivadas em meio MBL (Stemberger, 1981), em câmara de germinação (FANEM, modelo CDG), mantendo-se temperatura de 23°C e fotoperíodo de 12:12 h (Fig. 3).

Para o cálculo da quantidade média de carbono utilizada em cada experimento foi realizada contagem de células algais em Câmara de Neubauer, sendo todos os cálculos feitos a partir da contagem de duas réplicas de suspensão algal na câmara.

Figura 3. Cultura da clorofícea *Scenedesmus spinosus*, utilizada para alimentação dos cladóceros.

Experimento 1: Competição entre *Ceriodaphnia richardi* e *Daphnia gessneri*, cultivadas com 0,70 mgC.L^{-1} de *Scenedesmus spinosus*

Este experimento teve início em 04/01/2012 e foi encerrado em 16/01/2012, tendo duração de 12 dias. O experimento foi baseado na metodologia de Hurtado-Bocanegra *et al.* (2002) e Nandini *et al.* (2007), sendo utilizadas duas espécies de cladóceros (*Ceriodaphnia richardi* e *Daphnia gessneri*), freqüentes e abundantes no lago. Neste experimento, utilizou-se uma concentração de 0,70 mgC.L^{-1} de *Scenedesmus spinosus* para alimentar os cladóceros, que é correspondente a uma concentração teoricamente não limitante para uma única população, porque está acima do nível limiar incipiente encontrado por Bonioto & Arcifa (2007).

Após a aclimatação, 10 indivíduos de cada espécie foram selecionados aleatoriamente, para cada tratamento.

Os tratamentos foram (3 réplicas cada):

a. Controle com a espécie *C. richardi* em frascos individuais;

b. Controle com a espécie *D. gessneri* em frascos individuais;

c. As duas espécies colocadas no mesmo frasco.

Os organismos foram mantidos em frascos transparentes de 600 mL de capacidade, contendo água do lago filtrada em filtro de fibra de vidro, acrescida da clorofícea *Scenedesmus spinosus,* com o objetivo de avaliar o crescimento populacional de cada espécie.

Os experimentos foram mantidos a uma temperatura de 23ºC, que representa a temperatura média anual no lago. O meio foi renovado em dias alternados, com nova água do lago filtrada e alimento, tomando o cuidado para manter a mesma concentração de 0,70 $mgC.L^{-1}$ e mesma temperatura.

Ao todo, 9 réplicas foram feitas e os frascos com os organismos foram mantidos em roda de plâncton (1 min de giro a cada 5 min) para evitar sedimentação das algas, junto com outros frascos utilizados como contrapeso (Fig. 4). O laboratório foi mantido em penumbra, para mimetizar condições do lago.

A taxa de crescimento populacional (r) foi calculada pela equação exponencial (Krebs, 1985):

$$r = (\ln Nt - \ln N_o)/t$$

Onde:

N_o e Nt são as densidades inicial e final, respectivamente, e t é o tempo em dias.

Segundo as recomendações de Dumont *et al.* (1995), em experimentos de competição deve-se levar em conta o crescimento da população em fase exponencial, sendo interrompido após o declínio da curva de crescimento das populações nas culturas. Contudo, o prolongamento dos experimentos após o declínio das densidades de *D. gessneri* teve como objetivo verificar se a população se recuperaria. A taxa de crescimento (r) foi calculada separadamente para cada réplica, e ao final, foi calculada a média de crescimento (Dumont op. cit).

Figura 4. Roda de plâncton, onde foram conduzidos os experimentos de competição.

Experimento 2: Competição entre *Ceriodaphnia richardi* e *Daphnia gessneri*, cultivadas com 0,25 mgC.L^{-1} de *Scenedesmus spinosus*

Este experimento foi conduzido entre os dias 11 e 21/02/2012 e teve duração de 10 dias. A concentração de *S. spinosus* utilizada neste experimento foi de 0,25 mgC.L^{-1}, sendo esta próxima às menores concentrações encontradas no lago, mas ainda acima do limiar e do nível incipiente de alimento, de acordo com Bunioto & Arcifa (2007).

A coleta, aclimatação, e alimentação dos cladóceros estão descritos no item 3.1. O desenho experimental segue o descrito no Experimento 1.

Os tratamentos foram (3 réplicas cada):

a. Controle com a espécie *C. richardi* em frascos individuais;

b. Controle com a espécie *D. gessneri* em frascos individuais;

c. As duas espécies colocadas no mesmo frasco.

Experimento 3: Influência da clorofícea de laboratório (*Scenedesmus spinosus*) no crescimento populacional de *Ceriodaphnia richardi*

Este experimento foi realizado entre 20 e 30/08/2012, e teve como objetivo avaliar a capacidade de *C. richardi* de se alimentar de outras fontes que não sejam a clorofícea de laboratório *S. spinosus*, como bactérias, protozoários, algas e detritos que passaram pelos poros da membrana utilizada para filtrar a água do lago.

O desenho experimental e as condições laboratoriais foram os mesmos descritos nos experimentos anteriores.

Os tratamentos foram (3 réplicas cada):

a. 10 espécimes de *C. richardi* colocados em frascos contendo somente água do lago filtrada, sem algas;

b. 10 espécimes de *C. richardi* colocados em frascos contendo água do lago filtrada e a clorofícea *S. spinosus,* em concentração de 0,25 mgC L^{-1}.

Experimento 4: Influência da predação por *Chaoborus brasiliensis* sobre *Ceriodaphnia richardi*

Este experimento foi realizado entre os dias 05 e 07/07/2012 e teve duração de 3 dias. O objetivo foi verificar a ocorrência de predação por *C. brasiliensis* sobre *C. richardi*, para saber se esse cladócero pode ser considerado uma das presas do Diptera.

Para obtenção dos cladóceros e das larvas de caoborídeos foi coletada água no Lago Monte Alegre, com rede de malha de 58 µm. No laboratório, foram selecionadas somente as larvas de estádio IV de *C. brasiliensis*, que foram transferidas para béqueres contendo água do lago filtrada em membrana de fibra de vidro, sem adição de alimento, onde foram mantidas por um período de 48 horas em câmara de germinação, com temperatura controlada de 23°C e fotoperíodo 12:12 h, com baixa iluminação. Os cladóceros foram alimentados com 1 mgC.L^{-1} de *S. spinosus* antes e durante o experimento, que só teve início 48 horas após a coleta dos organismos no lago.

O tratamento foi (4 réplicas):

a. 5 espécimes de *C. richardi* colocados em béqueres de 120 ml contendo água do lago filtrada e 1mgC.L^{-1} de *S. spinosus* e 2 larvas de estádio IV de *C. brasiliensis*.

As réplicas foram mantidas na câmara de germinação, por um período de 24 horas, a 23°C e fotoperíodo 12:12 h, com baixa iluminação. Ao final do experimento, as larvas de *C. brasiliensis* foram fixadas com formol e foram contados todos os sobreviventes de *C. richardi*. Passou-se toda água contida em cada béquer por uma pequena peneira de malha de 140 µm que foi analisada à lupa, para verificar se havia algum cladócero morto. Também foi realizada a análise do conteúdo do papo de *C. brasiliensis* para confirmação das presas ingeridas.

Análise dos dados

ANOVA (two-way repeated measures), do programa computacional Statistica (Versão 8, StatSoft Inc.) foi utilizada na análise estatística dos experimentos 1 e 2, sobre o efeito do alimento e da competição sobre *C. richardi* e *D. gessneri*, comparando as médias entre os tratamentos. Para complementar esta análise, um teste Tukey *post hoc* foi realizado para comparar os tratamentos. Teste T de Student foi realizado para comparar os tratamentos no experimento 3. No experimento 4, não foi realizada análise estatística, porque as réplicas não apresentaram variância em seus resultados.

3.2. Variação temporal no Lago Monte Alegre

O acompanhamento das populações zooplanctônicas no Lago Monte Alegre, bem como dos fatores físicos, químicos e de clorofila-*a* foi realizado semanalmente durante um ano, de maio de 2011 a abril de 2012, entre 15 e 16 horas, em um ponto central do lago (C), onde a coluna d'água corresponde a 5 m de profundidade.

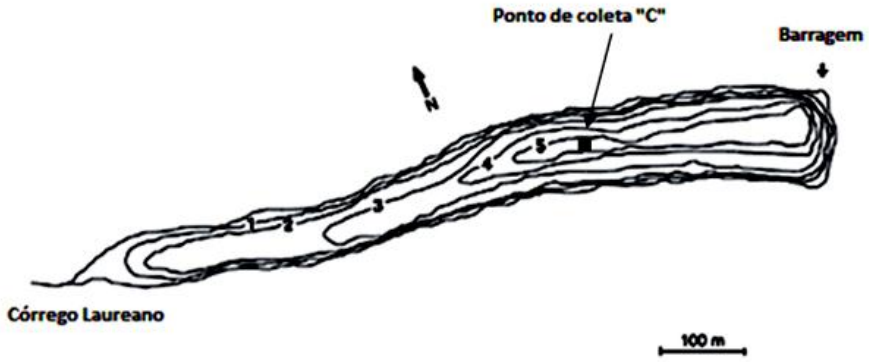


Figura 5. Mapa batimétrico do Lago Monte Alegre, indicando o ponto de coleta "C" (quadrado).

➢ *Fatores abióticos e bióticos*

Os parâmetros ambientais limnológicos analisados foram:

Temperatura

Foi utilizado o termistor (Yellow Springs Inc, mod. 95) para medir o perfil térmico da coluna (ºC).

Oxigênio dissolvido

As concentrações de oxigênio na água ($mg.L^{-1}$) foram determinadas pelo aparelho (Yellow Springs Inc, mod. 95).

Condutividade elétrica

A condutividade elétrica ($\mu S.cm^{-1}$) foi medida com o auxílio do aparelho (YSI 30)

pH

Foi utilizado o pH-metro (YSI 60), para as medidas de pH na coluna d'água.

As medidas dos parâmetros acima citados foram obtidas a cada metro, desde a superfície até o fundo do lago.

Transparência

Um disco de Secchi (disco branco com 30 cm de diâmetro) foi usado para medir a transparência da água (m). O cálculo do limite da zona eufótica foi feito: ZE = DS x 2,7, onde ZE = espessura da zona eufótica e DS = valor do disco de Secchi (m).

Pluviosidade

Os dados meteorológicos de pluviosidade (mm) foram fornecidos pela Estação Experimental de Ribeirão Preto, pertencente ao Instituto Agronômico da Secretaria da Agricultura do Estado de São Paulo, localizada a aproximadamente 2 Km do Lago Monte Alegre. Foram fornecidos dados diários de precipitação, no período de julho de 2011 a abril de 2012, no qual calculou-se a pluviosidade total (mm) em cada mês, para melhor interpretação dos resultados obtidos nos estudos de campo.

Clorofila-*a*

As amostras para análise da biomassa fitoplanctônica foram coletadas com bomba de sucção (Jabsco ITT Ind., mod. 34600-000), integrando a coluna d'água, até o limite da zona eufótica. A água foi armazenada em galão com capacidade de 5 litros e transportada ao laboratório.

Para a análise, foi filtrado, em filtro de fibra de vidro Millipore AP20, um volume medido da água coletada no lago, sendo o pigmento extraído em acetona 90% e a leitura feita em espectrofotômetro, segundo o método de Jeffrey & Humphrey (1975), sendo os resultados expressos em $\mu g.L^{-1}$. Transformou-se a concentração de clorofila em carbono ($mgC.L^{-1}$), pela relação clorofila/alga, assumindo que a clorofila representa 1,25% do peso seco de alga, com base em Reynolds (1984), e o carbono representa 50% do peso seco algal.

➢ *Coletas e identificação dos organismos*

Três réplicas foram coletadas com bomba de sucção (Jabsco ITT Ind., mod. 34600-000) que libera 30 L/min, integrando toda a coluna d'água, sempre a partir de 0,5 m do fundo, para evitar a entrada de sedimento na bomba, totalizando 150 litros de água (Fig. 6). A água coletada pela bomba foi filtrada em rede de plâncton, de malha de 58 µm, para obtenção de microcrustáceos (Cladocera e Copepoda), *Chaoborus* (Insecta, Diptera) e ácaros aquáticos (Hydracarina). As amostras foram fixadas com formol 4%, após a adição de açúcar, segundo o método de Haney & Hall (1973), para evitar a perda de ovos pelos cladóceros.

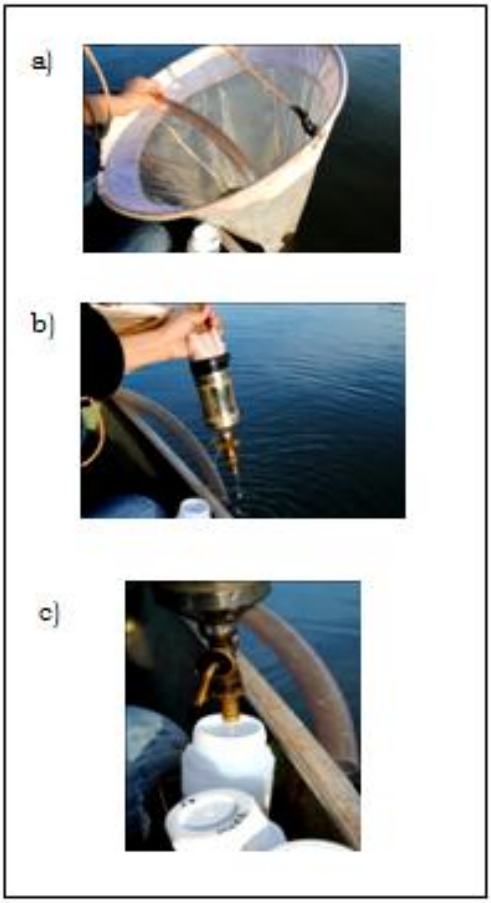


Figura 6. Água saindo da bomba de sucção (a), passando pela rede de zooplâncton (b) e colocada em frascos plásticos (c), fixada em formol 4% e açúcar.

A identificação e contagem dos organismos foram feitas ao estereomicroscópio, em subamostras que variaram de 0,5 a 5 ml, dependendo da abundância, utilizando-se uma placa de Petri quadriculada, mantendo-se o coeficiente de variação de 0,20, segundo McCauley (1984). Foram selecionadas e contadas integralmente nas amostras as larvas de estádios III e IV de *C. brasiliensis*. A seleção foi motivada pelos resultados de estudos anteriores em que se constatou que tais larvas são os principais predadores de microcrustáceos no lago Monte Alegre e que os estádios iniciais se alimentam preferencialmente de peridíneos e zooflagelados (Arcifa *et al.,* 2000). Os ácaros aquáticos, que apresentaram as menores densidades, também foram contados integralmente nas amostras.

Rotíferos não foram analisados nesse trabalho, e copépodos só foram identificados em nível de espécie na fase adulta. Para identificação do zooplâncton foram utilizadas as chaves de Reid (1985) e Elmoor-Loureiro (1997), levando-se em consideração identificações de organismos feitas por especialistas em períodos anteriores no lago.

Foi avaliada a riqueza de espécies em cada estação, fria-seca e quente-chuvosa, com o objetivo de saber em qual época do ano ocorre a maior diversidade de espécies no Lago Monte Alegre. Também foi calculada a freqüência de ocorrência, expressa em porcentagem (%), que é a relação entre a ocorrência de cada táxon e o número total de amostras, onde os táxons foram classificados utilizando critérios sugeridos pela CETESB (1978): espécies muito freqüentes ($F > 70\%$), espécies freqüentes ($40\% < F < 70\%$), espécies pouco freqüentes ($10\% < F < 40\%$) e espécies esporádicas ($F < 10\%$).

O resultado de variação temporal foi obtido a partir das médias das densidades encontradas para cada organismo. Os valores de densidade das larvas de *Chaoborus brasiliensis* foram referentes apenas aos estádios III e IV, uma vez que estes dois estádios constituem os principais predadores potenciais dos microcrustáceos.

Foram selecionadas 20 fêmeas ovígeras de maior tamanho em cada amostra para a contagem de ovos de espécies de cladóceros. Nas amostras em que as densidades de fêmeas ovígeras foram muito baixas (<20), foram

selecionadas todas as fêmeas de maior tamanho com ovos da amostra. Ao final da contagem de ovos, foi calculada a média do número de ovos por fêmea.

Foi realizada análise de correlação de Pearson, do programa computacional Statistica (Versão 8, StatSoft Inc.) para correlação entre os dados de densidade populacional encontrados para *C. richardi* e *D. gessneri* durante o período de estudo.

4. RESULTADOS

4.1. Experimentos em laboratório

Experimento 1: Competição entre *Ceriodaphnia richardi* e *Daphnia gessneri*, cultivadas com 0,7 mg.L^{-1} de *Scenedesmus spinosus*

Durante todo o período deste experimento, *C. richardi* apresentou as maiores densidades em comparação com *D. gessneri*, atingindo um pico acima de 1.000 ind.L^{-1} no 11º dia de experimento (Fig. 7A). Após esse período, as densidades de *C. richardi* declinaram.

As curvas de crescimento de *C. richardi* foram semelhantes entre os tratamentos, e as taxas de crescimento populacional diárias de *C. richardi* foram iguais no controle e com *D. gessneri* (0,41.dia^{-1}), durante sua fase exponencial, até o 10º dia de crescimento (Fig. 7B). A ANOVA mostrou que a espécie não foi afetada pela competição (Tabela 2), não havendo diferenças significativas entre o controle e o tratamento com *D. gessneri,* com relação a densidade máxima (teste Tukey *post hoc*, p = 0,71), e a taxa de crescimento populacional (teste Tukey *post hoc*, p = 0,75) neste experimento.

D. gessneri apresentou aumento da população até o 6º dia, no mesmo frasco com *C. richardi*, quando a população chegou a 30 ind.L^{-1}. A espécie cresceu um pouco mais no controle, chegando a 43 ind.L^{-1} no 6º dia, mantendo a mesma densidade até o 8º dia (Fig. 8A). Em seguida a população declinou e não se recuperou.

Os valores das taxas de crescimento populacional diárias obtido para *D. gessneri* durante sua fase exponencial, foram de 0,17.dia^{-1} no controle e 0,11.dia^{-1} na presença de *C. richardi* (Fig. 8B). Porém, não houve diferenças significativas entre os tratamentos com relação as taxas de crescimento populacional (teste Tukey *post hoc*, p = 0,88) e suas densidades máximas

populacionais (teste Tukey *post hoc*, p = 0,85) nesta concentração de alimento.

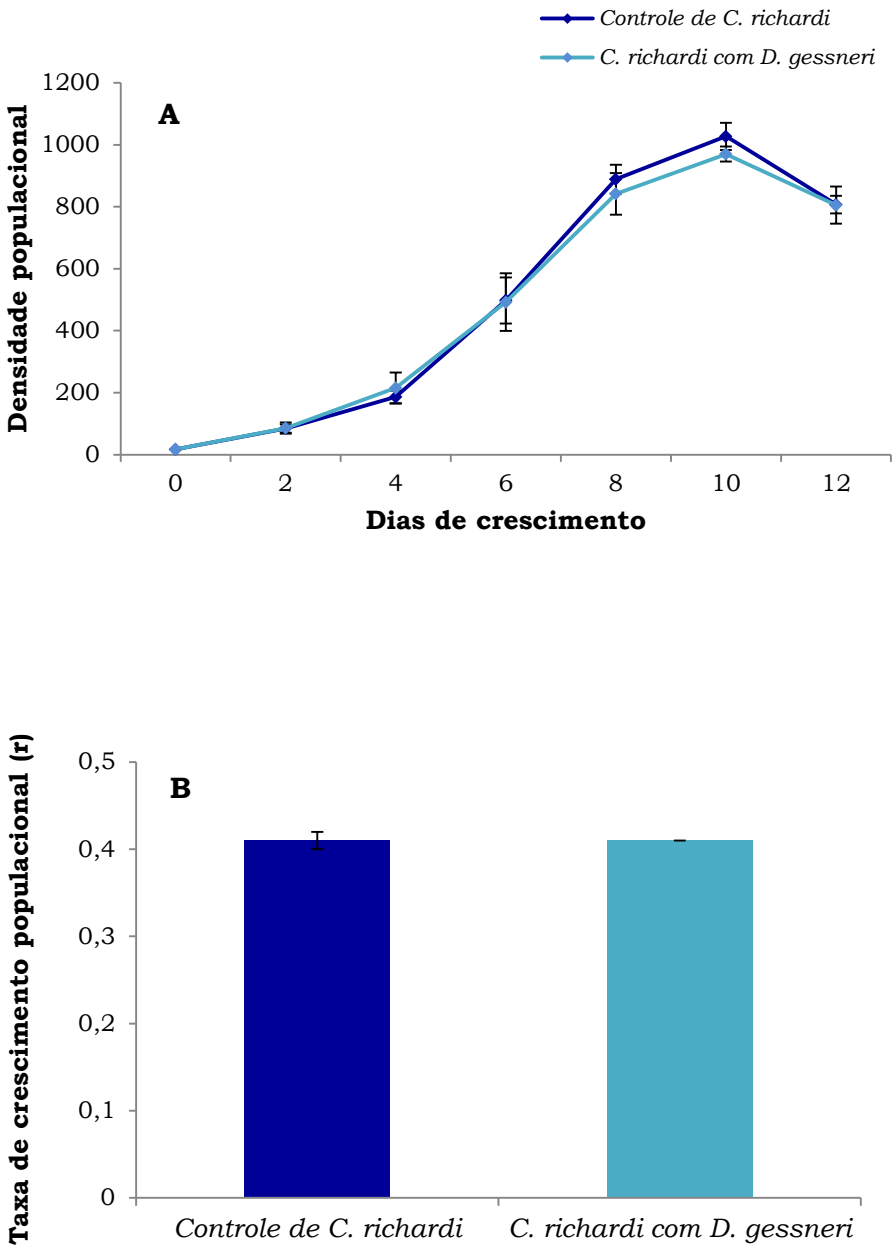


Figura 7. A) Densidade populacional (ind.L^{-1}) e B) Taxa de crescimento populacional (r) (dia^{-1}) de *C. richardi* em relação ao tempo na ausência e presença de *D. gessneri*, em níveis de 0,7 mgC.L^{-1} de *S. spinosus*. As barras verticais representam o erro padrão da média (±), baseado nas 3 réplicas.

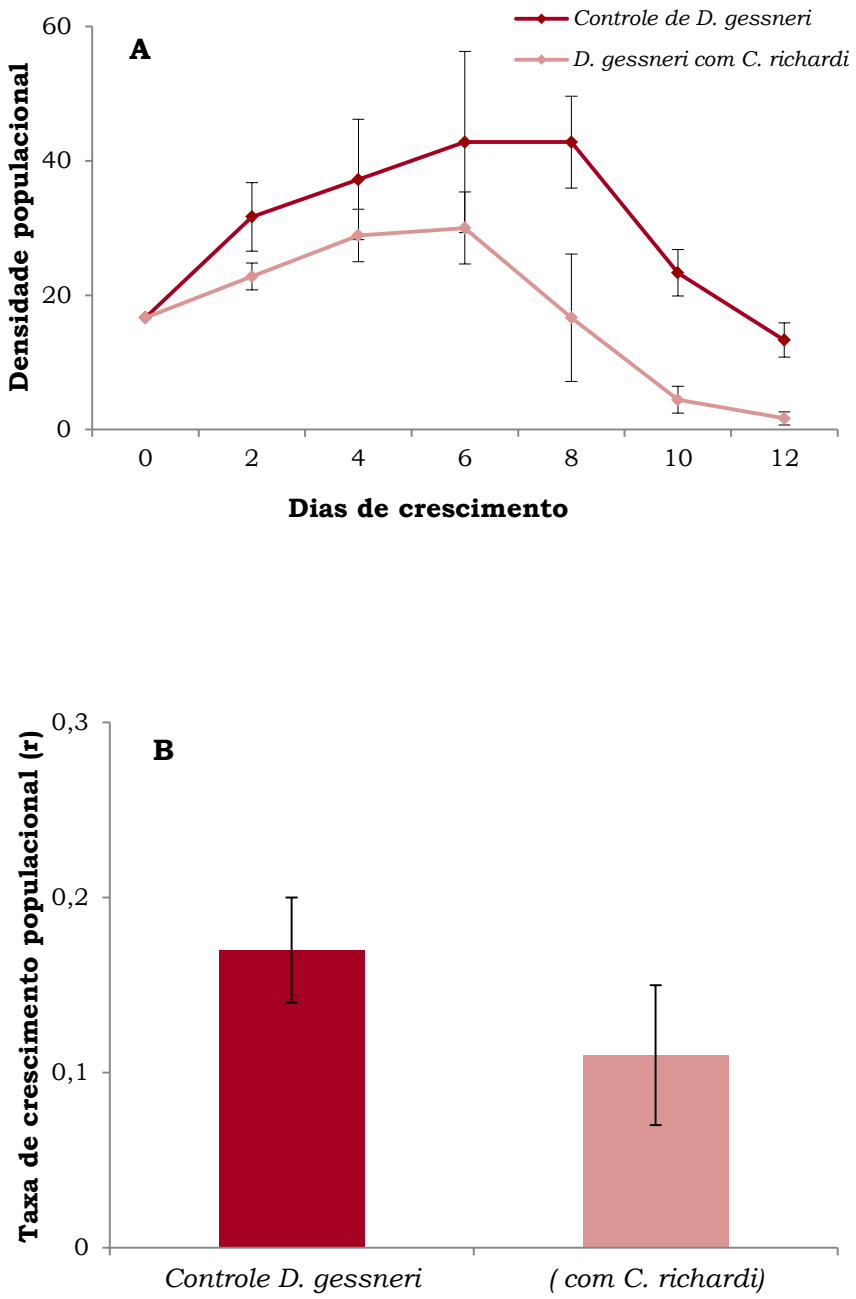


Figura 8. A) Densidade populacional (ind.L^{-1}) e B) Taxa de crescimento populacional (r) (dia^{-1}) de *D. gessneri* em relação ao tempo na ausência e presença de *C. richardi*, em níveis de 0,7 mgC.L^{-1} de *S. spinosus*. As barras verticais representam o erro padrão da média (±), baseado nas 3 réplicas.

Experimento 2: Competição entre *Ceriodaphnia richardi* e *Daphnia gessneri*, cultivadas com 0,25 mgC.L^{-1} de *Scenedesmus spinosus*

As espécies não tiveram o mesmo desempenho na menor concentração de alimento. *C. richardi* apresentou menor crescimento, comparado ao experimento anterior (Fig. 9A). Houve diferenças significativas nas densidades máximas e taxas de crescimento populacional (r) desta espécie entre as concentrações de alimento (Tabela 2), sendo ambas maiores na maior concentração (teste Tukey *post hoc*, p = 0,02 e p = 0,03, respectivamente). Contudo, suas densidades foram novamente superiores às de *D. gessneri,* chegando a 482 ind.L^{-1} no controle e 463 ind.L^{-1} no tratamento com a concorrente. Não foi observado declínio no crescimento populacional de *C. richardi* neste experimento.

As taxas de crescimento populacional diária de *C. richardi* foram de 0,53.dia^{-1} e 0,56.dia^{-1} no controle e na presença de *D. gessneri*, respectivamente (Fig. 9B). As densidades populacionais e taxas de crescimento populacional diárias não apresentaram, novamente, diferenças significativas entre os tratamentos para esta espécie (teste Tukey *post hoc*, p = 0,06 e p= 0,13, respectivamente), não sendo afetada pela competição.

O crescimento populacional de *D. gessneri* foi menor neste experimento (Fig. 10A), embora a concentração de alimento não tenha influenciado significativamente os picos de densidade alcançados por esta espécie (Tabela 2). Contudo, *D. gessneri* apresentou pior desempenho na menor concentração de alimento, quanto teve o tempo de crescimento exponencial reduzido (2 dias), aumentando de 17 para 33 ind.L^{-1} no controle, e de 17 para 24 ind.L^{-1} junto com *C. richardi.* Nesse curto período de aumento da população, a taxa de crescimento diária de *D. gessneri* foi de 0,34.dia^{-1} no controle e 0,18.dia^{-1} no cultivo com a outra espécie (Fig. 10B). Esta espécie teve a taxa de crescimento negativamente afetada pela competição (Tabela 2), com diferenças significativas nesta concentração de alimento entre os tratamentos controle e com *C. richardi* (teste Tukey *post hoc,* p = 0,02). *D. gessneri*, porém, não apresentou diferenças significativas

nos picos de densidade entre os tratamentos (teste Tukey *post hoc,* p = 0,30). Após o declínio, *D. gessneri* não conseguiu se recuperar em nenhum dos tratamentos.

Houve diferenças significativas nas taxas de crescimento populacional (r) de *D. gessneri* entre as concentrações de alimento (Tabela 2), sendo maior em 0,25mgC.L^{-1} (teste Tukey *post hoc*, p = 0,05). Vale ressaltar que a taxa (r) foi maior na concentração mais baixa devido ao crescimento exponencial ter ocorrido durante um período muito curto, seguido de declínio da população.

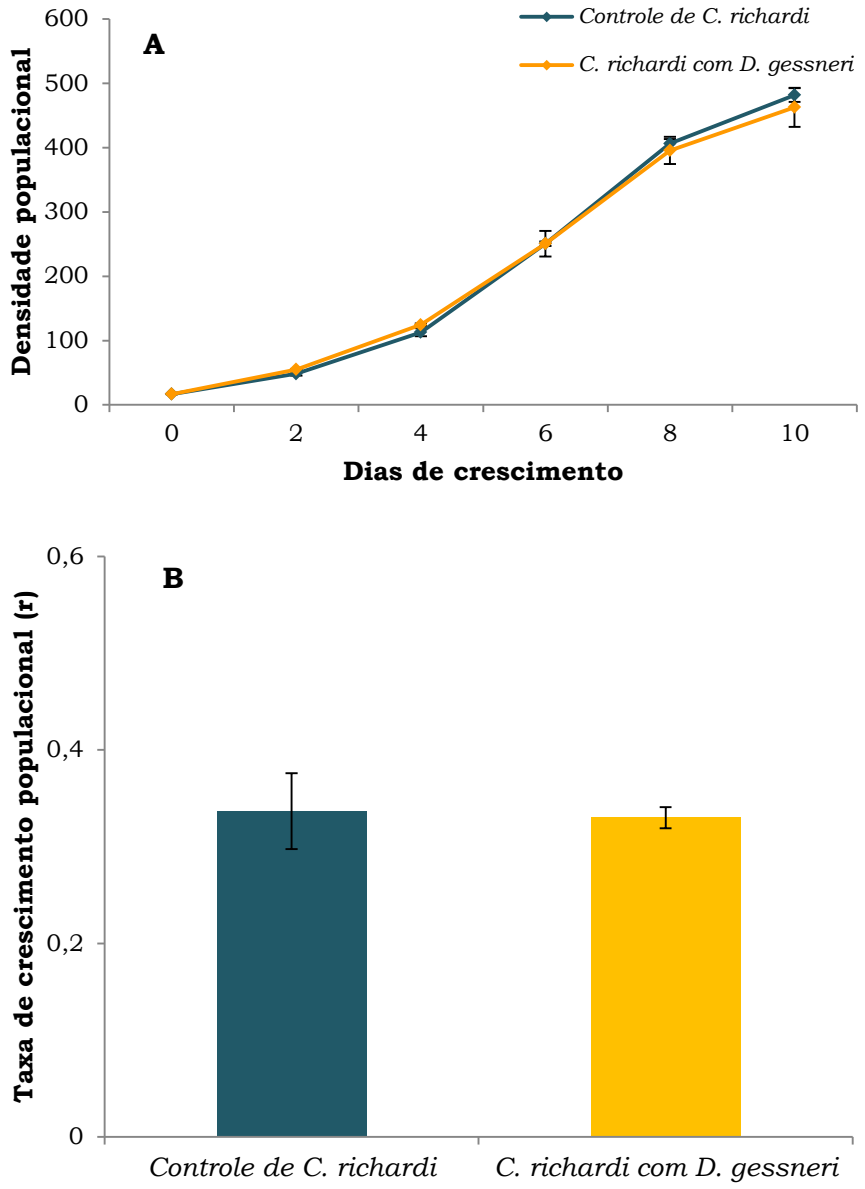


Figura 9. A) Densidade populacional (ind.L^{-1}) e B) Taxa de crescimento populacional (dia^{-1}) de *C. richardi* em relação ao tempo na ausência e presença de *D. gessneri*, em níveis de 0,25 mgC.L^{-1} de *S. spinosus*. As barras verticais representam o erro padrão da média (±), baseado nas 3 réplicas.

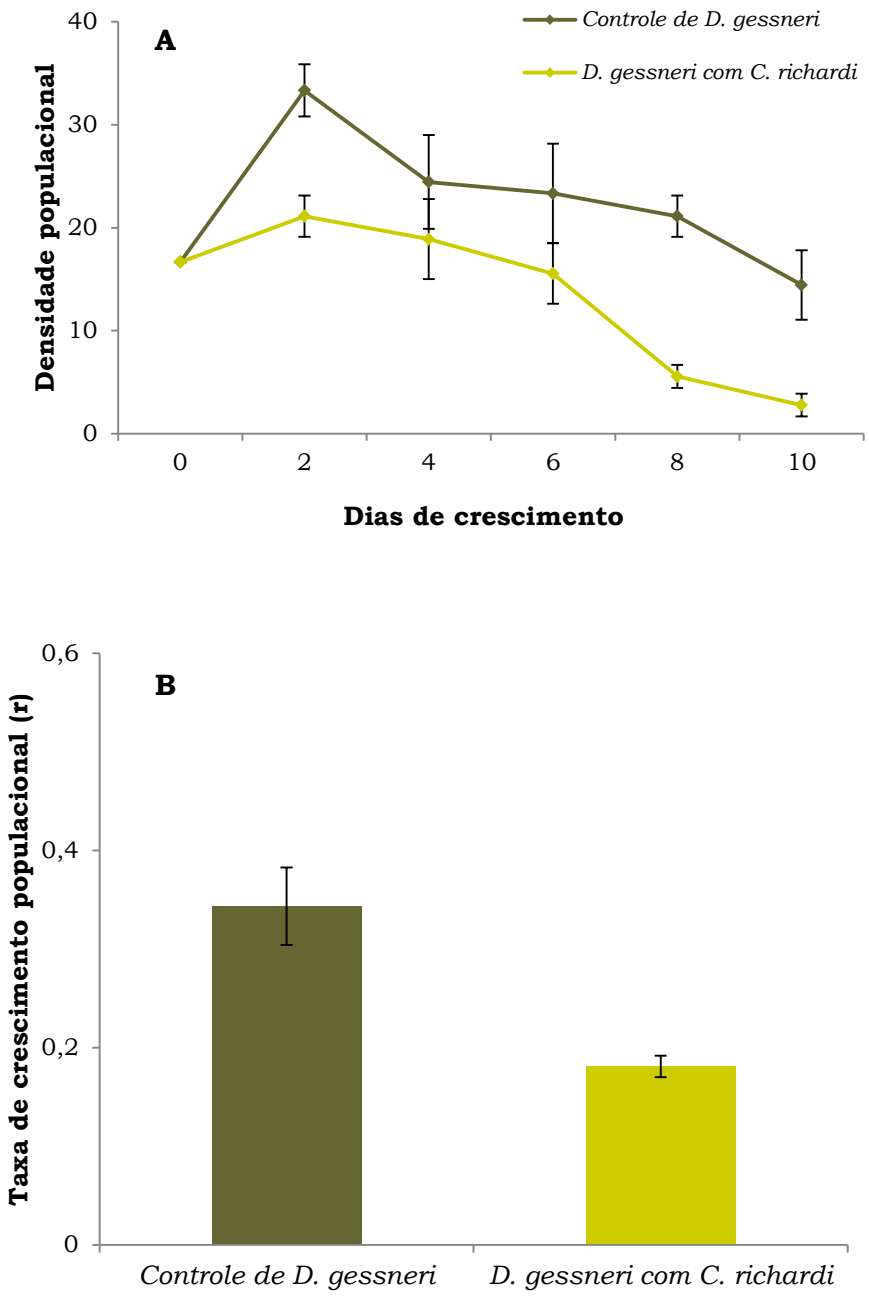


Figura 10. A) Densidade populacional (ind.L^{-1}), e B) Taxa de crescimento populacional (r) (dia^{-1}) de *D. gessneri* em relação ao tempo na ausência e presença de *C. richardi*, em níveis de 0,25 mgC.L^{-1} de *S. spinosus*. As barras verticais representam o erro padrão da média (±), baseado nas 3 réplicas.

Tabela 2. Análise de variância (ANOVA) realizada para a densidade máxima populacional e a taxa de crescimento populacional (r) de *C. richardi* e *D. gessneri* em relação à concentração de alimento e à interação competitiva.

Dados	GL	SQ	MQ	F
Densidade populacional máxima				
Daphnia gessneri				
Nível de alimento (A)	1	12	12	1,2 ns
Competição (B)	1	33,3	33,3	3,6 ns
Interação (A . B)	1	5,3	5,3	0,5 ns
Erro	8	74	9,2	
Ceriodaphnia richardi				
Nível de alimento (A)	1	108	108	29,4 ***
Competição (B)	1	5,3	5,3	1,4 ns
Interação (A . B)	1	0,3	0,3	0,1 ns
Erro	8	29,3	3,6	
Taxa de crescimento populacional				
Daphnia gessneri				
Nível de alimento (A)	1	0,03	0,03	5,6 *
Competição (B)	1	0,06	0,06	9,9 **
Interação (A . B)	1	0,03	0,03	4,5 ns
Erro	8	0,05	0,00	
Ceriodaphnia richardi				
Nível de alimento (A)	1	16,33	16,33	24,5 ***
Competição (B)	1	1,33	1,33	2,00 ns
Interação (A . B)	1	0,00	0,00	0,00 ns
Erro	8	5,33	0,66	

GL: grau de liberdade; SS: soma dos quadrados; MS: média dos quadrados; *F: F*-razão; * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0.01$, *** $p \leq 0,001$; ns: não significativo ($p > 0,05$).

Experimento 3: Influência da clorofícea de laboratório (*Scenedesmus spinosus*) no crescimento populacional de *Ceriodaphnia richardi*

O resultado deste experimento mostrou que *C. richardi* apresentou aumento da população tanto no cultivo com a clorofícea *S. spinosus*, quanto na sua ausência (Fig. 11A). Do 1º ao 5º dia, as densidades populacionais

foram semelhantes em ambos os tratamentos, tornando-se maiores no tratamento com a clorofícea a partir do 7º dia de experimento.

Com relação às taxas de crescimento populacional diárias, os valores foram de 0,29 e 0,34.dia^{-1} nos cultivos sem e com algas, respectivamente (Fig. 11B). As diferenças foram significativas entre as densidades e a taxa de crescimento populacional diária de *C. richardi,* nos tratamentos sem e com algas, (teste t de Student, p = 0,00 para ambos). Contudo, a ausência da clorofícea de laboratório não levou a população a declinar durante o período de 10 dias de observação.

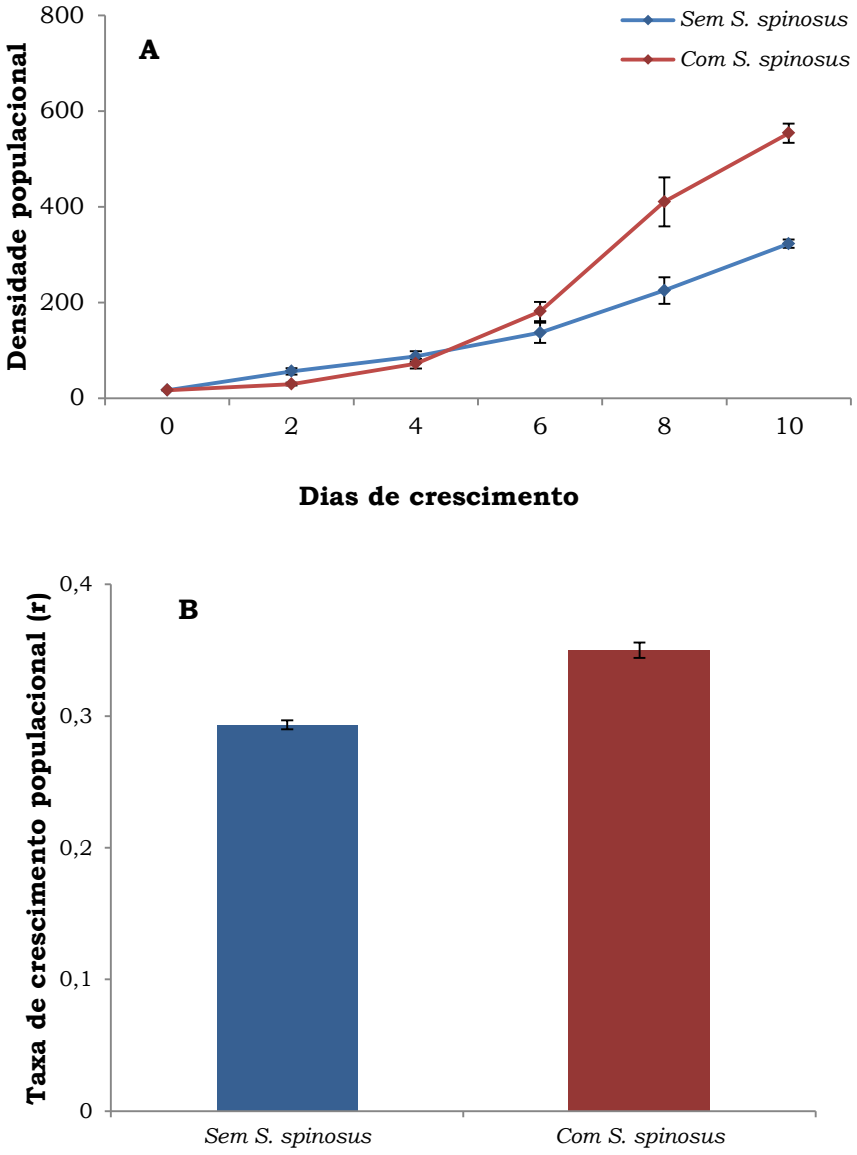


Figura 11. A) Densidade populacional (ind.L^{-1}) e B) Taxa de crescimento populacional (r) (dia^{-1}) de *C. richardi* em relação ao tempo, nos cultivos com e sem adição da clorofícea *S. spinosus*. As barras verticais representam o erro padrão da média (±), baseado nas 3 réplicas.

Experimento 4: Predação por *Chaoborus brasiliensis* sobre a espécie *Ceriodaphnia richardi*

O resultado deste experimento mostrou que as larvas de estádio IV de *C. brasiliensis* predaram *C. richardi*. Dentre os cinco organismos de *C. richardi* introduzidos no início do experimento, apenas dois foram encontrados no final do período de observação, em cada réplica. Na análise da malha em que foi filtrado o meio de cultura, nenhum cladócero foi encontrado morto, sugerindo que os pares de predadores tenham consumido 3 cladóceros. Na análise do papo das larvas dos caoborídeos foram encontradas vestígios de *C. richardi* em duas das oito larvas analisadas.

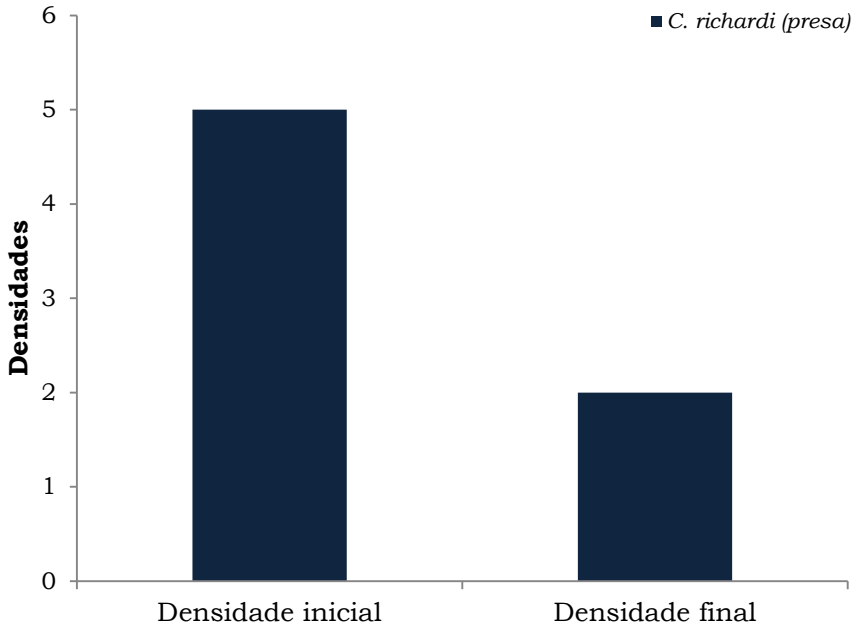


Figura 12. Média de densidade populacional (ind/120 ml) da *presa C. richardi* e do predador invertebrado *C. brasiliensis*, no início do experimento e após 24 horas.

4.2. Variação temporal no Lago Monte Alegre

➢ **Fatores abióticos e bióticos**

Temperatura

As variações de temperatura estão representadas na figura 13. Temperaturas mais baixas foram registradas na estação fria-seca, de maio a setembro de 2011, com circulação da coluna d'água ocorrendo no mesmo período. As temperaturas mais elevadas ocorreram na estação quente-chuvosa, período em que a estratificação térmica foi mais duradoura, sendo mais estável de dezembro a abril de 2012. Situações semelhantes foram encontradas para os valores de oxigênio dissolvido e condutividade elétrica, como consequência da estratificação térmica (Fig. 14 e 15, respectivamente).

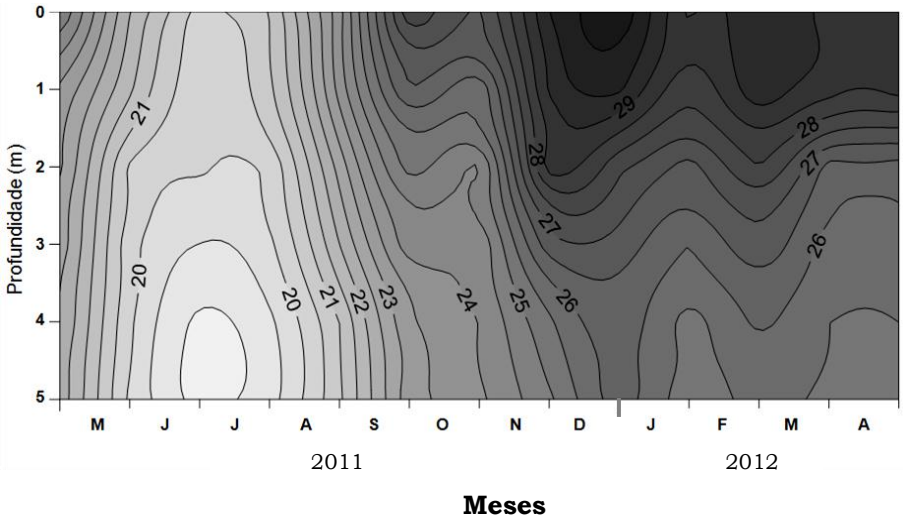


Figura 13. Isolinhas de temperatura, em intervalos de 0,5ºC, registradas no Lago Monte Alegre, no período de maio de 2011 a abril de 2012.

Oxigênio Dissolvido

Baixas concentrações de oxigênio dissolvido foram encontradas próximas ao fundo do lago, no fim da estação fria permanecendo durante a

estação quente-chuvosa (Fig. 14). As menores concentrações foram registradas durante o período de estratificação térmica, em outubro (0,99 mg.L^{-1}) e fevereiro (0,5 mg.L^{-1}). Contudo, evidências de anoxia no hipolímnio não foram observadas.

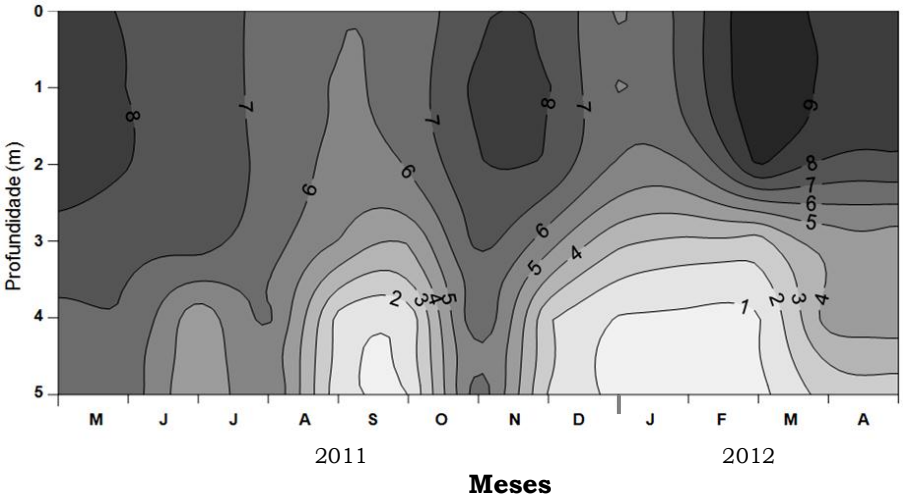


Figura 14. Isolinhas de oxigênio dissolvido, em intervalos de 1mg.L^{-1}, registradas no Lago Monte Alegre, no período de maio de 2011 a abril de 2012.

Condutividade elétrica

Os valores de condutividade elétrica variaram de 49,9 a 128,7 µS.cm^{-1}, que correspondem ao máximo e mínimo encontrados em todo o período estudado (Fig. 15). Menores valores foram observados na coluna d'água, principalmente no período de circulação no lago. Houve uma tendência de maiores valores em direção ao fundo no período de estratificação térmica mais duradoura.

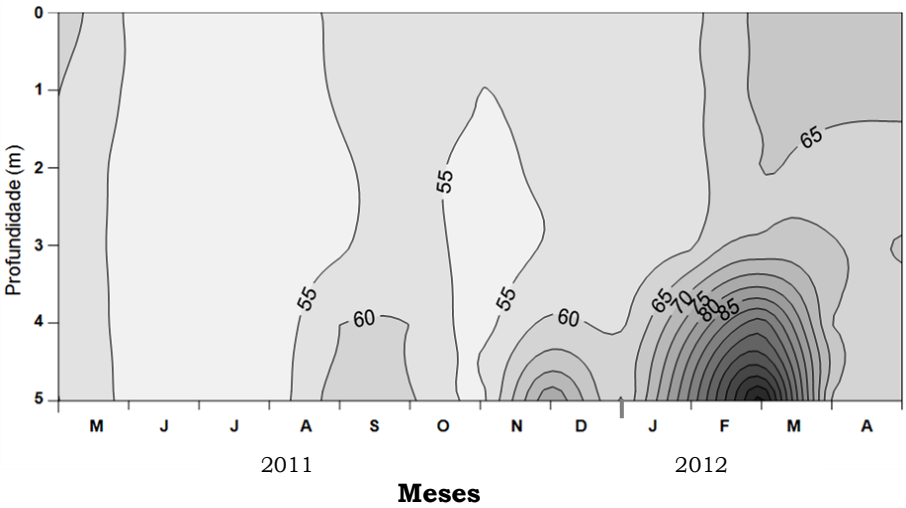


Figura 15. Isolinhas de condutividade elétrica, em intervalos de 5 µS.cm^{-1}, registradas no Lago Monte Alegre, no período de maio de 2011 a abril de 2012.

pH

Os maiores valores de pH foram registrados na superfície durante todo o período de estudo, sendo mais elevados na estação quente (Fig. 16). Variações ocorreram durante todo o ano, não acompanhando tão nitidamente os períodos de estratificação térmica mais estável e circulação no lago.

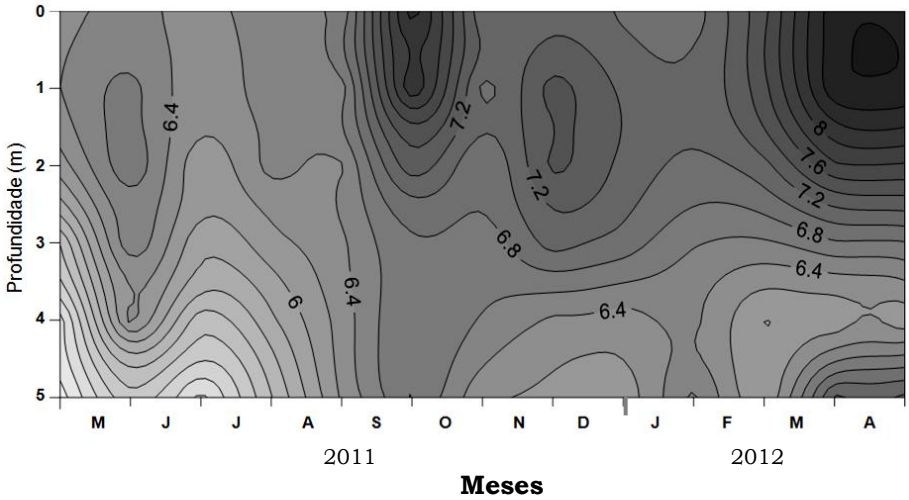


Figura 16. Isolinhas de pH, em intervalos de 0,4, registradas no Lago Monte Alegre, no período de maio de 2011 a abril de 2012.

Penetração de luz

A zona eufótica apresentou maior espessura na coluna d'água na estação fria, entre 4 e 5 m de profundidade (Fig. 17). A partir de outubro, com o início das chuvas, a transparência da coluna d'água variou entre 3 e 5 m, tendo sido registrada menor espessura da zona eufótica no verão, de janeiro a abril, com variação entre 2 e 4 m de profundidade.

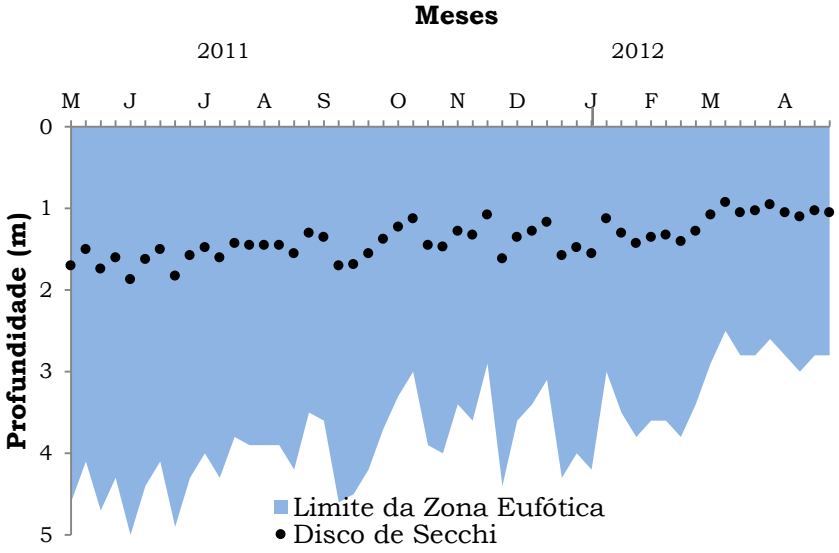


Figura 17. Transparência (m) registradas no Lago Monte Alegre e limite da zona eufótica, no período de maio de 2011 a abril de 2012.

Pluviosidade

Os resultados dos dados pluviométricos mostraram o aumento da precipitação a partir de outubro, início da estação quente (Fig. 18). O maior índice de chuvas neste período ocorreu entre outubro de 2011 e janeiro de 2012, quando os valores variaram de 140 a 300 mm.

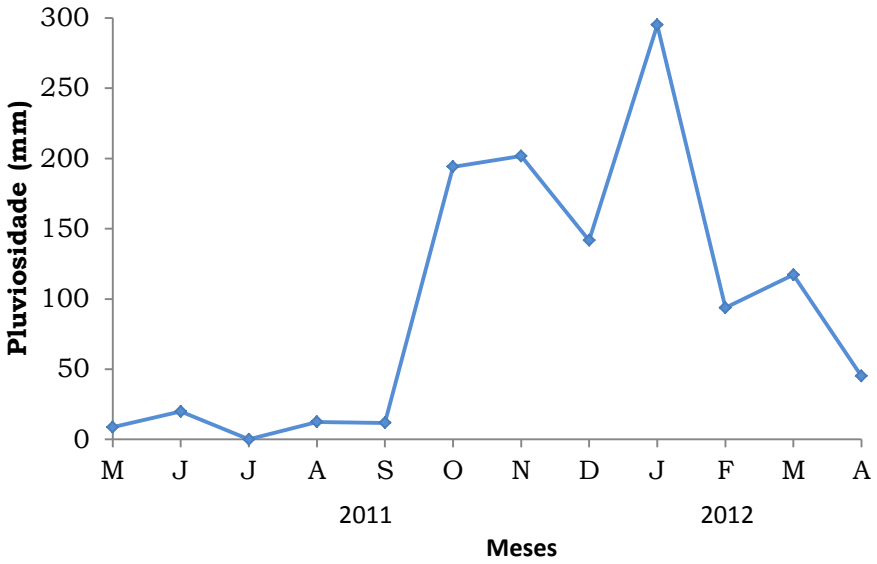


Figura 18. Pluviosidade total (mm) no período de maio de 2011 a abril de 2012.

Clorofila –*a*

A estação fria foi marcada pelas menores concentrações de clorofila-*a*, com apenas um pequeno pico ocorrendo em julho, quando os valores não ultrapassaram 15,5 µg.L^{-1} (Fig. 19A). Os valores aumentaram ao final de setembro, permanecendo elevados na estação quente, com exceção dos dias 20 de outubro de 2011, e 5 e 19 de janeiro de 2012, quando os valores foram inferiores a 16 µg.L^{-1}. O maior pico foi registrado em dezembro (53,7 µg.L^{-1}). As concentrações de clorofila-*a* permaneceram altas e mais estáveis em março e abril. As concentrações de carbono variaram de 0,2 a 2,1 mgC.L^{-1}, sendo as maiores concentrações encontradas também na estação quente (Fig. 19B).

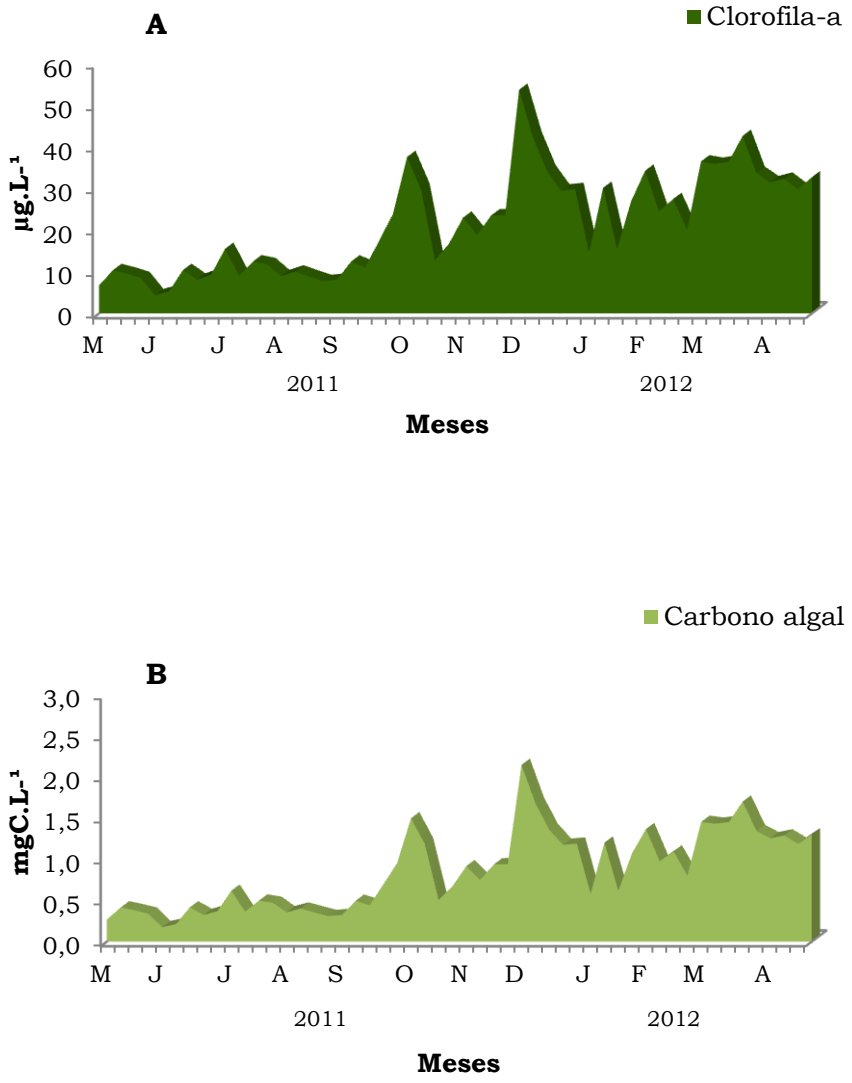


Figura 19. A) Valores de clorofila-*a* em biomassa (µg.L^{-1}); e B) carbono algal (mgC.L^{-1}), registrados no Lago Monte Alegre, no período de maio de 2011 a abril de 2012.

- **Microcrustáceos planctônicos e predadores invertebrados: riqueza, flutuações e reprodução**

Nas 153 amostras analisadas, incluindo as réplicas, referentes às coletas semanais realizadas na região limnética do lago, foram identificados 13 espécies, sendo estes representantes do Filo Arthropoda, que foi composto por 3 Classes: a Classe Crustacea, representada pelas Ordens de microcrustáceos Cladocera e Copepoda; a Classe Insecta, representada pela

Ordem Diptera, Família Chaoboridae; e Classe Arachnida, representada pelos ácaros aquáticos da Ordem Trombidiformes, da Família Krendowskiidae, sendo essas duas últimas classes representantes dos predadores do zooplâncton no lago.

A Ordem Cladocera foi representada pelas Famílias Daphnidae (5 espécies), Moinidae (1 espécie) e Bosminidae (1 espécie). Foram também observados representantes das Famílias Chydoridae (1 espécie) e Sididae (1 espécie), mas em baixas densidades, que não são integrantes do plâncton.

A Ordem Copepoda foi representada pela Sub-ordem Cyclopoida, da qual foram identificadas duas espécies, *Tropocyclops prasinus* e *Thermocyclops decipiens*, ambas pertencentes à Família Cyclopidae.

Os Diptera encontrados nesse estudo foram as larvas de *Chaoborus brasiliensis*, espécie considerada o principal predador invertebrado do lago. Outro predador invertebrado foram os ácaros aquáticos do gênero *Krendowskia*, sendo Hydracarina o nome dado aos ácaros aquáticos verdadeiros.

Nas Tabelas 3 e 4 são apresentadas a composição e a riqueza taxonômica dos microcrustáceos e de seus predadores potenciais, em duas estações (fria-seca e quente-chuvosa, respectivamente), quando se observou que a diversidade foi semelhante, em ambas as estações.

Freqüência de ocorrência de microcrustáceos (Cladocera e Copepoda) e predadores invertebrados registrada no lago, na estação fria (maio a setembro de 2011) e na estação quente (de outubro de 2011 a abril de 2012) estão listadas na Tabela 5.

Tabela 3. Composição taxonômica e riqueza de táxons da comunidade zooplanctônica do Lago Monte Alegre. Período: Maio a Setembro de 2011.

Estação Fria-Seca																						
Meses	Maio				Junho					Julho				Agosto				Setembro				
Coletas	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	5
Cladocera																						
Bosmina tubicen Bremh, 1953	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
Ceriodaphnia cornuta Sars, 1886	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x					
Ceriodaphnia richardi Sars, 1901	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Daphnia ambigua Scourfield, 1947	x	x	x	x	x			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Daphnia gessneri Herbst, 1967	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Diaphanosoma birgei Korineck, 1981	x	x						x														
Moina micrura Kurz, 1874						x		x		x			x									
Riqueza Cladocera	6	5	5	5	5	5	4	7	5	6	5	5	6	5	4	4	5	4	4	4	4	3
Copepoda																						
Tropocyclops prasinus Fischer, 1853	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Thermocyclops decipiens Kiefer, 1929		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Riqueza Copepoda	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Diptera																						
Chaoborus brasiliensis Theobald, 1901	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hidracarina																						
Krendowskia sp.																					x	x
Riqueza Predadores	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2
Riqueza total mensal	9				10					10				8				8				

Tabela 4. Composição taxonômica e riqueza de táxons da comunidade zooplanctônica do Lago Monte Alegre. Período: Outubro de 2011 a Abril de 2012.

Estação Quente-Chuvosa																														
Meses	Outubro				Novembro				Dezembro					Janeiro				Fevereiro				Março					Abril			
Coletas	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	5	1	2	3	4
Cladocera																														
Bosmina tubicen Brehm, 1953		x		x	x																									
Ceriodaphnia cornuta Sars, 1886															x															
Ceriodaphnia richardi Sars, 1901	x	x	x	x	x	x	x	X	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Daphnia ambigua Scourfield, 1947	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x																			
Daphnia gessneri Herbst, 1967	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Diaphanosoma birgei Korineck, 1981		x												x	x	x				x	x	x	x							
Moina micrura Kurz, 1874							x					x	x	x	x	x		x	x		x	x						x	x	
Riqueza Cladocera	3	5	2	4	4	3	4	3	3	3	3	3	3	4	5	4	2	3	3	3	4	4	3	2	2	2	2	3	3	2
Copepoda																														
Tropocyclops prasinus Fischer, 1853	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Thermocyclops decipiens Kiefer, 1929	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Riqueza Copepoda	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Insecta																														
Chaoborus brasiliensis Theobald, 1901	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Hidracarina																														
Krendowskia sp.	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x				x													
Riqueza Predadores	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Riqueza Total Mensal	9				8				7					9				7				7					6			

Tabela 5. Freqüência de ocorrência e classificação dos táxons (Cladocera, Copepoda, Diptera e Hydracarina), na estação fria-seca (de Maio a Setembro de 2011) e na estação quente-chuvosa (de Outubro de 2011 a Abril de 2012)

Táxons	Freqüência (%) na Estação Fria-Seca	Classificação	Freqüência (%) na Estação Quente-Chuvosa	Classificação
Cladocera				
Bosmina tubicen Brehm, 1983	100	Freqüente	10	Pouco freqüente
Ceriodaphnia cornuta Sars, 1886	73	Muito freqüente	3	Esporádica
Ceriodaphnia richardi Sars, 1901	100	Muito freqüente	100	Muito freqüente
Daphnia ambigua Scourfield, 1947	91	Muito freqüente	37	Pouco freqüente
Daphnia gessneri Herbst, 1967	100	Muito freqüente	100	Muito freqüente
Diaphanosoma birgei Korineck, 1981	14	Pouco freqüente	27	Pouco freqüente
Moina micrura Kurz, 1874	18	Pouco freqüente	40	Freqüente
Copepoda				
Náuplio	100	Muito freqüente	100	Muito freqüente
Copepodito	100	Muito freqüente	100	Muito freqüente
Tropocyclops prasinus Kiefer, 1929	100	Muito freqüente	100	Muito freqüente
Thermocyclops decipiens Fischer, 1853	100	Muito freqüente	100	Muito freqüente
Diptera				
Chaoborus brasiliensis Theobald, 1901	100	Muito freqüente	100	Muito freqüente
Hydracarina				
Krendowskia sp.	9	Esporádico	40	Freqüente

Apesar da ocorrência de períodos de alta e de baixa densidade de microcrustáceos, observou-se que tanto cladóceros, quanto copépodos estiveram presentes no lago durante todo o período estudado. Contudo, observou-se uma tendência de maior abundância de cladóceros, no total, na estação fria, enquanto copépodos apresentaram aumento no fim de agosto, tornando-se mais abundantes entre setembro e janeiro, na estação quente (Fig. 20). Copépodos foram mais abundantes no lago em relação aos cladóceros durante todo o ano.

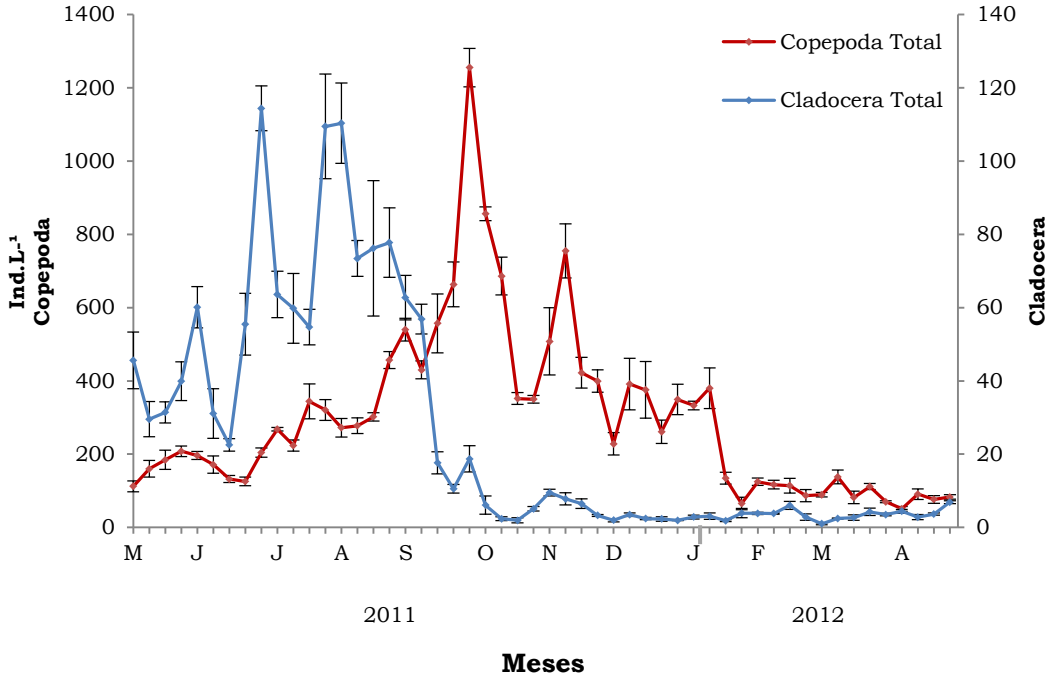


Figura 20. Densidades e variação temporal do total de Cladocera e de Copepoda no Lago Monte Alegre, no período de maio de 2011 a abril de 2012. Barras verticais representam o desvio padrão (±), baseado nas 3 réplicas analisadas.

➢ Cladocera

Maiores densidades de cladóceros foram observadas entre os meses de maio e início de setembro de 2011, na estação fria, com maior pico ocorrendo em julho e agosto, quando as densidades chegaram a 120 ind.L^{-1}. Houve queda acentuada na densidade total desses organismos na estação quente (Fig. 21A).

Dentre os cladóceros, *Ceriodaphnia richardi* foi o táxon mais abundante encontrado neste estudo, com picos mais altos ocorrendo em julho e agosto, quando foram registrados 98 ind.L^{-1} (Fig. 21B). Quando a população declinou, a partir de setembro, as densidades permaneceram baixas até o fim dos estudos, não excedendo 4 ind.L^{-1}.

As densidades populacionais de *D. gessneri* variaram de 1 a 15 ind.L^{-1}, apresentando picos mais altos durante o mês de maio, junho e setembro (Fig. 21C). O declínio da população, que ocorreu de outubro a abril, resultou em densidades inferiores a 6 ind.L^{-1}.

Durante a estação fria, observou-se que alguns picos de densidade que ocorriam para *C. richardi* coincidiram com a queda na densidade de *D. gessneri,* e vice-versa. Houve correlação negativa entre as densidades de *C. richardi* e *D. gessneri* nesse período (r= -0,54; p= 0,00).

Bosmina tubicen foi encontrada nas amostras somente durante a estação fria (Fig. 21D). Neste período, as densidades variaram de 3 a 17 ind.L^{-1}, e maiores picos foram observados de junho a agosto.

D. ambigua e *C. cornuta* alcançaram as menores densidades durante o período analisado, em relação as outras espécies, como pode ser visto nas Figuras 21E e 21F, respectivamente. Somente em maio as densidade de *C. cornuta* foram maiores que 1 ind.L^{-1}, quando um pico de 9 ind.L^{-1} foi registrado. A partir de agosto, a espécie desapareceu virtualmente das amostras, mas reapareceu em janeiro e início de fevereiro de 2012, embora em baixas densidades. Após esse período, *C. cornuta* esteve ausente nas amostras até o fim do período estudado. Com relação a *D. ambigua*, as densidades oscilaram e picos foram registrados em maio (5,8 ind.L^{-1}), julho (3,9 ind.L^{-1}) e setembro (4,5 ind.L^{-1}). Não houve registros desta espécie a partir de janeiro.

As densidades de *Diaphanosoma birgei* e *Moina micrura* foram muitas baixas (<1 ind.L^{-1}) e, por isso, a análise de variação temporal dessas espécies não foi realizada.

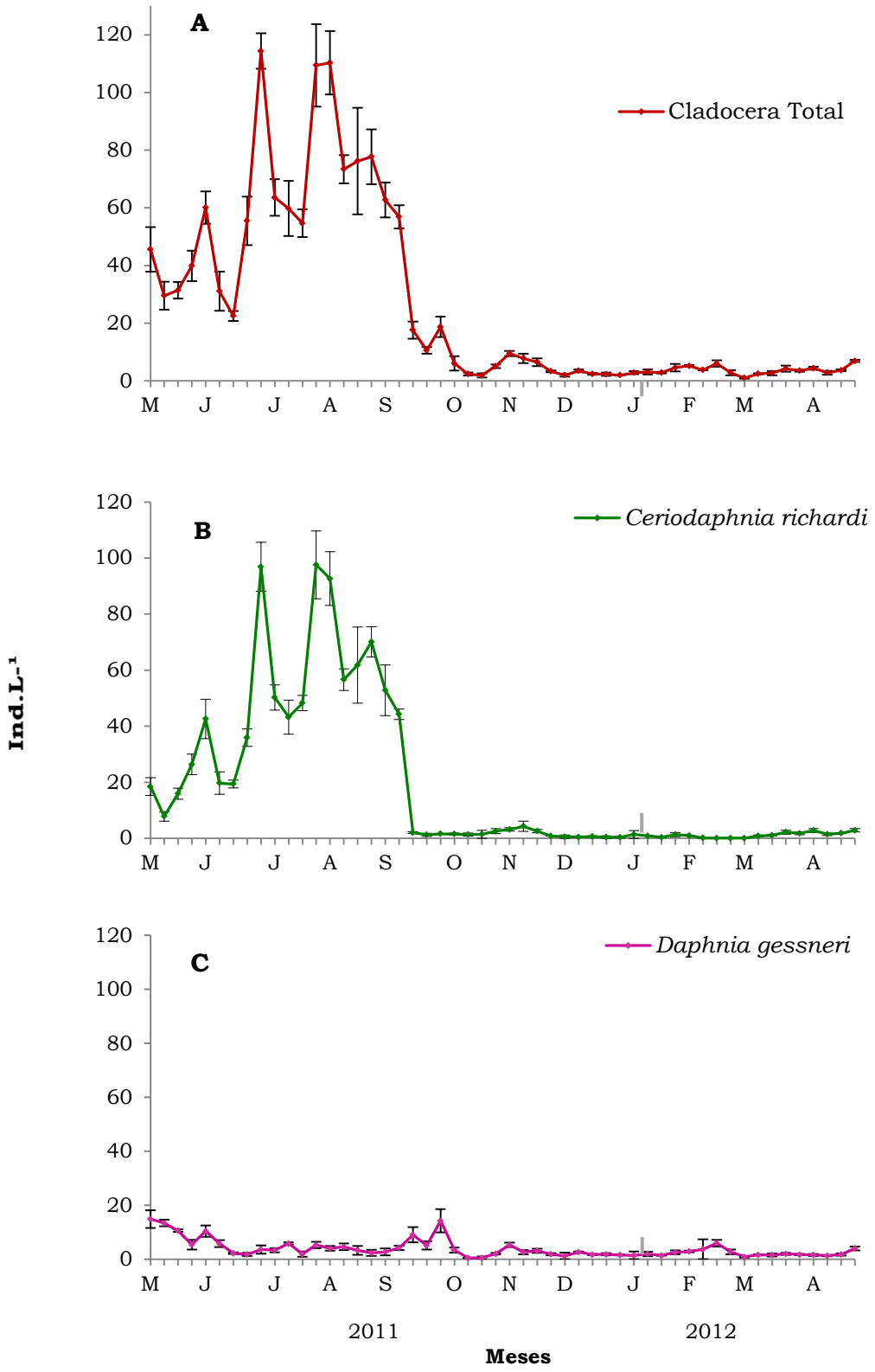
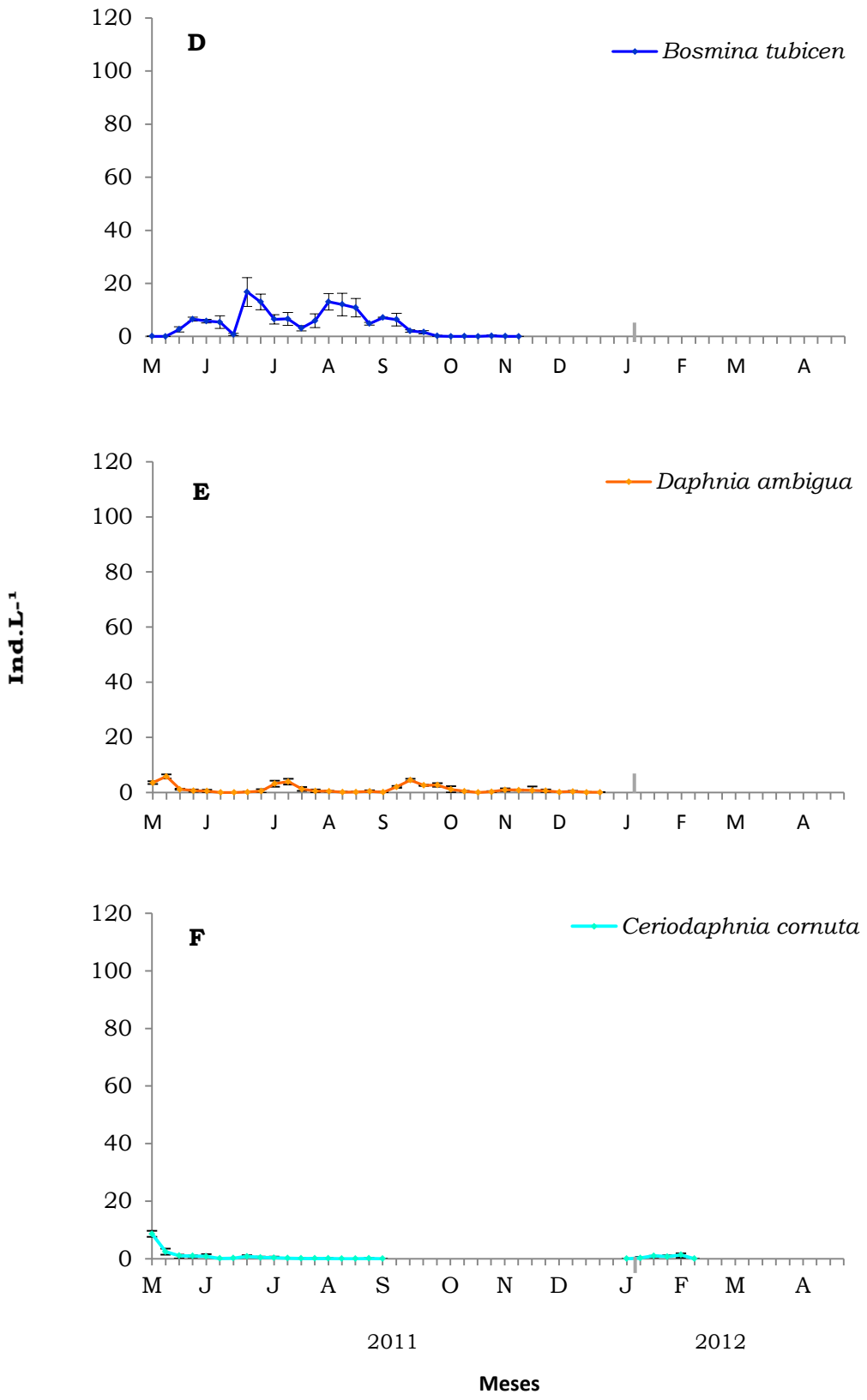


Figura 21. Densidades e variação temporal de Cladocera total (A), *Ceriodaphnia richardi* (B), *Daphnia gessneri* (C), *Bosmina tubicen* (D), *Daphnia ambigua* (E) e *Ceriodaphnia cornuta* (F) no Lago Monte Alegre, no período de maio de 2011 a abril de 2012. Barras verticais representam o desvio padrão (±) baseado nas 3 réplicas analisadas. "*Continua*"



Continuação da Figura 21. Densidades e variação temporal de Cladocera total (A), *Ceriodaphnia richardi* (B), *Daphnia gessneri* (C), *Bosmina tubicen* (D), *Daphnia ambigua* (E) e *Ceriodaphnia cornuta* (F) no Lago Monte Alegre, no período de maio de 2011 a abril de 2012. Barras verticais representam o desvio padrão (±) baseado nas 3 réplicas analisadas. "*Continua*"

Tamanho da ninhada dos cladóceros

O maior número de ovos produzidos pela maioria das espécies de cladóceros ocorreu durante a estação quente, principalmente nos meses correspondentes à primavera (setembro-novembro).

O número de ovos/fêmea em *C. richardi* variou de 1 a 8/fêmea, apresentando maior produção de setembro a dezembro (5 a 8 ovos/fêmea), e menor na estação fria, entre maio e agosto (< 4 ovos/fêmea) (Fig. 22A).

Em *D. gessneri*, o maior tamanho da ninhada foi observado entre outubro e dezembro de 2011 e fevereiro de 2012 (4 a 6 ovos/fêmea), enquanto na estação fria, a produção variou de 2 a 4 ovos/fêmea (Fig. 22B).

B. tubicen foi a espécie que produziu o maior número de ovos, chegando a 11 ovos/fêmea entre setembro e outubro (Fig. 22C). A partir de novembro, *B. tubicen* desapareceu das amostras, com exceção da 3ª e 4ª semanas de janeiro, quando se observou algumas fêmeas ovígeras com poucos ovos (2 ovos/fêmea).

A presença de fêmeas ovígeras de *D. ambigua* foi observada de maio a dezembro, sendo o número de ovos/fêmea variável entre 2 a 5, com maior número de ovos produzidos entre setembro e dezembro (Fig. 22D).

O número de ovos/fêmea de *C. cornuta* foi o menor dentre os cladóceros (≤ 2 ovos/fêmea), sendo observado somente entre maio e a julho, na estação fria, e em janeiro e fevereiro, quando a população reapareceu nas amostras (Fig. 22E).

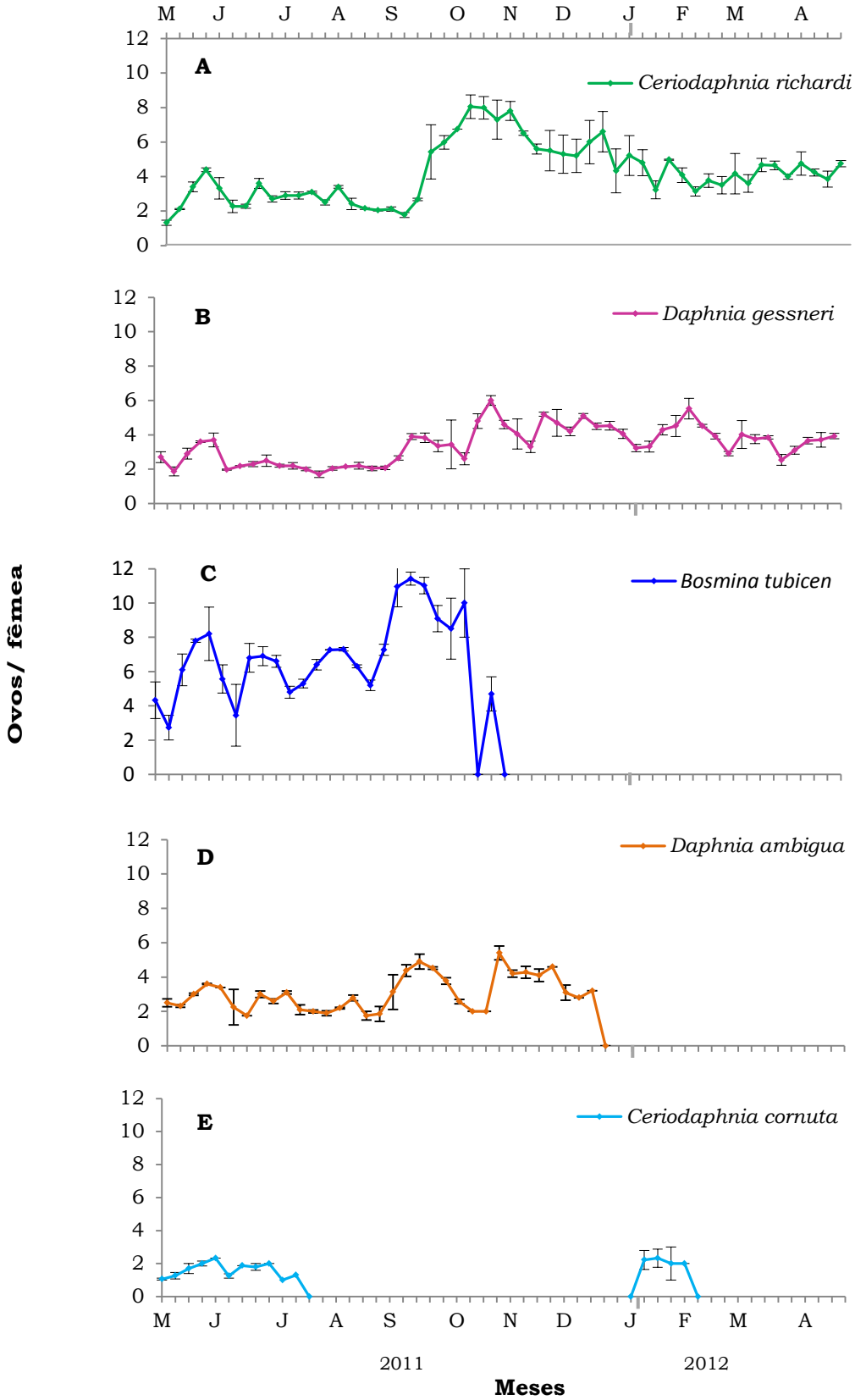


Figura 22. Média do número de ovos por fêmea de *Ceriodaphnia richardi* (A), *Daphnia gessneri* (B), *Bosmina tubicen* (C), *Daphnia ambigua* (D) e *Ceriodaphnia cornuta* (E) no Lago Monte Alegre, no período de maio de 2011 a abril de 2012. Barras verticais representam o desvio padrão (±) baseado nas 3 réplicas analisadas.

Copepoda

Com relação ao total de copépodos, altas densidades foram registradas, com picos ultrapassando 1200 ind.L^{-1}. Náuplios, copepoditos e adultos apresentaram tendências semelhantes de variação temporal, com maior abundância entre o fim da estação fria e a metade da estação quente (Fig. 23). Houve queda acentuada na densidade total desses organismos a partir de janeiro, ainda na estação quente (Fig. 23A).

Durante todo o período de estudo, náuplios foram dominantes em termos de densidade, em relação aos adultos (Fig. 23B). Maiores picos desses organismos ocorreram de setembro a novembro, quando os valores variaram de 500 a 700 ind.L^{-1}.

Copepoditos apresentaram maiores picos de densidade de agosto a novembro, sendo o maior deles registrado em outubro (400 ind.L^{-1}), como pode ser visto na Figura 23C.

Com relação aos copépodos adultos, *Tropocyclops prasinus meridionalis* foi a espécie dominante durante todo o ano, apresentando maior abundância entre setembro e início de janeiro, quando as densidades variam de 50 a 130 ind.L^{-1}. Na espécie menos abundante, *Thermocyclops decipiens*, observou-se maior abundância nos mesmos meses que *T. prasinus*, embora as densidades não tenham excedido 6 ind.L^{-1} (Fig. 23D).

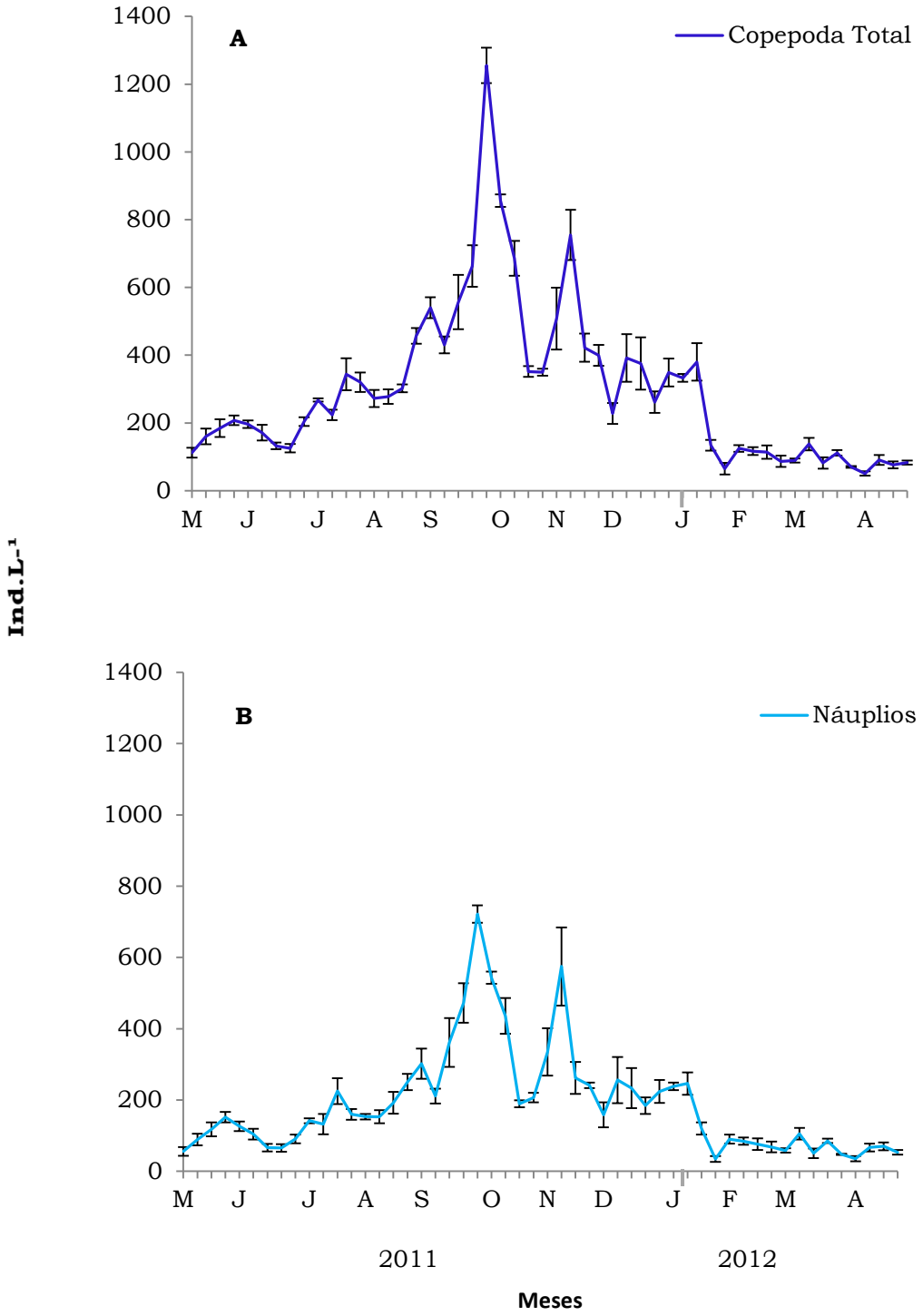
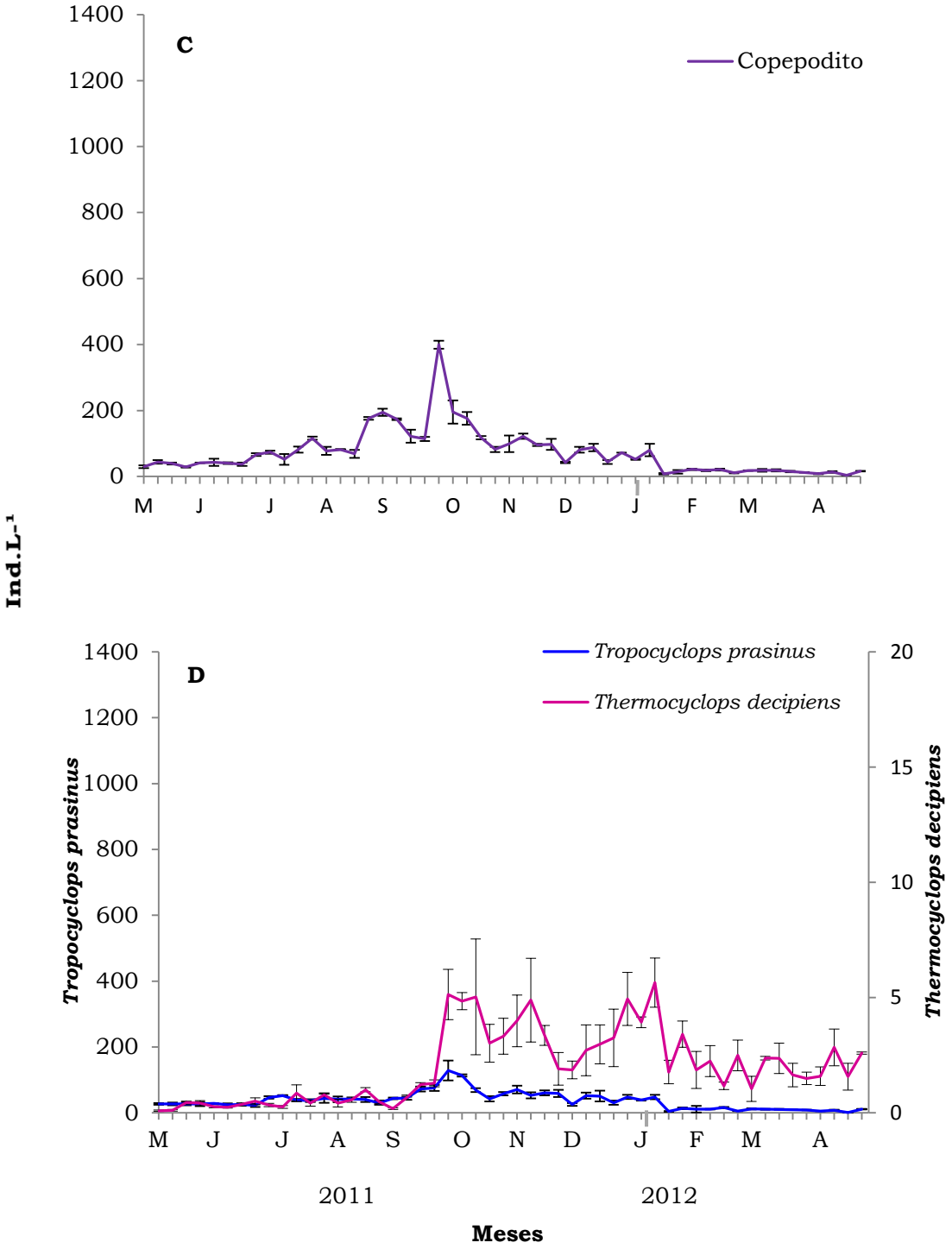


Figura 23. Densidades e variação temporal de Copepoda Total (A), Náuplios (B), Copepodito (C), e adultos de *Tropocyclops prasinus meridionalis* e *Thermocyclops decipiens* (D) no Lago Monte Alegre, no período de maio de 2011 a abril de 2012. Barras verticais representam o desvio padrão (±) baseado nas 3 réplicas analisadas. "*Continua*"



Continuação da Figura 23. Densidades e variação temporal de Copepoda Total (A), Náuplios (B), Copepodito (C), e adultos de *Tropocyclops prasinus meridionalis* e *Thermocyclops decipiens* (D) no Lago Monte Alegre, no período de maio de 2011 a abril de 2012. Barras verticais representam o desvio padrão (±) baseado nas 3

Predadores invertebrados

Os estádios III e IV de *Chaoborus brasiliensis*, considerados os principais predadores do zooplâncton no lago, foram dominantes durante o período de estudo, comparado ao outro predador invertebrado, o ácaro aquático *Krendowskia* sp. Foi observada maior abundância dessas larvas na estação quente, com picos ocorrendo em outubro de 2011, março e abril de 2012, quando as densidades chegaram a 2 ind.L^{-1}. Menores densidades (< 1 ind.L^{-1}) ocorreram na estação fria, apesar de pequenos picos terem ocorrido em maio e setembro (Fig. 24).

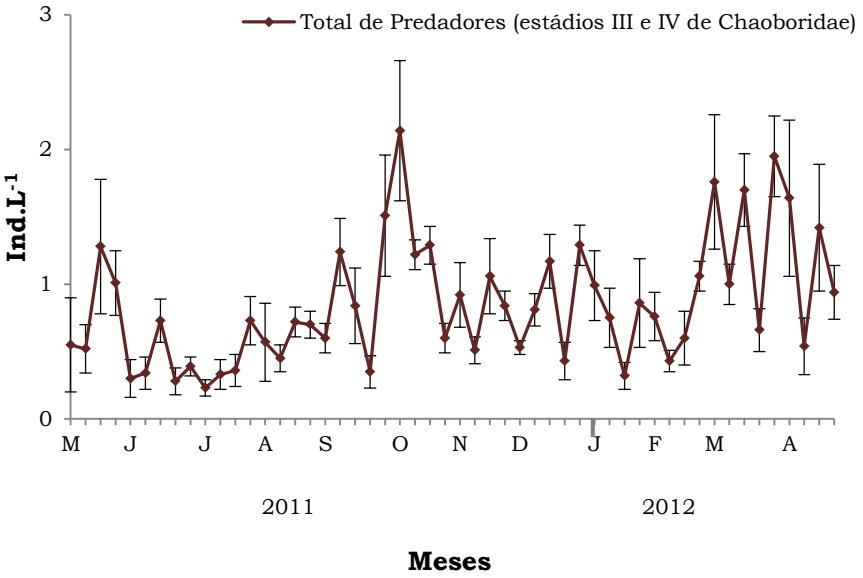


Figura 24. Densidades e variação temporal de larvas de estádio III e IV de *Chaoborus brasiliensis* no Lago Monte Alegre, no período de maio de 2011 a abril de 2012. Barras verticais representam o desvio padrão (±) baseado nas 3 réplicas analisadas.

Com relação aos ácaros aquáticos, observou-se que são menos abundantes comparados aos caoborídeos. Maiores densidades também foram registradas na estação quente, sendo os picos mais altos correspondentes aos meses de outubro a dezembro, quando foram registradas densidades de até 0,25 ind.L^{-1}. Ausência desses organismos foi observada durante a estação fria, com exceção de maio e junho, embora as densidades tenham sido baixas (< 0,05 ind.L^{-1}) (Fig. 25).

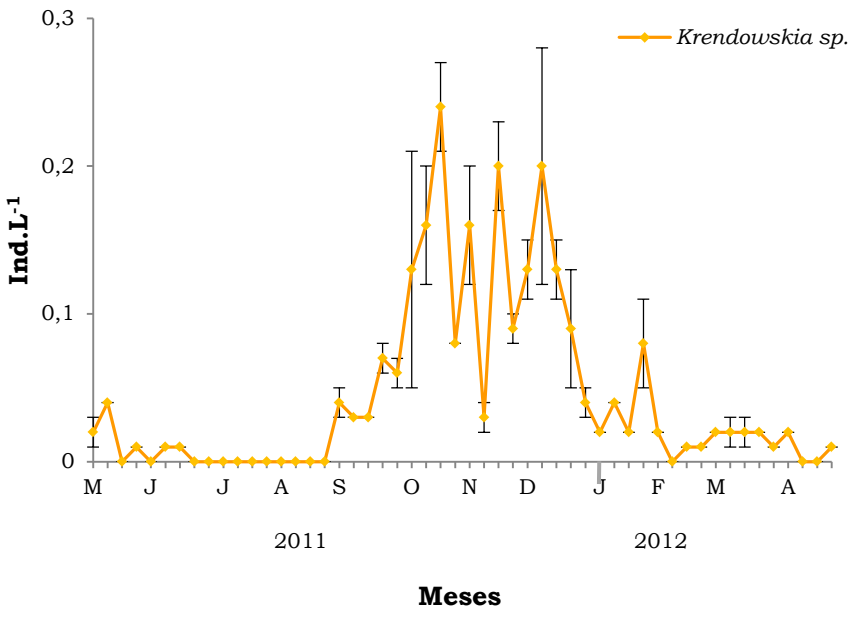


Figura 25. Densidades e variação temporal do ácaro aquático *Krendowskia* sp., no Lago Monte Alegre, no período de maio de 2011 a abril de 2012. Barras verticais representam o desvio padrão (±) baseado nas 3 réplicas analisadas.

5. DISCUSSÃO

5.1. Experimentos em laboratório

No experimento 1, a maior concentração de alimento favoreceu o crescimento das populações de cladóceros. *C. richardi* apresentou maior crescimento e aumentou significativamente suas taxas de crescimento populacional (r), enquanto *D. gessneri* pôde crescer por período mais prolongado, comparado ao experimento 2. A abundância de *C. richardi* pode ter influenciado a queda inicial na densidade de *D. gessneri* comparado ao controle. Contudo, neste experimento, com concentração mais elevada de alimento, não houve competição entre as espécies. O declínio de *C. richardi* após o 11º dia de experimento, no tratamento com e sem *D. gessneri* sugere que o alimento tornou-se limitante, causando mortalidade, devido às altas densidades alcançadas pela população.

No experimento 2, a menor concentração de alimento oferecida aos cladóceros impediu que as populações tivessem o mesmo desempenho reprodutivo comparado ao experimento anterior. *D. gessneri* foi a espécie mais afetada pela quantidade de alimento e suas densidades foram muito inferiores às alcançadas por *C. richardi*. Neste experimento, com menor concentração de alimento, *D. gessneri* teve sua taxa de crescimento populacional afetada pela competição. Devido ao curto tempo de aumento populacional (2 dias) de *D. gessneri*, a taxa de crescimento populacional diária (r) foi maior comparada ao experimento 1, pois considerou-se o crescimento em fase exponencial. *D. gessneri* não consegui se recuperar da queda com o prolongamento dos experimentos.

Os experimentos de competição mostraram que a menor espécie *C. richardi* (0,80mm) apresentou maior taxa de crescimento populacional e alcançou densidades muito superiores a maior espécie *D. gessneri* (1,17 mm), além de apresentar crescimento por um período maior. O melhor

desempenho de *C. richardi* pode ser resultado do sucesso reprodutivo dessa espécie. Estes resultados discordam da hipótese do tamanho eficiente de Brooks & Dodson (1965), em que espécies maiores são competidoras superioras porque são mais eficientes em crescer e se reproduzir em condições limitantes de alimento, pela maior capacidade de filtração e menor demanda metabólica. Contudo, os resultados corroboram a hipótese de Romanovsky (1984) segundo a qual quando dois táxons competem, a espécie com maior taxa de crescimento populacional pode eliminar sua competidora, sendo este um dos fatores mais importantes na interpretação dos resultados de competição. Hurtado-Bocanegra *et al.* (2002) também usaram as taxas de crescimento populacional para explicar os resultados de competição entre rotíferos e cladóceros.

Maior taxa de crescimento, bem como maior ninhada produzida por *C. richardi,* comparado à *D. gessneri,* foram anteriormente observadas em experimentos com concentrações de alimento consideradas limitantes (≤ 0,2 $mgC.L^{-1}$) (Bunioto & Arcifa, 2007). Neste estudo, as autoras também constataram que *D. gessneri* teve sua primeira reprodução atrasada em concentrações menores que 0,2 $mgC.L^{-1}$. Ferrão-Filho *et al.* (2006) também observaram maior taxa de crescimento e maior produção de ovos para *C. richardi* em comparação com *D. gessneri*, quando cultivadas em séston de qualidade inferior (outono).

A interação competitiva entre *Ceriodaphnia* e *Daphnia* é considerada muito complexa, sendo a vantagem de uma sobre a outra uma interação irregular (Smith & Cooper, 1982). Mudanças na habilidade competitiva já foram encontradas na competição entre *C. quadrangula* e *D. magna* (Neill, 1975), e entre *D. pulex* e *C. reticulata* (Lynch, 1978; Romanovsky & Feniova, 1985). A habilidade de cada espécie estaria relacionada ao nível de recursos disponíveis e à faixa etária dos organismos que estão competindo (Smith & Cooper, 1982), além da eficiência de forrageio de cada espécie, variável de acordo com as mudanças nas frações de séston (Lynch, 1978). Para Nandini *et al.* (2002) como a distribuição dos organismos no ambiente natural ocorre simultaneamente na coluna d'água, a relação com classe etária não é possível. Visto que no presente estudo a seleção dos organismos foi aleatória,

não houve problemas com a classe etária dos organismos que estavam competindo, sendo o nível de alimento o fator mais importante.

A vantagem de espécies de menor tamanho é o menor tempo que essas espécies levam para atingir a maturidade sexual comparado a espécies maiores, demandando menor gasto de energia (Stearns, 1976; Romanovsky, 1984, 1985; Maier, 1994). Por isso, espécies pequenas seriam favorecidas nas menores concentrações de alimento, visto que jovens têm menor concentração limiar de alimento (Romanovsky, 1984). Por outro lado, cladóceros de grande tamanho corpóreo não podem atingir maturidade sob forte limitação de alimento (Romanovsky & Feniova, 1985). Além disso, essas espécies tendem a alocar menos energia em crescimento somático comparado a espécies menores e, portanto, sacrificam a produção de ovos quando o alimento é escasso (Lynch, 1980).

Romanovsky (1985) observou que dentre 12 espécies de cladóceros com tamanho corpóreo variado, a concentração limiar aumentou com o aumento do tamanho do corpo, sendo as menores conseqüentemente mais tolerantes a concentrações mais baixas de alimento. Kreutzer & Lampert (1999) confirmam essa hipótese ao afirmar que entre dafnídeos, espécies menores são favorecidas pelo menor nível limiar de alimento.

Mesmo que as concentrações de alimento utilizadas nos experimentos de competição estejam acima do nível limiar incipiente (entre 0,1 e 0,2 $mgC.L^{-1}$) e da concentração limiar de alimento para *C. richardi* e *D. gessneri* (< 0,025 $mgC.L^{-1}$) encontradas por Bunioto & Arcifa (2007), elas não foram suficientes para permitir que *D. gessneri* aumentasse tanto quanto *C. richardi*. Embora não tenha sido testada no presente estudo, a hipótese de competição intra-específica não pode ser descartada, principalmente em *D. gessneri*.

O crescimento máximo de uma espécie em condições não limitantes de alimento, conhecido como taxa intrínseca de crescimento, r_{max} (Golden *et al.*, 1978) também poderia explicar o sucesso de *C. richardi*. Em ambientes que sofrem flutuações na abundância de recursos, espécies com alta r_{max} têm maior potencial para alcançar altas densidades quando a competição intra ou inter-específica tornar-se importante (DeMott, 1989). O rápido

crescimento de *C. richardi* nos experimentos supõe que ela apresente maior r_{max} comparado a *D. gessneri*. De forma semelhante, em populações oriundas de um lago temperado, a habilidade da pequena *Bosmina longirostris* em reproduzir-se primeiro permitiu que a população aumentasse mais rapidamente (maior r_{max}) do que a espécie maior *Daphnia rosea* (DeMott & Kerfoot, 1982).

O alimento disponível para *C. richardi* nos experimentos do presente estudo não se mostrou limitante para seu crescimento. Como confirmado no experimento 3, a espécie foi capaz de crescer na ausência da clorofícea de laboratório *S. spinosus*, e, provavelmente, utilizou outras fontes além de algas, como bactérias e detritos, que passaram pelo filtro (0,45 µm) durante a filtragem da água do lago. Essas fontes foram suficientes para permitir que a população se reproduzisse, durante pelo menos, os 10 dias de experimentação, visto que a capacidade de utilizar diferentes fontes de alimento aumenta a disponibilidade de energia para os cladóceros (Gliwicz, 1969; Geller & Müller, 1981). Algumas espécies aproveitam até células algais excretadas por outras espécies e crescem melhor do que com o fitoplâncton natural (Nandini & Sarma, 2000).

A diferença entre *C. richardi* e *D. gessneri* também pode ter relação com a eficiência no uso dos recursos. Membros da família Daphnidae possuem modos diferenciados de selecionar e capturar alimento (Burns, 1968; Allan, 1973) além de divergirem quanto à eficiência de ingestão e assimilação do alimento (Schlindler, 1969). Dentre 9 espécies analisadas por DeMott (1985), *Ceriodaphnia reticulata* e *Daphnia rosea* estavam entre as espécies com alta eficiência para se alimentar de pequenas bactérias, enquanto *D. galeata* e *D. pulicaria* apresentaram baixa eficiência. O autor considera a capacidade de coletar pequenas partículas uma vantagem que está relacionada ao tamanho da malha filtradora (cerdas). Porter *et al.* (1983) observaram que a eficiência na filtração de bactérias diminuía com o aumento do corpo do cladócero, mas não considera clara a relação entre o tamanho da malha e o tamanho do corpo do cladócero. Dafnídeos, incluindo *Ceriodaphnia*, são considerados bons filtradores de pequenas partículas, por apresentar fina malha filtradora (Geller & Müller, 1981).

Confirmando a habilidade de *Ceriodaphnia* de se alimentar de outras fontes, uma análise do conteúdo do tubo digestivo de *Daphnia* e *Ceriodaphnia*, mostrou que embora as espécies compartilhem os mesmos recursos, entre eles bactérias e detritos, jovens de *Ceriodaphnia* consumiram uma proporção bem maior de diatomáceas e flagelados delicados, sendo mais especializada na captação de pequenas partículas (Lynch, 1978). A amplitude das dietas só deixa de ser vantajosa quando o alimento não é favorável quanto à digestão, valor nutricional ou toxicidade (DeMott, 1989).

A vantagem de *Ceriodaphnia* também já foi observada em competição com outros organismos, com o rotífero *Brachionus patulus* (Hurtado-Bocanegra, 2002) e o cladócero *Diaphanosoma* (Matveev & Gabriel, 1994).

Sobre a predação de *C. richardi* por *C. brasiliensis*, confirmada no experimento 4, este resultado não havia sido obtido nos estudos anteriores sobre a predação no Lago Monte Alegre. O fato das larvas de estádio IV de Chaoboridae não terem sido alimentadas durante 48 h até o início dos experimentos pode ter facilitado a predação. O resultado sugere que, no lago, na ausência das presas preferências, *C. richardi* passa a ser um dos itens da dieta desses predadores. Este experimento teve o intuito de discutir melhor o efeito da predação sobre os cladóceros, de forma a auxiliar na interpretação dos resultados obtidos no estudo de variação temporal, bem como compreender quando este fator pode aumentar ou diminuir o efeito da competição, como será discutido adiante.

Evidências de predação de *Chaoborus* sobre *Ceriodaphnia* também já foram encontradas por Smyly (1979), Smith & Cooper (1982) e Mumm (1997). Em um lago Norte-Americano também se observou que quando larvas de *Chaoborus* eram pouco abundantes ou ausentes, *Ceriodaphnia* mantinha altas densidades populacionais (Lynch, 1979).

5.2. Variação temporal no Lago Monte Alegre

➢ Fatores abióticos e bióticos

As menores temperaturas registradas no Lago Monte Alegre, entre maio e agosto de 2011 (estação fria-seca), correspondem ao período de circulação da coluna d'água, resultantes das suas condições isotérmicas. O lago também apresentou períodos de estratificação térmica, evidenciados pelas variações de temperatura na coluna d'água durante a estação quente-chuvosa, entre outubro de 2011 e abril de 2012. O padrão térmico encontrado neste estudo coincide com o encontrado em outros estudos no lago (Arcifa *et al.*, 1990; Fileto 2001; Bunioto 2003; Minto 2009). Os diversos períodos de circulação da coluna d'água durante o ano, com estratificação mais estável no verão, justificam a tipologia do lago como polimíctico descontínuo, segundo classificação de Lewis (1983).

Devido a fatores como a localização geográfica do lago, a inexistência de ventos fortes, bem como a localização superficial da saída d'água e o tempo de residência relativamente longo devido à baixa vazão do córrego que o abastece, os eventos de estratificação tornam-se estáveis o suficiente, pelo menos durante o verão, para evitar uma circulação diária, mantendo a estratificação durante a noite e por períodos prolongados (Arcifa *et al.,* 1990). De acordo com os autores, eventos imprevisíveis, como ação dos ventos, podem até induzir a circulação durante períodos de estratificação, como o observado no presente trabalho, em algumas semanas em outubro e novembro, mas o restabelecimento da termoclina é relativamente rápido. O aumento da pluviosidade no verão também é um dos eventos que causam instabilidade durante os períodos de estratificação térmica, pois induz à perda de calor para a atmosfera.

A estratificação do oxigênio dissolvido (OD) e de condutividade elétrica no lago é conseqüência da estratificação térmica. As concentrações de OD chegaram a valores muito baixos (<1 $mg.L^{-1}$), mas ausência total no hipolímnio não foi registrada, embora evidências de anoxia tenham sido

reportadas por Arcifa *et al.* (1990; 1998). Com relação à condutividade elétrica, os maiores valores encontrados no hipolímnio durante a estratificação térmica podem ser explicados pelos processos de decomposição, que levam ao acúmulo e à retenção de íons nas camadas mais profundas. Como conseqüência dos processos de decomposição os valores de pH também diminuem nessas camadas. Já o aumento de pH nas camadas superficiais, mais evidente durante a estação quente-chuvosa, pode ser decorrente do aumento da produção primária do fitoplâncton. Essas diferenças de pH entre as camadas mais superficiais e aquelas abaixo de 3 metros foram anteriormente registradas por Arcifa *et al.* (1990); Cleto-Filho & Arcifa (2006) e Minto (2009).

A penetração de luz no lago pode variar ao longo do ano, devido às variações sazonais e mudanças climáticas, influenciando a produção primária do fitoplâncton, bem como a sua distribuição vertical na coluna d'água. Nos períodos de circulação da massa d'água, oxigênio e nutrientes se tornam presentes em toda coluna, promovendo a produção até as camadas mais profundas, e no verão, devido à estratificação, a produção primária fica limitada às camadas mais superficiais, no epilímnio e metalímnio. Mesmo assim, a produção primária foi maior nesta última estação, estando relacionada às melhores condições climáticas, como já observado anteriormente (Arcifa *et al.*, 1998; Feresin *et al.*, 2010).

As menores concentrações de clorofila-*a* e carbono algal na estação fria, em comparação com a estação quente, podem resultar de baixas temperaturas e mudanças climáticas, causadas pela chegada de frentes frias e ventos mais fortes. Apesar da tendência de aumento na estação quente, as quedas que ocorreram durante esse período provavelmente têm relação com aumento de pluviosidade, turbulência da água e diminuição da incidência luminosa, e por isso, com o fim das chuvas, as concentrações de clorofila-*a* aumentaram e tornaram-se mais estáveis. Maiores valores de clorofila-*a* durante a estação quente, principalmente no verão, é um registro comum entre os trabalhos já realizados no lago (Arcifa *et al.*, 1998; Fileto, 2001; Bunioto, 2003).

- **Microcrustáceos planctônicos e predadores invertebrados: riqueza, flutuações e reprodução**

A riqueza taxonômica de microcrustáceos e predadores invertebrados no lago foi semelhante em ambas as estações, fria e quente, indicando que a diversidade manteve-se ao longo do ano. Contudo, a diferença na freqüência de ocorrência de algumas espécies entre as estações, como maior freqüência de *Bosmina tubicen*, *Ceriodaphnia cornuta* e *Daphnia ambigua* na estação fria e do ácaro aquático *Krendowskia* sp., na estação quente, pode estar relacionada à intensidade dos fatores bióticos e abióticos atuantes sobre esses organismos. Já a freqüência dos cladóceros *C. richardi* e *D. gessneri,* bem como de copépodos e caoborídeos, durante todo o ano, reflete a reprodução contínua desses organismos, tendo os fatores bióticos e abióticos, maior influência sobre suas abundâncias. Como ressalta Allan (1974), a diversidade no ambiente pode permanecer constante, e somente a abundância mudar, devido à intensidade da predação e das flutuações nos níveis de alimento.

Cladocera

Ceriodaphnia richardi foi a espécie mais abundante dentre os cladóceros. Altas densidades desta espécie em junho e julho, coincidiram com o encontrado em julho de 2001 por Bunioto (2003) e junho e julho de 2006 por Minto (2009). O aparecimento de *C. richardi* no lago parece ter ocorrido em meados dos anos 1990, uma vez que seu primeiro registro ocorreu em 2001.

A maior abundância de *D. gessneri* na estação fria também foi registrada em 1985-86 (Arcifa *et al.,* 1992), em 1988-89 (Arcifa *et al.*, 1998, em 1999 (Fileto, 2001), 2002 (Bunioto, 2003) e 2006 (Minto, 2009). Alguns picos populacionais de curta duração foram registrados na estação quente, nos estudos anteriores.

A maior freqüência e abundância de *Bosmina tubicen,* entre maio e setembro, concordou com o observado em 1985-86 (Arcifa *et al.*, 1992), em 1988-89 (Arcifa *et al.,* 1998) e em 2002 (Bunioto, 2003).

A abundância registrada para *Daphnia ambigua* em maio, julho e setembro foi semelhante ao encontrado em 2001-02 por Bunioto (2003). Pico em maio do presente estudo também ocorreu em 1985-86 (Arcifa *et al.*, 1992), e em 1999 altas densidades foram registradas entre maio a novembro (Fileto, 2001).

As espécies *C. cornuta*, *D. birgei* e *M. micrura*, já foram mais freqüentes e abundantes no lago em 1985-86 (Arcifa *et al.*, 1992) e 1988-89 (Arcifa *et al.*, 1998), comparado ao presente estudo. O pico de *C. cornuta* em maio, também foi encontrado nos estudos acima citados, mas nestes trabalhos, e em 2002 (Bunioto, 2003), a maior abundância foi encontrada no verão. As espécies *Moina minuta* e *Ceriodaphnia reticulata*, encontradas em 1985-86 e 1988-89, não foram mais registradas no lago em estudos posteriores.

São as variáveis abióticas, como temperatura, e bióticas, como quantidade e qualidade de alimento, predação e competição as responsáveis pelas flutuações das populações existentes no lago (Arcifa *et al.,* 1992). A temperatura tanto pode influenciar a dinâmica populacional do zooplâncton de forma direta, afetando o ciclo de vida dos animais no lago, quanto de forma indireta, através da oferta de alimento, em termos de quantidade e qualidade, que são variáveis ao longo do ano, conseqüentes das variações ambientais (Arcifa *et al.,* 1992).

Na estação fria, os menores valores registrados de biomassa e carbono algal indicam baixas concentrações de alimento disponível aos cladóceros neste período. Além disso, os valores de clorofila-*a* nem sempre indicam o total de alimento disponível aos cladóceros, devido à presença de algas não comestíveis (Fileto *et al.*, 2004). As algas do nanoplâncton (< 20 µm) foram comprovadas como as mais adequadas para a alimentação dos cladóceros no lago, comparadas ao microplâncton, maior que 20 µm (Fileto *et al.,* 2004). Este último é o responsável pela maior biomassa fitoplanctônica existente no lago, enquanto o nanoplâncton domina em termos de densidade (Arcifa *et al.,* 1998). Além do tamanho das algas, a presença de espinhos, colônias,

cenóbio, parede celular rígida, filamentos e revestimentos gelatinosos, podem restringir a alimentação dos cladóceros, influenciando seu desempenho reprodutivo (Fileto *et al.,* 2004). Segundo os autores, essas características são encontradas principalmente nas algas microplanctônicas.

O séston do outono-inverno, além da escassez do alimento, apresenta um maior número de algas não comestíveis, como a dinofícea *Peridinium*, (Ferrão-Filho *et al.*, 2003a; 2005). A limitação de energia (carbono) proveniente do alimento é um dos maiores reguladores das populações no lago, principalmente no inverno, sendo a reprodução mais afetada pela quantidade de energia disponível (Ferrão-Filho *et al.*, 2003a, 2005; Fileto *et al.*, 2004), do que pelo conteúdo mineral e bioquímico das algas (Fileto *et al.*, 2007a, b), além do nutricional (Ferrão-Filho *et al.,* 2006).

Apesar da limitação de alimento na estação fria, a maior abundância de cladóceros, no total, ocorreu nesse período, como já registrado por Arcifa *et al.* (1992, 1998) e Bunioto (2003). Em contrapartida, Fileto (2001) encontrou maiores picos na estação quente. Segundo a autora, o lago não apresenta um padrão definido de sazonalidade. Além disso, a maior abundância de cladóceros na estação fria pode ser explicada pela baixa pressão predatória nessa época do ano, o que aumenta a probabilidade de competição entre os cladóceros no lago, dentre eles *C. richardi* e *D. gessneri,* testadas no atual estudo.

As altas densidades de *C. richardi* registradas no lago durante a estação fria, que superaram as de *D. gessneri*, resultaram em semelhanças ao encontrado nos experimentos de competição. A correlação negativa entre as densidades de *C. richardi* e *D. gessneri* na estação fria sugere que pode haver competição por recursos entre essas espécies no lago, uma vez que a quantidade de alimento disponível é menor. A seqüência de picos ao longo do tempo pode ser entendida como uma substituição sucessional de populações causada por limitação de recursos e/ou competição inter-específica (Gliwicz & Pijanowska, 1989).

Em situação de competição no lago, *Daphnia gessneri* poderia ser menos favorecida. Em experimentos feitos em laboratório, a espécie provou que é mais sensível à limitação de alimento do que *C. richardi,* além de ter

suas taxas de crescimento populacional fortemente afetadas por baixas temperaturas (Bunioto & Arcifa, 2007). A reprodução de *D. gessneri* é também a mais afetada pelas condições do séston no inverno em relação a outras espécies (Ferrão-Filho *et al.*, 2003b; Fileto *et al.,* 2007b), além de ser sensível à limitação mineral (Ferrão-Filho *et al.*, 2003 a, b) e à presença de cianobactérias (Fileto *et al.*, 2004). Provando a influência de cianobactérias sobre alguns daphnideos, a espécie *Daphnia carinata*, existente em um lago chinês, foi competitivamente inferior do que outros cladóceros pequenos na presença de altas concentrações das cianobactérias (Chen *et al.*, 2007).

Não existem ainda estudos sobre a influência da temperatura em *C. richardi* no lago, mas devido às altas densidades alcançadas na estação fria, esta espécie parece ser menos afetada por esse fator abiótico. Experimentos comprovaram que tanto o séston do verão quanto do inverno é suficiente para promover o crescimento e reprodução, embora o séston de menor qualidade aumente o tempo para sua maturação (Fileto *et al.*, 2007b). Além de menor necessidade alimentar, *Ceriodaphnia* também é muito resistente à fome e à toxicidade de cianobactérias (Ferrão-Filho *et al.*, 2000; Ferrão-Filho & Azevedo, 2003; Ferrão- Filho *et al.*, 2005).

A baixa concentração de carbono algal no lago em relação aos valores já encontrados de carbono orgânico particulado sugere que outras fontes estejam disponíveis aos cladóceros, além de algas (Ferrão-Filho *et al.*, 2005). Este fato também pode favorecer *C. richardi* pela sua eficiência alimentar, comprovada neste estudo. A especialização na utilização de diferentes recursos pode superar a vantagem que muitas espécies de maior tamanho têm quanto à eficiência na filtração (Burns, 1969b). Mesmo que duas espécies compartilhem os mesmos recursos, é provável que uma espécie seja menos hábil na utilização dos recursos compartilhados (Allan, 1973).

Na estação quente-chuvosa, embora sejam encontradas as melhores condições alimentares que favorecem a reprodução dos cladóceros (Ferrão-Filho *et al.,* 2003a, 2005), queda acentuada nas densidades de cladóceros seria decorrente do aumento nas densidades de predadores invertebrados, as larvas de caoborídeos e ácaros aquáticos. Esse fato concorda com o

modelo proposto por Arcifa *et al.* (1992), no qual a predação neste período, seria o principal fator influenciando as populações de cladóceros.

Larvas de estádio III e IV de *C. brasiliensis* têm itens preferenciais em sua dieta, dentre eles se destacam os microcrustáceos cladóceros *Bosmina tubicen* e jovens de *D. gessneri* (Arcifa, 2000). Em testes de laboratório, a ordem de preferência de itens alimentares consumidos pelas larvas de estádio III foi: Copepoda adulto, *B. tubicen* e jovens de *D. gessneri*; e para larvas de estádio IV foi: *B. tubicen, Daphnia* jovem, e Copepoda adulto (Castilho-Noll & Arcifa, 2007a). Estudos também confirmaram a relação entre o tamanho da boca do caoborídeo com o tamanho da presa (Arcifa, 2000; Castilho-Noll & Arcifa, 2007a).

A predação de *C. richardi* por *C. brasiliensis*, comprovada nesse estudo, pode ser a responsável pela queda da população na estação quente. O aumento desse predador no início da estação quente pode ter causado inicialmente a diminuição da espécie mais abundante (*C. richardi*), o que favoreceu o rápido aumento de *D. gessneri* na primavera, pelas condições de clima e alimento. *D. gessneri* declinou provavelmente quando a predação sobre esta espécie tornou-se mais intensa.

O ácaro aquático *Krendowskia* sp., também têm preferência por *D. gessneri*, sendo capaz de se alimentar de 7 *Daphnia*/ácaro/dia em condições de laboratório (Cassano *et al.*, 2002). Esses organismos tendem a ocupar as camadas mais profundas do lago durante o dia, e sobem para as camadas mais superficiais ao entardecer, só voltando para o fundo ao amanhecer (Perticarrari, 2000). Ácaros aquáticos podem exercer um impacto significativo sobre os microcrustáceos, tanto cladóceros quanto copépodos, através da predação. Contudo, predação de ácaros sobre copépodos não ocorreu nos experimentos em laboratório, e embora a predação sobre as larvas de caoborídeos não tenha sido confirmada, foram observados vários ácaros atacando larvas III e IV (Cassano *et al.*, 2002).

A formação de agregados de *D. gessneri* e a concentração de *B. tubicen* e *D. birgei* próximos à superfície, principalmente durante o dia, parecem ser estratégias para evitar a predação pelos invertebrados (Peticarrari *et al.*, 2003), mas se tornam mais susceptíveis à predação por peixes. Porém, a

pressão predatória do predador filtrador sobre o zooplâncton, o ciclídeo *Tilapia rendalli*, bem como de outros peixes no lago, é considerada baixa (Arcifa & Meschiatti, 1993; 1996).

Alguns trabalhos têm enfatizado a predação de cladóceros por copépodos Cyclopoida (Kerfoot, 1977; Gliwicz & Lampert, 1994; Hwang *et al.,* 2009). Entretanto, no Lago Monte Alegre ainda não foi testada este tipo de predação. Nos experimentos em mesocosmos de Castilho-Noll & Arcifa (2007b) copépodos aparentemente não influenciaram as densidades do cladócero *D. gessneri,* que foi afetada pela presença dos caoborídeos. Fernando (1990) ressalta que o número de espécies de copépodos predadores é baixo nos trópicos.

A pressão predatória por invertebrados no lago, na estação quente, pode diminuir ou anular a ocorrência de competição entre *C. richardi* e *D. gessneri,* bem como entre outras presas. A predação reduz o tamanho das populações de consumidores, e a pressão sobre os recursos acaba não ocorrendo, aumentando a disponibilidade de recursos (Connell, 1983; Chase, 2002). A maior disponibilidade de alimento para os cladóceros, na estação quente, em termos de quantidade e qualidade, pode diminuir a sobreposição das dietas dos cladóceros e contribuir para coexistência das populações no lago.

Diferenças espaciais, causadas por migração ou pela posição que uma determinada espécie ocupa na coluna d'água também facilitam a coexistência (Geller, 1985; Scheffer *et al.*, 2003). *D. gessneri* realiza migração noturna no Lago Monte Alegre, mas esse comportamento também é adotado pelos caoborídeos, o que descarta a hipótese de fuga da predação (Peticarrari *et al.,* 2003). Talvez esse comportamento talvez evite competição mais acirrada. Em espécies habitantes do lago temperado Hummingbird, a redução da sobreposição das dietas de *Holopedium gibberum* e *Daphnia parvula* ocorreu pelas diferenças de habitats dessas espécies, o que permitia o compartilhamento de recursos (Allan, 1973). Migração também foi observada em *Daphnia hyalina*, para evitar competição com *C. reticulata* (Feniova *et al.*, 2011).

Predação e competição podem promover a coexistência ou a exclusão, sendo o efeito de cada interação diferente entre as espécies (Chesson, 2008). Visto que *C. richardi* e *D. gessneri* são freqüentes no lago durante todo o ano, exclusão competitiva parece não ocorrer para essas espécies, como ocorreu em laboratório. Em situação semelhante, Sprules (1972) constatou que *Daphnia pulex* era dominante na competição, excluindo *D. rosea* quando confinada no mesmo recipiente, em laboratório, mas no ambiente natural elas coexistiam.

Considerando os vários fatores que influenciam as flutuações das comunidades zooplanctônicas, este estudo mostra que a intensidade da competição também varia ao longo do tempo. A intensidade desta interação é influenciada por fatores primários como alimento, que aumentaria o efeito da competição na estação fria; e a predação, que pode diminuir esse efeito na estação quente. Este resultado concorda com a afirmação de Chesson (2008) de que a predação pode ajudar a manter a diversidade dentro de um nível trófico, sendo a competição uma interação primária, com a predação modificando o efeito da competição.

Tamanho da ninhada dos cladóceros

O número de ovos produzidos pelas fêmeas está diretamente relacionado à disponibilidade do alimento, bem como ao tamanho da fêmea (Melão, 1999). Tendo em vista que o alimento e a temperatura, na estação quente, favorecem o crescimento e reprodução dos cladóceros, estes fatores podem ter contribuído para a maior produção de ovos neste período. O registro de maior número de ovos/fêmea na estação quente no lago já fora observado anteriormente (Arcifa *et al.*, 1992, 1998; Fileto, 2001).

Embora *C. richardi* apresente um tamanho menor em relação a *D. gessneri*, a espécie produziu uma ninhada maior (8 ovos/fêmea) durante a primavera-início do verão, com o aumento das concentrações de carbono algal.

O maior número de ovos/fêmea produzidos por *D. gessneri* (6 ovos/fêmea) foi superior ao encontrado em 1985-86 (Arcifa *et al.*, 1992) e

1998-99 (Fileto, 2001). A autora constatou que o aumento do tamanho do corpo deste cladócero em 1998-99 pode ter justificado o aumento da ninhada comparado ao período anterior (1988-89), mas no presente estudo o tamanho do corpo não foi medido.

Embora não tenha sido analisado no presente estudo, não se pode descartar a hipótese de produção de efípios, durante a estação fria, devido à menor concentração de alimento, que pode ter sido a responsável pelo pico de *D. gessneri* e *C. richardi* em setembro e outubro, respectivamente, favorecendo o aumento dos predadores. Em concordância, Fileto (2001) constatou maior produção de efípios de *D. gessneri* e *D. ambigua* na estação fria.

O maior número de ovos/fêmea, que foi produzido por *B. tubicen,* não havia sido registrado anteriormente. A produção não foi avaliada a partir de novembro, porque a população desapareceu das amostras, com o aumento dos caoborídeos.

O período de produção de ovos de *D. ambígua*, entre a estação fria e parte da estação quente, foi semelhante ao encontrado por Fileto (2001), embora no presente estudo o número máximo de 5 ovos/fêmea tenha sido um pouco maior do que o registrado pela autora (4 ovos/fêmea).

C. cornuta foi a espécie que produziu a menor ninhada, fato também observado por Melão (1999), quando a fecundidade desta espécie não ultrapassou 2 ovos/ninhada.

Mesmo que haja produção elevada de ovos na estação quente a predação por invertebrados causa o aumento da mortalidade e as populações de presas não aumentam.

Copepoda

Dentre os microcrustáceos, Copepoda se constituiu o grupo mais abundante, comparado a Cladocera, em virtude, principalmente, das elevadas densidades náuplios e copepoditos. A abundância das formas jovens de copépodos reflete o modo contínuo de reprodução (Arcifa *et al.*, 1992).

Como a temperatura é determinante no número de gerações produzidas em um determinado tempo (Melão, 1999), ela pode ter contribuído para as baixas densidades de copépodos na estação fria.

Devido ao fato de copépodos ciclopóides serem organismos de vida livre e raptoriais, e por apresentar maior amplitude em sua dieta alimentar, desde algas até protozoários e rotíferos (Hutchinson, 1961), eles podem ser menos afetados pelas variações ocorrentes no fitoplâncton do que os cladóceros. Todavia, uma vez que náuplios são essencialmente herbívoros, eles são os mais afetados pela disponibilidade de alimento, o que justifica suas baixas densidades na estação fria. Copepoditos também são afetados pela escassez alimentar, uma vez que o estoque de energia produzido nessa fase é o principal responsável pela produção da primeira ninhada (Melão, 1999). Segundo a autora, os copépodos adultos são menos dependentes das condições alimentares para reprodução.

Copépodos também são menos afetados pela predação, embora já fora encontrado no papo de caoborídeos (Castilho-Noll & Arcifa, 2007a). Em experimento com mesocosmos, nem *Tropocyclops prasinus* nem *Thermocyclops decipiens* foram influenciados pela presença *C. brasiliensis* (Castilho-Noll & Arcifa, 2007b). As autoras atribuíram a vantagem dos copépodos à sua alta fecundidade, curto tempo de desenvolvimento do ovo e menor pressão sobre fêmeas ovígeras, que podem compensar a perda de organismos pela predação.

O movimento de migração reversa dos copépodos na coluna d'água do Lago Monte Alegre tem como valor adaptativo a fuga da predação pelos caoborídeos (Peticarrari *et al.*, 2004). Já fora constatado que migração reversa de *T. prasinus* e *T. decipiens* ocorreu na presença de "kairomones" de larvas de caoborídeos (Minto *et al.*, 2010). Contudo, copépodos não tendem a migrar para o fundo na estação quente, quando o oxigênio é escasso no fundo (Peticarrari *et al.*, 2004), tornando-se mais susceptível à predação. Por isso, o declínio nas densidades de copépodos no fim de janeiro, quando as densidades de cladóceros já estavam baixas, não descarta a possibilidade de que copépodos sejam mais predados pelos caoborídeos neste período.

Predadores invertebrados

Larvas de caoborídeos e os ácaros aquáticos se constituem os principais predadores invertebrados no Lago Monte Alegre.

A menor abundância das larvas de *Chaoborus brasiliensis* na estação fria-seca é comum no lago, fato já observado por Arcifa *et al.* (1992, 1998), Fileto (2001) e Cleto-Filho & Arcifa (2006). A tendência ao aumento na abundância de Chaoboridae com o aumento da temperatura parece estar relacionada à biologia do inseto. Esses organismos possuem um ciclo de vida de aproximadamente 40 dias (Cassano, 2000) e sua reprodução no lago também é contínua. Esse padrão de reprodução contínua de *Chaoborus* em corpos d'água tropicais também foi encontrado na lagoa do Nado (Bezerra-Neto & Pinto-Coelho, 2002).

Com relação aos ácaros aquáticos, que pertencem ao gênero *Krendowskia*, as maiores densidades na estação quente também foram observadas por Fileto (2001), Cassano *et al.* (2002) e Bunioto (2003). O pico registrado em maio do presente estudo (estação fria) foi semelhante ao registrado por Bunioto (2003), em maio de 2002. Não houve registros desses organismos em 1985-86 (Arcifa *et al.,* 1992) e 1988-89 (Arcifa *et al.,* 1998) no lago.

Os resultados encontrados no presente estudo, e as hipóteses já testadas anteriormente no lago, dão suporte à hipótese de que a pressão predatória dos predadores invertebrados sobre o plâncton no Lago Monte Alegre é mediada pelas flutuações sazonais e pelo comportamento de migração vertical das presas.

6. CONCLUSÕES

Os experimentos de competição inter-específica mostraram que *Ceriodaphnia richardi* tem alta capacidade de crescimento populacional, sendo competitivamente superiora a *Daphnia gessneri*, em condições de limitação de alimento.

C. richardi também é muito eficiente na utilização de outros recursos alimentares, além de algas, e pode se reproduzir até mesmo sob condições de escassez de fontes algais.

O díptero *Chaoborus brasiliensis* pode predar *C. richardi* na ausência de itens preferenciais de sua dieta e afetar as densidades desse cladócero, principalmente na estação quente.

O Lago Monte Alegre apresentou estratificação térmica instável, sendo mais estável no verão, enquanto a circulação da coluna d'água ocorreu nos meses mais frios do ano.

A comparação dos vários estudos sobre a variação temporal no lago mostrou que são variáveis bióticas e abióticas as responsáveis pelas flutuações dos organismos no lago.

Na estação fria-seca, o alimento e a temperatura são os principais fatores que afetam o crescimento e a reprodução dos cladóceros. A menor quantidade de alimento disponível nessa época aumenta a probabilidade de ocorrência de competição.

Na estação quente-chuvosa, a maior oferta alimentar parece favorecer os cladóceros, os quais produzem maior número de ovos. Porém, as maiores densidades de predadores invertebrados nesse período seria o principal fator influenciador, levando a baixas

densidades desses organismos. A intensidade da predação pode diminuir o efeito da competição.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adamczuk, M. 2009. Predation follows competition in depth selection behaviour of Cladocera in a deep lake (E Poland). *Biol. Lett.,* 46 (1): 29-36.

Allan, J. D. 1973. Competition and the relative abundance of two cladocerans. *Ecology,* 54: 484-498.

Allan, J. D. 1974. Balancing predation and competition in cladoceran. *Ecology,* 55: 622-629.

Arcifa, M. S. 1997. Fluctuations and vertical migration of *Chaoborus* in a tropical Brazilian reservoir: Lake Monte Alegre. *Acta Limnol. Brasil.,* 9: 93-103.

Arcifa, M. S. 2000. Feeding habits of Chaoboridae larvae in a tropical Brazilian reservoir. *Braz. J. Biol.,* 60: 591-597.

Arcifa, M. S., Meschiatti, A. J. & Gomes. E. A. T. 1990. Thermal regime and stability of a tropical shallow reservoir: Lake Monte Alegre, Brazil. *Rev. Hydrobiol. Trop.,* 23: 271-281.

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: 479-495.

Arcifa, M. S. & Meschiatti, A. J. 1993. Distribution and feeding ecology of fishes in a Brazilian reservoir: Lake Monte Alegre. *Interciência,* 18 (6): 302-313.

Arcifa, M. S. & Meschiatti, A. J. 1996. *Tilapia rendalli* in the Lake Monte Alegre, a case of planktivory. *Acta Limnol. Brasil.,* 8: 221-229.

Arcifa, M. S., Silva, L. H. S. & Silva, M. H. L. 1998. The planktonic community in a tropical Brazilian reservoir: composition, fluctuations and interactions. *Rev. Brasil. Biol.,* 58: 241-254.

Benndorf, J. & Horn, W. 1985. Theoretical considerations on the relative importance of food limitation and predation in structuring zooplankton communities. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.,* 21: 383-396.

Bengtsson, J. 1987. Smaller zooplankton species are not superior in exploitative competition: A comment on Persson. – *Am. Nat.* 129: 928–931.

Bezerra Neto, J. F. & Pinto-Coelho, R. M. 2002. Population dynamics and secondary production of *Chaoborus brasiliensis* (Diptera - Chaoboridae) in a small tropical reservoir: Lagoa do Nado, Belo Horizonte (MG). *Acta Limnol. Brasil.,* 3: 145-161.

Brendelberger, H. 1985. Filter mesh-size and retention efficiency for small particles: comparative studies with Cladocera. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.,* 21:135-146.

Brooks, J. L & Dodson, S. I. 1965. Predation, body size and composition of plankton. *Science,* 150: 28-35.

Bunioto, T. C. 2003. Variação temporal e distribuição horizontal do zooplâncton no Lago Monte Alegre e a influência do alimento e da temperatura sobre cladóceros. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Dissertação de Mestrado, 96p.

Bunioto, T. C. & Arcifa, M. S. 2007. Effects of food limitation and temperature on cladocerans from a tropical Brazilian lake. *Aquat. Ecol.* 41 (4): 569-578.

Burns, C. W. 1969. Particle size and sedimentation in the feeding behavior of two species of *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.,* 25: 492-502.

Cassano, C. R. 2000. Predadores invertebrados no Lago Monte Alegre: ciclo de vida de Chaoboridae e predacao do zooplancton por Hydracarina. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Monografia de Bacharelado: 30p.

Cassano, C. R., Castilho-Noll, M. S. M. & Arcifa, M. S. 2002. Water mite predation on zooplankton of a tropical lake. *Braz. J. Biol.,* 62 (4A): 565-571.

Castilho-Noll, M. S. M. & Arcifa, M. S. 2007a. *Chaoborus* diet in a tropical lake and predation of microcrustaceans in laboratory experiments. *Acta Limnol. Bras.*, 19(2): 163-174.

Castilho-Noll, M. S. M. & Arcifa, M. S. 2007b. Mesocosm experiment on the impact of invertebrate predation on zooplankton of a tropical lake. *Aquat. Ecol.*, 41 (4): 587-598.

Cetesb (Companhia de Tecnologia de Saneamento Ambiental). 1978. Determinação do zooplâncton marinho: métodos qualitativos e quantitativos**.** *Normatização técnica L5-301.* São Paulo, Cetesb. 12p.

Chase, J. M., Abrams, P. A., Grover, J. P., Diehl, S., Chesson, P., Holt, R. D., Richards, S. A., Nisbet, R. M. & Case, T. J. 2002. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecol. Lett.*, 5: 302-315.

Chen, F., Xie, P. & Qin, B. 2007. Different competitive outcomes among four species of cladocerans under different alga combinations of colonial *Microcystis spp*. and green alga *Scenedesmus obliquus*. *Hydrobiologia*, 581:209–215.

Chesson, P. & Kuang, J. J. 2008. The interaction between predation and competition. *Nature*, 456: 235-238.

Cleto-Filho, S. E. N. & Arcifa, M. S. 2006. Horizontal distribution and temporal variation of the zoobenthos of a tropical Brazilian lake. *Acta Limnol. Brasil.,* 18 (4): 407-421.

Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: Evidence from field experiments. *Am. Nat.*, 122 (5): 661-692.

Crispim, M. C. & Boavida, M. J. 2002. Competição entre *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia hyalina* e *Daphnia parvula*. *Rev. Nordestina Biol.*, 16: 71-89.

Dantas, E. W., V. L. Almeida, J. E. L. Barbosa, M. C. Bittencourt-Oliveira & A. N. Mouras. 2009. Efeito das variáveis abióticas e do fitoplâncton sobre a comunidade zooplanctônica em um reservatório do Nordeste brasileiro. Iheringia, Sér. Zool. 99 (2): 132-141.

DeMott, W. R. & Kerfoot, W. C. 1982. Competition among cladocerans: nature of the interations between *Bosmina* and *Daphnia*. *Ecology,* 63: 1949-1966.

DeMott, W. R. 1985. Relation between filter mesh-size, feeding mode, and capture efficiency for cladocerans feeding on ultrafine particles. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.,* 21: 125-135.

DeMott, W. R. 1989. The role of competition in zooplankton succession. In: Sommer U. (Ed.). Plankton Ecology. Succession in plankton communities, Springer-Verlag, Berlin: 195-252.

Dodson, S. I. & Frey, D. G. 2001. Cladoceran and other Branchiopoda. In: Thorp JH, Covich AP (eds) Ecology and classification of North American freshwater invertebrates, 2nd edn. Academic Press, San Diego, 849-913.

Dummont, H. J., Sarma, S. S. S. & Jawahar-Ali, A. 1995. Laboratory studies on the population dynamics of *Anuraeopsis fissa* (Rotifera) in relation to food density**.** *Freshwat. Biol.,* 33: 39-46.

Elmor - Loureiro, L. M. A. 1997. Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil. Brasília: Editora Universa. 155p.

Feniova, I. Y., Budaev, S. V & Dgebuadze, Y. Y. 2006. Simulation of cladoceran survival strategy under conditions of food depletion. *Ekologiya,* 1: 32–38.

Feniova, I. Y., Razlutsky, V. I. & Palash A. L. 2011. *Temperature effects* of *interspecies competition between cladoceran species* in *experimental conditions. Inland Water Biol.***,** 4: 65–71.

Feresin, E. G., Arcifa, M. S., Silva, L. H. S. & Esguícero, A. L. H. 2010. Primary productivity of the phytoplankton in a tropical Brazilian shallow lake: experiments in the lake and in mesocosms. *Acta Limnol. Brasil.,* 22: 384-396.

Fernández-Araiza, M. A., Sarma, S. S. S. & Nandini, S. 2005. Combined effects of food concentration and temperature on competition among four species of *Brachionus* (Rotifera). *Hydrobiologia,* 546: 519-534.

Fernando, C. H., Tudorancea, C. & Mengestou, S. 1990: Invertebrate zooplankton predator composition and diversity in tropical lentic waters. – *Hydrobiologia,* 198: 13–31.

Ferrão-Filho, A. S., Azevedo, S. M. F. O. & DeMott, W. R. 2000. Effects of toxic and non-toxic cyanobacteria on the life history of tropical and temperate cladocerans. *Freshwat. Biol.*, 43: 1–19.

Ferrão-Filho, A. S., Arcifa, M. S. & Fileto, C. 2003a. Resource limitation and food quality for cladocerans in a tropical Brazilian lake. *Hydrobiologia,* 491: 201-210.

Ferrão-Filho, A. S., Fileto, C., Lopes, N. P. & Arcifa, M. S. 2003b. Effects of essential fatty acids and N and P-limited algae on the growth rate of tropical cladocerans. *Freshwat. Biol.,* 48 (5): 759-767.

Ferrão-Filho, A. S. & Azevedo, S. M. F. O. 2003. Effects of unicellular and colonial forms of toxic *Microcystis aeruginosa* from laboratory cultures and natural populations on tropical cladocerans. *Aquat. Ecol.,* 37: 23–35.

Ferrão-Filho, A. S., Arcifa, M. S. & Fileto, C. 2005. Influence of seasonal variation of seston on growth of tropical cladocerans**.** *Braz. J. Biol.*, 65 (1): 77-89.

Ferrão-Filho, A. S. & Arcifa, M. S. 2006. Growth responses of tropical cladocerans to seston from Lake Monte Alegre (Brazil) supplemented with phosphorus, fatty acids, a green algae and a cyanobacterium. *Hydrobiologia,* 563: 155-165.

Fileto, C. 2001. O zooplâncton do Lago Monte Alegre: variação temporal e a influência das frações do fitoplâncton sobre o crescimento e reprodução

de cladóceros. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Dissertação de mestrado, 100 p.

Fileto, C., Arcifa, M. S., Ferrão-Filho, A. S. & Silva, L. H. S. 2004. Influence of phytoplankton fractions on growth and reproduction of tropical cladocerans. *Aquat. Ecol.*, 38: 503-514.

Fileto, C., Arcifa, M. S. & Silva, L. H. S. 2007a. Testing mineral food quality for tropical cladocerans from a shallow Brazilian lake. *Acta Limnol. Bras.*, 19 (3): 257-271.

Fileto, C., Arcifa, M. S., Marchetti, A. J. M., Turati, I. C. & Lopes, N. P. 2007b. Influence of biochemical, mineral and morphological features of natural food on tropical cladocerans. *Aquat. Ecol.*, 41 (4): 557-568.

Geller, W. & Müller, H. 1981. The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh size and their implications on food selectivity. *Oecologia,* 49: 316-321.

Geller, W. 1985. Production, food utilization and losses of two coexisting, ecologically different *Daphnia* species. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.,* 21: 67-79.

Geller, W. & Müller, H. 1985. Seasonal variability in the relationship between body length individual dry weight as related to food abundance and clutche size in two coexisting *Daphnia* species. *J. Plankton Res.*, 7: 1-18.

Gliwicz, Z. M. 1969. Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy. *Ekol. Pol. SerA.*,12: 663- 708.

Gliwicz, Z. M. & Pijanowska, J. 1989. The role of predation in zooplankton succession. In Sommer U. (Ed.). Plankton Ecology. Succession in plankton communities, Springer-Verlag, Berlin: 253-296.

Gliwicz, Z. M. 1990. Food thresholds and body size in cladocerans. *Nature,* 343: 638–640.

Gliwicz, Z. M. & Lampert, W. 1994. Clutch-size variability in *Daphnia*: body size related effects of egg predation by cyclopoid copepods - *Limnol. Oceanogr.,* 39: 479-485.

Goulden, C. E., Hornig, L. L. P. & Wilson, C. 1978. Why do large zooplankton species dominate? *Verh. Internat. Verein. Limnol.,* 20: 2457-2460.

Hall, D. J., Threlkeld, S. T., Burns, C. W & Crowley, P. H. 1976. The size-efficiency hypothesis and size structure of zooplankton communities - *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 177-208.

Haney, J. F & Hall. D. J. 1973. Sugar-coated *Daphnia:* A preservation technique for Cladocera. *Limnol. Oceanogr.,* 18: 331 - 333.

Hardy, E.R. 1992. Changes in species composition of Cladocera and food availability in a foodplain lake, lago Jacaretinga, Central Amazon. *Amazoniana,* 12: 155-168.

Hardy, E. R. & Duncan, A. 1994. Food concentration and temperature effects on life cycle characteristics of tropical cladocera (*Daphnia gessneri* Herbst, *Diaphanosoma sarsi* Richard, *Moina reticulata* (Daday)): 1. Development time**.** *Acta Amazonica*, 24: 119–134.

Hart, R. C. 1985. Seasonality of aquatic invertebrates in low latitute and Southern Hemisphere inland waters. *Hydrobiologia*, 125: 151-178.

Hölldobler, B. & Wilson, E. O. 1990. The Ants. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusets. 733p.

Hurtado-Bocanegra, M. D., Nandini, S. & Sarma, S. S. S. 2002. Combined effects of food level and inoculation density on competition between *Brachionus patulus* (Rotifera) and the cladocerans *Ceriodaphnia dubia* and *Moina macrocopa*. *Hydrobiologia,* 468: 13–22.

Hutchinson, G. E. 1961. The paradox of the plankton. *Amer. Nat.*, 95: 137-146.

Hwang, J. S., Kumar, R. & Kuo, C. S. 2009. Impact of predation by copepod, *Mesocyclops pehpeiensis* on life table demography and population dynamics of four cladoceran species: a comparative laboratory study. *Zool. Stud.*, 48 (6): 738-752.

Jeffrey, S. W. & Humphrey, G. F. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c, and c_2 in algae, phytoplankton and higher plants. *Biochem. Physiol. Pflanz.,* 167: 191-194.

Kerfoot, W. C. 1977. Competition in cladoceran communities: The cost of evolving defenses against copepod predation. *Ecology*, 58: 303 -313.

Kerfoot, W. C., DeMott, W. R. & De Angelis, D. L. 1985. Interactions among cladocerans: Food limitation and exploitative competition. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.,* 21: 431-452.

Krebs, C. J. 1985. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. 3 rd. ed. Harper International Edition, 782 p.

Kreutzer, C., Lampert, W. 1999. Exploitative competition in differently sized *Daphnia* species: a mechanistic explanation. *Ecology.* 80: 2348-2357.

Lampert, W. 1977. Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* De Geer as related to environmental conditions. IV. Determination of the "threshold" concentration as a factor controlling the abundance of zooplankton species. *Archiv für Hydrobiologie, Supplement.* 48: 361-368.

Lampert, W. & Sommer, U. 2007. Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams. 2rd ed. Oxford: Oxford University Press. 324 pp.

Le Cren, E. D. & Lowe-McConnell, R. H. 1980. The functioning of freshwater ecosystems. Cambridge: Cambridge University Press, 588p.

Lewis Jr., W. M. 1983. A revised classification of lakes based on mixing. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.,* 40: 1779-1787.

Lynch, M. 1978. Complex interactions between natural co-exploiters *Daphnia* and *Ceriodaphnia. Ecology,* 59: 552–564.

Lynch, M. 1979. Predation, competition and zooplankton community structure: An experimental study. *Limnol. Oceanogr.,* 24: 253-272.

Lynch, M. 1980. The evolution of cladoceran life histories. *Q. Rev. Biol.,* 55: 22-42.

Maier, G. 1994. Patterns of life history among cyclopoid copepods of central Europe. *Freshwat. Biol.,* 31: 77-86.

Matveev, V. & Gabriel, W. 1994. Competitive exclusion in Cladocera through elevated mortality of adults. *J. Plankton Res.,* 16: 1083-1094.

Melão, M. G. G. 1999. Desenvolvimento e aspectos reprodutivos de cladóceros e copépodos de águas continentais brasileiras. In: Pompêo, M. L. M. (Ed.). Perspectivas da limnologia no Brasil. São Luiz-MA, p. 45-57.

Meschiatti, A. J., Gomes, E. A. T., Lang, L. V., Rodrigues, R. A. & Hamasaki, R. M., 1986, *Estudos limnológicos no lago da Fazenda Monte Alegre, Ribeirão Preto, SP.* Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Monografia de Bacharelado: 133p.

McCauley E. 1984. The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. In: Downing J. A. & Rigler F. H. (Eds.). A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters. Blackwell Scientific Publications, London: 228-265.

Minto, W. J. 2009. Biomassa, densidade e produção secundária de microcrustáceos planctônicos no Lago Monte Alegre. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Tese de Doutorado: 67p.

Minto, W. J., Arcifa, M. S. & Perticarrari, A. 2010. Experiments on the influence of *Chaoborus brasiliensis* on the diel vertical migration of microcrustaceans from Lake Monte Alegre. *Brazil. J. Biol.,* 70 (1): 25-35.

Mumm, H. 1997. Effects of competitors and *Chaoborus* predation of the cladocerans of a eutrophic lake: an enclosure study. *Hydrobiologia,* 360: 253-264.

Nandini, S., Muro-Cruza, G. & Sarma, S. S. S. 2002. Competition between litoral cladocerans *Macrothrix triserialis* and *Alona rectangular* (cladocera) in relation to algal food level and inoculation density**.** *Acta Hydroch. Hydrob.,* 30 (1): 16-23.

Nandini, S. & Sarma, S. S. S. 2002. Competition between *Moina macrocopa* and *Ceriodaphnia dubia*: a life table demography study. *Internat. Rev. Hydrobiol.,* 87 (1): 85-95.

Nandini, S., Enríquez-Gárcia, E. C. & Sarma, S. S. S. 2007. A laboratory study on the demography and competition of three species of littoral cladocerans from Lake Huetzalin, Xochimilco, Mexico. *Aquat. Ecol.,* 41: 547–556.

Neill, W. E. 1975. Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization. *Ecology,* 56: 809-826

Perticarrari, A. 2000. Migração vertical de microcrustáceos, Chaoboridae e Hydracarina no Lago Monte Alegre. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Dissertação de Mestrado: 94p.

Perticarrari, A., Arcifa, M. S. & Rodrigues, R. A. 2003. Diel vertical migration of cladocerans in a tropical lake. *Nauplius,* 11:15-25.

Perticarrari, A., Arcifa, M. S. & Rodrigues, R. A. 2004. Diel vertical migration of copepods in a Brazilian lake: a mechanism for decreasing risk of *Chaoborus* predation? *Braz. J. Biol.,* 64 (2): 289-298.

Porter, K. G., Feig, Y. S. & Vetter, E. F. 1983. Morphology, flow regimes and filtering rate of *Daphnia, Ceriodaphnia* and *Bosmina* fed natural bacteria. *Oecologia,* 58: 156-163.

Rangel, L. M., Silva, L. H. S., Arcifa, M. S. & Perticarrari, A. 2009. Driving forces of the diel distribution of phytoplankton functional groups in a shallow tropical lake (Lake Monte Alegre, Southeast Brazil). *Braz. J. Biol.,* 69 (1): 75-85.

Reid, J. W. 1985. Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sul-americanas de vida livre da Ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Bolm. Zool. Univ.,* São Paulo, 9: 17:143.

Reynolds, C. S. 1984. The Ecology of Freshwater Phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge: 384p.

Rocha, O. & Matsumura-Tundisi, T. 1990. Growth rate, longevity and reproductive performance of *Daphnia laevis* Birge, *D. gessneri* Herbst and *D. ambigua* Scourfield in laboratory cultures. *Braz. J. Biol.*, 50: 915 – 921.

Romanovsky, Y. E. 1984. Individual growth rate as a measure of competitive advantages of cladoceran crustaceans. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 69: 613-632.

Romanovsky, Y. E. 1985. Food limitation and life history strategies in cladoceran crustaceans. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.,* 21: 363-372.

Romanovsky, Y. E. & Feniova, I. Y. 1985. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply. *Oikos,* 44: 243–252.

Sarma, S. S. S., Fernandez-Araiza, M. A., & Nandini, S. 1999: Competition between *Brachionus calyciflorus* (Pallas) and *Brachionus patulus* (Muller) (Rotifera) in relation to algal food concentration and initial population density. *Aquat. Ecol.,* 33: 339–345.

Silva, L. H. S. 1995. Variabilidade temporal na estrutura da comunidade fitoplanctônica de um reservatório eutrófico - Lago Monte Alegre, Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil. Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Dissertação de Mestrado: 141p.

Silva, L. H. S. 2004. Fitoplâncton de um pequeno reservatório eutrófico (Lago Monte Alegre, Ribeirão Preto, SP): dinâmica temporal e respostas à ação

do zooplâncton e peixes. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Tese de Doutorado: 219p.

Scheffer, M., Rinaldi, S., Huisman, J. & Weissing, F. J. 2003. Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. *Hydrobiologia*, 491:9–1.

Smily, W. J. P. 1979. *Food and feeding of aquatic larvae of the midge Chaoborus flavicans* (*Diptera*: *Chaoboridae*) in the *laboratory. Hydrobiologia,* 70: 179-188

Smith, D. W. & Cooper, S. D. 1982. Competition among Cladocera. *Ecology,* 63: 1004–1015.

Stearns, S. C., 1976. Life history tactics: a review of ideas. *Q. Rev. Biol.*, 51: 3–47.

Stemberger, R. S., 1981. A general approach to the culture of planktonic rotifers. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.,* 38: 721 – 724.

Tessier, A. J., Henry, L. L., Goulden, C. E. & Duran, M. W. 1983. Starvation in *Daphnia*: energy reserves and reproductive allocation. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 667-676.

Tilman, D. 1982. Resource Competition and Community Structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Wilson, E. O. 2000. Sociobiology. The new synthesis. 25th anniversary edition. Cambridge Massachusetts: Belknap Press of Harvard University Press. 685 pages.