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

O papel da competição e da predação na estruturação das populações de cladóceros no Lago
Monte Alegre, Ribeirão Preto-SP, Brasil

Tânia Cristina dos Santos Ferreira

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade
de São Paulo, como parte das exigências para a
obtenção do título de Doutor em Ciências. Área:
BIOLOGIA COMPARADA

RIBEIRÃO PRETO - SP

ANO 2018

TÂNIA CRISTINA DOS SANTOS FERREIRA

O papel da competição e da predação na estruturação das populações de cladóceros no Lago
Monte Alegre, Ribeirão Preto-SP, Brasil.

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade
de São Paulo, como parte das exigências para a
obtenção do título de Doutor em Ciências. Área:
BIOLOGIA COMPARADA

Orientadora:

Prof^a. Dra. Marlene Sofia Arcifa Froehlich

RIBEIRÃO PRETO - SP

ANO 2018

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

O papel da competição e da predação na estruturação das populações de cladóceros no Lago Monte Alegre, Ribeirão Preto-SP, Brasil, 2018.

153 p.: 23 il.

Tese de Doutorado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP. Área de concentração: Biologia Comparada.

Orientador: Arcifa, Marlene Sofia.

1. Competição 2. Predação 3. Tabela de vida 4. Cladóceros 5.
Chaoborus

Nome: FERREIRA, Tânia Cristina dos Santos

Título: O papel da competição e da predação na estruturação das populações de cladóceros no Lago Monte Alegre, Ribeirão Preto-SP, Brasil.

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade
de São Paulo, como parte das exigências para a
obtenção do título de Doutor em Ciências. Área:
BIOLOGIA COMPARADA

Aprovada em: _____

Prof(a). Dr(a)

Prof(a). Dr(a)

Prof(a). Dr(a)

Prof(a). Dr(a)

Prof(a). Dra. Marlene Sofia Arcifa Froehlich

Orientadora

Dedico este trabalho à minha família, especialmente ao meu marido, Carlos Henrique Campi e ao meu filho, Felipe Ferreira Campi. Sem o apoio de vocês, nada seria possível.

AGRADECIMENTOS

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

À **Capes** pela bolsa concedida (**Processo -136207/2011-1**);

À **Profa. Dra. Lúcia** Helena Sampaio da Silva pelas análises do fitoplâncton;

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. Carlos Garófalo**, pela análise do relatório e sugestões dadas;

À secretária **Vera Cassia Cicilini de Lucca** pela gentileza e disponibilidade;

Aos amigos **Andrés Ricardo Domingos** e **Fábio Teruo Mise**, pela amizade, pelo auxílio nas coletas do material para este trabalho e pela ajuda com as análises estatísticas;

Ao técnico **Laércio Massocato** pela reforma do barco;

Ao amigo **Bruno Barretto de Souza**, pela ajuda com as coletas e montagem dos experimentos, e pelos longos períodos dedicados à execução deste trabalho (incluindo os fins de semana e feriados prolongados no campo e no laboratório);

À querida amiga **Clycie Machado**, pela grande amizade e pelos momentos felizes.

Ao meu esposo, companheiro e amigo, **Carlos Henrique**, pela paciência e compreensão durante toda a etapa de execução deste trabalho;

Ao meu filho, **Felipe Ferreira Campi**, que apesar de tão pequeno, manteve-se tranquilo e comportado durante inúmeras horas do dia e da noite em que estive ausente, redigindo este trabalho.

Aos meus pais, meus sogros e todos os familiares e amigos por todo incentivo aos estudos e por compreenderem a minha ausência durante todos esses anos;

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

É no conhecimento que existe a chance de libertação. Uma pessoa que decide não conhecer, aceita sua condição de escravo, aceita sua condição de submissão; conhecer é a condição para eu me libertar de mim mesmo e das amarras sociais (Leandro Karnal).

RESUMO

FERREIRA, T.C.S. **O papel da competição e da predação na estruturação das populações de cladóceros no Lago Monte Alegre, Ribeirão Preto-SP, Brasil.** 2018. 153f. Tese (Doutorado). Faculdade de Filosofia, Ciência e Letras de Ribeirão Preto – Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2018.

Este trabalho está dividido em dois capítulos. O primeiro capítulo aborda a ocorrência de competição entre diferentes combinações de espécies (*Ceriodaphnia richardi*, *Diaphanosoma birgei* e *Daphnia gessneri*) coexistentes no Lago Monte Alegre - LMA (Ribeirão Preto – SP), e a influência desta interação sobre a história de vida desses organismos. Quatro experimentos de competição foram realizados. No experimento 1, competição entre *C. richardi* e *D. gessneri* foi testada utilizando séston da zona limnética como alimento; no experimento 2, séston da zona litorânea foi utilizado para alimentar *C. richardi* e *D. birgei*; no experimento 3, a clorofíceia *Desmodesmus spinosus*, em concentração de 0,25 mg C. L⁻¹, foi utilizada como alimento para avaliar competição entre *D. birgei* e *D. gessneri*; e no experimento 4 a ocorrência de competição foi avaliada entre *C. richardi*, *D. gessneri* e *D. birgei*, em diferentes combinações, utilizando 0,15 mg C. L⁻¹ da mesma alga. Os resultados do Experimento 1 mostraram que não houve competição quando as espécies compartilharam o séston limnético. Contudo, melhor desempenho reprodutivo foi observado na espécie de menor tamanho, *C. richardi*. Da mesma forma, séston litorâneo não levou à competição entre os cladóceros no experimento 2. Ao contrário, as espécies parecem ter se beneficiado da presença uma da outra, quando foi observado aumento de alguns valores nos parâmetros da tabela de vida, principalmente com relação a *C. richardi*. No experimento 3, *D. gessneri* não teve suas taxas reprodutivas afetadas pela presença de *D. birgei*, apenas a sobrevivência, enquanto a segunda espécie teve a maior parte de suas taxas reprodutivas afetadas por *Daphnia*, mas não a sobrevivência. No entanto, *D. birgei* pareceu ser mais eficiente em todos os parâmetros, de sobrevivência e reprodução. No Experimento 4, a quantidade de alimento afetou a reprodução de *C. richardi* e *D. gessneri* e elas não reproduziram, apenas *D. birgei*, apesar de ter suas taxas reprodutivas afetadas por ambas. Os resultados dos experimentos de competição indicam que o séston do LMA é capaz de promover a coexistência das espécies e que competição poderia ocorrer se o alimento alcançasse concentrações relativamente baixas como já

registrado em alguns períodos do ano. No entanto, as baixas densidades das espécies no lago, especialmente de *D. gessneri* e *D. birgei*, pode reduzir as chances de ocorrência de competição, sugerindo que a coexistência no lago pode ser mediada por outros fatores, como a predação. No segundo capítulo, experimentos foram realizados para testar a predação e preferência alimentar dos predadores invertebrados, as larvas de estágio IV de *Chaoborus brasiliensis* (Experimentos 1 a 3) e o ácaro aquático, *Krendowskia* sp. (Experimento 4). As presas utilizadas foram: neonatos e adultos de *C. richardi* e *D. gessneri* (exp. 1), neonatos e adultos de *D. gessneri* e *D. birgei* (exp. 2), neonatos e adultos de *C. richardi* e *D. birgei* (exp. 3) e *C. richardi* e *D. gessneri* (exp. 4), todos em diferentes combinações. No experimento 1, predação sobre ambos, *C. richardi* e *D. gessneri*, foi confirmada, quando também foi observada notável preferência alimentar do predador por jovens de *D. gessneri* a jovens e adultos de *C. richardi*. A preferência foi revertida quando adultos de *D. gessneri* foram pareados com adultos de *C. richardi*. *Chaoborus* predou neonatos de *D. gessneri* e *D. birgei* e somente adultos da segunda (exp. 2), e todos os tamanhos de *C. richardi* e *D. birgei*, com preferência pela segunda espécie (exp. 3). O ácaro aquático não predou *C. richardi*, somente jovens e adultos de *D. gessneri* (exp. 4). Ainda neste capítulo, dois outros experimentos foram realizados para testar fatores combinados (competição + predação) utilizando o método de tabela vida em cultivos com e sem cairomônio (substância excretada pelo predador), sob concentração de alimento de 0,25 mg C. L⁻¹. Os cladóceros selecionados para os experimentos foram *C. richardi* e *D. gessneri* (Experimento 5), e *C. richardi* e *D. birgei* (Experimento 6). A presença da substância afetou a história de vida de *C. richardi* e *D. gessneri*, mas não a de *D. birgei*. *D. gessneri* foi a espécie mais prejudicada pelo fator combinado (competição + predação), enquanto *D. birgei* teve sua reprodução negativamente afetada somente pela presença de *D. gessneri*. Os resultados dos experimentos envolvendo predação indicam que predadores invertebrados no LMA têm preferências por umas espécies de presas em relação a outras, e que a seleção é dependente do tamanho (neonatos e adultos). Influência indireta da predação, por meio da liberação de cairomônios, pode afetar a história de vida de diferentes espécies, e influenciar os resultados de competição.

Palavras-chave: competição, predação, tabela de vida, cladóceros, *Chaoborus*

ABSTRACT

FERREIRA, T.C.S. **The role of competition and predation on the structuring of cladoceran populations in the Lake Monte Alegre, Ribeirão Preto-SP, Brazil. 2018.** 153f. Thesis (Doctoral). Faculdade de Filosofia, Ciência e Letras de Ribeirão Preto – Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2018.

This work is divided into two chapters. The first chapter discusses the occurrence of competition between different combinations of species (*Ceriodaphnia richardi*, *Diaphanosoma birgei* and *Daphnia gessneri*) coexisting in Lake Monte Alegre - LMA (Ribeirão Preto - SP), and the influence of this interaction on the life history of these organisms. Four competition experiments were performed. In experiment 1, competition between *C. richardi* and *D. gessneri* was tested using seston from the limnetic zone as food; in experiment 2, seston of the littoral zone was used to feed *C. richardi* and *D. birgei*; in experiment 3, the Chlorophyceae *Desmodesmus spinosus*, at a concentration of 0.25 mg C. L⁻¹, was used as food to evaluate competition between *D. birgei* and *D. gessneri*; and in experiment 4, competition was evaluated between different combinations of *C. richardi*, *D. gessneri* and *D. birgei*, using 0.15 mg C. L⁻¹ of the same algae. The results of Experiment 1 showed that there was no competition when species shared the seston of the limnetic zone. However, better reproductive performance was observed in the smaller sized species, *C. richardi*. Similarly, the seston of the littoral zone did not lead to competition among the cladocerans in experiment 2. In contrast, species seem to have benefited from the presence of each other, when an increase in some values was observed in the parameters of the life table, especially in relation to *C. richardi*. In experiment 3, *D. gessneri* did not have its reproductive rates affected by the presence of *D. birgei*, only survival, while the second species had most of its reproductive rates affected by *Daphnia*, but not survival. However, *D. birgei* appeared to be more efficient in all parameters of survival and reproduction. In Experiment 4, the amount of food affected the reproduction of *C. richardi* and *D. gessneri* and they did not reproduce, only *D. birgei*, despite having their reproductive rates affected by both. The results of the competition experiments indicate that the seston of LMA can promote the coexistence of the species, and that competition could occur if the food decreased considerably, as already registered in some periods of the year. However, the low densities of species in the lake, especially *D. gessneri* and *D.*

birgei, may reduce the chances of occurring competition, suggesting that coexistence in the lake may be mediated by other factors, such as predation. In the second chapter, experiments were performed to test the predation and feeding preference of the invertebrate predators, stage IV of the larvae of *Chaoborus brasiliensis* (Experiments 1 to 3) and the aquatic mite, *Krendowskia* sp. (Experiment 4). The prey used were: neonates and adults of *C. richardi* and *D. gessneri* (exp. 1), neonates and adults of *D. gessneri* and *D. birgei* (exp. 2), neonates and adults of *C. richardi* and *D. birgei* (Exp 3) and of *C. richardi* and *D. gessneri* (Exp 4), all in different combinations. In experiment 1, predation on both, *C. richardi* and *D. gessneri*, was confirmed, when there was also a remarkable dietary preference of predators by neonates of *D. gessneri* to neonates and adults of *C. richardi*. The preference was reversed when adults of *D. gessneri* were paired with *C. richardi*'s adults. *Chaoborus* preyed on neonates of *D. gessneri* and *D. birgei*, and only adults of the second (exp 2), and all stages of *C. richardi* and *D. birgei*, with preference by second species (exp 3). The aquatic mite did not prey on *C. richardi*, only neonates and adults of *D. gessneri* (exp 4). Also, in this chapter, two other experiments were performed to test combined factors (competition + predation) using the life-time method in cultures with and without kairomone (substance excreted by the predator), under food concentration of 0.25 mg C. L- 1. Cladocerans selected for the experiments were *C. richardi* and *D. gessneri* (Experiment 5), and *C. richardi* and *D. birgei* (Experiment 6). The presence of the substance affected the life history of *C. richardi* and *D. gessneri*, but not that of *D. birgei*. *D. gessneri* was the species most affected by the combined factor (competition + predation), while *D. birgei* had its reproduction negatively affected only by the presence of *D. gessneri*. The results of experiments involving predation indicate that invertebrate predators in LMA have preferences for some prey species in relation to others, and that selection is size dependent of the prey (neonates and adults). Indirect influence of predation, through the release of kairomones, can affect the life history of different species, and influence the results of competition.

Key words: competition, predation, life table, cladocerans, *Chaoborus*.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	16
2. OBJETIVOS.....	21
2.1 Objetivo geral	21
2.2 Objetivos específicos	21
2.2.1 Capítulo 1 - Experimentos de competição	21
2.2.2 Capítulo 2 - Experimentos de predação e do efeito combinado da competição + predação.....	22
3. HIPÓTESE GERAL	22
4. ÁREA DE ESTUDO	22
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	25
6. CAPÍTULO I: Influência da competição por séston natural e alga de laboratório (<i>D.</i> <i>spinosus</i>) sobre a história de vida de diferentes espécies de cladóceros do Lago Monte Alegre.....	29
6.1 INTRODUÇÃO	33
6.2 METODOLOGIA	38
6.2.1 Cultura de algas para alimentação dos cladóceros	38
6.2.2 Coleta, cultivo e aclimação de cladóceros	38
6.2.3 Experimento 1: Influência da competição por séston limnético sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> e <i>D. gessneri</i>	39
6.2.4 Experimento 2: Influência da competição por séston litorâneo sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> e <i>D. birgei</i>	41
6.2.5 Experimento 3: Influência da competição pela alga de laboratório <i>D. spinosus</i> sobre a história de vida de <i>D. birgei</i> e <i>D. gessneri</i>	42
6.2.6 Experimento 4: Influência da competição por <i>D. spinosus</i> sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> , <i>D. gessneri</i> e <i>D. birgei</i>	43
6.3 RESULTADOS.....	44
6.3.1 Experimento 1: Influência da competição por séston limnético sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> e <i>D. gessneri</i>	44
6.3.2 Experimento 2: Influência da competição por séston litorâneo sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> e <i>D. birgei</i>	50

6.3.3	Experimento 3: Influência da competição por <i>D. spinosus</i> sobre a história de vida de <i>D. gessneri</i> e <i>D. birgei</i>	55
6.3.4	Experimento 4: Influência da competição por <i>D. spinosus</i> sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> , <i>D. gessneri</i> e <i>D. birgei</i>	59
6.4	DISCUSSÃO.....	64
6.4.1	Experimento 1: Influência da competição por séston limnético sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> e <i>D. gessneri</i>	64
6.4.2	Experimento 2: Influência da competição por séston litorâneo sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> e <i>D. birgei</i>	70
6.4.3	Experimento 3: Influência da competição por <i>D. spinosus</i> sobre a história de vida de <i>D. gessneri</i> e <i>D. birgei</i>	74
6.4.4	Experimento 4: Influência da competição por <i>D. spinosus</i> sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> , <i>D. gessneri</i> e <i>D. birgei</i>	78
6.5	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	83
7.	CAPÍTULO II: Predação e preferência alimentar de invertebrados (o díptero <i>C. brasiliensis</i> e o ácaro <i>Krendowskia</i> sp.); e a influência indireta da predação (presença de cairomônios) e da competição sobre a história de vida de cladóceros do Lago Monte Alegre.....	90
7.1	INTRODUÇÃO.....	93
7.2	METODOLOGIA	99
7.2.1	Experimento 1: Predação e preferência alimentar de <i>C. brasiliensis</i> sobre as presas <i>C. richardi</i> e <i>D. gessneri</i>	99
7.2.2	Experimento 2: Predação e preferência alimentar de <i>C. brasiliensis</i> sobre as presas <i>D. gessneri</i> e <i>D. birgei</i>	100
7.2.3	Experimento 3: Predação e preferência alimentar de <i>C. brasiliensis</i> sobre as presas <i>C. richardi</i> e <i>D. birgei</i>	101
7.2.4	Experimento 4: Predação e preferência alimentar do ácaro aquático <i>Krendowskia</i> sp. sobre as presas <i>C. richardi</i> e <i>D. gessneri</i>	101
7.2.5	Experimento 5: Influência indireta da predação (cairomônio) e da competição sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> e <i>D. gessneri</i>	102
7.2.6	Experimento 6: Influência indireta da predação (cairomônio) e da competição sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> e <i>D. birgei</i>	105
7.3	RESULTADOS.....	106

7.3.1	Experimento 1: Predação e preferência alimentar de <i>C. brasiliensis</i> sobre as presas <i>C. richardi</i> e <i>D. gessneri</i>	106
7.3.2	Experimento 2: Predação e preferência alimentar de <i>C. brasiliensis</i> sobre as presas <i>D. gessneri</i> e <i>D. birgei</i>	109
7.3.3	Experimento 3: Predação e preferência alimentar de <i>C. brasiliensis</i> sobre as presas <i>C. richardi</i> e <i>D. birgei</i>	111
7.3.4	Experimento 4: Predação e preferência alimentar do ácaro aquático <i>Krendowskia</i> sp. sobre as presas <i>C. richardi</i> e <i>D. gessneri</i>	115
7.3.5	Experimento 5: Influência indireta da predação (cairomônio) e da competição sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> e <i>D. gessneri</i>	118
7.3.6	Experimento 6: Influência indireta da predação (cairomônio) e da competição sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> e <i>D. birgei</i>	122
7.4	DISCUSSÃO.....	128
7.4.1	Experimento 1: Predação e preferência alimentar de <i>C. brasiliensis</i> sobre as presas <i>C. richardi</i> e <i>D. gessneri</i>	128
7.4.2	Experimento 2: Predação e preferência alimentar de <i>C. brasiliensis</i> sobre as presas <i>D. gessneri</i> e <i>D. birgei</i>	130
7.4.3	Experimento 3: Predação e preferência alimentar de <i>C. brasiliensis</i> sobre as presas <i>C. richardi</i> e <i>D. birgei</i>	132
7.4.4	Experimento 4: Predação e preferência alimentar de <i>Krendowskia</i> sp. sobre as presas <i>C. richardi</i> e <i>D. gessneri</i>	135
7.4.5	Experimento 5: Influência da presença e ausência de cairomônio de <i>C. brasiliensis</i> e da competição sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> e <i>D. gessneri</i>	137
7.4.6	Experimento 6: Influência da presença e ausência de cairomônio de <i>C. brasiliensis</i> e da competição sobre a história de vida de <i>C. richardi</i> e <i>D. birgei</i>	141
7.5	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	145
8.	CONSIDERAÇÕES FINAIS	152

1. INTRODUÇÃO GERAL

Os principais fatores bióticos determinantes para a abundância de cladóceros são disponibilidade de alimento, competição e pressão predatória (SAUNDERS; PORTER; TAYLOR, 1999; LAZAREVA, 2012). Esses fatores afetam a história de vida de diferentes espécies, que também podem ser influenciadas por fatores abióticos, como luz, temperatura e oxigênio dissolvido (SARMA; NANDINI; GULATI, 2005). As constantes variações nos fatores bióticos e abióticos seriam responsáveis pela distribuição não uniforme desses organismos no tempo e no espaço (WÆRVÅGEN; NILSSEN, 2011).

Cladóceros de água doce têm sido alvo de muitos estudos nos últimos cem anos (HUTCHINSON, 1967; LAMPERT; SOMMER, 1987) em razão da rápida resposta desses organismos às mudanças temporais e espaciais (WÆRVÅGEN; NILSSEN, 2011). A capacidade de ocupar diferentes habitats expõe esses organismos a uma variedade de condições ambientais adversas e extremas (DODSON; FREY, 2001), onde a plasticidade fenotípica, a eficiência reprodutiva e a sobrevivência em idade específica constituem as principais estratégias da história de vida que facilitam a colonização em diversos habitats (SARMA; NANDINI; GULATI, 2005).

Estudos sobre estratégias de história de vida dos cladóceros requerem conhecimento prévio sobre a variação sazonal do plâncton no ambiente através de amostragens em campo, para que a verificação experimental, sob condições de laboratório, seja realizada levando em consideração os fenômenos mais importantes observados em campo (SARMA; NANDINI, GULATI, 2005). Segundo Saunders, Porter e Taylor (1999) informações obtidas por meio de coletas em campo são importantes, uma vez que fornecem dados sobre diferentes variáveis da história de vida, como tamanho, características morfológicas, fecundidade e densidade populacional. No entanto, Sarma, Nandini e Gulati (2005) apontam a dificuldade de interpretar interações complexas constatadas em campo, e ressaltam a importância de experimentos de laboratório para obter informações sobre o efeito de uma ou mais variáveis ambientais sobre cada parâmetro da história de vida de uma determinada espécie. Segundo Caswell (1989), experimentos de tabela de vida podem fornecer informações importantes, porque permitem avaliar diferentes idades ou estágios no ciclo de vida, que apresentam sensibilidades muito diferentes para um determinado fator ambiental, produzindo efeitos muito heterogêneos nos parâmetros de tabela de vida.

O grande desafio por trás das pesquisas envolvendo o zooplâncton tem sido identificar e avaliar a importância de diferentes variáveis ambientais, como temperatura e alimento, na

regulação da dinâmica sazonal, e da evolução de diferentes populações (ORCUTT; PORTER, 1984). Caswell (1989), já havia destacado em seus estudos a importância de examinar diferentes combinações de fatores (bióticos, abióticos ou ambos) para auxiliar na interpretação dos resultados previamente obtidos em campo, e melhor entender quais desses fatores seriam mais importantes na estruturação das populações zooplancônicas. A resposta dos cladóceros às mudanças nas concentrações dos alimentos, por exemplo, pode ser avaliada por meio de diferentes variáveis, envolvendo taxas de filtração e respiração, taxas de crescimento somático e populacional, além de taxas de mortalidade e a sobrevivência em idade específica (DODSON; FREY, 1991). Além disso, a avaliação de parâmetros como longevidade, tempo de vida médio, fecundidade, taxa reprodutiva e tempo de geração podem fornecer informações importantes sobre a adaptação das populações às condições ambientais (STEARNS, 1976).

A maioria dos estudos considera o impacto de um dos fatores ambientais (bióticos e abióticos) de cada vez; entretanto, na natureza, combinações de um ou mais fatores podem influenciar as estratégias de história de vida de diferentes espécies do zooplâncton (FERNANDEZ; NANDINI; SARMA, 2014). A combinação de temperatura e alimento é dos exemplos propostos para explicar diferenças no comportamento, tamanho do corpo, morfologia, distribuição geográfica e história de vida de organismos planctônicos (NEILL, 1981; ORCUTT JR; PORTER, 1984; HARDY; DUNCAN, 1994). A competição é outro exemplo cuja intensidade pode ser determinada pela ação conjunta ao efeito da predação, capaz de promover a coexistência em curto prazo, pela redução de densidade de organismos competidores; ou aumentar a diversidade, a longo prazo, em decorrência da predação sobre um competidor dominante (CHASE et al., 2002). O efeito combinado da concentração de alimento e da presença de caimônio (substância química liberada por um predador) sobre o comportamento, morfologia e a história de vida de diferentes espécies, também é considerado fator influenciador na eficiência das estratégias para fugir da predação (WEBER, 2001).

No primeiro estudo realizado no LMA (1985-1986) por Arcifa, Gomes e Meschiatti (1992), sobre as flutuações do zooplâncton (microcrustáceos e rotíferos), e do predador invertebrado (o díptero *Chaoborus brasiliensis*), elaborou-se um modelo conceitual baseado em dados semanais de densidades populacionais, que destacou os principais fatores que influenciaram as populações, dentre eles, alimento, predação e competição. Desde então, várias hipóteses têm sido testadas em campo e em laboratório, na tentativa de melhor entender quais os fatores (ou combinação de fatores) responsáveis pela estruturação da comunidade planctônica no lago. Todos os estudos de variação temporal no LMA, posteriores a 1985-

1986, concordam com o modelo conceitual de Arcifa, Gomes, Meschiatti (1992), que indicaram maior influência da predação por invertebrados sobre os cladóceros na estação quente e maior influência do alimento na estação fria (ARCIFA; SILVA; SILVA, 1998; FILETO, 2001; BUNIOTO, 2003; MINTO, 2009; FERREIRA, 2013; SOUZA, 2015).

A análise do conteúdo do papo dos quatro estádios larvais do díptero *Chaoborus brasiliensis* coletados no LMA revelou itens preferenciais da dieta de cada estágio, além da capacidade das larvas de mudar de uma presa para outra, quando itens preferenciais são escassos, e a existência de uma relação positiva entre o diâmetro da boca das larvas, e a largura, altura e diâmetro das presas (ARCIFA, 2000). Experimentos de predação realizados em laboratório (CASSANO; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2002; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a) e no campo (CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007b) focaram principalmente na influência da predação sobre cladóceros e copépodos do LMA, sendo o primeiro grupo, o mais vulnerável. Estudo de migração vertical baseado em coletas de campo no LMA revelou que a distribuição noturna de algumas espécies nas camadas mais superficiais resultou em menor sobreposição espacial com o potencial predador, *C. brasiliensis* (PERTICARRARI; ARCIFA; RODRIGUES, 2003), enquanto experimento de laboratório comprovou que migração vertical de cladóceros só ocorre em contato físico direto da presa com o predador, e não em resposta ao contato com sinais químicos (caimônios) liberados por eles (MINTO; ARCIFA; PERTICARRARI, 2010). O estudo de longo prazo sobre o papel da predação no tamanho e a composição das espécies, baseado na revisão dos trabalhos já realizados no LMA apontou que predação pelos dois invertebrados limnéticos (*C. brasiliensis* e o ácaro *Krendowskia* sp.) seria responsável pelo efeito de curto prazo na menor abundância de cladóceros na estação quente, e, em longo prazo, pela mudança na estruturação de espécies dominantes, com predominância de espécies de grande porte e desaparecimento de pequenas espécies (ARCIFA et al., 2015).

A influência da quantidade e qualidade do séston como alimento foi amplamente estudada no LMA quanto ao crescimento dos cladóceros (FERRÃO-FILHO; ARCIFA; FILETO, 2003a), sob o efeito da variação sazonal do séston (FERRÃO-FILHO; ARCIFA; FILETO, 2005), e da presença de ácidos graxos e algas com limitação de N e P (FERRÃO-FILHO et al., 2003b), além das respostas à suplementação do séston com fósforo, ácidos graxos, clorofíceas e cianobactérias sobre o crescimento desses organismos (FERRÃO-FILHO; ARCIFA, 2006). Diferentes frações do séston também foram estudadas, quanto à influência do nanoplâncton ($\leq 20 \mu\text{m}$) e do microplâncton ($> 20 \mu\text{m}$) sobre o crescimento e reprodução dos cladóceros (FILETO et al., 2004), e de outras características bioquímica,

mineral e morfológica do séston sobre esses organismos (FILETO; ARCIFA; SILVA 2007; FILETO et al., 2007). Limitação do alimento e temperatura também foram assuntos abordados no lago, quanto ao efeito sobre o crescimento dos cladóceros (BUNIOTO; ARCIFA, 2007). Na maioria desses estudos ficou constatado que o séston não é o melhor alimento para os cladóceros, uma vez que a suplementação com outras fontes nutricionais (FERRÃO-FILHO; ARCIFA, 2006; FERRÃO-FILHO; ARCIFA; FILETO, 2003a; FERRÃO-FILHO; ARCIFA; FILETO, 2005; FILETO; ARCIFA; SILVA, 2007), aumentou as taxas reprodutivas de algumas espécies. As condições do séston levantaram as primeiras questões sobre a possível ocorrência de competição entre espécies zooplanctônicas no LMA.

Experimentos de Competição

O primeiro experimento de competição envolvendo espécies do LMA foi realizado por Ferreira, Arcifa e Domingos (2018), quando a pequena, *C. richardi*, excluiu a espécie de maior porte, *D. gesseri*. No estudo, os organismos foram selecionados aleatoriamente, envolvendo diferentes faixas etárias. A dificuldade encontrada neste tipo de estudo, foi o reconhecimento das classes etárias mais vulneráveis à competição, que pode variar de uma espécie para outra. Embora a maioria das espécies apresente maior sensibilidade de jovens à limitação de alimento, há casos em que adultos são mais vulneráveis (MATVEEV; GABRIEL, 1994).

Allan (1973) ressalta a importância da investigação sobre o papel que a competição desempenha na determinação da abundância relativa de espécies competidoras no ambiente natural. Apesar de limitação de alimento ser comum em ambientes naturais (BENGTSSON, 1987), a competição interespecífica tem sido considerada por exercer um papel secundário em relação à predação, em razão da facilidade para identificar os efeitos desta segunda interação (ZARET, 1980). Há, no entanto, opiniões conflitantes a respeito da importância da competição interespecífica na estruturação das comunidades zooplanctônicas (BENGTSSON 1987). Além disso, a importância da competição num determinado ambiente pode depender do impacto da predação sobre a regulação da abundância de espécies potencialmente competidoras (CHASE et al., 2002).

Com o objetivo de aprofundar o conhecimento sobre interações competitivas no Lago Monte Alegre, experimentos foram realizados em laboratório utilizando o método de tabela de vida para avaliar competição. Os experimentos propostos buscaram responder as seguintes questões: 1. O séston da zona limnética e litorânea do Lago Monte Alegre é limitante o

suficiente para promover a competição entre espécies coexistentes? 2. Competição pode influenciar parâmetros da história de vida de espécies supostamente competidoras? 3. Diferenças adaptativas e de história de vida podem favorecer algumas espécies sobre outras?

Experimentos de predação

Experimentos sobre predação por invertebrados no LMA têm focado principalmente nas espécies de microcrustáceos registradas desde os primeiros estudos de variação temporal (ARCIFA; MESCHIATTI; GOMES, 1992; ARCIFA; SILVA; SILVA, 1998), e baseados nos registros do conteúdo do papo das larvas de *C. brasiliensis* (ARCIFA, 2000). Dentre as principais espécies compondo a dieta das larvas de caoborídeos destacam-se o pequeno cladócero *Bosmina tubicen* (CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a), e o de grande porte *Daphnia gessneri* (CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007ab) e o copépodo *Tropocyclops prasinus* (CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a). *D. gessneri* é a única espécie de cladócero conhecida como presa de ácaros aquáticos no LMA, embora haja evidências de ocorrência de predação sobre outras espécies, como *B. tubicen* (CASSANO; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2002).

A capacidade de vários predadores de mudar de uma presa para outra (GLIWICZ; PIJANOWSKA, 1989) é uma característica de *C. brasiliensis* identificada ao longo de quase três décadas de estudos no LMA (ARCIFA et al., 2015). No entanto, o conhecimento sobre a pressão predatória exercida pelo díptero sobre outras espécies de cladóceros, além de *B. tubicen* e *D. gessneri*, ainda é escasso. A redução da densidade de *C. richardi* na estação quente no LMA, levou ao questionamento sobre a possível influência da predação, que foi confirmada por meio de testes simples em laboratório (FERREIRA, 2013). De forma semelhante, a baixa abundância de *Diaphanosoma birgei* no LMA, e sua permanência, quase exclusiva, na zona litorânea, onde predadores invertebrados são menos abundantes (FERREIRA, 2013; SOUZA, 2015), também levantou a questão de que a espécie poderia sofrer pressão predatória, especialmente na zona limnética.

Algumas espécies de presas têm a capacidade de alterar a morfologia, o comportamento e a história de vida a fim de reduzir sua vulnerabilidade a predadores em resposta a substâncias químicas liberadas pelos predadores (HANAZATO, 1999). A capacidade de evitar o ataque de predadores é uma característica importante capaz de moldar a aptidão individual, a dinâmica populacional, e, conseqüentemente, a estrutura das comunidades zooplancônicas (PIETRZAK; PIJANOWSKA; DAWDIDOWCZ, 2017). No

entanto, a capacidade de identificar um sinal químico pode ser influenciada pela disponibilidade de alimento para as populações de presas (WEBER, 2001).

Com base no conhecimento prévio sobre a influência da predação sobre diferentes populações no LMA, os experimentos de predação propostos neste estudo buscaram responder se há ocorrência de predação sobre cladóceros que ainda não haviam sido testados em experimentos anteriores; se há preferência alimentar dos predadores invertebrados (o díptero *C. brasiliensis* e o ácaro *Krendowskia* sp.), sobre jovens (neonatos) e adultos das principais espécies coexistentes no lago; e se há influência indireta da predação, por meio de sinal químico liberado pelo predador, *C. brasiliensis*, sobre a intensidade da competição e as mudanças na história de vida de diferentes populações de presas supostamente competidoras no lago.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Investigar, por meio de experimentos em laboratório, o efeito da competição interespecífica entre populações de cladóceros coexistentes no Lago Monte Alegre, submetidos a diferentes condições de alimentação, e identificar a relevância deste tipo de interação na estruturação da comunidade planctônica; e, avaliar se a predação por invertebrados altera a intensidade da competição entre essas populações.

2.2 Objetivos específicos

2.2.1 Capítulo 1 - Experimentos de competição

a) Investigar o efeito da competição interespecífica sobre a sobrevivência e reprodução de cladóceros coexistentes no Lago Monte Alegre, em condições naturais do séston, por meio do método de tabela de vida;

b) Investigar o efeito da competição interespecífica sobre a sobrevivência e reprodução de cladóceros, em condições potencialmente limitantes de alimento, por meio do método de tabela de vida;

c) Avaliar se *C. richardi* é competitivamente superiora na competição com outras espécies, além de *D. gessneri*.

2.2.2 Capítulo 2 - Experimentos de predação e do efeito combinado da competição + predação

a) Avaliar se há ocorrência de predação de predadores invertebrados (larvas de *Chaoborus brasiliensis* e o ácaro *Krendowskia* sp.) sobre espécies coexistentes e supostamente competidoras no Lago Monte Alegre;

b) Avaliar se há preferência dos predadores invertebrados por tamanho (neonatos ou adultos) de diferentes espécies de presas;

c) Avaliar se a intensidade da predação por invertebrados é capaz de controlar o impacto da competição sobre os cladóceros.

3. HIPÓTESE GERAL

A hipótese testada neste trabalho é de que o séston da zona limnética e da zona litorânea do Lago Monte Alegre poderia promover a competição entre espécies coexistentes, afetando a história de vida desses organismos, pelo menos durante curtos períodos de escassez de alimento, já registrados ao longo do ano no lago. No entanto, a chance de ocorrência de competição interespecífica poderia ser reduzida, ou pela ação direta da predação, controlando a abundância das populações, ou pela ação indireta, com a presença de cairomônios induzindo mudanças na história de vida de suas presas.

4. ÁREA DE ESTUDO

O Lago Monte Alegre (21° 10' 04'' S, 47° 51' 28'' W) é um pequeno e raso reservatório eutrófico (MESCHIATTI et al., 1986), localizado a 500 m de altitude, na região Sudeste do Brasil, na cidade de Ribeirão Preto-SP, dentro do Campus da Universidade de São Paulo (Fig. 1). O lago (área = 7 ha, profundidade máx. = 5 m, profundidade média = 2,9 m), classificado como polimíctico descontínuo quente (LEWIS, 1983), surgiu em 1942, como resultado do represamento do Córrego Laureano, pertencente à bacia do rio Pardo.

A região apresenta duas estações bem marcadas, uma seca-fria, durante aproximadamente 5 meses ano (Maio - Setembro) e a outra, quente-chuvosa (Outubro -

Abril), onde períodos de estratificação, com depleção do oxigênio nas camadas mais profundas na zona limnética são registrados, em condições relativamente estáveis (ARCIFA; MESCHIATTI; GOMES, 1990). Características como tempo de retenção relativamente longo (~ 45 dias) e a falta de manipulação da barragem e da saída na superfície faz com o que o reservatório funcione de forma semelhante a um lago, o que justifica o nome.

Nove espécies de cladóceros (*Bosmina tubicen* Brehm, *Bosminopsis deitersi* Richard, *Ceriodaphnia cornuta* Sars, *Ceriodaphnia richardi* Sars, *Diaphanosoma birgei* Kőrinek, *Daphnia ambigua* Scourfield, *Daphnia gessneri* Herbst, *Moina micrura* Kurz, *Moina minuta* Hansen) e dois copépodos ciclopóides (*Tropocyclops prasinus* Kiefer e *Thermocyclops decipiens meridionalis* Kiefer) foram identificados compondo a comunidade planctônica do Lago Monte Alegre no decorrer de quase três décadas de estudos (ARCIFA et al., 2015). Algumas espécies de cladóceros apresentam alto grau de sobreposição espacial, em decorrência da preferência pela zona limnética (*D. gessneri*), ou pela zona litorânea (*B. tubicen* e *D. birgei*), enquanto outras são indiferentes, e se distribuem igualmente em ambas as zonas, como *C. richardi* e *D. gessneri* (SOUZA et al., 2017).

Os principais predadores de microcrustáceos no Lago Monte Alegre, em ordem de importância são as larvas do díptero *Chaoborus brasiliensis* Theobald, 1901 (ARCIFA, 2000; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a; 2007b), o ácaro *Krendowskia* sp. (CASSANO; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2002) e adultos do peixe *Tilapia rendalli* (nome atual *Coptodon rendalli*) (ARCIFA; MESCHIATTI, 1996), sendo este último principalmente fitoplanctófago, exercendo pouca pressão sobre microcrustáceos, além das baixas densidades (ARCIFA; MESCHIATTI, 1993, 1996).

O aparecimento do ácaro aquático *Krendowskia* sp. (1998-99) em associação com presença do principal predador, as larvas do díptero *Chaoborus brasiliensis*, levou a reestruturação da comunidade planctônica de microcrustáceos no LMA, que resultou, em curto prazo, na diminuição da riqueza de espécies e na predominância de espécies de grande tamanho (*D. ambigua* e *D. gessneri*), e no virtual desaparecimento de espécies pequenas, como *B. tubicen* e, em longo prazo, na dominância de cladóceros de grande ou médio porte, como *D. gessneri* e *C. richardi* (ARCIFA et al., 2015).

Figura 1. Localização geográfica no estado de São Paulo e foto aérea do Lago Monte Alegre.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLAN, J.D. Competition and the relative abundance of two cladocerans. **Ecology**, v. 54, n. 3, p. 484-498, 1973.
- ARCIFA, M.S. Feeding habits of Chaoboridae larvae in a tropical Brazilian reservoir. **Brazilian Journal of Biology**, v. 60, p. 591-597, 2000.
- ARCIFA, M.S. A.J. MESCHIATTI. Distribution and feeding ecology of fishes in a Brazilian reservoir: Lake Monte Alegre. **Interciência**, v. 18, n. 6, p. 302-313, 1993.
- ARCIFA, M.S. A.J. MESCHIATTI. *Tilapia rendalli* in the Lake Monte Alegre, a case of planktivory. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 8, p. 221-229, 1996.
- ARCIFA, M.S., A.J. MESCHIATTI, E.A.T. GOMES. Thermal regime and stability of a tropical shallow reservoir: Lake Monte Alegre, Brazil. **Revue d'Hydrobiologie tropicale**, v. 23, p. 271-281, 1990.
- ARCIFA, M. S., E.A.T. GOMES, A.J. MESCHIATTI. Composition and fluctuations of the zooplankton of a tropical Brazilian reservoir. **Archiv für Hydrobiologie**, v. 123, p. 479-495, 1992.
- ARCIFA, M.S., L.H.S. SILVA, M.H.L. SILVA. The planktonic community in a tropical Brazilian reservoir: composition, fluctuations and interactions. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, p. 241-254, 1998.
- ARCIFA, M.S., T.C.S. FERREIRA, C. FILETO, M.S.M. CASTILHO-NOLL, T.C. BUNIOTO, W.J. MINTO. A long-term study on crustacean plankton of a shallow tropical lake: the role of invertebrate predation. **Journal of Limnology**, v. 74, n. 3, p. 606-617, 2015.
- BENGTSSON, J. Competitive dominance among Cladocera: Are single factor explanations enough? **Hydrobiologia**, v. 145, p. 19-28, 1987.
- BUNIOTO, T.C., M.S. ARCIFA. Effects of food limitation and temperature on cladocerans from a tropical Brazilian lake. **Aquatic Ecology**, v. 41, n. 4, p. 569-578, 2007.
- CASSANO, C.R., M.S.M. CASTILHO-NOLL, M.S. ARCIFA. Water mite predation on zooplankton of a tropical lake. **Brazilian Journal of Biology**, v. 62, n.4a, p. 565-571, 2002.
- CASTILHO-NOLL, M.S.M., M.S. ARCIFA. *Chaoborus* diet in a tropical lake and predation of microcrustaceans in laboratory experiments. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 19, n. 2, p. 163-174, 2007a.
- CASTILHO-NOLL; M.S.M., M.S. ARCIFA. Mesocosm experiment on the impact of invertebrate predation on zooplankton of a tropical lake. **Aquatic Ecology**, v. 41, n. 4, p. 587-598, 2007b.
- CASWELL, H. Analysis of life table response experiments i. Decomposition of effects on population growth rate. **Ecological Modelling**, v. 46, p. 221-237, 1989.

CHASE, J.M., P.A. ABRAMS, J.P. GROVER, S. DIEHL, P. CHESSON, R.D. HOLT, S.A. RICHARDS, R.M. NISBET, T.J. CASE. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. **Ecology Letters**, v. 5, p. 302-315, 2002.

DODSON, S.I., D.G. FREY. Cladoceran and other Branchiopoda. In: THORP, J.H., A.P. COVICH (Eds.) **Ecology and classification of North American freshwater invertebrates**. 2. ed. San Diego: Academic Press, 2001, p. 849-913.

FERNÁNDEZ, R., S. NANDINI, S.S.S. SARMA, M.A. CASTELLANOS-PAEZ. Effects of cyanobacteria, fish kairomones, and the presence of ostracods on the demography of *Simocephalus vetulus* (Cladocera). **Invertebrate Biology**, v. 133, n. 4, p. 371-380, 2014.

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

FERRÃO-FILHO, A.S., M.S. ARCIFA, C. FILETO. Resource limitation and food quality for cladocerans in a tropical Brazilian lake. **Hydrobiologia**, v. 491, p. 201-210, 2003a.

FERRÃO-FILHO, A.S., M.S. ARCIFA, C. FILETO. Influence of seasonal variation of seston on growth of tropical cladocerans. **Brazilian Journal of Biology**, v. 65, n. 1, p. 77-89, 2005.

FERRÃO-FILHO, A.S., C. FILETO, N.P. LOPES, M.S. ARCIFA. Effects of essential fatty acids and N and P-limited algae on the growth rate of tropical cladocerans. **Freshwater Biology**, v. 48, n. 5, p. 759-767, 2003b.

FERREIRA, T.C.S. **Competição, predação e variação temporal de microcrustáceos planctônicos no Lago Monte Alegre**. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2013. 85p.

FERREIRA, T.C.S., M.S. ARCIFA, A.R. DOMINGOS. Is competition an interaction as relevant as predation for tropical planktonic cladocerans? **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 30, n. 1, 2018. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1590/S2179-975X0917>

FILETO, C. **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, 2001. 100 p.

FILETO, C., M.S. ARCIFA, L.H.S. SILVA. Testing mineral food quality for tropical cladocerans from a shallow Brazilian lake. **Acta limnologica brasiliensia**, v. 19, n. 3, p. 257-271, 2007.

FILETO, C., M.S. ARCIFA, A.S. FERRÃO-FILHO, L.H.S. SILVA. Influence of phytoplankton fractions on growth and reproduction of tropical cladocerans. **Aquatic Ecology**, v. 38, p. 503-514, 2004.

FILETO, C., M.S. ARCIFA, A.J.M. MARCHETTI, I.C. TURATI, N.P. LOPES. Influence of biochemical, mineral and morphological features of natural food on tropical cladocerans. **Aquatic Ecology**, v. 41, n. 4, p. 557-568, 2007.

GLIWICZ, Z.M., J. PIJANOWSKA. The role of predation in zooplankton succession. In: SOMMER, U. (Ed.). **Plankton Ecology: Succession in plankton communities**, Berlin: Springer-Verlag, 1989, p. 253-296.

HANAZATO, T. Anthropogenic chemicals (insecticides) disturb natural organic chemical communication in the plankton community. **Environmental Pollution**, v. 105, p. 137-142, 1999.

HARDY, E.R., A. DUNCAN. 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**, v. 24, p. 119–134. 1994.

HUTCHINSON, G.E. The paradox of the plankton. **The American Naturalist**, v. 5, n. 3, p. 137-146, 1967.

LAMPERT, W., U. SOMMER, 1997. **Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams**. New York: Oxford University Press, 1997. p. 382.

LAZAREVA, V.I. The distribution of species of genus *Diaphanosoma* (Crustacea, Cladocera) in reservoirs of Volga and Sheksna Rivers: impact of environmental factors. **Inland Water Biology**, v. 5, p. 257-265, 2012.

LEWIS W.M. JR., A revised classification of lakes based on mixing. **Canadian Journal of Fisheries and aquatic sciences**, v. 40, p. 1779-1787, 1983.

MATVEEV, V., W. GABRIEL. Competitive exclusion in Cladocera through elevated mortality of adults. **Journal of Plankton Research**, v. 16, p. 1083-1094, 1994.

MESCHIATTI, A.J., E.A.T., GOMES, L.V. LANG, R.A. RODRIGUES, R.M. HAMASAKI. **Estudos limnológicos no lago da Fazenda Monte Alegre, Ribeirão Preto, SP**. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Monografia de Bacharelado, 1986. 133p.

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

MINTO, W.J., M.S. ARCIFA, A. PERTICARRARI. Experiments on the influence of *Chaoborus brasiliensis* on the diel vertical migration of microcrustaceans from Lake Monte Alegre. **Brazilian Journal of Biology**, v. 70, n. 1, p. 25-35, 2010.

NEILL, W.E. Impact of *Chaoborus* predation upon the structure and dynamics of a crustacean zooplankton community. **Oecologia**, v. 48, p.164-177, 1981.

ORCUTT, J.D. Jr., K.G. PORTER. The synergistic effects of temperature and food concentration on life history parameters of *Daphnia*. **Oecologia**, v. 63, p. 300-306, 1984.

PERTICARRARI, A., M.S. ARCIFA, R.A. RODRIGUES. Diel vertical migration of cladocerans in a tropical lake. **Nauplius**, v. 11, p. 15-25, 2003.

PIETRZAK, B., J. PIJANOWSKA, P. DAWDIDOWCZ. The effect of temperature and kairomone on *Daphnia* escape ability: a simple bioassay. **Hydrobiologia**, v. 798, p.15–23, 2017. DOI 10.1007/s10750-015-2539-z

SARMA, S.S.S., S. NANDINI, R.D. GULATI. Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa. **Hydrobiologia**, v. 542, p. 315–333, 2005.

SAUNDERS, P.A., K.G. PORTER, B.E. TAYLOR. Population dynamics of *Daphnia* spp. and implications for trophic interactions in a small, monomictic lake. **Journal of Plankton Research**, v. 21, p. 1823-1845, 1999.

SOUZA, B.B. **Variação espacial e temporal de microcrustáceos planctônicos do lago Monte Alegre e experimentos abordando a influência da qualidade do alimento sobre o desempenho dos cladóceros**. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Dissertação de mestrado, 2015. 80p.

SOUZA, B.B., M.S. ARCIFA, T.C.S. FERREIRA, L.H.S. SILVA, C. FILETO, A.R. DOMINGOS. Are the littoral zone conditions suitable for tropical planktonic microcrustaceans? **Annales de Limnologie - International Journal of Limnology**, v. 53, p. 281–291, 2017.

STEARNS, S.C. Life history tactics: a review of ideas. **The Quarterly Review of Biology**, v. 51, p. 3–47, 1976.

WÆRVÅGEN, S.B., J.P. NILSSEN. Seasonal dynamics and life histories of pelagic cladocerans (Crustacea; Cladocera) in an acid boreal lake. **Jornal of Limnology**, v. 70, n.1, p. 83-101, 2011. DOI: 10.3274/JL11-70-1-11.

WEBER, A. Interactions between predator kairomone and food level complicate the ecological interpretation of *Daphnia* laboratory results. **Journal of Plankton Research**, v. 23, n. 1, p. 41-46, 2001.

ZARET, T.M. **Predation and Freshwater Communities**. New Haven: Yale University Press, 1980.

6. CAPÍTULO I: Influência da competição por séston natural e alga de laboratório (*D. spinosus*) sobre a história de vida de diferentes espécies de cladóceros do Lago Monte Alegre

RESUMO

Os cladóceros planctônicos *Ceriodaphnia richardi*, *Daphnia gessneri* e *Daphnia birgei* coexistem na zona limnética e litorânea do Lago Monte Alegre (LMA), onde a primeira espécie tende a ser mais abundante. Experimentos de laboratório foram realizados para investigar a influência da competição por diferentes tipos de alimento (séston da zona limnética, séston do litoral, e alga de laboratório), com diferentes combinações de espécies, utilizando dados de tabela de vida. No Experimento 1, as espécies *C. richardi* e *D. gessneri* foram alimentadas com o séston da zona limnética; no Experimento 2, as espécies *C. richardi* e *D. birgei* foram alimentadas com o séston da zona litorânea; no Experimento 3, a alga cultivada *Desmodesmus spinosus*, em concentração de $0,25 \text{ mg C. L}^{-1}$, foi utilizada para alimentar os cladóceros *D. gessneri* e *D. birgei*; e, no Experimento 4, a mesma alga foi utilizada em menor concentração ($0,15 \text{ mg C. L}^{-1}$) para alimentar as três espécies. Para os experimentos 1, 2 e 3, três tratamentos foram realizados (quatro réplicas cada): **a.** controle com 10 neonatos da primeira espécie; **b.** controle com 10 neonatos da segunda espécie; **c.** 5 neonatos de cada espécie colocados juntos. Para o Experimento 4, seis tratamentos foram realizados (três réplicas cada): **a.** controle com 10 neonatos de *C. richardi*; **b.** controle com 10 neonatos de *D. gessneri*; **c.** controle com 10 neonatos de *D. birgei*; **d.** 5 neonatos de cada espécie colocados juntos na combinação *C. richardi* + *D. gessneri*; **e.** 5 neonatos de cada espécie colocados juntos na combinação *C. richardi* + *D. birgei*; **f.** 5 neonatos de cada espécie colocados juntos na combinação *D. gessneri* + *D. birgei*. A concentração relativamente elevada do séston algal ($\sim 1 \text{ mg C. L}^{-1}$) na zona limnética e litorânea do LMA não levou à competição entre as espécies *C. richardi* e *D. gessneri* (Experimento 1) e *C. richardi* e *D. birgei* (Experimento 2). Contudo, melhor desempenho reprodutivo foi observado em *C. richardi* no experimento 1, e em *D. birgei* no experimento 2. As espécies parecem ter se beneficiado da presença uma da outra no experimento 2, quando foi observado aumento de alguns valores nos parâmetros da tabela de vida, principalmente com relação a *C. richardi*. Competição por *D. spinosus* ocorreu no Experimento 3, quando *D. birgei* reduziu

significativamente o tempo médio de vida de *D. gessneri*, e *D. gessneri* reduziu significativamente as taxas reprodutivas bruta e líquida de *D. birgei*, apesar da maior eficiência em todos os parâmetros, de sobrevivência e reprodução, da segunda espécie. *D. birgei* foi a única espécie que reproduziu sob limitação de alimento, no Experimento 4, apesar das taxas reprodutivas bruta e líquida, o tempo de geração, a taxa de crescimento e o esforço reprodutivo negativamente influenciados por *C. richardi* e *D. gessneri*, além do tempo médio de vida, também afetado pela segunda espécie. Os resultados obtidos no presente estudo sugerem que o séston da zona litorânea e da zona limnética, em termos de quantidade e qualidade, nem sempre afeta a história de vida das espécies, e que a competição pode ocorrer durante curtos períodos de depressão de recursos no LMA, principalmente na zona litorânea, onde as populações sofrem menos influência da predação. Competição pode ser mais intensa no lago se o alimento atingir concentrações próximas ou abaixo do limiar incipiente. No entanto, a influência de outros fatores, como a predação, poderia reduzir as chances de ocorrência de competição entre cladóceros no lago.

ABSTRACT

The planktonic cladocerans *Ceriodaphnia richardi*, *Daphnia gessneri* and *Daphnia birgei* coexist in the limnetic and littoral zone of Lake Monte Alegre (LMA), where the first species tends to be more abundant. Laboratory experiments were carried out to investigate the influence of competition for different food types (seston of the littoral zone, seston of the limnetic zone, and cultivated alga) on different combinations of species using life table data. In the Experiment 1, the species *C. richardi* and *D. gessneri* were fed with the seston from the limnetic zone; in the Experiment 2, the species *C. richardi* and *D. birgei* were fed with the seston of the littoral zone; in the Experiment 3, the cultivated alga *Desmodesmus spinosus*, at a concentration of $0.25 \text{ mg C. L}^{-1}$, was used to feed the cladocerans *D. gessneri* and *D. birgei*; and in the Experiment 4, the same alga was used in a lower concentration ($0.15 \text{ mg C. L}^{-1}$) to feed the three species. For experiments 1, 2 and 3, three treatments were performed (four replicates each): **a.** control with 10 neonates of the first species; **b.** control with 10 neonates of the second species; **c.** 5 neonates of each species placed together. For Experiment 4, six treatments were performed (three replicates each): **a.** control with 10 neonates of *C. richardi*; **b.** control with 10 neonates of *D. gessneri*; **c.** control with 10 neonates of *D. birgei*; **d.** 5 neonates of each species placed together in the combination *C. richardi* + *D. gessneri*; **e.** 5 neonates of each species placed together in the combination *C. richardi* + *D. birgei*; **f.** 5 neonates of each species placed together in the combination *D. gessneri* + *D. birgei*. The relatively high concentration of sestonic algae ($\sim 1 \text{ mg C. L}^{-1}$) in the limnetic and littoral zone of LMA did not lead to competition between the species *C. richardi* and *D. gessneri* (Experiment 1) and *C. richardi* and *D. birgei* (Experiment 2). However, better reproductive performance was observed in *C. richardi* in the experiment 1, and in *D. birgei*, in the experiment 2. The species seem to have benefited from the presence of each other in the experiment 2, when an increase in some values was observed in the parameters of the life table, especially in relation to *C. richardi*. Competition by *D. spinosus* occurred in Experiment 3, when *D. birgei* significantly reduced the mean life time of *D. gessneri*, and *D. gessneri* significantly reduced gross and net reproductive rates of *D. birgei*, despite the higher efficiency in all parameters of survival and reproduction of the second species. *D. birgei* was the only species that reproduced under severe food limitation, in Experiment 4, although gross and net reproductive rates, generation time, growth rate and reproductive effort, have been

negatively affected by *C. richardi* and *D. gessneri*, in addition to the average time of life, also affected by the second species. The results obtained in the present study suggest that the seston of the littoral and limnetic zone, in terms of quantity and quality, does not always affect the life history of the species, and that competition may occur during short periods of resource depression in the LMA, mainly in the littoral zone, where populations are less influenced by predation. Competition may be more intense in the lake if the food reaches concentrations near or below the incipient threshold. However, the influence of other factors, such as predation, could reduce the chances of competition occurring between these organisms.

6.1 INTRODUÇÃO

A competição é uma das interações mais comuns em comunidades zooplancônicas (GLIWICZ, 1969; NEILL, 1975), afetando diferentes populações, de forma indireta, por exploração de recursos (LYNCH, 1978; DEMOTT; KERFOOT, 1982; SMITH; COOPER, 1982), ou de forma direta, por interferência (CASE; GILPIN, 1974; SCHOENER, 1983).

A competição por interferência é determinada, na maioria dos casos, pelas diferenças no tamanho do corpo (LE BOURLOT; TULLY; CLAESSEN, 2014), quando espécies maiores danificam fisicamente uma espécie menor e/ou mais vulnerável (NANDINI; SARMA, 2002). No entanto, a distribuição de tamanho e as características da história de vida da população competidora influenciam os resultados deste tipo de interação (LE BOURLOT; TULLY; CLAESSEN, 2014), onde cada consumidor altera a capacidade de outro de explorar determinado recurso, em qualquer nível de abundância (AMARASEKARE, 2002). Considerando o efeito da interferência na adaptabilidade da população, seria possível prever as circunstâncias em que a competição por interferência poderia evoluir a partir da competição explorativa por recursos (CASE; GILPIN, 1974). No modelo linear de competição interespecífica proposto por Case e Gilpin (1974), parâmetros de exploração e interferência foram deduzidos, presumindo que a espécie interferente alcança um "lucro" se alguns dos recursos disponíveis para a espécie interferida passam a ser utilizados como resultado da interferência. Em outro modelo, proposto por Amarasekare (2002), utilizando dinâmicas de recursos para avaliar competição explorativa e de interferência, ficou constatado que exclusão competitiva tende a ocorrer sobre a espécie que apresenta menor abundância, sendo a coexistência dependente da interação entre competição explorativa e de interferência.

Na competição explorativa por recursos, vence a espécie capaz de filtrar mais alimento do meio, fazendo com que outras espécies pereçam de inanição (NANDINI; SARMA, 2002). Neste tipo de competição, o alimento é o fator chave das interações competitivas coexplorativas, tanto em termos de quantidade (ROMANOVSKY; FENIOVA, 1985), quanto em termos de qualidade (LYNCH, 1978). Competição explorativa é mais fácil ocorrer entre populações que não apresentam diferenças de tamanho suficientes para gerar interferência (BENGTTSSON, 1987). No entanto, em espécies que diferem na morfologia e comportamento, ou que apresentam diferentes padrões de desenvolvimento e alocação de energia, a capacidade competitiva a partir do tamanho do corpo é imprevisível (TESSIER; GOULDEN, 1987). Dos

vários fatores que poderiam influenciar os resultados de competição explorativa, fatores bióticos, como concentração de alimento (SARMA; IYER; DUMONT, 1996), e abióticos, como temperatura (FENIOVA; RAZLUTSKY; PALASH, 2011) têm sido considerados importantes na regulação da competição. A predação, amplamente discutida no Capítulo seguinte, também é reconhecida como outro fator biótico capaz de regular as interações competitivas interespecíficas, pelo efeito direto, quando predadores reduzem a densidade de uma presa competidora (CHASE et al., 2002); ou pelo efeito indireto, quando presas mudam suas características morfológicas, comportamentais e de história de vida em resposta aos sinais químicos (caïromônios) liberados pelo predador (LASS; SPAAK, 2003).

A maior parte dos resultados obtidos em estudos sobre interações entre duas espécies coexistentes tem utilizado dados de abundância relativa, baseados nos estudos de crescimento populacional para avaliar competição (GNAUCK; MATVEEV, 1983; ROMANOVSKY; FENIOVA, 1985; NANDINI; SARMA, 2000). Neste tipo de estudo, no entanto, a sobreposição de diferentes gerações impede que taxas de natalidade e mortalidade sejam avaliadas, uma vez que diferentes faixas etárias ocorrem simultaneamente (MATVEEV; GABRIEL, 1994; NANDINI; SARMA, 2000). Estudos demográficos sobre tabela de vida, embora sejam pouco utilizados devido à dificuldade e à complexidade na execução (MILBRINK; KRUSE; BENGTSSON, 2003), podem fornecer dados sobre natalidade e mortalidade de uma coorte em uma população (KREBS, 1985), além de informações sobre aspectos reprodutivos de diferentes espécies (MELÃO, 1999). Segundo Melão (1999) esses dados têm grande importância para estudos de dinâmica populacional e para o desenvolvimento de técnicas de manutenção desses organismos em campo e laboratório. Mudanças no tamanho, qualidade, composição e concentração de alimento podem favorecer determinadas espécies em detrimento de outras (MELÃO, 1999; DODSON; FREY, 2001), uma vez que interferem no aspecto, atividade, crescimento e reprodução das espécies, de acordo com respostas específicas apresentadas por cada uma delas (SARMA; GULATI; NANDINI, 2005).

Entre as variáveis de história de vida dos cladóceros, os parâmetros relacionados à sobrevivência são, em geral, menos sensíveis a mudanças na concentração de alimento, enquanto as variáveis reprodutivas tendem a ser mais vulneráveis (NANDINI; SARMA, 2000, 2002). Mesmo assim, há casos em que mudanças na concentração de alimento afetam a sobrevivência de uma população (ex. senescência ou tempo médio de vida) da mesma forma

que afeta parâmetros de fecundidade (ex. taxas reprodutivas bruta e líquida), e taxas de crescimento (SARMA; GULATI; NANDINI, 2005). O aumento no nível de alimento resulta em maior produção de descendentes, independente do táxon (ROSE; WARNE; LIM, 2000).

Curvas de sobrevivência da maioria dos cladóceros, sob condições não estressantes, seguem um padrão retangular (Tipo 1), onde há pouca mortalidade nos estádios iniciais, que aumenta à medida que os organismos envelhecem (SARMA; GULATI; NANDINI, 2005). Esse padrão, no entanto, depende muito das condições a que os organismos estão submetidos (NANDINI; SARMA, 2000). O conhecimento sobre diferentes fases do ciclo de vida ajudam a entender a dinâmica de populações zooplancônicas, quando estratégias competitivas que favorecem a sobrevivência e reprodução de cladóceros num determinado ambiente são as principais condições para o sucesso de cada espécie (MELÃO, 1999). Tamanho na maturidade sexual e idade na primeira reprodução, por exemplo, são parâmetros diretamente relacionados, uma vez que diferenças no tamanho afetam o tempo necessário para que as espécies alcancem maturidade (SARMA; GULATI; NANDINI, 2005). A capacidade de atrasar a maturidade sexual permite que determinada espécie conserve seus recursos limitados até que as condições se tornem novamente favoráveis e a população se restabeleça (DEMOTT, 1989). Por outro lado, espécies zooplancônicas que levam menos tempo para atingir a maturidade sexual têm maior rendimento reprodutivo e apresentam maiores chances de obter vantagem competitiva, considerando que o crescimento de suas populações depende, exclusivamente, da produção de ovos (MELÃO, 1999). No entanto, há casos em que investimento reprodutivo precoce resultou em redução da longevidade (DAWIDOWICZ; PRĘDKI; PIETRZAK, 2010).

Muitas hipóteses têm sido propostas para explicar os diferentes resultados obtidos em estudos envolvendo competição. No entanto, prever vantagem competitiva baseada apenas em características facilmente mensuráveis, como aquelas obtidas em estudos sobre a história vida, ou somente pelo tamanho do corpo, podem não ser suficientes para explicar o sucesso de algumas espécies sobre outras (MILBRINK; KRUSE; BENGTSSON, 2003). O sucesso competitivo pode depender de um conjunto complexo de fatores, como constituição genética, temperatura, tamanho do corpo, quantidade e qualidade do alimento, modo de alimentação e estratégias reprodutivas (BENGTSSON, 1987).

A “hipótese do tamanho eficiente” de Brooks e Dodson (1965) sugere que espécies de maior tamanho corpóreo sejam competidoras superiores, quando a densidade de peixes é

baixa. Segundo os autores, a taxa de coleta e assimilação do alimento aumenta proporcionalmente ao tamanho do corpo, enquanto as taxas de respiração tendem a diminuir. Acrescentam ainda que espécies grandes são mais eficientes quanto ao crescimento e reprodução em condições de limitação de recursos. Romanovsky (1985) discorda dessa hipótese ao concluir em seus experimentos que taxas de assimilação e respiração não se diferenciam quanto ao tamanho do corpo. A “hipótese do menor tamanho”, proposta pelo autor, sugere que espécies de menor tamanho sejam mais eficientes porque atingem maturidade sexual mais cedo e que jovens têm menor concentração limiar de alimento do que jovens de espécies maiores, propiciando uma vantagem quando o alimento é limitante.

Há estudos que utilizam o conceito de limiar de alimento proposto por Lampert (1977) para interpretar interações competitivas. Segundo o conceito, concentração limiar de alimento (CLA) pode ser definida como a concentração que permite uma taxa de crescimento populacional igual a zero na ausência de predadores, ou seja, a quantidade mínima de alimento necessária para uma população se reproduzir, onde taxa de natalidade = taxa de mortalidade. Em situações de competição, a espécie que requer menor quantidade de alimento para reproduzir pode eliminar sua concorrente (ROMANOVSKY, 1985; GLIWICZ, 1990; KREUTZE; LAMPERT, 1999; SARMA; FERNANDEZ-ARAIZA; NANDINI, 1999). Por outro lado, se a concentração de alimento diminuir abaixo do limiar para cada espécie, a vantagem competitiva poderá ser justificada pela capacidade de resistir à fome (inanição), refletindo nos parâmetros de sobrevivência (DEMOTT, 1989).

Enquanto a maioria das hipóteses propostas para interações competitivas são baseadas na limitação de recursos, a hipótese da taxa intrínseca de crescimento máximo, $r_{\max}$ (GOULDEN; HORNIG; WILSON, 1978), prevê o contrário. Segundo a hipótese, a espécie capaz de atingir a maior densidade quando o alimento não é limitante pode suprimir espécies que não aumentam suas densidades na mesma velocidade (DEMOTT, 1989). Organismos de menor tamanho corpóreo têm mais chances de alcançar maior $r_{\max}$, por causa do seu curto tempo de geração (DEMOTT; KERFOOT, 1982). Espécies que alcançam altos valores de $r_{\max}$ geralmente são r-estrategistas que aumentam rapidamente suas densidades quando recursos não são limitantes (DEMOTT, 1989). Outras hipóteses têm considerado a eficiência alimentar como precursora da vantagem competitiva, seja pela eficiência de uma determinada espécie para alimentar-se de pequenas partículas, $< 1 \mu\text{m}$ (PORTER; GERRITSEN; ORCUTT, 1983; GELLER; MULLER, 1981), seja pelo modo diferenciado de selecionar e

capturar o alimento (ALLAN, 1973; NANDINI; SARMA, 2000; NANDINI; ENRÍQUEZ-GARCÍA; SARMA, 2007).

Quando a concentração de alimento não é limitante, interações facilitadoras podem ocorrer entre espécies coexistentes (NANDINI; SARMA, 2002), onde pelo menos uma delas se beneficia da presença da outra (STACHOWICZ, 2001). Na facilitação, um organismo torna o ambiente mais favorável para outro (STACHOWICZ, 2001), facilitando a coexistência, que pode ser mediada pelo controle das espécies coexistentes sobre o efeito adverso de altas densidades algais ou quando uma espécie se alimenta de partículas fecais semi digeridas de outra (NANDINI; ENRÍQUEZ-GARCÍA; SARMA, 2007). Segundo Steiner (2005), efeitos facilitadores podem surgir entre espécies que interagem indiretamente por competição explorativa de recursos bióticos compartilhados.

Estudos sobre interações entre zooplâncton litorâneo indicam que, apesar de algumas espécies frequentemente competirem por alimento, há casos em que elas também tendem a beneficiar-se da presença de outra espécie, por facilitação (NANDINI; SARMA, 2001; NANDINI; SARMA, 2002; NANDINI; ENRÍQUEZ-GARCÍA; SARMA, 2007). Na zona litorânea de lagos rasos, a maior quantidade de detritos, comparada à zona pelágica, reduz o impacto do zooplâncton sobre o fitoplâncton (DODSON; FREY, 2001). Efeitos facilitadores podem ser responsáveis pela alta diversidade de espécies em zonas litorâneas de lagos rasos (NANDINI; SARMA; RAO, 1998), onde a complexidade espacial facilita a coexistência, principalmente nestas zonas (SCHEFFER et al., 2003). Embora comum em zonas litorâneas, facilitação também pode ocorrer em qualquer região onde a densidade de alimento não é limitante, ou as espécies apresentam uma alimentação diferencial (NANDINI; SARMA, 2002), como em zonas pelágicas.

Visto que existem poucas informações sobre habilidade competitiva de diferentes espécies de cladóceros no Lago Monte Alegre (LMA), foram realizados experimentos de laboratório no presente estudo para testar o efeito do alimento, em termos de qualidade (séston natural da zona limnética, da zona litorânea e alga cultivada), e quantidade (acima e abaixo do limiar incipiente para alga de laboratório), sobre os resultados de competição explorativa, utilizando diferentes combinações de três espécies de cladóceros, *Ceriodaphnia richardi*, *Daphnia gessneri*, e *Diaphanosoma birgei*, coexistentes em ambas as zonas do LMA. Durante os experimentos foram testadas as seguintes questões: 1. Influência da competição por séston limnético sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. gessneri*; 2.

Influência da competição por séston litorâneo sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. birgei*; 3. Influência da competição pela alga cultivada *Desmodesmus spinosus* sobre a história de vida de *D. birgei* e *D. gessneri*; 4. Influência da competição por *D. spinosus* sobre a história de vida de *C. richardi*, *D. gessneri* e *D. birgei*.

6.2 METODOLOGIA

6.2.1 Cultura de algas para alimentação dos cladóceros

Cepas algais de *Desmodesmus spinosus* (anteriormente *Scenedesmus spinosus*) utilizadas para alimentar os cladóceros durante os cultivos, e, em parte dos experimentos, 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.

6.2.2 Coleta, cultivo e aclimação de cladóceros

Populações de cladóceros foram obtidas a partir de fêmeas coletadas no Lago Monte Alegre, com rede de plâncton de malha de 58 µm. A seleção das espécies variou de acordo com o objetivo de cada experimento. Cada espécie foi cultivada separadamente, cerca de 2-3 meses antes do início dos experimentos, a partir de uma única fêmea.

Os cladóceros foram mantidos inicialmente em frascos de vidro com capacidade de 140 mL, mas transferidos para frascos de 600 mL, após as primeiras gerações, devido ao aumento exponencial dos organismos. Os frascos foram preenchidos com água do lago filtrada em membrana de fibra de vidro, com retenção de 0,45 µm (Millipore AP20), acrescida da clorofíceia *D. spinosus*, em concentração de 1 mg C. L⁻¹, para alimentar os cladóceros (6.2.1). Os organismos eram transferidos para novos frascos ou descartados, quando a densidade em cada frasco ultrapassava 20 indivíduos.

Após várias gerações, fêmeas ovadas foram separadas e transferidas individualmente para pequenos tubos de ensaio (40 mL) contendo água do lago filtrada + alimento, para obtenção dos neonatos. Todos os neonatos nascidos dentro de 24 horas foram misturados, e em seguida, selecionados aleatoriamente, para os diferentes tratamentos, com o objetivo de diminuir uma possível influência dos efeitos maternos. Os cultivos foram realizados sob

temperatura constante de 23 °C e fotoperíodo de 12:12 h, e mantidos em roda de plâncton (giro de 1 min a cada 5 min). O laboratório permaneceu em penumbra, para mimetizar condições do lago.

6.2.3 Experimento 1: Influência da competição por séston limnético sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. gessneri*

O experimento foi realizado entre os dias 10/02/2014 e 13/03/2014 e teve duração de 31 dias. O desenho experimental foi baseado em Nandini e Sarma (2002) e Nandini, Enríquez-García e Sarma (2007). Os cladóceros utilizados no experimento foram *C. richardi* e *D. gessneri* coletados no lago e cultivados previamente em laboratório por aproximadamente 30 dias, para obtenção dos neonatos (item 6.2.2.).

Como fonte de alimento foi utilizado o séston natural, coletado diariamente na região central do lago, utilizando uma garrafa de Ruttner, em diferentes profundidades, entre a superfície e 3,5 m, misturado em galão de 5 L de capacidade. Evitou-se a coleta de séston nas camadas mais profundas devido às baixas concentrações de oxigênio durante períodos de estratificação. A água foi filtrada em malha de 140 µm para eliminar grandes organismos zooplanctônicos, caoborídeos e ácaros.

Os neonatos pré-selecionados foram transferidos para os frascos de 140 mL de capacidade contendo o séston recém coletado. Os tratamentos foram (4 réplicas cada): **a.** controle com 10 neonatos de *C. richardi*; **b.** controle com 10 neonatos de *D. gessneri*; **c.** culturas compartilhadas com 5 neonatos de cada espécie.

O séston foi trocado diariamente e todos os indivíduos sobreviventes foram contados, bem como o número de neonatos produzidos. Os sobreviventes foram transferidos para novos frascos contendo um novo meio, e os neonatos produzidos foram narcotizados e fixados (HANEY; HALL, 1973). O experimento foi mantido no laboratório sob penumbra, para mimetizar condições do lago, e sob as mesmas condições de luz e temperatura dos cultivos, sendo interrompido após a morte de todos os indivíduos.

Os principais parâmetros de história de vida analisados foram: sobrevivência (l_x), fecundidade (b_x), taxa reprodutiva bruta (Grr), taxa reprodutiva líquida (R_0), tempo de geração (G) e taxa de crescimento populacional (r) (KREBS, 1985).

$$\text{Perfil de sobrevivência } (l_x) = \frac{S(x)}{S(0)} \quad (1)$$

$$\text{Perfil de fecundidade} = \frac{b(x)}{S(x)} \quad (2)$$

$$\text{Taxa reprodutiva bruta (Grr): } \sum_0^{\infty} b_x \quad (3)$$

$$\text{Taxa reprodutiva líquida (R}_0\text{): } \sum_0^{\infty} l_x \cdot b_x \quad (4)$$

$$\text{Tempo de geração (G): } \sum_0^{\infty} l_x \cdot b_x \cdot x \quad (5)$$

$$\text{Taxa de crescimento populacional (r) – aproximado} = \frac{\ln R_0}{G} \quad (6)$$

$$\text{r corrigido (Equação de Euler): } \sum_{x=w}^n e^{-rx} \cdot l_x \cdot b_x = 1 \quad (7)$$

onde:

(1) l_x é a probabilidade de um indivíduo sobreviver até uma determinada classe de idade; (2) b_x é a taxa de natalidade per capita para as fêmeas, ou seja, número médio de descendentes produzidos por uma fêmea de determinada idade, por unidade de tempo; (3) R_0 é o número médio de descendentes produzidos por fêmea ao longo da vida, ajustado ao perfil de sobrevivência; (4) Grr é o número médio de descendentes produzidos por fêmea ao longo da vida, desconsiderando a mortalidade ($l_x=1$); (5) G é a média das idades dos progenitores de todos os descendentes produzidos por uma população; (6) r - aproximado é a taxa intrínseca de crescimento populacional aproximada; e (7) r corrigido é a taxa intrínseca de crescimento

populacional corrigida pela equação de Euler. Esforço reprodutivo é a taxa reprodutiva líquida dividida pelo período reprodutivo, calculada segundo Nandini e Sarma (2002).

Avaliação dos parâmetros físicos, químicos, carbono algal e composição do fitoplâncton no Lago Monte Alegre durante o experimento

Os parâmetros ambientais limnológicos analisados no lago durante a execução do experimento foram: temperatura e oxigênio dissolvido (°C) com aparelho Yellow Springs Inc, mod. 95, condutividade elétrica ($\mu\text{S}.\text{cm}^{-1}$) com YSI 30 e pH com o aparelho YSI 60. As medidas dos parâmetros acima citados foram obtidas a cada metro, desde a superfície até 3,5 m de profundidade. 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: $\text{ZE} = \text{DS} \times 2,7$, onde ZE = espessura da zona eufótica e DS = valor do disco de Secchi (m). Para obter o carbono algal existente na coluna d'água, foi feita inicialmente uma análise da biomassa fitoplanctônica (clorofila *a*) segundo método de Jeffrey e Humphrey (1975). A transformação da concentração de clorofila em carbono (mg C.L^{-1}) foi baseada em Reynolds (1984), pela relação clorofila/alga, assumindo que a clorofila representa 1,25% do peso seco de alga, e o carbono representa 50% do peso seco algal.

Valores de turbidez foram obtidos apenas na zona litorânea do LMA integrando a coluna d'água entre a superfície e 1 m, e medidas por um turbidímetro (Portable Turbidimeter HACH, Mod. 2100P).

Para análise do fitoplâncton, amostras foram coletadas na coluna d'água, entre a superfície e 3 m, fixadas com lugol e encaminhadas ao Departamento de Botânica da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ) para descrição dos táxons encontrados. As populações de fitoplâncton foram concentradas por sedimentação e enumeradas em campos aleatórios (UHELINGER, 1964) sob microscópio invertido (Zeiss Oberkochen Axiovert 10, Carl Zeiss, Alemanha) com aumento de 400x (UTERMÖHL, 1958).

6.2.4 Experimento 2: Influência da competição por séston litorâneo sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. birgei*

Este experimento foi realizado entre os dias 4 e 24 de julho de 2014 (21 dias) e os cladóceros selecionados foram *C. richardi* e *D. birgei*. As espécies são coexistentes na zona litorânea, onde *D. birgei* é comumente encontrada, embora em baixas densidades, convivendo com elevadas densidades de *C. richardi* (SOUZA et al., 2017).

Como fonte de alimento, também foi utilizado o séston natural, coletado diariamente, desta vez, na zona litorânea do lago. A coleta, seleção e cultivo dos cladóceros estão descritos no 6.2.2. O desenho experimental, as condições de laboratório e os parâmetros de história de vida analisados foram os mesmos descritos no experimento anterior (6.2.3).

Os tratamentos foram (4 réplicas cada): **a.** controle com 10 neonatos de *C. richardi*; **b.** controle com 10 neonatos de *D. birgei*; **c.** culturas compartilhadas com 5 neonatos de cada espécie.

Avaliação dos parâmetros físicos, químicos, carbono algal e composição do fitoplâncton no Lago Monte Alegre durante o experimento

Os parâmetros ambientais limnológicos analisados no lago foram os mesmos descritos no experimento anterior (item 6.2.3). No entanto, as medidas foram obtidas na superfície e a 1 m de profundidade, na zona litorânea do lago. Turbidez também foi medida durante o experimento. Para análise do fitoplâncton, amostras foram coletadas a 0,5 m de profundidade, próximo ao banco de macrófitas emergentes, composta principalmente por *Ludwigia* sp.

6.2.5 Experimento 3: Influência da competição pela alga de laboratório *D. spinosus* sobre a história de vida de *D. birgei* e *D. gessneri*

O experimento teve início em 8 de maio de 2016 e foi interrompido após 31 dias, quando quase todos os organismos já tinham morrido. Os cladóceros utilizados nesse experimento foram *D. gessneri* e *D. birgei*, coexistentes em baixas densidades principalmente na zona litorânea do lago.

Neste experimento foi utilizado como alimento a alga cultivada *D. spinosus*, em concentração de 0,25 mg C. L⁻¹. Essa concentração de alimento foi escolhida porque é superior ao limiar, e ao nível limiar incipiente para estes cladóceros, com base em Bunioto e Arcifa (2007). A decisão de utilizar uma concentração baixa de alimento, mas acima do nível

incipiente, foi o fato de que abaixo deste nível, uma espécie sozinha poderia ter sua densidade reduzida por limitação do alimento, impedindo que qualquer interação competitiva fosse detectada. Outra razão é a de que esta concentração é próxima à mínima encontrada no lago quando o alimento é escasso (FERREIRA; ARCIFA; DOMINGOS, 2018).

Após a obtenção dos neonatos (item 6.2.2), os mesmos foram transferidos para frascos de 140 mL contendo água do lago filtrada + alimento (a alga *D. spinosus*). Os tratamentos de cada experimento foram (4 réplicas cada): **a.** controle com 10 neonatos de *D. gessneri*; **b.** controle com 10 neonatos de *D. birgei*; **c.** culturas compartilhadas com 5 neonatos de cada espécie.

O meio foi trocado diariamente (água do lago + alimento) e todos os indivíduos sobreviventes foram contados, bem como o número de neonatos produzidos. Os adultos sobreviventes foram transferidos para novos frascos contendo um novo meio. O experimento foi interrompido após a morte de todos os indivíduos. O experimento foi mantido sob as mesmas condições de luz e temperatura dos cultivos (6.2.2).

Os parâmetros de história de vida analisados, como sobrevivência (l_x), reprodução (b_x), taxa reprodutiva bruta (Grr), taxa reprodutiva líquida (R_0), tempo de geração (G), e taxa de crescimento populacional (r) estão detalhados no Experimento 1 (item 6.2.3).

6.2.6 Experimento 4: Influência da competição por *D. spinosus* sobre a história de vida de *C. richardi*, *D. gessneri* e *D. birgei*

Os cladóceros selecionados para esse experimento foram *C. richardi*, *D. gessneri* e *D. birgei*, coexistentes principalmente na zona litorânea do LMA. O experimento teve início em 08 de junho de 2016 e durou 21 dias. O alimento utilizado foi a alga de laboratório *D. spinosus*, em concentração de 0,15 mg C. L⁻¹. A escolha dessa concentração de alimento teve como objetivo testar a competição em concentrações mais baixas, próximas ao limiar incipiente encontrado por Bunioto e Arcifa (2007) para *C. richardi* e *D. gessneri* (entre 0,1 e 0,2 mg C. L⁻¹), além de ser uma tentativa de encontrar o limiar incipiente de *D. birgei*, que apresentou altas taxas reprodutivas cultivadas em 0,25 mg C. L⁻¹ (Experimento anterior).

O desenho experimental, bem como as condições de luz e temperatura foram os mesmos descritos no Experimento 1 (item 6.2.3). Os tratamentos foram (3 réplicas cada): **a.** controle com 10 neonatos de *C. richardi*; **b.** controle com 10 neonatos de *D. gessneri*; **c.**

controle com 10 neonatos de *D. birgei*; **d.** culturas compartilhadas com 5 neonatos de cada espécie (*C. richardi* e *D. birgei*); **e.** culturas compartilhadas com 5 neonatos de cada espécie (*D. gessneri* e *D. birgei*). Os parâmetros de história de vida analisados foram os mesmos mencionados nos experimentos anteriores, detalhado no Experimento 1.

Análise dos dados

Para as análises estatísticas dos dados obtidos nos experimentos foi aplicada ANOVA, com teste Fisher *post-hoc*, de acordo com os pressupostos alcançados pelos dados. As análises foram realizadas por meio do software STATISTICA 8.0 – StatSoft. O nível de significância adotado foi $p < 0,05$.

6.3 RESULTADOS

6.3.1 Experimento 1: Influência da competição por séston limnético sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. gessneri*

As curvas de sobrevivência em idade-específica de *C. richardi*, crescendo no controle (Cr-) e junto a *D. gessneri* (Cr+), mostraram mortalidade constante ao longo da vida, com mortalidade mais acentuada no primeiro caso (Fig. 1a e 1b, respectivamente). *D. gessneri*, por sua vez, apresentou maior mortalidade no início do experimento, afetando os indivíduos mais jovens, em ambos os tratamentos, Dg- e Dg+, com mortalidade de adultos aumentada a partir do 17º dia no segundo caso (Fig. 1c e 1d, respectivamente).

Figura 1 - Curvas de sobrevivência em idade específica (lx) das espécies *C. richardi* (a, b) e *D. gessneri* (c, d), cultivadas em séston natural, na ausência (Cr-, Dg-) e presença (Cr+, Dg+) uma da outra. Barras indicam o erro padrão da média baseado nas 4 réplicas.

Curvas de fecundidade em idade-específica mostraram que a idade na primeira reprodução adiantou um dia nos tratamentos compartilhados, para ambas, *C. richardi* (Fig. 2a e 2b, respectivamente) e *D. gessneri* (Fig. 2c e 2d, respectivamente) em relação aos seus respectivos controles. *C. richardi* teve sua primeira ninhada no 5º e 4º dia em Cr- e Cr+, respectivamente, enquanto a primeira ninhada de *D. gessneri* foi registrada no 7º e 6º dia, em Dg- e Dg+, respectivamente. O período reprodutivo durou mais de 20 dias para *C. richardi*, em ambos os tratamentos, enquanto para *D. gessneri*, foi estendido no controle (17 dias) em comparação ao tratamento com *C. richardi* (9 dias). Picos diários de produção de neonatos ocorrendo ao longo do período reprodutivo para *C. richardi* e *D. gessneri* foram mais altos

para a primeira espécie, que tem tamanho menor (~ 10 descendentes.fêmea⁻¹.dia⁻¹) e mais baixos para a maior espécie (~ 4 descendentes.fêmea⁻¹.dia⁻¹).

Figura 2 - Curvas de fecundidade em idade específica (bx) das espécies *C. richardi* (a, b) e *D. gessneri* (c, d), cultivadas em séston natural da zona limnética, na ausência (Cr-, Dg-) e presença (Cr+, Dg+) uma da outra. Barras indicam o erro padrão da média baseado nas 4 réplicas.

Análise de variância (ANOVA) dos parâmetros de tabela de vida calculados com base na sobrevivência (lx) e reprodução (bx) de *C. richardi* e *D. gessneri* cultivadas com séston natural da zona limnética apontou diferenças significativas entre os tratamentos, Cr-, Cr+, Dg- e Dg+ para a maioria dos parâmetros (Tabela 1).

Tabela 1. Análise de variância (ANOVA) para parâmetros de tabela de vida dos cladóceros *C. richardi* e *D. gessneri*, cultivados com séston natural da zona limnética do LMA. * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$, ns = não significante ($p > 0,05$).

Fonte de Variação	DF	SS	MS	F
Tempo de vida médio (d)				
Tratamentos	3	179,250	59,750	4,3063*
Erro	12	166,500	13,875	
Taxa bruta (Gr)				
Tratamentos	3	40738,30	13579,43	4,06829*
Erro	12	40054,81	3337,90	
Taxa líquida (R₀)				
Tratamentos	3	10006,06	3335,35	5,76158**
Erro	12	6949,75	578,90	
Tempo de Geração (G)				
Tratamentos	3	17,762	5,921	1,2197 ns
Erro	12	58,251	4,854	
Taxa de crescimento (r)				
Tratamentos	3	0,390650	0,130217	42,8697***
Erro	12	0,036450	0,003038	
Esforço reprodutivo				
Tratamentos	3	24,67629	8,22543	8,03252 ns
Erro	12	12,28820	1,02402	

Diferença entre os valores de cada parâmetro de tabela de vida de *C. richardi* e *D. gessneri* obtidos nos diferentes tratamentos, na ausência (Cr-, Dg-) e presença (Cr+, Dg+) uma da outra, está detalhada na Tabela 2. *C. richardi* não apresentou diferença entre os parâmetros de tabela de vida obtidos no controle e em associação com *D. gessneri*. Ao contrário, embora não significativo, a espécie apresentou um aumento nas taxas reprodutivas, bruta (5%) e líquida (29%), taxa de crescimento populacional (20%) e esforço reprodutivo (25%), na presença da maior espécie, em relação ao controle. Por outro lado, a presença de *C. richardi* causou redução significativa no tempo médio de vida (40%) e na taxa reprodutiva bruta (55%) de *D. gessneri* (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,004$ e $0,05$, respectivamente), mas não houve diferença entre outros parâmetros.

Nos controles, a taxa reprodutiva bruta de *C. richardi* superou a taxa obtida por *D. gessneri* (100 e 25 descendentes. fêmea⁻¹.tempo de vida⁻¹, respectivamente), sendo a diferença significativa (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,03$). O mesmo ocorreu para taxa reprodutiva líquida, chegando a 40 e 4 descendentes. fêmea⁻¹.tempo de vida⁻¹ em Cr- e Dg-, respectivamente (teste

Fisher *post hoc*, $p = 0,04$). Taxa de crescimento populacional e esforço reprodutivo também foram significativamente maiores para *C. richardi* do que para *D. gessneri*, nos controles (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,000$ e $0,01$, respectivamente).

Tabela 2 - Parâmetros de história de vida (tempo médio de vida (d), Grr - taxa reprodutiva bruta (descendentes.fêmea⁻¹.tempo de vida⁻¹), R₀ - taxa reprodutiva líquida (descendentes.fêmea⁻¹.tempo de vida⁻¹), G - tempo de geração (d), r - taxa de crescimento populacional e esforço reprodutivo (R₀ / período reprodutivo) de *C. richardi* e *D. gessneri*, cultivadas sozinhas (Cr- e Dg-) e em associação uma com a outra (Cr+ e Dg+). * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$; ns: não significante ($p > 0,05$).

sp.	Tempo de vida	Taxa reprodutiva bruta	Taxa reprodutiva líquida	Tempo de geração	Taxa de crescimento populacional	Esforço reprodutivo
Cr-	23±2,7	113,2±38,0	43,5±18,3	12,8±1,0	0,4±0,0	2,4±0,4
Cr+	23±2,1	119,1±42,4	60,9±21,1	12,6±1,6	0,5±0,0	3,2±0,9
	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Dg-	21±1,4	24,8±4,5	4,3±1,1	11,9±0,6	0,1±0,0	0,3±0,0
Dg+	15±0,3	11,1±3,4	3,2±1,2	10,1±0,8	0,1±0,0	0,4±0,1
	**	*	ns	ns	ns	ns
Cr-	23±2,7	113,2±38,0	43,5±18,3	12,8±1,0	0,4±0,0	2,4±0,4
Dg-	21±1,4	24,8±4,5	4,3±1,1	11,9±0,6	0,1±0,0	0,3±0,0
	ns	*	*	ns	***	**

Avaliação dos parâmetros físicos, químicos, carbono algal e composição do fitoplâncton no Lago Monte Alegre durante o experimento

Perfis dos parâmetros físicos, químicos e concentração de carbono algal obtidos no lago durante o início, meio e fim do experimento estão apresentados na Tabela 3. No período avaliado (estação quente-chuvosa), temperaturas um pouco mais elevadas foram registradas na superfície, quando a diferença de temperatura entre a superfície e 3,5 m foi de aproximadamente 1 °C. Concentrações mais altas de oxigênio dissolvido foram registradas na superfície e mais baixas na profundidade de 3,5 m, mas ocorrência de anoxia no fundo do lago não foi analisada. De forma semelhante, valores mais baixos de pH também ocorreram em 3,5 m em relação à superfície. Valores de condutividade elétrica não apresentaram grandes variações entre as camadas amostradas, nem ao longo do experimento, assim como ocorreu nas concentrações de carbono algal, que se mantiveram em torno de 1 mg C. L⁻¹.

Tabela 3 - Valores de temperatura, oxigênio dissolvido, pH e condutividade na superfície e a 3,5 m; e de carbono algal na coluna d'água, registrados no Lago Monte Alegre durante o período experimental.

Parâmetros	Profundidade	Início	Meio	Fim
Temperatura (°C)	Superfície	28,60	27,60	28,20
	3,5 m	27,40	26,40	27,10
Oxigênio dissolvido (mg/L)	Superfície	5,80	10,82	12,60
	3,5 m	2,17	8,50	5,70
pH	Superfície	7,06	6,03	7,02
	3,5 m	5,40	5,90	6,42
Condutividade (µS/cm)	Superfície	63,70	65,10	64,70
	3,5 m	65,90	63,30	65,10
Carbono algal (mg C. L ⁻¹)	Coluna d'água	1,00	1,10	1,29

Durante o experimento, frações do nanoplâncton ($\leq 20 \mu\text{m}$) superaram frações do microplâncton ($> 20\mu\text{m}$), dominando numericamente a comunidade fitoplanctônica (Fig. 3a). Ao todo 121 táxons, pertencentes a 9 classes, foram identificados, sendo eles (em ordem decrescente de abundância): Chlorophyceae (50 táxons), Cyanobacteria (16 táxons), Zygnemaphyceae (20 táxons), Euglenophyceae (10 táxons), Bacillariophyceae (7 táxons), Cryptophyceae (7 táxons), Chrysophyceae (5 táxons), Dinophyceae (4 táxons) e Xanthophyceae (2 táxons), Fig. 3b.

Figura 3 - Composição (a) e tamanho (b) do fitoplâncton na zona limnética do Lago Monte Alegre durante o experimento. Dados são expressos como porcentagem da densidade de algas.

6.3.2 Experimento 2: Influência da competição por séston litorâneo sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. birgei*

Curvas de sobrevivência em idade específica de *C. richardi* mostraram uma tendência ao aumento da sobrevivência de indivíduos mais jovens em ambos os tratamentos, declinando inicialmente no controle (Cr-), a partir do 5º dia, mas só a partir do 10º dia em Cr+ (Fig. 4a e 4b, respectivamente). De forma semelhante, *D. birgei* também teve maior sobrevivência de suas formas mais jovens, mas viveu melhor sozinha, com sobrevivência aumentada em Db- em relação à Db+, durante a maior parte do período experimental (Fig. 4c e 4d, respectivamente).

Figura 4 - Curvas de sobrevivência em idade específica (lx) das espécies *C. richardi* (a, b) e *D. birgei* (c, d), cultivadas em séston natural da zona litorânea, na ausência (Cr-, Db-) e presença (Cr+, Db+) uma da outra. Barras indicam o erro padrão da média baseado nas 4 réplicas.

Curvas de fecundidade em idade específica de *C. richardi* mostraram que a idade da primeira reprodução (4º dia) e período reprodutivo (13 dias) não diferiram entre os tratamentos Cr- e Cr+ (Fig. 5a e 5b, respectivamente). Perfil semelhante foi observado para *D. birgei*, que teve sua primeira ninhada no 3º dia, com a reprodução se estendendo ao longo de 18 dias, em Db- e Db+ (Fig. 5c e 5d, respectivamente). Picos de produção diária indicaram maior número de neonatos por fêmea nos tratamentos compartilhados, Cr+ e Db+ (8 e 7 descendentes.fêmea⁻¹.dia⁻¹, respectivamente) em relação aos seus respectivos controles, Cr- e Db- (5 e 6 descendentes.fêmea⁻¹.dia⁻¹, respectivamente).

Figura 5 - Curvas de fecundidade em idade específica (bx) das espécies *C. richardi* (a, b) e *D. birgei* (c, d), cultivadas em séston natural da zona litorânea, na ausência (Cr-, Db-) e presença (Cr+, Db+) uma da outra. Barras indicam o erro padrão da média baseado nas 4 réplicas.

Análise de variância (ANOVA) apontou diferenças significativa entre os parâmetros de tabela de vida calculados com base na sobrevivência (lx) e reprodução (bx) de *C. richardi* (Cr-, Cr+) e *D. birgei* (Db- e Db+), cultivadas com séston natural da zona litorânea do LMA (Tabela 4).

Tabela 4 - Análise de variância (ANOVA) para parâmetros de tabela de vida dos cladóceros *C. richardi* e *D. birgei* cultivados com séston natural da zona litorânea do LMA. * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$, ns = não significativa ($p > 0,05$).

Fonte de Variação	DF	SS	MS	F
Tempo de vida médio (d)				
Tratamentos	3	96,750	32,250	3,4248*
Erro	12	113,000	9,417	
Taxa bruta (Gr)				
Tratamentos	3	1042,33	347,44	4,1486*
Erro	12	1004,99	83,75	
Taxa líquida (R₀)				
Tratamentos	3	254,480	84,827	3,2879*
Erro	12	309,600	25,800	
Tempo de Geração (G)				
Tratamentos	3	18,295	6,098	7,855**
Erro	12	9,316	0,776	
Taxa de crescimento (r)				
Tratamentos	3	0,022034	0,007345	1,8495 ns
Erro	12	0,047654	0,003971	
Esforço reprodutivo				
Tratamentos	3	5,72703	1,90901	10,9692***
Erro	12	2,08841	0,17403	

Diferença entre os valores de cada parâmetro de tabela de vida de *C. richardi* e *D. birgei* obtidos nos diferentes tratamentos, na ausência (Cr-, Db-) e presença (Cr+, Db+) uma da outra, está detalhada na Tabela 5. Em geral, as variáveis de história de vida de *C. richardi* e *D. birgei* não foram afetadas pela presença uma da outra. Ao contrário, houve aumento nos valores dos parâmetros obtidos em Cr+, comparado a Cr-, quanto ao tempo de vida (6%), tempo de geração (1,4%), taxa de crescimento populacional (20%), taxa reprodutiva bruta (13%), taxa reprodutiva líquida (37%), e esforço reprodutivo (30%), significativos apenas para os dois últimos parâmetros (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,02$ e $0,01$, respectivamente). Apesar do aumento nos valores de alguns parâmetros obtidos em Db+ em relação a Db-,

como taxa reprodutiva bruta (9,6%), taxa reprodutiva líquida (2%) e taxa de crescimento populacional (20%), nenhuma diferença foi significativa.

Diferenças também foram observadas entre as espécies nos controles (Cr- e Db-), com melhor performance de *D. birgei* quanto aos parâmetros: tempo médio de vida (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,01$), taxa reprodutiva líquida (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,02$), taxa reprodutiva bruta (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,03$) e tempo de geração (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,003$).

Tabela 5 - Parâmetros de história de vida (tempo médio de vida (d), Grr - taxa reprodutiva bruta (descendentes.fêmea⁻¹.tempo de vida⁻¹), R₀ - taxa reprodutiva líquida (descendentes.fêmea⁻¹.tempo de vida⁻¹), G - tempo de geração (d), r - taxa de crescimento populacional e esforço reprodutivo (taxa reprodutiva líquida/período reprodutivo)) de *C. richardi* e *D. birgei*, cultivadas sozinhas (Cr- e Db-) e em associação uma com a outra (Cr+ e Db+). * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$; ns: não significativo ($p > 0,05$).

Espécies	Tempo de Vida	Taxa Reprodutiva Bruta	Taxa Reprodutiva Líquida	Tempo de Geração	Taxa de Crescimento Populacional	Esforço Reprodutivo
Cr-	15,0±1,4	26,0±2,2	16,0±1,5	7,0±0,1	0,4±0,01	2,1±0,3
Cr+	16,0±1,6 ns	30,0±1,7 ns	25,3±2,5 *	7,1±0,1 ns	0,5±0,02 ns	3,0±0,2 **
Db-	21,0±0,2	41,4±2,4	25,4±2,5	9,2±0,2	0,4±0,02	1,6±0,1
Db+	19,0±0,9 ns	45,8±5,2 ns	25,9±2,0 ns	9,2±0,5 ns	0,5±0,04 ns	1,5±0,1 ns
Cr-	15,0±1,4	26,0±2,2	16,0±1,5	7,0±0,1	0,4±0,01	2,1±0,3
Db-	21,0±0,2 **	41,4±2,4 *	25,4±2,5 *	9,2±0,2 **	0,4±0,02 ns	1,6±0,1 ns

Avaliação dos parâmetros físicos, químicos, carbono algal e composição do fitoplâncton no Lago Monte Alegre durante o período de experimento

Perfis dos fatores físicos, químicos e concentração de carbono algal na zona litorânea do lago estão apresentados na Tabela 6. Os valores obtidos em cada parâmetro variaram pouco entre superfície e 1 m. Queda nos valores de pH foi registrada na penúltima semana de experimento, não sendo medido na última semana devido a problemas no peagâmetro. Valores de turbidez não foram elevados e variaram de 7,3 a 8,1 NTU, indicando quantidade

de matéria em suspensão relativamente baixa nesta zona. Concentrações de carbono também não variaram durante o experimento, mantendo-se próximo a 1 mg C. L⁻¹.

Tabela 6 - Valores de temperatura, oxigênio dissolvido, pH e condutividade na superfície e a 1 m; e de turbidez e carbono algal na coluna d'água, registrados no Lago Monte Alegre, durante o período experimental.

Parâmetros	Profundidade	Início	Meio	Fim
Temperatura (°C)	Superfície	20,7	20,3	20,1
	1 m	20,7	20,3	20,1
Oxigênio dissolvido (mg. L ⁻¹)	Superfície	10,5	9,5	10,4
	1 m	10,5	9,4	9,8
pH	Superfície	6,4	4,8	---
	1 m	6,4	4,6	---
Condutividade (µS.cm ⁻¹)	Superfície	54,0	55,0	54,6
	1 m	54,0	55,0	56,5
Turbidez (NTU)	Coluna d'água (0 a 1 m)	7,3	7,4	7,6
Carbono algal (mg C. L ⁻¹)	Coluna d'água (0 a 1 m)	0,96	0,96	1,00

O nanoplâncton ($\leq 20 \mu\text{m}$) mais uma vez dominou o fitoplâncton em termos de densidade, superando o microplâncton ($> 20\mu\text{m}$) durante o experimento (Fig. 6a). Ao todo, 102 táxons foram identificados na zona litorânea, pertencentes a 9 classes: Chlorophyceae (42 táxons), Cyanobacteria (15 táxons), Zygnemaphyceae (11 táxons), Bacillariophyceae (9 táxons), Euglenophyceae (9 táxons), Cryptophyceae (6 táxons), Chrysophyceae (4 táxons), Dinophyceae (4 táxons) e Xanthophyceae (2 táxons), sendo as 3 primeiras classes as mais abundantes (Fig. 6b).

Figura 6 - Composição (a) e tamanho (b) do fitoplâncton na zona litorânea do Lago Monte Alegre durante o experimento. Dados são expressos como porcentagem da densidade de algas.

6.3.3 Experimento 3: Influência da competição por *D. spinosus* sobre a história de vida de *D. gessneri* e *D. birgei*.

O perfil de sobrevivência de *D. gessneri* indicou mortalidade constante ao longo da vida em ambos os tratamentos (Dg- e Dg+), mas com maior mortalidade de jovens em Dg+, (Fig. 7a e 7b, respectivamente). *D. birgei*, por sua vez, apresentou perfil de sobrevivência semelhante entre ambos os tratamentos (Db- e Db+), com as curvas indicando mortalidade constante ao longo do experimento, embora a sobrevivência de adultos, no controle, tenha sido maior (Fig. 7c e 7d, respectivamente).

Figura 7 - Curvas de sobrevivência em idade específica (lx) das espécies *D. gessneri* (a, b) e *D. birgei* (c, d), cultivadas com *D. spinosus*, em concentração de 0,25 mg C. L⁻¹, na ausência (Dg-, Db-) e presença (Dg+, Db+) uma da outra. Barras indicam o erro padrão da média baseado nas 4 réplicas.

Curvas de fecundidade em idade específica foram semelhantes entre os tratamentos controle e compartilhado, para ambas, *D. gessneri* (Fig. 8a e 8b) e *D. birgei* (Fig. 8c e 8d). A primeira ninhada de *D. gessneri* ocorreu no 5º dia de experimento, mas a reprodução ficou limitada a um período de 15 dias, enquanto em *D. birgei* os primeiros neonatos foram registrados no 4º dia, com a reprodução estendendo-se por quase todo o período experimental (~ 30 dias). *D. gessneri* produziu suas maiores ninhadas no tratamento compartilhado (Dg+) comparado ao seu controle (Dg-), com picos de 4 e 2 descendentes.fêmea⁻¹.dia⁻¹, respectivamente. O tamanho máximo das ninhadas produzidas por *D. birgei* não ultrapassou 5 descendentes.fêmea⁻¹.dia⁻¹, semelhante entre os tratamentos Db- e Db+.

Figura 8 - Curvas de fecundidade em idade específica (bx) das espécies *D. gessneri* (a, b) e *D. birgei* (c, d), cultivadas com *D. spinosus*, em concentração de $0,25 \text{ mg C. L}^{-1}$, na ausência (Dg-, Db-) e presença (Dg+, Db+) uma da outra. Barras indicam o erro padrão da média baseado nas 4 réplicas.

Análise de variância (ANOVA) dos parâmetros de tabela de vida calculados com base na sobrevivência (lx) e reprodução (bx) de *D. gessneri* e *D. birgei*, cultivadas com $0,25 \text{ mg C. L}^{-1}$ de *D. spinosus*, mostrou que houve diferenças significativas entre os tratamentos Dg-, Dg+, Db- e Db+, para todos os parâmetros (Tabela 7).

Tabela 7 - Análise de variância (ANOVA) para parâmetros de tabela de vida dos cladóceros (*D. gessneri* e *D. birgei*) cultivados com a alga de laboratório *D. spinosus*. * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$, ns = não significante ($p > 0,05$).

Fonte de Variação	DF	SS	MS	F
Tempo de vida médio (d)				
Tratamentos	3	393,69	131,23	5,4443**
Erro	12	289,25	24,10	
Taxa bruta (Gr)				
Tratamentos	3	13054,85	4351,62	17,2866***
Erro	12	3020,80	251,73	
Taxa líquida (R₀)				
Tratamentos	3	2057,185	685,728	15,6012***
Erro	12	527,443	43,954	
Tempo de Geração (G)				
Tratamentos	3	76,509	25,503	8,3058**
Erro	12	36,846	3,071	
Taxa de crescimento (r)				
Tratamentos	3	0,128240	0,042747	20,2481***
Erro	12	0,025334	0,002111	
Esforço reprodutivo				
Tratamentos	3	1,65039	0,55013	4,2721*
Erro	12	1,54527	0,12877	

Valores dos parâmetros de tabela de vida de *D. gessneri* e *D. birgei*, obtidos durante o experimento estão detalhados na Tabela 8. O tempo médio de vida de *D. gessneri* foi significativamente reduzido na presença de *D. birgei* (29%) comparado ao controle (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,04$). Apesar de não significativos, a espécie apresentou aumento nos valores de alguns parâmetros no tratamento Dg+ em relação a Dg-, como taxa reprodutiva bruta (22%), taxa reprodutiva líquida (33%) e esforço reprodutivo (44%).

D. birgei, por sua vez, não teve a sobrevivência afetada por *D. gessneri*, mas outros parâmetros foram significativamente reduzidos na presença da suposta concorrente (Db+) em relação ao controle (Db-), como taxa reprodutiva bruta (35%), líquida (30%), e tempo de geração (26%), (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,02$; 0,05 e 0,01, respectivamente).

Houve diferença entre os controles (Dg- e Db-), sendo *D. birgei* a espécie que alcançou valores mais elevados em comparação com *D. gessneri*, quanto à taxa reprodutiva bruta (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,000$), taxa reprodutiva líquida (teste Fisher *post hoc*, $p =$

0,000), tempo de geração (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,002$), taxa de crescimento populacional (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,000$) e esforço reprodutivo (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,003$).

Tabela 8 - Parâmetros de tabela de vida (tempo médio de vida (dia), Grr - taxa reprodutiva bruta (descendentes.fêmea⁻¹.tempo de vida⁻¹), R₀ - taxa reprodutiva líquida (descendentes.fêmea⁻¹.tempo de vida⁻¹), G - tempo de geração (dia), r - taxa de crescimento populacional e esforço reprodutivo (taxa reprodutiva líquida/período reprodutivo)) de *D. gessneri* e *D. birgei*, cultivadas sozinhas (Dg- e Db-), em associação uma com a outra (Dg+ e Db+). * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$; ns: não significante ($p > 0,05$).

Espécies	Média do Tempo de Vida	Taxa Reprodutiva Bruta	Taxa Reprodutiva Líquida	Tempo de Geração	Taxa de Crescimento Populacional	Esforço Reprodutivo
Dg-	28,0±0,9	17,1±2,1	6,5±1,3	10,9±0,6	0,2±0,01	0,5±0,1
Dg+	20,0±3,3 *	22±7,6 ns	9,2±5,1 ns	9,8±1,0 ns	0,2±0,04 ns	0,9±0,2 ns
Db-	34±1,3	87,7±7,5	34,4±1,3	15,6±0,5	0,4±0,01	1,1±0,0
Db+	27±2,6 ns	56,9±9,9 *	24,2±4,5 *	11,6±0,9 **	0,4±0,01 ns	1,4±0,2 ns
Dg-	28,0±0,9	17,1±2,1	6,5±1,3	10,9±0,6	0,2±0,01	0,5±0,1
Db-	34,0±1,3 ns	87,7±7,5 ***	34,4±1,3 ***	15,6±0,5 **	0,4±0,01 ***	1,1±0,0 *

6.3.4 Experimento 4: Influência da competição por *D. spinosus* sobre a história de vida de *C. richardi*, *D. gessneri* e *D. birgei*

Curvas de sobrevivência em idade específica das espécies *C. richardi*, *D. gessneri* e *D. birgei*, cultivadas sozinhas (Cr-, Db-, Dg-, respectivamente) e na presença uma da outra (Cr+Dg, Cr+Db; Dg+Cr, Dg+Db; e Db+Cr, Db+Dg, respectivamente) estão apresentadas na Figura 9. Perfis de sobrevivência de *C. richardi* foram semelhantes entre os tratamentos, Cr-, Cr+Db e Cr+Dg, com baixa mortalidade até o 14º dia de experimento, aumentando a partir desse período, e, conseqüentemente, afetando indivíduos mais velhos (Fig. 9a, 9b e 9c, respectivamente). *D. gessneri* apresentou maior mortalidade de indivíduos jovens, em Dg- e Dg+Db (Fig. 9d e 9f, respectivamente), e mortalidade foi constante ao longo do tempo em Dg+Cr (Fig. 9e). *D. birgei* foi outra espécie que também apresentou curvas de sobrevivência semelhantes entre os tratamentos Db-, Db+Cr, Db+Dg (Fig. 9g, 9h, 9i, respectivamente), e,

apesar da mortalidade acentuada de jovens no início do experimento (1º - 3º dia), as curvas de sobrevivência apontaram mortalidade constante após esse período, mais acentuada em Db+Dg (Fig. 9i).

Figura 9 - Curvas de sobrevivência em idade específica (lx) das espécies *C. richardi* (a, b, c), *D. gessneri* (d, e, f) e *D. birgei* (g, h, i) cultivadas com a alga *D. spinosus*, em concentração de 0,15 mg C. L⁻¹, na ausência (Cr-, Db-, Dg-) e presença uma da outra (Cr+Dg e Cr+Db; Db+Cr e Db+Dg; Dg+Cr, Dg+Db). Barras indicam o erro padrão da média baseado nas 3 réplicas.

Curvas de fecundidade em idade específica mostraram que a reprodução de *C. richardi* ficou limitada nos tratamentos, Cr- e Cr+Db, com a primeira ninhada ocorrendo no 6º dia (Fig. 10a e 10b, respectivamente) e não ocorreu no tratamento com *D. gessneri* (Cr+Dg), que, por sua vez, não reproduziu em nenhum dos tratamentos. *D. birgei* foi a única espécie que apresentou reprodução prolongada em todos os tratamentos, com duração maior do que 15 dias em Db- e Db+Cr (Fig. 10c e 10d, respectivamente) e de aproximadamente 10 dias em Db+Dg (Fig. 10e). A idade na primeira reprodução de *D. birgei* atrasou um dia (6º dia) na presença de *D. gessneri* (Dg+Dg), em relação a Db- e Db+Cr (5º dia).

Figura 10 - Curvas de fecundidade em idade específica (bx) das espécies *C. richardi* (a, b) e *D. birgei* (c, d, e) cultivadas com a alga *D. spinosus*, na ausência (Cr-, Db-) e presença uma da outra (Cr+Dg e Cr+Db; Db+Cr e Db+Dg). Barras indicam o erro padrão da média baseado nas 3 réplicas.

Análise de variância (ANOVA) dos parâmetros de tabela de vida obtidos para as espécies *C. richardi*, *D. gessneri* e *D. birgei* estão apresentados na tabela 9. Para a análise de variância, apenas o parâmetro de sobrevivência, tempo médio de vida, foi calculado considerando os tratamentos de todas as espécies (Cr-, Cr+Dg, Cr+Db; Dg-, Dg+Cr, Dg+Db, e

Db-, Db+Cr, Db+Dg). Para os demais parâmetros, apenas os tratamentos de *D. birgei* foram considerados, devido à ausência de dados reprodutivos das demais espécies.

Tabela 9 - Análise de variância (ANOVA) para parâmetros de tabela de vida dos cladóceros *C. richardi*, *D. gessneri* e *D. birgei* cultivados com a alga de laboratório *D. spinosus*. * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$, ns = não significante ($p > 0,05$).

Fonte de Variação	DF	SS	MS	F
Tempo de vida médio (d)				
Tratamentos	8	107,333	13,417	2,209*
Erro	18	109,333	6,074	
Taxa bruta (Gr)				
Tratamentos	2	701,862	350,931	315926***
Erro	6	66,648	11,108	
Taxa líquida (R₀)				
Tratamentos	2	292,4822	146,2411	9,75013*
Erro	6	89,9933	17,9989	
Tempo de Geração (G)				
Tratamentos	2	24,259	12,130	12,498**
Erro	6	5,823	0,971	
Taxa de crescimento (r)				
Tratamentos	2	0,022956	0,011478	15,6515**
Erro	6	0,04400	0,000733	
Esforço reprodutivo				
Tratamentos	2	0,572694	0,286347	8,60628*
Erro	6	0,199631	0,033272	

Parâmetros de tabela de vida de *C. richardi*, *D. gessneri* e *D. birgei*, cultivadas sozinhas e em associação umas com as outras estão apresentados na Tabela 10. Nem *C. richardi*, nem *D. gessneri* tiveram a sobrevivência (tempo médio de vida) influenciada pela presença uma da outra, ou por *D. birgei*. Devido ao mau desempenho reprodutivo de *C. richardi* e *D. gessneri*, parâmetros reprodutivos não puderam ser avaliados.

D. birgei, por sua vez, teve o tempo médio de vida significativamente reduzido em 33% na presença de *D. gessneri* comparado ao controle (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,02$), mas não foi afetada por *C. richardi*. A espécie foi a única a reproduzir nessa concentração de alimento, apesar da redução significativa das taxas reprodutivas obtidas na presença de *C. richardi* e *D. gessneri*, quanto à taxa reprodutiva bruta (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,004$ e 0,000, respectivamente), taxa reprodutiva líquida (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,04$ e 0,03,

respectivamente), e taxa de crescimento (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,04$ e $0,01$, respectivamente). Outros parâmetros, como tempo de geração e esforço reprodutivo foram negativamente afetados pela presença de *C. richardi* (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,02$ e $0,04$, respectivamente) e *D. gessneri* (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,01$ e $0,03$, respectivamente).

Tabela 10 - Parâmetros de tabela de vida (tempo médio de vida (dia), Grr - taxa reprodutiva bruta (descendentes.fêmea⁻¹.tempo de vida⁻¹), R₀ - taxa reprodutiva líquida (descendentes.fêmea⁻¹.tempo de vida⁻¹), G - tempo de geração (dia), r - taxa de crescimento populacional e esforço reprodutivo (R₀/período reprodutivo)) de *C. richardi*, *D. gessneri* e *D. birgei*, sozinhas (Cr-, Dg- e Db-), em associação uma com a outra (Cr+Dg, Cr+Db; Dg+Cr, Dg+Db e Db+Cr, Db+Dg). * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$; ns: não significante ($p > 0,05$).

Espécies	Média do Tempo de Vida	Taxa Reprodutiva Bruta	Taxa Reprodutiva Líquida	Tempo de Geração	Taxa de Crescimento Populacional	Esforço Reprodutivo
Cr-	21±0,33	-	-	-	-	-
Cr+Dg	20±0,30 ns	-	-	-	-	-
Cr-	21±0,33	-	-	-	-	-
Cr+Db	19±0,88 ns	-	-	-	-	-
Dg-	18±1,0	-	-	-	-	-
Dg+Cr	17±3,33 ns	-	-	-	-	-
Dg-	18±1,0	-	-	-	-	-
Dg+Db	17±0,67 ns	-	-	-	-	-
Db-	21±0,33	31±1,18	16,3±3,8	13±0,46	0,26±0,02	0,8±0,18
Db+Cr	19±1,20 ns	11,6±2,65 ***	5,1±0,06 *	9,85±0,6 *	0,19±0,01 *	0,3±0,01 *
Db-	21±0,33	31±1,18	16,3±3,8	13±0,46	0,26±0,02	0,8±0,18
Db+Dg	14±1,76 *	13,1±0,57 ***	3,5±0,73 *	9,32±0,5 **	0,13±0,01 **	0,23±0,03 *

6.4 DISCUSSÃO

6.4.1 Experimento 1: Influência da competição por séston limnético sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. gessneri*

Perfis de sobrevivência de *C. richardi* e *D. gessneri* podem ser classificados como tipo II e III, respectivamente. Segundo a classificação, em populações com sobrevivência do tipo II, a mortalidade independe da idade, enquanto no tipo III, poucos organismos conseguem passar pelo estágio mais vulnerável, logo após o nascimento (GOTELLI, 2009). Segundo Gotelli (2009), a vantagem para os organismos que apresentam um perfil de sobrevivência do tipo III é que aqueles indivíduos que conseguem passar pelo estágio mais vulnerável, tendem a aumentar suas chances de sobrevivência nos estágios posteriores. Contudo, a sobrevivência de uma população pode mudar drasticamente de um ambiente para outro, ou no mesmo ambiente, influenciada por fatores bióticos, abióticos, competição e temperatura (RAUSCHERT, 2010). Rauschert (2010) ressalta que o perfil de sobrevivência não é uma propriedade específica da espécie, uma vez que é dependente do tempo e do local onde está inserida.

O aumento da mortalidade de *D. gessneri* no início do experimento, atingindo os estágios mais jovens, indica maior vulnerabilidade da espécie ao declínio inicial de recursos, em relação à espécie menor, *C. richardi*. O resultado aqui apresentado está de acordo com diversos estudos que reportam a maior sensibilidade de jovens à medida que o tamanho corpóreo da espécie aumenta (NEILL, 1975; LYNCH, 1978; ROMANOVSKY, 1984; ROMANOVSKY; FENIOVA, 1985). Em estudo realizado anteriormente no lago, *D. gessneri* também já havia mostrado maior sensibilidade de suas formas jovens, quanto à deficiência alimentar, que resultou em menores taxas de crescimento juvenil, comparada a *C. richardi* (BUNIOTO; ARCIFA, 2007). Além disso, a espécie teve baixo crescimento no séston do lago, apesar da quantidade e qualidade de algas comestíveis serem favoráveis ao crescimento dos cladóceros (principalmente no verão), nos experimentos de Ferrão-Filho, Arcifa e Fileto (2003). As baixas taxas reprodutivas de *D. gessneri* cultivadas no séston, no presente estudo, concordam com os resultados de Ferrão-Filho, Arcifa e Fileto (2003). Em estudo mais recente, *D. gessneri* teve tanto a sobrevivência, quanto as taxas de crescimento

afetadas pela quantidade de alimento, antes mesmo de ser suprimida competitivamente por *C. richardi* (FERREIRA; ARCIFA; DOMINGOS, 2018).

A mortalidade de jovens de *D. gessneri*, no início deste experimento, em qualquer um dos tratamentos, indica que a espécie é tão influenciada por si mesma, quanto por *C. richardi*. Segundo Allan (1973), em casos em que a oferta de alimento para uma espécie é reduzida, por mudanças em sua própria densidade, mais do que pela densidade de um competidor, elas poderão coexistir. O autor acrescenta que, para que duas espécies competidoras alcancem coexistência estável, cada espécie precisa limitar seu próprio crescimento mais do que seria limitada pela outra. Coexistência entre *D. gessneri* e *C. richardi* é normalmente registrada durante todo o ano no lago, apesar de suas baixas densidades no verão (ARCIFA et al., 2015), ao contrário do que acontece em laboratório, onde a menor tende a excluir a maior espécie (FERREIRA; ARCIFA; DOMINGOS, 2018).

O tempo médio de vida de *D. gessneri* prolongado no controle e reduzido na presença de *C. richardi*, sugere que a espécie teve a sobrevivência afetada pela presença da suposta concorrente. A diminuição em 70% do tempo médio de vida de *D. gessneri* na presença de *C. richardi*, comparado ao controle, pode estar relacionado a dois fatores: 1. inanição (THRELKELD, 1976; TESSIER et al., 1986) e 2. aglomeração (MATVEEV; GABRIEL, 1994). A baixa mortalidade e o grande número de neonatos produzidos diariamente por *C. richardi* podem ter sido suficientes para ocasionar flutuações no suprimento alimentar, prejudicando a espécie mais vulnerável, *D. gessneri*. Apesar do desenho experimental ter sido elaborado com o intuito de evitar a possibilidade de inanição (troca diária do séston e retirada dos neonatos a cada 24 horas), redução drástica na quantidade de alimento pode ter ocorrido durante um curto período entre as trocas do meio, em consequência das altas taxas reprodutivas de *C. richardi*, suprimindo *D. gessneri*. Neill (1975) e Lynch (1978) também constataram em seus experimentos ocorrência de exclusão competitiva de *Daphnia* por *Ceriodaphnia*, causada por inanição.

Se flutuações diárias no suprimento alimentar, provenientes do nascimento de novos neonatos ocorreram no presente experimento, taxas de ingestão per capita podem ter diminuído exponencialmente, com a menor espécie reduzindo o acesso da maior aos recursos disponíveis. O aumento na densidade das populações em um mesmo lugar aumenta a competição por espaço, tornando mais intensa a competição explorativa por recursos

(LAMPERT; SOMMER, 1997). Neste tipo de interação, vence a espécie capaz de utilizar recursos que seriam utilizados pela espécie mais vulnerável (CASE; GILPIN, 1974).

A redução do tempo médio de vida de *D. gessneri* na presença de *C. richardi*, refletiu na sua reprodução, pela diminuição do período reprodutivo em 8 dias, e, conseqüentemente, na diminuição significativa da taxa reprodutiva bruta, em relação ao controle. A depleção do alimento para os adultos é refletida na baixa fecundidade e baixa taxa de natalidade, resultando em baixa densidade de proles (SMITH; COOPER, 1982). Em sua revisão, DeMott (1989) também já havia constatado que a quantidade de alimento disponível para a mãe é o que determina a quantidade de energia alocada para reprodução. Além disso, adultos de espécies grandes tendem a alocar menos energia em crescimento somático comparado a espécies pequenas, sacrificando a reprodução quando o alimento é escasso (LYNCH, 1980).

Apesar das concentrações de carbono algal registradas no séston durante o experimento se mostrarem, em teoria, não limitantes ($\sim 1 \text{ mg C. L}^{-1}$), acima do limiar incipiente (entre 0,1 e 0,2 mg C. L^{-1}), e da concentração limiar de alimento ($< 0,025 \text{ mg C. L}^{-1}$) registrada para as mesmas espécies por Bunioto e Arcifa (2007), e acima daquela utilizada por Ferreira, Arcifa e Domingos (2018), nem todo o séston era disponível para os cladóceros. Segundo Fileto et al. (2004), nem todo o carbono existente no lago é adequado para os cladóceros, devido ao fitoplâncton não comestível, reduzindo a quantidade de carbono disponível para esses organismos. No presente estudo, a contribuição de cerca de 40% da densidade das algas identificadas no séston composta pelo microplâncton (algas não comestíveis, $> 20 \mu\text{m}$), concorda com essa afirmação. Em experimentos de laboratório, grandes partículas de microplâncton presentes no séston do lago influenciaram a reprodução de *D. gessneri* (FILETO et al., 2004), estando estas partículas presentes em maior quantidade no verão (FERRÃO-FILHO; ARCIFA; FILETO, 2003), período em que foi realizado este estudo. Ferrão-Filho, Arcifa e Fileto (2005) constataram em seus experimentos, que apesar de apresentar melhor qualidade, em comparação ao séston do inverno, o séston do verão ainda não é o melhor alimento para promover o crescimento dos cladóceros. No entanto, Fileto, Arcifa e Silva (2007) ressaltam que, em um lago eutrófico, onde a estratificação é frequentemente interrompida, como ocorre no LMA, a circulação total ou parcial leva à reposição de nutrientes do sedimento para coluna d'água, melhorando a produção, principalmente nessa época do ano.

Ao contrário de *D. gessneri*, *C. richardi* não teve sua história de vida afetada pela competição. Além disso, a espécie parece ter se beneficiado da presença de *D. gessneri*. Apesar de não significativo, o aumento na sobrevivência para os indivíduos mais jovens e de idade intermediária de *C. richardi*, em associação com *D. gessneri*, bem como melhor desempenho reprodutivo, indicado pelas curvas de fecundidade e taxas reprodutivas, parecem ser indicativos de facilitação. Resultado semelhante foi encontrado em experimento onde a taxa de crescimento populacional de *C. richardi* foi significativamente maior na presença de *D. gessneri*, comparada ao seu controle, em situação de não limitação de alimento (FERREIRA; ARCIFA; DOMINGOS, 2018). A facilitação entre espécies diferentes, dificilmente identificada no campo, é facilmente detectada em estudos de laboratório (NANDINI; ENRÍQUEZ-GARCÍA; SARMA, 2007). Ela pode ocorrer quando o alimento não é limitante, e/ou os organismos apresentam uma alimentação diferencial (NANDINI; SARMA, 2002), como por exemplo, quando pequenos cladóceros se alimentam de partículas fecais semi-digeridas (NANDINI; ENRÍQUEZ-GARCÍA; SARMA, 2007). Facilitação tem mais chances de ocorrer entre espécies que competem por diferentes recursos (STEINER et al., 2005). Quais fatores justificariam o efeito facilitador da presença de *Daphnia* para *Ceriodaphnia*, ainda é uma questão a ser resolvida.

A facilitação pode ser ainda mais vantajosa para *Ceriodaphnia* devido à capacidade de produzir grandes ninhadas (LYNCH, 1978; ROMANOVSKY; FENIOVA, 1985; FERREIRA; ARCIFA; DOMINGOS, 2018). Lynch (1978), em seus experimentos, observou *Ceriodaphnia reticulada* com grandes ninhadas na presença de *Daphnia pulex* e *Bosmina longirostris* e supôs que altas densidades de *C. reticulada* no Lago Minnesota teriam provocado um efeito gargalo, evitando que *D. pulex* aumentasse em números. Grandes ninhadas produzidas por *C. reticulada* também prejudicaram o crescimento populacional de *D. pulex* nos experimentos de Romanovsky e Feniova (1985).

O aumento da reprodução de *C. richardi* na presença de *D. gessneri* pode ser entendida como uma vantagem para a espécie, se considerarmos como uma estratégia para deixar mais descendentes. Este tipo de estratégia, benéfica para a espécie, foi interpretada nos estudos de Nandini e Sarma (2002) como facilitação. Em seus experimentos de competição entre *Moina macrocopa* e *Ceriodaphnia dubia*, dados de tabela de vida mostraram que ambas as espécies se beneficiaram mutuamente, quando elevados valores de fecundidade foram registrados em cultivos compartilhados, comparados aos controles. No entanto, os autores

constatarem que o impacto negativo da competição sobre o tempo de geração e a taxa de crescimento das espécies, levaria eventualmente à eliminação de uma das duas espécies. Em outro estudo, Lynch (1978) ao testar competição entre diferentes pares de *Daphnia*, *Ceriodaphnia* e *Bosmina*, em um lago natural, observou que a dominância competitiva inicial de *Ceriodaphnia* sobre *Daphnia* foi substituída por facilitação nas semanas seguintes, quando elevadas densidades de *Daphnia* na presença de *Ceriodaphnia* e *Bosmina* ultrapassaram as densidades nos controles. O autor justificou seus resultados com base na idade dos organismos em competição, sendo os jovens mais sensíveis à competição, no início do experimento. Acrescentou ainda que mesmo ocorrendo grande sobreposição de recursos compartilhados, uma modificação na utilização de recursos por uma espécie, poderia melhorar as condições para a outra espécie. E concluiu que interações coexplorativas não resultam apenas da depleção, mas da alteração de recursos, promovendo a facilitação.

A superioridade competitiva de *C. richardi* sobre *D. gessneri*, confirmada no presente estudo, já havia sido constatada em estudo experimental realizado anteriormente (FERREIRA; ARCIFA; DOMINGOS, 2018). No estudo, que utilizou somente taxas de crescimento populacional para avaliar competição, a menor espécie excluiu a maior espécie em poucos dias de experimento, em baixa ($0,25 \text{ mg C. L}^{-1}$), mas não em alta ($0,70 \text{ mg C. L}^{-1}$) concentração de alimento (*D. spinosus*). Os resultados obtidos no presente estudo podem ser justificados pela hipótese do menor tamanho, que se baseia na capacidade de pequenas espécies em suprimir espécies maiores e sobreviver em condições de limitação de recursos (NEILL, 1985).

Alguns estudos realizados com alimento natural têm abordado interações competitivas entre *Ceriodaphnia* e *Daphnia* em que os resultados obtidos variaram entre as espécies, mas indicaram superioridade competitiva da menor espécie em condições de limitação de recursos, enquanto *Daphnia* foi superior quando o alimento não foi limitante (NEILL, 1975; LYNCH, 1978; SMITH; COOPER, 1982; ROMANOVSKY; FENIOVA, 1985). Neill (1975) justificou seus resultados com base na sensibilidade de jovens de *Daphnia* à depleção de recursos, enquanto Lynch (1978) considerou o modo diferenciado de forrageio de cada espécie e as mudanças na comunidade fitoplancônica como os responsáveis pela variação. Lynch (1978) constatou ainda que jovens de *Ceriodaphnia* consumiram uma proporção bem maior de diatomáceas e flagelados delicados do que *Daphnia*, sendo esta mais especializada na captação de pequenas partículas. A idade dos organismos em competição e a variação dos

recursos foram os principais fatores discutidos por Smith e Cooper (1982) para explicar seus resultados. Ao contrário dos resultados acima encontrados, a dominância de *D. gessneri* no Lago Monte Alegre não foi encontrada nos experimentos de laboratório, quando o alimento não foi limitante ($0,70 \text{ mg C. L}^{-1}$), e *C. richardi* continuou dominante (FERREIRA; ARCIFA; DOMINGOS, 2018). Para Romanovsky e Feniova (1985), a habilidade de *Ceriodaphnia* para controlar porções substanciais de alimento e produzir grandes ninhadas dificilmente levaria à sua exclusão, mesmo em situações em que *Daphnia* fosse competitivamente superior.

Com base nos resultados aqui apresentados, *C. richardi* pode ser considerada r-estrategista, por apresentar características, como rápido desenvolvimento embrionário e altas taxas reprodutivas e de crescimento, alcançando altas densidades em um curto período de tempo (DEMOTT, 1986). Além disso, o resultado do presente estudo também poderia ser interpretado sob a luz da hipótese do r-máximo (GOULDEN; HORNIG; WILSON, 1978), quando *Ceriodaphnia*, que apresentou maior taxa intrínseca de crescimento, sem limitação de alimento, seria a espécie mais favorecida pelas condições do séston.

Concentração limiar de alimento (CLA), embora não tenha sido testada no presente estudo, tem sido utilizada em diversos estudos para explicar a dominância de espécies de menor tamanho sobre espécies maiores (ROMANOVSKY, 1984, 1985; KREUTZER; LAMPERT, 1999), inclusive de *Ceriodaphnia* sobre *Daphnia* (BUNIOTO; ARCIFA, 2007). A sensibilidade de jovens de *D. gessneri* às condições do séston, bem como as baixas taxas reprodutivas alcançadas pela espécie em comparação a *C. richardi*, concordam com esta hipótese. Romanovsky (1985), ao observar 12 espécies de cladóceros com tamanho corpóreo variado, concluiu que a concentração limiar aumentou com o aumento do tamanho do corpo, sendo as menores, consequentemente, mais tolerantes a concentrações mais baixas de alimento. Kreutzer e Lampert (1999) confirmam essa hipótese ao afirmar que entre dafnídeos, espécies menores são favorecidas pela menor concentração limiar de alimento.

Tanto *C. richardi*, quanto *D. gessneri*, anteciparam a primeira reprodução nos tratamentos compartilhados, comparada ao controle, mas somente a primeira alcançou altas taxas reprodutivas (bruta e líquida) resultado da sua maturação precoce e alta fecundidade. Situação semelhante ocorreu nos experimentos de competição entre *Daphnia obtusa* e suas congêneras, *D. magna*, *D. pulex* e *D. longispina* (MILBRINK; KRUSE; BENGTSSON, 2005). Segundo os autores, *D. obtusa* teve a primeira reprodução antecipada, o tempo de desenvolvimento mais curto e um menor intervalo entre as ninhadas na presença de suas

concorrentes, permitindo que essa espécie alcançasse maior tamanho populacional, suprimindo o crescimento de suas concorrentes.

Muitas espécies de cladóceros, dominantes em zonas pelágicas de lagos tropicais, tendem a alcançar maturidade em poucos dias (≤ 3 dias), após o nascimento (SARMA; NANDINI; GULATI, 2005). Esta maturidade precoce não só contribui para maior fecundidade, como também confere à espécie em questão uma vantagem competitiva sobre outras espécies, incluindo as maiores, em condições de limitação de alimento (DEMOTT, 1989). Essas características, presentes em *C. richardi*, podem explicar sua dominância em termos de densidade, com aumento gradual no lago, ao longo de aproximadamente duas décadas (ARCIFA et al., 2015). Por outro lado, a maturação tardia em *D. gessneri* não pode ser considerada somente como uma desvantagem no ambiente natural, uma vez que a espécie ocorre o ano inteiro no LMA, apesar das baixas densidades (ARCIFA et al., 2015; FERREIRA; ARCIFA; DOMINGOS 2018). Segundo Sarma, Nandini e Gulati (2005) a maturação atrasada pode permitir que as populações de cladóceros conservem seus recursos limitados e, no retorno de condições favoráveis, a população pode se recuperar.

A baixa variação dos valores obtidos para os parâmetros físico-químicos, carbono algal e a composição do fitoplâncton no lago, bem como as condições constantes de laboratório, ao longo do experimento, contribuíram para a interpretação dos resultados pela redução da influência de outros fatores, não inerentes à competição. Em estudos que consideram variáveis de tabela de vida, o alimento é o fator determinante para os resultados de competição (NANDINI; SARMA, 2002). Para melhor compreensão das interações competitivas ocorrentes entre cladóceros, principalmente *Daphnia* e *Ceriodaphnia*, mais estudos precisam ser feitos para avaliar a influência de outros fatores, como temperatura e alimento, sobre a história de vida desses organismos.

6.4.2 Experimento 2: Influência da competição por séston litorâneo sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. birgei*

Segundo a classificação baseada em Gotelli (2009), perfis de sobrevivência de *C. richardi* e *D. birgei* podem ser classificados como tipo I (alta sobrevivência para as idades jovens e intermediárias), com uma tendência para tipo II (mortalidade constante) em Cr+ e Db-, a partir da segunda metade do experimento. O aumento da sobrevivência de jovens de *C.*

richardi na presença de *D. birgei*, indicado pelas curvas de sobrevivência, pode estar relacionado à facilitação, enquanto a segunda espécie mostrou viver melhor sozinha, pelo menos em seus estádios iniciais de desenvolvimento.

Teoricamente, o recurso alimentar da zona litorânea, em termos de quantidade e qualidade, não foi limitante durante o experimento. A concentração relativamente elevada de carbono algal durante o experimento ($\sim 1 \text{ mg C. L}^{-1}$) foi novamente superior ao limiar incipiente (entre 0,1 e 0,2 mg C. L^{-1}) e a concentração limiar de alimento ($< 0,025 \text{ mg C. L}^{-1}$) para cladóceros do lago, incluindo *C. richardi* (BUNIOTO; ARCIFA, 2007). No entanto, a espécie não teve o mesmo desempenho reprodutivo no séston da zona litorânea, comparado ao da zona limnética (experimento 1), apresentando menores taxas reprodutivas (bruta e líquida), em qualquer um dos tratamentos. Souza et al. (2017) encontraram recentemente em seus estudos, que as flutuações de carbono algal ao longo do ano no lago, poderiam chegar, algumas vezes, a concentrações potencialmente limitantes na zona litorânea.

Apesar das características do séston pouco diferirem entre as zonas litorânea e limnética, em termos de quantidade ($\sim 1 \text{ mg C. L}^{-1}$) e qualidade (composição do fitoplâncton com predominância de clorofíceas), a utilização de outros recursos alimentares, como bactérias e detritos, mais abundantes nesta zona (mas não avaliados no presente estudo), podem ter influenciado a reprodução da *C. richardi*. Em lagos pouco profundos, o uso de detritos como alimento, além de algas, é importante porque pode reduzir o impacto no fitoplâncton (DODSON; FREY, 2001). No entanto, bactérias e detritos têm baixo valor nutricional (NANDINI; ENRÍQUEZ-GARCIA; GULATI, 2007) e poderiam influenciar as variáveis de história da vida desses cladóceros (SARMA; NANDINI; GULATI, 2005), uma vez que o alimento é um dos fatores mais importantes no controle da abundância desses organismos (SMITH; COOPER, 1982).

Em estudo de Souza et al. (2017), *C. richardi* não apresentou qualquer preferência pela zona limnética ou litorânea (borda e meio de macrófitas), mas aumentou suas taxas de crescimento quando cultivada em séston litorâneo, ao contrário do observado no presente estudo. A diferença entre os resultados obtidos pelos autores e o presente estudo pode estar relacionada ao desenho experimental, onde os organismos foram cultivados individualmente (SOUZA et al. 2017) e em nível populacional (este estudo). No presente estudo, a redução diária na quantidade de alimento provocada pela competição intraespecífica, além do possível uso de recursos de baixo valor nutricional (bactérias e detritos), pode ter afetado a reprodução

de *C. richardi*, antes da competição com *D. birgei* tornar-se importante. O uso de diferentes recursos como alimento pode facilitar a coexistência entre *C. richardi* e *D. birgei*, que ocorre tanto no lago (FERREIRA, 2013; SOUZA et al., 2017) quanto no laboratório (este estudo). Segundo Scheffer et al. (2003) diferenças adaptativas seriam responsáveis pela coexistência de espécies concorrentes.

Os parâmetros da tabela de vida não mostraram nenhuma evidência de competição entre *C. richardi* e *D. birgei* pelo séston do litoral do lago. Ao contrário, as espécies parecem ter se beneficiado, em algum momento da vida, da presença uma da outra, principalmente *C. richardi*. Além da sobrevivência, *C. richardi* teve todos os outros parâmetros da tabela de vida aumentados na presença de *D. birgei*, enquanto esta teve apenas as taxas líquida e de crescimento influenciadas pelo efeito facilitador. Segundo Steiner (2005) os efeitos facilitadores podem ser facilmente identificados entre espécies que interagem indiretamente por competição explorativa de recursos bióticos compartilhados. Efeitos facilitadores a favor de *Diaphanosoma* foram constatados por Steiner et al. (2005), quando a espécie *D. brachyurum* foi forte- e positivamente influenciada pela presença de competidores interespecíficos, refletindo nas densidades e, consequentemente, na biomassa total do zooplâncton estudado. Segundo os autores, a facilitação pode ter ocorrido porque competidores exerceram um efeito positivo, uns sobre os outros, suprimindo competidores compartilhados; ou porque uma das espécies competidoras tornou-se enfraquecida ou passou a explorar outros recursos, revertendo a competição e alterando a abundância relativa dos recursos. A mesma espécie também foi favorecida pela presença de *Daphnia hyalina* nos experimentos de competição de Crispim e Boavida (2002), quando altas densidades e maior crescimento populacional foram constatados em comparação às monoculturas. As autoras atribuíram seus resultados ao aumento das taxas de filtração e da fecundidade de *D. brachyurum* na presença da concorrente. Nos experimentos de competição de Nandini, Enríquez-García e Sarma (2007), os cladóceros litorâneos *Alona rectangula* e *Pleuroxus aduncus* tiveram maiores taxas de crescimento na presença da maior espécie litorânea do Lago Huetzalin (Xochimilco), *Simocephalus vetulus*, em relação aos cultivos individuais. Eles sugeriram que as fezes excretadas pelo maior cladócero foram utilizadas como recurso alimentar pelas duas espécies menores; e concluíram que a facilitação pode ser uma das razões para a maior diversidade de espécies habitantes da zona litorânea de lagos.

A facilitação parece ser comum para *C. richardi*, que se beneficiou da presença de outra espécie, *D. gessneri*, em estudos anteriores (FERREIRA; ARCIFA; DOMINGOS, 2018; experimento 1 do presente estudo). Como discutido anteriormente, o aumento das taxas reprodutivas aumenta as chances para *Ceriodaphnia* suprimir suas concorrentes, que parece ter funcionado para *D. gessneri* (exp.1), mas não para *D. birgei*. Quais fatores influenciariam o efeito facilitador em *C. richardi* ainda é desconhecido, mas a hipótese do uso de partículas excretadas por uma espécie coexistente, ou pela própria espécie não deve ser descartada. Em experimento feito em laboratório para testar a eficiência de forrageio, *C. richardi* passou aproximadamente dez dias em cultivos contendo somente água do lago filtrada em filtro de fibra de vidro com abertura de 0,8 μm , sem adição de alimento (FERREIRA, T.C.S, dados não publicados). Este resultado sugere que a espécie se alimentou das pequenas partículas que passaram pelos poros do filtro, bem como das partículas semi-digeridas excretadas pela própria espécie.

A eficiência de forrageio de *Ceriodaphnia* (DEMOTT, 1985), e a capacidade de alimentar-se de pequenas partículas (LYNCH, 1978; GELLER; MÜLLER, 1981), também são características comuns do gênero *Diaphanosoma* (LAZAREVA, 2012). Além disso, a idade precoce na maturidade e primeira reprodução, o curto tempo de desenvolvimento embrionário e o tamanho relativamente grande das ninhadas são características compartilhadas por ambas, *Diaphanosoma* (HARDY; DUNCAN, 1994; MELÃO, 1999) e *Ceriodaphnia* (MELÃO, 1999). No entanto, *D. birgei* não tem o mesmo desempenho de *C. richardi* no meio ambiente (FERREIRA, 2013), sugerindo que sofre maior influência de outros fatores além do alimento no LMA. É possível que *C. richardi* seja menos sensível a fatores bióticos e / ou abióticos no lago do que *D. birgei*, devido às suas estratégias reprodutivas e comportamentais (ARCIFA et al., 2015), resultando em maior densidade (FERREIRA, 2013). Acrescente-se ainda o fato de *D. birgei* ser presa do predador invertebrado, *Chaoborus*, que consome jovens e adultos da espécie, influenciando a dinâmica da população no LMA (Experimentos 2 e 3 do Capítulo 2).

Apesar da concentração limiar de alimento (CLA) para *D. birgei* não ser conhecida, a espécie mostrou através de suas taxas reprodutivas que a CLA pode ser ainda menor do que o encontrado para espécies como *D. gessneri* e *C. richardi*. Hardy e Duncan (1994) encontraram em seus estudos que o limiar de alimento para *Diaphanosoma sarsi*, em temperatura de 27 °C, foi de 0,25 mg C. L⁻¹. Considerando a relação positiva existente entre

temperatura e CLA (SARMA; NANDINI; GULATI, 2005) é possível que *D. birgei* apresente um limiar de alimento ainda menor do que o encontrado para sua congênica *D. sarsi* (HARDY; DUNCAN, 1994), uma vez que a espécie foi cultivada em menor temperatura (23 °C), no laboratório.

Diaphanosoma é conhecido como um eficiente filtrador que consome outras fontes além do fitoplâncton, como detritos, principalmente nanopartículas (LAZAREVA, 2012). No LMA, *D. birgei*, ao alimentar-se do seston limnético foi capaz de crescer e se reproduzir, mas seu desempenho foi melhor quando clorofíceas foram adicionadas ao séston (FERRÃO-FILHO; ARCIFA; FILETO, 2003) ou com séston litorâneo (SOUZA et al., 2017). Todos os estádios de desenvolvimento de *Diaphanosoma* podem sobreviver sob deficiência alimentar (LAZAREVA, 2012), tornando-a semelhante a *Ceriodaphnia* em termos de sobrevivência e reprodução. A eficiência no uso de recursos por *C. richardi* e *D. birgei* não foi testada neste estudo, mas ambos os cladóceros parecem ser igualmente eficientes no uso de recursos sestônicos. Espécies com desenvolvimento embrionário rápido e taxas reprodutivas elevadas são consideradas r - estrategistas (DEMOTT, 1989), o caso de ambos os cladóceros.

Em conclusão, a hipótese de interação competitiva exploratória entre os cladóceros *C. richardi* e *D. birgei* no litoral do LMA não foi apoiada por nossos resultados. Contudo, estão em conformidade com o princípio de competição, uma vez que os recursos alimentares não eram limitantes. Os parâmetros da tabela de vida de ambas as espécies também indicam que as condições do séston no litoral nem sempre prejudicam os herbívoros planctônicos, em termos de quantidade e qualidade de alimento, e conteúdo de matéria em suspensão.

6.4.3 Experimento 3: Influência da competição por *D. spinosus* sobre a história de vida de *D. gessneri* e *D. birgei*

Diferenças morfológicas entre *Daphnia* e *Diaphanosoma* não impedem que espécies pertencentes a ambos os gêneros sejam consideradas fortes competidoras entre si, uma vez que apresentam um alto grau de sobreposição no tamanho das partículas ingeradas (MATVEEV, 1987). Em estudos experimentais sobre interações competitivas entre *Daphnia* e *Diaphanosoma*, a capacidade de supressão de recursos compartilhados de uma espécie sobre a outra, resultando em aumento da mortalidade, é o principal fator influenciador sobre essas populações (DEMOTT; KERFOOT, 1982; MATVEEV, 1987).

As curvas de sobrevivência em idade específica de *D. gessneri* e *D. birgei* indicaram um padrão de sobrevivência do Tipo II (mortalidade constante ao longo da vida), todavia, com aumento da mortalidade de jovens de *Daphnia* (tendência para tipo III) e de adultos de *Diaphanosoma*, nos tratamentos compartilhados (Dg+ e Db+, respectivamente). Apesar das condições as quais os organismos estejam submetidos serem determinantes para traçar o perfil de sobrevivência das espécies (RAUSCHERT, 2010), a alta mortalidade de jovens tem sido um padrão encontrado em *D. gessneri*, mesmo a espécie sendo submetida a diferentes condições alimentares (experimentos 1 e experimento atual).

A vulnerabilidade de jovens na presença de outra espécie é uma característica comum em *Daphnia*, também reportada em outros estudos experimentais (NEILL, 1975; LYNCH, 1978, ROMANOVSKY; FENIOVA, 1985). Jovens de *Daphnia* são mais sensíveis à limitação de recursos (NEILL, 1975) e dificilmente chegam à maturidade sexual sob estas condições (ROMANOVSKY; FENIOVA, 1985). Mesmo acima do limiar incipiente (0,1 e 0,2 mg. C L⁻¹) encontrado por Bunioto e Arcifa (2007) para *D. gessneri*, a concentração de alimento aqui utilizada, pode ter sido limitante para a densidade inicial dos organismos, afetando a sobrevivência das formas mais jovens, mas não impedindo a reprodução, concordando com as autoras que a concentração de alimento está acima do limiar (0,025 mg C. L⁻¹).

O aumento da mortalidade de jovens, bem como a redução do tempo médio de vida de *D. gessneri*, na presença de *D. birgei* (Dg+), indicam que apenas os parâmetros de sobrevivência foram afetados pela suposta concorrente. Embora não significativo, maior fecundidade e esforço reprodutivo de *D. gessneri* na presença de *D. birgei* refletida nas taxas reprodutivas bruta e líquida indicam que a espécie é capaz de mudar suas estratégias reprodutivas e de sobrevivência para garantir a permanência da população, além da possível ocorrência de facilitação. Em experimento semelhante, a congênica *Daphnia parvula* também teve a sobrevivência afetada pela presença de *Diaphanosoma brachyurum*, quando suas densidades foram significativamente reduzidas, embora a espécie tenha sido competitivamente superior quanto a parâmetros reprodutivos (CRISPIM; BOAVIDA, 2002). Nos experimentos de Matveev (1987), *Daphnia* também respondeu à competição com *Diaphanosoma* aumentando o tamanho das ninhadas, embora tenha ocorrido ampliação da frequência das mesmas, o que levou a espécie a ser excluída posteriormente pela concorrente. Para o autor, *Daphnia* pode mudar o modo de alocação de energia, além de mudar as formas

de consumo, passando a alimentar-se em maior quantidade de bactérias, em casos de competição.

O aumento da mortalidade de adultos de *D. birgei* junto a *D. gessneri* (Db+) não levou à redução significativa do tempo médio de vida da espécie, mas sugere que indivíduos adultos sejam mais sensíveis do que jovens à possível aglomeração (decorrente das ninhadas produzidas diariamente pela própria espécie) e a consequente redução da quantidade de alimento. A maior vulnerabilidade de adultos comparada à de jovens de *Diaphanosoma* já havia sido constatada no estudo de Matveev e Gabriel (1994), onde jovens da espécie suportaram melhor as condições de aglomeração do que adultos e, consequentemente, sobreviveram melhor em situações de inanição. Eles concluíram, com base nos resultados encontrados, que maior vulnerabilidade de jovens à limitação de recursos (inanição) e aglomeração, pode não ser um fenômeno universal.

A redução significativa das taxas reprodutivas bruta e líquida de *D. birgei* em Db+ em relação a Db-, indicam que a espécie foi afetada pela suposta concorrente. Neste caso, parâmetros reprodutivos, mas não de sobrevivência, foram influenciados pela competição. Além disso, a redução do tempo de geração em Db+, em relação a Db-, poderia ser uma tentativa da espécie para produzir mais ninhadas, e aumentar suas taxas de crescimento, que não foi efetiva devido ao aumento da mortalidade. Segundo Nandini e Sarma (2002), entre histórias de vidas variáveis, é mais comum que parâmetros reprodutivos sejam mais vulneráveis às mudanças na concentração de alimento, enquanto parâmetros de sobrevivência sejam menos sensíveis. No estudo de Crispim e Boavida (2002), *D. brachyurum* não foi excluída pelas concorrentes *D. parvula* e *D. hyalina*, mas teve a sobrevivência afetada pela primeira, e a taxa de crescimento reduzida pela segunda espécie.

A reprodução antecipada, o maior tamanho das ninhadas e o maior período reprodutivo seriam os principais motivos pelos quais *D. birgei* não foi excluída por *D. gessneri*, no presente estudo. Nos experimentos de Matveev (1987), a reprodução de *Diaphanosoma*, tendo ocorrido mais cedo, suprimiu fortemente a população de *Daphnia*, impedindo seu crescimento. Para o autor, *Daphnia* é incapaz de acumular energia em situações em que recursos são alocados por um concorrente.

Mesmo que *D. birgei* tenha sido afetada negativamente pela suposta concorrente, ela superou *D. gessneri* em todos os parâmetros, quando comparados os controles. Nos experimentos de tabela de vida realizados por Orcutt (1985), utilizando diferentes

concentrações de alimento, parâmetros como idade da primeira reprodução, tamanho da ninhada, ou sobrevivência de jovens não diferiram significativamente quando *Diaphanosoma brachyurum* e *Daphnia ambigua* foram cultivadas em baixa ($0,2 \text{ mg C.L}^{-1}$) e alta ($2,0 \text{ mg C.L}^{-1}$) concentração de alimento. No entanto, o autor constatou que *D. brachyurum* viveu mais tempo e produziu mais ninhadas e mais descendentes do que *D. ambigua* e, consequentemente, teve maior taxa de crescimento, nas duas concentrações de alimento.

No LMA, *D. birgei* é mais abundante na zona litorânea, enquanto *D. gessneri* é mais abundante na zona limnética, mas as duas espécies coexistem, principalmente, no meio do banco de macrófitas (SOUZA et al., 2017). Apesar da coexistência, nenhum estudo havia sido feito no LMA para testar a interação entre essas espécies. A ausência de exclusão competitiva mostra que as duas espécies podem conviver em harmonia, sob condições moderadas de alimento, embora ambas não cheguem a alcançar densidades tão elevadas no ambiente, como acontece em laboratório, principalmente para *D. birgei*. É possível que, para uma coexistência estável, *D. gessneri* demande quantidades mais elevadas de alimento do que *D. birgei* para se manter, como observado por Crispim e Boavida (2002) em seus experimentos, onde *D. parvula*, para coexistir com *D. brachyurum*, necessitou de quantidades bem mais elevadas de alimento do que sua concorrente.

A capacidade de controlar porções substanciais de alimento pela capacidade de ingerir pequenas partículas foi uma característica encontrada em *Diaphanosoma excisum* nos experimentos de Pagano (2008). Além da eficiência alimentar sobre pequenas partículas, a preferência de *Diaphanosoma* por altas temperaturas pode favorecer a reprodução nas águas rasas da zona litorânea. *Diaphanosoma* tem sido descrita como um organismo de águas aquecidas (HUTCHINSON, 1967), podendo ser melhor adaptada a temperaturas mais altas que outros cladóceros. Nos estudos de Feniova e Zilitinkevich (2012) o aumento da temperatura de 18°C para 27°C fez a taxa de crescimento populacional de *D. brachyurum* aumentar significativamente em baixas concentrações de alimento, o que não ocorreu para outras espécies como *Simocephalus vetulus* e *Ceriodaphnia quadrangula*.

Apesar da preferência de *D. birgei* pela zona litorânea do LMA, onde a temperatura da água tende a ser mais elevada, suas densidades permanecem baixas nesta zona (SOUZA et al., 2017), bem diferente do encontrado no laboratório (presente estudo), o que sugere que outros fatores estejam influenciando seu crescimento populacional nessa região. É possível que, no laboratório, cada espécie tenha sido capaz de investir em crescimento populacional até

que o número de indivíduos fosse tão elevado que fizesse o alimento tornar-se limitante ou o espaço reduzido, causando a diminuição da fecundidade. Portanto, a estratégia de fornecimento de energia para neonatos parece ser importante em relação à capacidade competitiva (GOULDEN; HORNIG, 1980).

Em resumo, a quantidade de alimento utilizada no presente estudo ($0,25 \text{ mg C. L}^{-1}$), provocou diferentes respostas em *D. birgei* e *D. gessneri*, em decorrência das interações interespecíficas, mas não foi limitante o suficiente para causar exclusão competitiva. Enquanto *D. birgei* sofreu com a presença de *D. gessneri*, refletida em suas taxas reprodutivas, *D. gessneri* mostrou maior vulnerabilidade quanto à sobrevivência, embora também seja capaz de beneficiar-se da presença de *D. birgei*. Os resultados obtidos no presente estudo, somados ao conhecimento prévio sobre a preferência de *D. gessneri* e *D. birgei* por uma determinada zona do LMA, com sobreposição espacial de ambas ocorrendo principalmente no meio do banco de macrofitas, sugerem que a competição interespecífica possivelmente ocorra nesta zona do lago. Competição na zona litorânea do LMA poderia ocorrer durante curtos períodos em que as concentrações de alimento se tornam potencialmente limitantes, o que dificilmente ocorreria na zona limnética, onde as baixas densidades de ambas as espécies parecem estar mais relacionadas ao controle por predação, discutida no Capítulo II.

6.4.4 Experimento 4: Influência da competição por *D. spinosus* sobre a história de vida de *C. richardi*, *D. gessneri* e *D. birgei*

Curvas de sobrevivência de *C. richardi* apresentaram o mesmo padrão em todos os tratamentos (Tipo I), com baixa mortalidade de jovens, e aumento da mortalidade de adultos a partir do 15º dia de experimento. *D. gessneri* e *D. birgei* apresentaram mortalidade constante ao longo do experimento (Tipo II), porém, com mortalidade mais acentuada no início do experimento, afetando os indivíduos mais jovens, mais evidente nos controles (Dg-, Db-) e nos tratamentos compartilhados entre ambas as espécies (Dg+Db; Db+Dg).

C. richardi e *D. gessneri* não tiveram a sobrevivência (tempo médio de vida) afetada pela presença uma da outra, nem por *D. birgei*. Tempo médio de vida foi o único parâmetro que pôde ser analisado para *C. richardi* e *D. gessneri*, porque as espécies tiveram a reprodução prejudicada pela baixa concentração de alimento ($0,15 \text{ mg C. L}^{-1}$), quando a

primeira produziu número limitado de descendentes e a segunda não reproduziu. Considerando que a concentração de alimento utilizada no presente estudo está dentro do limiar incipiente (0,1 e 0,2 mg C. L⁻¹) e acima do limiar de alimento (< 0,025 mg C. L⁻¹) reportados por Bunioto e Arcifa (2007) para ambas as espécies, é possível que interações intraespecíficas tenham resultado na redução da quantidade de alimento, chegando a concentrações próximas ou inferiores ao limiar, afetando negativamente a reprodução desses organismos. Nos experimentos de Bunioto e Arcifa (2007), *C. richardi* e *D. gessneri* não tiveram bom desempenho reprodutivo quando cultivadas em concentrações de alimento de 0,1 mg C. L⁻¹, quando produziram, no máximo, 2 ninhadas, com 3 e 1 descendentes.fêmea⁻¹, respectivamente. As autoras, no entanto, encontraram maior taxa de crescimento em biomassa e menor concentração limiar de alimento para a menor, *C. richardi*. A ausência de reprodução de *D. gessneri*, no presente estudo, também sugere que a espécie tenha menor CLA, concordando com Bunioto e Arcifa (2007).

Concentração de alimento, no presente estudo, não foi suficiente para avaliar competição entre *D. gessneri* e *C. richardi*, e entre elas e *D. birgei*, uma vez que afetou a reprodução de ambas as espécies antes que a competição pudesse ser avaliada, mas permitiu que as espécies coexistissem por pelo menos 15 dias. Apesar de *Daphnia* e *Ceriodaphnia* apresentarem diferentes respostas quanto às variações na concentração de alimento, sendo estas responsáveis pelas mudanças na vantagem competitiva de uma espécie sobre a outra (NEILL, 1975; LYNCH, 1978; SMITH; COOPER, 1982; ROMANOVSKY; FENIOVA, 1985), o uso em comum de um único recurso compartilhado (*D. spinosus*), no presente estudo, fez com que as espécies respondessem de forma semelhante à concentração limitada desse recurso. No ambiente, por outro lado, a interação entre diversos recursos compartilhados influencia o resultado de interações coexplorativas, que não depende simplesmente da diminuição, mas da alteração de recursos (LYNCH, 1978). Segundo Lynch (1978) o uso de um único recurso como alimento impede que modificações nos recursos compartilhados por diferentes espécies, com ampla sobreposição na dieta, sejam avaliadas.

Mesmo que *D. birgei* tenha suas taxas reprodutivas negativamente influenciadas pela presença de *C. richardi* e *D. gessneri*, além do tempo de sobrevivência afetado pela segunda espécie, ela foi a única espécie capaz de reproduzir em uma concentração tão baixa de alimento. Apesar da CLA de *D. birgei* não ser conhecida no lago, sua eficiência reprodutiva sugere que a CLA seja bem menor do que a obtida para *D. gessneri* e *C. richardi* por Bunioto

e Arcifa (2007). Baixa CLA de *Diaphanosoma* pode estar relacionada à sua capacidade de sobreviver em condições limitadas de alimento. Romanovsky (1985) encontrou alta eficiência da congênica *Diaphanosoma brachyurum* em condições de baixa concentração de alimento, quando a espécie, além de sobreviver à deficiência de alimento em todos os seus estádios de desenvolvimento, venceu a competição sobre espécies dos gêneros *Daphnia* e *Bosmina*, em corpos de água de baixa produtividade.

Eficiência reprodutiva de *D. birgei* sugere que a espécie tenha maior capacidade de crescer e reproduzir em condições limitadas de recursos do que *C. richardi* e *D. gessneri*, pelo menos em situações em que o alimento é adequado para o seu crescimento, como a pequena *D. spinosus* (~10 µm), no presente estudo. Isto porque representantes do gênero *Diaphanosoma* consomem principalmente partículas do nanoplâncton ≤ 10 µm (GLIWICZ, 1969), com preferência por aquelas < 5 µm (LAZAREVA, 2012), evitando grandes partículas, > 20 µm (BERN, 1994). Segundo Geller e Müller (1981), espécies de *Diaphanosoma*, diferentemente de outros gêneros de cladóceros, têm apenas uma tela filtradora por membro torácico, composta por uma malha de tamanho razoavelmente constante, o que restringe a faixa de tamanho de partículas potencialmente comestíveis. Além disso, *Diaphanosoma* parece responder negativamente a altas concentrações de alimento, como observado por Lazareva (2012). Esse autor registrou uma diminuição na abundância de *D. brachyurum* em altas concentrações de clorofila no reservatório de Cheboksary/Rússia, e observou o trabalho anormal do aparelho filtrador do cladócero, que se tornou entupido pelas grandes colônias de algas, dentre elas, *Microcystis*.

A baixa abundância de *Diaphanosoma*, registrada desde os primeiros estudos no LMA (ARCIFA et al., 2015), é comum em lagos eutróficos, comparado a lagos oligo- e mesotróficos (LAZAREVA, 2012). Segundo Lazareva (2012) a razão para a baixa abundância de *Diphanosoma* em corpos de água eutróficos estaria relacionada à ampla gama de variações de recursos alimentares disponíveis e / ou concentração de algas coloniais não comestíveis. Espécies de *Diaphanosoma* contrastam com a maioria de outros táxons de cladóceros pelágicos, quanto à sua preferência alimentar (HAN et al., 2011), considerando sua seleção, quase exclusiva, sobre partículas de menor tamanho (PAGANO, 2008).

A coexistência de *C. richardi*, *D. birgei* e *D. gessneri* no LMA, seria mediada pela capacidade de cada uma de mudar a exploração de um recurso para outro. O alto grau de sobreposição de partículas de alimento, bem como a capacidade diferenciada de cada espécie

de explorar diferentes partículas, impediria a ocorrência de exclusão competitiva, ao contrário do que ocorre em experimentos de laboratório, quando um único recurso biótico compartilhado é usado para testar interações competitivas. Adamczuk (2009) constatou em seus estudos que a coexistência entre *Diaphanosoma brachyurum* e *Daphnia cucullata*, *D. longispina* e *Bosmina longirostris* foi mediada pela distribuição vertical diferencial dessas espécies para evitar competição por recursos. No LMA, Peticarrari et al. (2003), constataram a distribuição de *D. birgei* e agregados de *D. gessneri* nas camadas mais superficiais, sugerindo que este comportamento seria uma estratégia dessas espécies para evitar contato direto com predadores invertebrados. No entanto, a distribuição dessas espécies numa mesma camada no lago aumentaria as chances de competição. Para Adamczuk (2009), a distribuição de *Diaphanosoma* nas camadas superficiais é uma vantagem para a espécie, que tende a ser favorecida pelas altas temperaturas nessas regiões.

Os resultados obtidos no presente estudo revelaram que *D. birgei* teve sua história de vida afetada pela presença de *C. richardi* e *D. gessneri*, apesar de ser a espécie mais resistente à limitação de recursos. Esses resultados, associados à predação sobre jovens e adultos da espécie (Experimentos 2 e 3 do Capítulo II), justificariam a baixa abundância da espécie ao longo de todo o ano no LMA, com a predação exercendo maior pressão na zona limnética, e a competição sendo a interação mais importante na zona litorânea. A ocorrência de *D. birgei* na zona litorânea do lago, onde a variedade de recursos tende a ser maior do que na zona limnética, e as maiores temperaturas, podem ter contribuído para permanência da espécie no LMA, apesar de suas baixas densidades. Choi et al. (2014) ressaltaram em seus estudos a eficiência da congênica *D. brachyurum* em explorar vários tipos de refúgios, desde as camadas mais profundas de um lago até as proximidades do banco de macrófitas. Segundo os autores, essas características justificariam a ocorrência da espécie em vários tipos de ecossistemas de água doce.

Competição entre *C. richardi*, *D. birgei* e *D. gessneri* é mais difícil ser registrada no LMA, uma vez que todas as espécies envolvidas têm a abundância controlada pela predação por invertebrados (discutida no Capítulo II). Além disso, limitação de alimento dificilmente é registrada no lago, ficando restrita a curtos períodos durante a estação fria, na zona limnética (FERREIRA; ARCIFA; DOMINGOS, 2018) e litorânea (SOUZA et al., 2017). Competição entre essas espécies no LMA poderia ocorrer principalmente na zona litorânea, onde a pressão predatória é menos intensa. A análise dos parâmetros de tabela de vida, apesar da dificuldade

de execução, contribuiu para melhor entender a intensidade das interações entre espécies coexistentes e potencialmente competidoras.

6.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ADAMCZUK, M. Predation follows competition in depth selection behaviour of Cladocera in a deep lake (E Poland). **Biology Letters**, v. 46, n. 1, p. 29-36, 2009.
- ALLAN, J. D. Competition and the relative abundance of two cladocerans. **Ecology**, v. 54, n. 3, p. 484-498, 1973.
- AMARASEKARE, P. Interference competition and species coexistence. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 269, p. 2541-2550, 2002. DOI 10.1098/rspb.2002.2181
- ARCIFA, M.S., T.C.S. FERREIRA, C. FILETO, M.S.M. CASTILHO-NOLL, T.C. BUNIOTO, W.J. MINTO. A long-term study on crustacean plankton of a shallow tropical lake: the role of invertebrate predation. **Journal of Limnology**, v. 74, n. 3, p. 606-617, 2015.
- BENGTSSON, J. Competitive dominance among Cladocera: Are single factor explanations enough? **Hydrobiologia**, v. 145, p. 19-28, 1987.
- BERN, L. Particle selection over a broad size range by crustacean zooplankton. **Freshwater Biology**, v. 32, p. 105-112, 1994.
- BROOKS, J.L., S.I. DODSON. Predation, body size and composition of plankton. **Science**, v. 150, n. 3692, p. 28-35, 1965.
- BUNIOTO, T.C., M.S. ARCIFA. Effects of food limitation and temperature on cladocerans from a tropical Brazilian lake. **Aquatic Ecology**, v. 41, n. 4, p. 569-578, 2007.
- CASE, T.D., M.E., GILPIN. Interference Competition and Niche Theory (population dynamics/adaptive strategies/resource gradients. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 71, n. 8, pp. 3073-3077, 1974.
- CHASE, J.M., P.A. ABRAMS, J.P. GROVER, S. DIEHL, P. CHESSON, R.D. HOLT, S.A. RICHARDS, R.M. NISBET, T.J. CASE. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. **Ecology Letters**, v. 5, p. 302-315, 2002.
- CHOI, J.Y., K.S. JEONG, G.H. LA, G.J. JOO. Spatio-temporal distribution of *Diaphanosoma brachyurum* (Cladocera: Sididae) in freshwater reservoir ecosystems: importance of maximum water depth and macrophyte beds for avoidance of fish predation. **Journal of Limnology**, v. 24, p. 177-185, 2014. DOI: 10.4081/jlimnol.2014.1053.
- CRISPIM, M.C., M.J. BOAVIDA. Competição entre *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia hyalina* e *Daphnia parvula*. **Revista Nordestina de Biologia**, v. 16, n.1/2, p. 71-89, 2002.

DEMOTT, W.R. Relation between filter mesh-size, feeding mode, and capture efficiency for cladocerans feeding on ultrafine particles. **Archiv für Hydrobiologie Beiheft Ergebnisse der Limnologie**, v. 21, p. 125-135, 1985.

DEMOTT, W.R. The role of competition in zooplankton succession. In: SOMMER, U. (Ed.). **Plankton Ecology: Succession in plankton communities**. 1. ed. Berlin: Springer-Verlag, 1989, cap. 6, p. 195-252.

DEMOTT, W.R., W.C. KERFOOT. Competition among cladocerans: nature of the interactions between *Bosmina* and *Daphnia*. **Ecology**, v. 63, n. 06, p. 1949-1966, 1982.

DODSON, S.I., D.G. FREY. Cladoceran and other Branchiopoda. In: THORP, J.H., A.P. COVICH (Eds.) **Ecology and classification of North American freshwater invertebrates**. 2. ed. San Diego: Academic Press, 2001, p. 849-913.

FENIOVA, I.Y., V.I. RAZLUTSKY, A.L. PALASH. Temperature effects of interspecies competition between cladoceran species in experimental conditions. **Inland Water Biology**, v. 4, n. 1, p. 65-71, 2011.

FENIOVA, I.Y., N.S. ZILITINKEVICK. Dependence of demographic parameters and results of competition on temperature in cladocerans. **Russian Journal of Ecology**, v. 43, n. 2, pp. 131-136, 2012.

FERRÃO-FILHO, A.S., M.S. ARCIFA, C. FILETO. Resource limitation and food quality for cladocerans in a tropical Brazilian lake. **Hydrobiologia**, v. 491: 201-210, 2003.

FERRÃO-FILHO, A.S., M.S. ARCIFA, C. FILETO. Influence of seasonal variation of seston on growth of tropical cladocerans. **Brazilian Journal of Biology**, v. 65, n. 1, p. 77-89, 2005.

FERREIRA, T.C.S. **Competição, predação e variação temporal de microcrustáceos planctônicos no Lago Monte Alegre**. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2013. 85p.

FERREIRA, T.C.S., M.S. ARCIFA, A.R. DOMINGOS. Is competition an interaction as relevant as predation for tropical planktonic cladocerans? **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 30, n. 1, 2018. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1590/S2179-975X0917>

FILETO, C., M.S. ARCIFA, L.H.S. SILVA. Testing mineral food quality for tropical cladocerans from a shallow Brazilian lake. **Acta limnologica brasiliensia**, v. 19, n. 3, p. 257-271, 2007.

FILETO, C., M.S. ARCIFA, A.S. FERRÃO-FILHO, L.H.S. SILVA. Influence of phytoplankton fractions on growth and reproduction of tropical cladocerans. **Aquatic Ecology**, v. 38, p. 503-514, 2004.

GELLER, W., H. MÜLLER. The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. **Oecologia**, v. 49, p. 316-321, 1981.

GLIWICZ, Z.M. Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophic. **Ekologia Polska**, v. 12, p. 663- 708, 1969.

GLIWICZ, Z.M. Food thresholds and body size in cladocerans. **Nature**, v. 343, p. 638–640, 1990.

GNAUCK, A., V. MATVEEV. Estimating competition in cladocerans using data on dynamics of clutch size and population density. **International Review of Hydrobiology**, v. 68, p. 785–798, 1983.

GOTELLI, N.J. **Ecologia**. 4. ed. Londrina: Editora Planta, 2009. p. 287.

GOULDEN, C.E., L.L.P. HORNIG, C. WILSON. Why do large zooplankton species dominate? **Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie**, v. 20, p. 2457-2460, 1978.

GOULDEN, C.E., L.H. LINDA. Population oscillations and energy reserves in planktonic cladocera and their consequences to competition (*Daphnia*/time lags/triacylglycerol/zooplankton). **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 77, n. 3, p. 1716-1720, 1980.

HALL, D.J. An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendotae*. **Ecology**, v. 45, n. 1, p. 94-112, 1964. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.2307/1937111>.

HAN, B.P., J. YIN, L. XIAN, H.J. DUMONT. Why is *Diaphanosoma* (Crustacea: Ctenopoda) so common in the tropics? Influence of temperature and food on the population parameters of *Diaphanosoma dubium*, and a hypothesis on the nature of tropical cladocerans. **Hydrobiologia**, v. 668, p.109–115, 2011. DOI 10.1007/s10750-010-0501-7

HANEY, J.F., D.J. HALL. Sugar-coated *Daphnia*: A preservation technique for Cladocera. **Limnology and Oceanography**, v. 18, n. 2, p. 331-333, 1973. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.4319/lo.1973.18.2.0331>

HARDY, E.R., A. DUNCAN. 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**, v. 24(1/2), p. 119-134, 1994. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1590/1809-43921994242134>

HUTCHINSON, G.E. The paradox of the plankton. **The American Naturalist**, v. 5, n. 3, p. 137-146, 1961.

JEFFREY, S.W., G.F. HUMPHREY. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae, and natural phytoplankton. **Biochimie und Physiologie der Pflanzen**, v. 167, p. 191-194, 1975.

KREBS, C.J. Ecology. **The experimental analysis of distribution and abundance**. 3. ed. Harper and Row: New York, 1985.

KREUTZER, C., W. LAMPERT. Exploitative competition in differently sized *Daphnia* species: a mechanistic explanation. **Ecology**, v. 80, p. 348–2357, 1999.

LAMPERT, W. Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* de Geer as related to environmental conditions. IV. Determination of “threshold” concentration as a factor controlling the abundance of zooplankton species. **Archiv für Hydrobiologie Supplement**, v. 48, p. 361–368, 1977.

LAMPERT, W., U. SOMMER, 1997. **Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams**. New York: Oxford University Press, 1997. p. 382.

LASS, S., P. SPAAK. Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. **Hydrobiologia**, v. 491, p. 221–239, 2003.

LAZAREVA V. I. The distribution of species of genus *Diaphanosoma* (Crustacea, Cladocera) in reservoirs of Volga and Sheksna Rivers: impact of environmental factors. **Inland Water Biology**, v. 5, p. 257–265, 2012.

LE BOURLLOT, V., T. TULLY, D. CLAESSEN, Interference versus exploitative competition in the regulation of size-structured populations. **The American Naturalist**, v. 184, n. 5, 2014. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.n11s7>.

LYNCH, M. Complex interactions between natural co-exploiters *Daphnia* and *Ceriodaphnia*. **Ecology**, v. 59, n. 03, p. 552–564, 1978.

LYNCH, M. The evolution of cladoceran life histories. **Quarterly Reviews of Biology**, v. 55, p. 23–42, 1980.

MATVEEV, V.F. Effect of competition on the demography of planktonic cladocerans – *Daphnia* and *Diaphanosoma*. **Oecologia**, v. 74, p. 468–477, 1987.

MATVEEV, V., W. GABRIEL. Competitive exclusion in Cladocera through elevated mortality of adults. **Journal of Plankton Research**, v. 16, p. 1083–1094, 1994.

MELÃO, M.G.G. Desenvolvimento e aspectos reprodutivos de cladóceros e copépodos de águas continentais brasileiras. In: POMPEO, M.L.M. (Ed.). **Perspectivas da limnologia no Brasil**. Gráfica e Editora União: São Luiz, 1999. p. 45–57.

MILBRINK, G., M.L. KRUSE, J. BENGTSSON. Competitive ability and life history strategies in four species of *Daphnia*: *D. obtusa*, *D. magna*, *D. pulex* and *D. longispina*. **Archiv für Hydrobiologie**, v. 157, n. 4, p. 433–453, 2003. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1127/0003-9136/2003/0157-0433>.

NANDINI, S., S.S.S. SARMA. Life table demography of four cladoceran species in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) density. **Hydrobiologia**, v. 435, p. 117–126, 2000.

NANDINI, S., S.S.S. SARMA. Competition between *Moina macrocopa* and *Ceriodaphnia dubia*: a life table demography study. **International Review of Hydrobiology**, v. 87, n. 1, p. 85-95, 2002.

NANDINI, S., S.S.S. SARMA, T.R. RAO. Effect of coexistence of the population growth of rotifers and cladocerans. **Russian Journal of Aquatic Ecology**, v. 8, p. 1–10, 1998.

NANDINI, S., C. ENRÍQUEZ-GARCIA; S.S.S. SARMA. A laboratory study on the demography and competition of three species of littoral cladocerans from Lake Huetzalin, Xochimilco, Mexico. **Aquatic Ecology**, v. 41, p. 547-556, 2007.

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

ORCUTT, J.D. Food level effects on the competitive interactions of two co-occurring cladoceran zooplankton: *Diaphanosoma brachyurum* and *Daphnia ambigua*. **Ergebnisse der Limnologie**, v. 21, p. 465–473, 1985.

PAGANO, M. Feeding of tropical cladocerans (*Moina micrura*, *Diaphanosoma excisum*) and rotifer (*Brachionus calyciflorus*) on natural phytoplankton: effect of phytoplankton size–structure. **Journal of Plankton Research**, v. 30, n. 4, p. 401–414, 2008.

PERTICARRARI, A., M.S. ARCIFA, R.A. RODRIGUES. Diel vertical migration of cladocerans in a tropical lake. **Nauplius**, v. 11, p. 15-25, 2003.

PORTER, K.G., J.D. ORCUTT Jr., J. GERRITSEN. Functional response and fitness in a generalist filter feeder, *Daphnia magna* (Cladocera: Crustacea). **Ecology**, v. 64, p. 735-742, 1983.

RAUSCHERT, E. Survivorship Curves. **Nature Education Knowledge**, v. 3, n. 10, p.18, 2010.

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

ROMANOVSKY, Y.E., Individual growth rate as a measure of competitive advantages in cladoceran crustaceans. **Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie**, v. 69, p. 613–632, 1984.

ROMANOVSKY, Y.E. Food limitation and life history strategies in cladoceran crustaceans. **Archiv für Hydrobiologie. Beihefte Ergebnisse der Limnologie**, v. 21, p. 363-372, 1985.

ROMANOVSKY, Y.E., I.Y. FENIOVA. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply. **Oikos**, v. 44, n. 2, p. 243–252, 1985.

ROSE, R.M., M.S.J. WARNE, R.P. LIM. Life history responses of the cladoceran *Ceriodaphnia cf. dubia* to variation in food concentration. **Hydrobiologia**, v. 427, p. 59-64, 2000.

SARMA, S.S.S., N. IYER, H.J. DUMONT. Competitive interactions between herbivorous rotifers: Importance of food concentration and initial population density. **Hydrobiologia**, v. 331, p. 1–7, 1996.

SARMA, S.S.S., M.A. FERNÁNDEZ-ARAIZA, S. NANDINI. Competition between *Brachionus calyciflorus* PALLAS and *Brachionus patulus* (MÜLLER) (Rotifera) in relation to algal food concentration and initial population density. **Aquatic Ecology**, v. 33, p. 339–345, 1999.

SARMA, S.S.S., S. NANDINI, R.D. GULATI. Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa. **Hydrobiologia**, v. 542, p. 315–333, 2005.

SCHEFFER, M., S.H. HOSPER, M.L. MEIJER, B. MOSS, E. JEPPESEN. Alternative equilibria in shallow lakes. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 8, n. 8, p. 275–279, 1993.

SCHOENER, T.W. Field experiments on interspecific competition. **American Naturalist**, v. 122, n. 2, p. 240–285, 1983. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1086/284133>

SMITH, D.W., S.D. COOPER. Competition among Cladocera. **Ecology**, v. 63, p. 1004–1015, 1982.

SOUZA, B.B., M.S. ARCIFA, T.C.S. FERREIRA, L.H.S. SILVA, C. FILETO, A.R. DOMINGOS. Are the littoral zone conditions suitable for tropical planktonic microcrustaceans? **Annales de Limnologie - International Journal of Limnology**, v. 53, p. 281–291, 2017.

STACHOWICZ, J.J. Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities. **BioScience**, v. 51, n. 3, p. 235–246, 2001. Disponível em: [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0235:MFATSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0235:MFATSO]2.0.CO;2)

STEINER, C.F., T.L. DARCY-HALL, N.J. DORN, E.A. GARCIA, G.G. MITTELBAACH, J.M. WOJDAK. The influence of consumer diversity and indirect facilitation on trophic level biomass and stability. **Oikos**, v. 110, p. 556–566, 2005.

STEMBERGER, R.S. A general approach to the culture of planktonic rotifers. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 38, p. 721–724, 1981.

TESSIER, A.J., C.E. GOULDEN. Cladoceran juvenile growth. **Limnology and Oceanography**, v. 32, p. 680–686, 1987. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.4319/lo.1987.32.3.0680>

TESSIER, A.J., L.L. HENRY, C.E. GOULDEN, M.W. DURAND. Starvation in *Daphnia*: Energy reserves and reproductive allocation. **Limnology and Oceanography**, v. 28, n. 4, p. 667–676, 1983.

THRELKELD, S.T. Starvation and the size structure of zooplankton communities. **Freshwater Biology**, v. 6, p. 489–496, 1976.

UHELINGER, V. Étude statistique des méthodes de dénombrement planctonique. **Archives Sciences**, v. 17, p. 121-123, 1964.

UTERMÖHL, H. Zur vervollkommung der quantitativen phytoplankton: methodik. **Mitteilungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie**, v. 9, p. 1-38, 1958.

7. CAPÍTULO II: Predação e preferência alimentar de invertebrados (o díptero *C. brasiliensis* e o ácaro *Krendowskia* sp.); e a influência indireta da predação (presença de cairomônios) e da competição sobre a história de vida de cladóceros do Lago Monte Alegre.

RESUMO

Conhecimento sobre o impacto da predação e preferência alimentar de predadores invertebrados é limitado a poucas espécies de cladóceros (*B. tubicen*; *D. gessneri*) no Lago Monte Alegre (LMA). Experimentos de laboratório foram realizados para investigar a ocorrência de predação e preferência alimentar das larvas de estágio IV do díptero *Chaoborus brasiliensis* sobre neonatos e adultos dos cladóceros *C. richardi* e *D. gessneri* (experimento 1), *D. gessneri* e *D. birgei* (experimento 2) e *C. richardi* e *D. birgei* (experimento 3); e a predação e preferência alimentar do ácaro aquático *Krendowskia* sp. sobre neonatos e adultos de *C. richardi* e *D. gessneri* (experimento 4). Larvas de *Chaoborus* predaram preferencialmente neonatos de *D. gessneri* a neonatos e adultos de *C. richardi* (experimento 1); predaram igualmente neonatos de *D. birgei* e *D. gessneri*, bem como também adultos da primeira espécie (experimento 2); e predaram preferencialmente neonatos e adultos de *D. birgei* em relação a neonatos e adultos de *C. richardi* (experimento 3). O ácaro *Krendowskia* sp. não predou nem neonatos, nem adultos de *C. richardi*, mas predou neonatos e adultos de *D. gessneri* no experimento 4. Outros dois experimentos foram realizados para testar a influência do fator combinado “predação+competição” sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. gessneri* (experimento 5) e de *C. richardi* e *D. birgei* (experimento 6), sob a influência de cairomônio (substância química liberada pelo predador) e baixa concentração de alimento (0,25 mg C. L⁻¹). *D. gessneri* teve o tempo médio de vida reduzido e não reproduziu na presença de *C. richardi* no experimento 5. No mesmo experimento ambas as espécies não reproduziram na presença de cairomônio. De forma semelhante, *C. richardi* teve o tempo médio de vida reduzido e não reproduziu na presença de cairomônio, junto a *D. birgei*, no experimento 6, enquanto *D. birgei* não foi afetada, nem pela competição, nem pelo cairomônio. Os resultados obtidos no presente estudo sugerem que a preferência alimentar dos predadores invertebrados sobre jovens e adultos de diferentes espécies pode ser responsável

pela estruturação das populações no lago. Ambos os fatores, a baixa concentração de alimento e a presença de cairomônio, afetaram o desempenho dos cladóceros.

ABSTRACT

Knowledge about the impact of predation and feeding preference by invertebrate predators is limited to a few cladocerans (*B. tubicen*; *D. gessneri*) in Lake Monte Alegre (LMA). Laboratory experiments were carried out to investigate the occurrence of predation and feeding preference of instar IV larvae of the dipteran *Chaoborus brasiliensis* on neonates and adults of *C. richardi* and *D. gessneri* (experiment 1), *D. gessneri* and *D. birgei* (experiment 2) and *C. richardi* and *D. birgei* (experiment 3); and predation and feeding preference of the aquatic mite *Krendowskia* sp. on neonates and adults of *C. richardi* and *D. gessneri* (experiment 4). *Chaoborus* larvae preyed preferentially on neonates of *D. gessneri* to neonates and adults of *C. richardi* (experiment 1); also preyed on neonates of *D. birgei* and *D. gessneri*, as well as adults of the first species (experiment 2); and predate neonates and adults of *D. birgei* in relation to neonates and adults of *C. richardi* (experiment 3). The mite *Krendowskia* sp. did not prey on either neonates or adults of *C. richardi* but preyed on neonates and adults of *D. gessneri* in experiment 4. Two other experiments were conducted to test the influence of the combined factors predation + competition on the life history of *C. richardi* and *D. gessneri* (experiment 5), and *C. richardi* and *D. birgei* (experiment 6), under the influence of kaironome (substance released by the predator), and low food concentration (0.25 mg C. L⁻¹). *D. gessneri* had a reduced average life time and did not reproduce in the presence of *C. richardi* in experiment 5. In the same experiment both species did not reproduce in the presence of kaironome. Similarly, *C. richardi* had a reduced average life time and did not reproduce in the presence of kaironome, along with *D. birgei*, in experiment 6, while *D. birgei* was not affected either by competition or by kaironome. The results obtained in the present study suggest that the feeding preference of invertebrate predators on juveniles and adults of different species may be responsible for structuring the populations in the lake. Both factors, the low food concentration and kairomone, have affected the performance of the cladocerans.

7.1 INTRODUÇÃO

A predação tem sido considerada o fator-chave na evolução da história de vida dos cladóceros (LYNCH, 1980), principalmente nos trópicos, onde este tipo de interação tende a ser mais intensa (SAUNDERS; PORTER; TAYLOR, 1999). Ela é a maior causa da mortalidade nas populações planctônicas, comparado à senescência, fome, parasitismo e fatores abióticos, como temperatura ou anoxia (GLIWICZ; PIJANOWSKA, 1989). Além de ser apontada como o fator mais importante na regulação de populações zooplancônicas (ZARET, 1980), a intensidade da predação pode aumentar, diminuir ou ter o mínimo efeito sobre a força, o impacto e a importância das interações competitivas (CHASE et al., 2002).

A predação pode afetar diretamente as populações de presas, quanto à abundância, quando altas taxas de ingestão diminuem suas densidades; ao tamanho, quando a predação é seletiva em classes de tamanho particulares; à morfologia, quando presas com estruturas morfológicas simples são selecionadas (CASTILHO-NOLL; ARCIFA 2007a, b) e o comportamento, quando a predação leva à migração (ARCIFA et al., 2016). Além disso, predação também pode afetar indiretamente as populações de presas com relação à sucessão sazonal, principalmente na zona pelágica, onde os organismos ficam mais suscetíveis a predação (GLIWICZ; PIJANOWSKA, 1989).

O risco de predação para uma determinada presa depende da sua vulnerabilidade e da sobreposição espacial e temporal com o predador (PASTOROK, 1981; BEZERRA-NETO; PINTO-COELHO, 2002). Gliwicz e Pijanowska (1989), em sua revisão, apontam uma série de características morfológicas, fisiológicas e comportamentais, que influenciam a vulnerabilidade da presa, tais como tamanho, forma, pigmentação, palatabilidade, locomoção e habilidades para escapar. Segundo os autores, a vulnerabilidade combinada com a preferência do predador pode levar à redução drástica da densidade da espécie mais afetada. No entanto, eles acrescentam que extinção de uma população causada por predação só pode ocorrer se o impacto da predação é persistente, ou as perdas não são compensadas pelo aumento da sobrevivência de jovens e pela reprodução, apesar do aumento da oferta alimentar associada com elevada predação.

Predadores vertebrados ou invertebrados podem regular as populações de crustáceos por um período mais longo em lagos tropicais do que em lagos temperados (SAUNDERS; PORTER; TAYLOR, 1999). Se a predação é seletiva, a seleção ocorre sobre a espécie mais

vulnerável, ao contrário da predação não seletiva, quando espécies mais abundantes tendem a sofrer maior pressão predatória (GLIWICZ; PIJANOWSKA, 1989). A maioria dos peixes planctófagos, por serem visuais, são os principais predadores vertebrados responsáveis pela remoção do zooplâncton de maior tamanho (LYNCH, 1980). Não menos importante, a predação por invertebrados pode causar grande impacto nas populações zooplantônicas, especialmente sobre aquelas de menor tamanho, podendo levar à extinção, principalmente em casos em que a predação por vertebrados é baixa ou nula (ZARET, 1980).

Há, no entanto, várias razões pelas quais o efeito da predação pode ser reduzido. Gliwicz e Pijanowska (1989), em sua revisão, citam algumas delas: a) predadores planctófagos podem mudar de uma espécie de presa para outra; b) a densidade da presa inicial pode ser rapidamente restabelecida após o predador focar sua atenção em outra espécie de presa, devido ao curto tempo de geração e altas taxas reprodutivas desses organismos; c) a flexibilidade dos traços de história de vida de presas permite superar a intensa predação, uma vez que muitos parâmetros, determinantes na vulnerabilidade à predação (ex. tamanho na maturidade), podem ser ajustados, d) presas podem facilmente detectar a presença de um predador em um ambiente e ajustar seu comportamento e morfologia para tornar-se menos suscetível.

Muitos organismos planctônicos exibem a capacidade de identificar substâncias químicas (caimônios) liberadas pelo predador (HANAZATO 1995, 1999; LASS; SPAAK, 2003) e, por meio de diferentes respostas morfológicas, comportamentais ou na história de vida, reduzem o risco de serem predadas (LASS; SPAAK, 2003). A maioria dos estudos envolvendo defesas anti-predatórias induzidas em cladóceros tem focado em espécies do gênero *Daphnia* e relacionado suas diferenças morfológicas quando influenciadas pela presença de um predador, vertebrado ou invertebrado (DODSON, 1988; RICCARDI; GIUSSANI; LAGORIO, 2002; WEIS; LEIMANN; TOLLRIAN, 2015).

Respostas morfológicas em cladóceros estão relacionadas principalmente ao desenvolvimento e aumento de estruturas protuberantes, como prolongamento da cabeça (elmos) (PIJANOWSKA, 1992; DZIALOWSKI et al., 2003), fórnices afiados (espinhos laterais) que surgem em organismos com ou sem elmos (FREITAS; CRISPIM; HERNÁNDEZ, 2007), e espinhos caudais (HANAZATO, 1999). Como predadores invertebrados apresentam tamanhos ligeiramente maiores que suas presas, pequenas

diferenças na forma e no tamanho das presas podem alterar significativamente sua vulnerabilidade à predação (DZIALOWSKY et al., 2003).

A capacidade de migrar verticalmente é uma das estratégias comportamentais utilizada pelas presas para evitar o encontro com o predador, no espaço e no tempo (ADAMCZUK, 2009). Além da migração vertical diária, outras estratégias anti-predatórias, envolvendo o comportamento das presas, já foram constatadas, incluindo migração horizontal (LAURIDSEN et al., 1996; BURKS et al., 2002), e enxameamento ou aglomeração (PIJANOWSKA; KOWALCZEWSKI, 1997).

Mudanças na história de vida de diferentes espécies de cladóceros em resposta ao sinal químico liberado pelo predador têm sido relacionadas principalmente ao tamanho e idade na maturidade, tamanho na primeira reprodução e o número de ovos produzidos (GU et al., 2017). Quando respostas das presas são decorrentes de cairomônios liberados por peixes, as principais mudanças já constatadas envolvem a reprodução antecipada, a redução da idade e do tamanho na maturidade sexual, além do maior esforço reprodutivo, aumentando a fecundidade (HANAZATO, 1995; DAWIDOWICZ; PRĘDKI, PIETRZAK, 2010). Hanazato (1995) constatou que a redução no tamanho na maturidade de *Daphnia*, na presença de cairomônios de peixes, aumentou a probabilidade de reprodução da presa, antes de atingir tamanho suficiente para ser predada. Em contrapartida, respostas induzidas por cairomônios de invertebrados, como larvas do díptero *Chaoborus*, estão mais relacionadas com o atraso da primeira reprodução e o maior tamanho do corpo atingido por suas presas (DZIALOWSKI et al., 2003; FREITAS; CRISPIM; HERNÁNDEZ, 2007). Essas características adaptativas também podem favorecer o aumento do tamanho da ninhada das presas, compensando o maior tempo de desenvolvimento embrionário e o atraso na primeira reprodução, como reportado por DZIALOWSKI et al. (2003).

Mesmo que respostas induzidas por cairomônios liberados por predadores confirmam um benefício às presas, uma vez que aumentam suas chances de sobrevivência (LASS; SPAAK, 2003), elas podem envolver custos para serem alcançadas (DAWIDOWICZ; PRĘDKI; PIETRZAK, 2010). São exemplos de custos de defesas anti-predatórias, enfrentados pelas presas a redução das taxas de crescimento populacional, resultantes do declínio no tamanho da ninhada e do aumento do tempo de maturação (HANAZATO, 1999) e a redução da tolerância ao estresse ambiental, decorrentes da escassez de alimento (HANAZATO; DODSON, 1995; WEBER, 2001). Esses custos podem reduzir o tempo médio

de vida das presas em potencial e, por isso, devem ser considerados e avaliados juntos aos benefícios de defesas induzidas em cladóceros (DAWIDOWICZ; PRĘDKI; PIETRZAK, 2010).

Lass e Spaak (2003) em sua revisão sobre vários aspectos das defesas induzidas em diferentes crustáceos, rotíferos e algas, apontam a importância de estudar as diferentes respostas anti-predatórias de presas planctônicas, uma vez que zonas pelágicas oferecem pouco ou nenhum refúgio para esses organismos contra predadores. Características comuns, como reprodução assexuada, rápidos ciclos de vida, facilidades de cultivo e relevância ecológica, tornam esses organismos modelos em investigações de relevância ecológica e evolutiva envolvendo respostas induzidas por cairomônios.

Estudos prévios realizados no Lago Monte Alegre (LMA) apontam os principais predadores de microcrustáceos, sendo eles, em ordem de importância: as larvas do díptero *Chaoborus brasiliensis* Theobald, 1901 (ARCIFA, 2000; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a; 2007b), o ácaro *Krendowskia* sp. (CASSANO; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2002) e adultos do peixe *Tilapia rendalli* (nome atual *Coptodon rendalli*) (ARCIFA; MESCHIATTI, 1993, 1996). Apesar de peixes serem considerados os predadores mais vorazes da comunidade zooplancônica (GLIWICZ; PIJANOWSKA, 1989), no LMA, o ciclídio *Tilapia rendalli* (nome atual *Coptodon rendalli*), exerce maior pressão sobre o fito- do que sobre o zooplâncton, além de suas baixas densidades (ARCIFA; MESCHIATTI, 1993, 1996).

O papel de *C. brasiliensis* como principal controlador das densidades de cladóceros foi identificado nos primeiros estudos de variação temporal realizados no lago (1985-86; 1988-89), quando ficou constatado seu maior efeito sobre as populações de presas no verão, quando suas larvas foram mais abundantes (ARCIFA; GOMES; MESCHIATTI, 1992; ARCIFA; SILVA; SILVA, 1998). Por serem onívoras (ARCIFA, 2000) e oportunistas, larvas de *Chaoborus* selecionam primeiramente as espécies mais vulneráveis, sendo a quantidade de presas capturadas dependente tanto da frequência do encontro com o predador, quanto do comportamento, velocidade de natação, tamanho, forma e rigidez do corpo da presa (SMYLY, 1980).

A relação positiva entre o diâmetro da boca das larvas de *Chaoborus* e a largura, altura ou diâmetro máximo das presas, reportada por Arcifa (2000), permite aos estádios mais velhos (III e IV) capturar e ingerir presas maiores, embora a eficiência do ataque das larvas tenda a diminuir à medida que o tamanho do corpo da presa aumenta (MUMM, 1997). Larvas

de *C. brasiliensis* no LMA se alimentam preferencialmente da dinofíceia *Peridinium*, nos estádios iniciais (I e II), e de microcrustáceos nos estádios tardios (III e IV), (ARCIFA, 2000; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a). As larvas de *C. brasiliensis* são mais abundantes no bentos da zona limnética do que na zona litorânea, durante o dia (CLETO-FILHO; ARCIFA, 2006), mas principalmente na coluna d'água da zona limnética, onde elas exercem sua maior pressão predatória sobre copépodos e cladóceros (ARCIFA et al., 2015).

Copépodos do LMA são sensíveis aos cairomônios liberados por *C. brasiliensis*, e realizam migração reversa para escapar da predação (MINTO; ARCIFA; PERTICARRARI, 2010). Esse comportamento induzido pela presença do predador foi constatado após a pressão predatória aumentar sobre esses organismos (PERTICARRARI; ARCIFA, RODRIGUES, 2004). Apesar de os cladóceros do LMA serem mais suscetíveis que os copépodos à predação por invertebrados (CASSANO; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2002; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a, b), o cladócero *D. gessneri* não demonstrou qualquer estratégia comportamental em resposta à presença de cairomônio (MINTO; ARCIFA; PERTICARRARI, 2010). A espécie só realizou migração vertical noturna quando em contato físico direto com o predador (MINTO; ARCIFA; PERTICARRARI, 2010). Estratégias de defesas induzidas por cairomônio, envolvendo a história de vida de cladóceros no LMA, ainda não haviam sido abordadas.

Bosmina tubicen, que foi a presa preferida de larvas de *C. brasiliensis* no LMA, compreendendo mais de 50% da dieta dos estádios III e IV em 1985-1986 (ARCIFA, 2000), teve seu virtual desaparecimento constatado na zona limnética, em 1998/99 (CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a), coincidindo com o aparecimento de outro predador invertebrado (o ácaro aquático *Krendowskia* sp.). O desaparecimento da espécie foi atribuído à pressão pelos dois predadores invertebrados (CASSANO; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2002).

O aparecimento do novo predador no lago (período chave) seguido pela reestruturação da comunidade zooplancônica, e combinado ao efeito da predação por *C. brasiliensis*, foram responsáveis por mudanças na comunidade, que resultou em maior contribuição de copépodos e menor contribuição de pequenos cladóceros, como *B. tubicen* (ARCIFA et al., 2015). Segundo Arcifa et al. (2015), o impacto causado pelo período chave, em longo prazo, resultou no aumento da riqueza de espécies e na dominância de grandes e médios cladóceros, como *Daphnia gessneri* e *Ceriodaphnia richardi*.

Quase três décadas de estudos intermitentes sobre o zooplâncton no LMA (ARCIFA et al., 2015) revelaram que a pressão predatória exercida por *Chaoborus* e pelo ácaro *Krendowskia* sp. sobre *D. gessneri* tem efeito negativo, em curto prazo, sobre a dinâmica populacional da espécie, principalmente sob influência do primeiro predador. No LMA, o ácaro aquático *Krendowskia* sp. é limnético (ARCIFA et al., 2013) e suas densidades são bem menores do que aquelas alcançadas por *C. brasiliensis* (ARCIFA et al., 2015). Portanto, a baixa pressão predatória exercida pelo ácaro sobre *D. gessneri* (CASSANO; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2002) pode ter contribuído para a sua persistência no lago (ARCIFA et al., 2015).

Apesar de diferentes estudos confirmarem a ocorrência de predação de *Ceriodaphnia* exercida por *Chaoborus* (SMYLY, 1980, SMITH; COOPER, 1982; MUMM, 1997), indícios de ocorrência deste tipo de interação no LMA, observados por Perticarrari (2005), só foram confirmados recentemente nos experimentos realizados por Ferreira, Arcifa e Domingos (2018). O declínio nas densidades de *D. gessneri* e *C. richardi*, na estação quente, constatado no último estudo de variação temporal do zooplâncton (2011-2012) no LMA foi atribuído ao aumento das densidades de *C. brasiliensis*, no mesmo período (FERREIRA; ARCIFA; DOMINGOS, 2018). Há também na literatura alguns registros de predação de *Ceriodaphnia* por ácaros aquáticos (RIESSEN, 1982; BUTLER; BURNS, 1991; 1993), mas a ocorrência e o impacto do ácaro *Krendowskia* sp. sobre *C. richardi* no LMA ainda não havia sido anteriormente testada.

É a primeira vez que a predação de *Chaoborus* sobre *Diaphanosoma birgei* é estudada no Lago Monte Alegre, embora vários estudos experimentais tenham indicado que diferentes espécies de *Diaphanosoma* estão entre as presas preferenciais de larvas de *Chaoborus* (FEDORENKO, 1975; WINNER; GREBER, 1980; NEILL, 1981; MUMM, 1997) e de ácaros aquáticos (BUTLER; BURNS, 1991; RIESSEN, 1982; MATVEEV; MARTINEZ; FRUTOS, 1989). A baixa densidade de *D. birgei* na zona limnética do LMA (ARCIFA et al., 2015) sugere que a espécie tenha sua abundância controlada pela predação. A espécie também já foi mais abundante na zona pelágica, antes do aparecimento do ácaro *Krendowskia* sp. (ARCIFA; GOMES; MESCHIATTI, 1992; FILETO, 2001). A preferência de *D. birgei* pela zona litorânea do lago parece ser uma adaptação para diminuir a pressão predatória exercida por invertebrados na zona limnética (SOUZA et al., 2017). Segundo Souza et al. (2017), embora o litoral tenha outros predadores, a mortalidade deve ser maior na zona limnética.

Considerando o conhecimento prévio sobre os principais predadores no Lago Monte Alegre, foram realizados experimentos em laboratório, para testar a influência dos invertebrados *Chaoborus brasiliensis* e *Krendowskia* sp. sobre microcrustáceos que habitam a zona limnética, a zona litorânea e ambas as zonas do lago, para melhor compreender a distribuição desses organismos, no tempo e no espaço. O objetivo deste estudo foi investigar a preferência alimentar e as taxas de ingestão do predador *Chaoborus brasiliensis* (larvas de estágio IV) e do ácaro *Krendowskia* sp. sobre os cladóceros coexistentes no LMA, *C. richardi*, *D. gessneri* e *D. birgei*, bem como o efeito de cairomônios liberados pelo caoborídeo sobre a história de vida desses organismos e sua influência sobre as interações competitivas.

Experimentos de laboratório foram realizados para investigar as seguintes questões: 1. Predação e preferência alimentar de larva de *C. brasiliensis* sobre jovens e adultos de *C. richardi* e *D. gessneri*; 2. Predação e preferência alimentar de larva de *C. brasiliensis* sobre jovens e adultos de *D. gessneri* e *D. birgei*; 3. Predação e preferência alimentar de larva de *C. brasiliensis* sobre jovens e adultos de *C. richardi* e *D. birgei*; 4. Predação e preferência alimentar do ácaro *Krendowskia* sp. sobre jovens e adultos de *C. richardi* e *D. birgei*; 5. Influência indireta da predação (presença de cairomônios) de *C. brasiliensis* e da competição sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. gessneri*; 6. Influência indireta da predação (presença de cairomônios) de *C. brasiliensis* e da competição sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. birgei*.

7.2 METODOLOGIA

7.2.1 Experimento 1: Predação e preferência alimentar de *C. brasiliensis* sobre as presas *C. richardi* e *D. gessneri*

Este experimento encontra-se publicado em conjunto com meu trabalho de mestrado, na revista *Acta Limnologica Brasiliensia*. O trabalho, intitulado: “Is competition an interaction as relevant as predation for tropical planktonic cladocerans?”, tem como co-autores Marlene Sofia Arcifa e Andrés Ricardo Domingos e encontra-se disponível no

endereço online: <http://dx.doi.org/10.1590/s2179-975x0917>. Outras informações estão disponíveis nas Referências bibliográficas, em Ferreira, Arcifa e Domingos (2018).

O experimento foi realizado em 09 de junho de 2015, e teve duração de aproximadamente três dias, a contar do tempo de coleta e aclimação dos predadores, separação das presas recém-cultivadas em laboratório, até montagem e finalização do experimento. Neonatos e adultos dos cladóceros *C. richardi* e *D. gessneri* foram selecionados como presas e como predadores, larvas de estágio IV do díptero invertebrado *C. brasiliensis*. Fêmeas ovígeras, previamente cultivadas em laboratório, foram separadas 24-36 horas antes do experimento para eclosão de neonatos (item 6.2.2, Capítulo I). Presas adultas, previamente cultivadas, também foram selecionadas para o experimento. As larvas de caoborídeos foram coletadas com rede de plâncton (58 µm), 48 horas antes do início dos experimentos, aclimatadas e alimentadas no laboratório com cladóceros cultivados, para evitar o efeito de fome. Durante o experimento, foi utilizada para alimentar os cladóceros a mesma clorofícea dos cultivos, na mesma concentração (1 mg C. L⁻¹), para não ocorrer morte por limitação de alimento. Com o objetivo de realizar um teste agudo, os cladóceros foram colocados em frascos de 140 mL, cada um contendo 2 larvas do predador. Os tratamentos foram (4 réplicas cada): **a.** 10 neonatos de *D. gessneri*; **b.** 10 neonatos de *C. richardi*; **c.** 10 neonatos de *C. richardi* + 10 neonatos de *D. gessneri*; **d.** 10 neonatos de *C. richardi* + 10 fêmeas adultas de *D. gessneri*; **e.** 10 fêmeas adultas de *C. richardi* + 10 fêmeas adultas de *D. gessneri*. Os tratamentos foram mantidos sob as mesmas condições de luz e temperatura (23 °C) dos cultivos, em roda de plâncton, sob penumbra, para mimetizar as condições do lago. Após 24 horas todos os sobreviventes foram contados e o experimento finalizado.

Taxa de ingestão foi calculada utilizando a seguinte fórmula:

$$IR = (IP_{controle} - IP_{experimental}) / T * N, \text{ onde:}$$

IP_{controle} = número inicial de presas intactas, IP_{experimental} = número final de presas intactas, T = tempo de duração do experimento, N = número de predadores

7.2.2 Experimento 2: Predação e preferência alimentar de *C. brasiliensis* sobre as presas *D. gessneri* e *D. birgei*

Neste experimento, realizado em 02 de junho de 2016, as presas selecionadas foram neonatos e adultos dos cladóceros *D. gessneri* e *D. birgei* e larvas de estágio IV de *C.*

brasiliensis como predador. O desenho experimental e condições de preparação e execução do experimento foram os mesmos descritos no item 7.2.1. Os tratamentos foram (4 réplicas cada): **a.** 10 neonatos de *D. gessneri*; **b.** 10 neonatos de *D. birgei*; **c.** 5 neonatos de *D. gessneri* + 5 neonatos de *D. birgei*; **d.** 5 neonatos de *D. gessneri* + 5 fêmeas adultas de *D. birgei*; **e.** 5 fêmeas adultas de *D. gessneri* + 5 neonatos de *D. birgei*; **f.** 5 fêmeas adultas de *D. gessneri* + 5 fêmeas adultas de *D. birgei*. A redução de 10 para 5 organismos de cada espécie nos tratamentos compartilhados, em relação ao experimento anterior, foi uma correção para igualar o número de presas nos tratamentos controle e compartilhado. Esta medida também foi adotada nos experimentos seguintes. Após 24 h, o experimento foi finalizado, todos os sobreviventes foram contados e a taxa de ingestão calculada conforme o item 7.2.1.

7.2.3 Experimento 3: Predação e preferência alimentar de *C. brasiliensis* sobre as presas *C. richardi* e *D. birgei*

O experimento foi realizado entre 24 e 27 de junho de 2016. As espécies selecionadas como presas foram neonatos e adultos de *C. richardi* e *D. birgei*. O desenho experimental e condições de preparação e execução do experimento foram os mesmos descritos no item 7.2.1. Os tratamentos foram (4 réplicas cada): **a.** 10 neonatos de *D. birgei*; **b.** 10 neonatos de *C. richardi*; **c.** 5 neonatos de *C. richardi* + 5 neonatos de *D. birgei*; **d.** 5 neonatos de *C. richardi* + 5 fêmeas adultas de *D. birgei*; **e.** 5 fêmeas adultas de *C. richardi* + 5 neonatos de *D. birgei*; **f.** 5 fêmeas adultas de *C. richardi* + 5 fêmeas adultas de *D. birgei*.

Após 24 h, o experimento foi finalizado, todos os sobreviventes foram contados e a taxa de ingestão calculada.

7.2.4 Experimento 4: Predação e preferência alimentar do ácaro aquático *Krendowskia* sp. sobre as presas *C. richardi* e *D. gessneri*

O experimento foi realizado em agosto de 2016 e durou 3 dias. As espécies selecionadas como presas foram neonatos e adultos de *C. richardi* e *D. gessneri* e como predador foi selecionado o ácaro aquático, *Krendowskia* sp.. A seleção e separação das presas para o experimento estão detalhadas no item 6.2.2, do Capítulo I. Ácaros foram coletados no lago com rede de plâncton (58 µm) 48 horas antes do início dos experimentos, aclimatados e

alimentados no laboratório com cladóceros cultivados, para evitar o efeito de fome. Durante o experimento, foi utilizada a mesma clorofíceia dos cultivos para alimentar os cladóceros, na mesma concentração (1 mg C. L^{-1}), para não ocorrer limitação de alimento.

Os organismos foram mantidos em tubos de ensaio com capacidade de 100 mL e as presas alimentadas com 1 mg C. L^{-1} , e cada tubo contendo um predador, para evitar interferência entre predadores, conforme o recomendado por Matveev, Martinez e Frutos (1989). Os tratamentos de cada experimento foram (4 réplicas cada): **a.** 10 neonatos de *C. richardi*; **b.** 10 neonatos de *D. gessneri*; **c.** 5 neonatos de *C. richardi* + 5 neonatos de *D. gessneri*; **d.** 5 neonatos de *C. richardi* + 5 fêmeas adultas de *D. gessneri*; **e.** 5 fêmeas adultas de *C. richardi* + 5 neonatos de *D. gessneri*; **f.** 5 fêmeas adultas de *C. richardi* + 5 fêmeas adultas de *D. gessneri*.

Os tubos foram mantidos em câmara de germinação (FANEM, modelo CDG) nas mesmas condições de luz e temperatura dos cultivos, sob penumbra, para mimetizar as condições do lago. Após 24 horas o experimento foi finalizado, todos os sobreviventes foram contados e fixados e a taxa de ingestão foi calculada (item 7.2.1).

7.2.5 Experimento 5: Influência indireta da predação (caiomônio) e da competição sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. gessneri*

O experimento teve início em 04 de outubro de 2016 e durou 12 dias. Como presas, foram utilizados neste experimento os cladóceros *C. richardi* e *D. gessneri* e como predadores larvas de estágio IV do díptero *C. brasiliensis*. Coleta, cultivo e aclimação dos neonatos (presas) estão detalhados no item 6.2.2 do Capítulo 1. As larvas de caoborídeos foram coletadas com rede de plâncton ($58 \mu\text{m}$), 48 horas antes do início dos experimentos, aclimatadas e alimentadas no laboratório com cladóceros cultivados, para evitar o efeito de fome. Como fonte de alimento para os cladóceros foi utilizada a alga de laboratório *D. spinosus*, em concentração de $0,25 \text{ mg C. L}^{-1}$.

A água utilizada no experimento foi coletada no lago ≥ 72 horas antes do início dos testes, sendo esse o tempo necessário para o caiomônio existente na água degradar, segundo Loose (1993). Após a coleta no lago, a água foi filtrada em filtro de fibra de vidro, e mantida em frascos de 1 L no laboratório, em temperatura ambiente (23°C), sob penumbra. A água em repouso por 72 horas foi utilizada para os tratamentos sem caiomônio. Para os tratamentos

com cairomônio, a mesma água foi utilizada, porém, com adição de larvas de caoborídeo, que foram transferidas para tubos plásticos (50 mL de capacidade) colocados dentro dos frascos de 1 L contendo a água previamente coletada, 24 horas antes do experimento, para liberação da substância. Na tentativa de realizar um teste agudo, a densidade das larvas foi de 3 ind. L⁻¹, superestimando a maior densidade desse predador (2 ind. L⁻¹) encontrada em estudo recente no LMA (FERREIRA, 2013).

Os predadores foram alimentados diariamente com presas (neonatos de *D. gessneri*) colocadas dentro dos tubos, em concentração de 7 presas.predador.dia⁻¹, sendo o número um pouco acima da média de presas consumidas pelas larvas de estágio IV de *Chaoborus*, registrada por Castilho-Noll e Arcifa (2007a). Para evitar o escape das larvas, bem como dos neonatos de dentro do tubo para o meio, foi colocada na extremidade superior e inferior de cada tubo uma rede com malha de 70 µm, que permitiu a troca da água dentro e fora do tubo, bem como a liberação do cairomônio. Em caso de morte das larvas de *C. brasiliensis*, as mesmas foram substituídas.

As águas (com e sem cairomônio) foram transferidas para frascos menores, de 140 mL, onde os neonatos, previamente cultivados (item 6.2.2 do Capítulo 1) foram separados e inoculados. Os cladóceros foram alimentados com a alga de laboratório *D. spinosus*, em concentração de 0,25 mg C. L⁻¹. Após a inoculação, o meio foi trocado diariamente e todos os indivíduos sobreviventes foram contados, bem como o número de neonatos produzidos. Os sobreviventes foram transferidos para novos frascos contendo um novo meio. A renovação diária do meio obedeceu ao mesmo padrão de coleta e preparação da água feita no início do experimento (coleta, filtração e repouso por 72 horas).

Os tratamentos foram (3 réplicas cada): **a.** controle com 10 neonatos de *C. richardi*, sem cairomônio; **b.** controle com 10 neonatos de *D. gessneri*, sem cairomônio; **c.** culturas compartilhadas com 5 neonatos de cada espécie (*C. richardi* e *D. gessneri*) sem cairomônio; **d.** controle com 10 neonatos de *C. richardi*, com cairomônio; **e.** controle com 10 neonatos de *D. gessneri*, com cairomônio; **f.** culturas compartilhadas com 5 neonatos de cada espécie (*C. richardi* e *D. gessneri*), com cairomônio.

Os organismos foram mantidos sob as mesmas condições de luz e temperatura dos cultivos (item 6.2.2. do Capítulo I), em roda de plâncton, na penumbra, para mimetizar condições do lago.

Os principais parâmetros de história de vida analisados foram: sobrevivência (l_x), fecundidade (b_x), taxa reprodutiva bruta (Grr), taxa reprodutiva líquida (R_0), tempo de geração (G) e taxa de crescimento populacional (r) (KREBS, 1985).

$$\text{Perfil de sobrevivência } (l_x) = \frac{S(x)}{S(0)} \quad (1)$$

$$\text{Perfil de fecundidade} = \frac{b(x)}{S(x)} \quad (2)$$

$$\text{Taxa reprodutiva bruta (Grr): } \sum_0^{\infty} b_x \quad (3)$$

$$\text{Taxa reprodutiva líquida}(R_0): \sum_0^{\infty} l_x \cdot b_x \quad (4)$$

$$\text{Tempo de geração (G): } \sum_0^{\infty} l_x \cdot b_x \cdot x \quad (5)$$

$$\text{Taxa de crescimento populacional (r) – aproximado} = \frac{\ln R_0}{G} \quad (6)$$

$$\text{r corrigido (Equação de Euler): } \sum_{x=w}^n e^{-rx} \cdot l_x \cdot b_x = 1 \quad (7)$$

onde:

(1) l_x é a probabilidade de um indivíduo sobreviver até uma determinada classe de idade; (2) b_x é a taxa de natalidade per capita para as fêmeas, ou seja, número médio de descendentes produzidos por uma fêmea de determinada idade, por unidade de tempo; (3) R_0 é o número médio de descendentes produzidos por fêmea ao longo da vida, ajustado ao perfil de sobrevivência; (4) Grr é o número médio de descendentes produzido por fêmea ao longo da

vida, desconsiderando a mortalidade ($l_x = 1$); (5) G é a média das idades dos progenitores de todos os descendentes produzidos por uma população; (6) r - aproximado é a taxa intrínseca de crescimento populacional aproximada; e (7) r corrigido é a taxa intrínseca de crescimento populacional corrigida pela equação de Euler. Esforço reprodutivo (R_0 /período reprodutivo) foi calculado segundo Nandini e Sarma (2002).

7.2.6 Experimento 6: Influência indireta da predação (caiomônio) e da competição sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. birgei*

O experimento teve início em 30 de setembro de 2016, com duração de 11 dias. Os cladóceros utilizados nesse experimento foram *C. richardi* e *D. birgei*, expostos à presença e ausência de caiomônio liberado pelo predador invertebrado, *C. brasiliensis*. O desenho experimental, a concentração de alimento e as condições de laboratório foram as mesmas descritas no experimento anterior (item 7.2.5.).

Os tratamentos foram (3 réplicas cada): **a.** controle com 10 neonatos de *C. richardi*, sem caiomônio; **b.** controle com 10 neonatos de *D. birgei*, sem caiomônio; **c.** culturas compartilhadas com 5 neonatos de cada espécie (*C. richardi* e *D. birgei*), sem caiomônio; **d.** controle com 10 neonatos de *C. richardi*, com caiomônio; **e.** controle com 10 neonatos de *D. birgei*, com caiomônio; **f.** culturas compartilhadas com 5 neonatos de cada espécie (*C. richardi* e *D. birgei*), com caiomônio. Parâmetros de história de vida foram avaliados conforme descrito no experimento anterior (item 7.2.5.).

Análise dos dados

Para os resultados dos experimentos de preferência alimentar dos predadores *C. brasiliensis* e *Krendowskia* sp., (Experimento 1, 2, 3 e 4), teste t de student foi usado para comparar as médias dos números de presas consumidas por predador. Para comparar as taxas de ingestão de cada predador foi usada ANOVA, com teste Fisher *post-hoc*.

Para as análises estatísticas dos experimentos 5 e 6 foi utilizada ANOVA, com teste Fisher *post-hoc*, de acordo com os pressupostos alcançados pelos dados.

Todas as análises foram realizadas por meio do software STATISTICA 8.0 – StatSoft. O nível de significância adotado foi $p < 0,05$.

7.3 RESULTADOS

Tamanhos de neonatos e adultos das presas, *C. richardi*, *D. birgei* e *D. gessneri* e dos predadores, *C. brasiliensis* (estádio IV da larva) e o ácaro aquático *Krendowskia* sp., estão descritos na Tabela 1.

Tabela 1 - Tamanho médio de neonatos e adultos de presas e predadores utilizados nos experimentos.

Presas	Tamanho	Fonte
<i>Ceriodaphnia richardi</i>	neonatos: $0,30 \pm 0,03$ mm adultos: $0,70 \pm 0,00$ mm	presente estudo presente estudo
<i>Diaphanosoma birgei</i>	neonatos: $0,30 \pm 0,02$ mm adultos: $0,61 \pm 0,02$ mm $0,87 \pm 0,03$ mm	presente estudo Arcifa et al. (2015) presente estudo
<i>Daphnia gessneri</i>	neonatos: $0,55 \pm 0,02$ adultos: $1,22 \pm 0,01$	presente estudo presente estudo
Predadores		
<i>Chaoborus brasiliensis</i>	adultos (estádio IV): $6,14 \pm 0,74$ mm	Arcifa (2000)
<i>Krendowskia</i> sp.	adultos: $1,14 \pm 0,03$ mm	Cassano; Castilho-Noll e Arcifa (2002)

7.3.1 Experimento 1: Predação e preferência alimentar de *C. brasiliensis* sobre as presas *C. richardi* e *D. gessneri*

Quando as presas foram neonatos de *D. gessneri* e *C. richardi* colocadas separadamente, o predador reduziu significativamente a densidade da primeira (*t-test*, $p = 0,000$), mas não da segunda espécie, embora também tenha sido predada (Fig. 1a e b, respectivamente). De forma semelhante, quando neonatos de ambas as espécies foram colocados juntos, a densidade de *D. gessneri* foi novamente reduzida, de forma significativa (*t-test*, $p = 0,04$), mas não a de *C. richardi* (Fig. 1c). Os predadores atacaram, mas não ingeriram fêmeas adultas de *D. gessneri* no tratamento com neonatos de *C. richardi*, que, por sua vez, não foram ingeridos, nem atacados pelo díptero (Fig. 1d). Quando adultos de ambas as espécies foram colocados juntos, *C. richardi* teve sua densidade significativamente reduzida pelo predador (*t-test*, $p = 0,002$), enquanto *D. gessneri* foi atacada, mas não ingerida por ele (Fig. 1e).

Figura 1 - Número de presas de *D. gessneri* e *C. richardi* no início (branco) e fim (cinza) do experimento, consumidas pelo predador *C. brasiliensis*. “Dgn” e “Crn” representam os neonatos de ambas as espécies, respectivamente; e, “Dga” e “Cra”, representam os adultos, respectivamente. Barra de erros representa o erro padrão da média ($\pm$) baseado em 4 réplicas. Diferenças significativas são representadas por: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

Médias diárias de taxas de ingestão de jovens e adultos de *C. richardi* e *D. gessneri* por *C. brasiliensis* diferiram significativamente (Anova, $F = 10,0$; $p = 0,000$) entre os tratamentos (Fig. 2). A taxa de ingestão de neonatos de *C. richardi* e *D. gessneri* variou de 0 a

0,2 e de 1 a 1,2 presas.predador⁻¹.dia⁻¹, respectivamente, enquanto a taxa de ingestão de adultos foi em média 0,8 presas.predador⁻¹.dia⁻¹ para a primeira espécie, e nula para a segunda. Predadores ingeriram significativamente mais neonatos de *D. gessneri* do que de *C. richardi*, nos cultivos isolados, **Crn**, **Dgn** (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,002$), o que não ocorreu quando os neonatos foram colocados juntos (**Crn+Dgn**), apesar da maior ingestão de *D. gessneri*. Apesar da ausência de predação sobre neonatos de *C. richardi* e adultos de *D. gessneri*, no mesmo tratamento (**Crn+Dga**), a menor espécie tornou-se a presa favorita quando adulta, ao ser pareada com adultos de *Daphnia*, em **Cra+Dga** (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,002$).

Figura 2 - Taxas de ingestão de larvas de estágio IV de *C. brasiliensis* em relação às presas, *C. richardi* e *D. gessneri*, em dois estágios de desenvolvimento (neonato e adulto), onde “**Crn**” e “**Dgn**” representam os neonatos de ambas as espécies, respectivamente; e, “**Cra**” e “**Dga**”, representam os adultos, respectivamente. Barras indicam o erro padrão da média ($\pm$) baseado em 4 réplicas. Diferenças significativas são representadas por: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

7.3.2 Experimento 2: Predação e preferência alimentar de *C. brasiliensis* sobre as presas *D. gessneri* e *D. birgei*

O predador reduziu significativamente a densidade de *D. gessneri* e *D. birgei* (*t-test*, $p = 0,000$; para ambas) nos tratamentos com neonatos colocados sozinhos (Fig. 3a e 3b, respectivamente) e juntos (*t-test*, $p = 0,000$ para ambas; Fig. 3c). Adultos de *D. birgei* e neonatos de *D. gessneri* também tiveram suas densidades significativamente reduzidas pelo predador (*t-test*, $p = 0,000$ e $0,003$, respectivamente), quando colocados no mesmo frasco (Fig. 3d). Quando as presas oferecidas foram indivíduos adultos de *D. gessneri* e neonatos de *D. birgei*, apenas a segunda espécie foi significativamente reduzida (*t-test*, $p = 0,000$), enquanto a primeira não foi predada (Fig. 3e). Predação sobre adultos de ambas as espécies colocadas juntas só ocorreu sobre *D. birgei* (Fig. 3f), que teve sua densidade significativamente reduzida pelo caoborídeo (*t-test*, $p = 0,000$).

Figura 3 - Número de presas de *D. gessneri* e *D. birgei* no início (branco) e fim (cinza) do experimento, consumidas pelo predador *C. brasiliensis*. “Dgn” e “Dbn” representam os neonatos de ambas as espécies, respectivamente; e, “Dga” e “Db a”, representam os adultos, respectivamente. Barra de erros representa o erro padrão da média ($\pm$). Diferenças significativas são representadas por: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

Médias diárias de taxa de ingestão de *D. gessneri* e *D. birgei* por *C. brasiliensis* diferiram entre os tratamentos (Anova, $F = 8,21$, $p = 0,000$), (Fig. 4). Taxa de ingestão de *C. brasiliensis* sobre neonatos de *D. gessneri* variou de 1,1 a 4,3 presas.predador⁻¹.dia⁻¹ e de 1,8 a 4,4 presas.predador⁻¹.dia⁻¹ sobre neonatos de *D. birgei*. Taxa de ingestão de adultos de *D.*

birgei variou de 1,9 a 2,1 presas.predador⁻¹.dia⁻¹. Não houve diferença entre as taxas de ingestão do predador sobre neonatos de *D. gessneri* e *D. birgei* colocados em frascos separados (*Dgn*, *Dbn*) ou juntos (*Dgn+Dbn*). No entanto, quando as presas foram neonatos de *D. gessneri* e adultos de *D. birgei* colocados no mesmo frasco (*Dgn+Db a*), o predador ingeriu preferencialmente a segunda espécie (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,02$). *C. brasiliensis* predou preferencialmente *D. birgei* em relação a *D. gessneri*, em qualquer fase de desenvolvimento.

Figura 4 - Taxas de ingestão de larvas de estágio IV de *C. brasiliensis* em relação às presas, *D. gessneri* e *D. birgei*, em dois estágios de desenvolvimento (neonato e adulto), onde “*Dgn*” e “*Dbn*” representam os neonatos de ambas as espécies, respectivamente; e, “*Dga*” e “*Db a*”, representam os adultos das espécies, respectivamente. Barras indicam o erro padrão da média ($\pm$).

7.3.3 Experimento 3: Predação e preferência alimentar de *C. brasiliensis* sobre as presas *C. richardi* e *D. birgei*

C. richardi e *D. birgei* foram predadas por *C. brasiliensis* em todos os tratamentos (Fig. 5). Nos tratamentos individuais, neonatos de *C. richardi* (Fig. 5a) e de *D. birgei* (Fig.

5b) tiveram suas densidades significativamente reduzidas pelo predador (*t-test*, $p = 0,000$ para ambas). Situação semelhante ocorreu quando os neonatos foram colocados juntos (Fig. 5c), com redução significativa da densidade de ambas as espécies (*t-test*, $p = 0,000$ para ambas). O predador também reduziu significativamente a densidade de adultos de *D. birgei* e neonatos de *C. richardi* (*t-test*, $p = 0,000$ e $0,02$, respectivamente), no mesmo tratamento (Fig. 5d). Situação semelhante ocorreu quando as presas foram adultos de *C. richardi* e neonatos de *D. birgei* (*t-test*, $p = 0,01$ e $0,000$, respectivamente), (Fig. 5e). Também houve predação sobre adultos, com redução significativa de *C. richardi* (*t-test*, $p = 0,02$) e *D. birgei* (*t-test*, $p = 0,000$) no mesmo tratamento (Fig. 5f).

Figura 5 - Número de presas de *C. richardi* e *D. birgei* no início (branco) e fim (cinza) do experimento, consumidas pelo predador *C. brasiliensis*. “*Crn*” e “*Dbn*” representam os neonatos de ambas as espécies, respectivamente; e, “*Cra*” e “*Dba*”, representam os adultos, respectivamente. Barra de erros representa o erro padrão da média ($\pm$). Diferenças significativas são representadas por: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

Médias diárias de taxa de ingestão de *C. richardi* e *D. birgei* por *C. brasiliensis* diferiram entre os tratamentos (Anova, $F = 15,29$, $p = 0,000$), (Fig. 6). A taxa de ingestão diária de neonatos por caoborídeo variou de 1 a 2 presas.predador⁻¹.dia⁻¹ de *C. richardi* e de 2

a 5 presas.predador⁻¹.dia⁻¹ de *D. birgei*, enquanto para adultos variou de 0,4 a 0,6 presas.predador⁻¹.dia⁻¹ e de 2,1 a 2,4, presas.predador⁻¹.dia⁻¹ para a primeira e segunda espécie, respectivamente. Nos tratamentos individuais (*Crn*, *Dbn*), o predador consumiu, significativamente, mais neonatos de *D. birgei* do que de *C. richardi* (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,000$), enquanto não houve diferença quando os neonatos foram colocados juntos (*Crn+Dbn*). Também não houve diferença entre as taxas de ingestão de neonatos de *C. richardi* e adultos de *D. birgei* pelo predador no mesmo tratamento (*Crn+Dbn*). O predador consumiu, preferencialmente, neonatos e adultos de *D. birgei* a adultos de *C. richardi*, quando as taxas de ingestão foram significativamente maiores para a primeira espécie, em *Cra+Dbn* e *Cra+Dbn* (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,000$ para ambos os tratamentos).

Figura 6 - Taxas de ingestão de larvas de estágio IV de *C. brasiliensis* em relação às presas, *C. richardi* e *D. birgei*, em dois estágios de desenvolvimento (neonato e adulto), onde “*Crn*” e “*Dbn*” representam os neonatos de ambas as espécies, respectivamente; e, “*Cra*” e “*Dbn*”, representam os adultos, respectivamente. Barras indicam o erro padrão da média ($\pm$).

7.3.4 Experimento 4: Predação e preferência alimentar do ácaro aquático *Krendowskia* sp. sobre as presas *C. richardi* e *D. gessneri*

Predação do ácaro aquático *Krendowskia* sp. ficou limitada a uma única presa, *D. gessneri*. *C. richardi* não teve nem neonatos (Fig. 7a, 7c, e 7e) nem adultos (Fig. 7d e 7f) consumidos pelo predador.

O predador consumiu, mas não reduziu significativamente as densidades de neonatos de *D. gessneri* no tratamento individual (Fig. 7b). Por outro lado, houve redução significativa da densidade de neonatos de *D. gessneri* (*t-test*, $p = 0,02$) quando colocados com neonatos, mas não com adultos de *C. richardi* (Fig. 7c e 7d, respectivamente). As densidades de adultos de *D. gessneri* não foram reduzidas significativamente na presença de neonatos de *C. richardi* (Fig. 7e), mas a redução foi significativa (*t-test*, $p = 0,01$) na presença de adultos da espécie (Fig. 7f).

Figura 7 - Número de presas de *C. richardi* e *D. gessneri* no início (branco) e fim (cinza) do experimento, consumidas pelo ácaro *Krendowskia* sp. “Crn” e “Dgn” representam os neonatos de ambas as espécies, respectivamente; e, “Cra” e “Dga”, representam os adultos, respectivamente. Barra de erros representa o erro padrão da média ($\pm$). Diferenças significativas são representadas por: * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

Houve diferença entre as taxas de ingestão obtidas entre os tratamentos (Anova, $F=2,9375$, $p = 0,046$), Figura 8. Médias diárias de taxas de ingestão de *D. gessneri* variaram de 1 a 3 presas.predador⁻¹.dia⁻¹ para neonatos, e de 1 a 2 presas.predador⁻¹.dia⁻¹ para adultos, e foi nula em *C. richardi*. Médias diárias de taxas de ingestão de *D. gessneri* superaram *C. richardi* (que não foi ingerida) nos tratamentos *Crn*, *Dgn* (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,03$), *Crn+Dgn* (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,03$) e *Cra + Dga* (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,01$). Não houve preferência alimentar de *Krendowskia* sp. por neonatos ou adultos de *D. gessneri*.

Figura 8. Taxas de ingestão do ácaro aquático *Krendowskia* sp., em relação às presas, *C. richardi* e *D. gessneri*, em dois estádios de desenvolvimento (neonato e adulto), onde “*Crn*” e “*Dgn*” representam os neonatos de ambas as espécies, respectivamente; e, “*Cra*” e “*Dga*”, representam os adultos, respectivamente. Barras indicam o erro padrão da média ($\pm$).

7.3.5 Experimento 5: Influência indireta da predação (cairomônio) e da competição sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. gessneri*

O perfil de sobrevivência de *C. richardi* variou entre os tratamentos com e sem cairomônio. Na ausência de cairomônio, baixa mortalidade de jovens foi registrada em ambos os tratamentos, controle (Cr_{-K-}) e com *D. gessneri* (Cr_{+K-}), seguida de baixa mortalidade de adultos e mortalidade constante a partir do 4º dia, no primeiro e segundo caso, respectivamente (Fig. 9a). Com base na classificação de Gotelli (2009), perfis de sobrevivência podem ser classificados como tipo I nos tratamentos sem cairomônio, com uma tendência para tipo II, na presença dele, em Cr_{+K+} . Nos tratamentos com cairomônio, foi registrada alta mortalidade de jovens no início do experimento, em Cr_{-K+} e Cr_{+K+} , com maior mortalidade de adultos no segundo caso (Fig. 9b). Perfil de sobrevivência de *C. richardi* cultivada na presença de cairomônio pode ser classificado com tipo III, em qualquer um dos tratamentos.

Perfis de sobrevivência de *D. gessneri* foram semelhantes nos tratamentos sem cairomônio, com curvas de sobrevivência em idade específica apresentando mortalidade constante (Tipo II) no controle (Dg_{-K-}) e na presença de *C. richardi* (Dg_{+K-}), porém, com maior mortalidade no segundo caso (Fig. 9c). Na presença de cairomônio, a espécie apresentou um perfil mais próximo ao Tipo III, devido à alta mortalidade de jovens registrada no início do experimento, tanto no controle (Dg_{-K+}), quanto na presença da menor espécie (Dg_{+K+}), (Fig. 9d).

Figura 9 - Curvas de sobrevivência (lx) em idade específica de *C. richardi* (a e b), e *D. gessneri* (c e d) cultivadas no controle (Cr-, Dg-, respectivamente) e juntas (Cr+, Dg+, respectivamente), na ausência (K_-) e presença de cairomônios (K_+). Barras indicam o erro padrão da média ($\pm$).

Curvas de fecundidade indicaram que a reprodução de *C. richardi* ficou limitada nos tratamentos sem cairomônio, $Cr^-_{K_-}$, $Cr^+_{K_-}$ (Fig. 10a), além de não ter ocorrido nos tratamentos com a substância, $Cr^-_{K_+}$, $Cr^+_{K_+}$. Em ambos os tratamentos, a idade da primeira reprodução ocorreu no 4º dia, com o tamanho máximo da prole chegando a 3 descendentes.fêmea⁻¹.dia⁻¹, enquanto o período reprodutivo durou 6 e 4 dias no controle e na presença de *D. gessneri*, respectivamente.

Curvas de fecundidade de *D. gessneri* mostraram que a espécie não reproduziu nos tratamentos com cairomônio ($Dg^-_{K_+}$, $Dg^+_{K_+}$), nem na ausência dele, na presença de *C. richardi* ($Dg^+_{K_-}$). A única ninhada produzida pela espécie ocorreu no controle, sem cairomônio ($Dg^-_{K_-}$), no 6º dia, e o tamanho da prole não chegou a 4 descendentes.fêmea⁻¹.dia⁻¹ (Fig. 10b).

Figura 10 - Curvas de fecundidade (bx) em idade específica de *C. richardi* (a e b) e *D. gessneri* cultivadas no controle (Cr-, Dg-) e juntas (Cr+, Dg+), na ausência (k-) e presença de cairomônios (k+). Barras indicam o erro padrão da média ($\pm$).

Análise de variância (ANOVA) apontou diferenças significativas quanto ao tempo médio de vida entre os tratamentos de *C. richardi* e *D. gessneri*, na ausência e presença uma da outra, em cultivos com e sem cairomônio ($F = 13,4006$; $p = 0,000$). Apenas os tratamentos sem cairomônio, de *C. richardi*, (Cr_{-K-} e Cr_{+K-}) e *D. gessneri* (Dg_{-K-}), foram analisados quanto aos demais parâmetros da tabela de vida, devido à ausência de dados de reprodução suficientes para análise. Anova indicou diferenças significativas entre esses tratamentos para os parâmetros: taxa reprodutiva líquida ($F = 6,19987$, $p = 0,03$), taxa de crescimento populacional ($F = 7,671435$; $p = 0,02$) e esforço reprodutivo ($F = 71,3125$; $p = 0,000$).

Análise detalhada dos parâmetros de tabela de vida de *C. richardi* e *D. gessneri*, cultivadas individualmente (Cr-, Dg-) e juntas (Cr+, Dg+), na ausência (K-) e presença (K+) de cairomônios estão apresentados na Tabela 2. Na ausência de cairomônio, *C. richardi* não teve suas taxas de sobrevivência ou reprodução afetadas pela presença de *D. gessneri* (Cr_{+K-}). Ao contrário, houve aumento significativo (50%) do esforço reprodutivo de *C. richardi* na presença de *D. gessneri* (Cr_{+K-}) comparado ao controle (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,001$). A espécie sobreviveu por poucos dias nos tratamentos com cairomônio (Cr_{-K+} e Cr_{+K+}), e a presença de *D. gessneri* não teve influência sobre seu tempo de vida. Devido à ausência de reprodução nos tratamentos com cairomônio, parâmetros reprodutivos não puderam ser analisados. Entre os controles, *C. richardi* viveu mais na ausência do que na presença de

caiomônio, quando o tempo médio de vida foi de 10 e 5 dias, em Cr-K⁻ e Cr-K⁺, respectivamente (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,000$).

Na ausência de caiomônio, *D. gessneri* teve o tempo médio de vida significativamente reduzido em 38% na presença de *C. richardi* (Dg+K⁻), em relação ao seu controle (Dg-K⁻), quando a sobrevivência chegou a 5 e 8 dias, respectivamente (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,003$). O tempo médio de vida de *D. gessneri* ficou ainda mais reduzido nos tratamentos com caiomônio, quando a sobrevivência não ultrapassou 3 e 2 dias em Dg-K⁺ e Dg+K⁺, respectivamente, sem, portanto, diferenças significativas entre os tratamentos. Além disso, houve redução significativa do tempo médio de vida da espécie (63%) no tratamento controle na presença de caiomônio (Dg-K⁺), comparado ao controle na ausência dele, Dg-K⁻ (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,000$). Devido ao mau desempenho reprodutivo da espécie nos tratamentos com *Ceriodaphnia*/sem caiomônio (Dg+K⁻), controle/com caiomônio (Dg-K⁺), e com *Ceriodaphnia*/com caiomônio (Dg+K⁺) outros parâmetros não puderam ser analisados.

Tabela 2 - Parâmetros de tabela de vida (tempo médio de vida - dia), taxa reprodutiva bruta (descendentes.fêmea⁻¹.tempo de vida⁻¹), taxa reprodutiva líquida (descendentes.fêmea⁻¹.tempo de vida⁻¹), tempo de geração (dia), taxa de crescimento populacional por dia (r) e esforço reprodutivo (taxa reprodutiva líquida/período reprodutivo) de *C. richardi*, e *D.gessneri* cultivadas sozinhas (Cr-, Dg-), em associação uma com a outra (Cr+, Dg+), na ausência (k-) e presença (k+) de cairomônios. * p ≤ 0,05, ** p ≤ 0,01, *** p ≤ 0,001; ns: não significante (p>0,05).

Espécies	Média do Tempo de Vida	Taxa Reprodutiva Bruta	Taxa Reprodutiva Líquida	Tempo de Geração	Taxa de Crescimento Populacional	Esforço Reprodutivo
Cr-K-	10,0±0,0	4,6±0,9	3,6±0,8	5,8±0,4	0,21±0,02	0,7±0,1
Cr+K-	9,0±0,3	5,3±0,7	2,1±0,7	5,6±0,1	0,11±0,08	1,4±0,1
	ns	ns	ns	ns	ns	**
Cr-K+	5,0±1,4	-	-	-	-	-
Cr+K+	2,0±0,3	-	-	-	-	-
	ns					
Cr-K-	10,0±0,0	4,6±0,9	3,6±0,8	5,8±0,4	0,2±0,02	0,7±0,1
Cr-K+	5,0±1,4	-	-	-	-	-

Dg-K-	8,0±0,9	3,7±0,3	0,6±0,2	6,0±0,0	-0,1±0,05	0,1±0,0
Dg+K-	5,0±1,0	-	-	-	-	-
	*					
Dg-K+	3,0±0,3	-	-	-	-	-
Dg+K+	2,0±0,5	-	-	-	-	-
	ns					
Dg-K-	8,0±0,9	-	-	-	-	-
Dg-K+	3,0±0,3	-	-	-	-	-

Cr-K-	10,0±0,0	4,6±0,9	3,6±0,8	5,8±0,4	0,2±0,02	0,7±0,1
Dg-K-	8,0±0,9	3,7±0,3	0,6±0,2	6,0±0,0	-0,1±0,05	0,1±0,0
	ns	ns	**	ns	**	***
Cr-K+	5,0±1,4	-	-	-	-	-
Dg-K+	3,0±0,3	-	-	-	-	-
	ns					

7.3.6 Experimento 6: Influência indireta da predação (cairomônio) e da competição sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. birgei*

Curvas de sobrevivência em idade específica de *C. richardi* mostraram mortalidade acentuada nos primeiros dias de experimento, envolvendo indivíduos mais jovens, seguido de

mortalidade constante a partir do 3º dia, tanto na ausência (Fig. 11a), quanto na presença de cairomônio (Fig. 11b). Maior mortalidade da espécie foi constatada na presença de *D. birgei* (Cr+_{K-}, Cr+_{K+}).

D. birgei apresentou mortalidade constante em suas curvas de sobrevivência, porém, com maior mortalidade de jovens, seguido de redução da mortalidade entre o 3º e 6º dia, aumentando após esse período, nos tratamentos sem e com cairomônio (Fig. 11c e 11d, respectivamente). No entanto, a mortalidade mostrou-se reduzida nos tratamentos com cairomônio, Db-_{K+}, Db+_{K+}, (Fig. 11d).

Figura 11 - Curvas de sobrevivência (lx) em idade específica de *C. richardi* (a e b), e *D. birgei* (c e d) cultivadas no controle (Cr-, Db-, respectivamente) e juntas (Cr+, Db+, respectivamente), na ausência (_{K-}) e presença de cairomônios (_{K+}). Barras indicam o erro padrão da média baseado em 3 réplicas ($\pm$).

Curvas de fecundidade de *C. richardi* mostraram que a reprodução ficou limitada a poucas ninhadas durante o experimento, tanto na ausência (Cr_{-K-} e Cr_{+K-}), quanto na presença de cairomônio, Cr_{-K+} (Fig. 12a e 12b, respectivamente), além de não ter reproduzido no tratamento Cr_{+K+} (Fig. 12b). A idade na primeira reprodução não foi afetada pela presença de cairomônio, que ocorreu no 5º dia nos controles, sem (Cr_{-K-}) e com cairomônio (Cr_{-K+}), mas atrasou 1 dia na presença de *D. birgei*, na ausência de cairomônio (Cr_{+K-}), quando as fêmeas produziram uma única ninhada. As ninhadas produzidas por *C. richardi* não chegaram a 3 descendentes.fêmea⁻¹.dia⁻¹ em qualquer um dos tratamentos e o período reprodutivo foi curto (~ 2 dias).

O perfil de fecundidade de *D. birgei* mostrou que a reprodução pouco diferiu entre os tratamentos sem e com cairomônio (Fig. 12c e 12d, respectivamente). No entanto, as maiores ninhadas produzidas foram registradas nos controles, chegando a 8 e 6 descendentes.fêmea⁻¹.dia⁻¹ nos tratamentos Db_{-K-} e Db_{-K+} , respectivamente, enquanto nos tratamentos compartilhados não ultrapassou 3 descendentes.fêmea⁻¹.dia⁻¹. A espécie teve sua primeira ninhada no 4º dia, na ausência (Db_{-K-}) e presença (Db_{-K+} ; Db_{+K+}) de cairomônio, exceto no tratamento com *C. richardi*/sem cairomônio (Db_{+K-}), que teve a reprodução atrasada em 1 dia (Fig. 12). O período reprodutivo durou cerca de 6 dias nos tratamentos sem e com cairomônio.

Figura 12 - Curvas de fecundidade (bx) em idade específica de *C. richardi* (a e b), e *D. birgei* (c e d) cultivadas no controle (Cr-, Db-, respectivamente) e juntas (Cr+, Db+, respectivamente), na ausência (κ_-) e presença de cairomônios (κ_+). Barras indicam o erro padrão da média ($\pm$).

Análise de variância (ANOVA) apontou diferenças significativas quanto ao tempo médio de vida entre todos os tratamentos de *C. richardi* e *D. birgei*, na ausência e presença uma da outra, em cultivos com e sem cairomônio ($F = 3,6571$; $p = 0,01$). O tratamento de *C. richardi*, na presença de *D. birgei*, em cultivos com cairomônio ($\text{Cr+}_{\kappa+}$), não foi incluso na análise estatística devido à ausência de dados de reprodução. Anova indicou diferenças significativas entre os demais tratamentos para os parâmetros: taxa reprodutiva bruta ($F = 9,4035$, $p = 0,000$), taxa reprodutiva líquida ($F = 3,84380$, $p = 0,02$) e taxa de crescimento populacional ($F = 7,65693$; $p = 0,000$), tempo de geração ($F = 5,879$; $p = 0,003$) e esforço reprodutivo ($F = 73,3164$; $p = 0,001$).

Análise detalhada dos parâmetros de tabela de vida de *C. richardi* e *D. birgei*, cultivadas individualmente (Cr-, Db-) e juntas (Cr+, Db+), na ausência (K_-) e presença de cairomônios (K_+) estão apresentados na Tabela 3. Na ausência de cairomônio, parâmetros da história de vida de *C. richardi* não foram afetados pela presença de *D. birgei* (Cr+ K_-), com exceção da taxa de crescimento populacional, reduzida significativamente (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,04$) em relação ao controle (Cr- K_-). Nos tratamentos com cairomônio, *D. birgei* reduziu significativamente o tempo médio de vida de *C. richardi* (Cr+ K_+), em relação ao controle, Cr- K_+ (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,05$). A ausência de reprodução da espécie em Cr+ K_+ impediu que outros parâmetros fossem avaliados. Cairomônio sozinho não afetou a sobrevivência e a reprodução de *C. richardi*, que foram semelhantes nos controles (Cr- K_- e Cr- K_+), com exceção da taxa de crescimento populacional e esforço reprodutivo, significativamente reduzidos na presença de cairomônio (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,04$ e $0,05$, respectivamente).

Nos tratamentos sem cairomônio, taxa reprodutiva bruta foi o único parâmetro da tabela de vida de *D. birgei* reduzido significativamente (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,02$) na presença de *C. richardi* (Db+ K_-). *C. richardi* não influenciou os parâmetros de sobrevivência e reprodução de *D. birgei* na presença de cairomônio, que foram semelhantes entre os tratamentos, Db- K_+ e Db+ K_+ . Cairomônio, sozinho, também não afetou a história de vida da espécie, que apresentou valores semelhantes nos parâmetros obtidos nos controles, Db- K_- e Db- K_+ .

Quando colocadas sozinhas (controles), taxas mais altas de sobrevivência e reprodução foram constatadas em *D. birgei*, em relação a *C. richardi*, tanto na presença, quanto na ausência de cairomônio. Valores de parâmetros como tempo de vida, taxa reprodutiva bruta e tempo de geração foram significativamente maiores para *D. birgei*, em Db- K_- do que *C. richardi*, em Cr- K_- (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,02$; $0,000$ e $0,03$, respectivamente); enquanto Db- K_+ superou Cr- K_+ quanto ao tempo de vida, taxa reprodutiva bruta, taxa reprodutiva líquida e taxa de crescimento (teste Fisher *post hoc*, $p = 0,05$; $0,003$; $0,02$ e $0,002$, respectivamente).

Tabela 3 - Parâmetros de tabela de vida (tempo médio de vida - dia), taxa reprodutiva bruta (descendentes.fêmea⁻¹.tempo de vida⁻¹), taxa reprodutiva líquida (descendentes.fêmea⁻¹.tempo de vida⁻¹), tempo de geração (dia), taxa de crescimento populacional por dia (r) e esforço reprodutivo (taxa reprodutiva líquida/período reprodutivo) de *C. richardi*, e *D. birgei* cultivadas sozinhas (Cr-, Db-), em associação uma com a outra (Cr+, Db+), na ausência (K-) e presença (K+) de caiomônios. * $p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$; ns: não significativo ($p > 0,05$).

Espécies	Média do Tempo de Vida	Taxa Reprodutiva Bruta	Taxa Reprodutiva Líquida	Tempo de Geração	Taxa de Crescimento Populacional	Esforço Reprodutivo
Cr-K-	7,0±0,3	3,2±0,1	1,3±0,1	5,5±0,1	0,1±0,01	0,7±0,0
Cr+ K-	8,0±0,9 ns	2,3±0,3 ns	0,7±0,3 ns	6,0±0,0 ns	-0,1±0,06 *	0,7±0,30 ns
Cr-K+	8,0±0,7	3,6±0,7	0,6±0,1	5,8±0,2	-0,1±0,03	0,2±0,00
Cr+K+	5,0±1,2 *	-	-	-	-	-
Cr- K-	7,0±0,3	3,2±0,1	1,3±0,1	5,5±0,1	0,1±0,01	0,7±0,00
Cr- K+	8,0±0,7 ns	3,6±0,7 ns	0,6±0,1 ns	5,8±0,2 ns	-0,1±0,03 *	0,2±0,04 *
Db- K-	9,0±0,3	17,8±0,9	2,7±0,3	7,4±1,4	0,14±0,02	0,5±0,1
Db+ K-	8,0±0,8 ns	11,2±2,4 *	3,4±0,8 ns	6,3±0,3 ns	0,19±0,03 ns	0,9±0,1 ns
Db- K+	10,0±0,0	13,0±3,9	3,2±1,0	7,0±0,1	0,15±0,06	0,6±0,2
Db+ K+	9,0±1,0 ns	8,3±0,9 ns	3,5±1,1 ns	6,4±0,4 ns	0,18±0,06 ns	0,6±0,1 ns
Db- K-	9,0±0,3	17,8±0,9	2,7±0,3	7,4±1,4	0,14±0,02	0,5±0,1
Db- K+	10,0±0,0 ns	13,0±3,9 ns	3,2±1,0 ns	7,0±0,1 ns	0,15±0,06 ns	0,6±0,2 ns
Cr- K-	7,0±0,3	3,2±0,1	1,3±0,1	5,5±0,1	0,1±0,01	0,7±0,0
Db- K-	9,0±0,3 *	17,8±0,9 ***	2,7±0,3 ns	7,4±1,4 *	0,14±0,02 ns	0,9±0,1 ns
Cr- K+	8,0±0,7	3,6±0,7	0,6±0,1	5,8±0,2	-0,10±0,03	0,2±0,0
Db- K+	10,0±0,0 *	13±3,9 **	3,2±1,0 *	7,0±0,1 ns	0,15±0,06 **	0,6±0,2 ns

7.4 DISCUSSÃO

7.4.1 Experimento 1: Predação e preferência alimentar de *C. brasiliensis* sobre as presas *C. richardi* e *D. gessneri*

Ambas as espécies, *D. gessneri* (ARCIFA, 2000; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a, este estudo) e *C. richardi* (PERTICARRARI, 2005; FERREIRA, 2013; este estudo), são predadas pela larva de caoborídeo, sendo que a primeira espécie também é predada pelo ácaro aquático *Krendowskia* sp. (CASSANO, CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2002, presente estudo). Embora o estágio IV de *Chaoborus* se alimente preferencialmente de jovens de *Daphnia* (ARCIFA, 2000; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a, este estudo), *Ceriodaphnia* pode ser ainda mais prejudicada porque a predação também incide sobre a sua fase reprodutiva (fato observado no presente estudo), refletindo na densidade da população. A predação sobre fêmeas ovígeras tem maior impacto uma vez que afeta tanto taxas de natalidade quanto de mortalidade, causando declínio da população (GLIWICZ; PIJANOWSKA, 1989). Além disso, a remoção de fêmeas ovígeras pode resultar na redução do potencial reprodutivo, e, conseqüentemente, na superestimação das taxas de natalidade de populações de cladóceros, pelo fato de que mortalidade causada pela predação de ovos não é levada em consideração (GLIWICZ, 1981).

Taxas de ingestão confirmaram a preferência de *C. brasiliensis* por jovens de *Daphnia* em relação a jovens de *Ceriodaphnia*. Infelizmente, outro tratamento utilizando a combinação dos tamanhos preferenciais (adultos de *Ceriodaphnia* + neonatos de *Daphnia*) não pôde ser realizado, devido ao número insuficiente de organismos para compor o tratamento. No entanto, a taxa de ingestão de 1,2 presas. predador⁻¹.dia⁻¹ sobre neonatos de *Daphnia* e 0,8 presas. predador⁻¹.dia⁻¹ sobre adultos de *Ceriodaphnia*, indicam a possível preferência do predador pelos jovens da maior espécie. Cooper (1983) também registrou taxas de ingestão de larvas IV de Chaoboridae significativamente mais elevadas sobre jovens de *Daphnia* em relação a jovens de *Ceriodaphnia*, mas esta preferência foi invertida quando adultos de *Daphnia* foram pareados com jovens ou adultos de *Ceriodaphnia*. Segundo o autor, larvas de estágio IV de *Chaoborus* têm preferência por alimentar-se de presas de tamanho que variam de 0,6 a 1 mm. A baixa incidência predatória dessas larvas sobre neonatos de *Ceriodaphnia* ($\pm$ 0,3 mm), no presente estudo, concorda com essa afirmação. Os mecanismos para preferências

de tamanho de presas pelos predadores provavelmente estão relacionados à frequência de encontros entre predador-presa, o sucesso da captura de predador e as respostas do predador à presa (PASTOROK, 1981). Mumm (1997) argumenta que o declínio da vulnerabilidade de pequenas espécies deve ser considerado tanto quanto tem sido discutido o declínio da vulnerabilidade de espécies maiores. Segundo a autora, presas muito pequenas são mais difíceis de serem encontradas, ou podem não ser tão atraentes para o predador.

O experimento contribuiu para melhor entender a relação entre presas (*Daphnia* e *Ceriodaphnia*) e seu predador (*Chaoborus*) e as flutuações que ocorrem ao longo do ano no Lago Monte Alegre, destacadas nos estudos de variação temporal no lago (ARCIFA; GOMES; MESCHIATTI, 1992, FILETO, 2001; MINTO, 2009; FERREIRA, 2013). O aumento de predadores invertebrados, no início da estação quente, observado ao longo de quase três décadas de estudos no lago (ARCIFA et al., 2015), pode ser a causa da repentina diminuição de *C. richardi*, cujas densidades permaneceram baixas durante toda a estação. Em experimentos de campo, baixas densidades (média de 5 ind.L⁻¹) de *C. richardi* foram mantidas em mesocosmos com *Chaoborus*, ao contrário do tratamento sem o predador, quando as densidades atingiram 42 ind.L⁻¹ (PERTICARRARI, 2000). De forma semelhante, *D. gessneri* também apresentou baixas densidades médias (< 9 ind.L⁻¹) em mesocosmos com *Chaoborus*, enquanto na sua ausência a densidade da população aumentou, chegando a 40 ind. L⁻¹ (CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007b). O estudo de longo prazo realizado por Arcifa et al. (2015) indicou que a predação seletiva, ao longo de quase três décadas, sobre espécies menores e sobre jovens de espécies maiores (limitação imposta pelo tamanho da boca de larvas de *Chaoborus*) podem ter influenciado a composição de tamanho da comunidade, bem como a composição da própria comunidade, em resposta à predação.

No Lago Monte Alegre, Ferreira, Arcifa e Domingos (2018) constataram que a diminuição das densidades de *C. richardi* no início da estação quente coincidiu com o aumento das densidades de *C. brasiliensis* no mesmo período. Os autores também observaram que as baixas densidades de *C. richardi* foram seguidas pelo aumento das densidades de *D. gessneri* na estação seguinte, que declinaram quando a predação sobre a espécie se tornou mais intensa. Os resultados observados por Ferreira (2013) e os obtidos no presente estudo confirmam a hipótese de que o predador pode mudar de presa, quando a densidade da presa preferencial diminui. Segundo Gliwicz e Pijanowska (1989) essa capacidade de mudança permite que a populações de presas se restabeleçam, principalmente nos casos em que o

impacto da predação reflete no aumento da disponibilidade de alimento. Este acontecimento pode nos ajudar a compreender o aumento considerável das densidades das espécies no início da estação fria, no Lago Monte Alegre (ARCIFA et al., 2015).

7.4.2 Experimento 2: Predação e preferência alimentar de *C. brasiliensis* sobre as presas *D. gessneri* e *D. birgei*

A predação limitada pela abertura da boca de predadores invertebrados, como *Chaoborus*, é considerada um fator que favorece o zooplâncton de grande porte (ZARET, 1980). O aumento do tamanho do corpo e do diâmetro da boca nesses organismos permite aos estádios tardios capturar e ingerir presas maiores (ARCIFA, 2000; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a). No entanto, a incidência de pressão predatória de *Chaoborus* sobre as formas jovens de grandes espécies é muito comum, como mostrado em vários estudos, especialmente sobre diferentes espécies de *Daphnia* (LEWIS, 1977; PASTOROK, 1980; ARCIFA, 2000; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a). *Chaoborus* tende a remover pequenos itens de presas à medida que a eficiência do ataque diminui com o aumento do tamanho das presas (MUMM, 1997). No Lago Monte Alegre, uma análise do conteúdo do papo dos 4 estádios larvais de *C. brasiliensis*, coletados em 1985/86, revelou que mais de 50% dos itens da dieta dos estádios I e II era composto pela dinofíceia *Peridinium*, enquanto a mesma proporção de cladóceros, especialmente *B. tubicen*, compunham a dieta dos estádios III e IV (ARCIFA, 2000). Em estudo mais recente (1998-99) de Castilho-Noll e Arcifa (2007a), *B. tubicen* deixou de ser o item mais importante da dieta de *Chaoborus*, havendo aumento da pressão predatória sobre *Peridinium*, copépodos e rotíferos. A redução drástica das densidades de *B. tubicen* no lago, em 1998/99 (FILETO, 2001) fez com que *D. gessneri*, em sua fase mais jovem, passasse a ocupar a posição de cladócero mais consumido pelas larvas de estágio III e IV das larvas de caoborídeo (CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a). A pressão predatória exercida exclusivamente sobre os jovens de *D. gessneri*, só confirmou as hipóteses já testadas anteriormente, de que larvas de caoborídeos não predam os adultos da espécie (ARCIFA, 2000; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a).

Predação de *Chaoborus* sobre *Diaphanosoma*, constatada em diversos estudos (FEDORENKO, 1975; LEWIS, 1977; WINNER; GREBER, 1980; NEILL, 1981; MUMM, 1997), e confirmada no presente experimento, ainda não era conhecida no lago, apesar de suas

baixas densidades revelarem indícios da influência de predação (FERREIRA, 2013; SOUZA, 2015). Além disso, a maior frequência e abundância da espécie nos primeiros estudos no lago, em 1985-86 (ARCIFA; GOMES; MESCHIATTI, 1992) e 1988-89 (ARCIFA; SILVA; SILVA, 1998), antes do período chave (aparecimento do ácaro *Krendowskia* sp.) em 1998-1999 (ARCIFA et al., 2015), já sugeriam que a predação por invertebrados estava controlando a população no lago.

A predação sobre jovem e adulto de *D. birgei* pode afetar mais a sua população do que a de *D. gessneri*, porque incide sobre a sua fase reprodutiva. Segundo DeMott (1989) a reprodução de uma espécie pode ser fortemente afetada se a predação incide sobre a sua fase adulta, diminuindo ainda mais suas densidades. A baixa abundância de *D. birgei*, na zona limnética do lago (FERREIRA, 2013) pode ser atribuída à predação pelo díptero, abundante nessa região. Por outro lado, altas taxas reprodutivas e o rápido desenvolvimento de *D. birgei*, observado no presente estudo, no capítulo anterior, poderiam compensar a mortalidade em decorrência da pressão predatória. Essas características explicariam o fato de a espécie permanecer no lago, apesar de suas baixas densidades. Neill (1981) também constatou em seus experimentos que *Diaphanosoma brachyurum* foi severamente suprimida por *Chaoborus*, mas a mortalidade foi compensada pelo rápido crescimento da espécie, no verão, evitando que a espécie fosse excluída pelo predador.

D. birgei pode ser ainda mais prejudicada pela predação considerando maiores taxas de ingestão de *C. brasiliensis* sobre suas formas jovens e adultas, em comparação às taxas de ingestão sobre jovens de *D. gessneri*. Mumm (1997) também constatou em seus experimentos no lago Plußsee (Alemanha), que a abundância de *Diaphanosoma* foi reduzida em 4 dos 5 experimentos que realizou, enquanto o maior cladóceros, *Daphnia longispina*, não teve sua abundância significativamente reduzida em nenhum deles. Em estudo semelhante, Winner e Greber (1979) observaram que larvas de *Chaoborus* consumiram 100% de *Diaphanosoma*, 67% de *Daphnia* e 57% do *Diaptomus*, nos controles dos tratamentos experimentais, enquanto 90% de *Diaphanosoma*, 10% de *Daphnia* e <1% de *Diaptomus* foram ingeridos nos tratamentos onde as presas foram colocadas juntas. Os autores constataram que *Diaphanosoma* é vulnerável à predação por *Chaoborus* e observaram que no ambiente (Lago Acton), ela está amplamente confinada às profundidades inferiores a 3 m, enquanto *Chaoborus* é abundante nas áreas do lago com profundidade superior a 3 m. No Lago Monte alegre, a distribuição de *D. birgei* e de agregados de *D. gessneri* nas camadas mais

superficiais também resultaram em menor sobreposição espacial com as larvas de *C. brasiliensis* e o ácaro *Krendowskia* sp., nos estudos de Perticarrari, Arcifa e Rodrigues (2003).

A preferência de *D. birgei* pela zona litorânea do lago (SOUZA et al., 2017), onde as densidades de predadores invertebrados são mais baixas (ARCIFA et al., 2015; ARCIFA et al., 2016), também parece ser uma estratégia da espécie para evitar a sobreposição espacial com o predador. Embora migração horizontal diária de cladóceros não ocorra no lago (ARCIFA et al., 2013; ARCIFA et al., 2016), a preferência de algumas espécies, como *D. birgei*, pela zona litorânea parece ser uma característica adaptativa às condições do meio, que favorece a espécie, diminuindo as chances de encontro com o predador (SOUZA, 2015).

Observações do conteúdo do papo de *C. brasiliensis* (ARCIFA, 2000; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a), dados experimentais de laboratório (CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a) e de mesocosmos no LMA (CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007b; PERTICARRARI, 2005) indicam que as populações de *Daphnia gessneri* e *Bosmina tubicen* são as mais afetadas pela pressão predatória de *C. brasiliensis* no Lago Monte Alegre. No entanto, a alta taxa de ingestão *D. birgei* pelo predador, registrada no presente estudo, e as baixas densidades da espécie após o período chave (ARCIFA et al., 2015) sugerem que a espécie esteja entre as presas preferenciais do caoborídeo; além de ter suas densidades possivelmente controladas pelo ácaro *Krendowskia* sp., principalmente na zona limnética, onde eles são mais abundantes. Um estudo experimental sobre a predação de *Krendowskia* sp. sobre *D. birgei* seria necessário para confirmar a segunda hipótese.

7.4.3 Experimento 3: Predação e preferência alimentar de *C. brasiliensis* sobre as presas *C. richardi* e *D. birgei*

A preferência alimentar de *C. brasiliensis* por jovens e adultos de *D. birgei* em relação a jovens e adultos de *C. richardi*, indicada pelas taxas de ingestão, concorda com vários estudos experimentais que têm apontado diferentes espécies de *Diaphanosoma* como presas preferenciais desse predador (FEDORENKO, 1975; LEWIS, 1977; WINNER; GREBER, 1980).

Considerando que o tamanho médio dos neonatos e adultos de *C. richardi* (0,30 e 0,80 mm, respectivamente) e *D. birgei* (0,30 e 0,60-0,90 mm, respectivamente) são semelhantes, a

preferência do caoborídeo pela segunda espécie pode ser em função da sua vulnerabilidade para ser localizada, atacada e ingerida, e não em função do tamanho do corpo. Segundo Swift e Fedorenko (1975), a escolha da presa pelo predador pode depender da disponibilidade da presa e das chances de contato entre presa e predador, que são afetadas pelo modo de natação e as respostas de fuga da presa. Eles acrescentam que, uma vez feito o contato, o tamanho, a forma e o comportamento da presa são responsáveis pela ingestão bem sucedida do predador. Para Smyly (1980), essas características justificam a escolha de uma presa em relação à outra. O autor observou em seus experimentos, que quando as presas foram semelhantes quanto à forma e o tamanho, a predação de *Chaoborus* foi mais intensa sobre a espécie que nadava mais ativamente. No presente estudo, observou-se que *D. birgei* foi a espécie mais ativa em relação a *C. richardi*, devido ao seu modo rápido de natação, que dificultava a coleta dos organismos com a pipeta durante o experimento. No entanto, ambas as espécies apresentaram um modo contínuo de natação.

Por serem oportunistas, as larvas de *Chaoborus* consomem mais indivíduos de algumas espécies do que de outras, sempre optando pela espécie mais fácil de capturar (SWIFT; FEDORENKO, 1975). Winner e Greber (1979) relacionaram a vulnerabilidade de *Diaphanosoma* à forma cilíndrica do corpo e aos movimentos de natação e respostas a estímulos táteis, que são mais semelhantes aos de um copépodo do que aos de um dafnídeo. Copépodos também estão entre as presas preferenciais de *Chaoborus* (LEWIS, 1977; RIESSEN, 1982; BUTLER; BURNS, 1983; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a). Alta seletividade de *Chaoborus* sobre *Diaphanosoma* e copépodos constatada nos experimentos de Lewis (1977) resultou em preferência pelo cladócero. Outros estudos experimentais também apontam maior seletividade de larvas de *Chaoborus* sp. sobre *Diaphanosoma*, em relação a copépodos (FEDORENKO, 1975; LEWIS, 1977).

A morfologia simples de *Ceriodaphnia* facilitou a manipulação pelo predador *Chaoborus* nos experimentos de Lynch (1979) e Smyly (1980). Nos experimentos de Smyly (1980), *Ceriodaphnia quadrangula* foi a espécie mais predada por *Chaoborus* quando pareada com presas de tamanho semelhante (*Diaptomus* e *Daphnia* jovem). Segundo o autor, o modo contínuo de natação facilitou a captura de *Ceriodaphnia*, além de ser facilmente manipulada devido ao seu tamanho. As características compartilhadas por *Ceriodaphnia* e *Diaphanosoma* (tamanho, forma, comportamento natatório) parecem justificar a seleção de *Chaoborus* sobre as duas espécies. Dodson (1974) observou em seus estudos que *Chaoborus* aumentou a

seletividade sobre presas que exibiam o tamanho do corpo semelhante ao de *Ceriodaphnia*. Segundo o autor, a ausência de aparatos espinhosos em *Ceriodaphnia* facilitam o ataque de predadores invertebrados. Nos experimentos de Mumm (1997), *Ceriodaphnia* e *Diaphanosoma* foram as espécies mais afetadas pela predação por *Chaoborus*, enquanto *Daphnia longispina* foi a menos prejudicada.

No Lago Monte Alegre, *Ceriodaphnia* é igualmente abundante na zona limnética e na zona litorânea, enquanto *Diaphanosoma* tem preferência pela zona litorânea (SOUZA et al., 2017). Ao avaliar a qualidade do alimento na zona litorânea do lago, Souza et al. (2017) constataram que o mesmo é propício ao desenvolvimento dos cladóceros, dentre eles, *C. richardi* e *D. birgei*, e por isso, alimento não tem influência sobre a distribuição desses organismos no lago. Entre os principais fatores que influenciam a abundância de cladóceros, “alimento, competição e pressão predatória” (LAZAREVA, 2012), o primeiro é o que parece causar o menor impacto sobre as espécies. Embora os mecanismos responsáveis pela distribuição dessas espécies no lago não estejam totalmente esclarecidos, é evidente que a ocupação do litoral por ambas as espécies diminui o encontro com predador limnético. No entanto, a incidência de predação por *Chaoborus* sobre fêmeas adultas de *Ceriodaphnia* e *Diaphanosoma* poderia refletir na abundância das espécies no lago, especialmente no verão, quando a abundância do predador aumenta (ARCIFA et al., 2015). Por outro lado, o alto potencial reprodutivo de ambas as espécies, reportado em outro estudo no lago (SOUZA et al., 2017), explicaria a permanência das espécies no lago.

Mudanças na composição e nas densidades das espécies no Lago Monte Alegre, com o aumento de *Chaoborus* é evidente no verão (ARCIFA et al., 2015). *Ceriodaphnia* tem suas densidades significativamente reduzidas na estação quente, enquanto *Diaphanosoma* permanece pouco abundante ao longo de todo o ano no lago (FERREIRA, 2013). Em situação semelhante, Lynch (1989) presenciou mudanças significativas na composição da comunidade zooplancônica com o aumento de *Chaoborus*. O autor constatou que *Bosmina* foi a primeira a declinar, seguida de *Ceriodaphnia*, náuplios e depois adultos de *Diaptomus*, e por último *Daphnia*. Os experimentos de laboratório, no presente estudo, fornecem evidências diretas de que a predação de *Chaoborus* é de potencial importância para os herbívoros do lago, e que ambas, *D. birgei* e *C. richardi*, podem ser fortemente afetadas, sendo a primeira espécie mais prejudicada. No entanto, a predação por larvas de *Chaoborus* é menos intensa na comunidade natural do que no laboratório e menores densidades de presas e separação espacial entre

predador e presa, no ambiente, reduzem a taxa de encontro entre eles. Além disso, a adaptação de *D. birgei* e *C. richardi* às condições litorâneas, onde predadores são pouco abundantes, parece contribuir para que as espécies se mantenham no lago.

7.4.4 Experimento 4: Predação e preferência alimentar de *Krendowskia* sp. sobre as presas *C. richardi* e *D. gessneri*

O fato de nem neonatos, nem adultos de *C. richardi* terem sido consumidos pelo ácaro *Krendowskia* sp., concorda com Balseiro (1992), que não encontrou evidências de predação do ácaro aquático *Limnesia patagônica* sobre jovens e adultos de *Ceriodaphnia dubia*. De forma semelhante, ninfas de *Krendowskia* sp. não predaram outra congênica, *C. cornuta*, nos experimentos de Cassano, Castilho-Noll e Arcifa (2002), com espécies do Lago Monte Alegre. Ao contrário dos resultados aqui apresentados, alguns estudos experimentais citam diferentes espécies de *Ceriodaphnia* entre as presas de ácaros aquáticos (GLIWICZ; BIESIADKA, 1975; RIESSEN, 1982; BUTLER; BURNS, 1991; 1993), concordando com as previsões de Riessen (1982) e Gliwicz e Pijanowska (1985) de que diferenças morfológicas e comportamentais entre diferentes espécies de presas tornam umas mais vulneráveis que outras à predação.

O padrão de seleção de um ácaro aquático depende, principalmente, da habilidade da presa em detectar a aproximação do predador e fugir do local antes de ser atacada, mais do que o tamanho e a espessura da carapaça (RIESSEN, 1982). Observações feitas durante o atual experimento mostraram que *C. richardi* evitava as camadas mais profundas do tubo, onde os ácaros se concentravam, permanecendo bem próxima à superfície. Esse comportamento da espécie pode ser uma estratégia para evitar a sobreposição com o predador. Separação espacial entre presa e predador diminui a taxa de predação, especialmente em “enclosure” (MATVEEV; MARTINEZ; FRUTOS, 1989).

O pequeno tamanho dos neonatos de *C. richardi*, em relação aos neonatos de *D. gessneri*, é outro fator que poderia favorecer a espécie devido à menor frequência de encontro com o predador. Mumm (1997) ressalta que tanto presas muito grandes, como aquelas muito pequenas, podem obter vantagem quando a predação é seletiva, dependente do tamanho. Acrescenta ainda que presas muito pequenas raramente são encontradas ou não são interessantes, dependendo do predador.

O número de presas apanhadas por ácaro depende de uma série de fatores, principalmente aqueles relacionados às condições experimentais a que os organismos estão submetidos (MATVEEV; MARTINEZ; FRUTOS, 1989), como temperatura (DAVIDS et al., 1981), interferência entre predadores (MATVEEV; MARTINEZ; FRUTOS, 1989), densidade inicial de presas (FEDORENKO, 1975; BUTLER; BURNS, 1993), e diferentes espécies de presas (RIESSEN, 1982). Esses fatores justificariam a ampla diferença nas taxas de predação (presas.predador⁻¹.dia⁻¹) de ácaros aquáticos obtidos em vários estudos experimentais (9-25 presas.predador⁻¹.dia⁻¹, em Butler e Burns (1993); 3-4 presas.predador⁻¹.dia⁻¹ em Gliwicz e Biesiadka 1975; 10-15 presas.predador⁻¹.dia⁻¹ em Riessen (1982); 24-168 presas.predador⁻¹.dia⁻¹ em Matveev, Martinez e Frutos (1989); 7 presas.predador⁻¹.dia⁻¹ em Cassano, Castilho-Noll e Arcifa (2002) e 1-3 presas.predador⁻¹.dia⁻¹ no presente estudo. A baixa taxa de predação de *Krendowskia* sp. sobre *D. gessneri* no atual experimento pode estar relacionada ao fato de que os ácaros foram alimentados antes do experimento, durante o tempo de aclimação, ao contrário de outros estudos que induziram o efeito de fome antes da experimentação (RIESSEN, 1982; MATVEEV; MARTINEZ; FRUTOS, 1989; CASSANO, CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2002). Butler e Burns (1993) utilizaram duas formas diferentes de aclimação dos ácaros em seus experimentos (com e sem inclusão de presas), e constataram que as taxas de predação dos ácaros, que foram privados de alimento 24 h antes do experimento, foram significativamente maiores do que daqueles que foram pré-condicionados junto com as densidades iniciais de presas.

A seletividade de ácaros aquáticos sobre *Daphnia*, aqui apresentada, também foi encontrada em outros estudos experimentais (RIESSEN, 1982; BUTLER; BURNS, 1991; CASSANO; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2002), apesar de sua morfologia complicada, como formação de elmos e espinhos caudais (RIESSEN, 1982). Nos experimentos de Cassano, Castilho-Noll e Arcifa, (2002), dos cinco organismos oferecidos ao ácaro, dentre eles dois cladóceros, *D. gessneri* e *C. cornuta*, dois copépodos, *Thermocyclops decipiens* e *Tropocyclops prasinus* e larvas de *C. brasiliensis* (estádios III e IV), somente o cladócero *D. gessneri* foi predado. Matveev, Martinez e Frutos (1989) em seus estudos sobre o efeito da predação pelo ácaro *Piona* sp. sobre diferentes populações de cladóceros de um lago argentino, reportaram que a predação pelo ácaro pode ter sido responsável por mais de 50% da mortalidade de *Daphnia laevis*. Predação por ácaros é considerada importante quando sua densidade ultrapassa 100 ind.m⁻³ (RIESSEN, 1982). A densidade de ácaros registrada no Lago

Monte Alegre, variando entre 312 ind.m⁻³ (1998-99, FILETO, 2001) e 2000 ind.m⁻³ (1999, PERTICARRARI, 2000), sugerem que esse predador exerça um potencial impacto sobre os cladóceros no lago, porém menor do que o causado pelo díptero, *C. brasiliensis* (ARCIFA et al., 2015).

Os resultados obtidos no presente estudo confirmam a ocorrência da predação do ácaro *Krendowskia* sp. sobre *Daphnia*, mas não sobre *Ceriodaphnia*. O impacto da predação do ácaro sobre jovens e adultos de *D. gessneri*, somado ao impacto da predação pelo díptero *C. brasiliensis* sobre jovens da espécie (ARCIFA, 2000; CASTILHO-NOLL; ARCIFA, 2007a, presente estudo), concordam com a hipótese de Arcifa et al. (2015) de que a predação pode ser um dos maiores fatores que influenciam a estrutura das comunidades no Lago Monte Alegre. Segundo os autores, o sucesso ou recuperação de algumas populações após o período-chave (aparecimento do ácaro) pode estar relacionado à capacidade de ocupar também a zona litorânea do lago, onde *Chaoborus* e ácaros são menos abundantes, como observado para outros cladóceros, além de *D. gessneri*, como *C. richardi*, *B. tubicen* e *D. birgei*. Arcifa et al. (2015) presumem, porém, que o litoral não seja habitat permanente para essas espécies, mas servem para manter uma densidade populacional mínima e permitir a reocupação da zona limnética quando as condições são mais favoráveis.

7.4.5 Experimento 5: Influência da presença e ausência de cairomônio de *C. brasiliensis* e da competição sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. gessneri*

No presente experimento, as curvas de sobrevivência em idade específica, indicando baixa mortalidade de jovens de *C. richardi* no início do experimento, cultivados na ausência de cairomônio, apontam para um perfil de sobrevivência tipo I (Cr_{-K}), com uma tendência para tipo II (Cr_{+K}), segundo a classificação de Gotelli (2009). Na presença de cairomônio, a alta mortalidade de jovens em qualquer um dos tratamentos (Cr_{-K+}; Cr_{+K+}), sugere um perfil de sobrevivência tipo III, que, conseqüentemente, afetou de forma negativa a reprodução da espécie. Mortalidade constante (perfil tipo II) foi observada nas curvas de sobrevivência em idade específica de *D. gessneri*, nos tratamentos sem cairomônio (Dg_{-K}; Dg_{+K}), enquanto alta mortalidade de jovens e adultos ocorreu nos tratamentos com cairomônio (Dg_{-K+}; Dg_{+K+}), resultando em um perfil de sobrevivência do tipo III.

A maior mortalidade de jovens de *C. richardi* e *D. gessneri* nos tratamentos com cairomônio, indicada pelas curvas de sobrevivência, sugere que as espécies tiveram a sobrevivência influenciada pelo sinal químico liberado pelo predador. Segundo Dawidowicz, Prędko, Pietrzak (2010), mudanças na história de vida induzidas por cairomônio podem refletir na sobrevivência das espécies. Os autores, ao testar em laboratório as estratégias de defesas anti-predatórias das espécies *Daphnia hyalina* e *Diaphanosoma brachyurum* cultivadas na ausência e presença de cairomônio, constataram que a exposição ao cairomônio reduziu em 20% o tempo médio de vida das espécies, em contrapartida à diminuição na idade da primeira reprodução e um aumento no esforço reprodutivo. Eles ressaltaram a importância de considerar o tempo de vida dos organismos, mesmo que a redução não resulte em perda significativa na aptidão das espécies testadas (quanto aos parâmetros reprodutivos da história de vida), uma vez que este parâmetro está relacionado aos custos e benefícios das defesas induzidas em cladóceros. Fernández et al. (2014) também encontraram em seus experimentos que as curvas de sobrevivência do cladóceros litorâneo *Simocephalus vetulus* variou sob diferentes condições às quais a espécie foi submetida, apresentando aumento de mortalidade na presença de cairomônio de peixe. Eles consideraram as curvas de sobrevivência indicadores sensíveis das condições ambientais. O teste agudo realizado no presente estudo, utilizando maior número de caoborídeos (3 ind. L⁻¹) do que o máximo registrado recentemente no lago (2 ind. L⁻¹), também pode ter contribuído para o aumento da mortalidade.

As baixas taxas reprodutivas apresentadas por *C. richardi* em ambos os tratamentos sem cairomônio (Cr-K₋; Cr+K₋) indicam que o alimento afetou o desempenho reprodutivo da espécie. O aumento significativo do esforço reprodutivo da espécie, na presença de *D. gessneri* em relação ao controle, pode ter sido uma tentativa de superar uma suposta competição pela supressão da maior espécie. Este comportamento de *C. richardi* justificaria a redução significativa do tempo médio de vida de *D. gessneri* na sua presença, nos tratamentos sem cairomônio. Esses resultados indicam que a concentração de alimento utilizada no presente estudo não foi suficiente para sustentar o crescimento exponencial das duas populações. Como discutido anteriormente no Capítulo I, uma redução na quantidade de alimento pode ter ocorrido diariamente causando flutuações no suprimento alimentar em decorrência do nascimento de novos neonatos de *C. richardi*, afetando principalmente a espécie mais vulnerável, *D. gessneri*.

A ausência de reprodução de *C. richardi* e *D. gessneri* em qualquer um dos tratamentos com cairomônio sugere que as espécies foram influenciadas pelo fator combinado, concentração de alimento + cairomônio. Infelizmente os resultados dos testes aqui apresentados ficaram limitados aos parâmetros de sobrevivência nos tratamentos com cairomônio, devido ao curto tempo de duração do experimento, em decorrência da alta mortalidade das espécies. Em situação semelhante, Weber (2001) ao testar o efeito combinado de diferentes concentrações de alimento e a presença e ausência de cairomônio sobre a história de vida de *Daphnia*, constatou que em baixos níveis de alimento a resposta ao cairomônio de *Chaoborus* diminuiu a sobrevivência da espécie, afetando principalmente os organismos antes de alcançarem o período reprodutivo. Segundo o autor, este resultado, além de ter sido responsável pela diminuição das taxas de crescimento populacional durante o experimento, contribuiu para o melhor entendimento do declínio nas densidades de *Daphnia* no ambiente, durante períodos de escassez de alimento.

Devido ao mau desempenho reprodutivo de *D. gessneri* nos tratamentos sem e com cairomônio, outros parâmetros da sua história de vida não puderam ser calculados e o efeito da interação competitiva com *C. richardi* não pôde ser avaliado. O efeito negativo da presença de cairomônio, associado à quantidade de alimento, confirmam a maior vulnerabilidade de *D. gessneri* em relação a *C. richardi*. Estudos anteriores já haviam constatado maior vulnerabilidade de *D. gessneri* a baixas concentrações de alimento em comparação a *C. richardi* (BUNIOTO; ARCIFA, 2007; FERREIRA; ARCIFA; DOMINGOS, 2018), além de suas formas jovens terem sido confirmadas como presas preferidas das larvas de *C. brasiliensis* em relação a jovens e adultos da suposta concorrente (Experimento 1, deste Capítulo). A sensibilidade de *D. gessneri* à presença de cairomônio, ao contrário do registrado por Minto, Arcifa e Peticarrari (2010), pode ser justificada pela suposta maior concentração de cairomônio (teste agudo) em associação com a baixa concentração de alimento, utilizadas no presente estudo. Minto, Arcifa e Peticarrari (2010) só registraram resposta da espécie (migração noturna) em contato físico direto com o predador. Além disso, os autores focaram seus experimentos em respostas comportamentais (migração vertical) enquanto eu foquei em estratégias de defesa relacionadas às mudanças nos parâmetros da história de vida das espécies.

D. gessneri não realizou migração vertical diária por influência de cairomônios (MINTO; ARCIFA; PERTICARRARI, 2010), nem migração horizontal diária (ARCIFA et

al., 2013, 2016), mas realizou migração noturna, concentrando-se nas camadas superficiais do lago, onde a população tende a aglomerar-se durante a noite (PERTICARRARI; ARCIFA; RODRIGUES, 2003). Esse comportamento de aglomeração nas camadas mais superficiais também pode ser uma resposta induzida pela presença de cairomônio e pela competição explorativa por recursos, que diminui a sobreposição espacial da espécie com o predador e com um suposto concorrente no LMA, embora aumente as chances de competição intraespecífica.

O curto tempo de duração dos experimentos, influenciado exclusivamente pela concentração de alimento, impediu que o efeito indireto da predação (presença de cairomônio) sobre a intensidade da competição entre *C. richardi* e *D. gessneri* fosse avaliado sobre todos os parâmetros da tabela de vida. Apesar da sensibilidade de *C. richardi* à presença de cairomônios, a espécie parece ser mais eficiente na utilização de recursos do que *D. gessneri*. Essa aptidão atribui vantagem alimentar a *C. richardi*, refletindo em maior crescimento e natalidade (SPRULES, 1972; ALLAN, 1974). Por isso, ela pode ser considerada *r*-estrategista, devido ao seu rápido desenvolvimento embrionário e altas taxas reprodutivas e de crescimento, alcançando altas densidades em um curto período (DEMOTT, 1989). Não houve registros na literatura de estudos envolvendo respostas induzidas por cairomônio de predadores inverbrados, sobre a história de vida de diferentes espécies de *Ceriodaphnia*. No entanto, houve registros de mudanças morfológicas induzidas por sinal químico liberado por um predador (FREITAS, CRISPIM, HERNÁNDEZ, 2007). Nos experimentos de Freitas, Crispim e Hernández (2007), cairomônios excretados por Chaoboridae foram destacados como sendo responsáveis por modificações morfológicas (tamanho e biomassa) em *Ceriodaphnia cornuta*.

Mudanças adaptativas, sejam elas morfológicas, comportamentais ou na história de vida, em resposta à predação seletiva por tamanho (idade/tamanho na maturidade, tamanho na primeira reprodução, fecundidade), podem reduzir o tempo médio de vida das presas, devido ao maior investimento energético direcionado para reprodução (DAWIDOWICZ, PRĘDKI, PIETRZAK, 2010). Se os sinais químicos liberados pelos predadores são provenientes de vertebrados (peixes), mudanças na história de vida das presas tendem a estar relacionada à antecipação da reprodução, menor idade/tamanho na maturidade, maior fecundidade, ao contrário do sinal químico de predadores invertebrados, como larvas de *Chaoborus*, que induzem o atraso na primeira reprodução, bem como o maior tamanho na maturidade das

presas (FREITAS; CRISPIM; HERNÁNDEZ, 2007). Por isso, se o risco de predação é baixo, não é adaptativo para uma espécie exibir uma estratégia dispendiosa de prevenção à predação (SCHEFFER, 1997). Resposta positiva ou negativa, induzidas por mudanças na história de vida de diferentes espécies competidoras influenciadas pela predação pode variar de espécie para espécie, dependendo do predador, vertebrado ou invertebrado (HANAZATO, 1995; GU et al., 2017).

7.4.6 Experimento 6: Influência da presença e ausência de cairomônio de *C. brasiliensis* e da competição sobre a história de vida de *C. richardi* e *D. birgei*

As curvas de sobrevivência em idade específica de *C. richardi*, com maior mortalidade de jovens nos primeiros dias de experimento, seguida de mortalidade constante, tanto na ausência quanto na presença de cairomônio, apontam para um perfil de sobrevivência Tipo II, segundo a classificação de Gotelli (2009). Perfil semelhante foi observado nas curvas de sobrevivência de *D. birgei*, nos tratamentos sem e com cairomônio. No entanto, *C. richardi* apresentou mortalidade mais acentuada na presença de *D. birgei* (Cr_{+K-} , Cr_{+K+}), enquanto *D. birgei* exibiu aumento da sobrevivência na presença de *C. richardi* (Db_{+K-} ; Db_{+K+}).

A presença de cairomônio na água afetou negativamente *C. richardi*, quanto às taxas de crescimento populacional e esforço reprodutivo, significativamente reduzidos na presença (Cr_{-K+}), em relação à ausência de cairomônio (Cr_{-K-}). Além disso, o aumento da mortalidade de *C. richardi* cultivada junto a *D. birgei*, na presença de cairomônio (Cr_{+K+}), refletiu na redução significativa do tempo médio de vida da espécie, em comparação ao controle, Cr_{-K+} . O mau desempenho reprodutivo na presença de cairomônio sugere que o fator combinado alimento + cairomônio afetou negativamente a espécie. Hanazato (1991) também encontrou em seus experimentos, que dafnídeos cultivados em água contendo *Chaoborus* exibiram taxas reduzidas de crescimento, reprodução e sobrevivência em baixos níveis de alimento. O autor sugeriu, com base em seus resultados, que a presença de cairomônio pode reduzir a tolerância de espécies à deficiência alimentar, principalmente no verão, período em que a abundância de predadores invertebrados aumentou e a quantidade de alimento diminuiu.

Cairomônio, sozinho, não afetou a história de vida de *D. birgei*, que apresentou valores semelhantes nos parâmetros obtidos nos controles, na ausência (Db_{-K-}) e presença (Db_{-K+}) de cairomônio, sugerindo que a espécie não sofre influência do sinal químico liberado

pelo predador. Além disso, a semelhança nos valores dos parâmetros de tabela de vida obtidos em ambos os tratamentos na presença de cairomônio (Db_{-K+} e Db_{+K+}), sugere que o fator combinado (alimento+cairomônio) não influenciou a história de vida da espécie. *D. birgei* seria a espécie menos sensível à presença de cairomônio combinado à limitação de alimento. A ausência de resposta da espécie à presença de cairomônio discorda do encontrado por Dawidowicz et al. (2010), que registrou uma redução na idade da primeira reprodução e um aumento no esforço reprodutivo, mas também a diminuição de 20% do tempo médio de vida de *Diaphanosoma brachyurum*.

Melhor desempenho reprodutivo de *D. birgei* já era esperado, considerando que a espécie mostrou anteriormente que foi a única capaz de reproduzir em concentração muito baixa de alimento ($0,15 \text{ mg C. L}^{-1}$), comparada a *C. richardi* e *D. gessneri* (Experimento 4 do Capítulo I). As altas taxas reprodutivas apresentadas pela espécie, em ambos os casos, sugerem que a espécie tenha menor nível limiar incipiente e menor concentração limiar de alimento do que as espécies acima citadas. Em estudo realizado por Bunioto e Arcifa (2007) o nível limiar incipiente variou de $0,1$ e $0,2 \text{ mg C. L}^{-1}$ e a concentração limiar de alimento foi $< 0,025 \text{ mg C. L}^{-1}$ para ambas, *C. richardi* e *D. gessneri*. Menor concentração limiar de alimento é reconhecida em muitos estudos como vantagem competitiva para espécies competidoras (ROMANOVSKY, 1984, 1985; KREUTZER; LAMPERT, 1999). Taxa reprodutiva bruta foi o único parâmetro da tabela de vida de *D. birgei* afetado pela presença de *C. richardi*, na ausência de cairomônio, resultado que pode ser justificado pelos altos picos de fecundidade ($\text{n}^\circ \text{ de descendentes.fêmea}^{-1}.\text{dia}^{-1}$) registrados no controle da espécie. Por outro lado, a espécie parece ter obtido mais vantagem da presença do que da ausência de *C. richardi*, ao exibir maior taxa reprodutiva líquida e taxa de crescimento (na ausência e presença de cairomônio), e maior esforço reprodutivo (na ausência de cairomônio), do que no controle. Situação semelhante foi observada para alguns parâmetros da tabela de vida nos experimentos de competição entre ambas as espécies utilizando séston natural da zona litorânea do LMA como alimento (Experimento 2 do Capítulo I). Facilitação a favor de *Diaphanosoma* também foi constatada em policulturas junto a *Daphnia pulex* (STEINER et al., 2005) e *Daphnia hyalina* (CRISPIM; BOAVIDA, 2002). Para Steiner et al. (2005) facilitação pode surgir se espécies interagindo entre si por competição explorativa forem especializadas em alimentar-se de uma variedade de recursos e houver forte competição por pelo menos um desses recursos compartilhados.

O atraso em um dia na primeira reprodução de *C. richardi* e *D. birgei* na presença uma da outra (na ausência de cairomônio), comparado aos controles, pode ter sido uma estratégia das espécies para aumentar as chances de sobrevivência, considerando a concentração limitada de recursos. Alimento, em quantidades inadequadas, pode atrasar a maturidade sexual das espécies, e, conseqüentemente, a primeira reprodução, mesmo que tenham atingido a idade reprodutiva (SARMA; NANDINI; GULATI, 2005).

No Lago Monte Alegre, apesar de *C. richardi* e *D. birgei* serem planctônicas, coexistem em maior intensidade na zona litorânea, onde ambas são mais abundantes. No entanto, *D. birgei* parece ser a espécie mais vulnerável no ambiente, ao contrário do que tem sido registrado em laboratório, neste e em experimentos anteriores (Experimento 2,3 e 4 do Capítulo 1), onde a espécie demonstrou alta eficiência na utilização de diferentes tipos de recursos. Estudos recentes (2011/2012) mostraram que a densidade máxima de *D. birgei* e *C. richardi* na zona litorânea chegou a 0,6 e 200 ind. L⁻¹, respectivamente (SOUZA et al., 2017), enquanto na zona limnética, as densidades alcançaram aproximadamente 0,02 e 100 ind. L⁻¹ para a primeira e segunda espécie, respectivamente (FERREIRA, 2013).

A menor abundância de *D. birgei* no LMA pode estar relacionada a dois fatores principais: 1) ausência de resposta à presença do predador (cairomônio); 2) competição mais intensa na zona litorânea do lago. O fato de *D. birgei* não apresentar qualquer resposta à presença de cairomônio aumenta suas chances de ser predada, especialmente na zona limnética, onde os predadores invertebrados são mais abundantes. Apesar da permanência e maior abundância de *D. birgei* na zona litorânea do lago diminuir a sobreposição espacial com as larvas de *C. brasiliensis*, as chances de competição explorativa por recursos nesta zona pode ser ainda maior do que na zona limnética, uma vez que a espécie compartilha o ambiente com algumas estritamente litorâneas, como *Chydorus* sp., *Symocephalus* sp. e *Macrothrix* sp., e outras planctônicas, *C. richardi*, *D. gessneri*, *Moina micrura* e *Bosmina tubicen*. Zonas litorâneas de lagos rasos, apesar da maior heterogeneidade espacial e maior diversidade de recursos (NANDINI; ERNÍQUEZ-GARCIA; SARMA, 2007), podem apresentar quantidade e qualidade inferiores às de zonas limnéticas (SMILEY; TESSIER, 1998), fato não observado recentemente no LMA (SOUZA et al., 2017). Apesar da quantidade (~ 1 mg C. L⁻¹) e qualidade de alimento (predomínio de clorofíceas) pouco diferirem entre as zonas limnética (Experimento 1, Capítulo 1) e litorânea (Experimento 2, Capítulo 1), menores concentrações de alimento (carbono) já foram registradas anteriormente na zona litorânea do LMA durante

um estudo anual de variação temporal (ARCIFA et al., 2013). Outro fator, de menor importância, que poderia influenciar a abundância de *D. birgei* no LMA, seria a concentração da ictiofauna próxima ao banco de macrófitas (ARCIFA; MESCHIATTI, 1993; MESCHIATTI; ARCIFA, 2002), influenciando populações que permanecem mais próximas à zona litorânea. O fato de as espécies no lago não realizarem migração horizontal diária (MHD) aumenta as chances de predação (ARCIFA et al., 2013; PERTICARRARI, 2005), principalmente sobre *D. birgei*, predada em todas as suas fases de desenvolvimento.

Fatores bióticos, como alimento e predação, influenciando diferencialmente as populações de *C. richardi* e *D. birgei*, em maior e menor intensidade, respectivamente, explicaria a coexistência das espécies no lago. Segundo Nandini e Sarma (2001), estudos utilizando histórias de vida diferentes são ferramentas de grande importância para compreender estratégias de populações zooplancônicas expostas às contínuas mudanças no ambiente. No entanto, outros estudos abordando diferentes fatores combinados, bióticos e abióticos, contribuiriam ainda mais para o entendimento da influência das diferentes interações sobre a estruturação da comunidade no Lago Monte Alegre.

7.5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ADAMCZUK, M. Predation follows competition in depth selection behaviour of Cladocera in a deep lake (E Poland). **Biology Letters**, v. 46, n. 1, p. 29-36, 2009.

ALLAN, J.D. Balancing predation and competition in cladoceran. **Ecology**, v. 55, p. 622-629, 1974.

ARCIFA, M.S. Feeding habits of Chaoboridae larvae in a tropical Brazilian reservoir. **Brazilian Journal of Biology**, v. 60, p. 591-597, 2000.

ARCIFA, M.S. A.J. MESCHIATTI. Distribution and feeding ecology of fishes in a Brazilian reservoir: Lake Monte Alegre. **Interciência**, v. 18, n. 6, p. 302-313, 1993.

ARCIFA, M.S. A.J. MESCHIATTI. *Tilapia rendalli* in the Lake Monte Alegre, a case of planktivory. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 8, p. 221-229, 1996.

ARCIFA, M.S., E.A.T. GOMES, A.J. MESCHIATTI. Composition and fluctuations of the zooplankton of a tropical Brazilian reservoir. **Archiv für Hydrobiologie**, 123: 479-495, 1992.

ARCIFA, M.S., L.H.S. SILVA, M.H.L. SILVA. The planktonic community in a tropical Brazilian reservoir: composition, fluctuations and interactions. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, p. 241-254, 1998.

ARCIFA, M.S., T.C. BUNIOTO, A. PERTICARRARI, W.J. MINTO. Diel horizontal distribution of microcrustaceans and predators throughout a year in a shallow neotropical lake. **Brazilian Journal of Biology**, v. 73, p. 103-114, 2013.

ARCIFA, M.S., T.C.S. FERREIRA, C. FILETO, M.S.M. CASTILHO-NOLL, T.C. BUNIOTO, W.J. MINTO. A long-term study on crustacean plankton of a shallow tropical lake: the role of invertebrate predation. **Journal of Limnology**, v. 74, n. 3, p. 606-617, 2015.

ARCIFA, M.S., A. PERTICARRARI, T.C. BUNIOTO, A.R. DOMINGOS, W.J. MINTO. Microcrustaceans and predators: diel migration in a tropical lake and comparison with shallow warm lakes. **Limnetica**, v. 35, n. 2, p. 281-296, 2016.

BALSEIRO, E.G. The role of pelagic water mites in the control of cladoceran populations in a temperate lake of Southern Andes. **Journal of Plankton Research**, v. 14, p. 1267-1277, 1992.

BEZERRA NETO, J.F., R.M. PINTO-COELHO. Population dynamics and secondary production of *Chaoborus brasiliensis* (Diptera - Chaoboridae) in a small tropical reservoir: Lagoa do Nado, Belo Horizonte (MG). **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 3, p. 145-161, 2002.

BUNIOTO, T.C., M.S. ARCIFA. Effects of food limitation and temperature on cladocerans from a tropical Brazilian lake. **Aquatic Ecology**, v. 41, n. 4, p. 569-578, 2007.

BURKS, R.L., D.M. LODGE, E. JEPPESEN, T.L. LAURIDSEN. Diel horizontal migration: costs and benefits of inhabiting the littoral. **Freshwater Biology**, v. 47, p. 343-365, 2002. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00824.x>

BUTLER, M.I., C.W. BURNS. Predation by a water mite (*Piona exigua*) on enclosed populations of zooplankton. **Hydrobiologia**, v. 220, p. 30-48, 1981.

BUTLER, M.I., C.W. BURNS. Water mite predation on planktonic Cladocera: parallel curve analysis of functional responses. **Oikos**, v. 66, n. 1, p. 5-16, 1993.

CASSANO, C.R., M.S.M. CASTILHO-NOLL, M.S. ARCIFA. Water mite predation on zooplankton of a tropical lake. **Brazilian Journal of Biology**, v. 62, n.4a, p. 565-571, 2002.

CASTILHO-NOLL, M.S.M., M.S. ARCIFA. *Chaoborus* diet in a tropical lake and predation of microcrustaceans in laboratory experiments. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 19, n. 2, p. 163-174, 2007a.

CASTILHO-NOLL; M.S.M., M.S. ARCIFA. Mesocosm experiment on the impact of invertebrate predation on zooplankton of a tropical lake. **Aquatic Ecology**, v. 41, n. 4, p. 587-598, 2007b.

CHASE, J.M., P.A. ABRAMS, J.P. GROVER, S. DIEHL, P. CHESSON, R.D. HOLT, S.A. RICHARDS, R.M. NISBET, T.J. CASE. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. **Ecology Letters**, v. 5, p. 302-315, 2002.

CLETO-FILHO, S.E.N., M.S. ARCIFA. Horizontal distribution and temporal variation of the zoobenthos of a tropical Brazilian lake. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 18, n.4, p. 407-421, 2006.

COOPER, S.D. Selective predation on cladocerans by common pond insects. **Canadian Journal of Zoology**, v. 61, p. 879-886, 1983. DOI: 10.1139/z83-115

CRISPIM, M.C., M.J. BOAVIDA. Competição entre *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia hyalina* e *Daphnia parvula*. **Revista Nordestina de Biologia**, v. 16, n.1/2, p. 71-89, 2002.

DAVIDS, C., E.F. BEINTEMA, R. MULDER, J.E. WEEKENSTROO. Feeding rate and egg production in water mites in relationship with temperature. **Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie**, v. 21, p. 1603-1606, 1981.

DAWIDOWISKY, P., P. PREDKI, B. PIETRZAK. Shortened lifespan: another cost of fish-predator avoidance in cladocerans? **Hydrobiologia**, v. 643, p. 27-32, 2010.

DEMOTT, W.R. The role of competition in zooplankton succession. In: SOMMER, U. (Ed.). **Plankton Ecology: Succession in plankton communities**. 1. ed. Berlin: Springer-Verlag, 1989, cap. 6, p. 195-252.

DODSON, S.I. Zooplankton competition and predation: an experimental test of the size-efficiency hypothesis. **Ecology**, v. 55, n. 3, p. 605-613, 1974.

DODSON, S.I. The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-avoidance behavior in *Daphnia*. **Limnology and Oceanography**, v. 33, p. 1431-1439, 1988.

DZIALOWSKI, A.R., J.T. LENNON, W.J. O'BRIEN, V.H. SMITH. Predator-induced phenotypic plasticity in the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi*. **Freshwater Biology**, v. 48, p. 1593-1602, 2003.

FEDORENKO, A.Y. Feeding characteristics and predation impact of *Chaoborus* (Diptera, Chaoboridae) larvae in a small lake. **Limnology and Oceanography**, v. 20, n. 2, p. 250-258, 1975.

FERNÁNDEZ, R., S. NANDINI, S.S.S. SARMA, M.E. CASTELLANOS-PAEZ. Effects of cyanobacteria, fish kairomones, and the presence of ostracods on the demography of *Simocephalus vetulus* (Cladocera). *Invertebrate Biology*, v. 133, n. 4, p. 371-380, 2014. DOI: 10.1111/ivb.12069

FERREIRA, T.C.S. **Competição, predação e variação temporal de microcrustáceos planctônicos no Lago Monte Alegre**. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2013. 85p.

FERREIRA, T.C.S., M.S. ARCIFA, A.R. DOMINGOS. Is competition an interaction as relevant as predation for tropical planktonic cladocerans? **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 30, n. 1, 2018. Disponível em: <http://dx.doi.org/10.1590/S2179-975X0917>

FILETO, C., M.S. ARCIFA, L.H.S. SILVA. Testing mineral food quality for tropical cladocerans from a shallow Brazilian lake. **Acta limnologica brasiliensia**, v. 19, n. 3, p. 257-271, 2007.

FREITAS, G.T.P., M.C. CRISPIM, M.I.M. HERNÁNDEZ. Changes in life-history parameters of cladoceran *Ceriodaphnia cornuta* (Sars, 1886) in the presence of *Chaoborus* larvae. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 19, p. 295-303, 2007.

GLIWICZ, Z.M. Food and predation in limiting clutch size of cladocerans. **Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie**, 21: 1562-1566, 1981.

GLIWICZ, Z.M., E. BIESIADKA. Pelagic mites (Hydracarina) and their effect on the plankton community in a neo-tropical man-made lake. **Archiv für Hydrobiologie**, v. 76, p. 65-88, 1975.

GLIWICZ, Z.M., J. PIJANOWSKA. The role of predation in zooplankton succession. In: SOMMER, U. (Ed.). **Plankton Ecology: Succession in plankton communities**, Berlin: Springer-Verlag, 1989, p. 253-296.

GU, L., K. LYU, Z. DAI, M. FAN, X. ZHU, J. WANG, X. WANG, Z. YANG. Predator-specific responses of *Moina macrocopa* to kairomones from different fishes. **International Review of Hydrobiology**, v. 102, p. 83–89, 2017. DOI: 10.1002/iroh.201601872

HANAZATO, T. Influence of food density on the effects of a *Chaoborus* released chemical on *Daphnia ambigua*. **Freshwater Biology**, v. 25, p. 477–483, 1991.

HANAZATO, T., S.I. DODSON. Synergistic effects of low oxygen concentration, predator kairomone, and a pesticide on the cladoceran *Daphnia pulex*. **Limnology and Oceanography**, v. 40, p. 700–709, 1995.

HANAZATO, T. Combined effect of the insecticide carbaryl and the *Chaoborus* kairomone on helmet development in *Daphnia ambigua*. **Hydrobiologia**, v. 310, p. 95–100, 1995.

HANAZATO, T. Anthropogenic chemicals (insecticides) disturb natural organic chemical communication in the plankton community. **Environmental Pollution**, v. 105, p. 137–142, 1999.

KREUTZER, C., W. LAMPERT. Exploitative competition in differently sized *Daphnia* species: a mechanistic explanation. **Ecology**, v. 80, n. 7, p. 2348–2357. 1999.

LASS, S., P. SPAAK. Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. **Hydrobiologia**, v. 491, p. 221–239, 2003.

LAURIDSEN, T.L., L.J. PEDERSEN, E. JEPPESEN, M. SØNDERGAARD. The importance of macrophyte bed size for cladoceran composition and horizontal migration in a shallow lake. **Journal of Plankton Research**, v. 18, p. 2283–2294, 1996.

LEWIS, W.M Jr. Feeding selectivity of a tropical *Chaoborus* population. **Freshwater Biology**, v. 7, p. 311–325, 1977.

LYNCH, M. Predation, competition, and zooplankton community structure: an experimental study. **Limnology and Oceanography**, v. 24, n. 2, p. 253–272, 1979.

LYNCH, M. The evolution of cladoceran life histories. **Quarterly Reviews of Biology**, v. 55, p. 23–42, 1980.

MATVEEV, V.T., C.C. MARTINEZ, S.M. FRUTOS. Predatory-prey relationships in subtropical zooplankton: water mite against cladocerans in an Argentine lake. **Oecologia**, v. 79, p. 489–495, 1989.

MESCHIATTI, A.J., M.S. ARCIFA. Early life stages of fish and the relationships with zooplankton in a tropical Brazilian reservoir: Lake Monte Alegre. **Brazilian Journal of Biology**, v. 62, p. 41–50, 2002.

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

- MINTO, W.J., M.S. ARCIFA, A. PERTICARRARI. Experiments on the influence of *Chaoborus brasiliensis* on the diel vertical migration of microcrustaceans from Lake Monte Alegre. **Brazilian Journal of Biology**, v. 70, n. 1, p. 25-35, 2010.
- MUMM, H. Effects of competitors and *Chaoborus* predation of the cladocerans of a eutrophic lake: an enclosure study. **Hydrobiologia**, v. 360, p. 253-264, 1997.
- NANDINI, S., S.S.S. SARMA. Population growth of *Lepadella patella* (O. F. MÜLLER, 1786) at different algal (*Chlorella vulgaris*) densities and in association with *Philodina roseola* EHRENBERG, 1832. **Hydrobiologia**, v. 435, p. 117-126, 2001.
- NANDINI, S., C. ENRÍQUEZ-GARCIA; S.S.S. SARMA. A laboratory study on the demography and competition of three species of littoral cladocerans from Lake Huetzalin, Xochimilco, Mexico. **Aquatic Ecology**, v. 41, p. 547-556, 2007.
- NEILL, W.E. Impact of *Chaoborus* predation upon the structure and dynamics of a crustacean zooplankton community. **Oecologia**, v. 48, p.164-177, 1981.
- PASTOROK, R.A. Prey vulnerability and size selection by *Chaoborus* larvae. **Ecology**, v. 62, p.1311-1324, 1981.
- PERTICARRARI, A. **Migração vertical de microcrustáceos, Chaoboridae e Hydracarina no Lago Monte Alegre**. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Dissertação de Mestrado, 2000.
- PERTICARRARI, A. **Distribuição espacial e interação entre presas e predadores invertebrados no Lago Monte Alegre**. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Tese de Doutorado, 2005. 118p.
- PERTICARRARI, A., M.S. ARCIFA, R.A. RODRIGUES. Diel vertical migration of copepods in a Brazilian lake: a mechanism for decreasing risk of *Chaoborus* predation? **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, p. 289-298, 2004.
- PIJANOWSKA, J., A. KOWALCZEWSKI. Predators can induce swarming behaviour and locomotory responses in *Daphnia*. **Freshwater Biology**, v. 37, p. 649-656, 1997.
- RICCARDI, N., G. GIUSSANI, L. LAGORIO. Morphological variation and life history changes of a *Daphnia hyalina* population exposed to *Chaoborus flavicans* larvae predation (L. Candia, Northern Italy). **Journal of Limnology**, v. 61, n. 1, p. 41-48, 2002.
- RIESSEN, H. Predatory behavior and prey selectivity oh the pelagic water mite *Piona constricta*. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 39, n. 12, p. 1569-1579, 1982.
- ROMANOVSKY, Y.E. Individual growth rate as a measure of competitive advantages in cladoceran crustaceans. **Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie**, v. 69, p. 613-632, 1984.

ROMANOVSKY, Y.E. Food limitation and life history strategies in cladoceran crustaceans. **Archiv für Hydrobiologie. Beihefte. Ergebnisse der Limnologie**, v. 21, p. 363-372, 1985.

SARMA, S.S.S., S. NANDINI, R.D. GULATI. Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa. **Hydrobiologia**, v. 542, p. 315–333, 2005.

SAUNDERS, P.A., K.G. PORTER, B.E. TAYLOR. Population dynamics of *Daphnia* spp. and implications for trophic interactions in a small, monomictic lake. **Journal of Plankton Research**, v. 21, p. 1823-1845, 1999.

SCHEFFER, M. On the implications of predator avoidance. **Netherlands Journal of Aquatic Ecology**, v. 31, p. 99-107, 1997.

SMITH, D.W., S.D. COOPER. Competition among Cladocera. **Ecology**, v. 63, p. 1004–1015, 1982.

SMILEY, E.A., A.J. TESSIER. Environmental gradients and the horizontal distribution of microcrustaceans in lakes. **Freshwater Biology**, v. 39, n.3, p. 397-409, 1998.

SMYLY, W.J.P. Food and feeding of aquatic larvae of the midge *Chaoborus flavicans* (Meigen) (diptera: chaoboridae) in the laboratory. **Hydrobiologia**, v. 70, p. 179-188, 1980.

SOUZA, B.B. **Variação espacial e temporal de microcrustáceos planctônicos do lago Monte Alegre e experimentos abordando a influência da qualidade do alimento sobre o desempenho dos cladóceros**. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Dissertação de mestrado, 2015. 80p.

SOUZA, B.B., M.S. ARCIFA, T.C.S. FERREIRA, L.H.S. SILVA, C. FILETO, A.R. DOMINGOS. Are the littoral zone conditions suitable for tropical planktonic microcrustaceans? **Annales de Limnologie - International Journal of Limnology**, v. 53, p. 281–291, 2017.

SPRULES, W.G. Effects of size-selective predation and food competition on high altitude zooplankton communities. **Ecology**, v. 53, p. 375-386, 1972.

STEINER, C.F., T.L. DARCY-HALL, N.J. DORN, E.A. GARCIA, G.G. MITTELBACH, J.M. WOJDAK. The influence of consumer diversity and indirect facilitation on trophic level biomass and stability. **Oikos**, v. 110, p. 556–566, 2005.

SWIFT, M.C., A.Y. FEDORENKO. Some aspects of prey capture by *Chaoborus* larvae. **Limnology and Oceanography**, v. 20, p. 418-426, 1975.

WEBER, A. Interactions between predator kairomone and food level complicate the ecological interpretation of *Daphnia* laboratory results. **Journal of Plankton Research**, v. 23, n. 1, p. 41-46, 2001.

WEISS, L.C., J. LEIMANN, R. TOLLRIAN. Predator-induced defenses in *Daphnia longicephala*: location of kairomone receptors and timeline of sensitive phases to trait formation. **Journal of Experimental Biology**, v. 218, p. 2918-2926, 2015. doi:10.1242/jeb.124552

WINNER, R.W., J.S. GREBER. Prey selection by *Chaoborus punctipennis* under laboratory conditions. **Hydrobiologia**, v. 68, n. 3, p. 231-233, 1980.

ZARET, T.M. **Predation and Freshwater Communities**. New Haven: Yale University Press, 1980.

8. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir dos resultados encontrados em ambos os estudos envolvendo competição, predação e a interação entre ambos ocorrendo simultaneamente, pode-se concluir que tanto o séston da zona limnética quanto o da zona litorânea não são limitantes o suficiente para promover competição do LMA pelo menos durante a maior parte do ano, quando concentrações de carbono algal tendem a ser relativamente elevadas. No entanto, competição teria mais chances de ocorrer no LMA durante curtos períodos do ano, especialmente na estação fria, quando o carbono algal tende a ser reduzido a concentrações abaixo de 0,2 mg C. L⁻¹ em ambas as zonas, podendo chegar a 0,1 mg C. L⁻¹ na zona litorânea. Essas concentrações, próximas às utilizadas no presente estudo, podem ser consideradas potencialmente limitantes para os cladóceros, afetando, principalmente, a reprodução.

Entre as três espécies de cladóceros (*C. richardi*, *D. birgei* e *D. gessneri*) testadas no presente estudo, *D. gessneri* é a espécie mais sensível às condições naturais do séston, refletidas nas baixas taxas reprodutivas e, também, a mais vulnerável à limitação de recursos, os quais afetam ambos, sobrevivência e reprodução. Essas características tornam a espécie inferior na competição com *C. richardi* e *D. birgei*. O efeito negativo da baixa concentração de alimento sobre a história de vida de *D. gessneri* pode ser agravado quando associado à liberação de caiomônios pelo predador, *C. brasiliensis*.

C. richardi não é afetada nem por *D. gessneri*, nem por *D. birgei*, na competição explorativa por recursos, além de ser beneficiada pelo efeito positivo da interação (facilitação), refletida no aumento das taxas reprodutivas, principalmente na presença da segunda espécie. No entanto, a espécie é a segunda mais vulnerável à limitação de alimento, cujo efeito sobre a história de vida também é agravado pela presença de caiomônio.

Em condições de limitação de recursos, *D. birgei* é afetada negativamente na competição com *D. gessneri* e *C. richardi*, sendo mais prejudicada pela primeira espécie, mas em condições não limitantes, a espécie pode beneficiar-se da interação com *C. richardi*. Além disso, altas taxas reprodutivas tornam a espécie menos sensível às condições do séston litorâneo do que *D. gessneri*, e menos vulnerável à limitação de alimento, sugerindo que apresente a menor concentração limiar de alimento e, nessas condições, seja competitivamente superior a *C. richardi* e *D. gessneri*. Vantagem competitiva de *D. birgei*

pode ser aumentada pela ausência de efeito negativo de cairomônio sobre a história de vida da espécie em situação de baixa concentração de alimento.

Estratégias defensivas induzidas por cairomônio, resultando em efeitos positivos relacionados às mudanças na história de vida, que aumentam as chances de sobrevivência e reprodução de espécies sob o risco de predação, não pode ser observada no presente estudo, possivelmente, porque as condições do alimento influenciaram as respostas nas diferentes populações de presas estudadas.

D. gessneri é predada por *C. brasiliensis* (fase jovem) e *Krendowskia* sp. (fase jovem e adulta), *C. richardi* é predada por *C. brasiliensis* (fase jovem e adulta), mas não é predada por *Krendowskia* sp., enquanto *D. birgei* é predada por *C. brasiliensis* (fase jovem e adulta), mas predação por *Krendowskia* sp. no lago é desconhecida. A pressão predatória exercida por *C. brasiliensis* e *Krendowskia* sp. varia de espécie para espécie, além das dimensões do corpo da presa, e estariam relacionadas à preferência alimentar do predador, bem como à disponibilidade das presas. A capacidade do predador de predação mais de uma espécie, em diferentes classes de tamanho, pode permitir que as populações de presas se restabeleçam no lago após períodos de intensa predação (estação quente), além de controlar a intensidade da competição pelo controle da abundância das populações.