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

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

Bruno Barretto de Souza

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

Ribeirão Preto - SP

2015

BRUNO BARRETTO DE SOUZA

Variação espacial e temporal de microcrustáceos planctônicos do lago Monte Alegre e experimentos abordando a influência da qualidade de alimento sobre o desempenho dos cladóceros

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

Orientadora:

Prof^a. Dra. Marlene Sofia Arcifa Froehlich

Ribeirão Preto – SP

2015

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.

Bruno Barretto de Souza

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

80.: 15il.

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

Orientador: Arcifa, Marlene Sofia

1. Zooplâncton	2. Tabela de vida	3. Séston	4. Variação espacial
5. Cladóceros			

Nome: SOUZA, Bruno Barretto de

Título: 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

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

Aprovado em: _____

Prof(a). Dr(a)

Prof(a). Dr(a)

Profa. Dra. Marlene Sofia Arcifa Froehlich
Orientadora

Dedico este trabalho à minha família, meus pais Momaya Duarte Barretto de Souza, Carlos Ocimar de Souza e ao meu irmão Lucas Barretto de Souza. Sem vocês nada seria possível.

Agradecimentos

Agradeço a todas as pessoas que fizeram parte e estiveram sempre do meu lado durante a realização deste trabalho, especialmente:

À minha orientadora, Prof^a. Dra. Marlene Sofia Arcifa, por todo conhecimento transmitido, orientação, apoio e convivência;

Ao programa de pós graduação em Biologia Comparada da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto;

Ao Prof. Dr. João Atílio Jorge, do Depto. De Biologia da FFCLRP pelo empréstimo de equipamentos de seu laboratório, e a ajuda nas análises de espectrofotometria e preparo de nutrientes;

À Prof^a. Dra. Lúcia Helena Sampaio da Silva pelas análises do fitoplâncton;

À Prof^a. Dra. Maria Stela Maioli Castilho-Noll, pelas sugestões que auxiliaram na realização dos experimentos;

À prof^a. Dra. Claudia Fileto, pelas sugestões e auxílio com o tratamento dos dados dos experimentos;

Ao técnico Laércio Massocato pela reforma do barco;

À secretária Vera Cassia Cicilini de Luca, por estar sempre disposta a ajudar, da melhor maneira possível;

Ao amigo Andrés Ricardo Domingos, pela amizade, pelo auxílio nas coletas do material para este trabalho e por todos os ensinamentos;

Ao amigo Fábio Teruo Mise, pela amizade, pelo auxílio nas coletas do material para este trabalho, por todos os ensinamentos, paciência e por toda contribuição durante a redação deste trabalho;

Ao amigo Paulo Cabral, por todas as conversas, sugestões, ideias e cafés;

À amiga Tânia Cristina do Santos Ferreira, desde o início, por todos os ensinamentos, pela paciência, pelos longos períodos de coleta e experimentos (incluindo os fins de semana no laboratório) e por toda colaboração durante a redação deste trabalho;

Aos meus pais, Carlos Ocimar de Souza e Momaya Duarte Barretto de Souza, por todo apoio, carinho, dedicação e paciência nesta etapa;

Aos meus familiares e amigos por todo incentivo e à minha companheira e amiga Paula T. Lourenço, pela paciência e compreensão na etapa final deste trabalho.

A todos que, direta ou indiretamente fizeram parte deste trabalho, estando sempre do meu lado, me apoiando da maneira que fosse.

“A tarefa não é tanto ver aquilo que ninguém viu, mas pensar o que ninguém ainda pensou sobre aquilo que todo mundo vê.”

(Arthur Schopenhauer)

RESUMO

Este trabalho está dividido em dois capítulos. O primeiro aborda a distribuição espacial de microcrustáceos planctônicos nas zonas litorânea e limnética do lago Monte Alegre, situado em Ribeirão Preto, estado de São Paulo, e a influência de fatores abióticos e bióticos sobre o desenvolvimento e a distribuição. Este capítulo utiliza dados de Ferreira (2013) referentes à zona limnética e constitui um manuscrito, que deverá ser submetido para publicação; os dados coletados e analisados neste trabalho foram os referentes à zona litorânea, bem como todo tratamento estatístico para a comparação entre as duas zonas. Foram analisadas amostras semanais do zooplâncton e seus predadores invertebrados, obtidas no mesmo período nas zonas litorânea e limnética, durante um ano, com o objetivo de estudar a flutuação ao longo do ano, sua reprodução e quais espécies de microcrustáceos planctônicos ocupam o litoral do lago; os fatores físicos e químicos avaliados no mesmo período das coletas foram utilizados para determinar as condições em que os organismos se encontram nas duas zonas. A distribuição das espécies planctônicas mais abundantes ocorreu em ambas as zonas, sendo que *Bosmina tubicen* e *Diaphanosoma birgei* mostraram preferência pela zona litorânea, enquanto *Daphnia gessneri* foi mais abundante na zona limnética e *Ceriodaphnia richardi* e *Daphnia ambigua* foram indiferentes quanto a sua distribuição nas zonas litorânea e limnética. Os copépodos distribuíram-se preferencialmente na zona pelágica. Maior concentração de carbono algal foi registrada na zona limnética em relação à zona litorânea, porém algumas algas podem apresentar características indigestas. Nossos dados indicam que o litoral possui condições favoráveis para o desenvolvimento de cladóceros planctônicos, sendo que a preferência de algumas espécies por essa zona poderia ser uma adaptação para diminuir a predação por invertebrados limnéticos. Embora o litoral tenha outros predadores, a mortalidade na zona limnética deve ser maior. O capítulo dois apresenta a distribuição horizontal da comunidade de microcrustáceos, especialmente os cladóceros, em três zonas do lago Monte Alegre - no banco de macrófitas, na borda do banco de macrófitas e na zona limnética - e o efeito desta distribuição sobre sua reprodução e tamanho. As amostragens de zooplâncton e medições de fatores físicos e químicos foram realizadas durante 18 dias, em intervalos de 3 dias. Também foram realizados experimentos em laboratório para analisar a influência da quantidade e qualidade do alimento sobre os parâmetros de tabela de vida de duas espécies de cladóceros encontradas no lago, utilizando o séston de cada zona. Fatores físicos e químicos do séston também foram avaliados no período dos

experimentos. *D. birgei* mostrou preferência pela zona litorânea e *D. ambigua* pela zona limnética, enquanto *C. richardi* e *D. gessneri* não apresentaram preferência significativa. A qualidade do alimento não influenciou de maneira negativa o desenvolvimento de *C. richardi* e *D. birgei*, no período dos experimentos, podendo não ser o fator responsável por sua distribuição no lago. Já *D. birgei* apresentou diferenças significativas entre as zonas, quanto ao total de neonatos por fêmea, fecundidade média e máximo de neonatos por prole. Dessa maneira, a zona litorânea do lago Monte Alegre mostrou-se propícia ao desenvolvimento de cladóceros planctônicos; a qualidade do séston nesta zona não influencia de maneira negativa os parâmetros de tabela de vida de *C. richardi* e *D. birgei*.

Palavras-chave: Zooplâncton, Tabela de vida, Séston, Variação espacial, Cladóceros

ABSTRACT

This work is divided into two chapters. The first deals with the spatial distribution of planktonic microcrustaceans in the littoral and limnetic zones of the Lake Monte Alegre, located in Ribeirão Preto, São Paulo, and the influence of abiotic and biotic factors on the development and distribution. This chapter uses data from Ferreira (2013), concerning the limnetic zone and is a manuscript to be submitted for publication; the data analyzed in this study were those related to the littoral zone, as well as all the statistical analysis for comparison between the two zones. Weekly samples of zooplankton and their invertebrate predators, obtained in the same period in both zones were analyzed for one year, with the aim of studying the fluctuation throughout the year, its reproduction and which species of planktonic microcrustaceans occupy the littoral; physical and chemical factors were evaluated in the same period of the plankton samples to determine the conditions for the organisms in the two zones. The most abundant planktonic microcrustaceans distributed in both zones, *Bosmina tubicen* and *Diaphanosoma birgei* showing preference for the littoral, while *Daphnia gessneri* was more abundant in the limnetic zone and *Ceriodaphnia richardi* and *Daphnia ambigua* were indifferent, regarding both zones. Copepods occupied preferentially the pelagic zone. Higher concentration of algal carbon was recorded in the limnetic zone in relation to the littoral zone, but some algae may have indigestible features. Our data indicate that the shoreline of the lake has favorable conditions for the development of planktonic cladocerans, and the preference of some species for this area could be a strategy to reduce predation by limnetic invertebrates. Although the littoral has other predators, mortality in the limnetic zone might be higher. Chapter two presents the horizontal distribution of planktonic microcrustaceans, especially cladocerans, in three areas of the Lake Monte Alegre - within macrophyte stands, the edge of macrophyte stands and in the limnetic zone - and the effect of this distribution on their reproduction and size. Zooplankton samples and measurements of physical and chemical factors were carried out for 18 days at intervals of 3 days. Laboratory experiments were also performed to analyze the influence of the food quantity and quality on the life table parameters of two species of cladocerans from the lake, using the seston of each zone. Physical and chemical factors of the seston were also assessed during the experiments. *D. birgei* showed preference for the littoral and *D. ambigua* for the limnetic zone, while *C. richardi* and *D. gessneri* were indifferent. The food quality did not influence negatively the development of *C. richardi* and *D. birgei* and could be not the main factor responsible for their distribution in the lake. *D. birgei* showed significant differences between zones, such as

the total neonates produced per female, average fertility, and maximum offsprings per clutch. Thus, the littoral zone of the Lake Monte Alegre was favorable to the development of planktonic cladocerans at the time of the experiments, the seston quality not influencing negatively the life table parameters of *C. richardi* and *D. birgei*.

Key words: zooplankton, life table parameters, seston, seston, spatial variation, cladocerans

SUMÁRIO

1. Introdução Geral.....	14
1.1- Variação espacial e temporal.....	15
1.2- Experimentos: influência da qualidade do alimento no desenvolvimento dos cladóceros.....	16
2. Objetivos Gerais.....	17
2.1 Variação espacial e temporal – coleta de longa duração.....	17
2.2 Variação espacial e temporal – coleta de curta duração.....	17
2.3 Experimentos – tabela de vida.....	17
3. Hipóteses Gerais.....	17
4. Área de Estudo.....	18
5. Referências bibliográficas.....	19
6. Capítulo I - Distribuição espacial de microcrustáceos planctônicos em um lago tropical raso: influência de fatores abióticos e bióticos.....	23
6.1 Introdução.....	25
6.2 Metodologia.....	26
6.3 Resultados.....	28
6.4 Discussão.....	37
6.5 Referências bibliográficas.....	46
7. Capítulo II - Distribuição horizontal de microcrustáceos planctônicos e a influência do sésion de três zonas sobre os parâmetros de vida de cladóceros planctônicos.....	51
7.1 Introdução.....	53
7.2 Metodologia.....	55
7.3 Resultados.....	58
7.4 Discussão.....	72
7.5 Referências bibliográficas.....	76
8. Considerações finais.....	80

1. Introdução Geral

1.1 *Variação espacial e temporal*

Em lagos, as espécies de microcrustáceos planctônicos possuem um padrão de distribuição momentâneo, ou seja, eles existem em todo ecossistema, porém a sua heterogeneidade temporal pode ser atribuída a variáveis ambientais (Adamzuck, 2012). Espécies limnéticas podem ocorrer tanto no litoral como na zona limnética (Sollberger & Paulson, 1991), sendo que o deslocamento dos microcrustáceos planctônicos pode ser atribuído à alguns fatores como: correntes de ventos que misturam as águas das duas zonas, à migração horizontal diária (*MHD*), à busca de refúgio contra predadores ou devido à qualidade e quantidade de alimento (Sollberger & Paulson, 1991; Lauridsen *et al.*, 1997; Jeppesen *et al.*, 1997; Smiley & Tessier, 1998; Burks *et al.*, 2002). Nesses deslocamentos, alguns organismos deixam a área mais propícia ao seu desenvolvimento e passam a ocupar, por períodos variáveis, regiões mais rasas do lago, onde a quantidade e qualidade do alimento podem ser inferiores àsquelas na zona limnética (Smiley & Tessier, 1998) e onde a temperatura pode manter-se mais elevada em um ciclo diário.

No lago Monte Alegre, vários estudos com a variação temporal dos microcrustáceos planctônicos foram realizados, sendo eles Arcifa *et al.*, (1992, 1998); Fileto (2001); Bunioto (2003); Minto (2009) e Ferreira (2013). Tais estudos focaram a comunidade zooplanctônica da zona limnética do lago, faltando a compreensão do papel da zona litorânea sobre a distribuição espacial, temporal e desenvolvimento dos microcrustáceos neste ecossistema. Não há evidências de que os microcrustáceos realizam migração horizontal diária (*DHM*), não sendo, portanto, uma estratégia para diminuir a predação na zona limnética (Arcifa *et al.*, 2013).

Os principais predadores invertebrados presentes no lago Monte Alegre são larvas de *Chaoborus brasiliensis* e ácaros aquáticos do gênero *Krendowskia*. Estes predadores invertebrados possuem preferência pela zona limnética, podendo considerar a zona litorânea como um refúgio contra eles, porém existem outros predadores no litoral capazes de predação cladóceros como, gerrídeos e notonectídeos (Domingos, 2014); peixes distribuídos preferencialmente no litoral (Arcifa & Meschiatti, 1993; Meschiatti & Arcifa, 2002) tornando o litoral do lago um local onde a pressão predatória não é menor, mas sim exercida por outros organismos.

Como a menor abundância de *Chaoborus*, na estação fria já foi relatada por Arcifa *et al.* (1992, 1998), Fileto (2001) e Cleto-Filho & Arcifa (2006), a predação por invertebrados aquáticos, na estação quente, é o principal fator que atua sobre o zooplâncton pelágico (Arcifa, 1997). Larvas de estágio III e IV do díptero *Chaoborus* podem realizar migração noturna, permanecendo no estrato mais profundo durante o dia, podendo ser a principal causa para a migração vertical de alguns cladóceros, e copépodos (Peticarrari *et al.*, 2003, 2004; Minto *et al.*, 2010).

1.2 Experimentos – Influência da qualidade do alimento no desenvolvimento dos cladóceros

Várias pesquisas foram realizadas no lago Monte Alegre voltadas para os efeitos da quantidade e qualidade do alimento para o zooplâncton presente no lago, tais como Ferrão-Filho *et al.* (2003a) sobre a influência da quantidade e qualidade do séston sobre o crescimento de cladóceros; Ferrão-Filho *et al.* (2003b) sobre os efeitos de ácidos graxos essenciais e algas com limitação de N e P sobre a taxa de crescimento de cladóceros; Ferrão-Filho *et al.* (2005) sobre a variação sazonal do séston e sua influência sobre cladóceros; Ferrão-Filho & Arcifa (2006) sobre as respostas de crescimento de cladóceros ao séston suplementado com fósforo, ácidos graxos, clorofíceas e uma cianobactéria; Fileto *et al.* (2004) sobre a influência das frações de fitoplâncton sobre o crescimento e reprodução de cladóceros; Fileto *et al.* (2007a, b) sobre a influência das características bioquímica, mineral e morfológica do alimento natural de cladóceros; Bunioto & Arcifa (2007) sobre os efeitos da limitação de alimento e da temperatura sobre cladóceros.

Dos estudos realizados sobre limitação mineral, bioquímica e morfológica, a conclusão é que nesse lago a morfologia e outras características das algas são mais importantes para os cladóceros (Fileto *et al.*, 2004), uma vez que a composição bioquímica da alga é altamente variável na natureza, a demografia de herbívoros planctônicos pode não ser previsível quando se utiliza apenas a quantidade de alimento como recurso. Porém, esses estudos mencionados somente focalizaram o alimento da zona limnética, não incluindo a zona litorânea.

Os aspectos da composição bioquímica das células das algas que são importantes determinantes de sua qualidade são: C, N, P, ácidos graxos, proteínas e aminoácidos essenciais (Kilham *et al.*, 1997). Sterner *et al.* (1993) e Boersma & Vijverberg (1996) relatam que, para cladóceros, uma alimentação limitada influencia de maneira negativa o crescimento

individual e parâmetros da tabela de vida. Dentre tantos aspectos que exercem influência nutricional sobre cladóceros tropicais, o efeito pode ser maior sobre a reprodução do que sobre o crescimento individual (Fileto *et al.*, 2007)

As macrófitas submersas são o foco da maioria dos estudos sobre o potencial das macrófitas como refúgio para o zooplâncton, entretanto, a escassez ou inexistência de macrófitas submersas em lagos turvos indica que outros tipos funcionais de macrófitas (*e.g.* emergentes e flutuantes) podem possuir um papel importante na determinação do status ecológico de um lago (Nurminen *et al.*, 2001, 2007). Estudos sobre a interação entre macrófitas e o fitoplâncton conduziram à conclusão de que, quando abundantes, as macrófitas tendem a apresentar efeitos negativos sobre a abundância do fitoplâncton (Gopal & Goel, 1993; Søndergaard & Moss, 1998). Algumas macrófitas podem apresentar efeitos negativos sobre a cadeia alimentar planctônica através de alelopatia (Scheffer *et al.*, 1993; Van Donk and Van de Bund, 2001).

Os experimentos propostos neste trabalho buscaram responder se há vantagem adaptativa de microcrustáceos planctônicos, em termos demográficos, em ocupar a zona litorânea (banco de macrófitas e a borda do banco de macrófitas), com relação ao alimento e fatores abióticos, uma vez que ela abriga outros predadores (Meschiatti & Arcifa 2002; Domingos, 2014), sendo um hábitat sujeito a efeitos negativos por parte de outros fatores.

2. Objetivos Gerais

2.1 Variação espacial e temporal – coleta de longa duração

- (I) Descrever a variação espacial e temporal da comunidade zooplancônica nas zonas litorânea e limnética, visando identificar quais microcrustáceos planctônicos ocupam o litoral, seus predadores invertebrados e a influência das principais variáveis limnológicas sobre eles; (II) analisar características das populações de microcrustáceos planctônicos, como tamanho dos adultos e reprodução em ambas as zonas, para avaliar se o litoral é adequado e se há diferença suficiente para deduzir que os organismos permanecem nas zonas por mais tempo do que um dia.

2.2 Variação espacial e temporal – coleta curta duração

- (I) Analisar a variação espacial e temporal da comunidade zooplancônica em três diferentes zonas do lago (no meio do banco de macrófitas, na borda das plantas e na zona limnética), seus predadores invertebrados e a influência das principais variáveis limnológicas sobre eles; (II) analisar características das populações de cladóceros planctônicos, como tamanho e reprodução, nas três zonas, para avaliar sua adequação para seu desenvolvimento.

2.3 Experimentos – Tabela de vida

- (I) Avaliar em experimentos no laboratório a influência da qualidade do alimento, nas três zonas (banco de macrófitas, borda do banco de macrófitas e na zona limnética), sobre os parâmetros da tabela de vida de duas espécies de cladóceros planctônicos.

3. Hipótese Geral

A hipótese testada neste trabalho é de que as características do alimento na zona litorânea seriam inferiores às da zona limnética, influenciando sobre a tabela de vida e crescimento de populações de cladóceros planctônicos e sua distribuição no lago a curto e longo prazo.

4. Área de estudo

O lago Monte Alegre (Fig. 1) localiza-se no Campus da Universidade de São Paulo (21° 10' 04'' S, 47° 51' 28'' W), Município de Ribeirão Preto, Estado de São Paulo, a uma altitude de 500 m. O lago resultou do represamento do córrego Laureano, pertencente à bacia do rio Pardo, em 1942. Possui 7 ha. de área, profundidade máxima de 5 m e média de 2,9 m. A região é caracterizada por apresentar duas estações – a seca-fria com aproximadamente 5 meses (Maio - Setembro) e a quente-chuvosa (Outubro - Abril). O lago é eutrófico (Meschiatti, 1986) e polimíctico descontínuo quanto à sua circulação (Lewis, 1983), não circulando necessariamente todos os dias, podendo permanecer estratificado por alguns períodos mais longos durante o ano, deixando as regiões mais profundas desprovidas de oxigênio (Arcifa *et al.*, 1990). Como não há manipulação da comporta, seu funcionamento assemelha-se ao de um lago com um tempo de retenção de aproximadamente dois meses.

A entrada do lago é colonizada por macrófitas enraizadas e flutuantes (*Typha* sp., *Eichornia crassipes* e *E. azurea*) e arbustos, que compreendem a área de 2,500 m². As margens do lago são menos ocupadas por macrófitas (Cleto-Filho & Arcifa, 2006); as maiores densidade de bancos de macrófitas, com a predominância da espécie enraizada *Ludwigia* sp., estão localizados em sua margem sul.

Figura. 1. Vista aérea do lago Monte Alegre, evidenciando o córrego Laureano e a barragem

5. Referências bibliográficas

- ADAMCZUK, M. Spatial distribution of juvenile and adult stages of limnetic Cladocera in relation to selected environmental factors. **Journal of Limnology**, 71(1): 112-118, 2012.
- ARCIFA, M. S.; MESCHIATTI, A. J. & GOMES, E. A. T. Thermal regime and stability of a tropical shallow reservoir: Lake Monte Alegre, Brazil. **Revue d'Hydrobiologie Tropicale**, 23: 271-281, 1990.
- ARCIFA, M. S. & MESCHIATTI, A. J. *Tilapia rendalli* in the Lake Monte Alegre, a case of planktivory. **Acta Limnologica Brasiliensia**, 8: 221-229, 1996.
- ARCIFA, M. S.; BUNIOTO, T. C.; PERTICARRARI, A. & MINTO, W. J. Diel horizontal distribution of microcrustaceans and predators along a year in a shallow Neotropical lake. **Brazilian Journal of Biology**, 73: 103-114, 2013.
- ARCIFA, M. S.; GOMES, E. A. T. & MESCHIATTI, A. J. Composition and fluctuations of the zooplankton of a tropical Brazilian reservoir. **Archiv für Hydrobiologie**, 123: 479-495, 1992.
- ARCIFA, M.S.; SILVA, L. H. S. & SILVA, M. H. L. The planktonic community in a tropical Brazilian reservoir: composition, fluctuations and interactions. **Revista Brasileira de Biologia**, 58: 241-254, 1998
- BOERSMA, M. & VIJVERBERG, J. Food effects on life history traits and seasonal dynamics of *Ceriodaphnia pulchella*. **Freshwater Biology**, 35: 25-34, 1996.
- BUNIOTO, T. C. & ARCIFA, M. S. Effects of food limitation and temperature on cladocerans from a tropical Brazilian lake. **Aquatic Ecology**, 41: 569-578, 2007.
- BUNIOTO, T. C. Variação temporal e distribuição horizontal do zooplâncton no Lago Monte Alegre e a influência do alimento e da temperatura sobre cladóceros. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, Dissertação de Mestrado, 96p, 2003.
- BURKS, R. L.; LODGE, D. M.; JEPPESEN, E. & LAURIDSEN, T. L. Diel horizontal migration: costs and benefits of inhabiting the littoral. **Freshwater Biology**, 47, 343-365, 2002.
- CLETO-FILHO, S. E. N. & ARCIFA, M. S. Horizontal distribution and temporal variation of the zoobenthos of a tropical Brazilian Lake. **Acta Limnologica Brasiliensia**, 18(4): 407-421, 2006.
- DOMINGOS, A. R. Distribuição especial de insetos aquáticos (Hemiptera: Notonectidae e Gerridae) e a influência sobre a comunidade zooplânctonica do Lago Monte Alegre. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, dissertação de mestrado, 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**, 563: 155-165, 2006.

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

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

FERRÃO-FILHO, A. S.; FILETO, C.; LOPES, N. P. & ARCIFA M. S. Effects of essential fatty acids and N and P-limited algae on the growth rate of tropical cladocerans. **Freshwater Biology**, 48 (5): 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, 85p., 2013.

FILETO C.; ARCIFA, M. S.; MARCHETTI, J. M.; TURATI, I. C. & LOPES, N. P. Influence of biochemical, mineral and morphological features of natural food on tropical cladocerans. **Aquatic Ecology**, 41: 557-568, 2007b.

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, 100 p, 2001.

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

FILETO, C.; ARCIFA, M. S. & SILVA, L. H. S. Testing mineral food quality for tropical cladocerans from a shallow Brazilian lake. **Acta Limnologica. Brasiliensia**, 19: 257-271, 2007a.

GOPAL, B; GOEL, U. Competition and allelopathy in aquatic plant communities. **The Botanical Review**, v. 59, n. 3, p. 155-210, 1993.

JEPPESEN, E.; JENSEN, J.P; SØNDERGAARD, M.; LAURIDSEN, T.; PEDERSEN, L.J. & JENSEN, L. Top-Down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. **Hydrobiologia**, 342/343:151-164, 1997.

KILHAM, S. S.; KREEGER, D. A.; GOULDEN, C. E. & LYNN, S. G. Effects of algal food quality on fecundity and population growth rate of *Daphnia*. **Freshwater Biology**, 38, 639-647, 1997.

LAURIDSEN, TL. & BUENK, I. Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. **Archiv für Hydrobiologie**, 137: 167-176, 1996.

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

LUECKE, C.; VANNI, M.J.; MAGNUSON, J.J.; KITCHELL, J.F.; JACOBSON, P.J. Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: implications for the clearwater phase. **Limnology and Oceanography**, 35:1718-1733, 1990.

MESCHIATTI, A. J.; ARCIFA, M. S. Early life stages of fish and the relationships with zooplankton in a tropical Brazilian reservoir: Lake Monte Alegre. **Brazilian Journal of Biology**, 62(1):41-50, 2002.

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

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

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

NURMINEN, L.; J. HORPPILA & P. TALLBERG. Seasonal development of the cladoceran assemblage in a turbid lake: role of emergent macrophytes. **Archiv für Hydrobiologie**, 151: 127–140, 2001.

NURMINEN, L.; J. HORPPILA & Z. PEKCAN-HEKIM. Effect of light and predator abundance on the habitat choice of plant-attached zooplankton. **Freshwater Biology**, 52: 539–548, 2007.

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

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

SCHEFFER, M.; HOSPER, S. H.; MEIJER, M. L.; MOSS, B.; & JEPPESEN, E. Alternative equilibria in shallow lakes. **Trends in Ecology & Evolution**, 8(8): 275-279, 1993.

SMILEY, E. A. & A. J. TESSIER. Environmental gradients and the horizontal distribution of microcrustaceans in lakes. **Freshwater Biology**, 39(3): 397-409, 1998.

SOLLBERGER, P. J; PAULSON, L. J. Littoral and limnetic zooplankton communities in Lake Mead, Nevada-Arizona, USA, **Hydrobiologia**, 237(3): 175-184, 1991.

SØNDERGAARD, M. A. & B. MOSS. Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. In Jeppesen, E., Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard & K. Christoffersen (eds), *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*, Ecological Studies Vol. 131. Springer-Verlag, New York: 115–132, 1997.

STERNER, R. W.; HAGEMEIERS, D. D.; SMITH, W. L. & SMITH, R. F. Phytoplankton nutrient limitation and food quality for *Daphnia*. **Limnology and Oceanography**, 28: 857-871, 1993.

VAN DONK, E. & VAN DE BUND, W. J. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto-and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. **Aquatic Botany**, 72(3), 261-274, 2002.

6. Capítulo 1

Distribuição espacial de microcrustáceos planctônicos em um lago tropical raso: influência de fatores abióticos e bióticos

**Bruno Barretto de Souza, Tânia Cristina dos Santos Ferreira, Andrés Ricardo
Domingos, Marlene Sofia Arcifa**

Resumo

Cladóceros podem apresentar estratégias quanto à distribuição espacial, para minimizar a predação, e seu padrão de distribuição espacial depende das características do ecossistema, como profundidade e heterogeneidade dos fatores abióticos e bióticos do hábitat. Amostras semanais do zooplâncton e seus predadores invertebrados, durante um ano, obtidas no mesmo período no litoral e na zona limnética do lago Monte Alegre, foram analisadas com o objetivo de estudar sua flutuação ao longo de um ano. A reprodução de cladóceros planctônicos e quais espécies ocupam o litoral foram outros aspectos abordados. A distribuição espacial de copépodos foi também analisada. Fatores físicos e químicos foram avaliados no mesmo período da coleta de zooplâncton para determinar as condições em que os organismos se encontram nas duas zonas. Os resultados confirmam o padrão térmico registrado no lago ao longo de mais de duas décadas, com circulação na estação fria e estratificação térmica na estação quente. Maiores concentrações de carbono algal foram registradas na zona limnética em comparação com a zona litorânea. A distribuição das espécies planctônicas mais abundantes ocorreu em ambas as zonas, *Bosmina tubicen* e *Diaphanosoma birgei* mostrando preferência pela zona litorânea, enquanto *Daphnia gessneri* foi mais abundante na zona limnética e *Ceriodaphnia richardi* e *Daphnia ambigua* foram indiferentes quanto sua distribuição nas zonas litorânea e limnética. A pressão predatória de ambos os predadores invertebrados, larvas de *Chaoborus* e ácaros, sobre o plâncton no lago Monte Alegre é mediada pelas flutuações sazonais. O maior comprimento corporal dos cladóceros foi registrado na zona limnética e, apesar da produção elevada de ovos pelas fêmeas de cladóceros na estação quente, a predação por invertebrados aumenta a mortalidade das presas, fazendo com que as densidades das mesmas mantenham-se baixas.

Abstract

Cladocerans may present strategies regarding the spatial distribution, to minimize predation, and their spatial distribution pattern depends on the ecosystem characteristics, such as depth and abiotic and biotic factors of the habitat. Weekly samples of zooplankton and their invertebrate predators, obtained in the same period on the littoral and in the limnetic zone of the lake Monte Alegre, during a year, were analyzed in order to study their fluctuations over a year. The reproduction of planktonic cladocerans and which species occupy the littoral were also evaluated. The spatial distribution of copepods was also included. Physical and chemical factors were evaluated in the same period to determine the conditions the organisms are subjected in the two areas. The results confirm the thermal pattern recorded in the lake over more than two decades, with circulation in the cool season and thermal stratification in the warm season. Higher concentrations of algal carbon were recorded in the limnetic zone compared to the littoral one. The distribution of the most abundant planktonic species occurred in both areas, *Bosmina tubicen* and *Diaphanosoma birgei* showing preference for the littoral, while *Daphnia gessneri* was more abundant in the limnetic zone, and *Ceriodaphnia richardi* and *Daphnia ambigua* were indifferent, regarding their distribution in the littoral and limnetic zones. The predation pressure by both invertebrate predators, *Chaoborus* larvae and water mites, on the plankton of the Lake Monte Alegre is mediated by seasonal fluctuations. Larger body length of cladocerans was recorded in the limnetic zone and, despite the higher egg production in the warm season, predation by invertebrates increases prey mortality, lowering the densities of cladocerans.

6.1 Introdução

A comunidade planctônica pode apresentar distribuição espacial diferenciada, com maior ou menor número de espécies, biomassa e densidade dos organismos (Espíndola *et al.*, 2000). Tal variação pode ser influenciada por características estruturais (morfológicas) do lago ou reservatório, enquanto a variação temporal, por mudanças no clima durante o período de coleta, sendo a pluviosidade e a temperatura da água eventos contrastantes em regiões subtropicais (Ghidini *et al.*, 2009). Porém, fatores bióticos, como predação, competição e quantidade e qualidade do alimento têm papel relevante, por vezes mais importantes do que os fatores abióticos.

A similaridade horizontal da composição das espécies e a diferença de abundância dos organismos entre as zonas podem ser atribuídas a vários fatores, como às correntes de ventos que podem facilmente misturar as águas das duas zonas (Sollberger & Paulson, 1991), à migração horizontal diária (Burks *et al.*, 2002), ao deslocamento dos organismos em busca de refúgio contra predadores (Lauridsen *et al.*, 1997; Jeppesen *et al.*, 1997) ou devido à quantidade e qualidade do alimento (Smiley & Tessier, 1998).

A migração horizontal diária, onde o litoral e os bancos de macrófitas tornam-se refúgios contra predadores durante o dia (Timms & Moss, 1984; Davies, 1985; Lauridsen & Buenk, 1996) é uma estratégia amplamente relatada para lagos temperados, mas menos conhecida para lagos tropicais e subtropicais (Burks *et al.*, 2002). Em lagos tropicais, microcrustáceos planctônicos podem não apresentar um padrão significativo de migração horizontal diária (*MHD*), evidenciando uma distribuição heterogênea entre o litoral e a zona limnética, sendo que tal distribuição mostra que a permanência na zona litorânea pode ocorrer por períodos variáveis (Arcifa *et al.*, 2013; Gazulha *et al.*, 2011). A quantidade e a qualidade do alimento podem ser inferiores àquelas na zona limnética (Smiley & Tessier, 1998), mas outros fatores, como predação, competição e fatores abióticos podem estar envolvidos na determinação do habitat utilizado pela comunidade zooplanctônica (Booker & Cheruvilil, 2011; Adamczuk & Mieczan, 2013).

Lagos e reservatórios tropicais apresentam uma grande riqueza de espécies na zona litorânea, um local em que a comunidade de microcrustáceos pode ser influenciada pela presença de bancos de macrófitas e pelo ambiente terrestre adjacente (Castilho-Noll *et al.*, 2010), merecendo, assim, mais atenção em futuros estudos (Paterson, 1993). Rocha *et al.* (1995) reforçam que a comparação entre as zonas limnética e litorânea é importante para a compreensão da dinâmica da comunidade zooplânctônica.

A presença de predadores vertebrados (Romare *et al.*, 2003) e invertebrados (Arcifa, 2000) pode atuar como um importante fator na distribuição de microcrustáceos planctônicos, agindo seletivamente sobre o tamanho das presas e interferindo em sua taxa de reprodução. Para Iglesias *et al.* (2007), a interação entre os potenciais predadores e distribuição/estrutura de macrófitas aquáticas são possíveis responsáveis pela distribuição espacial do zooplâncton.

Em um estudo realizado no lago Monte Alegre sobre migração horizontal diária (MHD) de microcrustáceos não houve registro geral de MHD, não sendo esta portanto uma estratégia para diminuir a predação na zona pelágica (Arcifa *et al.*, 2013). Porém, algumas espécies de microcrustáceos mostraram preferência pela zona litorânea, enquanto outras foram mais abundantes na zona limnética ou indiferentes. No caso particular do cladócero *Bosmina tubicen*, presa favorita de larva de díptero caoborídeo (Arcifa, 2000), seu desaparecimento virtual da zona limnética foi atribuída à predação por caoborídeos e ácaros aquáticos (Cassano *et al.*, 2002). Assim, os microcrustáceos planctônicos podem apresentar vantagens adaptativas ao ocupar o litoral, porém este habitat abriga outros predadores, como peixes (Meschiatti & Arcifa, 2002) e hemípteros (Domingos, 2014).

Nossa hipótese é de que a presença de microcrustáceos planctônicos no litoral, considerada uma zona de qualidade inferior para seu desenvolvimento, pode estar relacionada à comportamentos para evitar a predação e à busca de melhores condições de quantidade e qualidade de alimento.

6.2 Metodologia

Variação temporal de microcrustáceos, fatores físicos, químicos e biológicos no lago

As coletas de zooplâncton foram realizadas semanalmente no lago, durante um ano (maio/2011 a abril/2012), em duas zonas distintas: A) zona litorânea (profundidade máxima de 1 m); B) zona limnética (profundidade máxima de 5 m) (Fig. 1). Ao todo, três réplicas foram obtidas, por coleta, em cada zona (A e B), totalizando seis pontos de amostragem. As coletas foram feitas com uma bomba de sucção (Jabsco ITT Ind., mod. 34600-000) que libera 30 L/min, totalizando 150 L cada réplica. A água foi filtrada em rede de zooplâncton com malha de 58 µm e fixada com formol 4%. As contagens foram feitas em várias subamostras de 1 ml ao estereomicroscópio, utilizando-se uma placa de Petri quadriculada. Pelo menos 60 indivíduos foram contados por subamostra, mantendo-se o coeficiente de variação entre as subamostras abaixo de 0,20, de acordo com McCauley (1984).

Para avaliar a reprodução dos microcrustáceos, foram contados os ovos carregados por fêmeas adultas, considerando o mínimo de 10 indivíduos por espécie em cada réplica, os quais foram também medidos.

Os fatores ambientais analisados foram: temperatura e oxigênio dissolvido (Yellow Springs Inc, mod. 95), pH (YSI 60), transparência (disco de Secchi, 30 cm de diâmetro), e clorofila-*a*. Para a análise de clorofila foi filtrado, em filtro de fibra de vidro Millipore AP20 (0,8 a 8 μm de poro estimado), um volume medido de água, sendo o pigmento extraído em acetona 90% e a leitura feita em espectrofotômetro, segundo método de Jeffrey & Humphrey (1975). As concentrações de clorofila foram convertidas em carbono, pela proporção de clorofila/algas, em que se assume que a clorofila representa 1,25% do peso seco de algas, dentro dos limites apresentados por Reynolds (1984), e que o carbono representa 50% do peso seco de algas.

Tratamento estatístico

Para as análises estatísticas foram utilizadas Correlação de *Spearman* – R e Kruskal-Wallis, de acordo com os pressupostos alcançados pelos dados. As análises foram realizadas através do software STATISTICA 8.0 – StatSoft. O nível de significância adotado foi $p < 0,05$.

Figura 1. Pontos de coleta do estudo de longa duração. Representando o litoral e a zona limnética do lago Monte Alegre.

6.3 RESULTADOS

Fatores físicos, químicos e concentrações de carbono algal

A estação fria-seca (maio-setembro 2011) foi marcada por períodos de circulação da coluna d'água na zona limnética, quando as temperaturas mínimas foram próximas a 18 °C, no fundo e na camada de 1 m (Tab. 1). Nesse período as temperaturas máximas atingidas não ultrapassaram 26 °C, resultado do aquecimento superficial. Apesar da circulação na estação fria, o oxigênio dissolvido não foi homogeneamente distribuído na coluna d'água. Estratificação térmica foi registrada durante a estação quente-chuvosa (outubro-abril 2012), na mesma zona, quando a temperatura ficou mais elevada, com diferença de cerca de 4 °C na coluna d'água. As concentrações de oxigênio dissolvido (OD) aumentaram na estação quente, sendo que nas camadas mais superficiais atingiu o máximo de 10 mg.L⁻¹, enquanto no fundo foram registrados valores bem mais baixos, chegando ao mínimo de 0,9 mg.L⁻¹. Apesar dos baixos valores de OD, não foi registrada anoxia no hipolímnio. Houve uma tendência para maiores valores de pH registrados nas camadas mais superficiais em relação ao fundo, não apresentando, no entanto, nítida relação com períodos de estratificação térmica e circulação no lago. Maior transparência da água foi registrada na estação fria, quase atingindo camadas mais inferiores, diminuindo na estação quente, com o aumento da precipitação e do fitoplâncton.

Na zona litorânea (A), os valores de temperatura, oxigênio dissolvido e pH medidos na coluna d'água foram semelhantes às variações do primeiro metro da coluna na zona limnética, em ambas as estações, apresentando pouca variação entre superfície e 1 m (Tab. 1).

Tabela 1. Valores mínimos e máximos de fatores físicos e químicos nas duas zonas do lago.

Fatores físicos e químicos	Estação fria		Estação quente	
	Máx.	Min.	Máx.	Min.
Litoral (A)				
Temperatura (°C)				
Profundidade - 0.5 m	24,8	19,5	31,2	22,9
Oxigênio dissolvido (mg L⁻¹)				
Profundidade - 0.5 m	10,5	6,8	9,5	4,9
pH				
Profundidade - 0.5 m	7	6,2	8,1	5,9
Limnética (B)				
Temperatura (°C)				
Profundidade - 1 m	25,9	18,9	30,3	25,6
Fundo - 5 m	23,1	18,2	26,3	23,3
Oxigênio dissolvido (mg L⁻¹)				
Profundidade - 1 m	9,1	5,9	10,5	5,9
Fundo - 5 m	7,3	1,4	3,9	0,9
pH				
Profundidade - 1 m	8,5	6,1	8,5	6,6
Fundo - 5 m	7,4	4,2	7,3	5,4

As concentrações de carbono algal variaram durante o ano, de 0,12 mg C. L⁻¹ a 1,23 mg C. L⁻¹ na zona A e de 0,17 mg C. L⁻¹ a 2,15 mg C. L⁻¹ na zona B (Fig. 1). A média anual da concentração de carbono fitoplancetônico na zona B foi significativamente maior do que na zona A ($p < 0,01$). Houve aumento significativo nas concentrações médias de carbono na estação quente em relação à estação fria, tanto na zona A, quanto na zona B ($p < 0,01$, para ambas).

Figura 1. Concentrações de carbono algal nas duas zonas, litoral e limnética, de maio de 2011 a abril de 2012.

Densidade, reprodução e tamanho dos cladóceros

A densidade total de cladóceros foi significativamente maior na zona A em relação à zona B ($p < 0,01$), quando o máximo atingido foi de 230 e 120 ind.L⁻¹, na primeira e segunda zona, respectivamente (Fig. 2A). Alta densidade de cladóceros na zona A foi devido, principalmente, aos picos de densidades de *C. richardi* (Fig. 2D) e *B. tubicen* (Fig. 2C) nesta zona, sendo significativamente maior comparado à zona B para a primeira espécie ($p < 0,01$). Maior densidade de densidade de *B. tubicen* também ocorreu em A, comparado a *B. D. gessneri* (Fig. 2B), ao contrário, apresentou densidades significativamente maiores na zona B, durante todo o período ($p < 0,01$). *D. ambigua* (Fig. 2E) apresentou maiores picos de densidade na zona B, principalmente no início e fim da estação fria, mas não houve diferença significativa em relação à zona A.

As densidades de *C. richardi*, *B. tubicen*, *D. ambigua* e *D. gessneri* foram maiores na estação fria em relação à estação quente, tanto na zona A ($p < 0,01$ para todas as espécies) quanto na zona B ($p < 0,01$ para todas as espécies) (Fig. 2). Todas as populações declinaram, no início da estação quente, e suas densidades permaneceram baixas até o fim do período de estudo (≤ 10 ind.L⁻¹).

A ordem de abundância das espécies variou entre as zonas. Na zona A, as espécies mais abundantes, em ordem decrescente, foram *B. tubicen*, *C. richardi*, *D. gessneri* e *D. ambigua*, enquanto na zona B, a ordem foi *C. richardi*, *D. gessneri*, *B. tubicen* e *D. ambigua*. Também houve diferença quanto à frequência de ocorrência das espécies entre as zonas, sendo as frequências em ordem decrescente para *C. richardi* (98%), *D. ambigua* (90%), *D. gessneri* (85%) e *B. tubicen* (52%), na zona A, e *C. richardi* (100%), *D. gessneri* (100%), *D. ambigua* (58%) e *B. tubicen* (46%), na zona B.

Diaphanosoma birgei (Fig. 2E) foi encontrada na zona A, em baixas densidades (máx. 0.56 ind.L⁻¹), e baixa frequência (37%), mas nenhum indivíduo foi encontrado na zona B. Já o cladócero *Ceriodaphnia cornuta* não foi incluído na análise devido à sua baixa abundância nas zonas A e B (< 1 e < 10 ind.L⁻¹, respectivamente) e à baixa frequência ($< 10\%$ e $< 30\%$) nas zonas A e B, respectivamente.

Figura 2. Densidades de cladóceros, nas zonas litoral e limnética, de maio de 2011 a abril de 2012.

O número médio de ovos/fêmea ovada foi significativamente maior na zona B em relação à zona A para *B. tubicen*, *C. richardi* e *D. gessneri* ao longo do ano ($p < 0,01$ para as três espécies), exceto *D. ambigua* (Tab. 2). A média das ninhadas produzidas pelos cladóceros, na zona B, foi significativamente maior na estação quente, para todas as espécies

($p < 0,01$ para as quatro espécies). No entanto, com relação à zona A, o mesmo padrão não foi observado.

Correlação positiva entre tamanho de ninhada e carbono ocorreu para, na zona B *C. richardi* ($R=0,62$, $p= 0,00$), *D. ambigua* ($R=0,37$, $p= 0,03$) e *D. gessneri* ($R= 0,5$, $p= 0,00$), exceto *B. tubicen*, enquanto na zona A, correlação positiva entre esses fatores ocorreu para a espécie *C. richardi* ($R = 0,55$, $p < 0,00$) e *D. gessneri* ($R= 0,52$, $p= 0,02$).

Tabela 2. Quantidade média de ovos por fêmea nas zonas litorânea (A) e limnética (B), durante o ano e nas estações fria e quente.

Espécies	<i>B. tubicen</i>	<i>C. richardi</i>	<i>D. ambigua</i>	<i>D. gessneri</i>
Anual A	4,41 ± 0,44	2,45 ± 0,23	2,46 ± 0,27	1,86 ± 0,18
Anual B	6,91 ± 0,47	4,18 ± 0,24	3,06 ± 0,19	3,46 ± 0,15
p	**	***	ns	***
Estação fria A	4,89 ± 0,16	2 ± 0,16	2,50 ± 0,31	1,77 ± 0,19
Estação quente A	3,86 ± 0,31	2,89 ± 0,16	2,43 ± 0,32	2,33 ± 0,50
p	ns	ns	ns	ns
Estação fria B	5,87 ± 0,28	2,78 ± 0,15	2,61 ± 0,39	2,45 ± 0,15
Estação quente B	8,98 ± 1,80	4,84 ± 0,15	3,48 ± 0,72	3,91 ± 0,47
p	***	***	***	***
Significância para $p < ,05$ *, para $p < ,01$ **, para $p < ,00$ ***				

A média anual do tamanho do corpo de *C. richardi* e *D. gessneri* foi significativamente maior na zona B em relação à zona A (Tab. 3; $p < 0,01$ para ambas). Situação contrária ocorreu para *D. ambigua*, sendo o tamanho significativamente maior na zona A ($p < 0,01$). Não houve diferença significativa de tamanho, entre as zonas ao longo do ano, para *B. tubicen*.

Na zona B, o tamanho médio do corpo registrado nas estações fria e quente variou entre as espécies de cladóceros, sendo significativamente maior na estação quente comparado à estação fria para *B. tubicen* ($p = 0,04$) e *D. ambigua* ($p < 0,01$).

Tabela 3. Comprimento médio dos cladóceros nas zonas litorânea (A) e limnética (B), durante o ano e nas estações quente e fria.

Espécies	<i>B. tubicen</i>	<i>C. richardi</i>	<i>D. ambigua</i>	<i>D. gessneri</i>
Anual A	0,53 ± 0,01	0,63 ± 0,03	1,17 ± 0,04	1,00 ± 0,02
Anual B	0,53 ± 0,04	0,69 ± 0,003	1,03 ± 0,01	1,22 ± 0,01
p	ns	***	***	***
Estação fria A	0,54 ± 0,02	0,60 ± 0,01	1,17 ± 0,03	0,97 ± 0,04
Estação quente A	0,53 ± 0,04	0,67 ± 0,06	1,17 ± 0,12	1,05 ± 0,02
p	ns	ns	ns	ns
n	89	240	107	105
Estação fria B	0,51 ± 0,05	0,70 ± 0,00	1,01 ± 0,01	1,22 ± 0,01
Estação quente B	0,60 ± 0,06	0,69 ± 0,00	1,07 ± 0,01	1,22 ± 0,02
p	*	ns	***	ns
n	379	933	474	1010
Significância para p < ,05 *, para p < ,01 **, para p < ,00 ***				

Na zona A, apesar de não haver variação significativa do tamanho dos cladóceros nas estações fria e quente, houve correlação positiva entre número de ovos/fêmea ovada e tamanho do corpo para *B. tubicen*, *C. richardi* e *D. ambigua* (Tab. 4). Correlação positiva também foi constatada entre tamanho da ninhada e concentração de carbono, para *C. richardi* e *D. gessneri*, nesta zona.

Na zona B, tamanho do corpo foi positivamente correlacionado com as concentrações de carbono algal apenas para *D. ambigua*. A correlação entre tamanho da ninhada e tamanho do corpo também apresentou valores positivos significativos, para *B. tubicen*, *D. ambigua* e *D. gessneri*. O tamanho de *D. ambigua* aumentou com o aumento da densidade de predadores invertebrados, sendo esta correlação positiva.

Tabela 4. Correlações de *Spearman*-R entre: comprimento corporal (mm), tamanho da ninhada (quantidade de ovos), carbono (mg.L⁻¹) e predadores invertebrados (ind.L⁻¹) nas duas zonas

	<i>B. tubicen</i>	<i>C. richardi</i>	<i>D. ambigua</i>	<i>D. gessneri</i>
	<i>Spearman</i> -R			
Litoral:				
comprimento x carbono	-	-	-	-
tam. ninhada x carbono		0,55 ***	-	0,52 **
tam. ninhada x comprimento	0,54 *	0,41 *	0,60 *	
tam. ninhada x pred. Inv.	-	-	-	-
pred. inv. x comprimento	-	-	-	-
Limnética:				
comprimento x carbono	-	-	0,37 **	-
tam. ninhada x carbono	-	0,62 ***	0,37 **	0,50 ***
tam. ninhada x comprimento	0,65 ***	-	0,42 **	0,63 ***
tam. ninhada x pred. inv.	-	0,38 ***	-	-
pred. inv. x comprimento	-	-	0,41 **	-
Significância para p <,05 *, para p <,01 **, para p <,00 ***				

Densidades de copépodos

A densidade total de copépodos, incluindo todos os estágios de desenvolvimento de *T. prasinus* e *T. decipiens*, foi significativamente maior na zona B, comparada à zona A ($p < 0,01$) (Fig. 3A). Altas densidades desses organismos foram devidas principalmente aos picos de densidade de formas juvenis, como náuplios e copepoditos (Fig. 3C). Maior densidade desses organismos foi registrada no fim da estação fria e início da estação quente, com maior declínio no início de janeiro de 2012, coincidindo com o aumento de larvas de *Chaoborus*.

Na zona A, densidades de *T. prasinus* (Fig. 3B) foram significativamente maiores na estação fria comparadas à estação quente, para as formas juvenis ($p > 0,01$) e adultos ($p > 0,01$). Por outro lado, as densidades do adulto *T. decipiens* (Fig. 3D) foram significativamente maiores na estação quente em relação à estação fria, na zona B ($p = 0,00$), sendo positiva a correlação com as concentrações de carbono ($r = 0,42$, $p = 0,00$).

Figura 3. Densidades de copépodos, nas zonas litoral e limnética, de maio de 2011 a abril de 2012.

Predadores invertebrados

A densidade total de predadores invertebrados de microcrustáceos do lago, que inclui os estágios larvais III e IV de *C. brasiliensis* e o ácaro aquático *Krendowskia* sp. (Fig. 4), foi significativamente maior na zona B (limnética), em relação à zona A (litoral; $p < 0,01$), como também pela estação quente ($p < 0,01$). Na estação quente, maiores picos de *C. brasiliensis* foram registrados em setembro/2011 e de fevereiro a abril/2012 (Fig. 4A), enquanto para *Krendowskia* sp., os maiores picos foram registrados de setembro a dezembro/2011, mesmo período em que ocorreu declínio na densidade de caoborídeos (Fig. 4B).

Figura 4. Densidades de larvas de *C. brasiliensis* (estádios III e IV) e de *Krendowskia* sp., nas zonas litoral e limnética, de maio de 2011 a abril de 2012.

6.4 DISCUSSÃO

Fatores abióticos e bióticos

Apesar dos baixos valores de oxigênio dissolvido (OD) no fundo, não foi evidenciada anoxia no nosso estudo, embora tenha sido registrada em período anterior de estudo (Arcifa *et al.*, 1990). Outro fator relacionado aos processos de decomposição é o pH. No lago, seus valores mais elevados nas camadas superficiais, devem-se ao aumento da produção primária do fitoplâncton, e sua diminuição no fundo, devido aos processos de decomposição. É comum no lago encontrar diferenças de pH entre as camadas superficiais (0 a 3 m de profundidade) e as mais profundas (abaixo de 3 m) (Arcifa *et al.*, 1990; Cleto-Filho & Arcifa, 2006; Minto, 2009).

Maiores valores de carbono algal (mgC.L^{-1}), na estação quente, indicam maior produção primária do fitoplâncton neste período. A produção primária do fitoplâncton, bem como sua distribuição na coluna d'água, depende da penetração de luz no lago ao longo do ano, devido às variações sazonais e mudanças climáticas. Mesmo nos períodos de circulação no lago (estação fria), quando oxigênio e nutrientes são redistribuídos, promovendo a produção em toda a coluna d'água, maior produção tende a ocorrer na estação quente devido, principalmente, às melhores condições climáticas, como reportado anteriormente (Arcifa *et al.*, 1998; Feresin *et al.*, 2010).

Apesar da tendência de aumento das concentrações de carbono algal na estação quente nesse estudo, as quedas que ocorreram durante esse período provavelmente estão relacionadas ao aumento de pluviosidade, turbulência da água e diminuição da incidência luminosa. Ao final da estação quente-chuvosa, há uma tendência para o aumento da biomassa fitoplanctônica no lago, como observado por Arcifa *et al.* (1998), Fileto (2001) e Bunioto (2003).

A menor temperatura na zona litorânea (A) (23° C) comparada à superfície da zona limnética (B) (26 °C) na estação quente, foi, provavelmente, devido ao sombreamento por macrófitas no local da coleta. É provável, porém, que as variações no litoral, em um ciclo diário, sejam mais acentuadas, devido à baixa profundidade. A proximidade das zonas A e B pode justificar a semelhança nos padrões físicos e químicos da água, por se tratar de um reservatório de pequeno porte.

Condições mais propícias, como a temperatura e a luminosidade, ao fitoplâncton na zona limnética podem explicar os maiores valores de carbono, na estação quente, em comparação com o litoral.

Predadores

Maior abundância de larvas de *C. brasiliensis*, na estação quente, no lago Monte Alegre, é um fato observado em outros estudos (Arcifa *et al.*, 1992, 1998; Fileto, 2001; Cleto-Filho & Arcifa, 2006). O aumento da temperatura, entre outubro e abril, parece favorecer o ciclo de vida desses organismos, que é de aproximadamente 40 dias (Cassano, 2000), sendo sua reprodução contínua no lago. Padrão de reprodução contínua de *Chaoborus* ocorre em outros corpos d'água tropicais (Lewis, 1975; Cressa & Lewis 1984; Hare and Carter 1986; Bezerra-Neto & Pinto-Coelho, 2002).

Os ácaros aquáticos do gênero *Krendowskia* são também comumente encontrados em densidades mais elevadas na estação quente (Fileto, 2001; Cassano *et al.*, 2002; Bunioto, 2003; presente estudo), embora alguns picos tenham sido registrados na estação fria (Bunioto, 2003). Não houve registros desses organismos em 1985-86 (Arcifa *et al.*, 1992) e 1988-89 (Arcifa *et al.*, 1998). A pressão predatória de ambos os predadores invertebrados sobre o plâncton no lago Monte Alegre é minimizada por suas flutuações sazonais e pelo comportamento de migração vertical das presas.

Densidade, reprodução e tamanho dos cladóceros

A maioria das espécies planctônicas pode também habitar o litoral, mas *D. birgei* evidenciou situação extrema ao preferir claramente o litoral. Porém, essa preferência é mais recente, após o aparecimento do ácaro aquático (Cassano *et al.*, 2002). Mas, a distribuição dos cladóceros não implica que não haja intercâmbio entre as duas zonas, sendo a permanência nas zonas por períodos mais longos do que 24 horas, não sendo a migração horizontal diária (MHD) estratégia para fuga de predadores pelágicos nesse lago (Arcifa *et al.*, 2013; MS Arcifa *et al.*, manuscrito). As variações de densidades dos microcrustáceos são evidências da sua mobilidade de uma zona para outra, diferenças em parâmetros, como tamanho do corpo e ninhada, indicam sua permanência por tempo maior de um dia em cada zona.

Ceriodaphnia richardi foi a espécie mais abundante dentre os cladóceros, nas duas zonas, litorânea e limnética. Altas densidades desta espécie no inverno, na zona limnética, coincidiram com o observado por outros autores (Bunioto, 2003; Minto 2009). O aumento nas densidades de *C. richardi* tem ocorrido gradualmente ao longo dos anos, fato que vem sendo observado desde seu aparecimento no lago (em fins dos anos 1990) até os estudos mais recentes (Fileto, 2001; Bunioto, 2003; Minto, 2009; Ferreira, 2013). Contudo, a abundância da espécie na zona litorânea ainda não havia sido analisada, sendo o presente estudo, de grande importância para compreensão da distribuição dessa e de outras espécies que habitam o lago Monte Alegre. Apesar da alta densidade encontrada nesse estudo, principalmente na zona litorânea, sua distribuição espacial parece não variar muito entre as zonas, fato já observado por Arcifa *et al.* (2013), o que poderia indicar que a espécie não realiza migração horizontal diária (MHD). Maior abundância de *C. richardi*, na estação fria, nas duas zonas, sugere que a espécie não é afetada pelas temperaturas mais baixas registradas nesse período, como observado em experimentos de laboratório (Minto, 2009). Tanto o séston do verão quanto o do inverno é suficiente para promover o crescimento e reprodução dos cladóceros (Fileto *et al.*, 2007b), apesar do séston de menor qualidade aumentar o tempo para atingir a maturação, espécies do gênero já provaram ser muito resistentes à fome e à toxicidade de cianobactérias (Ferrão-Filho *et al.*, 2000; Ferrão-Filho & Azevedo, 2003; Ferrão-Filho *et al.*, 2005). Além das condições climáticas e alimento, a predação seria outro fator que influencia as densidades de *C. richardi* na estação quente, como comprovado em experimento de laboratório (Ferreira, 2013). Como a espécie é utilizada como item alimentar por larvas de caoborídeos, ela seria mais afetada na zona onde esses predadores são mais abundantes.

A preferência de *B. tubicen* pelo litoral foi observada anteriormente (Arcifa *et al.*, 2013), mas antes do aparecimento do ácaro ela ocupava mais efetivamente a zona limnética

(Arcifa *et al.*, 1992). Esta espécie é muito susceptível à predação por caoborídeos, uma vez que é presa preferencial desse predador (Arcifa, 2000; Castilho-Noll & Arcifa, 2007a) e possivelmente de ácaros (Cassano *et al.*, 2002). Este fator explicaria sua baixa densidade na zona limnética, onde esses predadores são mais abundantes, como observado no presente estudo, os quais podem ter causado seu virtual desaparecimento no lago, por um certo período (Cassano *et al.*, 2002). Um estudo de curto prazo, envolvendo migração vertical (MVD) e horizontal diária (MHD), confirma a preferência de *B. tubicen* pelo litoral (MS Arcifa *et al.*, manuscrito) o que sugere que essa é estratégia da espécie para diminuir efeitos da predação. As espécies *C. richardi* e *B. tubicen* foram as responsáveis pela maior densidade total de cladóceros na zona litorânea em relação à zona limnética.

Embora tenham ocorrido alguns picos de *D. gessneri* no litoral, ela mostrou preferência pela zona limnética. A Maior abundância da espécie na estação fria, na zona limnética, também foram registradas em outros estudos (Arcifa *et al.*, 1992; Arcifa *et al.*, 1998; Fileto, 2001; Bunioto, 2003; Minto, 2009). Nesses estudos, alguns aumentos populacionais de curta duração foram registrados na estação quente. A espécie não realiza MHD (Arcifa *et al.*, 2013), mas assim como sua congênica, *D. ambigua*, outros comportamentos, como MVD e localização mais superficial na coluna d'água (Peticarrari *et al.*, 2003), seriam as principais adaptações para fugir da predação por invertebrados (MS Arcifa *et al.*, manuscrito).

A tendência de maior abundância de *D. ambigua* na zona limnética, foi observada anteriormente, em estudo comparativo entre as zonas de macrófitas e de transição (Arcifa *et al.*, 2013; MS Arcifa *et al.*, manuscrito). Na zona limnética, picos de abundância registrados na estação fria coincidem com os anteriormente reportados (Arcifa *et al.*, 1992; Fileto, 2001; Bunioto, 2003).

As espécies *C. cornuta*, *D. birgei* e *M. micrura*, pouco frequentes no presente estudo, já foram mais frequentes e abundantes no lago, como em 1985-86 (Arcifa *et al.*, 1992) e 1988-89 (Arcifa *et al.*, 1998). Um pico de *C. cornuta* em maio, também foi encontrado nos estudos acima citados, mas nesses trabalhos e no de Bunioto (2003), maior abundância foi encontrada no verão. As espécies *Moina minuta* e *Ceriodaphnia reticulata*, encontradas em 1985-86 e 1988-89, não foram mais registradas no lago em estudos posteriores. Os poucos registros de *C. cornuta*, no presente estudo, ocorreram principalmente na zona limnética, como já observado (MS Arcifa *et al.*, manuscrito). As espécies *D. birgei* e *M. micrura*, encontradas com maior frequência no litoral, já foram mais abundantes na zona pelágica, antes do aparecimento do ácaro (Arcifa *et al.*, 1992; Fileto, 2001).

A distribuição de *D. birgei* nas camadas mais superficiais do lago já foi observada na zona limnética (Percarrari *et al.*, 2003). Espécies do gênero *Diaphanosoma* parecem ser comumente encontradas em zonas mais rasas (Dawidowicz *et al.*, 2010) próximas ao banco de macrófitas (Choi *et al.*, 2014), estando facilmente adaptadas a regiões aquecidas (Lazareva, 2012).

A frequência dos cladóceros *C. richardi* e *D. gessneri*, bem como de copépodos e caoborídeos, durante todo o ano, reflete a reprodução contínua desses organismos, com influência de fatores bióticos e abióticos sobre sua abundância. Como ressalta Allan (1974), a diversidade no ambiente pode permanecer constante, e somente a abundância mudar, devido à intensidade da predação e da flutuação dos níveis de alimento. A sequência de picos ao longo do tempo pode ser entendida como uma substituição sucessional de populações causada por limitação de recursos e/ou competição inter-específica (Gliwicz & Pijanowska, 1989). No lago, densidades de *C. richardi* e *D. gessneri* negativamente correlacionados mostraram indícios de competição entre essas espécies na estação fria, sendo a primeira a superior, fato comprovado em laboratório (Ferreira, 2013).

Na zona limnética, a queda acentuada nas densidades de cladóceros na estação quente seria devido ao aumento nas densidades de predadores invertebrados, as larvas de caoborídeos e ácaros aquáticos, apesar da maior disponibilidade de alimento nesta época (Ferrão-Filho *et al.*, 2003a, 2005; este estudo). Segundo o modelo proposto por Arcifa *et al.* (1992), a predação neste período, seria o principal fator influenciando as populações de cladóceros.

B. tubicen e jovens de *D. gessneri* foram confirmadas como itens preferenciais das larvas de *C. brasiliensis* (Arcifa, 2000). Em outro estudo, confirmou-se que a ordem de preferência de itens alimentares consumidos pelas larvas de estágio III foi: copépodo adulto, *B. tubicen* e jovens de *D. gessneri*; e para larvas de estágio IV foi: *B. tubicen*, *Daphnia* jovem, e copépodo adulto (Castilho-Noll & Arcifa, 2007a). Estudos também confirmaram a relação entre o tamanho da boca do caoborídeo e o tamanho da presa (Arcifa, 2000; Castilho-Noll & Arcifa, 2007a). A predação de *C. richardi* por *C. brasiliensis*, comprovada através de experimentos em laboratório por Ferreira (2013), bem como em mesocosmos (Percarrari, 2005), pode ser a responsável pela queda da população na estação quente.

A formação de agregados de *D. gessneri* e a concentração de *B. tubicen* e *D. birgei* próximo à superfície, principalmente durante o dia, parecem ser estratégias para evitar a predação pelos invertebrados (Percarrari *et al.*, 2003), mas torna as espécies mais susceptíveis à predação por peixes. Porém, a pressão predatória do predador filtrador sobre o zooplâncton, o ciclídeo *Tilapia rendalli*, bem como de outros peixes no lago, é considerada

baixa (Arcifa & Meschiatti, 1993; 1996). Predação por copépodos, embora comumente reportada na literatura (Kerfoot, 1977; Gliwicz & Lampert, 1994; Hwang *et al.*, 2009), parece não ocorrer no lago Monte Alegre, pelo menos para o cladóceros *D. gessneri*, cuja dinâmica populacional estaria mais relacionada com predação de caoborídeos do que com copépodos em mesocosmos (Castilho-Noll & Arcifa, 2007b). Em laboratório, todos os estágios da espécie mais abundante de copépodo ciclopoide no lago, *Tropocyclops prasinus meridionalis*, desenvolveram-se em dieta de séston do lago ($< 20 \mu\text{m}$) e algas clorofíceas de laboratório (Minto, 2009).

Ácaros aquáticos podem exercer um impacto significativo sobre os microcrustáceos, particularmente cladóceros, através da predação, na zona limnética. *D. gessneri* parece estar entre as mais afetadas pelo ácaro aquático *Krendowskia* sp., por estar entre os principais itens da dieta, sendo a taxa de consumo 7 *Daphnia*/1 ácaro/dia em condições de laboratório (Cassano *et al.*, 2002). Este organismo ocupa as camadas mais profundas do lago durante o dia, subindo ao entardecer para a superfície, retornando ao fundo ao amanhecer (Perticarrari, 2000).

Na zona litorânea, predadores invertebrados pelágicos têm menor influência sobre a densidade dos cladóceros, uma vez que as larvas de caoborídeos e os ácaros aquáticos são mais abundantes na região pelágica, sendo o segundo, encontrado exclusivamente nessa última zona. A predação por peixes não é o fator mais importante influenciando as populações de cladóceros, uma vez que a espécie mais abundante, *Tilapia rendalli*, é filtradora, não visual, cuja dieta é principalmente constituída por fitoplâncton (Arcifa & Meschiatti, 1993, 1996). Porém, a ictiofauna concentra-se principalmente no litoral, próxima ou nos bancos de macrófitas (Arcifa & Meschiatti, 1993; Meschiatti & Arcifa, 2002), o que pode aumentar a influência sobre os cladóceros na zona litorânea. Essa também seria uma das hipóteses para explicar a queda nas densidades das espécies na zona litorânea, além da quantidade e qualidade do alimento, considerando ainda que cladóceros não realizam migração horizontal (DHM) no lago para escapar da predação (Arcifa *et al.*, 2013). Além da predação potencial por peixes, há predação por invertebrados, como hemípteros (Domingos, 2014).

A maior produção de ovos/fêmea ovada da maioria das espécies de cladóceros analisadas neste estudo, na zona limnética, confirma a maior disponibilidade de alimento nesta zona, em relação à zona litorânea. A limitação de energia (carbono) proveniente do alimento é um dos maiores reguladores das populações no lago, principalmente no inverno, sendo a reprodução mais afetada pela quantidade de energia disponível (Ferrão-Filho *et al.*, 2003a, 2005; Fileto *et al.*, 2004), do que pelo conteúdo mineral e bioquímico das algas (Fileto

et al., 2007a, b). Considerando que valores de clorofila-*a* nem sempre indicam o total de alimento disponível aos cladóceros, devido à presença de algas não comestíveis (Fileto *et al.*, 2004), a disponibilidade de alimento na zona litorânea seria apenas uma porcentagem do carbono algal registrado. No lago, as algas do nanoplâncton ($< 20 \mu\text{m}$) são comprovadamente mais adequadas para a alimentação dos cladóceros no lago, comparadas ao microplâncton ($> 20 \mu\text{m}$) (Fileto *et al.*, 2004). Outras características, como tamanho das algas, a presença de espinhos, colônias, cenóbio, parede celular rígida, filamentos e revestimentos gelatinosos; presentes principalmente no microplâncton, podem restringir seu consumo e, conseqüentemente, a reprodução dos cladóceros (Fileto *et al.*, 2004).

A maior produção de ovos de todas as espécies de cladóceros, na estação quente em relação à estação fria, na zona limnética, confirma que a temperatura pode exercer influência direta (afetando ciclo de vida) (Bunioto & Arcifa, 2007) ou indireta (afetando a disponibilidade de alimento) sobre a dinâmica populacional do zooplâncton. Maior número de ovos/fêmea ovada, na estação quente no lago, foi observado anteriormente (Arcifa *et al.*, 1992, 1998; Fileto, 2001).

Na zona litorânea, o aumento das concentrações de carbono no verão também pode ter favorecido a reprodução das espécies *C. richardi* e *D. gessneri*. No entanto, esta zona parece ser um ambiente um pouco mais estável, onde a variação dos fatores bióticos e abióticos causa poucas diferenças na reprodução das espécies.

Experimentos de laboratório mostraram que a temperatura não exerce grande efeito sobre o desenvolvimento de *C. richardi* (Minto, 2009). Suas altas densidades na estação fria, em qualquer uma das zonas (litorânea e limnética), mostram, também, que a espécie tem sua reprodução pouca afetada por esse fator abiótico. Experimentos comprovaram que tanto o séston do verão quanto do inverno é suficiente para promover o crescimento e reprodução, embora o séston de menor qualidade aumente o tempo para sua maturação (Fileto *et al.*, 2007b). Além de menor necessidade alimentar, *Ceriodaphnia* também é muito resistente à fome e à toxicidade de cianobactérias (Ferrão-Filho *et al.*, 2000; Ferrão-Filho & Azevedo, 2003; Ferrão-Filho *et al.*, 2005).

A reprodução de *D. gessneri* é considerada uma das mais influenciadas pelas condições do séston no inverno em relação a outras espécies do lago (Ferrão-Filho *et al.*, 2003b; Fileto *et al.*, 2007b), além de ser sensível à limitação mineral (Ferrão-Filho *et al.*, 2003 a, b) e à presença de cianobactérias (Fileto *et al.*, 2004).

B. tubicen foi a espécie com o maior número de ovos/fêmea ovada já registrado na zona limnética em relação a estudos anteriores. Seu desaparecimento das amostras, a partir de novembro/2011, pode estar relacionado ao aumento de caoborídeos e ácaros.

Apesar da produção elevada de ovos pelas fêmeas de cladóceros, na estação quente, a predação por invertebrados aumenta a mortalidade das presas, fazendo com que as densidades das mesmas não aumentem.

Maior tamanho do corpo dos cladóceros na zona limnética pode ter relação com as melhores condições alimentares, incrementando a reprodução, o que justificaria a correlação positiva entre tamanho do corpo e número de ovos/fêmea ovada para as espécies *B. tubicen*, *D. ambigua* e *D. gessneri* e entre número de ovos e carbono para *C. richardi*, *D. ambigua* e *D. gessneri*. Fileto (2001) constatou um aumento no tamanho do corpo de *D. gessneri* em 1998-99 em relação a estudos anteriores (Arcifa *et al.*, 1998), justificando o aumento da ninhada comparado ao período anterior (1988-89). No presente estudo, o tamanho dessa espécie e o número de ovos/fêmea foram ainda maiores que os registrados em 1985/86 e 1998/99 (Arcifa *et al.*, 1992; Fileto, 2001).

Menor tamanho do corpo no litoral pode ter relação com a quantidade e qualidade do alimento, ou mesmo com a pressão predatória por peixes, que selecionaria os maiores tamanhos, o que deverá ser testado futuramente. Santangelo (2011) observou que cladócero do gênero *Moina*, quando exposto à presença de cairomônios do predador (peixe), apresentou uma forte resposta relacionada a parâmetros reprodutivos, como diminuição do tamanho da primípara, tamanho da ninhada, e tamanho do corpo.

Copepoda

A abundância das formas jovens de copépodos (náuplios e copepoditos) durante todo o ano reflete o modo contínuo de reprodução. Esses organismos são mais abundantes que os cladóceros, e, uma vez que copépodos ciclopoides são organismos que apresentam uma dieta ampla, desde algas até protozoários e rotíferos (Hutchinson, 1961), podem ser menos afetados pelas variações no fitoplâncton do que os cladóceros.

Temperatura pode ser um fator negativo sobre a reprodução, refletindo nas baixas densidades de copépodos na estação fria. Segundo Melão (1999), temperatura é fator determinante do número de gerações produzidas em um determinado tempo. Náuplios seriam os mais afetados pela disponibilidade de alimento, pois são essencialmente herbívoros, o que justificaria suas baixas densidades na estação fria. Em segundo lugar, seriam os copepoditos os mais afetados, devido à energia estocada nessa fase para a produção da primeira ninhada

(Melão, 1999). Segundo a autora, os copépodos adultos seriam menos afetados pelas condições alimentares.

Copépodos são menos influenciados pela predação por caoborídeos no lago (Castilho-Noll & Arcifa, 2007a), fato comprovado em experimentos com mesocosmos (Castilho-Noll & Arcifa, 2007b). Segundo as autoras, alta fecundidade, curto tempo de desenvolvimento do ovo e menor pressão sobre fêmeas ovígeras, podem compensar a perda de organismos pela predação. Migração vertical reversa realizada por esses organismos para fugir da predação foi observada por Peticarrari *et al.* (2004) e em experimentos por Minto *et al.* (2010). Na estação quente, os copépodos não realizam migração reversa devido à escassez de oxigênio no fundo (Peticarrari *et al.*, 2004), o que explicaria o declínio das densidades em alguns períodos da estação quente. Copépodos não são predados pelo ácaro *Krendowskia* sp. (Cassano *et al.*, 2002), conferindo-lhes outras vantagens em relação aos cladóceros.

Distribuição dos microcrustáceos na zona litoral e limnética

No presente estudo, a distribuição das espécies planctônicas mais abundantes ocorreu em ambas as zonas, litoral e limnética. Espécies planctônicas, como *C. richardi*, *D. birgei*, *Moina micrura* e *Bosmina tubicen*, além da zona limnética, também ocupam o litoral, compartilhando o ambiente com espécies exclusivamente litorâneas como *Chydorus* sp., *Simocephalus* sp. e *Macrothrix* sp. Segundo Nandini & Sarma (2000) coexistência entre cladóceros planctônicos e outros estritamente litorâneos é comum em corpos d'água rasos, onde há pouca separação espacial.

Algumas espécies de microcrustáceos mostraram preferência pela zona litorânea (*B. tubicen*, *D. birgei*), enquanto outras foram mais abundantes na zona limnética (*D. gessneri*) ou indiferentes (*C. richardi*, *D. ambigua*). No caso particular do cladóceros *B. tubicen*, presa favorita das larvas de díptero caoborídeo (Arcifa, 2000), seu desaparecimento virtual da zona limnética foi atribuída à predação por caoborídeos e ácaros aquáticos (Cassano *et al.*, 2002), uma vez que microcrustáceos planctônicos podem apresentar vantagens adaptativas ao ocupar a zona litorânea, embora este abrigue outros predadores (Meschiatti & Arcifa, 2002; Domingos, 2014).

Em síntese, considerando os principais fatores que influenciam as populações de cladóceros, como concentração de alimento, competição e pressão predatória (Lazareva, 2012), a ocupação do litoral por espécies planctônicas poderia estar mais relacionada às possibilidades oferecidas por esse habitat sobre estes fatores. A procura da zona litorânea, onde a permanência pode ser por tempo mais longo do que um dia, seria um comportamento

adaptativo para diminuir a predação por invertebrados limnéticos. Embora o litoral tenha outros predadores, a mortalidade deve ser maior na zona limnética.

Apesar da quantidade de alimento não ser um fator limitante na zona litorânea, a zona limnética oferece, teoricamente, maior concentração de carbono fitoplanctônico, principalmente no verão, onde foram encontradas maiores ninhadas para a maioria das espécies.

6.5 Referências Bibliográficas

ADAMCZUK, M & MIECZAN, T. Spatial distribution of brood-bearing females of limnetic species of Cladocera. **Comptes Rendus Biologies**, 336, 9: 457-465, 2013

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

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

ARCIFA, M. S. Feeding habits of Chaoboridae larvae in a tropical Brazilian reservoir. **Revista Brasileira de Biologia**, 60: 591-597, 2000.

ARCIFA, M. S.; MESCHIATTI, A. J. & GOMES, E. A. T. Thermal regime and stability of a tropical shallow reservoir: Lake Monte Alegre, Brazil. **Revue d'Hydrobiologie Tropicale**, 23: 271-281, 1990.

ARCIFA, M. S.; BUNIOTO, T. C.; PERTICARRARI, A. & MINTO, W. J. Diel horizontal distribution of microcrustaceans and predators along a year in a shallow Neotropical lake. **Brazilian Journal of Biology**, 73: 103-114, 2013.

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

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

BEZERRA-NETO, J. F.; PINTO-COELHO, R. M. A influência da larva de *Chaoborus brasiliensis* (Theobald, 1901) (Diptera, Chaoboridae) na distribuição vertical da comunidade zooplânctônica da lagoa do Nado, Belo Horizonte, Estado de Minas Gerais. **Acta Scientiarum-Biological Sciences**, 24, 2: 337-344, 2002.

BOOKER, J. & CHERUVELIL, K. S. Are zooplankton food resources poor in the vegetated littoral zone of shallow lakes? **Freshwater Biology**, 56: 2459–2472, 2011.

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

BURKS, R. L.; LODGE, D. M.; JEPPESEN, E. & LAURIDSEN, T. L. Diel horizontal migration: costs and benefits of inhabiting the littoral. **Freshwater Biology**, 47, 343-365, 2002.

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

CASSANO, C. R., CASTILHO-NOLL, M. S. M. & ARCIFA, M. S. Water mite predation on zooplankton of a tropical lake. **Brazilian Journal of Bioliology**, 62 (4A): 565-571, 2002.

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

CASTILHO-NOLL, M. S. M. & ARCIFA, M. S. Mesocosm experiment on the impact of invertebrate predation on zooplankton of a tropical lake. **Aquatic Ecology**, 41 (4): 587-598, 2007b.

CHOI, J. Y., JEONG, K. S.; LA, G. H.; & JOO, G. J. 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**, 73, 2014.

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

CRESSA C, LEWIS WM JR. Growth and development patterns in a tropical *Chaoborus* species and their ecological significance. **Archiv Fur Hydrobiologie**, 100: 21-28, 1984.

DAVIES, J. Evidence for a diurnal horizontal migration in *Daphnia hyalina lacustris* Sars. **Hydrobiologia**, 120: 103-105, 1985.

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

DOMINGOS, A. R. Distribuição especial de insetos aquáticos (Hemiptera: Notonectidae e Gerridae) e a influência sobre a comunidade zooplânctonica do Lago Monte Alegre. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, dissertação de mestrado, 2014

ESPÍNDOLA, E. L. G.; MATSUMURA-TUNDISI, T.; RIETZLER, A. C. & TUNDISI, J. G. Spatial heterogeneity of Tucuruí Reservoir (State of Pará, Amazonia, Brazil) and distribution of zooplankton species. **Revista Brasileira de Biologia**, 60: 179-194, 2000.

FERESIN, E. G., ARCIFA, M. S., SILVA, L. H. S. D., & ESGUÍCERO, A. L. H. Primary productivity of the phytoplankton in a tropical Brazilian shallow lake: experiments in the lake and in mesocosms. **Acta Limnologica Brasiliensia**, 22(4): 384-396, 2010.

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**, 563: 155-165, 2006.

FERRÃO-FILHO, A. S. & AZEVEDO, S. M. F. O. Effects of unicellular and colonial forms of toxic *Microcystis aeruginosa* from laboratory cultures and natural populations on tropical cladocerans. **Aquatic Ecology**, 37: 23–35, 2003.

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

FERRÃO-FILHO, A. S., AZEVEDO, S. M. F. O. & DEMOTT, W. R. Effects of toxic and non-toxic cyanobacteria on the life history of tropical and temperate cladocerans. **Freshwater Biology**, 43: 1–19, 2000.

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

FERRÃO-FILHO, A. S.; FILETO, C.; LOPES, N. P. & ARCIFA M. S. Effects of essential fatty acids and N and P-limited algae on the growth rate of tropical cladocerans. **Freshwater Biology**, 48 (5): 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, 85p., 2013

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, 100 p, 2001.

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

FILETO, C.; ARCIFA, M. S. & SILVA, L. H. S. Testing mineral food quality for tropical cladocerans from a shallow Brazilian lake. **Acta Limnologica. Brasiliensia**, 19: 257-271, 2007a.

FILETO C.; ARCIFA, M. S.; MARCHETTI, J. M.; TURATI, I. C. & LOPES, N. P. Influence of biochemical, mineral and morphological features of natural food on tropical cladocerans. **Aquatic Ecology**, 41: 557-568, 2007b.

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

GAZULHA, V.; MONTU, M.; MARQUES, D. M. & BONECKER, C. C. Effects of natural banks of free-floating plants on zooplankton community in a shallow subtropical lake in

Southern Brazil. **Brazilian archive of biology and technology**, [online].54, 4, 745-754, 2011.

GHIDINI, A. R; SERAFIM-JÚNIOR, M.; PERBICHE-NEVES, G. & BRITO, L. Distribution of planktonic cladocerans (Crustacea: Branchiopoda) of a shallow eutrophic reservoir (Paraná State, Brazil), **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, 4(3): 294-305, 2009.

GLIWICZ, Z. M. & LAMPERT, W. Clutch-size variability in *Daphnia*: body size related effects of egg predation by cyclopoid copepods – **Limnology and Oceanography**, 39: 479-485, 1994.

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

HARE L, CARTER JHC. The benthos of a natural West African lake, with emphasis on the diel migrations and lunar and seasonal periodicities of the *Chaoborus* populations (Diptera, Chaoboridae). **Freshwater Biology**, 16:759-780, 1986.

HAVENS K. E. Summer zooplankton dynamics in the limnetic and littoral zones of a humic acid lake. **Hydrobiologia**, 215: 21-29, 1991.

HUTCHINSON, G. E. The paradox of the plankton. **American Naturalist**, 95: 137-146, 1961.

HWANG, J. S., KUMAR, R. & KUO, C. S. Impact of predation by copepod, *Mesocyclops pehpeiensis* on life table demography and population dynamics of four cladoceran species: a comparative laboratory study. **Zoological Studies**, 48 (6): 738-752, 2009.

IGLESIAS, C., GOYENOLA, G., MAZZEO, N., MEERHOFF, M., RODO, E., & JEPPESEN, E. Horizontal dynamics of zooplankton in subtropical Lake Blanca (Uruguay) hosting multiple zooplankton predators and aquatic plant refuges. **Hydrobiologia**, 584(1), 179-189, 2007

JEFFREY, S. W. & HUMPHREY, G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c, and c₂ in algae, phytoplankton and higher plants. **Biochemistry and Physiology. Pflanz.** B. P. P. 167: 191-194, 1975.

JEPPESEN, E.; JENSEN, J.P; SØNDERGAARD, M.; LAURIDSEN, T.; PEDERSEN, L.J. & JENSEN, L. Top-Down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. **Hydrobiologia**, 342/343:151-164, 1997.

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

LAURIDSEN, TL. & BUENK, I. Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. **Archiv für Hydrobiologie**, 137: 167-176, 1996.

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**, 5: 257-265, 2012.

LEMLY, A. D.; DIMMICK, J. F. Structure and dynamics of zooplankton communities in the littoral zone of some North Carolina lakes. **Hydrobiologia**, 88, 3: 299-307, 1982.

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

LEWIS W. M JR. Distribution and feeding habits of a tropical *Chaoborus* population. **Verh Internat Verein Limnol**, 19:3106-3119, 1975.

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

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

MESCHIATTI, A. J.; ARCIFA, M. S. Early life stages of fish and the relationships with zooplankton in a tropical Brazilian reservoir: Lake Monte Alegre. **Brazilian Journal of Biology**, v. 62, n. 1, 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: 67p, 2009.

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

NANDINI, S. & S. S. S. SARMA. Lifetable demography of four cladoceran species in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) density. **Hydrobiologia**, 435: 117-126, 2000.

PATERSON, M. The distribution of microcrustacea in the littoral zone of a fresh-Water Lake. **Hydrobiologia**, 263:173- 183, 1993.

PENNAK R. W. Structure of zooplankton populations in the littoral macrophyte zone of some Colorado Lakes. **Transaction of American Microscopical Society**, 85 (3): 329-349, 1966.

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

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

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

PETERSON M. The distribution of microcrustacea in litoral zone of a frashwater lake. **Hydrobiologia**, 263: 173-183, 1993

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

ROCHA, O.; SENDACZ, S. & MATSUMURATUNDISI, T. Composition, Biomass and productivity of zooplankton in natural lakes and reservoirs of Brazil. In TUNDISI, JG., BICUDO, C. E. M. and MATSUMURA-TUNDISI, T., eds. Limnology in Brazil. Rio de Janeiro: ABC/SBL: 151-166, 1995.

ROMARE, P., BERG, S., LAURIDSEN, T., & JEPPESEN, E. Spatial and temporal distribution of fish and zooplankton in a shallow lake. **Freshwater Biology**, 48(8), 1353-1362, 2003.

SANTANGELO, J. M., ESTEVES, F. D. A., TOLLRIAN, R., & BOZELLI, R. L. A small-bodied cladoceran (*Moina micrura*) reacts more strongly to vertebrate than invertebrate predators: a transgenerational life-table approach. **Journal of plankton research**, 2011.

SMILEY, E. A. & A. J. TESSIER. Environmental gradients and the horizontal distribution of microcrustaceans in lakes. **Freshwater Biology**, 39(3): 397-409, 1998.

SOLLBERGER, P. J; PAULSON, L. J. Littoral and limnetic zooplankton communities in Lake Mead, Nevada-Arizona, USA, *Hydrobiologia*, 237(3): 175-184, 1991.

TIMMS, R. M & MOSS, B. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem, **Limnology and Oceanography**. 29(3): 472-486, 1984.

7. Capítulo II

Distribuição horizontal de microcrustáceos planctônicos e a influência da qualidade do séston de três zonas sobre os parâmetros de tabela de vida de cladóceros planctônicos

Resumo

A distribuição do zooplâncton no lago, decorrente de estratégias adaptativas, pode resultar na sua localização em áreas com quantidade e qualidade variáveis do alimento (séston). As características do alimento influenciam sobre o crescimento e reprodução de organismos zooplanctônicos, afetando seu desenvolvimento em áreas menos propícias. Esse trabalho avaliou a distribuição horizontal dos microcrustáceos no lago Monte Alegre em três zonas do lago: banco de macrófitas, borda do banco de macrófitas e na zona limnética, e seus efeitos sobre sua reprodução e tamanho de cladóceros, para analisar se a permanência em zona considerada menos propícia ao plâncton tem efeito sobre seu desenvolvimento. Amostras, do zooplâncton, coletadas durante 18 dias, em intervalos de 3 dias, obtidas nas três zonas do lago, foram analisadas com o objetivo de determinar as espécies que ocupam essas zonas, sua flutuação nesse período e a reprodução de cladóceros. Fatores físicos e químicos foram avaliados na mesma época da coleta de zooplâncton, para determinar as condições em que os organismos se encontram em cada zona. Também foram realizados experimentos para observar a influência do séston de cada zona sobre os parâmetros de tabela de vida de duas espécies de cladóceros planctônicos encontrados no lago, como também os fatores físicos e químicos destas zonas durante o período do experimento. A ocupação do banco de macrófitas e da borda do banco de macrófitas por cladóceros planctônicos foi relativamente grande. Algumas espécies como *Diaphanosoma birgei* e *Daphnia ambigua* mostraram preferências em relação às zonas, preferindo respectivamente a zona litorânea e a zona limnética; enquanto outras como *Ceriodaphnia richardi* e *Daphnia gessneri* não apresentaram preferências significativas. A quantidade e qualidade do alimento não influenciaram de maneira negativa o desenvolvimento de *C. richardi* e *D. birgei*, podendo não ser o principal fator responsável por sua distribuição no lago. Apenas *D. birgei* apresentou diferenças significativas entre as zonas, quanto ao total de neonatos por fêmea, fecundidade média e máximo de neonatos por prole, indicando melhores condições da espécie no meio dos bancos de macrófitas.

Abstract

The distribution of zooplankton in the lake, due to adaptive strategies may result in their location in areas with variable quantity and quality of the food (seston). The food characteristics can influence growth and reproduction of zooplankton, affecting its development in less favorable areas. This study evaluated the horizontal distribution of microcrustaceans in the Lake Monte Alegre in three zones: within macrophyte stands, the edge of macrophyte stands and in the limnetic zone, and the effects on cladoceran reproduction and size, to evaluate whether the area affects their development. Zooplankton samples collected during 18 days, at intervals of three days, in the three areas of the lake, were analyzed in order to determine the species that are located in these areas, their fluctuations during this period and the reproduction of cladocerans. Physical and chemical factors were evaluated at the same time, to determine the conditions the organisms were subjected in each zone. Experiments were also performed to evaluate the influence of the seston of each zone on the life table parameters of two species of planktonic cladocerans from the lake, as well as the physical and chemical factors of these areas during the experimental period. The occupation of macrophyte stands and their edge by planktonic cladocerans is relatively large. Some species, such as *Diaphanosoma birgei* and *Daphnia ambigua* showed preference regarding zones, preferring, respectively, the littoral zone and the limnetic one, whereas *Ceriodaphnia richardi* and *Daphnia gessneri* showed no significant preferences. The food quantity and quality did not influence negatively the development of *C. richardi* and *D. birgei* and might be not the main factor responsible for their distribution in the lake. *D. birgei* showed significant differences between zones, such as the total neonates produced per female, average fertility, and maximum offsprings per clutch, indicating better conditions for the species in the macrophyte stands.

7.1 Introdução:

O zooplâncton possui um papel importante na dinâmica de um ecossistema aquático, especialmente pela ciclagem de nutrientes e no fluxo de energia. As limitações bioquímicas e morfológicas das algas afetam sua qualidade como fonte de alimento para níveis tróficos superiores, sendo variável sua qualidade para o zooplâncton herbívoro (Sterner *et al.*, 1993; Macedo & Pinto-Coelho, 2000; Boersma *et al.*, 2001; Hessen *et al.*, 2005).

A distribuição do alimento, em termos de qualidade e quantidade, é de suma importância para o zooplâncton no lago, uma vez que outras interações bióticas (predação e competição) podem levar a seu deslocamento horizontal. Nesses deslocamentos, alguns organismos deixam a área mais propícia ao seu desenvolvimento e passam a ocupar, por períodos variáveis, regiões mais rasas do lago, onde a quantidade e qualidade do alimento podem ser inferiores àsquelas na zona limnética (Smiley & Tessier, 1998) e onde a temperatura pode manter-se mais elevada em um ciclo diário.

A utilização dos bancos de macrófitas como refúgio para o zooplâncton depende de vários fatores, como a estruturação, tamanho, formato e densidade da vegetação, além da presença de predadores, vertebrados e invertebrados (Jeppesen *et al.*, 1998). Segundo Lauridsen *et al.* (1996), cladóceros pelágicos e que realizam migração horizontal são dominantes em bancos menores de macrófitas, sendo o tamanho do banco capaz de influenciar a composição da comunidade de cladóceros.

A migração horizontal diária (MHD), comportamento descrito para lagos rasos temperados como meio de evitar predadores (Burks *et al.*, 2002) parece não ser tão importante nos subtrópicos (Meerhoff, 2006), podendo haver outras estratégias de fuga. Macrófitas flutuantes e submersas podem oferecer mais perigo do que potencial refúgio para dafnídeos nos subtrópicos, devido à presença de peixes e predadores invertebrados (Meerhoff *et al.*, 2006). Estudo realizado *in situ* mostrou que a abundância de microcrustáceos foi menor na presença de macrófitas flutuantes em relação às macrófitas submersas (Meerhoff *et al.*, 2003).

A capacidade de utilizar alimento não algal (*e.g.* bactérias, protozoários e detritos) pode contribuir com a maneira com que diferentes espécies se distribuem em um habitat com vegetação (Smiley & Tessier 1998). Bactérias planctônicas e detritos também podem servir como fonte de alimento para o zooplâncton (Hessen *et al.*, 1990; Hart *et al.*, 2000).

Várias pesquisas sobre efeito da quantidade e qualidade do alimento para o zooplâncton já foram realizadas com espécies do lago Monte Alegre (Bunioto & Arcifa, 2007; Ferrão-Filho *et al.*, 2003 a, b, 2005, 2006; Fileto *et al.*, 2004, 2007 a, b). Porém, estes estudos focaram somente a zona limnética do lago.

O principal fator que influencia o crescimento e a reprodução dos cladóceros no lago Monte Alegre é o alimento (Fileto *et al.*, 2004), principalmente na estação fria (Ferrão-Filho *et al.* 2003, 2005), sendo que tais resultados apoiam a hipótese de Arcifa *et al.* (1992) de que na estação fria o alimento é o fator biótico mais importante.

De acordo com Gopal & Goel (1993), o banco de macrófitas, quando abundantes, tende a apresentar efeitos negativos sobre a abundância do fitoplâncton. Estes efeitos negativos ocorrem através de alelopatia (a capacidade de as plantas, superiores ou inferiores, produzirem substâncias químicas que, liberadas no hábitat de outras, influenciam de forma favorável ou desfavorável o seu desenvolvimento), com conseqüências para a cadeia alimentar planctônica (Scheffer *et al.*, 1993; van Donk & van de Bund, 2001). Outros estudos revelam que a alelopatia exercida pelas macrófitas pode afetar cianobactérias (Nakia *et al.*, 1999), o fitoplâncton (Mulderij *et al.*, 2005), macroinvertebrados e o zooplâncton (Gopal & Goel, 1993). Gazulha *et al.* (2011), em um lago tropical, encontraram uma densidade alta de microcrustáceos em macrófitas flutuantes, contradizendo o efeito da alelopatia sobre a distribuição dos microcrustáceos.

Em lagos rasos, o zooplâncton pelágico pode enfrentar predadores tanto na zona pelágica, como peixes planctófagos e predadores invertebrados, quanto na zona litorânea (borda e banco de macrófitas), por macroinvertebrados (González Sagrario *et al.*, 2009) e larvas de peixes, que também podem ser responsáveis pelo declínio de zooplâncton em estações mais quentes (Lucke *et al.*, 1990; Jeppesen *et al.*, 1997). Portanto, o custo de permanecer no litoral por um dia ou por um determinado tempo precisa ser contrabalanceado pelo custo de enfrentar e se esconder de tais predadores na zona litorânea (González Sagrario *et al.*, 2009). A escolha de habitat pelo zooplâncton pelágico parece ser um “*trade-off*” entre o risco de predação e a otimização das condições alimentares (Jeppesen *et al.*, 1997).

Sterner *et al.* (1993) relatam que, para cladóceros, uma alimentação limitada influencia de maneira negativa o crescimento individual e parâmetros da tabela de vida. Dentre tantos aspectos que exercem influência nutricional sobre cladóceros tropicais, o efeito pode ser maior sobre a reprodução do que sobre o crescimento individual (Fileto *et al.*, 2007b). Ferrão-Filho *et al.* (2003a) mostraram que os cladóceros do lago Monte Alegre são limitados pelo séston que utilizam como alimento. Porém, nenhum estudo foi realizado sobre a diferença de qualidade e quantidade do séston de três zonas do lago: no meio do banco de macrófitas, na borda e na zona limnética.

Dessa maneira a hipótese proposta é de que a qualidade do alimento da zona litorânea (banco de macrófitas e borda do banco de macrófitas) é inferior à da zona limnética, devido à influencia das macrófitas e fatores abióticos, influenciando os parâmetros da tabela de vida de microcrustáceos e sua distribuição nas três zonas do lago. Para testar as hipóteses, foram feitos experimentos de tabela de vida com cladóceros, no laboratório e a distribuição horizontal de microcrustáceos. A distribuição horizontal de microcrustáceos nas três zonas, em curto período de tempo, teve por objetivo avaliar a capacidade de ocupação dos habitats e a permanência das espécies neles.

7.2 Metodologia

Estudo de curta duração

As coletas de zooplâncton foram realizadas durante 18 dias, no período de 15 de agosto a 2 de setembro de 2013, em intervalos de 3 dias. Foram coletadas, no total, 63 amostras, buscando abranger um período considerado como próximo a um ciclo de vida médio dos cladóceros. As coletas foram realizadas no meio do banco de macrófitas (A), na borda do banco de macrófitas (B, zona de transição) e na zona limnética (C, 4 m de profundidade). Três transectos, separados por 10 m de distância (Fig. 1), resultaram em três réplicas coletadas com uma bomba de sucção (Jabsco ITT, mod. 34600-000) que libera 30 L/min, totalizando 150 L cada réplica. A água foi filtrada em rede de zooplâncton com malha de 58 μ m e fixada com formol 4%, após adição de açúcar. As coletas foram feitas cuidadosamente para não haver contaminação de uma zona para outra, tendo sido usadas três mangueiras, uma para cada zona, sendo a rede lavada cuidadosamente antes de cada amostragem.

As contagens foram feitas em várias subamostras de 1 ml ao estereomicroscópio, utilizando-se uma placa de Petri quadriculada. Pelo menos 60 indivíduos foram contados por subamostra, mantendo-se o coeficiente de variação entre as subamostras abaixo de 0,20, de acordo com McCauley (1984); larvas de *Chaoborus* e ácaros foram contados na amostra total. Os fatores ambientais analisados foram: temperatura e oxigênio dissolvido (Yellow Springs Inc, mod. 95), pH (YSI 60) e clorofila-*a*. Para a análise de clorofila foi filtrado, em filtro de fibra de vidro Millipore AP20, de 8 μ m de poro estimado, um volume de água medido, sendo o pigmento extraído em acetona 90% e a leitura feita em espectrofotômetro, segundo método de Jeffrey & Humphrey (1975). Para a avaliação da reprodução dos microcrustáceos, foram contados os ovos carregados pelos adultos, em um mínimo de 10 indivíduos por espécie e por

coleta, os quais também foram medidos. A partir da concentração de clorofila foi calculado o carbono algal, assumindo-se que a clorofila representa 1,25% do peso seco das algas, dentro dos limites representados por Reynolds (1984), e o carbono equivale a 50% do peso seco das algas.

Figura 1. Transectos para a coleta de curta duração no lago Monte Alegre, representando banco de macrófitas, borda do banco de macrófitas e zona limnética.

Cultivo da alga e cladóceros

As coortes de cladóceros foram originadas de uma única fêmea ovígera, coletada no lago e mantida por várias gerações no laboratório para que todas as réplicas fossem clones. Os animais eram cultivados em garrafas de 600 ml com água do lago filtrada em filtro de fibra de vidro (tamanho do poro de 8 μm), acrescida da clorofícea *Scenedesmus spinosus* (1 mg CL^{-1}). As garrafas eram colocadas na roda de plâncton, que gira por 1 min a cada 5 min, em laboratório com temperatura entre 23–24°C e fotoperíodo de 12:12 h, em luz fraca.

A alga utilizada como alimento foi cultivada em meio de cultura MBL (Stemberger 1981), em câmara incubadora (FANEM, modelo 347 CDG), a 23°C e fotoperíodo de 12:12 h.

Experimentos de tabela de vida testando a influência da qualidade do alimento, de três zonas diferentes do lago, sobre os cladóceros

Os experimentos realizados foram:

1º Experimento: cladóceros *Ceriodaphnia richardi*: 12 de fevereiro a 8 de março de 2014

2º Experimento: cladóceros *Diaphanosoma birgei*: 5 de julho a 24 de julho de 2014

Estas espécies foram escolhidas para a realização dos experimentos pelo fato de *C. richardi* ser a espécie mais abundante em todas as zonas, principalmente na zona limnética e *D. birgei* por ser considerada uma espécie pelágica mas que vem sendo registrada exclusivamente no banco de macrófitas e na borda do banco de macrófitas.

Para a avaliação dos efeitos da qualidade do alimento, nas diferentes zonas do lago, sobre os parâmetros da tabela de vida dos cladóceros, foram utilizados dez neonatos (réplicas) de cada espécie por tratamento, colocados individualmente em recipientes de vidro de 23 ml, os quais eram fixados à roda de plâncton. Os tratamentos foram (10 réplicas): a) séston do meio do banco de macrófitas, b) séston da borda da macrófita, c) séston da zona limnética e, somente no experimento 2, d) controle com água filtrada + *Scenedesmus spinosus*. Os recipientes permaneciam girando na roda por 1 min a cada 5 min, em laboratório a 23-24°C, com fotoperíodo de 12:12 h, em luz fraca. A água dos tratamentos era coletada com garrafa de Rutner (1 L) e trocada diariamente, para manter a concentração de alimento.

O tratamento-controle recebeu 1 mg CL⁻¹ da alga *S. spinosus*, calculando-se essa concentração em contagem de células algais realizada em câmara de Neubauer. Os parâmetros da tabela de vida avaliados durante os experimentos foram: idade da primípara, idade da eclosão, tamanho da primípara, tamanho final, média de proles, total de neonatos por fêmea, fecundidade média, máximo de neonatos por prole, tempo de geração (G), taxa de crescimento (r) e taxa líquida de reprodução (R₀) (Tab. 1.)

Tabela 1. Descrição dos parâmetros da tabela de vida.

Fecundidade	Nº médio de descendentes produzidos por fêmea
Taxa líquida de reprodução (R ₀)	Número médio de neonatos produzidos por fêmea ao longo de toda sua vida
Tempo de geração (G)	Média das idades dos progenitores de todos os descendentes produzidos por uma coorte
Taxa intrínseca de crescimento (r)	Obtida em termos de R ₀ e G – Adaptação da Equação de Euler

Durante os experimentos, os fatores ambientais analisados foram: temperatura e oxigênio dissolvido (Yellow Springs Inc, mod. 95), condutividade elétrica (YSI 30), pH (YSI 60), clorofila-*a*, material em suspensão total, orgânico e inorgânico (Teixeira & Kutner, 1962) e turbidez (Turbidimeter, HACH, mod. 2100p). A clorofila-*a* foi analisada pelo método de Jeffrey & Humphrey (1975).

Análises estatísticas

Para as análises estatísticas foram utilizadas ANOVA, com *post-hoc* Tukey test e Kruskal-Wallis, de acordo com os pressupostos alcançados pelos dados. As análises foram realizadas através do software STATISTICA 8.0 – StatSoft. O nível de significância adotado foi $p < 0,05$.

7.3 Resultados

Fatores físicos, químicos e biológicos

Estudo de curta duração

Devido à pequena variação dos fatores físicos e químicos durante o período da coleta, são apresentados apenas os valores máximos e mínimos encontrados em cada zona durante este período (Tab. 2). Apesar do valor muito baixo da concentração de oxigênio dissolvido (OD) registrado na zona limnética, em nenhuma data houve anoxia no fundo; no banco de macrófitas e na zona de transição os valores de oxigênio dissolvido permaneceram altos durante o período. Os valores de temperatura indicam que, durante o período de coleta, o lago não apresentava estratificação térmica nítida. Houve diferença significativa para concentrações de OD entre as zonas A e B e as do primeiro metro da zona C, sendo a zona A diferente de C ($p = 0,007$)

Experimentos

A variação dos fatores físicos e químicos durante o período dos dois experimentos encontra-se na tabela 2. A coluna d'água da zona limnética estava estratificada somente durante o experimento com *C. richardi*, de 12 de fevereiro a 8 de março de 2014, e circulando no experimento com *D. birgei*, de 5 de julho a 24 de julho de 2014. Baixos valores de concentração de OD foram registrados no lago, durante o primeiro experimento, chegando a 2

mg L⁻¹ no fundo. Em comparação com o primeiro experimento, maiores concentrações de OD foram registradas no lago em relação ao segundo experimento. O pH não apresentou grande variação durante o período dos dois experimentos.

Tabela 2. Fatores físicos e químicos no lago durante a coleta de curta duração (agosto - setembro de 2013) e dos experimentos de tabela de vida, utilizando *Ceriodaphnia richardi* e *Diaphanosoma birgei*.

Fatores físicos e químicos	Coleta curta duração		<i>C. richardi</i> Exp. 1		<i>D. birgei</i> Exp. 2	
	Máx.	Min.	Máx.	Min.	Máx.	Min.
Banco de macrófitas (A)						
Temperatura (°C)						
Coluna d'água (0,5 m)	23,6	20,6	28,9	27,0	20,7	20,1
Oxigênio dissolvido (mg L⁻¹)						
Coluna d'água (0,5 m)	11,4	9,8	10,4	4,7	10,5	9,4
pH						
Coluna d'água (0,5m)	7,2	6,0	7,1	5,0	6,5	6,2
Borda da macrófita (B)						
Temperatura (°C)						
Coluna d'água (0,5m)	23,5	20,4	28,8	27,1	20,8	20,1
Oxigênio dissolvido (mg L⁻¹)						
Coluna d'água (0,5m)	12,2	10,7	10,3	5,3	10,8	9,3
pH						
Water column (0.5m)	7,1	6,1	7,1	5,3	6,9	6,5
Limnética (C)						
Temperatura (°C)						
Profundidade (1 m)	23,3	20,2	28,6	27,1	20,7	20,1
Fundo (5 m)	19,7	19	27,4	26,9	20,4	19,7
Oxigênio dissolvido (mg L⁻¹)						
Profundidade (1 m)	14,6	12	12,6	5,8	11,4	9,33
Fundo (5 m)	6,9	0,8	8,7	2,1	8,8	8,0
pH						
Profundidade (1 m)	6,5	5,1	7,1	5,6	7,0	6,4
Fundo (5 m)	6,7	5,4	6,4	5,0	5,6	3,5

Composição, tamanho, fecundidade e distribuição espacial do zooplâncton

As densidades e frequência das espécies encontradas nas 63 amostras, coletadas no período de 18 dias, estão listadas na Tabela 3.

Tabela 3. Densidade média (ind. L⁻¹) e frequência (%) do zooplâncton registrado na coleta de curta duração (agosto-setembro de 2013). Diferenças significativas (p < 0,05).

	Densidade (ind.L ⁻¹)				Frequência (%)		
	A	B	C	p	A	B	C
Cladocera							
<i>Ceriodaphnia richardi</i> Sars	24,1 ± 15,5	12,9 ± 6,7	15,7 ± 2,9	ns	100	100	100
<i>Daphnia ambigua</i> Scourfield	0,3 ± 0,2	0,0 ± 0,04	7,5 ± 3,2	0,0016	57	28	100
<i>Daphnia gessneri</i> Herbst	3,0 ± 2,1	2,0 ± 0,9	5,2 ± 0,9	ns	85	85	100
<i>Diaphanosoma birgei</i> Körinek	2,3 ± 0,6	0,1 ± 0,06	0	0,0009	100	42	0
Copepoda							
Adultos de <i>Thermocyclops decipiens</i> Kiefer	0,6 ± 0,1	1,29 ± 1,1	2,01 ± 0,2	0,0147	100	100	100
Adultos de <i>Tropocyclops</i> <i>prasinus meridionalis</i> Ficher	10,6 ± 2,1	8,07 ± 1,9	22,72 ± 4,8	0,0009	100	10	100
Náuplio	1,8 ± 0,6	1,61 ± 0,3	2,68 ± 0,8	ns	100	100	100
Copepodito	6,2 ± 1,3	3,58 ± 0,6	20,35 ± 6,0	0,0071	100	57	100
Caoborídeo							
<i>Chaoborus brasiliensis</i> Theobald	0	0	0,04 ± 0,02		0	0	100

A densidade média de microcrustáceos na zona limnética é significativamente diferente (p < 0.05) do meio das macrófitas. *C. richardi* e *D. gessneri* não apresentaram diferenças significativas de densidades entre as três zonas. *D. birgei* foi encontrada exclusivamente no banco de macrófitas (A), com poucos exemplares na zona de transição (B) e nenhum na zona limnética (C), enquanto *D. ambigua* foi encontrada exclusivamente na zona limnética (C), com alguns indivíduos encontrados na zona de transição (B) e nenhum no banco de macrófitas (Fig. 2.).

Figura 2. Densidade dos cladóceros registrados na coleta de curta duração (agosto - setembro de 2013) nas três zonas do lago, banco de macrófitas, borda do banco de macrófitas (litoral) e zona limnética.

As densidades de copépodos (Fig. 3) variaram durante todo o período da coleta; houve diferenças significativas entre as zonas B e C para copepoditos ($p = 0,007$), adultos de *T. prasinus* ($p = 0,01$) e *T. decipiens* ($p = 0,014$). Para todos os estágios as maiores densidades foram registradas na zona limnética.

Figura 3. Densidade dos copépodos registrados na coleta de curta duração (agosto - setembro de 2013) nas três zonas do lago, banco de macrófitas, borda do banco de macrófitas (litoral) e zona limnética.

Devido ao baixo número de indivíduos encontrados, foi possível realizar tratamento estatístico em relação ao tamanho para *C. richardi* e *D. ambigua* (Fig. 4), e quanto o número de ovos/fêmea para *C. richardi*. Houve diferença significativa, entre as três zonas, apenas no tamanho de *D. ambigua* ($F= 5,7$, $p = 0,02$), sendo os maiores tamanhos registrados na zona C e os menores na zona A. Não houve diferença significativa do número de ovos/fêmea de *C. richardi*, nas três zonas.

Figura 4. Comprimento dos cladóceros e quantidade de ovos por fêmea registrados na coleta de curta duração para as três zonas do lago. Letras diferentes sobre as barras indicam diferenças significativas.

Em relação à disponibilidade de alimento, o carbono algal também não apresentou diferença entre as três zonas, com flutuações semelhantes durante o período de coletas (Fig. 5).

Figura 5. Concentração de carbono algal registrada nas três zonas do lago.

Não foi possível realizar comparações entre as densidades do predador invertebrado, *Chaoborus brasiliensis*, entre as zonas, pois este foi encontrado somente na zona limnética (Fig. 6).

Figura 6. Densidade de *C. brasiliensis* durante a coleta de curta duração, na zona limnética.

Não houve correlação significativa entre o zooplâncton e o carbono algal. Foram encontradas correlações negativas entre *T. prasinus* e turbidez ($R = -0,515$, $p < 0,05$) e entre *D. gessneri* e turbidez ($R = -0,519$, $p < 0,05$). Correlação positiva ocorreu entre *D. birgei* e turbidez ($R = 0,843$, $p < 0,01$).

Em relação à turbidez entre as zonas, houve diferença significativa entre a zona A e C ($p = 0,001$). Os maiores valores foram registrados no o banco de macrófitas e os menores na zona limnética (Fig. 7).

Figura 7. Valores da turbidez registrados durante a coleta de curta duração.

Experimentos de tabela de vida testando a influência da qualidade do alimento sobre os cladóceros: *C. richardi* e *D. birgei*

Taxa intrínseca de crescimento (r)

A taxa intrínseca de crescimento (r) de *C. richardi* não apresentou diferença significativa entre o banco de macrófitas (A), a área de transição (B) e a zona limnética (C), o mesmo ocorrendo com *D. birgei* (Tab. 4.), mesmo com a presença do controle (*S. spinosus*). A taxa de crescimento de *D. birgei* foi superior à de *C. richardi* em todos os tratamentos.

Tabela 4. Parâmetros da tabela de vida de *C. richardi* e *D. birgei*. Taxa intrínseca de crescimento (r) (média $\pm$ SE Dia⁻¹). Para experimentos realizados com o séston das três zonas do lago + controle. Fecundidade média (número de neonatos produzidos por ninhada/total de fêmeas). Letras diferentes indicam diferenças significativas.

A = Banco de macrófitas, B= Borda das macrófitas, C= Zona limnética				
<i>C. richardi</i>				
	A	B	C	Controle (D)
Idade primeira reprodução (dias)	5 $\pm$ 0	5 $\pm$ 0	5 $\pm$ 0	-
Tamanho primeira reprodução (mm)	0,6 $\pm$ 0	0,65 $\pm$ 0	0,6 $\pm$ 0	-
Média de proles/fêmea	10 $\pm$ 0,74	8 $\pm$ 1,18	10 $\pm$ 0,78	-
Total neonatos/fêmea	90 $\pm$ 10	78 $\pm$ 13	82 $\pm$ 8	-
Fecundidade média	8,76 $\pm$ 0,5	8,4 $\pm$ 0,4	8,1 $\pm$ 0,2	-
Máx. de neonatos/prole	11 $\pm$ 0,63	10 $\pm$ 0,65	10 $\pm$ 0,51	-
Tempo de geração (G)	9,89 $\pm$ 1,70	9,50 $\pm$ 1,74	9,52 $\pm$ 1,74	-
Taxa intrínseca de crescimento (r)	0,17 $\pm$ 0,02	0,16 $\pm$ 0,02	0,17 $\pm$ 0,02	-
Taxa líquida de reprodução (Ro)	13,73	13,28	12,42	-
<i>D. birgei</i>				
Idade primeira reprodução (dias)	4,3 $\pm$ 0,2	4,6 $\pm$ 0,1	4,7 $\pm$ 0,2	4,2 $\pm$ 0,1
Tamanho primeira reprodução (mm)	0,88 $\pm$ 0,005	0,84 $\pm$ 0,02	0,88 $\pm$ 0,03	0,9 $\pm$ 0,005
Média de proles	6 $\pm$ 0,7	5 $\pm$ 0,9	5 $\pm$ 0,6	5,4 $\pm$ 0,7
Total neonatos/fêmea	34 $\pm$ 3,9(a)	27 $\pm$ 5(b)	30 $\pm$ 3,6(b)	50 $\pm$ 6,7(a)
Fecundidade média	5,9 $\pm$ 0,2(a)	5,2 $\pm$ 0,2(a)	5,7 $\pm$ 0,2(a)	9,1 $\pm$ 0,4(b)
Máx. de neonatos/prole	7 $\pm$ 0,2(a)	5,7 $\pm$ 0,4(b)	6,5 $\pm$ 0,3(b)	11 $\pm$ 0,6(a)
Tempo de geração (G)	10,6 $\pm$ 1,4	10,6 $\pm$ 1,2	9,9 $\pm$ 1,2	10,9 $\pm$ 0,5
Taxa intrínseca de crescimento (r)	0,3 $\pm$ 0,04	0,28 $\pm$ 0,04	0,26 $\pm$ 0,19	0,27 $\pm$ 0,06
Taxa líquida de reprodução (Ro)	10,8 $\pm$ 0,05	9,7 $\pm$ 0,03	9,15	14,14

Parâmetros da tabela de vida

Não houve diferenças significativas entre os tratamentos para nenhum dos parâmetros estudados com *C. richardi*, ao contrário de *D. birgei* que apresentou diferenças quanto ao total de neonatos por fêmea, fecundidade média e o máximo de neonatos por prole (Tab. 5).

Tabela 5. *Post-hoc* (teste de *Tukey*) do experimento de tabela de vida com *D. birgei*.

Parâmetros (<i>D. birgei</i>)	p	F	<i>Post-hoc</i>
Total de neonatos por fêmea	0,028	3,45	AD - BC
Fecundidade média	0,0002		ABC - D
Máximo de neonatos por prole	0,0002		AD - BC

A = Banco de macrófitas, B = Borda - zona de transição, C = Limnética, D = Controle

Nos dois experimentos a análise do material em suspensão total, orgânico e inorgânico não apresentou diferença significativa entre as três zonas, A, B e C (Fig. 8).

Figura 8. Material em suspensão total (MST), material em suspensão orgânico (MSO) e material em suspensão inorgânico (MSI) presentes no séston utilizado nos experimentos de tabela de vida.

Em ambos os experimentos, com *C. richardi* e *D. birgei*, não houve diferença estatística quanto à concentração média de carbono algal entre as três zonas. Porém, no período do experimento com *C. richardi*, a concentração de carbono algal variou de maneira semelhante entre as três zonas, diferente do período do experimento com *D. birgei*, em que a concentração variou de maneira distinta entre as três zonas (Fig. 9).

Figura 9. Concentração de carbono algal (mgC.L⁻¹) registrada nas estações de coleta, durante os experimentos de tabela de vida com *C. richardi* e *D. birgei*.

Fitoplâncton

Durante o experimento 1, com *C. richardi*, a maior densidade do fitoplâncton foi representada pelas Clorofíceas nas três zonas, seguida de Cianobactérias, Zignemafíceas e Euglenofíceas (Tab. 6). No total, a maior densidade de fitoplâncton foi encontrada no banco de macrófitas, seguida pela zona de transição (borda das macrófitas) e zona limnética. Em relação ao tamanho, as algas menores que 20 µm apresentaram maior densidade nas três zonas em relação às maiores que 20 µm.

Durante o experimento com *D. birgei*, a maior densidade do fitoplâncton também foi representada pelas Clorofíceas, seguida de Cianobactérias, Crisofíceas e Diatomáceas (Tab. 7). No total, a maior densidade de fitoplâncton foi encontrada na zona de transição, seguida pelo banco de macrófitas e zona limnética. Em relação ao tamanho, as três zonas apresentaram maiores densidades de algas menores que 20 µm em relação às maiores que 20 µm.

Tabela 6. Grupos taxonômicos e densidade média do fitoplâncton registrado, nas três zonas do lago, durante o período do experimento de tabela de vida com *C. richardi*.

Exp. <i>C. richardi</i>	Macrófitas	Transição	Limnética
Ind./mL			
Classes taxonômicas:			
Cianobactérias	5636 ± 1237	3932 ± 609	2930 ± 383
Criptofíceas	208 ± 23	210 ± 39	146 ± 36
Dinoflagelados	95 ± 21	139 ± 13	179 ± 43
Clorofíceas	7723 ± 908	7282 ± 966	6632 ± 686
Zignemafíceas	1088 ± 159	958 ± 123	961 ± 122
Euglenofíceas	412 ± 74	345 ± 77	377 ± 95
Diatomáceas	236 ± 46	207 ± 47	198 ± 75
Crisofíceas	114 ± 27	111 ± 38	146 ± 24
Xantofíceas	13 ± 8	5 ± 5	5 ± 4
Total	15524	13189	11573
Classes de tamanho:			
< 20 µm	11581 ± 1157	9075 ± 1073	7498 ± 711
> 20 µm	3943 ± 430	4113 ± 434	4074 ± 399

Tabela 7. Grupos taxonômicos e densidade média do fitoplâncton registrado, nas três zonas do lago, durante o período do experimento de tabela de vida com *D. birgei*

Exp. <i>D. birgei</i>	Macrófitas	Transição	Limnética
Ind./mL			
Classes taxonômicas:			
Cianobactérias	2493 ± 316	3380 ± 866	1750 ± 611
Criptofíceas	558 ± 25	538 ± 46	561 ± 62
Dinoflagelados	135 ± 28	304 ± 5	338 ± 87
Clorofíceas	7074 ± 1138	8040 ± 3279	6919 ± 2153
Crisofíceas	1554 ± 674	1771 ± 136	1979 ± 353
Diatomáceas	823 ± 191	523 ± 73	508 ± 77
Zignemafíceas	253 ± 13	293 ± 82	217 ± 11
Euglenofíceas	112 ± 23	55 ± 12	227 ± 107
Xantofíceas	13 ± 11	9 ± 8	0 ± 0
Total	13017	14916	12499
Classes de tamanho:			
< 20 µm	9061 ± 664	10344 ± 2668	8382 ± 2127
> 20 µm	3933 ± 739	4571 ± 1440	4119 ± 986

7.4 Discussão

Distribuição horizontal no lago em estudo de curta duração

No estudo de curta duração, que englobou também o banco de macrófitas, ficou evidente a mobilidade dos microcrustáceos entre as três zonas, mas também preferência de algumas das espécies por uma ou outra zona. Parte das espécies tem distribuição semelhante à observada em estudo de um ano em duas zonas, litoral e limnética (Capítulo I). As características do litoral e mesmo as do banco de macrófitas não diferem muito das da zona limnética, em termos de quantidade e qualidade do séston, com predominância do nanoplâncton. O material inorgânico em suspensão não é particularmente mais alto no banco de macrófitas ou na borda delas, não constituindo um aspecto negativo para muitas das espécies que transitam entre as zonas. O que poderia afetar negativamente o desenvolvimento das espécies de microcrustáceos, no litoral, poderia ser a predação por peixes, que são mais concentrados nessa zona (Arcifa & meschiatti, 1993; Meschiatti & Arcifa, 2002) e outros invertebrados predadores litorâneos como, por exemplo, hemípteros (Domingos, 2014). Porém, é possível que a presença de dois predadores invertebrados pelágicos, *Chaoborus* e ácaros, constitua um fator mais forte para a procura de macrófitas pelas presas desses invertebrados.

A preferência do cladóceros *D. birgei* pelo banco de macrófitas é surpreendente para um organismo conhecido como planctônico. Essa espécie era encontrada, em períodos anteriores, na zona pelágica do lago Monte Alegre, porém em densidades relativamente baixas (Arcifa *et al.* 1992, 1998; Fileto, 2001). Sua maior contribuição para o zooplâncton ocorreu em 1998-99, quando atingiu a densidade máxima de 14 ind./L, coincidente com o aparecimento do ácaro, um novo predador pelágico, e com decréscimo das densidades da maioria dos cladóceros (Fileto, 2001). Como nesses estudos mencionados, as amostragens foram feitas somente na zona limnética, é possível que a ocupação do litoral já ocorria sem ser, no entanto, detectada. Ao longo de um ano, essa espécie mostrou também preferência pelo litoral (Capítulo I), mas em particular pelo banco de macrófitas, como mostrado nesse estudo de curta duração.

A adaptação dessa espécie planctônica ao litoral indica que essa zona possui características adequadas ao seu desenvolvimento, evidenciando, por outro lado, que na zona pelágica há fatores mais desfavoráveis à espécie. Mesmo em condições que permitem a sobrevivência da espécie na zona litorânea, outros fatores não permitem que *D. birgei* alcance o potencial máximo de crescimento populacional, pois suas densidades e frequência são

baixas. Representantes do gênero *Diaphanosoma* podem utilizar como refúgio áreas mais profundas do lago e a superfície do banco de macrófitas (Choi *et al.*, 2014); segundo os mesmos autores, quanto maior a complexidade de seu habitat, maior será sua abundância.

Regiões mais rasas podem abrigar espécies do gênero *Diaphanosoma* (Dawidowsky *et al.*, 2010), que têm preferência por regiões aquecidas (Lazareva, 2012). O gênero *Diaphanosoma* é um item da dieta de ácaros, que prefere cladóceros em relação a copépodos (Riessen, 1982). É possível que, embora o litoral e os bancos de macrófitas não constituam seu habitat ideal, sua sobrevivência no lago dependa da sua capacidade de manter um mínimo de indivíduos nessa zona.

Outras espécies de cladóceros, como *D. gessneri* e *C. richardi*, podem ocupar temporariamente o banco de macrófitas e sua borda, mas não de modo exclusivo como *D. birgei*. *C. richardi* é a que mostrou maior habilidade para sobreviver nas três zonas, evidenciada também ao longo do ano (Capítulo I) e atualmente é a espécie que mais contribui para a composição dos cladóceros no lago (Ferreira, 2013). A reprodução de *C. richardi*, representada pelo tamanho da ninhada, semelhante nas três zonas atesta a capacidade de adaptação dessa espécie. *D. ambigua* não tem a mesma capacidade e tem preferência pela zona limnética do lago, como já reportada anteriormente (Arcifa *et al.*, 2013). O menor tamanho dessa espécie no banco de macrófitas pode tanto indicar condições de qualidade mais baixa nessa zona, como ser o resultado de predação visual seletiva, que recairia sobre os indivíduos maiores. A hipótese de predação seletiva seria mais plausível do que a quantidade de alimento, o qual situou-se acima do limiar para cladóceros do lago ($> 0,025 \text{ mg C.L}^{-1}$; Bunioto & Arcifa, 2007), nas três zonas, e não afetou negativamente duas espécies em experimentos de laboratório (vide abaixo).

A ocupação mais efetiva da zona limnética pelos copépodos (Arcifa *et al.*, 2013) repetiu-se nesse estudo de curta duração, bem como ao longo de um ano (Capítulo I). O refúgio representado pelo litoral, mesmo que temporário, não tem o mesmo valor adaptativo para eles, pois os copépodos têm outras vantagens e estratégias com relação à predação na zona limnética. Eles não constituem presas dos ácaros (Cassano *et al.*, 2002) e sua dinâmica não foi influenciada pela predação por larvas de *Chaoborus*, em mesocosmos (Castilho-Noll & Arcifa 2007a). Maior produção de ovos, maior fertilidade e menor tempo de desenvolvimento do ovo conferem vantagens demográficas aos copépodos em relação aos cladóceros (Castilho-Noll & Arcifa 2007a). Além disso, a migração diária reversa é usada como estratégia de fuga de *Chaoborus* (Peticarrari *et al.*, 2004; Minto *et al.*, 2010). Maior habilidade dos copépodos em minimizar a predação por *Chaoborus* resultou em sua

sobrevivência em lagos brasileiros, quando do aumento das larvas, as quais praticamente dizimaram os cladóceros (Pinto-Coelho *et al.*, 2008).

Experimentos com séston de três zonas do lago

A hipótese de que a qualidade alimento seria o principal fator que influenciaria negativamente a permanência dos microcrustáceos no litoral (banco de macrófitas e zona de transição) não foi comprovada nos experimentos de tabela de vida para duas espécies de cladóceros encontrados no lago. *D. birgei* mostrou que há uma deficiência do séston em relação ao controle (sem limitação de alimento e qualidade boa), porém não o suficiente para impedir o desenvolvimento dos microcrustáceos nestas zonas. Esse cladóceros ainda apresentou melhor desempenho reprodutivo no banco de macrófitas, indicando que ele está adaptada a esse habitat. Os resultados concordam com o estudo de Booker & Cheruvilil (2011), que relatam não haver um custo nutricional para o zooplâncton pelágico habitar a zona litorânea, já que em seus estudos a quantidade de alimento não foi influenciada pela presença de macrófitas e a qualidade do alimento foi alta.

Representantes do gênero *Diaphanosoma* são microfiltradores e alimentam-se de fitoplâncton e detritos, podendo consumir partículas menores que 10 μm (Manakov, 1998, apud Lazareva, 2012; Korovchinskii, 2004, apud Lazareva, 2012). Como *D. birgei* desenvolveu-se bem com séston da zona limnética, o fato desta espécie não ser encontrada nesta zona, pode estar relacionada com a presença de larvas de estádios III e IV de *Chaoborus*, capazes de se alimentar de microcrustáceos, principalmente *Bosmina tubicen* (Arcifa, 2000; Castilho-Noll & Arcifa, 2007) ou pelo fato de serem termofílicas, adaptando-se a temperaturas maiores e tendo preferência por áreas mais quentes (Lazareva, 2012; Choi *et al.* 2014).

Em ambos os experimentos realizados neste trabalho, as clorofíceas foram as que apresentaram maior abundância em todas as zonas do lago, como também as algas com tamanho menor que 20 μm , resultados que concordam com os obtidos por Fileto (2001). Diferente deste estudo, Arcifa *et al.* (1998) registraram maior abundância da espécie de diatomácea filamentosa *Alaucoseira granulata*, alga não comestível, que estaria influenciando o declínio do zooplâncton em determinados períodos. Segundo Fileto *et al.* (2004), o nanoplâncton (< 20 μm) é mais adequado para espécies menores, enquanto o microplâncton (> 20 μm) para uma espécie grande litorânea (*Simocephalus mixtus*). Segundo estes dados, o séston utilizado durante os experimentos apresentavam tamanho e composição adequados para a alimentação dos cladóceros.

Segundo Bunioto & Arcifa (2007), em experimento com cladóceros do lago Monte Alegre, cladóceros maiores como *Daphnia gessneri* são mais afetados pela quantidade de alimento do que cladóceros menores, como *Ceriodaphnia richardi*. A capacidade de adaptação de *C. richardi* quando a sobrevivência nas três zonas torna-se evidente ao se desenvolver sem diferenças significativas entre os séston destas.

Segundo Ferrão-Filho *et al.* (2003a, 2005b), o séston da primavera e do verão são melhores que o do inverno, no lago Monte Alegre, para promover o crescimento dos cladóceros, e a adição de clorofíceas no séston aumenta o tamanho da ninhada e da fecundidade. A quantidade e a qualidade do alimento podem variar sazonalmente na zona limnética do lago Monte Alegre, em 1985/86 a quantidade foi menor na estação fria, enquanto em 1988/89 ocorreu entre as estações fria e quente (Arcifa *et al.*, 1992, 1998). No período de 2011/12, Ferreira (2013) registrou a menor concentração de carbono algal na estação fria, com aumento dos valores na estação quente. A adequação alimentar, como encontrado nos experimentos, pode não se estender ao longo do ano todo, variando sazonalmente.

Em síntese, a qualidade e quantidade do alimento nas três zonas (banco de macrófitas, borda das macrófitas e zona limnética) não influenciaram negativamente o desenvolvimento de *Ceriodaphnia richardi* e *Diaphanosoma birgei*. A distribuição preferencial no litoral pode ser estratégica como fuga da predação na zona limnética. Pode-se supor, então, que a pressão de predação no litoral é menor e, não sendo o alimento inadequado, haveria vantagens na ocupação dessa zona. Porém, é possível que essa vantagem não se prolongue ao longo do ano, se houver queda na quantidade e qualidade do alimento.

7.5 Referências bibliográficas

- ARCIFA, M. S. Feeding habits of Chaoboridae larvae in a tropical Brazilian reservoir. **Revista Brasileira de Biologia**, 60: 591-597, 2000.
- ARCIFA, M. S.; BUNIOTO, T. C.; PERTICARRARI, A. & MINTO, W. J. Diel horizontal distribution of microcrustaceans and predators along a year in a shallow Neotropical lake. **Brazilian Journal of Biology**, 73: 103-114 2013.
- ARCIFA, M. S.; GOMES, E. A. T. & MESCHIATTI, A. J. Composition and fluctuations of the zooplankton of a tropical Brazilian reservoir. Arch. **Hydrobiologia**, 123: 479-495, 1992.
- ARCIFA, M.S.; SILVA, L. H. S. & SILVA, M. H. L. The planktonic community in a tropical Brazilian reservoir: composition, fluctuations and interactions. **Revista Brasileira de Biologia**, 58: 241-254, 1998.
- BOERSMA, M.; SCHÖPS, C. & MCCAULEY, E. Nutritional quality of seston for freshwater herbivore *Daphnia galeata* x *hyaline*: biochemical versus mineral limitations. **Oecologia**, 129: 342-348, 2001.
- BOOKER, J. & CHERUVELIL, K. S. Are zooplankton food resources poor in the vegetated littoral zone of shallow lakes? **Freshwater Biology**, 56: 2459–2472, 2011.
- BUNIOTO, T. C. & ARCIFA, M. S. Effects of food limitation and temperature on cladocerans from a tropical Brazilian lake. **Aquatic Ecology**, 41 (4): 569-578, 2007.
- BURKS, R. L.; LODGE, D. M.; JEPPESEN, E. & LAURIDSEN, T. L. Diel horizontal migration: costs and benefits of inhabiting the littoral. **Freshwater Biology**, 47, 343-365, 2002.
- CASTILHO-NOLL, M. S. M. & ARCIFA, M. S. *Chaoborus* diet in a tropical lake and predation of microcrustaceans in laboratory experiments. **Acta Limnologica Brasiliensia**, 19: 163-174, 2007.
- CHOI, J. Y., JEONG, K. S.; LA, G. H.; & JOO, G. J. 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**, 73, 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**, 563: 155-165, 2006.
- FERRÃO-FILHO, A. S.; ARCIFA, M. S. & FILETO, C. Resource limitation and food quality for cladocerans in a tropical Brazilian lake. **Hydrobiologia**, 491: 201-210, 2003a.
- FERRÃO-FILHO, A. S.; FILETO, C.; LOPES, N. P. & ARCIFA M. S. Effects of essential fatty acids and N and P-limited algae on the growth rate of tropical cladocerans. **Freshwater Biology**, 48 (5): 759-767, 2003b.

FERRÃO-FILHO, A. S.; ARCIFA, M. S. & FILETO, C. Influence of seasonal variation of seston on growth of tropical cladocerans. **Brazilian Journal of Biology**, 65: 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, 85p., 2013.

FILETO, C.; ARCIFA, M. S. & SILVA, L. H. S. Testing mineral food quality for tropical cladocerans from a shallow Brazilian lake. **Acta Limnologica. Brasiliensia**, 19: 257-271, 2007a.

FILETO C.; ARCIFA, M. S.; MARCHETTI, J. M.; TURATI, I. C. & LOPES, N. P. Influence of biochemical, mineral and morphological features of natural food on tropical cladocerans. **Aquatic Ecology**, 41: 557-568, 2007b.

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

GAZULHA, V.; MONTU, M.; MARQUES, D. M. & BONECKER, C. C. Effects of natural banks of free-floating plants on zooplankton community in a shallow subtropical lake in Southern Brazil. **Brazilian archive of biology and technology**, [online].54, 4, 745-754, 2011.

GOPAL, B; GOEL, U. Competition and allelopathy in aquatic plant communities. **The Botanical Review**, v. 59, n. 3, p. 155-210, 1993.

GOTELLI N.J. A primer of Ecology, Sinauer Associates, Inc, 1995.

HART D.R., STONE L. AND BERMAN T. Seasonal dynamics of the Lake Kinner at food web: The importance of the microbial loop. **Limnology and Oceanography**, 45, 350–361, 2000.

HESSEN D.O., ANDERSEN T. AND LYCHE A. Carbon metabolism in a humic lake: Pool sizes and cycling through zooplankton. **Limnology and Oceanography**, 35, 84–99, 1990.

HESSEN, D. O.; VAN DONK, E. & GULATI, R. D. *Seasonal seston stoichiometry: effects on zooplankton in cyanobacteria-dominated lakes*. **Journal of Plankton Research**, 27: 449-460, 2005.

JEFFREY, S. W. & HUMPHREY, G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c, and c₂ in algae, phytoplankton and higher plants. **Biochemistry and Physiology. Pflanz**, B. P. P. 167: 191-194, 1975.

JEPPESSEN E.; LAURIDSEN T.L.; KAIRESALO T. & PERROW M. Impact of submerged macrophytes on fish– zooplankton interactions in lakes. In: The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes (Eds E. Jeppesen, Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard & K. Christoffersen), pp. 91–114. **Ecological Studies**, 131, Springer, 1998.

JEPPESEN, E.; JENSEN, J.P.; SØNDERGAARD, M.; LAURIDSEN, T.; PEDERSEN, L.J. & JENSEN, L. Top-Down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. **Hydrobiologia**, 342/343:151-164, 1997.

LAURIDSEN, TL. & BUENK, I. Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. **Archiv für Hydrobiologie**, 137: 167-176, 1996.

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**, 5: 257-265, 2012.

LUECKE, C.; VANNI, M.J.; MAGNUSON, J.J.; KITCHELL, J.F.; JACOBSON, PJ. Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: implications for the clearwater phase. **Limnology and Oceanography**, 35:1718-1733, 1990.

MACEDO, C. F. & PINTO-COELHO, R. M. Efeitos das algas *Ankistrodesmus gracilis* e *Scenedesmus quadricauda* no crescimento e no índice lipídico de *Daphnia laevis* e *Moina micrura*. **Acta Scientiarum**, 22: 397-401, 2000.

MEERHOFF, M.; MAZZEO N.; MOSS B. & RODRÍGUEZ-GALLEGO, L. The structuring role of free-floating versus submerged plants in a shallow subtropical lake. **Aquatic Ecology**, 37, 377–391, 2003.

MEERHOFF, M. The structuring role of macrophytes on trophic dynamics in shallow lakes under a climate-warming scenario. PhD thesis. Dept. of Biological Sciences, University of Aarhus and Dept. of Freshwater Ecology, NERI. National Environmental Research Institute, Denmark, 2006.

MEERHOFF, M.; FOSALBA, C.; BRUZZONE, C.; MAZZEO, N.; NOORDOVEN, W. & JEPPESEN, E. An experimental study of habitat choice by *Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. **Freshwater Biology**, 51, 1320-1330, 2006.

MULDERIJ, G.; MOOIJ, W. M.; SMOLDERS, A. J. P.; & VAN DONK, E. Allelopathic inhibition of phytoplankton by exudates from *Stratiotes aloides*. **Aquatic Botany**, 82(4): 284-296, 2005.

NAKAI, S.; INOUE, Y.; HOSOMI, M. & MURAKAMI, A. Growth inhibition of blue-green algae by allelopathic effects of macrophytes. **Water Science and Technology**, 39: 47-53, 1999.

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

PINTO-COELHO, R. M.; BEZERRA-NETO, J. F.; MIRANDA, F.; MOTA, T. G.; RESCK, R.; SANTOS, A. M.; MAIA-BARBOSA, P. M.; MELLO N. A.; MARQUES, M. M.; CAMPOS, M. O. & BARBOSA F. A. The inverted trophic cascade in tropical plankton communities: impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake district, Minas Gerais, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 68: 1025-1037, 2008.

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

RIESSEN H. P. Pelagic water mites: their life history and seasonal distribution in the zooplankton community of a Canadian lake. **Archiv fur Hydrobiologie**, 62:410-439, 1982.

GONZÁLEZ SAGRARIO, M. A.; BALSEIRO, E.; ITUARTE, R. & SPIVAK, E. Macrophytes as refuge or risky area for zooplankton: a balance set by littoral predacious macroinvertebrates. **Freshwater. Biology**, 54: 1042–1053, 2009.

SCHEFFER, M.; HOSPER, S. H.; MEIJER, M. L.; MOSS, B.; & JEPPESEN, E. Alternative equilibria in shallow lakes. **Trends in Ecology & Evolution**, 8(8): 275-279, 1993

SMILEY, E. A. & A. J. TESSIER. Environmental gradients and the horizontal distribution of microcrustaceans in lakes. **Freshwater Biology**, 39(3): 397-409, 1998.

STERNER, R. W.; HAGEMEIERS, D. D.; SMITH, W. L. & SMITH, R. F. Phytoplankton nutrient limitation and food quality for *Daphnia*. **Limnology and Oceanography**, 28: 857-871, 1993.

TEIXEIRA, C & KUTNER, M.B. Plankton studies in mangrove environment. I. First assessment of standing stock and ecological factors. **Boletim do Instituto Oceanográfico**, 12: 101-124, 1962.

VAN DONK, E. & VAN DE BUND, W. J. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto-and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. **Aquatic Botany**, 72(3), 261-274, 2002.

8. Considerações finais

A partir destes dois trabalhos podemos afirmar que a qualidade do alimento nas três zonas do lago não foi um fator limitante para o desenvolvimento e distribuição dos cladóceros planctônicos. Algumas espécies mostram preferência por determinada zona, porém o motivo de seu deslocamento pode ser atribuído como uma tática para evitar predação por invertebrados aquáticos limnéticos ou competição interespecífica.

Uma vez que *D. birgei* mostrou preferência exclusiva pela zona litorânea e *C. richardi* mostrou ser uma espécie generalista quanto à escolha de seu hábitat, novos experimentos de tabela de vida utilizando outras espécies do lago devem ser realizados para a maior compreensão da sua distribuição espacial.

A capacidade de predação do zooplâncton por larvas de peixes e juvenis presentes no banco de macrófitas de *Ludwigia* sp. e em sua borda é desconhecida para este lago, mas a presença de insetos predadores (hemípteros) é confirmada. Dessa maneira, o presente trabalho constitui uma importante contribuição em relação à dinâmica dos organismos planctônicos em lagos tropicais rasos, no caso particular do lago Monte Alegre, ainda os resultados encontrados possibilitaram o levantamento de outras questões relevantes que podem ser investigadas em estudos posteriores, tais como: I) Qual é a vantagem dos cladóceros planctônicos habitarem o litoral, se nesta zona há a presença de predadores e seu desenvolvimento não foi alterado pela qualidade do alimento? II) Banco de macrófitas enraizadas emersas não influenciam a qualidade do fitoplâncton? III) O litoral do lago Monte Alegre serve de refúgio para os cladóceros contra a pressão predatória?