

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

José Fernandes Bezerra-Neto^{1*} e Ricardo Motta Pinto-Coelho²

¹Programa de pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, Universidade Federal de Minas Gerais, C.P. 486, 31270-901, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. ²Laboratório de Ecofisiologia de Organismos Planctônicos, Departamento de Biologia Geral, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. *Autor para correspondência. e-mail: joseneto@mono.icb.ufmg.br

RESUMO. Foi analisado o efeito do predador invertebrado, *Chaoborus brasiliensis* (Diptera, Chaoboridae), sobre a distribuição espacial dos táxons predominantes da comunidade zooplânctônica de um reservatório tropical raso, lagoa do Nado, explorando as mudanças na sobreposição espacial entre predador e presas durante a migração vertical diária. A comunidade zooplânctônica apresentou uma variada gama de respostas à pressão de predação exercida pelas larvas de *Chaoborus*. Diversos táxons exibiram MVD (*Brachionus falcatus*, *B. caudatus*, *B. angularis*, *Moina micrura*, *Thermocyclops minutus*) e outros em que esse comportamento não foi tão nítido ou não foi detectado (*K. cochlearis*, *K. tropica*, *K. bostoniensis* e náuplios de *T. minutus*). A maioria dos táxons estudados tiveram a sua distribuição vertical associada à presença desse predador invertebrado, e a migração vertical diária dessas espécies foi importante na redução da sobreposição espacial com o predador. Além disso, o estudo demonstrou que esses padrões experimentam consideráveis mudanças ao longo do ciclo sazonal.

Palavras-chave: migração vertical, sobreposição espacial, *Chaoborus*, zooplâncton.

ABSTRACT. The influence of the *Chaoborus brasiliensis* (Theobald, 1901) (Diptera, Chaoboridae) larvae in the zooplankton vertical distribution at Nado Lagoon, Belo Horizonte, state of Minas Gerais, Brazil. The effects of *Chaoborus brasiliensis* (Diptera, Chaoboridae), an invertebrate predator, on the zooplankton spatial distribution in a shallow tropical reservoir, Nado Lagoon, were investigated in this work. The habitat overlap degree, i.e., the overlap in the vertical distribution of predator and potential preys was measured during diel vertical migration (DVM). The study focused the reservoir predominant taxa (defined as the most frequent and abundant species). Several organisms showed DVM (*Brachionus falcatus*, *B. caudatus*, *B. angularis*, *Moina micrura* and *Thermocyclops minutus*), while in others this behavior was not clear, or even not detected (*Keratella cochlearis*, *K. tropica*, *K. bostoniensis* and *T. minutus* nauplii). The conclusion was that *C. brasiliensis* influenced directly most zooplankters spatial distribution in this reservoir, and DVM was important to reduce spatial overlapping with the predator. Furthermore, the study showed that such behaviors change significantly along the season cycle.

Key words: vertical migration, spatial overlap, *Chaoborus*, zooplankton.

Introdução

Muitas espécies do zooplâncton exibem alguma forma de migração vertical diária na coluna de água de lagos, oceanos e reservatórios (Hutchinson, 1967; Hays *et al.*, 1994). Esse comportamento, o qual pode variar entre e dentro das espécies, bem como sazonalmente, tem sido interpretado por diversos autores como uma defesa contra a predação, na qual a presa evitaria porções da coluna de água onde a

pressão de predação é elevada (Zaret e Suffern, 1976; Stich e Lampert, 1981; Ohman *et al.*, 1983; Ohman, 1990).

Em comunidades planctônicas, o risco de predação de um dado tipo de presa pode ser estimado a partir de dois componentes primários: a vulnerabilidade da presa e o risco de densidade, que é uma função entre a densidade do predador e a sobreposição espacial e temporal entre as populações de predadores e de presas (Williamson e Stoeckel,

1990). As interações presa-predador seriam, portanto, fortemente dependentes da distribuição espacial do predador e da presa, e a migração vertical diária poderia representar um mecanismo efetivo para minimizar o risco de predação por predadores táteis e visuais (Sih, 1987; Williamson, 1993).

Os sinais ambientais que controlariam o comportamento migratório no zooplâncton seriam físicos, por exemplo, mudanças na intensidade da luz, e químicos, a partir de querormônios liberados pelos predadores (Nesbitt *et al.*, 1996). Experimentos de campo e de laboratório têm mostrado que cladóceros e copépodos podem alterar sua posição vertical na coluna de água em resposta a querormônios liberados por uma variedade de predadores (Leibold, 1990; Neill, 1990; Loose e Dawidowicz, 1994; Gonzalez e Tessier, 1997).

Apesar de ser largamente demonstrado que os organismos zooplancônicos podem alterar o seu comportamento migratório em resposta aos estímulos químicos liberados por seus predadores (Dodson, 1988), análises da migração vertical diária do zooplâncton na natureza, tendo como enfoque o papel da sobreposição espacial presa-predador, ainda são escassas.

Este estudo teve como objetivo principal analisar o efeito do predador invertebrado *Chaoborus* sobre a distribuição vertical da comunidade zooplancônica da lagoa do Nado, explorando as mudanças na sobreposição espacial entre predador e presas. Considerando-se que a predação é o fator principal (*ultimate factor*) na regulação da migração vertical do zooplâncton, esperar-se-ia que: (1) as populações zooplancônicas migrassem com o objetivo de diminuir a sobreposição espacial com o seu predador; (2) essa resposta comportamental seria adaptativa, ou seja, variaria no tempo em função do risco de predação a que as populações estariam expostas.

Área de estudo

A lagoa do Nado (19°49'56"S, 43°57'34"W) é um reservatório meso-eutrófico pequeno e raso (área 1,5 ha, prof. max. 7,6 m, prof. média 2,7 m), localizado na área urbana do município de Belo Horizonte - MG, a uma altitude de 770 m. A região é caracterizada por duas estações bem marcadas: uma seca e fria, que abrange os meses de maio a agosto, e uma estação chuvosa e quente, de setembro a abril. O tempo de retenção da água no reservatório varia de 2 dias, no período das chuvas, a 78 dias, na estação seca.

O reservatório desenvolve estratificação térmica que persiste de agosto a maio, apresentando apenas

um período de circulação, em junho-julho. O epilímnio é bem oxigenado, com o desenvolvimento de intensa anoxia no hipolímnio durante todo o período de estratificação. O reservatório apresenta baixos valores de transparência, com média de 0,40 m na estação chuvosa e de 1,00 m na estação seca (Bezerra-Neto e Pinto-Coelho, 2001).

Material e métodos

A distribuição vertical dos organismos zooplancônicos e do predador invertebrado (larva de *Chaoborus*) foi examinada durante o dia (entre 9h e 10h) e à noite (entre 22h e 24h hs), através de coletas mensais, de outubro de 1999 a setembro de 2000.

As amostras foram coletadas a cada metro da coluna de água, utilizando-se uma armadilha acrílica do tipo Schindler-Patalas de 17 L, equipada com uma rede de plâncton de 60 μ m de abertura de malha. Os organismos foram acondicionados em frascos de polietileno de 300 ml contendo algumas gotas de Rosa de Bengala e 10 ml de Formalina a uma concentração final de 2-4% para as contagens em laboratório.

As amostras de zooplâncton foram contadas em sua totalidade. Quando não era possível processar toda a amostra, três subamostras foram contadas em câmara de Sedgewick-Rafter sob microscópio binocular Leica DMLB. A subamostragem foi realizada retirando-se alíquotas de 1ml da amostra homogeneizada, com o auxílio de uma pipeta não-seletiva de Hensel-Stempel. As contagens consistiram no registro de, no mínimo, 250 indivíduos por amostra.

Todas as larvas de *Chaoborus*, coletadas conjuntamente com o zooplâncton, foram contadas e medidas. As medições foram realizadas com auxílio de um microscópio estereoscópico equipado com uma câmera de vídeo SONY-CCD, conectado a um programa de análise de imagens digital (*Scion Image* - Scion Corporation). A determinação dos estádios larvais foi feita a partir do comprimento da cápsula cefálica (Bezerra-Neto, 2001).

A profundidade média do organismo *i* (Pm_i), que é a profundidade em que a densidade média do organismo *i* se localizava na coluna de água, durante o dia e durante a noite, foi calculada pela fórmula descrita em Dini *et al.* (1993):

$$Pm_i = \frac{(\sum Xi Zi)}{(\sum Xi)}$$

Onde X_i é a densidade do estágio *i* e Z_i é a profundidade da amostra *i*.

A amplitude da migração vertical dos organismos foi determinada pela diferença entre a profundidade média do organismo i durante o dia e a noite.

O impacto da migração vertical diária (MVD) sobre a sobreposição entre o predador invertebrado e as populações de presas foi estimado, segundo Williamson (1993), a partir de duas condições: (1) pela distribuição "real", observada durante o dia e durante a noite entre cada par presa-predador e (2) pela distribuição "reversa", ou seja, a distribuição diurna da presa e noturna do predador, simulando a situação de ausência de migração vertical diária. Se a migração foi uma estratégia efetiva em reduzir a sobreposição espacial entre o predador e sua presa, então os valores de sobreposição "reversa" deveriam ser maiores do que os valores de sobreposição "real".

O índice de sobreposição (O_{ij}), entre as diversas espécies de zooplâncton e o predador invertebrado, foi calculado pela equação descrita em Williamson e Stoeckel (1990):

$$O_{ij} = \frac{\sum_{z=1}^m (N_{jz}n_{iz})m}{\sum_{z=1}^m (N_{jz}) \cdot \sum_{z=1}^m (n_{iz})}$$

Onde z representa a profundidade, m é o número de profundidades amostradas, N_{jz} é a densidade do predador i e n_{iz} é a densidade da presa i . Os valores de O_{ij} variam de zero (sem sobreposição) até o limite superior (completa sobreposição), limitados ao número de profundidades amostradas (= 6 neste estudo). Se o predador e a presa estão uniformemente distribuídos na coluna de água, $O_{ij}=1$, valores <1 indicam que existe algum grau de segregação entre as espécies estudadas e valores >1 indicam algum grau de agregação entre as espécies estudadas em algum estrato da coluna de água.

Na análise da distribuição vertical dia e noite e da sobreposição espacial, foram consideradas somente as espécies zooplancônicas predominantes (freqüentes - 51 a 75% das amostras e muito freqüentes - 76 a 100% das amostras). Apesar da pequena densidade apresentada pelos cladóceros, optou-se por incluir a espécie *Moina micrura* na análise de sobreposição espacial, por ser esse táxon o único representante dos cladóceros que se apresentou freqüente no reservatório.

Em relação às larvas de *Chaoborus*, as densidades das larvas dos estádios III e IV foram somadas, sendo apenas esses estágios considerados na análise da sobreposição espacial com o zooplâncton. A escolha pelos estádios finais se deve ao fato de que esses estádios alimentam-se predominantemente de

zooplâncton (Moore *et al.*, 1994; Arcifa, 2000). Esses estádios (III e IV) compreenderam 82% da abundância e 99% da biomassa total das larvas coletadas durante o período de estudo (Bezerra-Neto, 2001).

Resultados

Os táxons predominantes na lagoa do Nado foram *Brachionus caudatus*, *B. falcatus*, *B. angularis*, *Keratella tropica*, *K. cochlearis* e *Kellicottia bostoniensis* e o copépodo *Thermocyclops minutus* (náuplios, copepoditos e adultos), representando 93% de todos os organismos coletados no reservatório.

Os estádios finais de *Chaoborus brasiliensis* exibiram migração vertical diária normal durante todo o período de estudo, ou seja, permaneceram nos estratos mais profundos durante o dia e subiram para os estratos superiores durante a noite (Figura 1). A profundidade média da população durante o dia variou de 3,4 m (fev/00) a mais de 6,0 m (de maio a agosto/00), com média de 5,0 m. Durante o período noturno, a profundidade média variou de 1,9 m (fev/00) a 4,6 m (jul/00), com média de 3,0 m. A amplitude de migração variou de 1,4 m (janeiro e julho/00) a 3,0 m (maio e junho/00), com média de 1,85 m para todo o período. De outubro/99 a abril/00 e durante o mês de setembro/00, as larvas foram encontradas na coluna de água durante o período diurno e noturno, e de maio a agosto/00, as larvas não foram mais detectadas nas profundidades amostradas durante o dia, mas apareceram durante o período noturno. Observações de amostras do sedimento nesse período mostraram que, durante o dia, apenas as larvas do estágio IV permaneciam enterradas, sugerindo que as larvas do estágio III estariam localizadas na região imediatamente acima do sedimento, onde a armadilha utilizada neste estudo não conseguiu amostrar.

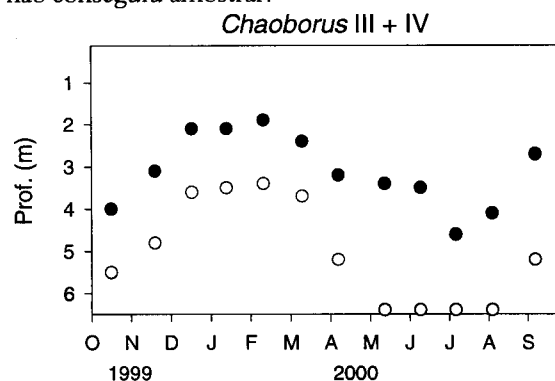


Figura 1. Profundidade média (P_m) dos estádios larvais finais (estádios III e IV) de *Chaoborus brasiliensis* durante o dia (círculos vazios) e à noite (círculos cheios), na lagoa do Nado, Estado de Minas Gerais, durante o período de outubro de 1999 a setembro de 2000

A Figura 2 apresenta a profundidade média (P_m) dos táxons predominantes e do predador invertebrado (*C. brasiliensis*) durante o dia e durante a noite, e a Tabela 1 apresenta a sobreposição espacial entre o predador e as presas durante o período estudado.

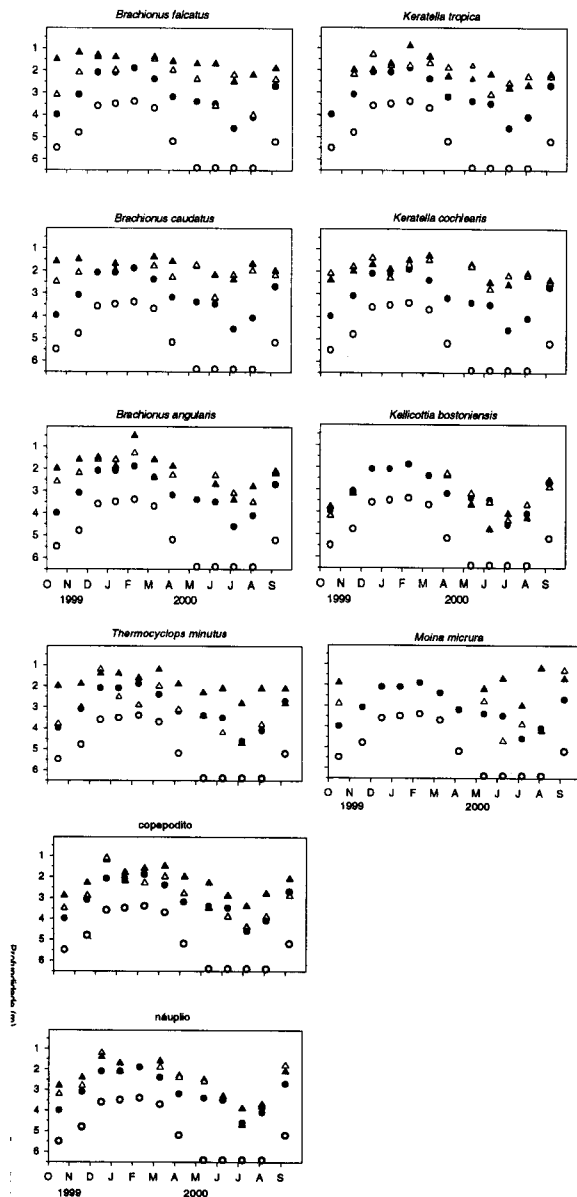


Figura 2. Profundidade média (P_m) durante o dia (círculos vazios) e à noite (círculos cheios) do predador (III e IV estágio de *Chaoborus brasiliensis*) e das presas (triângulo vazio - dia; triângulo cheio - noite), na lagoa do Nado, Estado de Minas Gerais, durante o período de outubro de 1999 a setembro de 2000

Os resultados obtidos nas análises de sobreposição espacial entre presa e predador estão descritos a seguir:

Brachionus falcatus Zacharias, 1898

A população exibiu MVD normal em oito dos onze meses em que esteve presente na coluna de água. A amplitude da migração variou de 0,4 m (abr/00) a 1,9 m (jun/00), com média de 1,0 m (Figura 2). A análise de sobreposição espacial com o predador indicou que a MVD reduziu substancialmente a sobreposição em todos os oito episódios observados (Tabela 1).

Brachionus caudatus Barrois & Doday, 1884

B. caudatus exibiu MVD (> 0,3m de variação entre a profundidade média da população entre o dia e a noite) em quatro dos dez meses em que foi detectada sua presença na coluna de água (Figura 2). A amplitude da MVD variou de 0,6 m (jan e mar/00) a 1,0m (jun/00), com média de 0,8 m. Todos os meses onde foi detectada a MVD, se traduziram na redução da sobreposição espacial com o predador (Tabela 1).

Brachionus angularis Gosse, 1851

A população de *B. angularis* exibiu MVD em sete dos onze meses em que este táxon foi analisado (Figura 2). O padrão de MVD foi normal em cinco meses e reverso em dois (jan/00 e jun/00), ou seja, a população permaneceu nos estratos superficiais durante o dia e, à noite desceu para os estratos mais profundos. A amplitude de migração variou de 0,4m (abr/00 e jun/00) a 0,8m (fev/00 e mar/00), com média de 0,6m. A análise da sobreposição espacial mostrou que, apenas no mês de março/00, a MVD não resultou na diminuição de sobreposição com o predador (Tabela 1).

Keratella tropica (Apstein, 1907)

K. tropica exibiu MVD em seis dos onze meses em que esteve presente na coluna de água. O padrão de MVD foi normal em dois meses e reverso em quatro. A amplitude da migração foi pequena, como nos dois táxons anteriores, variando de 0,4 m (abr/00) a 0,9m (fev/00 e jun/00), com média de 0,6 m no período (Figura 2). A análise de sobreposição espacial com o predador indicou que houve redução na sobreposição com o predador em apenas três dos seis episódios de MVD, muito embora a redução tenha sido pequena (Tabela 1).

Tabela 1. Índice de sobreposição (O_{ij}) de dez espécies de presas com um predador invertebrado (*C. brasiliensis*), na lagoa do Nado, Estado de Minas Gerais, de outubro de 1999 a setembro de 2000. Rl = distribuição real; Rv = distribuição reversa. Os valores sombreados indicam que o organismo desenvolveu migração vertical diurna no período estudado

		15/10/99		18/11/99		16/12/99		12/01/00		10/02/00		09/03/00		06/04/00		11/05/00		08/06/00		05/07/00		03/08/00		06/09/00	
		O_{ij}		O_{ij}		O_{ij}		O_{ij}		O_{ij}		O_{ij}		O_{ij}		O_{ij}		O_{ij}		O_{ij}		O_{ij}		O_{ij}	
		D	N	D	N	D	N	D	N	D	N	D	N	D	N	D	N	D	N	D	N	D	N	D	N
<i>Brachionus falcatus</i>	Rl	0,4	0,3	0,4	0,5	0,2	1,5	0,6	1,0	-	-	0,3	1,2	0,2	0,8	0,0	3,6	0,0	0,5	0,0	0,8	0,0	0,9	0,5	1,2
	Rv	-	1,4	-	1,0	-	1,5	-	2,1	-	-	-	1,2	-	1,1	-	1,0	-	0,9	-	0,5	-	1,9	-	1,3
<i>Brachionus caudatus</i>	Rl	0,1	0,4	0,4	0,7	-	-	0,7	1,6	-	-	0,4	1,3	0,4	0,6	0,0	0,7	0,0	0,9	0,0	0,7	0,0	0,5	0,4	1,2
	Rv	-	1,1	-	1,1	-	-	-	2,0	-	-	-	1,3	-	1,2	-	0,7	-	1,1	-	0,5	-	0,5	-	1,2
<i>Brachionus angularis</i>	Rl	0,2	0,7	0,3	0,8	0,3	1,7	0,4	1,9	0,0	1,4	0,6	1,5	0,4	1,0	-	-	0,0	0,8	0,0	1,2	0,0	1,1	0,4	1,1
	Rv	-	1,1	-	1,2	-	1,4	-	2,2	-	2,3	-	1,3	-	1,4	-	-	1,0	-	1,1	-	1,6	-	1,1	-
<i>Keratella tropica</i>	Rl	-	-	0,3	1,4	0,2	1,3	0,6	2,4	0,6	1,5	0,4	1,3	0,2	1,4	0,0	1,3	0,0	0,9	0,0	0,9	0,0	1,2	0,4	1,2
	Rv	-	-	-	1,2	-	1,4	-	2,4	-	1,7	-	1,4	-	0,9	-	0,7	-	1,0	-	0,7	-	0,7	-	1,2
<i>Keratella cochlearis</i>	Rl	0,9	0,9	0,2	1,3	0,3	1,3	1,0	2,6	0,3	1,1	0,3	1,4	0,4	1,6	0,0	0,7	0,0	1,3	0,0	0,8	0,0	0,6	0,5	1,2
	Rv	-	0,6	-	1,0	-	1,5	-	1,9	-	1,9	-	1,5	-	1,0	-	0,6	-	1,0	-	0,6	-	0,6	-	1,2
<i>Kellicottia bostoniensis</i>	Rl	1,6	1,5	0,7	2,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0	2,4	0,0	0,8	0,0	1,5	0,0	1,9	0,6	1,1
	Rv	-	1,5	-	1,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,9	-	0,9	-	1,9	-	1,9	-	1,2
Náuplio	Rl	0,3	1,2	0,5	1,4	0,3	1,5	0,8	2,0	1,2	1,8	0,5	1,4	0,2	1,4	0,0	1,3	0,0	1,2	0,0	1,4	0,0	1,9	0,3	1,2
	Rv	-	1,5	-	1,6	-	1,4	-	1,9	-	1,5	-	1,3	-	1,7	-	1,2	-	1,1	-	2,0	-	2,0	-	1,1
Copepodito	Rl	0,2	1,2	0,4	1,3	0,3	1,6	0,8	1,6	1,2	1,8	0,5	1,4	0,2	1,2	0,0	1,2	0,0	1,3	0,0	1,2	0,0	1,1	0,3	1,2
	Rv	-	1,5	-	1,8	-	1,4	-	2,2	-	1,5	-	1,5	-	2,8	-	2,1	-	1,2	-	1,7	-	2,1	-	1,4
<i>T. minutus</i>	Rl	0,7	0,7	0,6	1,1	0,3	1,6	1,2	2,5	1,8	1,2	0,5	1,2	0,6	0,8	0,0	1,2	0,0	0,8	0,0	0,9	0,0	0,6	0,4	1,2
	Rv	-	1,5	-	1,6	-	1,3	-	1,9	-	1,2	-	1,8	-	2,5	-	2,1	-	1,2	-	2,1	-	1,9	-	1,4
<i>Moina micrura</i>	Rl	0,0	0,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0	1,3	0,0	0,7	0,0	1,0	0,0	0,1	0,1	1,3
	Rv	-	1,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,9	-	1,2	-	1,6	-	1,4	-	1,0

***Keratella cochlearis* Gosse, 1851**

Não foi detectado um padrão nítido de MVD para esse táxon durante o período de estudo (Figura 2). De uma maneira geral, a população apresentou baixos níveis de sobreposição com o predador invertebrado, tanto durante o período diurno quanto noturno (Tabela 1).

***Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908)**

Esse táxon apresentou uma profundidade média diurna e noturna maior do que os outros rotíferos (3,4 m e 3,6 m, respectivamente) em todo o período estudado (Figura 2). *K. bostoniensis* exibiu um padrão de MVD em quatro dos oito meses em que foi detectada sua presença na coluna de água. A amplitude de migração variou de 0,4 m (julho e setembro/00) a 1,2 m (junho/00), com média de 0,7 m. Apenas no mês de junho/00, o padrão de MVD resultou em diminuição da sobreposição espacial com o predador (Tabela 1).

***Thermocyclops minutus* (Lowndes, 1934)**

(i) Náuplio - Para os náuplios, foi detectado um padrão de MVD em apenas cinco dos doze meses em que foi analisada a sua distribuição espacial. A amplitude de migração vertical variou de 0,4 m (out/99, nov/99 e jan/00) a 0,8 m (jul/00), com média de 0,5 m (Figura 2). Apenas nos meses de out/99, nov/99 e jul/00, a MVD resultou em diminuição da sobreposição espacial com o predador (Tabela 1).

(ii) Copepoditos - Com a exceção de dezembro/99, os copepoditos exibiram um padrão

normal de MVD em todos os meses em que estiveram presentes na coluna de água. A amplitude de migração variou de 0,4m em jan/00 a 1,1m em maio e agosto/00, com média de 0,8m (Figura 2). Dos onze episódios de MVD, nove representaram uma substancial diminuição na sobreposição espacial com o predador (Tabela 1).

(iii) Adultos - *T. minutus* adulto, como os copepoditos, exibiu MVD normal durante todo o período estudado, com exceção do mês de dezembro/99. A amplitude da migração foi mais pronunciada do que náuplios e copepoditos, variando de 0,8 m (março/00) a 2,1 m (junho/00), com média de 1,4 m (Figura 2). Dos onze meses em que foi detectada a MVD, nove se traduziram em diminuição na sobreposição espacial com o predador invertebrado (Tabela 1).

Foi observado, para o copépodo *T. minutus*, um aumento na amplitude da migração dos estádios ontogenéticos iniciais para os finais. Durante todo o período de outubro/99 a setembro/00, os estágios adultos de *T. minutus* apresentaram a amplitude de migração significativamente maior do que os copepoditos (teste *t* paired, $p < 0,005$) e estes uma amplitude de migração maior do que os náuplios (teste *t* paired, $p < 0,005$).

Moina micrura

Esse táxon exibiu MVD em todos os meses em que ele foi encontrado na coluna de água (Figura 2). Apenas no mês de setembro/00, o padrão de MVD não resultou em diminuição de sobreposição espacial com o predador (Tabela 1). Entre todos os

táxons estudados, *M. micrura* foi o que apresentou as maiores amplitudes de MVD, variando de 0,4m (set/00) a 3,0m (junho/00 e agosto/00), com média de 1,5m.

Em resumo, a comunidade zooplancônica apresentou variações nas respostas (em termos de MVD) à pressão de predação exercida por *Chaoborus*. Observou-se que diversos táxons exibiram um padrão nítido de MVD (*B. falcatus*, *B. caudatus*, copepoditos e adultos de *T. minutus* e *Moina micrura*), já em outros, esse comportamento não foi tão nítido ou não foi detectado (i.e: *K. cochlearis*).

Discussão

A predação é reconhecida como um dos principais fatores de influência na dinâmica e na estrutura das comunidades. A maioria dos estudos sobre os efeitos dos predadores sobre as presas enfatiza os efeitos letais, ou seja, a predação direta. Entretanto, os predadores também podem exercer efeitos indiretos importantes sobre a morfologia, a fisiologia, a história de vida e o comportamento das presas (Sih, 1987). As presas podem reduzir a pressão de predação, evitando o encontro com o predador. A mais importante das respostas comportamentais que o zooplâncton exibe contra a predação é o fenômeno da migração vertical diária. Ela efetivamente reduz o risco de predação, pois permite a redução da sobreposição espacial entre as populações de presa e de predador (Williamson, 1993).

Williamson (1993) destaca que a sobreposição espacial pode desempenhar um papel fundamental na determinação de quais presas serão consumidas pelos predadores. Para *Chaoborus*, essa relação é particularmente importante, pois a sua dieta é determinada largamente pela disponibilidade espacial de suas presas (Fedorenko, 1975). As larvas de *Chaoborus* são predadores de emboscada que esperam, com o mínimo de movimento, até que a presa esteja na distância do ataque. Suas interações com presas potenciais, portanto, são governadas primariamente pela distribuição e comportamento natatório das mesmas (Pastorok, 1980).

Na lagoa do Nado, uma única espécie de *Chaoborus* foi coletada: *Chaoborus (Sayomia) brasiliensis* (Theobald, 1901). Durante todo o período de estudo, uma densa população desse díptero foi observada no reservatório, com a densidade total de *Chaoborus* variando de 525-35860 ind m⁻² e a densidade média de 8436 ind m⁻² (Bezerra-Neto, 2001). A distribuição vertical desses dípteros foi acompanhada conjuntamente com a distribuição vertical de suas presas, as populações

zooplancônicas, permitindo que os efeitos comportamentais do zooplâncton à pressão de predação exercida por *Chaoborus* pudessem ser avaliados numa escala anual. Este é o primeiro estudo que analisa o fenômeno da MVD e a sobreposição espacial com o predador em uma escala sazonal em um reservatório brasileiro. E isso foi possível principalmente porque, na lagoa do Nado, o predador invertebrado pôde ser observado na coluna de água, em altas densidades, durante todo o ano.

Foi observado que a larva de *Chaoborus* exerce uma pressão de predação sobre a comunidade zooplancônica na lagoa do Nado. Análise do conteúdo estomacal de 65 larvas de IV estágio de *C. brasiliensis*, coletadas durante o período de estudo no reservatório (Sant'Anna, dados não publicados), mostrou que as larvas de *Chaoborus* se alimentam do zooplâncton do reservatório. Foi observada a presença de diversas espécies de rotíferos (*K. tropica*, *B. caudatus*, *K. bostoniensis*), além de náuplios, copepoditos e adultos de *T. minutus*, no conteúdo estomacal das larvas analisadas.

Os estádios finais de *Chaoborus* na lagoa do Nado desenvolveram MVD em todo o período de estudo. Um fator importante sobre o comportamento de *Chaoborus* foi a exploração das zonas de baixas tensões de oxigênio na coluna de água, possivelmente como uma resposta à predação por peixes (Bezerra-Neto e Pinto-Coelho, 2002).

O comportamento migratório dos rotíferos na lagoa do Nado mostrou três gêneros de uma mesma família (Brachionidae) com estratégias distintas de comportamento migratório. As espécies do gênero *Brachionus* exibiram um padrão de MVD. Esse comportamento acarretou uma redução na sobreposição espacial com o predador.

Já as espécies do gênero *Keratella* (*K. tropica* e *K. cochlearis*) não exibiram um padrão nítido de MVD. Entretanto, os valores de sobreposição com o predador não foram elevados. A presença em estratos superiores da coluna d'água, onde os predadores são escassos, pode ser a estratégia utilizada por essas espécies para evitar o predador. *Kellicottia bostoniensis* também não exibiu um padrão nítido de MVD. Em contraste, exibiu altos valores de sobreposição espacial com as larvas de *Chaoborus*.

Diversos estudos sobre a migração vertical de rotíferos e a sobreposição espacial com predadores mostram que as reações desses organismos são espécie-específicas, como observamos na lagoa do Nado. Williamson (1993) observou que os rotíferos *Keratella crassa*, *Ascomorpha sp.* e *Polyarthra vulgaris* reduzem substancialmente o risco de predação por *Mesocyclops* a partir da migração vertical diária.

González (1998) também encontrou um padrão migratório espécie-específico em rotíferos na presença de *Chaoborus*. Foi observado que *Kellicottia longispina* e *Polyarthra sp.* mostraram um nítido padrão de MVD e *K. cochlearis* não mostrou um comportamento migratório, como observado.

Os resultados encontrados para o grupo dos copépodos não só mostraram que a espécie predominante (*T. minutus*) exibiu MVD, como esse comportamento resultou na diminuição do risco de predação (pela diminuição da sobreposição espacial com o predador). Além disso, os dados mostraram que existe um aumento na amplitude da MVD dos estádios iniciais (I e II) para os finais (III e IV) dessa espécie.

Padrão semelhante ao encontrado na lagoa do Nado foi observado por Neill (1992) para o copépodo calanóide *Diaptomus kenai*. Foi observado que os náuplios não exibiam migração quando expostos à predação por *Chaoborus*. Entretanto, os estágios de copepodito e adulto exibiam MVD quando os Chaoborídeos eram quimicamente detectados (querormônios).

A MVD em cladóceros já foi amplamente discutida. Diversos estudos já foram realizados em lagos e em reservatórios brasileiros detalhando o comportamento migratório desse grupo, destacando-se Matsumura-Tundisi *et al.* (1984) e Nogueira e Panarelli (1997). Nesses trabalhos, entretanto, a distribuição vertical dos Cladocera foi explicada principalmente em função dos fatores abióticos, como temperatura e oxigênio. Arcifa (1999), a partir do estudo da migração vertical de *Chaoborus sp.*, no lago Monte Alegre, Estado de São Paulo, observou que a sobreposição espacial entre as larvas de *Chaoborus* e a população de cladóceros, durante o período noturno, possibilitaria uma maior pressão de predação. Na lagoa do Nado, a espécie mais freqüente, *Moina micrura*, desenvolveu um padrão nítido de MVD, com a migração representando uma substancial diminuição de sobreposição com o predador.

Resultados semelhantes foram encontrados por Nesbitt *et al.* (1996), a partir de experimentos em mesocosmos, mostrando que o cladóceros *Daphnia pulex* buscava reduzir a sobreposição espacial com o predador invertebrado, a larva do díptero *Chaoborus*, através da migração vertical diária. González (1998) também observou que três espécies de *Daphnia* reagiam à presença de *Chaoborus*, pela alteração de sua distribuição espacial.

Um aspecto importante no comportamento migratório dos táxons predominantes da lagoa do Nado foi a sua variabilidade no tempo. Em

outubro/99, a migração vertical diária foi uma característica comportamental importante nessa comunidade, pois, à exceção de *K. cochlearis*, todos os organismos exibiram um padrão nítido de MVD. Em contraste, no mês de janeiro/2000, apenas *K. tropica* exibiu um fraco padrão de MVD, com o restante dos organismos permanecendo nos estratos superficiais durante dia e noite. Costatou-se, portanto, que o comportamento migratório pode variar no tempo e que estudos sobre MVD abrangendo apenas um período do ano (seco ou chuvoso, p. ex.) podem mostrar padrões de períodos particulares. Isso se dá porque as respostas comportamentais dos organismos podem ser influenciadas pelo risco de predação (densidade, sobreposição espacial e vulnerabilidade ao predador), pela disponibilidade de alimento e por influência de fatores abióticos (temperatura e oxigênio, p. ex.). Entretanto, como esses fatores variam em diferentes escalas (diárias e sazonais), as respostas comportamentais dos organismos também variam (Williamson, 1993).

Dentre os aspectos que influenciam a MVD dos organismos, descritos acima, este estudo focalizou principalmente a sobreposição espacial com o predador. Foi observado que, nos períodos em que os táxons migrantes não exibiram MVD, a migração, provavelmente, não traria vantagens para o organismo, porque ou (1) eles já se encontravam em estratos seguros da coluna de água, onde a sobreposição espacial com o predador era pequena, tanto no período diurno quanto no período noturno, ou (2) a densidade do predador era muito baixa e, conseqüentemente, o risco de predação era baixo.

Conclusão

Este estudo demonstrou que a distribuição espacial da maioria dos táxons predominantes da comunidade zooplancônica da lagoa do Nado esteve associada à distribuição da larva de *Chaoborus brasiliensis* e que a migração vertical diária dessas espécies foi importante na redução da sobreposição espacial com o predador (hipótese 1). Outra constatação foi que este comportamento pode ser modulado ou regulado (hipótese 2), com a presença ou não do comportamento migratório variando no tempo, de acordo, entre outros fatores, com o risco de predação.

Agradecimentos

Os autores agradecem à Prefeitura de Belo Horizonte e especialmente aos funcionários do Parque L. do Nado pela colaboração; à Laura Rull

Del Aguila e a Daniel Peifer Bezerra pelo inestimável auxílio durante o trabalho de campo; à Eneida Skinazi Sant'Anna por disponibilizar os dados sobre a análise de conteúdo estomacal das larvas de *Chaoborus*; ao Prof. Dr. Raoul Henry e à Profª. Dra. Arnola Rietzler pelas sugestões e críticas às versões iniciais do manuscrito; ao CNPq pela bolsa de mestrado ao primeiro autor.

Referências

- ARCIFA, M. S. Lago Monte Alegre: uma visão sobre a estrutura e hipótese de funcionamento. In: HENRY, R. *Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais*. Botucatu: Fundibio, Fapesp, 1999, cap.3, p. 55-76.
- ARCIFA, M. S. Feeding habits of Chaoboridae larvae in a tropical Brazilian reservoir. *Rev. Bras. Biol.*, São Carlos, v. 60, p. 152-159, 2000.
- BEZERRA-NETO, J. F. *A influência da larva de Chaoborus (Insecta: Diptera) na distribuição espacial da comunidade zooplancônica na lagoa do Nado, Belo Horizonte - MG*. 2001. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2001.
- BEZERRA-NETO, J. F.; PINTO-COELHO, R. M. O déficit de oxigênio em um reservatório urbano: lagoa do Nado, BH-MG. *Acta Limnol. Brasil.*, São Paulo, v. 13, n. 1, p. 107-116, 2001.
- BEZERRA-NETO, J. F. B.; PINTO-COELHO, R. M. Migração vertical das larvas de *Chaoborus brasiliensis* (Diptera: Chaoboridae) em um reservatório tropical: lagoa do Nado, Belo Horizonte, Estado de Minas Gerais. *Acta Scientiarum*, Maringá v. 24, n. 2, p. 329-336, 2002.
- DINI, M. L. *et al.* Effects of predators and food supply on diel vertical migration of *Daphnia*. In: CARPENTER, S. R.; KITCHELL, J. F. *The trophic cascades in lakes*. New York: University of Cambridge, 1993, cap. 9, p. 153-171.
- DODSON, S. The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: Predation-avoidance behavior in *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.*, Waco, v. 33, p. 1431-1439, 1988.
- FEDORENKO, A.Y. Instar and species-specific diets in two species of *Chaoborus*. *Limnol. Oceanogr.*, Waco, v. 20, p. 238-249, 1975.
- GONZÁLEZ, M. J. Spatial segregation between rotifers and cladocerans mediated by *Chaoborus*. *Hydrobiologia*, Dordrecht, v. 387/388, p. 426-436, 1998.
- GONZÁLEZ, M. J.; TESSIER, A. J. Habitat segregation and interactive effects of multiple predators on a prey assemblage. *Freshwat. Biol.*, Oxford, v. 37, p. 179-191, 1997.
- HAYS, G. C. *et al.* Interspecific differences in the diel vertical migration of marine copepods: the implications of size, color, and morphology. *Limnol. Oceanogr.*, Waco, v. 39, p. 1621-1629, 1994.
- HUTCHINSON, G. E. *A treatise on limnology, Vol. II*. New York: J. Wiley and Son, Inc., 1967.
- LEIBOLD, M. A. Resources and predation can affect the vertical distribution of zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, Waco, v. 35, p. 938-944, 1990.
- LOOSE, C. J.; DAWIDOWICZ, P. Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: the costs of predator avoidance. *Ecology*, Davis, v. 75, p. 2255-2263, 1994.
- MATSUMURA-TUNDISI, T. *et al.* Diel migration and vertical distribution of Cladocera in Lake D. Helvécio. *Hydrobiologia*, Dordrecht, v. 113, p. 299-306, 1984.
- MOORE, M. V. *et al.* Omnivory of the larval phantom midge (*Chaoborus* spp.) and its potential significance for freshwater planktonic food webs. *Can. J. Zool.*, Ottawa, v. 72, p. 2055-2065, 1994.
- NEILL, W. E. Induced vertical migration in copepods as a defense against invertebrate predation. *Nature*, London, v. 345, p. 524-526, 1990.
- NEILL, W. E. Population variation in the ontogeny of predator-induced vertical migration of copepods. *Nature*, London, v. 356, p. 54-57, 1992.
- NESBITT, L. M. *et al.* Opposing predation pressures and induced vertical migration responses in *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.*, Waco, v. 41, p. 1306-1311, 1996.
- NOGUEIRA, M. G.; PANARELLI, E. Estudo da migração vertical das populações zooplancônicas na Represa de Jurumirim (Rio Paranapanema - SP). *Acta Limnol. Bras.*, São Paulo, v. 9, p. 55-81, 1997.
- OHMAN, M. D. The demographic benefits of diel vertical migration by zooplankton. *Ecol. Monogr.*, v. 60, p. 257-281, 1990.
- OHMAN, M. D. *et al.* Reverse diel migration: an escape response from invertebrate predators. *Science*, Washington, v. 220, p. 1404-1407, 1983.
- PASTOROK, R. A. The effects of predator hunger and food abundance on prey selection by *Chaoborus* larvae. *Limnol. Oceanogr.*, Waco, v. 25, p. 910-921, 1980.
- SIH, A. Predator and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. In: KERFOOT, W. C.; SIH, A. (Eds.) *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatics Communities*. Hanover: University Press, 1987, cap. 12, p. 389-436.
- STICH, H.; LAMPERT, W. Predation evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature*, London, v. 293, p. 396-398, 1981.
- WILLIAMSON, C. E. Linking predation risk models with behavioral mechanisms: identifying population bottlenecks. *Ecology*, Davis, v. 74, p. 320-331, 1993.
- WILLIAMSON, C. E.; STOECKEL, M. E. Estimating predation risk in zooplankton communities: the importance of vertical overlap. *Hydrobiologia*, Dordrecht, v. 198, p. 125-131, 1990.
- ZARET, T. M.; SUFFERN, J. S. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnol. Oceanogr.*, Waco, v. 21, p. 804-813, 1976.

Received on October 03, 2001.

Accepted on February 20, 2002.