



**Nelson José Cabaços
Abrantes**

**Dinâmica populacional de *Ceriodaphnia pulchella*
(Crustacea, Cladocera)**

Dissertação apresentada à Universidade de Aveiro para cumprimento dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Ciências das Zonas Costeiras, realizada sob a orientação científica do Prof. Doutor Fernando Gonçalves, Professor Auxiliar do Departamento de Biologia da Universidade de Aveiro

o júri

presidente

Prof. Doutora Maria de Lourdes Gomes Pereira
Professora Associada da Universidade de Aveiro

Prof. Doutor Ulisses Manuel Miranda Azeiteiro
Professor Auxiliar da Delegação do Porto da Universidade Aberta

Prof. Doutor Fernando José Mendes Gonçalves
Professor Auxiliar da Universidade de Aveiro

agradecimentos

Ao Prof. Doutor Fernando Gonçalves pelo apoio científico e técnico prestado, pelo privilégio de integrar a sua equipa de investigação, onde me foram proporcionadas todas as condições para o desenvolvimento deste trabalho e pela motivação, boa disposição e amizade que constantemente me transmitiu.

Ao Prof. Doutor Mário Pereira pela amizade e apoio na determinação de parâmetros físico-químicos e na caracterização da flora algológica da lagoa da Vela.

Ao Prof. Doutor António Nogueira pela disponibilidade e apoio no tratamento estatístico dos resultados.

Às Mestres Ruth Pereira e Anabela Maia pela amizade e incentivo permanentes.

Ao técnico Sr. Aldiro pelo apoio prestado em campo e boa disposição.

A todos os colegas que colaboraram no trabalho de campo, especialmente à Sara Antunes, à Catarina Marques, ao João Pestana, à Sandra Lagarto e à Raquel Agra.

À Engenheira Mestre Ana Ré e ao Dr. Abel Ferreira pela amizade e apoio prestado em laboratório.

À Tânia por tudo!!

À minha família, especialmente à minha mãe e irmão que sempre me incentivaram e apoiaram.

À Universidade de Aveiro pelo financiamento deste estudo, através da atribuição de uma bolsa de Mestrado.

resumo

Os principais factores ambientais que controlam o crescimento e reprodução do zooplâncton são a temperatura, a quantidade e qualidade do alimento e a predação.

No presente trabalho, pretendeu-se analisar a dinâmica populacional e as estratégias adaptativas do cladóceros *Ceriodaphnia pulchella*, face às variações ambientais. Para esse efeito, acompanhou-se a população de *C. pulchella* da lagoa da Vela ao longo de 32 dias. Por outro lado, pretendeu-se avaliar a influência do factor alimento no ciclo de vida deste cladóceros, sob condições controladas de temperatura e na ausência de predadores. Deste modo, paralelamente ao trabalho de campo, os animais foram submetidos a 5 diferentes tratamentos em laboratório: meio artificial (ASTM hard water) com adição de *Selenastrum capricornutum* como alimento (1); água da lagoa da Vela filtrada por rede de 50µm com e sem adição de alimento (2 e 3); água da lagoa filtrada por filtro de fibra de vidro com e sem adição de alimento (4 e 5).

Os resultados obtidos no estudo de campo sugerem que a dinâmica populacional de *C. pulchella* foi afectada, principalmente, pelo factor alimento e pela predação. Assim, quando o alimento se torna limitante, este cladóceros apresenta um menor número de ovos, possibilitando um maior investimento de energia por ovo, e, deste modo, os juvenis emergentes têm maior capacidade de sobrevivência. Como resposta à pressão exercida pelos predadores vertebrados, *C. pulchella* atinge a maturação mais cedo, com um menor tamanho, evitando a predação selectiva por tamanhos.

Em laboratório verificou-se que o alimento disponível foi o factor com maior influência na dinâmica populacional de *C. pulchella* na ausência de predadores. Este factor foi responsável por variações ao nível dos parâmetros de crescimento e reprodução, observando-se menor número de ovos e menores tamanhos dos indivíduos de *C. pulchella*, em condições alimentares limitadas. Verificou-se ainda que esta espécie, na ausência de alimento fitoplanctónico, recorre ao consumo de bactérias e pequenas partículas.

Este trabalho permitiu concluir que a espécie *C. pulchella*, da lagoa da Vela, possui a capacidade de adaptação a flutuações das condições ambientais. Esta sua capacidade é devida à plasticidade fenotípica em relação às prioridades energéticas (idade, número de ovos, tamanho à primeira reprodução e peso) e à sua dieta alimentar, permitindo-lhe a sobrevivência e continuidade no ecossistema.

abstract

The most important environmental factors controlling zooplankton growth and reproduction are temperature, food quantity and quality and predation.

In this study, the population dynamics and adaptive strategies of the cladoceran *Ceriodaphnia pulchella* was analysed in response to environmental fluctuations. For this purpose, *C. pulchella* population was followed for a 32 days period in Vela lake. On the other hand, the influence of food in the life history of this species was analysed under controlled temperature and absence of predators. Thus, at the laboratory the organisms were submitted to five treatments: artificial medium (ASTM hard water) supplied with *Selenastrum capricornutum* as food (1); lake water filtered through 50µm mesh size with and without food (2 and 3); lake water filtered through glass fibre filters with and without food (4 and 5).

Field study results suggest that *C. pulchella* dynamics was affected mainly by food and predation. Thus, when the quantity of available food decreases, the cladoceran clutch size diminishes. This provides an increment of the energy allocated per egg and, as a result, the neonates show a high survival capacity. Due to predation stress, *C. pulchella* reaches the maturation earlier, at smaller size, and therefore avoiding its selective size predation by vertebrate predators.

Lab experiments showed that food supply was the main factor to affect *C. pulchella* dynamics, in the absence of predators. Food variations were responsible for growth and reproduction changes in *C. pulchella*: under limited food conditions, organisms showed a decrease of clutch size and body length. When the phytoplankton was absent, this species consumes bacteria and non identified filtered particles.

The present work demonstrated that *C. pulchella* from Vela lake adjust itself to slight variations of environmental conditions. That ability is due to the phenotypic plasticity in relation to the energetic priorities (age, number of eggs, size at first reproduction and weight), and to the dietary behaviour, which permits its survival and maintenance in the ecosystem.

Índice

I	Introdução	1
1.1	Introdução geral	1
1.1.1	Ecosistemas de água doce	1
1.1.2	Zooplâncton	2
1.1.3	Principais factores reguladores da dinâmica populacional	4
1.2	Objectivos	9
II	Dinâmica populacional de <i>Ceriodaphnia pulchella</i> na lagoa da Vela	11
2.1	Introdução	11
2.2	Local de estudo: lagoa da Vela	12
2.2.1	Localização geográfica	12
2.2.2	Caracterização biológica	13
2.2.3	Classificação	14
2.3	Material e métodos	14
2.3.1	Parâmetros físico-químicos e clorofila <i>a</i>	14
2.3.2	Comunidade de cladóceros	15
2.3.3	Parâmetros populacionais e fisiológicos de <i>C. pulchella</i>	16
2.3.4	Análise estatística	18
2.4	Resultados	18
2.4.1	Caracterização físico-química da água	18
2.4.2	Comunidade de cladóceros	23
2.4.3	Parâmetros populacionais e fisiológicos de <i>C. pulchella</i>	25
2.5	Discussão	34

III Dinâmica populacional de <i>Ceriodaphnia pulchella</i> em laboratório	39
3.1 Introdução	39
3.2 Material e métodos	40
3.2.1 Preparação do meio de cultura artificial	40
3.2.2 Preparação do aditivo orgânico (extracto de alga)	40
3.2.3 Cultura e preparação de <i>Selenastrum capricornutum</i> como alimento	41
3.2.4 Plano experimental	42
3.2.5 Análise estatística	44
3.3 Resultados	45
3.4 Discussão	56
IV Considerações finais	61
Referências bibliográficas	63

I Introdução

1.1 Introdução geral

1.1.1 Ecossistemas de água doce

Cerca de 40% do volume total de água doce da Terra estão contidos nas bacias dos lagos grandes. No entanto, a maior parte dos lagos e albufeiras são pequenos e estão concentrados nas regiões temperada e subártica do Hemisfério Norte. Estes lagos pequenos são geralmente pouco profundos (<20 m) e mais produtivos que os lagos profundos (Wetzel, 1993).

A qualidade da água resulta do impacto externo de energia e matéria sobre o ecossistema e da sua transformação através de complexas interacções no interior do sistema aquático (Benndorf, 1990). Os ecossistemas de água doce desempenham um papel vital na vida do Homem, quer para consumo, irrigação, indústria, transporte, actividades recreativas e pescas. Contudo, os recursos de água doce estão a ser explorados e degradados a uma velocidade alarmante pelas actividades humanas. Como causas desta limitação está o crescimento populacional aliado ao consumo e utilização exponencial deste recurso, devido ao desenvolvimento tecnológico (*demofora*) (Wetzel, 1993). Face a este cenário, torna-se necessário controlar as exigências impostas pelo desenvolvimento demográfico exponencial, caso contrário estará iminente uma crise. É de extrema importância, portanto, que se compreenda a estrutura e modo de funcionamento dos recursos de água doce por forma a maximizar a sua gestão. Há uma necessidade urgente em alargar os conhecimentos que actualmente possuímos sobre estes sistemas, não só ao nível físico-químico e biológico em particular, mas principalmente ao nível das interacções resultantes, analisando estes sistemas no seu conjunto.

1.1.2 Zooplâncton

Os sistemas de água doce apresentam uma grande diversidade em organismos, estando representados quase todos os Phyla. O zooplâncton é considerado um importante componente dos ecossistemas aquáticos pelo papel fundamental que desempenha na transferência de energia dos produtores primários para níveis tróficos superiores (Brooks e Dodson, 1965). A posição ocupada pelos organismos zooplânctônicos na cadeia trófica torna-os intermediários nos processos “top-down” e “bottom-up” no ecossistema (Stemberger e Lazorchak, 1994). O zooplâncton pode controlar a abundância relativa de fitoplâncton, quer directamente através da herbivoria, ou indirectamente condicionando a disponibilidade de nutrientes para o fitoplâncton (Carney e Elser, 1990). Em determinados sistemas, nomeadamente sistemas eutrofizados, verificou-se que uma comunidade aquática dominada por zooplâncton, ao exercer uma enorme herbivoria sobre o fitoplâncton, tem a capacidade de conduzir o sistema para um estado de água transparente (“clear water state”) (Lampert *et al.*, 1986; Arndt e Nixdorf, 1991; Hanson e Butler, 1994; Blindow *et al.*, 2000; Cottenie *et al.*, 2001).

Os três principais grupos de organismos zooplanctónicos que se podem encontrar praticamente em todos os lagos do Mundo, são os Rotifera e duas subclasses de Crustacea: Cladocera e Copepoda. No seu conjunto estes três grupos constituem a quase totalidade da produtividade zooplanctónica (Wetzel, 1993).

Os Cladocera funcionam como grupo “chave” nas cadeias alimentares planctónicas, o que se deve principalmente à sua habilidade para filtrar partículas, que ordenadas em tamanho podem ir desde bactérias (Nagata e Okamoto, 1988; Hessen e Andersen, 1990; Brendelberger, 1991) até algas de maior dimensão (Infante e Litt, 1985; De Bernardi *et al.*, 1987). Os Cladocera são, na sua maioria, pequenos, geralmente translúcidos e vulgarmente designados de “pulgas de água”, devido à sua forma e modo de natação. Relativamente ao seu ciclo de vida (Fig. 1), estes organismos reproduzem-se por partenogénese. Os ovos são depositados na bolsa de incubação, onde se desenvolvem passando a embriões

e assumindo a forma geral dos adultos, até serem libertados para o exterior. Após a libertação dos neonatos a progenitora muda o exoesqueleto (carapaça), aumenta de tamanho, e deposita novos ovos na bolsa de incubação. Em condições adversas, os ovos partenogénicos podem originar machos, possibilitando a reprodução sexuada que conduz à formação de ovos de repouso (*ephippia*), resistentes à dessecação, congelamento (Hebert, 1978, Hallam *et al.*, 1990) e à acção de enzimas digestivas (Hebert, 1978). As *ephippia* desempenham um papel importante, quer no restabelecimento de populações locais após um período desfavorável, quer na colonização de novos *habitats* (Wolf e Carvalho, 1989; De Stasio, 1990; Mnatsakanova e Polishchuk, 1996; Hairston *et al.*, 2000).

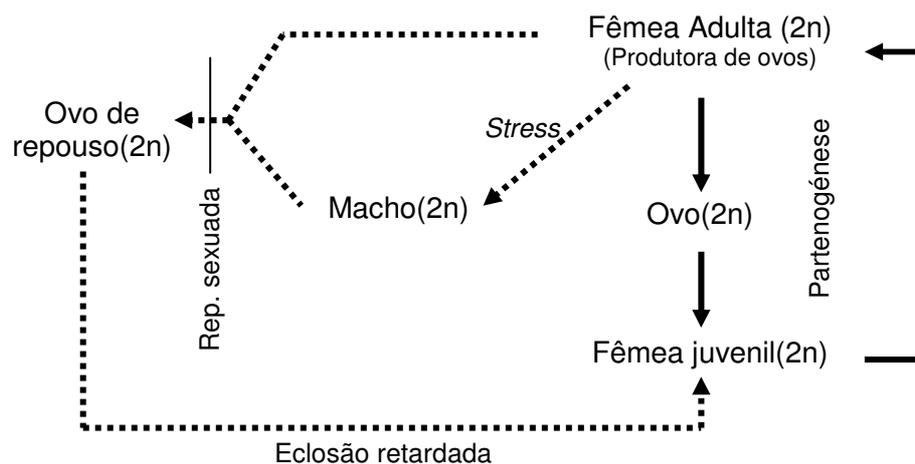


Fig. 1. Representação esquemática do ciclo de vida dos cladóceros; — representa o ciclo de vida em condições favoráveis; representa o ciclo de vida em condições de *stress*.

O género de cladóceros mais estudado é *Daphnia*, sendo, em muitos lagos eutróficos, considerado como o principal responsável pelo controle de fitoplâncton (Carpenter *et al.*, 1985; Leibold, 1989; Carpenter e Kitchell, 1993; Shapiro, 1995) e constitui uma dieta importante para peixes (Dodson e Hanazato, 1995).

Por forma a avaliar o papel dos organismos nos sistemas aquáticos é necessário um conhecimento relativamente aprofundado do seu ciclo de vida e do seu comportamento face a estímulos exteriores. É a dinâmica populacional e

determinadas características comportamentais adaptativas que a influenciam, que vão regular a produtividade não só de uma espécie mas de toda a comunidade (Wetzel, 1993).

1.1.3 Principais factores reguladores da dinâmica populacional

As populações e comunidades de organismos são reguladas por uma variedade de factores abióticos e bióticos, que desempenham papéis diferentes entre vários sistemas biológicos e inclusivé dentro do mesmo sistema (Hunter e Price, 1992). Os principais factores responsáveis pela dinâmica e flutuações populacionais dos cladóceros podem ser reunidos em três principais grupos: a temperatura, o alimento e a predação.

Dentro dos factores abióticos, a temperatura adquire grande importância, sendo responsável pela alteração dos processos de produção de energia, assimilação e respiração, o que se reflecte na sobrevivência, crescimento e reprodução dos cladóceros (Burns, 1969; Allan e Goulden, 1980; Goss e Bunting, 1983; Moore *et al.*, 1996; Giebelhausen e Lampert, 2001). Assumindo que as condições alimentares são constantes, um aumento de temperatura resulta num aumento da taxa de herbivoria, crescimento e reprodução (Burns, 1969; Goss e Bunting, 1983; Orcutt e Porter, 1984; Schwartz, 1984; Claska e Gilbert, 1998; Yurista, 1999; Giebelhausen e Lampert, 2001).

Em lagos localizados em regiões de clima quente existem vários exemplos de sistemas onde os crustáceos zooplânctónicos são mais abundantes durante o Inverno (*e.g.* Beavers e Stavn, 1975; Pace e Orcutt, 1981; Arcifa *et al.*, 1992; Taylor *et al.*, 1993; Saunders *et al.*, 1999). Em contraste, nos lagos nórdicos temperados, os picos populacionais são mais frequentes durante a Primavera e Outono (ver Sommer *et al.*, 1986; Horne e Goldman, 1994). O modelo geral para a explicação deste padrão sazonal nos lagos profundos temperados foi sumariado por Sommer *et al.* (1986): i) na Primavera os lagos aquecem e a estratificação observada no Inverno desaparece, o que permite ao fitoplâncton um maior acesso a nutrientes da zona hipolimnética, logo a sua produtividade aumenta grandemente levando ao aumento dos zooplânctontes herbívoros; ii) a elevada

produção de zooplâncton pode, eventualmente, esgotar o alimento disponível e diminuir; iii) no Verão os sistemas voltam a estratificar-se e, conseqüentemente, os recursos alimentares (fitoplâncton) tornam-se limitantes levando ao declínio de zooplâncton; iv) no Outono uma nova destratificação térmica do sistema permite o acesso aos nutrientes da zona hipolimnética e ocorre um aumento do fitoplâncton e, conseqüentemente, um segundo pico na biomassa de zooplâncton herbívoro; v) as baixas temperaturas do Inverno restringem as taxas de produção de zooplâncton e em algumas espécies estimula a diapausa (*e.g. Daphnia*).

Em relação aos lagos pouco profundos, onde a estratificação não é notória, o aumento da temperatura que ocorre a partir da Primavera vai ser responsável pela mineralização e libertação de nutrientes do sedimento, o que vai favorecer o desenvolvimento de fitoplâncton (Jeppesen *et al.*, 1996) e conseqüentemente influenciar a produção de zooplâncton. Por outro lado, as altas temperaturas favorecem o desenvolvimento e aparecimento de *blooms* de cianobactérias (Shapiro, 1990), o que por sua vez vai interferir negativamente nas populações de cladóceros que lhe são sensíveis, nomeadamente os dafnídeos (Gliwicz, 1990a; Berthon e Brousse, 1995; Claska e Gilbert, 1998).

Os organismos zooplanctónicos são consumidores não selectivos, ingerindo todas as partículas filtráveis, incluindo algas, bactérias, protistas e detritos, sendo deste modo confrontados com um largo espectro de recursos de variada qualidade. Assim, a quantidade e qualidade de alimento é outro dos factores que mais influencia as flutuações sazonais e dinâmica populacional. Em *Daphnia*, por exemplo, a concentração de alimento influencia o investimento de energia maternal, o que se reflecte na fecundidade e tamanho dos neonatos. Deste modo, quando o alimento é abundante, *Daphnia* apresenta maior número de ovos e neonatos de menores dimensões, verificando-se o oposto, ou seja, menor número de ovos e neonatos de maior tamanho, em situações de escassez alimentar (Glazier, 1992; Guisande e Gliwicz, 1992; Gliwicz e Boavida, 1996; Müller-Navarra e Lampert, 1996; Greenwood *et al.*, 1999; Hülsmann, 2001). Ao produzir menos ovos, o investimento por ovo é maior, logo os neonatos apresentam maiores reservas alimentares e a sua capacidade de sobrevivência perante condições alimentares limitantes aumenta.

A qualidade de alimento também é determinante na dinâmica populacional, verificando-se que o alimento de fraca qualidade conduz a uma diminuição das taxas de crescimento e reprodução do zooplâncton (Kilham *et al.*, 1997; Sterner, 1998; Hülsmann, 2001). A qualidade do alimento fitoplanctónico depende das suas características morfológicas e bioquímicas. Parâmetros como tamanho (Burns, 1968), presença de bainhas gelatinosas (Porter, 1975), estrutura da parede celular (Van Donk *et al.*, 1997) e toxicidade (Lampert, 1987) podem influenciar a ingestão e digestão das algas e, conseqüentemente, afectar as taxas de crescimento zooplanctónico (Vanni e Lampert, 1992). As cianobactérias, na sua maioria, constituem um alimento de fraca qualidade devido à sua estrutura filamentosa ou colonial, ou devido às suas toxinas, exercendo um efeito negativo no crescimento e reprodução do zooplâncton (ver Arnold, 1971; Lampert, 1987; Reinikainen, *et al.*, 1994; Repka, 1996). Os vários constituintes celulares das algas [C, N, P, lípidos, ácidos gordos essenciais (FA), proteínas, aminoácidos essenciais] também são importantes na determinação da qualidade do alimento. Limitações ao nível dos nutrientes algais resultam numa limitação de nutrientes necessários para o crescimento zooplanctónico (Hessen, 1992; Sterner, 1993). Por exemplo, alimento algal com déficit em P ou N, interfere negativamente no crescimento e reprodução de *Daphnia* (Mitchell *et al.*, 1992; Sterner, *et al.*, 1993; Kilham *et al.*, 1997; Lüring e Van Donk, 1997; DeMott *et al.*, 1998; Conde-Porcuna, 2000; Hochstädter, 2000).

Das várias interacções que surgem entre as espécies, a predação é considerada como um factor chave na ecologia do zooplâncton (Brooks e Dodson, 1965). Predadores vertebrados e invertebrados têm um grande impacto nas comunidades de zooplâncton através da predação selectiva por tamanho (Zaret, 1980). Enquanto que a selecção de presas de maiores dimensões é feita por predadores vertebrados, a selecção de indivíduos de menor tamanho é feita por predadores invertebrados (Gliwicz e Pijanowska, 1989). Por outro lado, é evidente que os produtos químicos libertados pelos predadores influenciam o crescimento e reprodução das suas potenciais presas (Machécek, 1991; Stibor, 1992; Weider e Pijanowska, 1993; Reede e Ringelberg, 1995; Reede, 1995, 1997; Walls e Ventalã, 1998).

Os cladóceros constituem um grupo de presas de grande importância para os peixes planctívoros (O'Brien, 1979). Uma das estratégias desenvolvida por este grupo de organismos, para minimizar os efeitos da predação em lagos profundos, é a migração vertical (Lampert, 1993), deslocando-se para zonas mais profundas durante o dia e regressando para zonas mais superficiais com o anoitecer. Outra estratégia é o refúgio destes organismos em zonas de macrófitas que constituem um abrigo (Timms e Moss, 1984; Lauridsen e Lodge, 1996). Na presença de compostos químicos libertados pelos peixes, os cladóceros atingem a maturação mais cedo e com menor tamanho, e produzem mais ovos (Machécek, 1991; Stibor, 1992; Reede e Ringelberg, 1995; Reede, 1995, 1997). Através desta estratégia, a energia é canalizada mais cedo para a reprodução e, deste modo, a menor dimensão dos organismos aumenta as probabilidades de sobrevivência até produzirem descendência.

A redução do número de peixes zooplancívoros tem sido utilizada no controlo do estado trófico de alguns lagos (biomanipulação), por forma a conduzir a um aumento na biomassa de zooplâncton e conseqüentemente um decréscimo na biomassa de fitoplâncton. Cada vez mais, a manipulação de peixes é encarada como uma forma de obter baixas densidades de fitoplâncton e deste modo águas mais transparentes em lagos eutrofizados (Shapiro, 1995).

A competição interespecífica tem sido considerada como um mecanismo relevante na estrutura das comunidades zooplanctónicas (Allan, 1973; DeMott e Kerfoot, 1982; Matveev e Gabriel, 1994; Boersma, 1995; Hu e Tessier, 1995; Cáceres, 1998), sendo mais evidente quando os recursos alimentares representam uma condição limitante para o crescimento das populações (Lampert e Muck, 1985). As diferenças nas estratégias competitivas entre cladóceros, surgem como consequência de atributos e condutas alimentares variáveis (DeMott, 1982, 1985; DeMott e Kerfoot, 1982; Goulden *et al.*, 1982; Bern, 1990; Martinez e Montecino, 2000). Sendo o tamanho do indivíduo uma variável importante na capacidade competitiva entre cladóceros (Brooks e Dodson, 1965; Gliwicz, 1990b), existem, contudo, numerosas evidências que relacionam as estratégias competitivas com o consumo de recursos alimentares (DeMott, 1982, 1985; Richman e Dodson, 1983; Bern, 1990; Martinez e Montecino, 2000). Deste

modo, as eficiências na competição diferem em função de atributos morfológicos, valor nutricional e níveis de toxicidade das partículas alimentares.

Qualquer alteração num factor ambiental que influencie a ingestão, assimilação, respiração ou a taxa de crescimento, vai influenciar a capacidade competitiva entre espécies, reflectindo-se no seu crescimento e reprodução (DeMott, 1983).

O processo de eutrofização está muitas vezes associado a variações na dinâmica e flutuações populacionais. Este processo altera a quantidade e qualidade de alimento disponível que, por sua vez, afecta o crescimento e fecundidade dos organismos (Gliwicz e Boavida, 1996). O padrão de competição também pode ser alterado com o processo de eutrofização, pois uma alteração ao nível dos recursos alimentares vai favorecer determinadas estratégias competitivas, o que se reflectirá numa mais-valia para determinado competidor.

Os factores ambientais adquirem maior ou menor importância na determinação dos padrões de dinâmica populacional ao longo das estações do ano (Fig. 2). Assim, de acordo com numerosos estudos (*e.g.* Bosselmann e Riemann, 1986; Sommer *et al.*, 1986; Luecke *et al.*, 1990; Saunders *et al.*, 1999), a predação limita o crescimento populacional no Verão, o alimento é responsável pelo aumento da densidade populacional na Primavera e a temperatura interfere negativamente nas taxas de crescimento populacional no Inverno, devido às baixas temperaturas que condicionam o metabolismo do indivíduo.

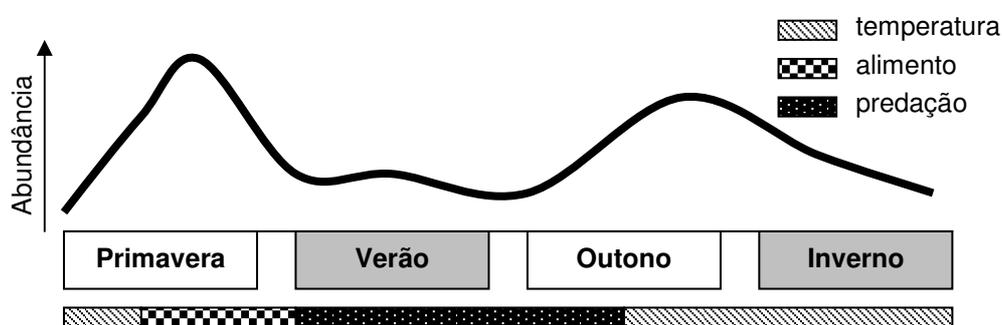


Fig. 2. Diagrama conceptual, sumariando os principais factores que condicionam a abundância de zooplâncton em lagos temperados. [Adaptado de Bosselmann e Reimann (1986)].

O estudo da dinâmica e flutuações populacionais permite um maior esclarecimento sobre a influência dos factores bióticos e abióticos no ciclo de vida e comportamento dos organismos. Como os vários componentes do ecossistema estão interligados, este tipo de estudo possibilita uma maior compreensão do seu funcionamento.

1.2 Objectivos

Com este estudo pretendeu-se analisar a dinâmica populacional e a capacidade adaptativa do cladóceros *C. pulchella*, face às variações dos factores ambientais. Contudo, devido à complexidade de analisar os efeitos dos vários factores separadamente, foi ainda objectivo deste estudo, avaliar a influência do factor alimento na dinâmica de *C. pulchella*, sob condições controladas e na ausência de predadores.

II Dinâmica populacional de *Ceriodaphnia pulchella* na lagoa da Vela

2.1 Introdução

Para que os organismos persistam num determinado *habitat* devem tolerar as flutuações ambientais a que esse sistema está sujeito. A plasticidade fenotípica constitui o principal mecanismo que possibilita a adaptação das populações a *habitats* com flutuações sazonais (Sakwinska, 1998). Qualquer alteração fenotípica, que se revele como uma estratégia vantajosa para as populações, irá, através da selecção natural, determinar o genótipo que será favorecido em cada momento (Reede, 1997).

A lagoa da Vela é considerada um sistema dulciaquícola eutrofizado (Neuwerck, 1960; Barros *et al.*, 1993; Barros, 1994; Pereira, 1997), exibindo padrões de sazonalidade físico-químicos e ecológicos típicos de um sistema aquático com esta classificação trófica (Barros *et al.*, 1993; Rodrigues *et al.*, 1993; Barros, 1994; Gonçalves *et al.*, 1996). A espécie em estudo *Ceriodaphnia pulchella*, conjuntamente com *Daphnia longispina* e *Bosmina longirostris*, são as espécies de cladóceros com maior representatividade na lagoa da Vela (Barros, 1994).

C. pulchella desempenha um papel importantíssimo nas cadeias tróficas pois é um consumidor primário, generalista, que se alimenta de algas, bactérias, protistas, fungos e detritos e constitui um alimento importante para predadores, principalmente invertebrados (De Bernardi *et al.*, 1987). Possui ainda um ciclo de vida curto, o que lhe possibilita uma resposta rápida face a alterações ambientais, através da plasticidade fenotípica. Esta espécie apresenta flutuações sazonais na lagoa da Vela, exibindo picos de abundância no Verão (Barros, 1994). Segundo este autor, as espécies de cladóceros na lagoa da Vela mostram uma separação temporal nos seus picos de abundância, reforçando a ideia de que o factor competição, para além dos factores predação (Gliwicz and Pijanowska, 1989), alimento e temperatura (Vijverberg, 1989), é também um factor responsável pelas flutuações sazonais e estruturação das comunidades zooplancónicas

(Greenwood *et al.*, 1999).

Os efeitos dos factores ambientais na dinâmica das comunidades de zooplâncton herbívoro têm sido largamente estudados. Contudo, a maioria dos estudos tem-se focado em espécies de *Daphnia*, existindo poucos estudos sobre a dinâmica de pequenos cladóceros (*e.g.* Balseiro *et al.*, 1992; Boersma e Vijverberg, 1996; Vijverberg, 1997).

Com o objectivo de compreender de que forma os factores ambientais interferem e condicionam o ciclo de vida de *C. pulchella*, e quais as estratégias adoptadas pela espécie para garantir a sua persistência no ecossistema, procedeu-se ao estudo da sua dinâmica populacional na lagoa da Vela, sendo registadas as alterações demográficas, morfológicas e fisiológicas ao longo de 32 dias.

2.2 Local de estudo: lagoa da Vela

2.2.1 Localização geográfica

A lagoa da Vela situa-se na região centro-litoral de Portugal (coordenadas aproximadas: 40º 5' N; 8º 8' W), na freguesia de Quiaios e concelho da Figueira da Foz (Fig. 3). A lagoa é limitada a Este por terrenos agrícolas e várias povoações (Castanheiro, Bom Sucesso, Lomba do Poço Frio e Pedros), e a Oeste por uma estrada florestal, a qual está separada da lagoa por vegetação, principalmente pinheiros (*Pinus pinaster*) e acácias (*Acacia spp.*).

É uma lagoa pouco profunda (prof. máx. de 2 m), com uma área inundável máxima de aproximadamente 70 ha (2 Km de comprimento e 400m de largura) e está situada entre as cotas de 40 e 50 m acima do nível do mar. É alimentada pelo aquífero freático e pela vala da Veia que comunica com os campos de cultivo do Baixo Mondego. O excesso de água é drenado para uma vala, a norte, que a liga à lagoa da Salgueira e também pela vala do Zurrão que conecta com a vala da Levadia.

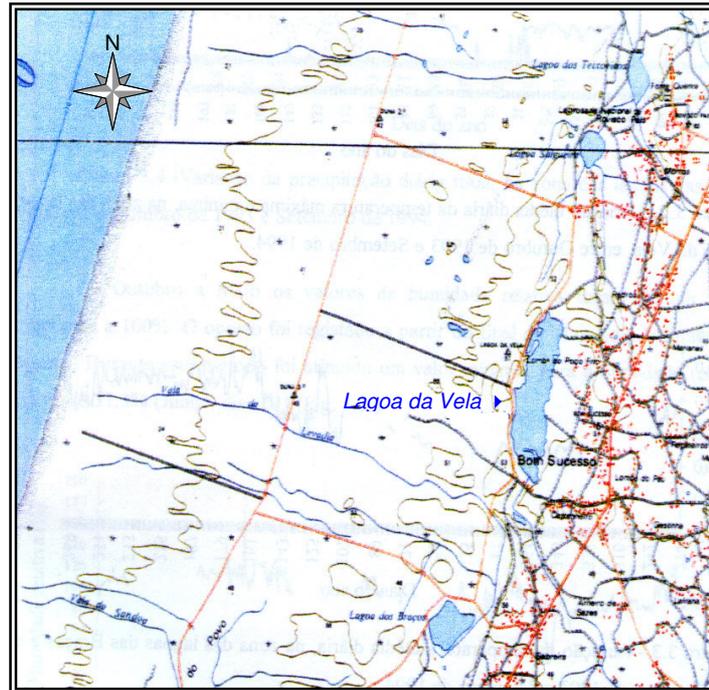


Fig. 3. Localização geográfica da lagoa da Vela.

2.2.2 Caracterização biológica

A grande quantidade de matéria orgânica, com origem na decomposição da vegetação litoral (terrestre e aquática), e os pesticidas e fertilizantes agrícolas utilizados nos terrenos circundantes, contribuem para o aumento da concentração de nutrientes na lagoa. Desde 1960 que este sistema aquático se encontra classificado como eutrófico (Nauwerek, 1960).

A sua comunidade de macrófitas caracteriza-se pela dominância de *Myriophyllum verticillatum*, macrófitas emergentes, como *Cladium mariscus*, e espécies da família Poaceae (Pereira, 1997). A flora algológica, fitoplâncton, é pouco diversificada, sendo constituída por espécies de cianobactérias, diatomáceas e clorófitas cocóides. Nas cianobactérias, salienta-se uma espécie de *Microcystis* (*M. aeruginosa*) e nas diatomáceas (Heterokontophyta, Bacillariophyceae) algumas espécies de *Aulacoseira* (*A. ambigua*, *A. granulata*, *A. granulata* var. *angustissima*), de *Cyclotella* (*C. ocellata*, *C. meneghiniana*, *C. radiosa*) e *Stephanodiscus*. As Chlorophyta apresentam constantemente uma forma flagelada (*Phacotus lenticulares*) sendo a sua comunidade essencialmente constituída por formas cocóides pertencentes aos géneros *Coelastrum* (*C.*

reticulatum var. *reticulatum*), *Pediastrum* (*P. boryanum*, *P. simplex*, *P. tetras*) e *Scenedesmus* (*S. acuminatus*) (Pereira, com. pessoal).

O zooplâncton caracteriza-se pela dominância de rotíferos em detrimento dos cladóceros e copépodes (Rodrigues *et al.*, 1993). A comunidade de cladóceros é representada principalmente por *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina longirostris* e *Daphnia longispina* (Barros, 1994). A comunidade de macroinvertebrados é dominada pelos taxa Hydracarina e Ephemeroptera (Pereira, 1997). A comunidade piscícola é representada, principalmente, por três espécies (*Micropterus salmoides*, *Gambusia holbrooki* e *Cobitis maroccana*) (Pereira, 1997). Relativamente às aves, estas são representadas praticamente por patos mergulhadores (Pereira, 1997). A comunidade herpetológica é constituída por 11 espécies de anfíbios, representando 65% das espécies referenciadas para o nosso país, e por 10 espécies de répteis (Pereira, 1997).

2.2.3 Classificação

A lagoa da Vela tem estatuto de protecção, estando classificada pelo Projecto Biótipos do Programa Corine 85/338/CEE, de 27 de Junho. Esta lagoa, conjuntamente com a lagoa das Braças, estão ainda classificadas como espaços naturais e de protecção de Grau I, pelo Plano Director Municipal da Figueira da Foz, aprovado em 30 de Dezembro de 1993 pela Assembleia Municipal da Figueira da Foz.

2.3 Material e Métodos

2.3.1 Parâmetros físico-químicos e clorofila *a*

Foram efectuadas colheitas diurnas, em dias alternados, na lagoa da Vela, de 31 de Março a 2 de Maio de 2001. Atendendo à pouca profundidade da lagoa (± 2 m), as recolhas foram efectuadas apenas sub-superficialmente ($\pm 0,4$ m).

Foram recolhidos 2 L de água em garrafas de polietileno para determinação, em laboratório, da clorofila *a*, de sólidos suspensos totais e de nutrientes.

Em cada recolha, procedeu-se ao registo *in situ*, dos valores de temperatura (°C) e pH, medidos com um medidor de pH (WTW pH 330/ Set-2), de condutividade ($\mu\text{s}/\text{cm}$), medida com um condutivímetro (WTW LF 330/Set) e da concentração de O_2 (mg/L) e percentagem de saturação de O_2 (%) na água, medidas com um oxímetro (WTW Oxi 330/Set).

Para a análise da clorofila *a* ($\mu\text{g}/\text{L}$) filtrou-se um determinado volume de água, através de filtros de fibra de vidro (Whatman GF/C), com a ajuda de uma bomba de vácuo. A extracção dos pigmentos das células foi feita em acetona a 90% durante 24 h, no escuro e no frio (4°C). A concentração de clorofila *a* foi obtida utilizando um espectrofotómetro (Spectronic 20 Genesis), segundo a fórmula monocromática de Lorenzen (NP4327, 1997). Para a obtenção da biomassa algal ($\mu\text{g}/\text{L}$) multiplicou-se o conteúdo da clorofila *a* por um factor de 67, de acordo com A.P.H.A. (1989).

Os nitratos (mg/L) foram determinados pelo método da redução do cádmio, os nitritos (mg/L) foram determinados pelo método colorimétrico, a amónia (mg/L) foi determinada pelo método de Nessler, a alcalinidade (mg/L de HCO_3^-) foi determinada por titulação com um ácido forte e os ortofosfatos (mg/L) foram determinados pelo método do ácido ascórbico (A.P.H.A., 1989).

Os sólidos suspensos totais (mg/L), assim como os sólidos voláteis e os sólidos fixos, foram determinados de acordo com o A.P.H.A. (1989).

2.3.2 Comunidade de cladóceros

A periodicidade e local de amostragem foram os referidos para os parâmetros físico-químicos.

A amostragem de zooplâncton foi efectuada sub-superficialmente, num total de 3 réplicas. Por cada réplica foram filtrados 20 L de água da lagoa, através de uma rede de nylon de 50 μm de malha. O zooplâncton concentrado por filtração foi conservado no campo, numa solução de formol a 4% neutralizado com açúcar. Esta técnica de conservação mostra-se vantajosa na medida em que evita o

colapso das carapaças e conseqüente perda de ovos pelas fêmeas ovígeras (Boersma e Vijverberg, 1994).

Em laboratório, procedeu-se à contagem e identificação dos cladóceros até à espécie, com o auxílio de uma lupa (Olympus SZX9) e de um microscópio (Leitz HM-Lux 3), utilizando-se a chave de identificação de Amoros (1984). Para as famílias Daphnidae e Bosminidae os organismos foram identificados até à espécie e quantificadas as suas densidades (ind./L). Em relação a Chydoridae apenas se registou a densidade total de indivíduos, pois a técnica de amostragem não era a mais indicada para uma análise detalhada, já que este grupo de organismos se localiza preferencialmente junto ao sedimento (Armengol, 1978).

2.3.3 Parâmetros populacionais e fisiológicos de *C. pulchella*

Para a espécie *C. pulchella*, além do registo das densidades (ind./L), foi medido o comprimento do corpo de cada indivíduo. A medição foi efectuada desde o topo da cabeça até à base do espinho caudal (Fig. 4), utilizando uma ocular micrométrica calibrada. Foram ainda registados o número de ovos por fêmea ovígera, a presença de machos e a ocorrência de ovos de repouso (*ephippia*) e ciclomorfoses.

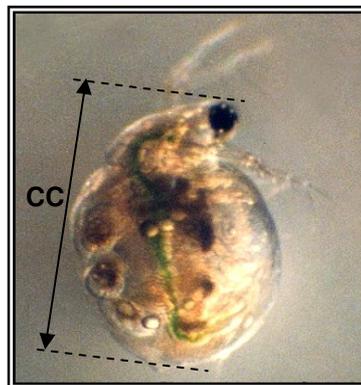


Fig. 4. Medição do comprimento do corpo (CC) de um indivíduo da espécie *C. pulchella*.

Foi determinado o tamanho à primeira reprodução segundo dois métodos descritos por Stibor e Lampert (1993). Um deles considera como tamanho à primeira reprodução, o comprimento da menor fêmea em que se observam ovos na bolsa de incubação. Neste caso, a fêmea mais pequena representa o limite

mínimo do tamanho à reprodução da população e não o tamanho médio. O outro método considera o tamanho médio à primeira reprodução, baseando-se na proporção das maiores fêmeas com ovos. Os indivíduos são divididos por classes de comprimento de 0,05 mm e é calculada a proporção de fêmeas com ovos por cada classe de comprimento. Com o aumento do comprimento do corpo, a proporção de fêmeas com ovos vai aumentando até atingir um patamar que irá corresponder a um valor crítico. O tamanho médio à primeira reprodução vai corresponder à classe de comprimento em que se alcança mais de 50% do valor crítico. Estes dois métodos apresentam algumas limitações: o primeiro fornece um valor muito baixo, já que ocasionalmente aparecem indivíduos com ovos de dimensões particularmente reduzidas; o segundo método torna-se difícil de aplicar quando a proporção de fêmeas adultas sem ovos é elevada (Stibor e Lampert, 1993).

A taxa de crescimento intrínseco da população (r) foi calculada de acordo com a equação:

$$r = (\ln nt - \ln n0) / t ,$$

onde $n0$ é a densidade populacional no instante 0 e nt é a densidade ao fim de um intervalo de tempo t (Wetzel, 1993).

A fecundidade foi estimada com base no número de ovos por fêmea.

Com a finalidade de estabelecer relações entre o comprimento e o peso do corpo, foi efectuada uma recolha qualitativa de zooplâncton por cada data de amostragem. A recolha foi efectuada com o auxílio de uma rede de arrasto para zooplâncton. A amostra recolhida foi transportada para laboratório a 4°C e mantida a esta temperatura por forma a conservar o material vivo até ao seu processamento. Este consistia na medição do comprimento do corpo de indivíduos da espécie *C. pulchella* e na sua separação por 5 classes de comprimento. Seguidamente, os organismos foram colocados em pequenos recipientes de papel de alumínio previamente pesados e guardados em *ependorfs* numerados, permanecendo num ultracongelador a -80°C até serem liofilizados (Liofilizador Flexi-Dry MP Freeze Dryer) e pesados numa microbalança (Mettler MT/UMT).

2.3.4 Análise estatística

Efectuou-se uma regressão linear para determinar a relação entre o peso e o comprimento do corpo, tendo-se aplicado inicialmente uma transformação logarítmica aos dados de acordo com Bird e Prairie (1985):

$$\ln P = \ln a + b \ln C,$$

onde a e b são a ordenada na origem e o coeficiente de regressão, respectivamente, P é o peso em μg e C é o comprimento do corpo em mm.

Para analisar a evolução das várias coortes ao longo do período de estudo foi efectuada uma análise modal das frequências de comprimentos de fêmeas através do programa ANAMOD (Nogueira, 1992).

2.4 Resultados

2.4.1 Caracterização físico-química da água

Do registo da variação dos parâmetros ao longo do período de estudo, verificou-se que a temperatura média foi de $17,8^{\circ}\text{C}$ (Fig. 5), tendo oscilado entre um mínimo de $15,2^{\circ}\text{C}$, no dia 2 de Maio, e um máximo de $21,0^{\circ}\text{C}$, no dia 18 de Abril.

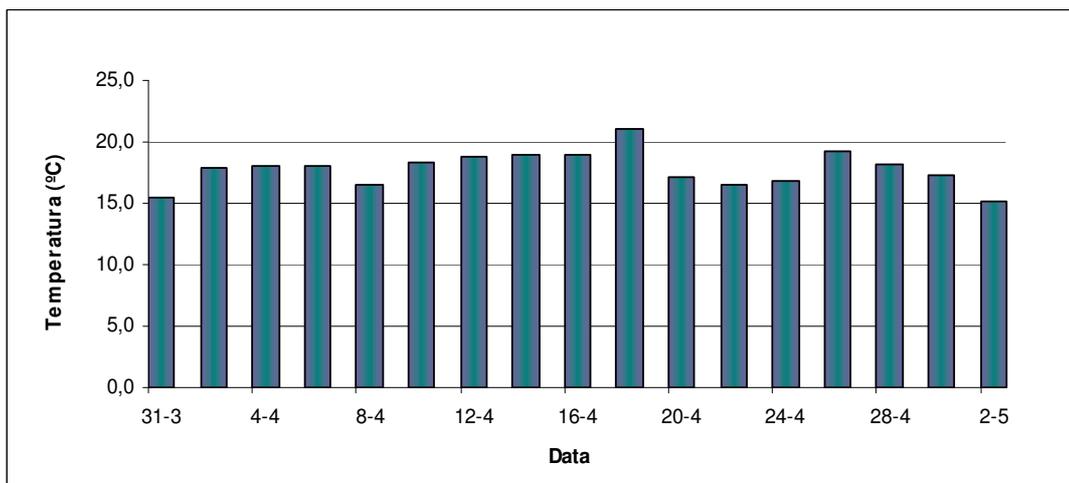


Fig. 5. Variação da temperatura ($^{\circ}\text{C}$) na lagoa da Vela, ao longo do período de estudo.

A condutividade variou entre um mínimo de 328 μ s/cm, a 2 de Abril e um máximo de 370 μ s/cm, a 30 de Abril (Fig. 6).

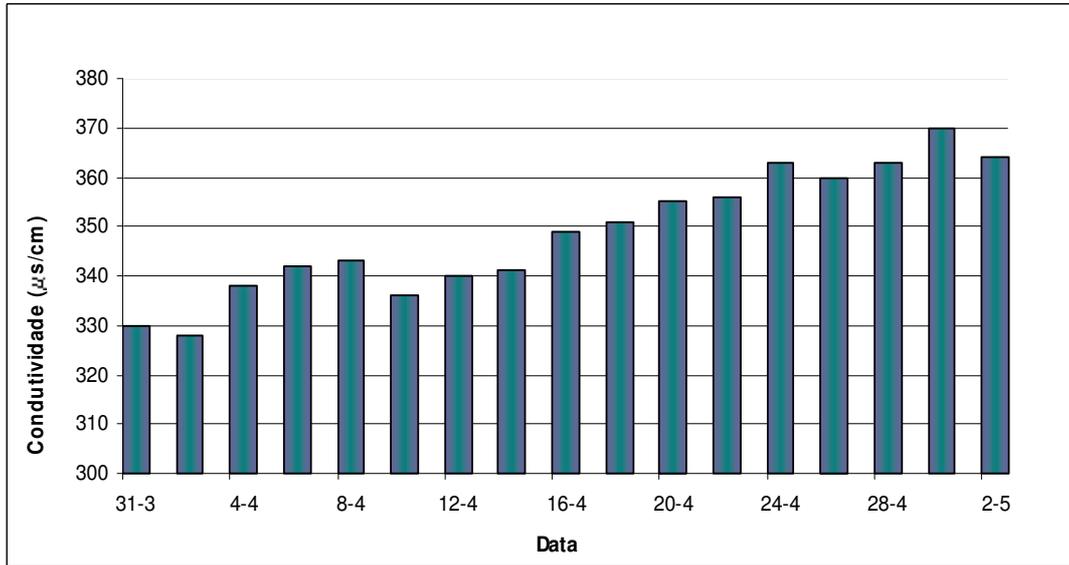


Fig. 6. Variação da condutividade (μ s/cm) da água da lagoa da Vela, ao longo do período de estudo.

Os valores de O₂ dissolvido na água apresentaram-se geralmente elevados (Fig. 7), verificando-se um máximo de 14,2 mg/L, a 10 de Abril, e um mínimo de 9,4 mg/L, a 24 de Abril. Relativamente à percentagem de saturação de oxigénio (Fig. 7) os valores variaram entre 152%, a 10 de Abril, e 96% a 24 de Abril.

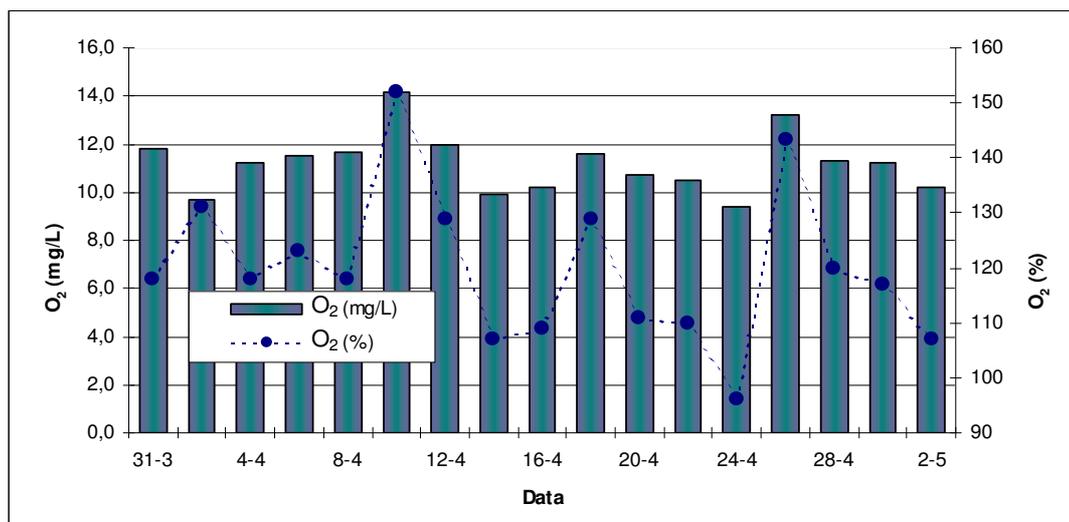


Fig. 7. Variação do O₂ dissolvido (mg/L) e da percentagem de saturação de O₂ (%) na água da lagoa da Vela.

O pH manteve-se alcalino, tendo oscilado entre um máximo de 9,47, a 12 de Abril, e um mínimo de 8,35, a 30 de Abril (Fig. 8). A alcalinidade variou entre um mínimo de 100,0 mg/L HCO_3^- , a 4 e 12 de Abril, e um máximo de 145,2 mg/L HCO_3^- , registado a 24 de Abril.

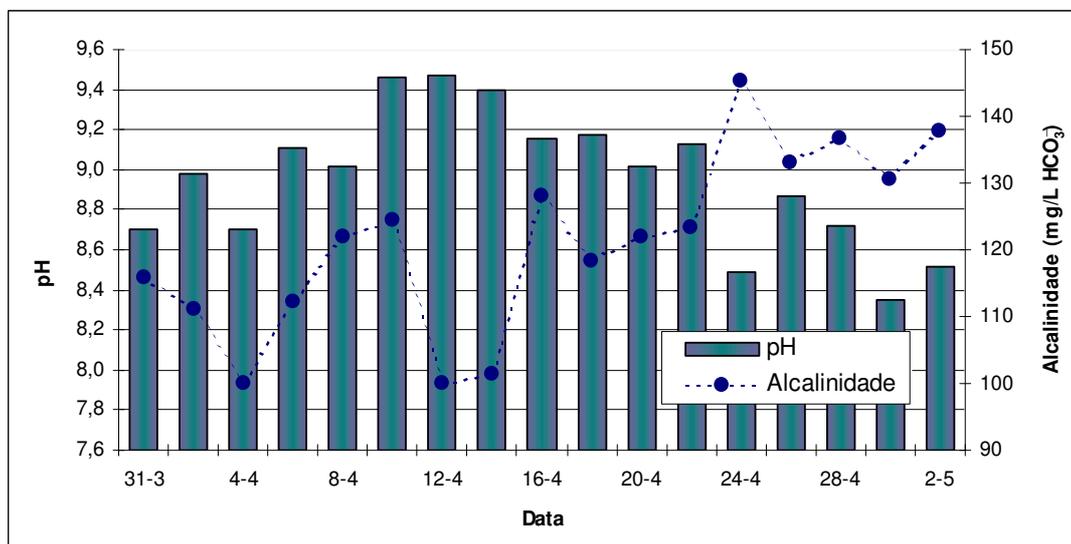


Fig. 8. Variação do pH e da alcalinidade do bicarbonato da água da lagoa da Vela ao longo do período de estudo.

A quantidade de sólidos suspensos totais presentes na água da lagoa apresentou valores mínimos de 7,9 mg/L no início do estudo e um valor máximo de 23,6 mg/L a 30 de Abril (Fig. 9).

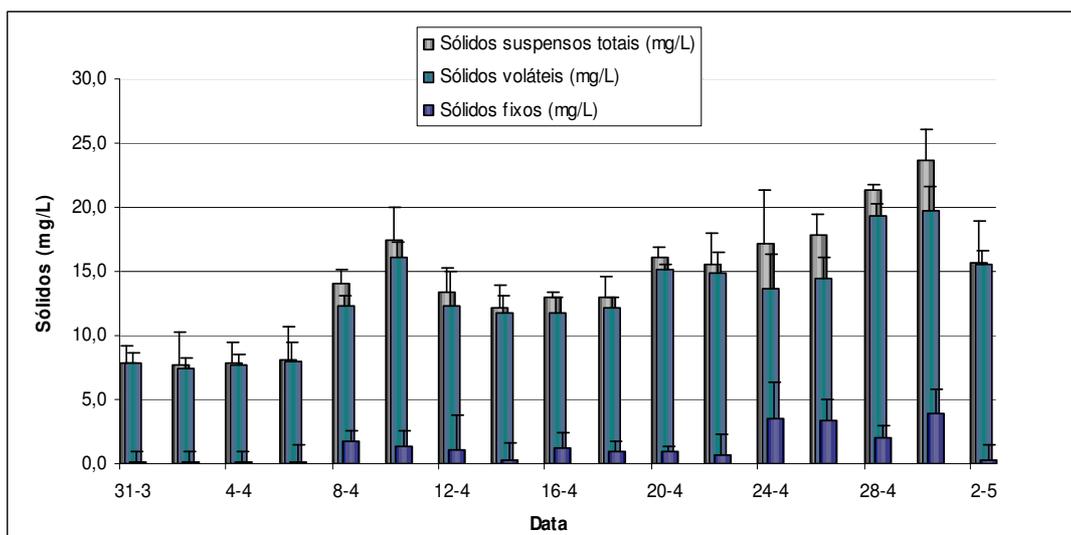


Fig. 9. Variação dos sólidos suspensos totais (mg/L) na lagoa da Vela, ao longo do período de estudo. As barras de erro indicam o desvio padrão.

Relativamente aos compostos azotados (Fig. 10), verificou-se que os nitritos apresentaram inicialmente um valor máximo de 0,02mg/L que diminui até atingir um valor nulo a 10 de Abril, o qual se mantém até ao final do estudo. Os nitratos apresentaram igualmente um máximo no início do estudo (1,23 mg/L) e um valor mínimo (0,30 mg/L) a 12 de Abril, 18 de Abril e a 2 de Maio. Para a amónia verificou-se um padrão de variação semelhante, apresentando um máximo no início do estudo (0,78 mg/L) e mínimo (0,32 mg/L) nos dias 12, 18 e 22 de Abril.

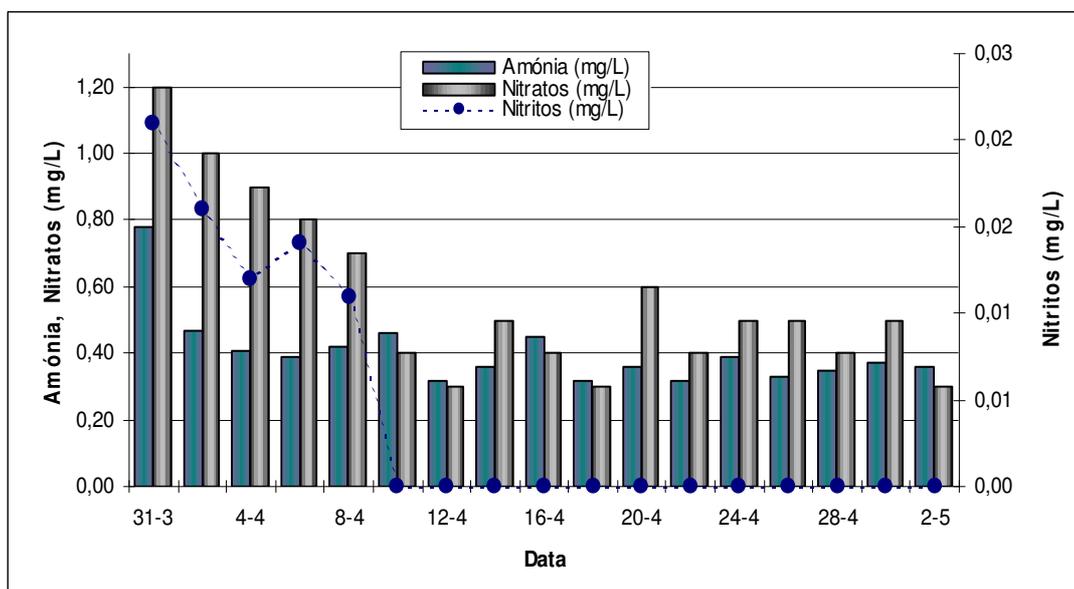


Fig. 10. Variação dos compostos azotados (mg/L) na lagoa da Vela, ao longo do período de estudo.

O valor máximo de ortofosfatos foi registado no início do estudo (0,83 mg/L), observando-se seguidamente uma diminuição até atingir um mínimo (0,14 mg/L), a 12 de Abril. A partir desta data manteve-se relativamente estável, em torno de um valor de 0,2 mg/L (Fig.11).

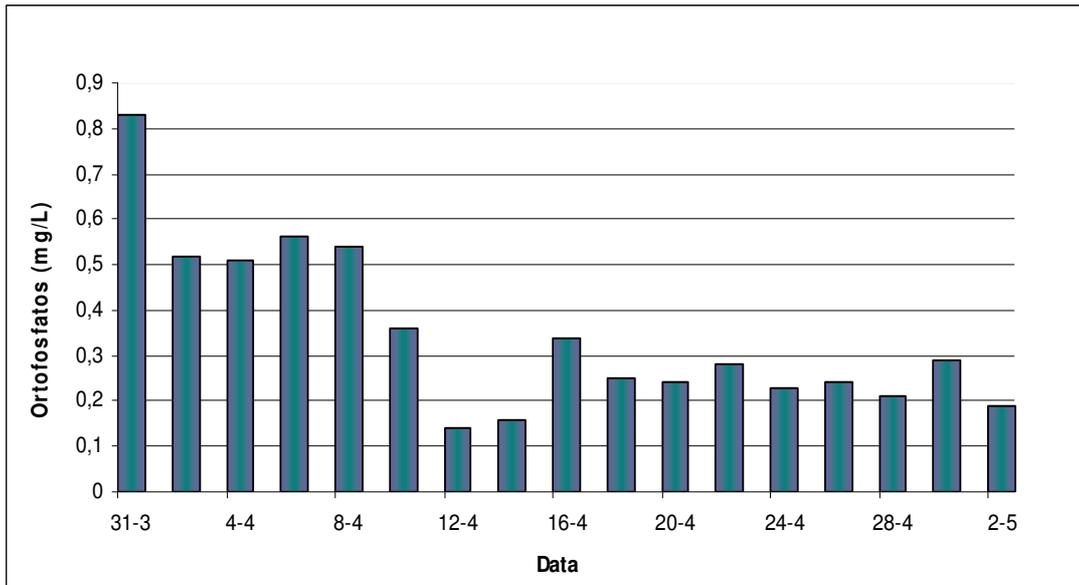


Fig. 11. Variação dos ortofostatos (mg/L) na lagoa da Vela, ao longo do período de estudo.

A clorofila *a* apresentou um pico a 10 de Abril (68,7 $\mu\text{g/L}$) e um valor mínimo (13,6 $\mu\text{g/L}$), a 26 de Abril (Fig.12).

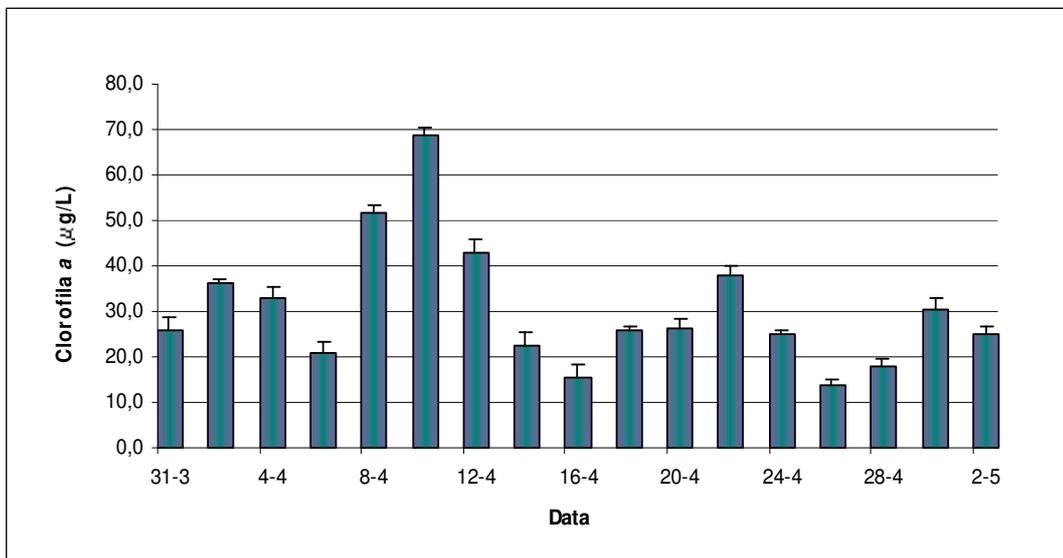


Fig. 13. Variação da clorofila *a* na lagoa da Vela, durante o período de estudo. As barras de erro indicam o desvio padrão.

2.4.2 Comunidade de cladóceros

A comunidade de cladóceros da lagoa da Vela apresentou, durante o estudo, uma variação de densidade média entre um máximo de 196 ind./L, a 16 de Abril, e um mínimo de 73 ind./L, a 26 de Abril (Fig. 13).

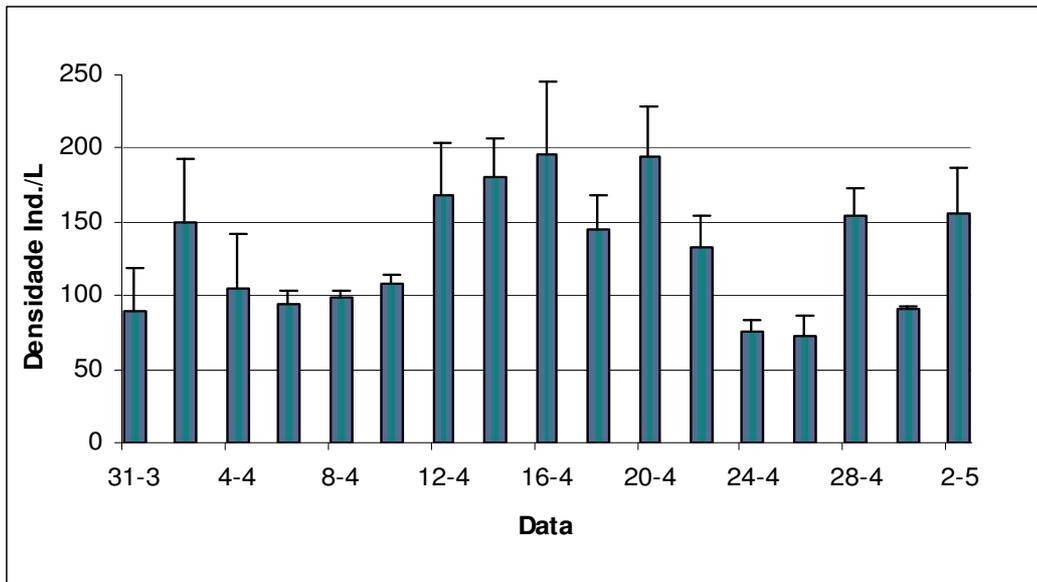


Fig. 13. Variação da densidade média total de cladóceros (ind./L) durante o período de estudo. As barras de erro indicam o desvio padrão.

Entre 31 de Março e 2 de Maio de 2001 as espécies de cladóceros dominantes na lagoa da Vela foram *Daphnia longispina* e *Bosmina longirostris*.

Bosmina longirostris apresentou a sua densidade mais baixa (23,1 ind./L) a 20 de abril e a densidade mais elevada (117,8 ind./L) a 28 de Abril (Fig. 14). Para *D. longispina* a densidade máxima observada foi de 146 ind./L (Fig. 14), tendo coincidido com o período de densidade mínima de *B. longirostris*. Após esta data, registou-se uma acentuada descida da sua densidade, tendo atingido valores mínimos de 2,1 ind./L, a 2 de Maio. *Ceriodaphnia pulchella* apresentou uma densidade relativamente baixa (Fig. 14), quando comparada com estudos anteriores, em que esta espécie se apresentava como uma das espécies dominantes (Barros, 1994). A variação da sua densidade não mostrou grandes oscilações ao longo do estudo, registando-se um valor máximo de 23,9 ind./L, a 6 de Abril, e mínimo de 3,3 ind./L a 8 de Abril. Chydoridae apresentou uma

densidade quase nula até ao dia 22 de Abril (Fig. 14), registando-se um aumento a partir desta data, coincidente com o período de diminuição da densidade de *D. longispina*.

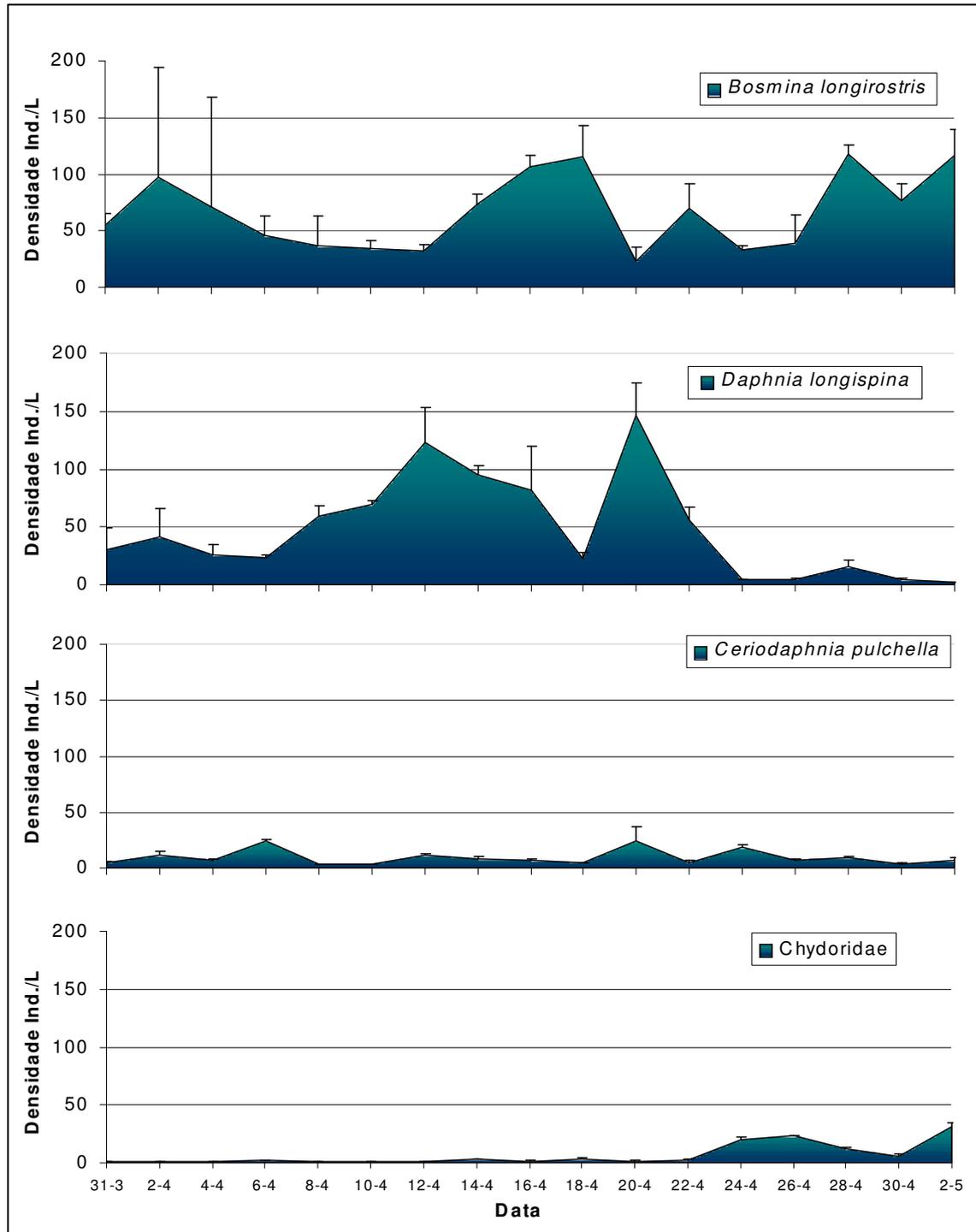


Fig. 14. Variação da densidade média (ind./L) das várias espécies de cladóceros na lagoa da Vela, ao longo do período de estudo. As barras de erro indicam o desvio padrão.

2.4.3 Parâmetros populacionais e fisiológicos de *C. pulchella*

Como já referido em 2.4.2, a população de *C. pulchella* apresentou densidades relativamente baixas e sem grandes variações ao longo do estudo. Esta população apresentou-se, essencialmente, constituída por fêmeas. A percentagem de machos foi muito reduzida, registando-se um máximo de 3,9%, no início do estudo (Fig. 15). A percentagem de fêmeas ovíferas na população total de fêmeas (Fig. 16), apresentou uma grande variação, oscilando entre um valor máximo de 54,5%, a 10 de Abril, e um mínimo de 8,4%, a 20 de Abril.

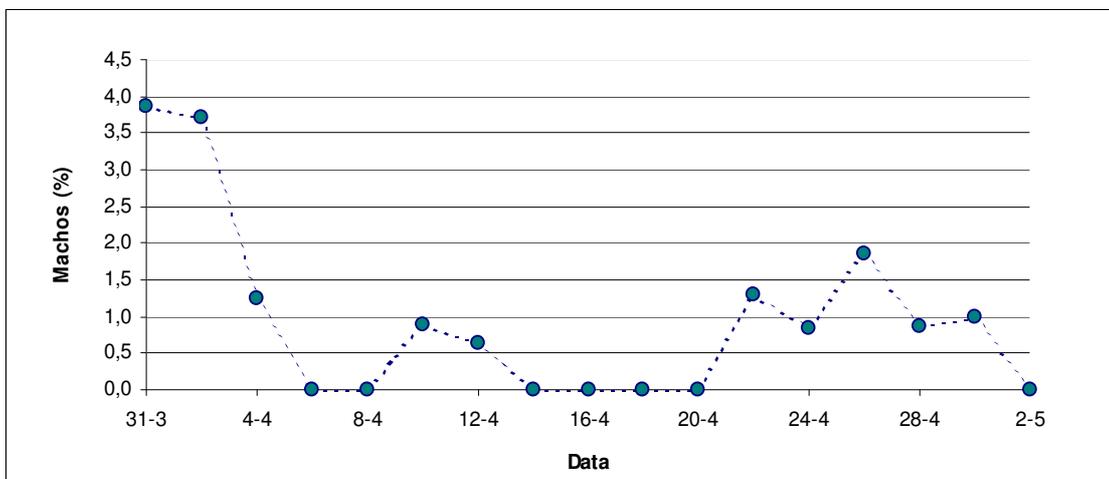


Fig. 15. Variação da percentagem de machos na população de *C. pulchella* da lagoa da Vela, ao longo do estudo.

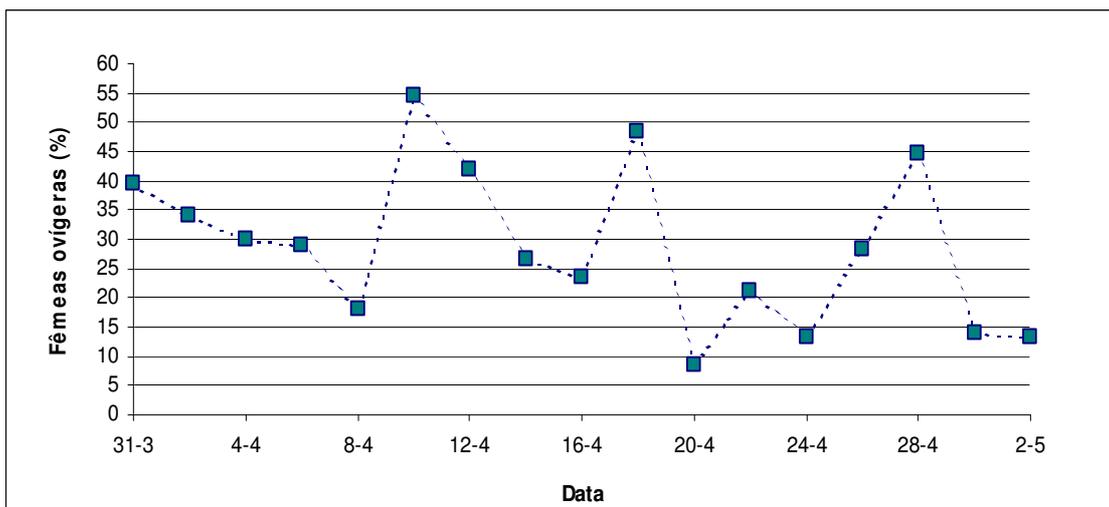


Fig. 16. Variação da percentagem de fêmeas ovíferas na população total de fêmeas, ao longo do estudo.

A taxa de crescimento populacional apresentou um valor máximo de 0,85 (dia^{-1}), registado a 18 de Abril, e um valor mínimo de $-0,99$ (dia^{-1}), a 6 de Abril (Fig.17). Para o período compreendido entre 6 e 10 de Abril, a taxa de crescimento apresentou um aumento sucessivo.

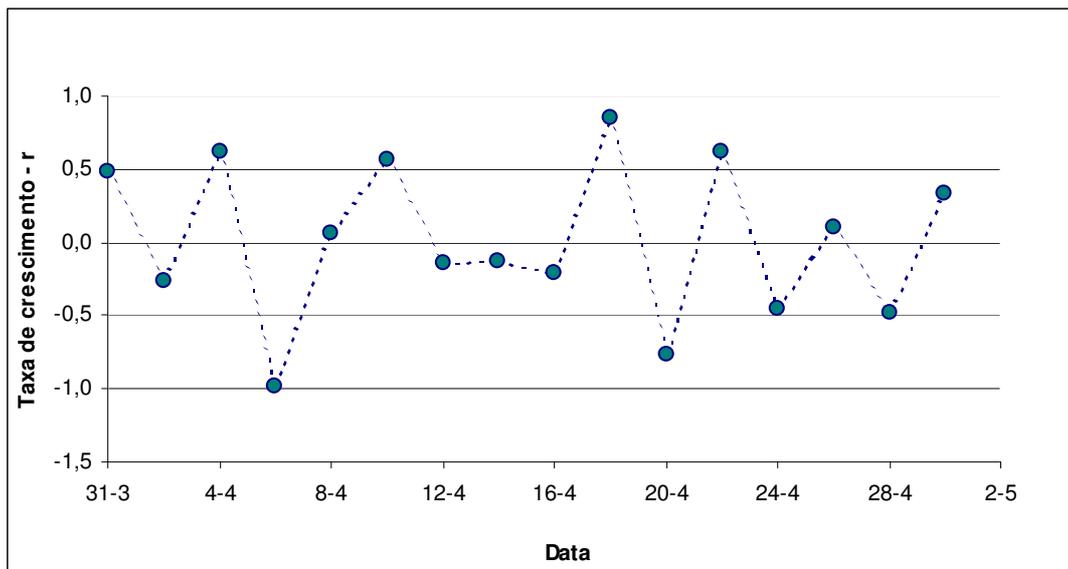


Fig. 17. Variação da taxa de crescimento intrínseco da população de *C. pulchella*, ao longo do período de estudo.

O comprimento mínimo do corpo (mm) foi registado no dia 31 de Março com um valor de 0,24 mm e o máximo foi de 0,75 mm, observado nos dias 31 de Março, 10, 14, 18 e 24 de Abril.

Durante todo o período de estudo, a variação do comprimento médio das fêmeas ovígeras (mm) foi acompanhada pela variação do tamanho médio da ninhada (n° de ovos) (Fig. 18). O n° máximo de ovos por fêmea, observado nesta população, foi de 8 ovos, registado a 4, 8, 10 e 16 de Abril.

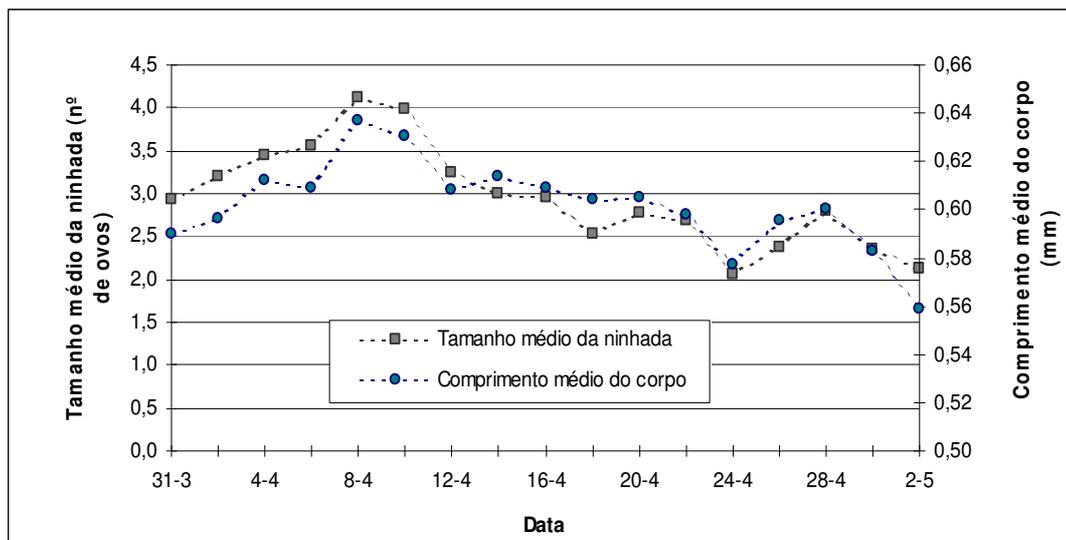


Fig. 18. Variação do tamanho médio da ninhada (nº de ovos por fêmea ovígera) e do comprimento médio das fêmeas ovígeras (mm), ao longo do estudo.

Segundo o método descrito por Stibor e Lampert (1993), em que se considera o tamanho mínimo à primeira reprodução correspondente ao limite inferior da população adulta, o valor registado foi de 0,48 mm. Este valor foi observado apenas num indivíduo a 28 de Abril (Fig. 20). A média dos tamanhos mínimos, ao longo do período de estudo, foi de 0,51mm. Utilizando o outro método descrito por Stibor e Lampert (1993), que considera o tamanho médio à primeira reprodução, verificou-se que este é alcançado na classe de comprimento de 0,55 mm para os dias 4, 6, 8, 10, 12, 14, e 20 de abril e de 0,5 mm para os restantes dias de amostragem (Fig. 20).

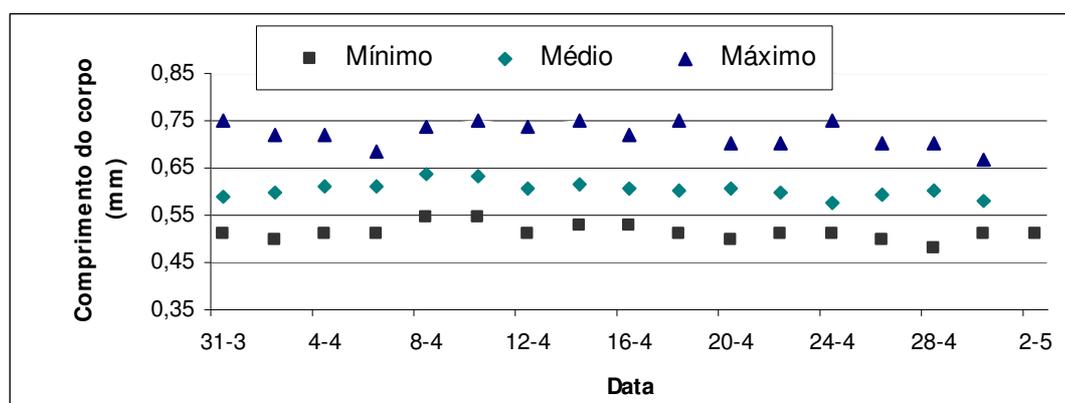


Fig. 19. Variação do comprimento máximo, médio e mínimo do corpo (mm) das fêmeas ovígeras, ao longo do estudo.

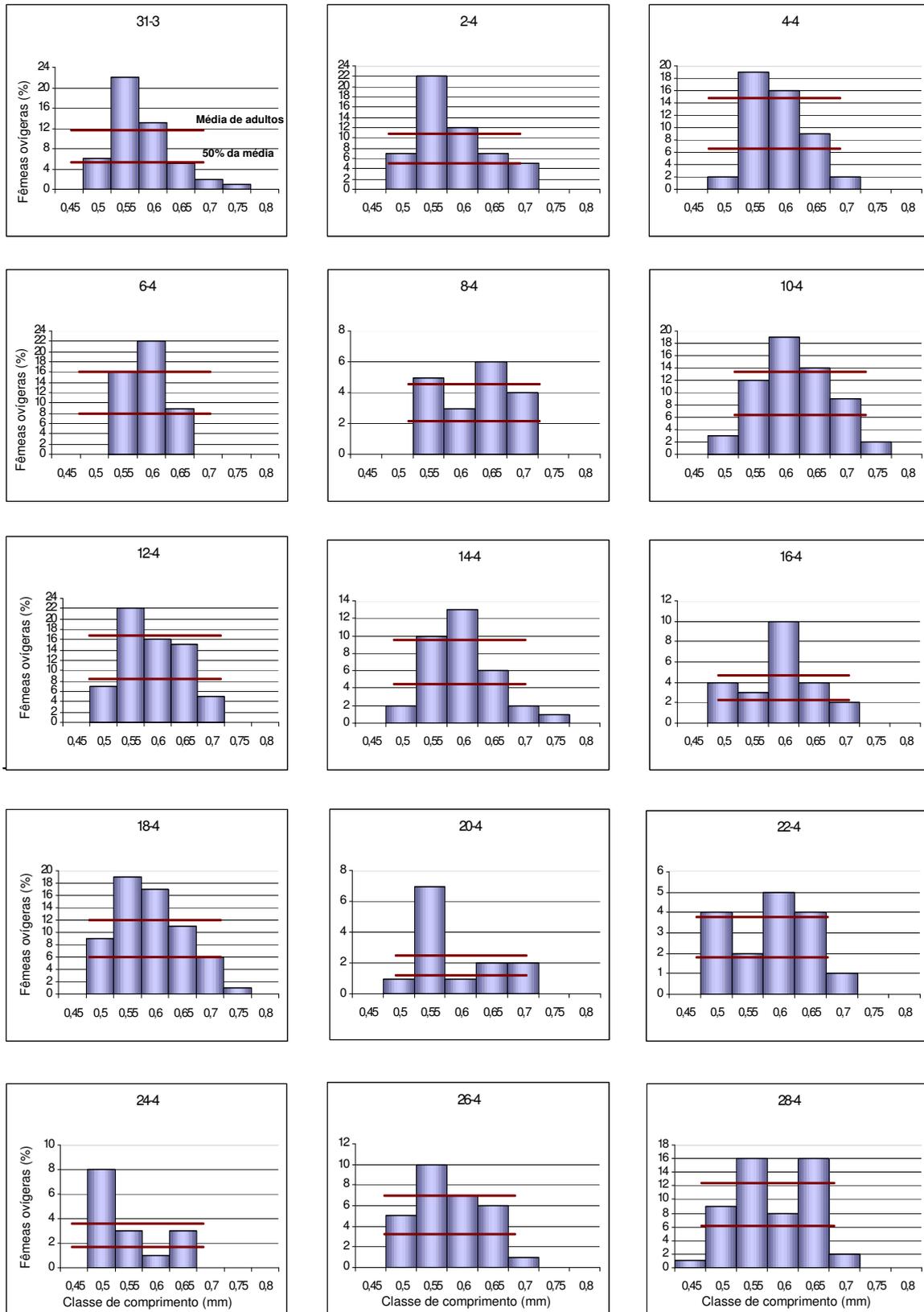


Fig.20. Variação da percentagem de fêmeas ovíferas por classes de tamanho, ao longo dos vários dias de amostragem.

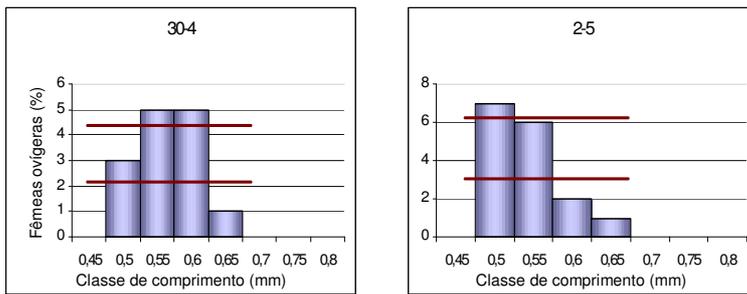


Fig. 20. (Continuação).

A fecundidade máxima apresentada pela população de *C. pulchella* foi de 3,5 ovos, a 10 de abril, e a mínima de 1,3 ovos, no dia 30 de Abril (Fig. 21).

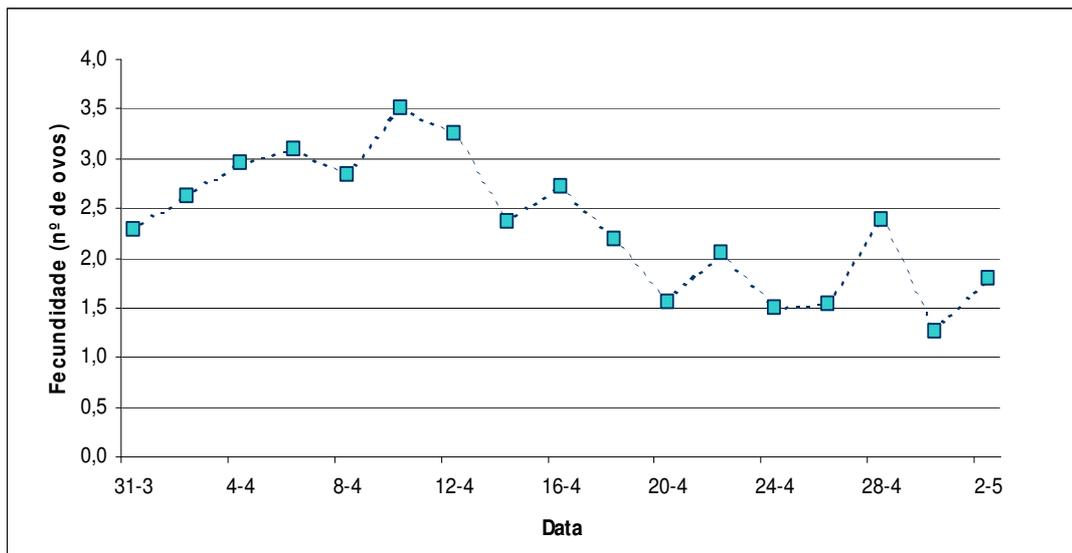


Fig. 21. Variação da fecundidade (nº de ovos por fêmea adulta) de *C. pulchella*, ao longo do estudo.

Ao longo dos 32 dias de estudo não foi observada a presença de indivíduos com *ephippia* ou ciclomorfoses.

Da análise de regressão efectuada entre o comprimento do corpo (mm) e o peso (μg), resultou a equação de recta $\text{LnP}=1,8427\text{LnC}+2,4217$, com um coeficiente de determinação (r^2) de 0,936 (Fig. 22).

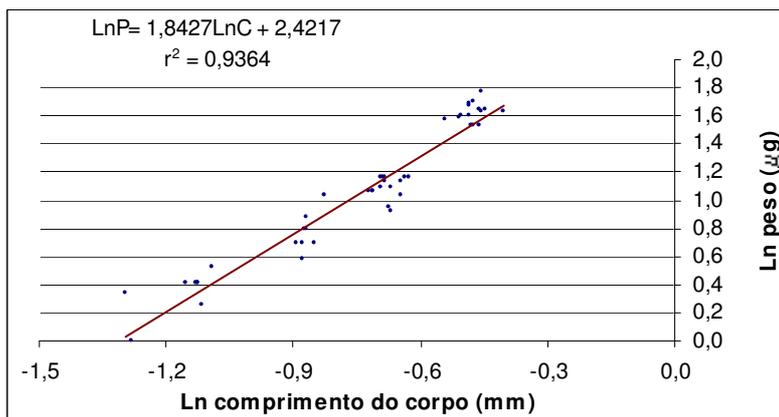


Fig. 22. Relação entre o comprimento do corpo (mm) e o peso (μg) dos organismos.

Da comparação entre a biomassa de *C. pulchella* e a biomassa algal foi possível verificar que as duas curvas mostram tendências semelhantes, mas desfasadas temporalmente (Fig. 23). Desta forma, verifica-se que as oscilações da biomassa algal reflectem-se na biomassa de *C. pulchella*.

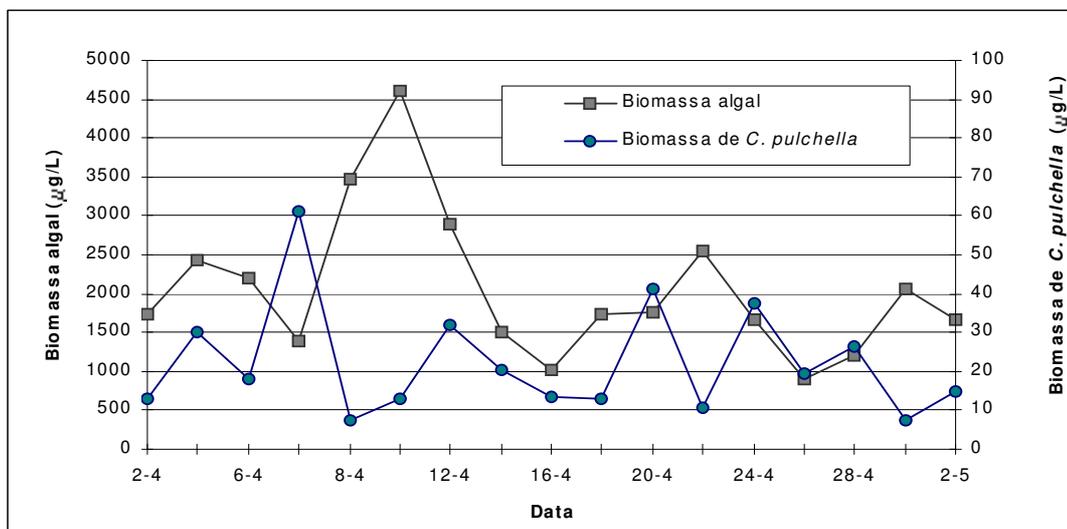


Fig. 23. Variação da biomassa algal ($\mu\text{g/L}$) e da biomassa de *C. pulchella* ($\mu\text{g/L}$), ao longo do estudo.

Através da análise modal efectuada às fêmeas da população de *C. pulchella*, foi possível separar as várias coortes (Fig. 24) e observar a sua evolução ao longo do estudo (Fig. 25).

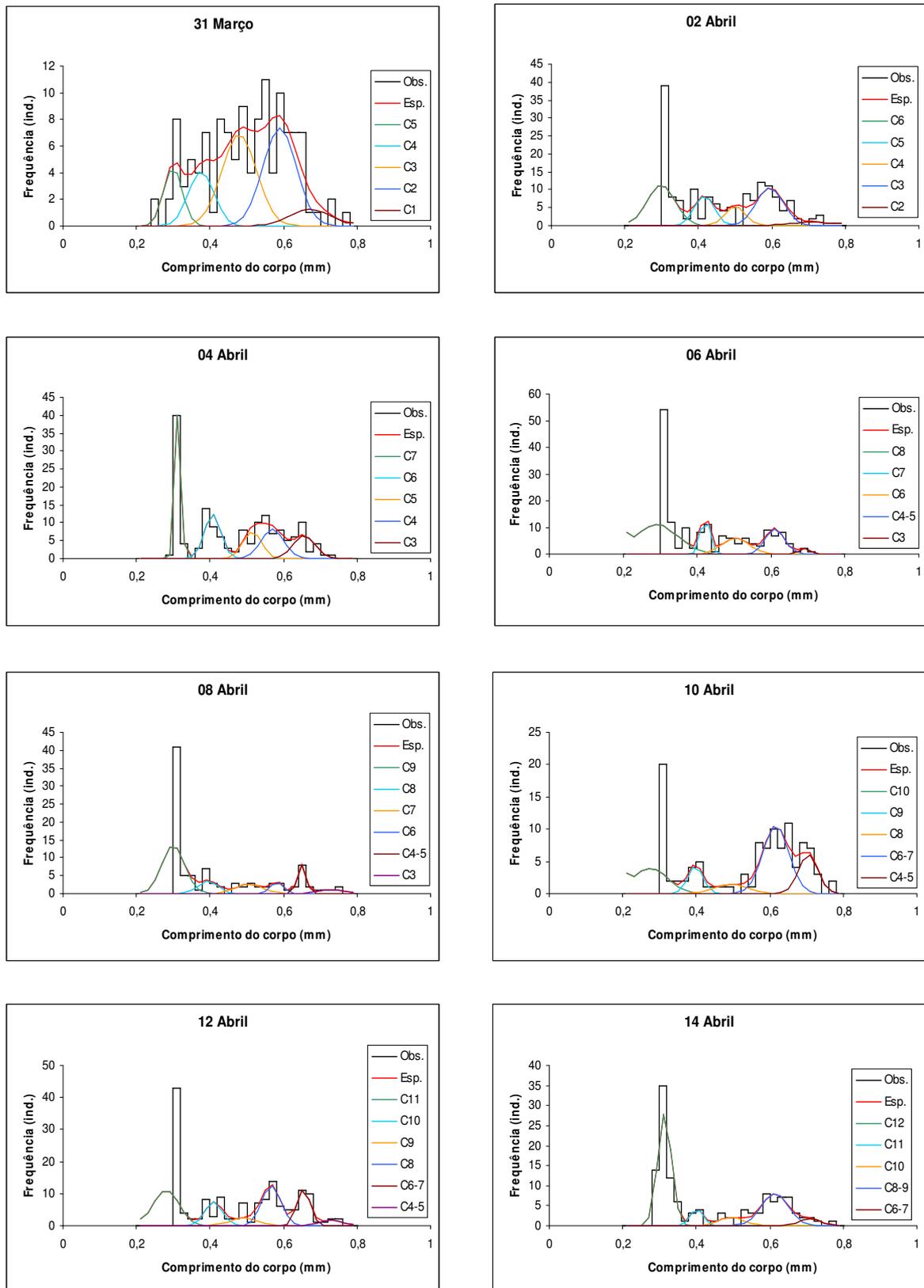


Fig. 24. Distribuição de frequências de comprimento do corpo das fêmeas de *C. pulchella* ao longo do período de estudo (a preto), e curvas de cada coorte (a cor).

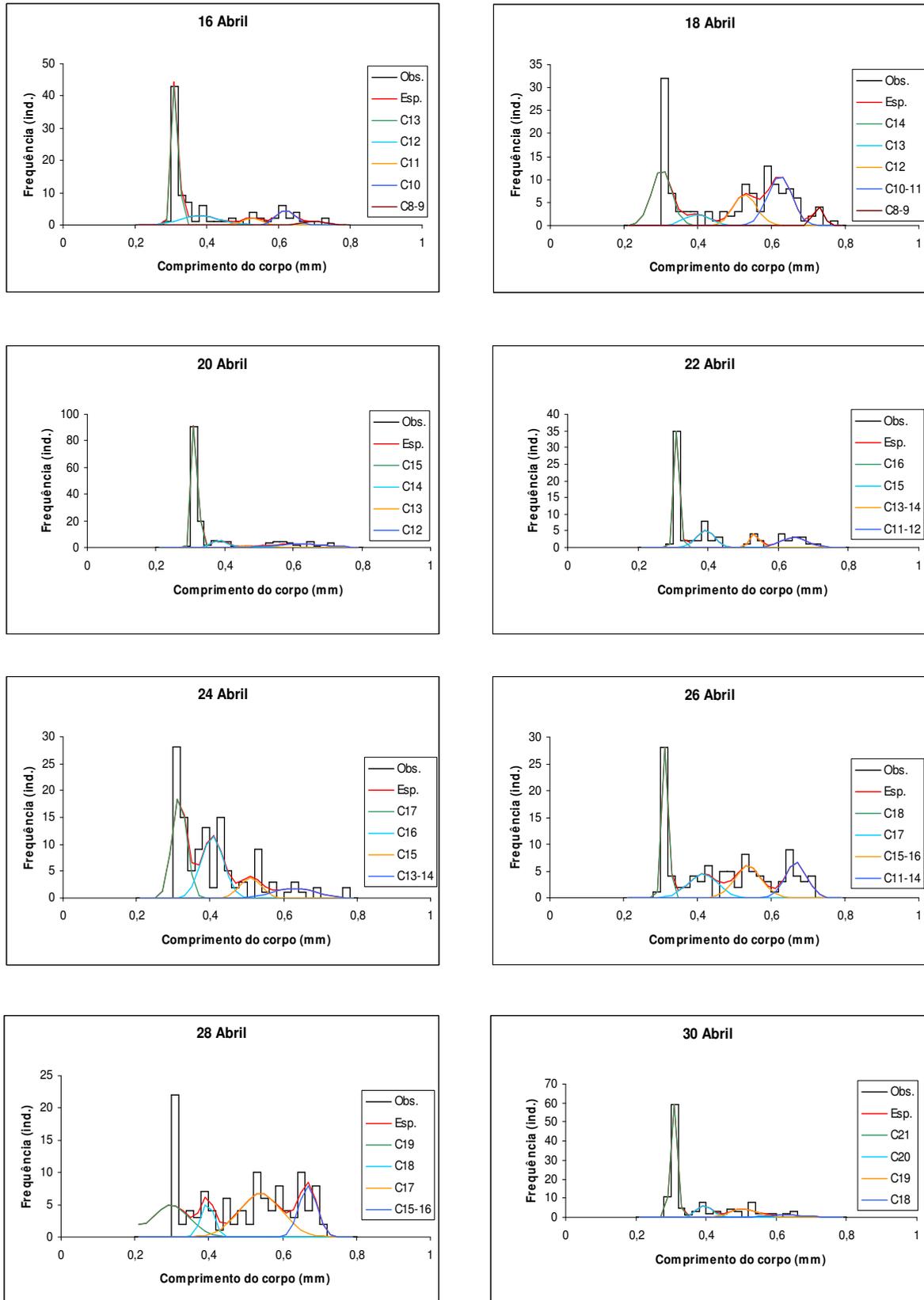


Fig. 24. (Continuação).

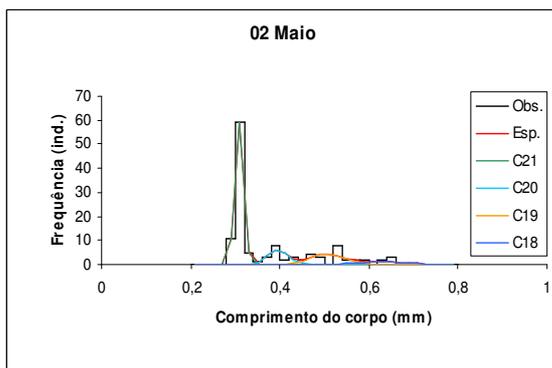


Fig. 24. (Continuação).

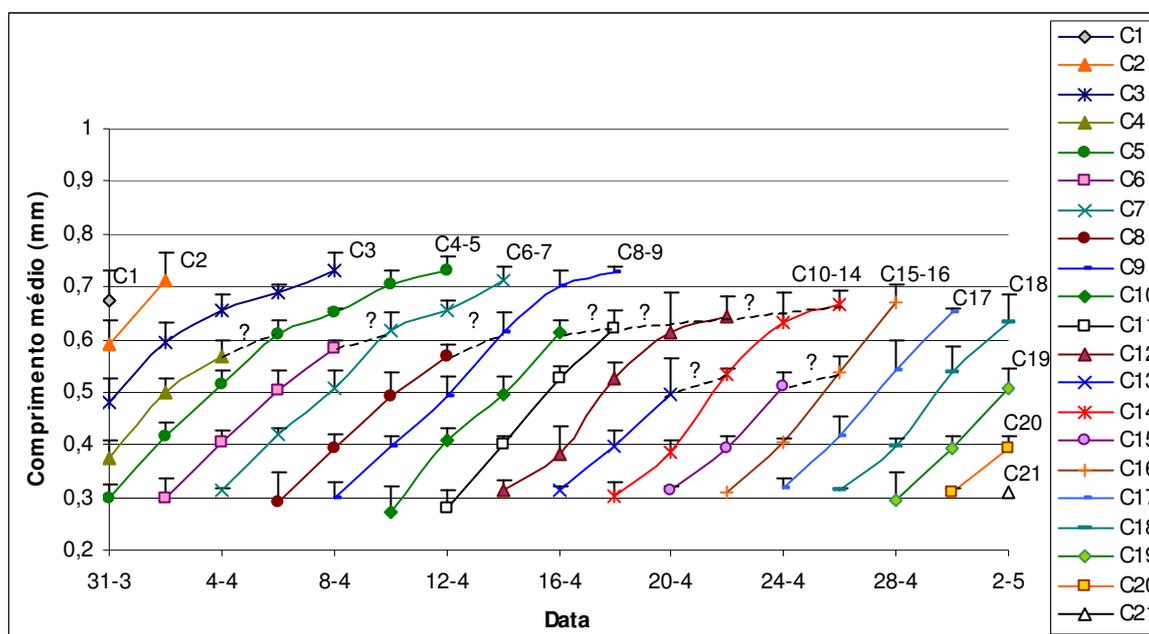


Fig. 25. Evolução das coortes, ou agrupamentos de coortes, definidas pela análise modal, ao longo do estudo. As linhas a tracejado representam possíveis evoluções. As barras de erro indicam o desvio padrão.

2.5 Discussão

Entre os principais factores responsáveis pela estrutura e dinâmica das populações de cladóceros, referem-se a quantidade e qualidade de alimento, a temperatura (Vijverberg, 1989) e a predação (Gliwicz e Pijanowska, 1989).

A quantidade de alimento na lagoa da Vela foi avaliada através da determinação da concentração de clorofila *a*, cujo valor médio foi de 30,6 µg/L, estando de acordo com o proposto por Wetzel (1993), como característico de lagos eutróficos (3-78 µg/L). Segundo Pereira (com. pessoal), no período correspondente ao do presente estudo, a flora algológica da lagoa da Vela apresentou uma grande abundância, o que explica os elevados valores de clorofila *a* registados. Contudo, a sua diversidade era reduzida, estando representada principalmente por espécies de cianobactérias, clorófitas cocóides e diatomáceas. Nas cianobactérias salientou-se a dominância da espécie colonial *Microcystis aeruginosa*. As Chlorophyta apresentaram uma comunidade essencialmente constituída por formas cocóides de grandes dimensões pertencentes aos géneros *Coelastrum*, *Pediastrum* e *Scenedesmus*. Nas diatomáceas (Heterokontophyta, Bacillariophyceae), com excepção das formas discóides *Stephanodiscus* e *Cyclotella*, todas as outras eram filamentosas. Deste modo, o fitoplâncton da lagoa da Vela (excepto *Cyclotella* e *Stephanodiscus*), apresentava grandes dimensões, não sendo adequado para os pequenos cladóceros. As cianobactérias, de uma forma geral, constituem um alimento de fraca qualidade para o zooplâncton, devido à sua estrutura filamentosa ou colonial, à sua baixa qualidade nutricional, à sua baixa digestibilidade ou através da produção de toxinas, condicionando desta forma o crescimento e reprodução dos organismos zooplânctónicos (Arnold, 1971; Haney, 1987; Lampert, 1987; Reinikainen, *et al.*, 1994; Repka, 1996, 1997; DeMott, 1999). Assim, o fitoplâncton da lagoa da Vela apresentou uma fraca qualidade alimentar para os cladóceros.

Os compostos azotados e os ortofosfatos revelaram uma diminuição ao longo do estudo, sugerindo que as elevadas densidades de fitoplâncton terão provocado um desgaste ao nível dos nutrientes. Algumas espécies de cianobactérias e, nomeadamente *M. aeruginosa*, podem ser abundantes, mesmo

quando os níveis de nitratos são baixos (Barros, 1994), possuindo maior capacidade para fixar o azoto atmosférico (Fogg *et al.*, 1973), e deste modo, adquirem uma vantagem competitiva sobre outras espécies.

Analisando as várias populações de cladóceros, verifica-se que *Daphnia* é a espécie mais afectada com a fraca qualidade de alimento da lagoa, nomeadamente com a dominância de cianobactérias, observando-se uma diminuição drástica na sua densidade média. Segundo alguns estudos realizados, a presença de cianobactérias pode reduzir substancialmente a densidade de *Daphnia* devido à sua interferência na filtração e/ou libertação de toxinas (microcistinas no caso de *M. aeruginosa*) (Charmichael, 1989; Watanabe *et al.*, 1992; Repka, 1996, 1997; Gasiunaite e Olenina, 1998; DeMott, 1999). Os cladóceros de menores dimensões são, em geral, menos afectados pelas cianobactérias (Berzins e Pejler, 1989; Radwan e Popiolek, 1989; Pinel-Alloul, 1993; Barros, 1994). É frequente a substituição de espécies de maiores dimensões por espécies de menores dimensões quando se observa a dominância de cianobactérias (Lampert, 1982). Na lagoa da Vela foi possível observar uma substituição de *D. longispina* por cladóceros de menores dimensões, como *B. longirostris* e espécies de Chydoridae. Nestes cladóceros mais pequenos, há uma menor entrada de filamentos na carapaça e, conseqüentemente, menor interferência (Barros, 1994). Segundo DeMott (1989), espécies de *Bosmina* podem alimentar-se selectivamente de flagelados, constituindo mais uma vantagem sobre a espécie *D. longispina*, em caso de dominância de cianobactérias.

Relativamente ao pequeno cladóceros *C. pulchella*, era de esperar que, perante estas condições ambientais, apresentasse também um aumento na sua densidade, o que não se observou. Contudo, a sua densidade manteve-se constante ao longo do período de estudo. Este facto pode dever-se à eficiência de *C. pulchella* na captura e consumo de bactérias (DeMott, 1989) e ao seu reduzido tamanho, não sendo tão afectada pela presença de cianobactérias. Por outro lado, verificou-se que as variações na biomassa algal se reflectiram na biomassa de *C. pulchella*, ou seja, um aumento na biomassa algal precedia um aumento na biomassa deste cladóceros. Assim, a quantidade de fitoplâncton disponível para *C.*

pulchella parece influenciar a sua densidade, sugerindo-se que *C. pulchella* consegue aproveitar determinados grupos fitoplanctónicos para a sua alimentação. A fraca qualidade do fitoplâncton da lagoa da Vela, no entanto, parece não afectar grandemente a densidade desta espécie, já que *C. pulchella*, possui alternativas alimentares.

A densidade de alimento influencia o investimento maternal que se reflecte na fecundidade. Assim, os cladóceros produzem mais ovos e juvenis mais pequenos quando as condições alimentares são favoráveis e menos ovos, com juvenis de maiores dimensões, em condições limitantes de alimento (Glasier, 1992; Guisande e Gliwicz, 1992, Gliwicz e Boavida, 1996; Müller-Navarra, 1996; Greenwood *et al.*, 1999; Hülsmann, 2001). As fêmeas ao produzirem mais ovos, estão a investir menos energia por ovo (Ebert, 1994), e os neonatos que emergem desses ovos vão apresentar um menor tamanho e são menos resistentes à falta de alimento (Tessier e Consollati, 1989).

A presença de alimento fitoplanctónico passível de ser consumido por *C. pulchella* (principalmente diatomáceas de forma discóide), apresentou as maiores abundâncias entre 2 de Abril e 6 de Abril, registando-se uma diminuição a partir desta data (Pereira, com. pessoal). Deste modo, a reduzida quantidade de alimento fitoplanctónico apropriado, poderá explicar a diminuição na fecundidade e tamanho da ninhada registados em *C. pulchella*. No entanto, não foi observada a presença de *ephippia* e a percentagem de machos foi muito reduzida, indicando que o alimento, provavelmente, não constituiu um factor de *stress* para a população de *C. pulchella*.

As variações nas condições alimentares reflectem-se na regressão peso-comprimento do corpo, observando-se que para os dafnídeos alimento de fraca qualidade reduz a relação entre os dois parâmetros (Duncan, 1985; Manca *et al.*, 1994; Kawabata, 1998; Winder e Spaak, 2001). A população de *C. pulchella* da lagoa da Vela, apresentou um coeficiente de determinação de 0,93, indicando que a qualidade de alimento fitoplanctónico não constituiu um factor condicionante para esta população.

O maior desenvolvimento de cianobactérias está normalmente associado a temperaturas relativamente elevadas (Claska e Gilbert, 1998). Para a lagoa da

Vela foi registada uma temperatura média de 17,8°C, o que pode ter influenciado positivamente a dominância de cianobactérias.

Os peixes planctívoros influenciam a estrutura das populações de cladóceros, não só pela alimentação selectiva por tamanhos, mas também pela produção de compostos químicos (Macháček, 1991; Stibor, 1992; Reede e Ringelberg, 1995; Reede, 1995, 1997). Assim, na presença destes químicos, os animais atingem a maturação mais cedo e com menor tamanho e produzem mais ovos. Animais de menor tamanho tornam-se menos visíveis para os peixes planctívoros, adquirindo uma maior capacidade de sobrevivência e reprodução. Apesar de não serem conhecidos os efectivos piscícolas na lagoa da Vela, foi registada a presença de várias espécies de peixes, entre elas, *Cyprinus carpio*, pertencente à família Cyprinidae, *Micropterus salmoides*, *Gambusia holbrooki* e *Cobitis maroccana* (Pereira, 1997). Na presença de peixes planctívoros é de esperar que *D. longispina* seja o cladóceros mais predado, devido às suas maiores dimensões. Pelo contrário, *B. longirostris* é um cladóceros de menores dimensões, o que pode constituir uma vantagem competitiva relativamente à predação por peixes planctívoros, já que estes escolhem selectivamente presas de maiores dimensões. A espécie *C. pulchella* apresenta maiores dimensões comparativamente a *B. longirostris*. Assim, com a diminuição drástica de *D. longispina*, os peixes passam a exercer maior pressão sobre *C. pulchella*. Como resposta adaptativa, verificou-se que esta espécie apresentou uma diminuição no tamanho à primeira reprodução, passando de 0,55 mm para 0,5 mm, canalizando desta forma a energia para a reprodução mais cedo. Com esta estratégia seria de esperar que o nº de ovos aumentasse, contudo, verificou-se uma diminuição no tamanho de ninhada. Aparentemente contraditório, este facto pode ser explicado tendo em conta que a dinâmica de *C. pulchella*, como já referido, também é condicionada pela quantidade de alimento apropriado. Logo se as fêmeas produzirem menos ovos, investem mais energia por ovo e os juvenis ao nascerem têm mais probabilidades de sobreviver em condições limitantes de alimento.

Para além dos peixes, os predadores invertebrados também exercem uma grande pressão sobre as comunidades de cladóceros (Gliwicz e Pijanowska, 1989; Matveev, 1995; Arnér, 1998; Blaustein, 1998; Manca *et al.*, 2000). Contudo,

os efeitos ao nível dos parâmetros populacionais e morfológicos são o oposto dos induzidos pelos peixes. Na presença de predadores invertebrados, os cladóceros mais afectados são os de menor tamanho. De acordo com os resultados obtidos, parece que a predação por invertebrados não afecta grandemente a estrutura e dinâmica das várias espécies de cladóceros.

Através da análise modal constatou-se que inicialmente *C. pulchella* atingiu tamanhos superiores, sugerindo que, ao longo do estudo, se tenha verificado um aumento da predação por peixes planctívoros, sendo predados os organismos de maior tamanho. A redução de alimento fitoplanctónico de qualidade, ao longo do estudo, também poderá explicar os menores tamanhos registados.

Com este estudo verificou-se que a estrutura da comunidade de cladóceros está em constante alteração, respondendo rapidamente a variações ambientais. A quantidade de alimento apropriado e a predação parecem ser os factores que, mais directamente, condicionaram a dinâmica de *C. pulchella* na lagoa da Vela. No entanto, é necessário compreender que as alterações apresentadas pelos organismos, de um modo geral, não surgem como resposta a um único factor, mas a uma complexidade de forças geradas por vários factores.

III Dinâmica populacional de *Ceriodaphnia pulchella* em laboratório

3.1 Introdução

O zooplâncton é considerado um importante compartimento dos ecossistemas aquáticos, desempenhando um papel essencial no equilíbrio trófico, já que permite a transferência de energia dos produtores primários para os consumidores de topo. Assim, é de grande interesse o estudo dos mecanismos que afectam a estrutura, reprodução e sobrevivência do zooplâncton. Os cladóceros, um dos principais grupos de organismos zooplanctónicos, constituem um elemento chave nas cadeias alimentares dos lagos, devido, principalmente, à sua capacidade para filtrar uma grande variedade de partículas, que vão desde bactérias (Hessen *et al.*, 1990; Brendelberger, 1991) até algas de maior dimensão (Infante e Litt, 1985; De Bernardi *et al.*, 1987). Desta forma, estes organismos são confrontados com um grande espectro de recursos de qualidade variada e sendo a capacidade de selecção limitada, a qualidade e quantidade do alimento são determinantes no modo de vida das populações de cladóceros, exercendo uma grande influência na fecundidade dos organismos (Lampert, 1978; Müller-Navarra, 1996; Greenwood *et al.*, 1999; Hülsmann, 2001). Além do factor alimentação, a temperatura (Vijverberg, 1989) e a predação (Gliwicz e Pijanowska, 1989) são igualmente factores que influenciam a dinâmica dos cladóceros.

A dinâmica apresentada pelo cladóceros *C. pulchella* na lagoa da Vela (ver capítulo II) vem reforçar a ideia de serem vários os factores a influenciar a sua dinâmica, nomeadamente, o factor alimentação. Contudo, nos ecossistemas naturais, torna-se difícil inferir qual o papel desempenhado por cada factor, o que se prende com a dificuldade de analisar os seus efeitos separadamente. Assim, para conhecer de forma mais aprofundada a relação entre alguns factores ambientais e o modo de vida de *C. pulchella*, foi avaliada a resposta a nível fisiológico e populacional desta espécie em condições laboratoriais controladas e sob diferentes condições alimentares.

3.2 Material e Métodos

3.2.1 Preparação do meio de cultura artificial

O meio de cultura sintético utilizado neste estudo foi o meio denominado “ASTM Hard Water” (ASTM, 1980). Este meio é constituído por água nanopura, resultante de destilação (Destilador JFL 2002) e desmineralização (Desmineralizador Millipore Milli-Q) e à qual são adicionados os compostos químicos referidos na Tabela I. As soluções foram feitas previamente, numa forma concentrada (Tab. I) e conservadas a 4°C. O meio de cultura foi armazenado em bidões de plástico de 20L.

Tabela I – Composição química de “ASTM Hard Water “ (adaptado de ASTM, 1980).

Fórmula química	Quantidade de composto na solução stock (g/L)	Volume de solução stock para 20L de meio de cultura (ml)
NaHCO ₃	19,20	200
MgSO ₄ 7H ₂ O	24,57	200
KCl	0,80	200
CaSO ₄ 2H ₂ O ^(*)	2,40
Thiamina HCl (B ₁)	0,150g/100ml	
Biotina (H)	0,0015g/100ml	1
Cyanocobalamina (B ₁₂)	0,002g/100ml	
pH: 7,8 ± 0,2		

(*) devido à baixa solubilidade do CaSO₄2H₂O, foram dissolvidas 2,4 g do composto em 1,5 L de H₂O nanopura mantendo-se em permanente agitação durante aproximadamente 1 hora. É utilizado todo esse volume na preparação de 20 L de meio.

3.2.2 Preparação do aditivo orgânico (extracto de alga)

O aditivo orgânico (Tab. II) consiste numa solução de extracto de alga marinha *Ascophyllum nodosum*, e é preparado a partir de uma solução concentrada (Soares, 1989), da qual se retira cerca de 35 ml para obter 1L de solução diluída em água nanopura. Seguidamente esta solução era diluída e lida

a sua absorvância por espectrofotometria (Espectrofotómetro Spectronic 20 Genesis) a 400 nm, até se ajustar a 0,62. Quer a solução concentrada quer a solução diluída foram guardadas no frio, a 4°C, e em frascos de vidro protegidos da luz, por forma a evitar a fotodegradação do extracto de algas. A solução diluída era adicionada ao ASTM na proporção de 0,3ml: 50ml.

Tabela II – Composição química do extracto da alga marinha *Ascophyllum nodosum* (adaptado de Soares, 1989).

Matéria seca	92 - 95 %
Matéria orgânica	50 - 55 %
Matéria inorgânica	40 - 45 %
Nitrogénio	1,40%
Fósforo	0,05%
Potássio	2,50%
Cálcio	1,20%
Magnésio	0,80%
Enxofre	3,70%
Cloro	4,00%
Alumínio	5,0ppm
Boro	82,0ppm
Cobalto	1,6ppm
Cobre	5,0ppm
Ferro	3000,0ppm
Iodo	1800,0ppm
Manganésio	12,0ppm
Níquel	5,0ppm
Vanádio	0,7ppm
Zinco	100,0ppm
Citoquininas e outras hormonas promotoras de crescimento	130 - 260ppm

3.2.3 Cultura e preparação de *Selenastrum capricornutum* como alimento

S. capricornutum foi cultivado em laboratório num sistema de crescimento contínuo. As culturas foram mantidas em garrafões de vidro de 10L de capacidade com 6 L de meio de cultura “Woods Hole MBL” (Stein, 1973). O sistema foi arejado e iluminado continuamente e mantido a uma temperatura de $22 \pm 1^\circ\text{C}$. A densidade da cultura foi controlada através da leitura da absorvância a 440nm.

A suspensão de algas destinada à preparação do alimento foi centrifugada durante 5 minutos a 3000 rpm (Centrífuga SIGMA 302), sendo o sobrenadante retirado e o *pelet* ressuspensão em ASTM. Seguidamente era medida a absorvância a 440nm, de uma amostra de suspensão de algas, diluída a 1/10. O valor de absorvância obtido foi limitado ao intervalo 0,4-0,8, e a suspensão de algas foi conservada a 4°C, por períodos não superiores a 3 dias. O volume de suspensão de algas administrado a *C. pulchella* foi variável consoante a absorvância registada, por forma a manter constante o nº de células fornecidas ($1,5 \times 10^5$ cél/ml).

3.2.4 Plano experimental

O cladóceros *C. pulchella* proveniente da lagoa da Vela foi cultivado em 5 diferentes tratamentos (Fig. 26): i) meio “ASTM Hard Water” com adição de *S. capricornutum* e extracto de alga, adiante denominado como ASEL; ii) água da lagoa da Vela filtrada por filtro de fibra de vidro (Whatman GF/C Ø47mm) com adição de *S. capricornutum* e extracto de alga, adiante denominado como GFFSEL; iii) água da lagoa da Vela filtrada por filtro de fibra de vidro (Whatman GF/C Ø47mm), referido como GFF; iv) água da lagoa da Vela passada por rede de malha de 50µm com adição de *S. capricornutum* e extracto de alga, adiante denominado como R50SEL; v) água da lagoa da Vela passada por rede de malha de 50µm, adiante referido como R50.

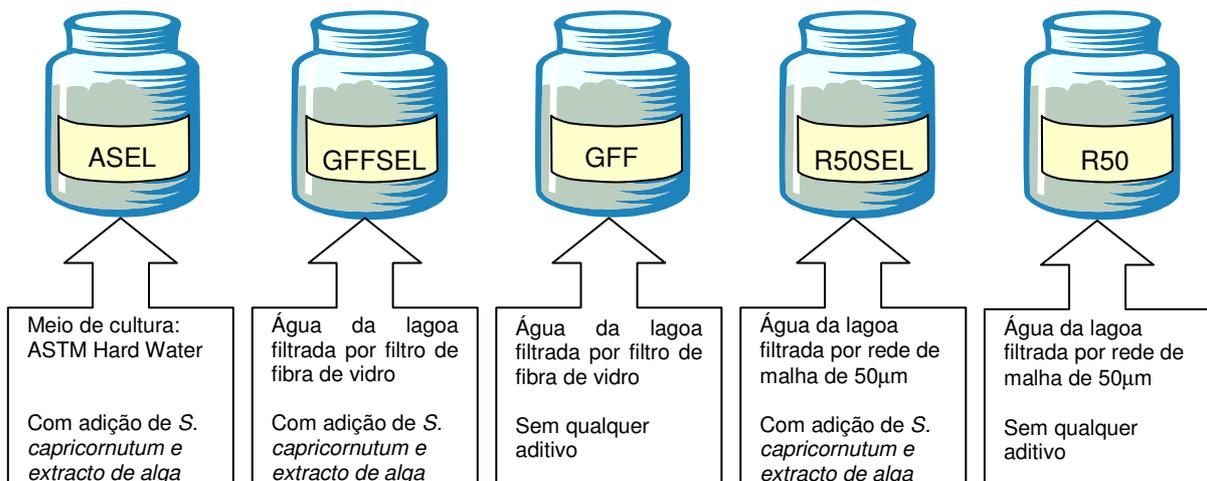


Fig. 26. Esquema representativo dos tratamentos utilizados no presente estudo.

Em todos os tratamentos, os organismos foram colocados individualmente em frascos de vidro com 80 ml de capacidade e 50 ml de meio de cultura. Por cada tratamento foram utilizadas 10 réplicas, resultando num total inicial de 50 frascos teste (5 tratamentos \times 10 réplicas). Os organismos eram mantidos a uma temperatura de incubação de $20\pm 1^\circ\text{C}$ e fotoperíodo de 16L: 8D. O meio foi renovado em dias alternados, sendo a água proveniente da lagoa da Vela colhida no próprio dia da renovação.

As culturas individuais foram iniciadas a partir de 50 fêmeas ovígeras, provenientes da lagoa da Vela. Ao produzirem a primeira ninhada, já em laboratório, as fêmeas foram retiradas e o estudo iniciou-se com um neonato por réplica e por tratamento, num total de 50 organismos. Estes organismos designados adiante como Mães foram acompanhados desde o seu nascimento até à sua morte. A primeira ninhada (N1) de cada geração foi isolada e acompanhada até ao dia 3 de Maio de 2001, sendo acompanhadas um total de 5 gerações (Mães, 1N1, 2N1, 3N1 e 4N1) por tratamento (Fig. 27).

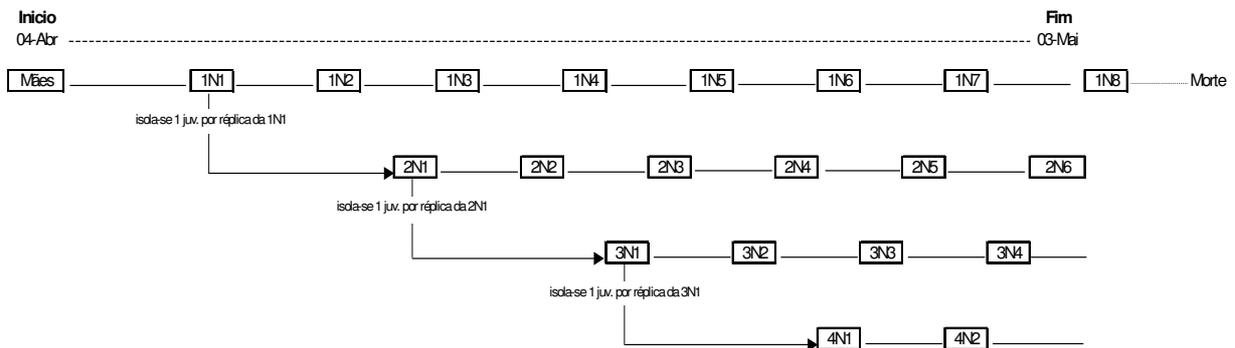


Fig. 27. Esquema representativo do plano experimental por cada tratamento.

Aquando da renovação do meio foram registados o comprimento do corpo (mm; medido desde o topo da cabeça até à base do espinho caudal, utilizando uma ocular micrométrica calibrada), o tamanho da ninhada (n° de ovos por fêmea ovígera), o tamanho (mm) e a idade (dias) à primeira reprodução, definida como o momento em que se registou a presença de ovos pela primeira vez, na bolsa de incubação dos indivíduos (Stibor e Lampert, 1993).

A taxa de crescimento populacional foi calculada de acordo com a equação de Euler:

$$\sum_{x=0}^n e^{-rx} l_x m_x = 1,$$

onde r é a taxa de crescimento intrínseco (dia^{-1}), x é a classe de idade ($0 \dots n$), l_x a probabilidade de sobrevivência à idade x e m_x a fecundidade à idade x . O erro padrão foi calculado pelo método jackknifing (Meyer *et al.*, 1986). Para a determinação desta taxa, apenas foram consideradas as 3 primeiras ninhadas, na medida em que determinam, largamente, a taxa de crescimento populacional (Porter *et al.*, 1983; Vanni e Lampert, 1992).

Por forma a estabelecer relações entre o comprimento e o peso do corpo dos juvenis, após a primeira ninhada de cada geração, procedeu-se à medição do comprimento do corpo dos neonatos. De seguida, os organismos foram colocados em pequenos recipientes de papel de alumínio previamente pesados e guardados em *ependorfs* numerados, que permaneceram num ultracongelador a -80°C até serem liofilizados (Liofilizador Flexi-Dry MP Freeze Dryer) e pesados numa microbalança (Mettler MT/UMT).

3.2.5 Análise estatística

Os resultados referentes ao comprimento do corpo e fecundidade foram sujeitos a análises de variância (ANOVA) unifactoriais, por forma a avaliar a existência de diferenças significativas entre os tratamentos utilizados. As diferenças entre os vários tratamentos e gerações, relativas ao tamanho, número de ovos e idade à primeira reprodução e à taxa de crescimento populacional, foram analisadas através de ANOVA's bifactoriais. Previamente à aplicação da ANOVA, os dados foram analisados quanto à distribuição e homogeneidade de variâncias, por forma a verificar os pressupostos necessários à aplicação da ANOVA. Quando se observaram diferenças significativas, aplicou-se o teste Tukey de comparação múltipla (Zar, 1984)

Efectuou-se uma análise de regressão linear para estabelecer a relação entre o peso e o comprimento do corpo dos juvenis, tendo-se aplicado

previamente uma transformação logarítmica aos dados de acordo com Bird e Prairie (1985):

$$\ln P = \ln a + b \ln C,$$

onde a e b são a ordenada na origem e o coeficiente de regressão, respectivamente, P é o peso, em μg , e C é o comprimento do corpo, em mm.

3.3 Resultados

Após a análise de variâncias (Tab. III) efectuada aos dados de comprimento do corpo, verificou-se que *C. pulchella* apresentou diferenças significativas entre os vários tratamentos para a geração Mães e 1N1 ($P < 0,001$ e $P = 0,042$, respectivamente). Nestas gerações, os indivíduos cultivados no tratamento ASEL cresceram mais devagar e atingiram tamanhos mais reduzidos em comparação com os animais cultivados nos outros tratamentos (Figs. 28 e 29). Relativamente às gerações 2N1, 3N1 e 4N1 (Figs. 30, 31 e 32) não foram observadas diferenças significativas entre os 5 tratamentos (Tab. III). O comprimento máximo do corpo foi observado na geração Mães para os tratamentos R50SEL (em 5 indivíduos) e R50 (num indivíduo) com um valor de 0,85mm.

Ao longo do período de estudo verificou-se que para as gerações Mães, 1N1 e 3N1 (Figs. 33, 34 e 36), o tamanho médio de ninhada apresentou diferenças significativas entre tratamentos ($P < 0,001$) (Tab. III). Deste modo, verificou-se que as fêmeas cultivadas em ASEL produziram menor nº de ovos, comparativamente com as fêmeas cultivadas nos outros tratamentos. Os maiores tamanhos médios de ninhada foram observados nos tratamentos R50SEL e R50. Para as gerações 2N1 e 4N1 (Figs. 35 e 37) não foram observadas diferenças significativas entre tratamentos (Tab. III). O nº máximo de ovos observado foi 12, tendo sido registado em 3 fêmeas do tratamento R50, da geração das Mães, nos dias 11 de Abril (1 ind.) e 13 de Abril (2 inds.). Para os 5 tratamentos da geração Mães (Fig. 33) observou-se um aumento inicial no tamanho médio da ninhada, que foi diminuindo gradualmente com o envelhecimento das fêmeas.

Tabela III. Resultados das ANOVAS unifactoriais e do teste Tukey de comparação múltipla, aplicados aos dados de comprimento e tamanho da ninhada de *C. pulchella*, para os vários tratamentos, dentro de cada geração.

Parâmetro	Geração	P	Tratamentos (teste de Tukey)				
			ASEL	GFFSEL	GFF	R50SEL	R50
Comprimento médio do corpo	Mães	=<0,001	a	b	a	b	b
	1N1	0,042	a	b	b	b	b
	2N1	0,427
	3N1	0,591
	4N1	0,728
Tamanho médio da ninhada	Mães	=<0,001	a	b	c	c	c
	1N1	=<0,001	a	a	a	b	b
	2N1	0,141
	3N1	=<0,001	a	b	a	b	b
	4N1	0,140
Longevidade média	Mães	0,016	a	a	a	a	b

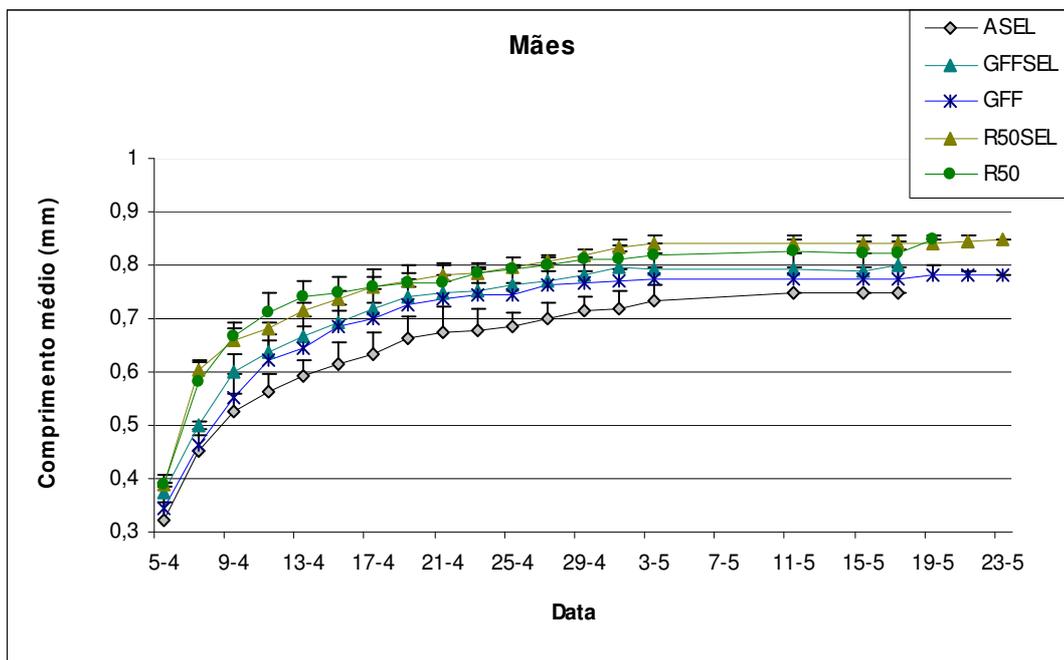


Fig. 28. Comprimento médio do corpo (mm) da geração Mães de *C. pulchella* nos 5 tratamentos: ASEL, GFFSEL, GFF, R50SEL e R50, desde o seu nascimento até à sua morte. As barras de erro indicam o desvio padrão.

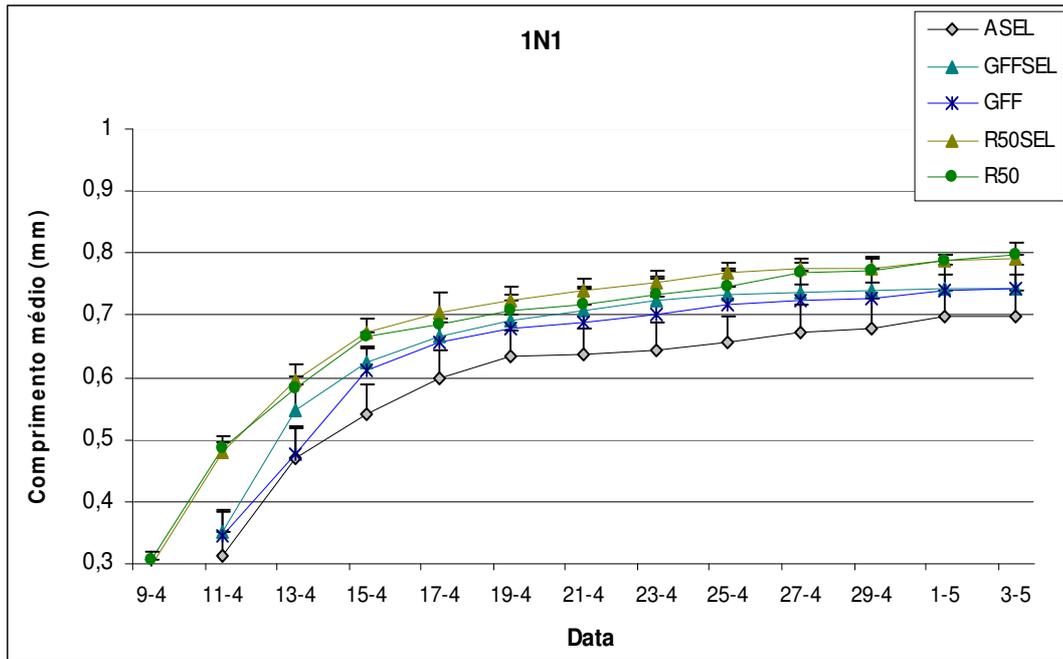


Fig. 29. Comprimento médio do corpo (mm) da geração 1N1 de *C. pulchella* nos 5 tratamentos: ASEL, GFFSEL, GFF, R50SEL e R50, desde o seu nascimento até 3 de Maio de 2001. As barras de erro indicam o desvio padrão.

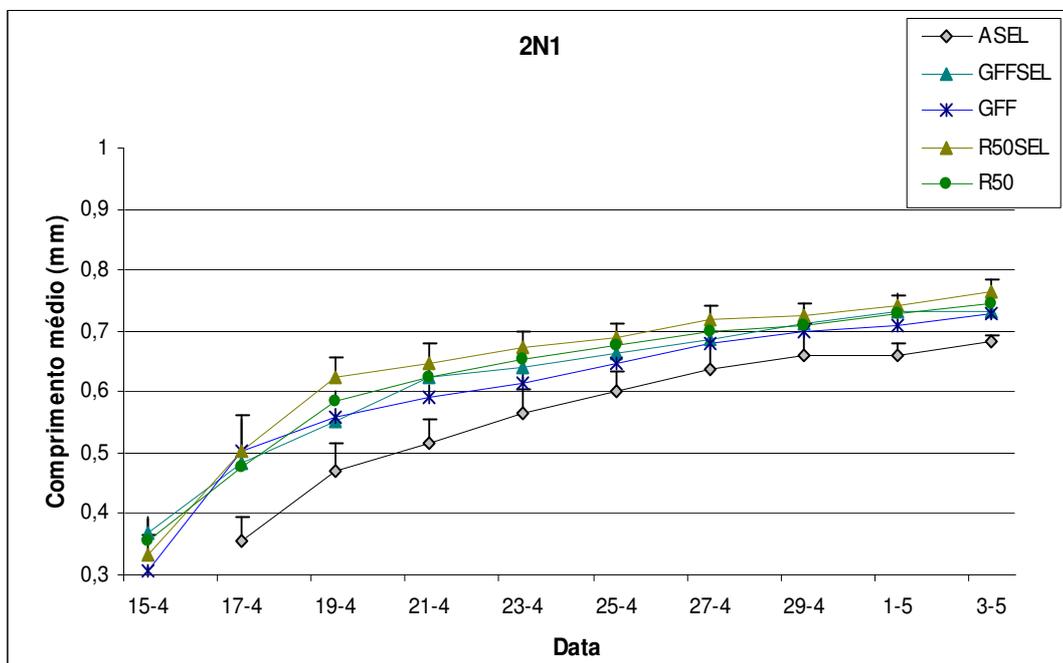


Fig. 30. Comprimento médio do corpo (mm) da geração 2N1 de *C. pulchella* nos 5 tratamentos: ASEL, GFFSEL, GFF, R50SEL e R50, desde o seu nascimento até ao final do estudo. As barras de erro indicam o desvio padrão.

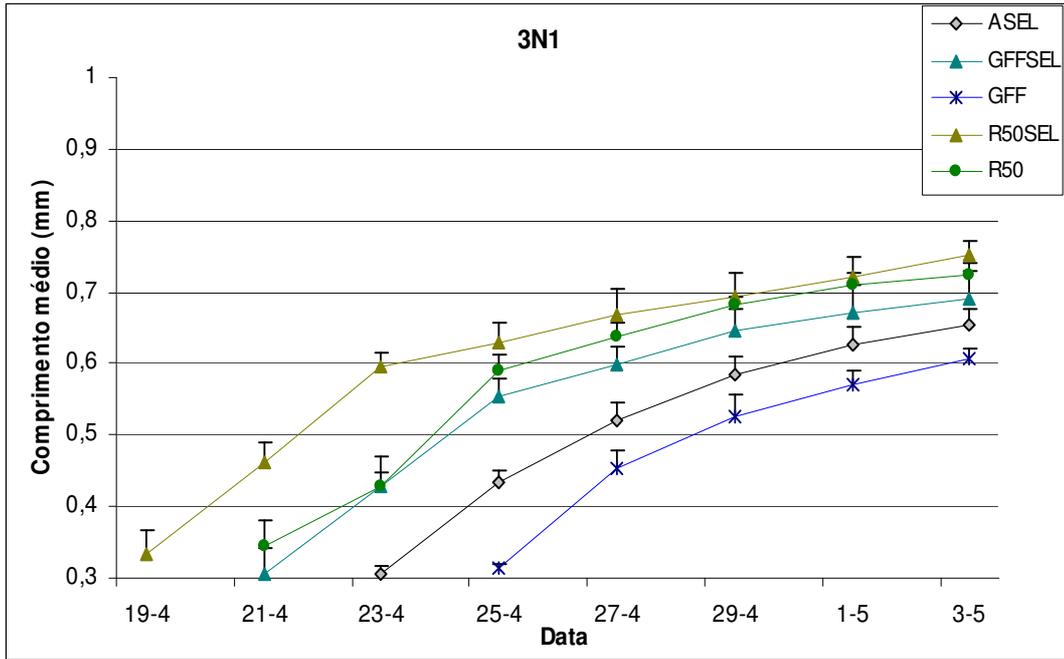


Fig. 31. Comprimento médio do corpo (mm) da geração 3N1 de *C. pulchella* nos 5 tratamentos: ASEL, GFFSEL, GFF, R50SEL e R50, desde o seu nascimento até ao final do estudo. As barras de erro indicam o desvio padrão.

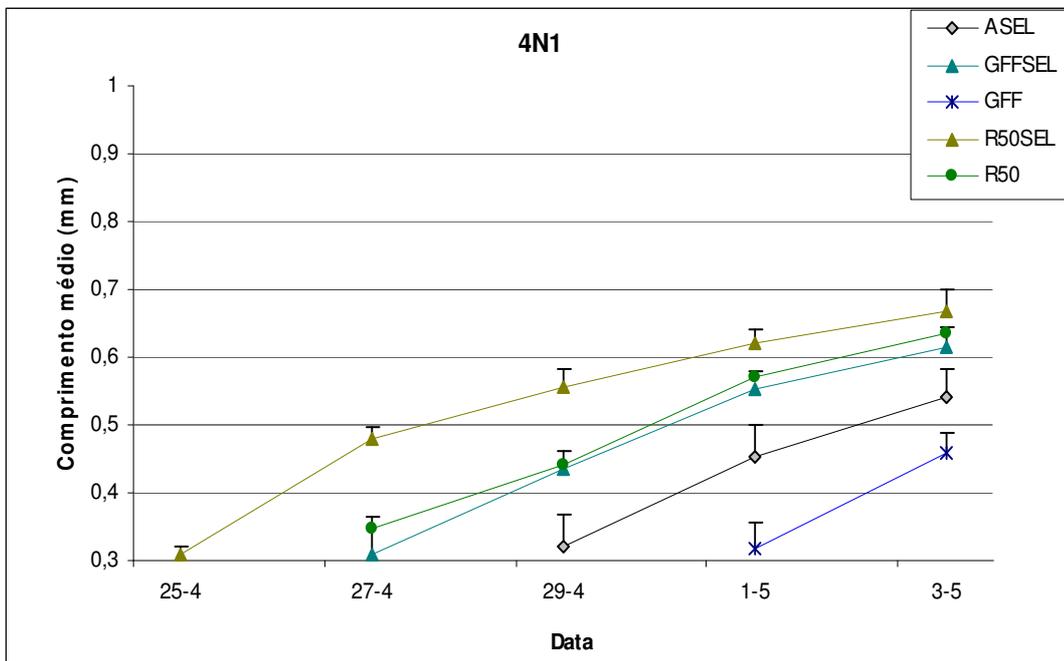


Fig. 32. Comprimento médio do corpo (mm) da geração 4N1 de *C. pulchella* nos 5 tratamentos: ASEL, GFFSEL, GFF, R50SEL e R50, desde o seu nascimento até ao dia 3 de Maio de 2001. As barras de erro indicam o desvio padrão.

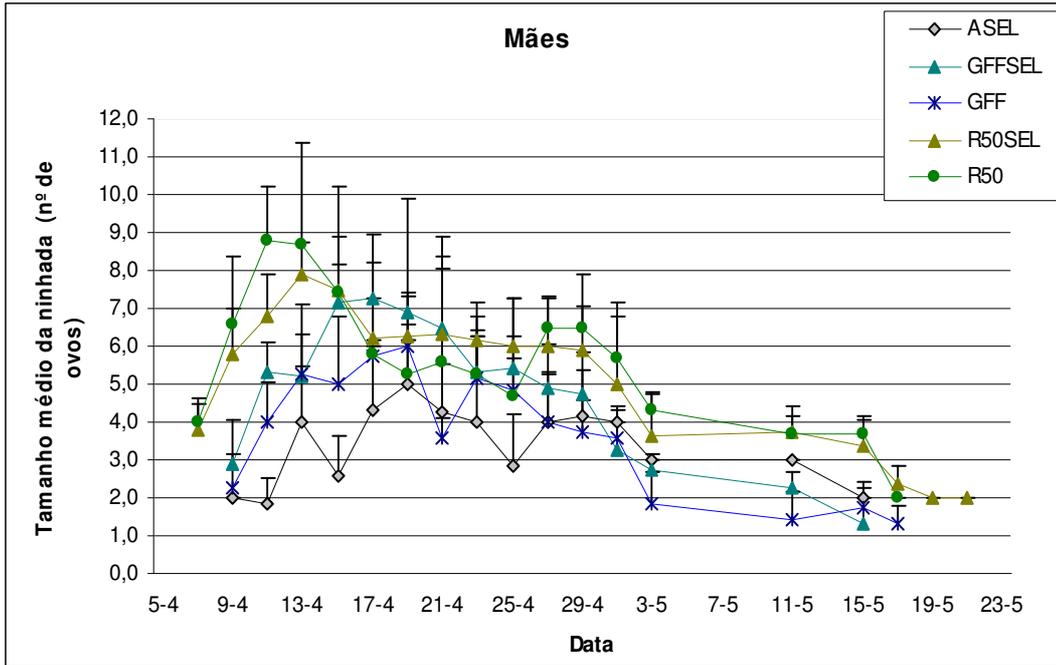


Fig. 33. Tamanho médio da ninhada (nº de ovos por fêmea ovígera) da geração Mães de *C. pulchella* nos 5 tratamentos: ASEL, GFFSEL, GFF, R50SEL e R50, desde o seu nascimento até à sua morte. As barras de erro indicam o desvio padrão.

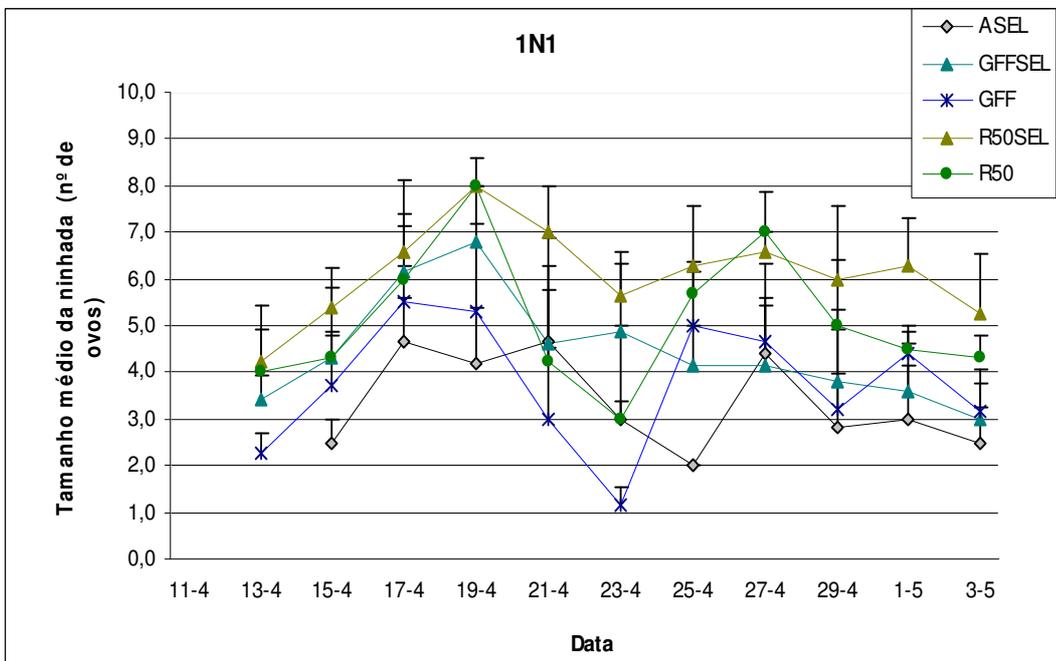


Fig. 34. Tamanho médio da ninhada (nº de ovos por fêmea ovígera) da geração 1N1 de *C. pulchella* nos 5 tratamentos: ASEL, GFFSEL, GFF, R50SEL e R50, ao longo do estudo. As barras de erro indicam o desvio padrão.

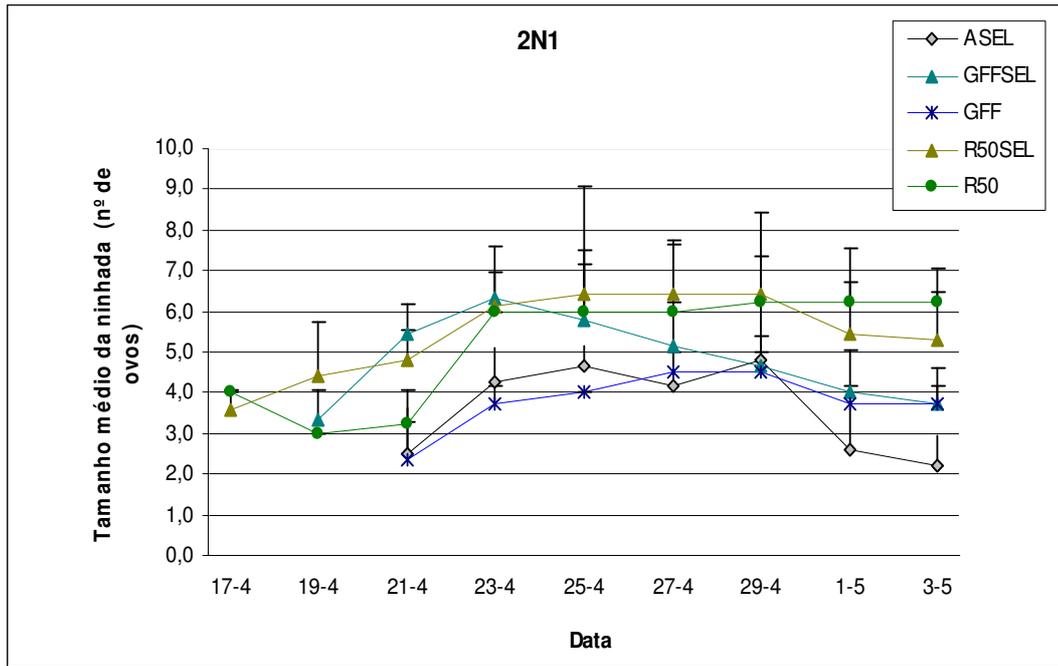


Fig. 35. Tamanho médio da ninhada (nº de ovos por fêmea ovígera) da geração 2N1 de *C. pulchella* nos 5 tratamentos: ASEL, GFFSEL, GFF, R50SEL e R50, ao longo do estudo. As barras de erro indicam o desvio padrão.

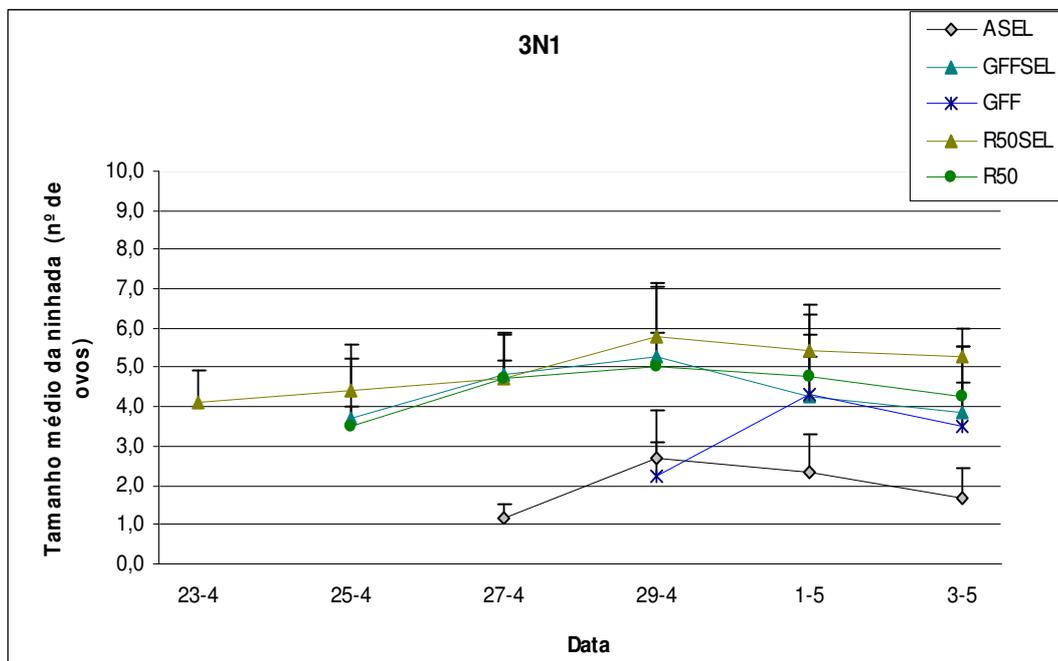


Fig. 36. Tamanho médio da ninhada (nº de ovos por fêmea ovígera) da geração 3N1 de *C. pulchella* nos 5 tratamentos: ASEL, GFFSEL, GFF, R50SEL e R50, ao longo do período estudo. As barras de erro indicam o desvio padrão.

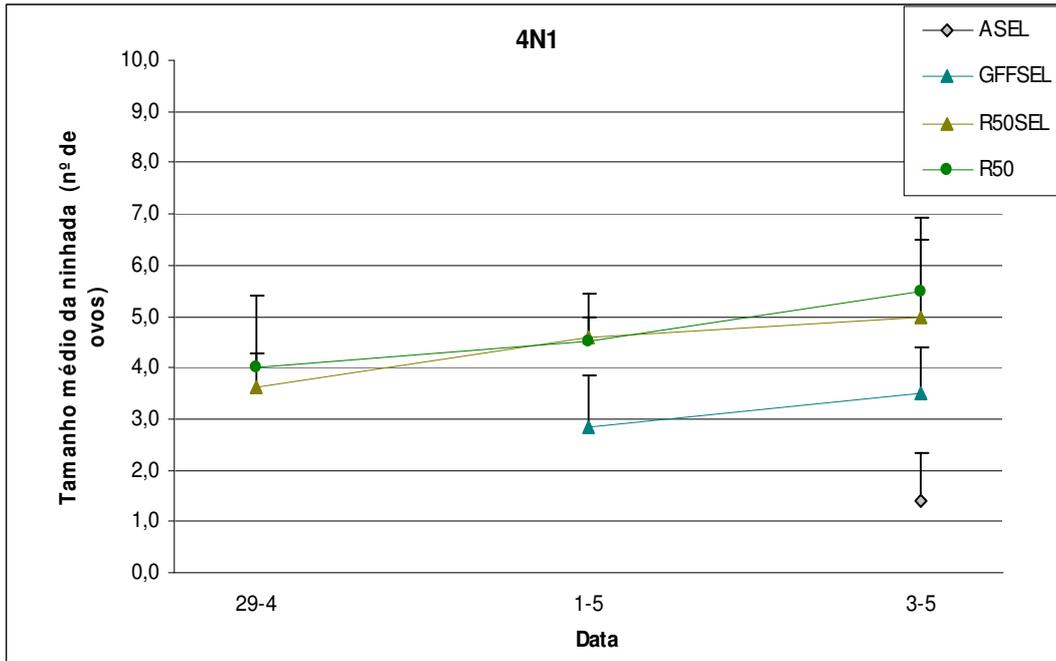


Fig. 37. Tamanho médio da ninhada (nº de ovos por fêmea ovígera) da geração 4N1 de *C. pulchella* nos 5 tratamentos: ASEL, GFFSEL, GFF, R50SEL e R50, ao longo do período estudo. As barras de erro indicam o desvio padrão.

O tamanho médio à primeira reprodução apresentou diferenças significativas entre tratamentos ($P=0,001$) para as várias gerações seguidas (Tab. IV). Os menores tamanhos à primeira reprodução foram registados nos tratamentos ASEL da geração 2N1 e GFF da geração 3N1 (Fig. 38), com um valor de 0,51 mm. Relativamente ao nº médio de ovos à primeira reprodução, também foram registadas diferenças significativas entre tratamentos ($P=<0,001$), para todas as gerações (Tab. IV). Os tratamentos R50SEL e R50 apresentaram as fêmeas com maior nº de ovos à primeira reprodução (Fig. 39), registando-se um máximo de 4,6 ovos no tratamento R50SEL, da geração 3N1. As fêmeas com menor nº de ovos à primeira reprodução foram observadas nos tratamentos ASEL e GFF, sendo o valor mínimo registado de 1,4 ovos no tratamento ASEL, da geração 4N1. O parâmetro idade média à primeira reprodução não apresentou diferenças significativas entre os vários tratamentos ($P=0,164$), ao longo das 5 gerações estudadas (Tab. IV). A idade máxima para atingir a primeira reprodução foi registada em indivíduos cultivados em GFF e pertencentes à geração 3N1 (7,5

dias), e a mínima foi registada nos tratamentos R50SEL e R50, na geração Mães (3 dias) (Fig. 40).

A taxa de crescimento populacional (r) apresentou diferenças significativas entre tratamentos ($P=0,016$), e que se mantiveram para as várias gerações estudadas (Tab. IV). Os valores mais baixos de taxa de crescimento foram registados para os animais cultivados nos tratamentos ASEL e GFF (Fig. 41), tendo-se observado um valor mínimo de $0,1605 \text{ dia}^{-1}$ no tratamento ASEL, da geração 3N1. Relativamente aos valores máximos de taxa de crescimento, estes foram registados na geração Mães para os tratamentos R50SEL e R50 ($0,411 \text{ dia}^{-1}$ e $0,426 \text{ dia}^{-1}$, respectivamente). Verificou-se que entre gerações não existiram diferenças significativas relativamente às taxas de crescimento ($P=0,158$). Contudo, foi na geração Mães que as diferenças entre taxas de crescimento nos vários tratamentos foram mais evidentes. Os indivíduos cultivados no tratamento ASEL apresentaram um notável aumento na taxa de crescimento da geração Mães para a geração 1N1. Pelo contrário, nos meios R50SEL e R50 os organismos, revelaram um decréscimo na taxa de crescimento, ao longo das gerações estudadas.

A longevidade média mais elevada foi de 44,56 dias, tendo sido registada no tratamento R50SEL (Fig. 42).

Tabela IV-Resultados das ANOVA's bifactoriais e do teste Tukey de comparação múltipla, aplicados aos dados de tamanho médio, n° médio de ovos e idade média à primeira reprodução, e taxa de crescimento populacional de *C. pulchella*.

Parâmetro		P	Teste de Tukey				
			ASEL Mães	GFFSEL 1N1	GFF 2N1	R50SEL 3N1	R50 4N1
Tamanho médio à primeira reprodução	entre tratamentos	0,001	a	b	a	b	b
	entre gerações	0,159
Nº médio de ovos à primeira reprodução	entre tratamentos	$\leq 0,001$	a	b	a	b	b
	entre gerações	0,686
Idade média à primeira reprodução	entre tratamentos	0,164
	entre gerações	0,339
Taxa de crescimento	entre tratamentos	0,016	a	b	a	b	b
	entre gerações	0,158

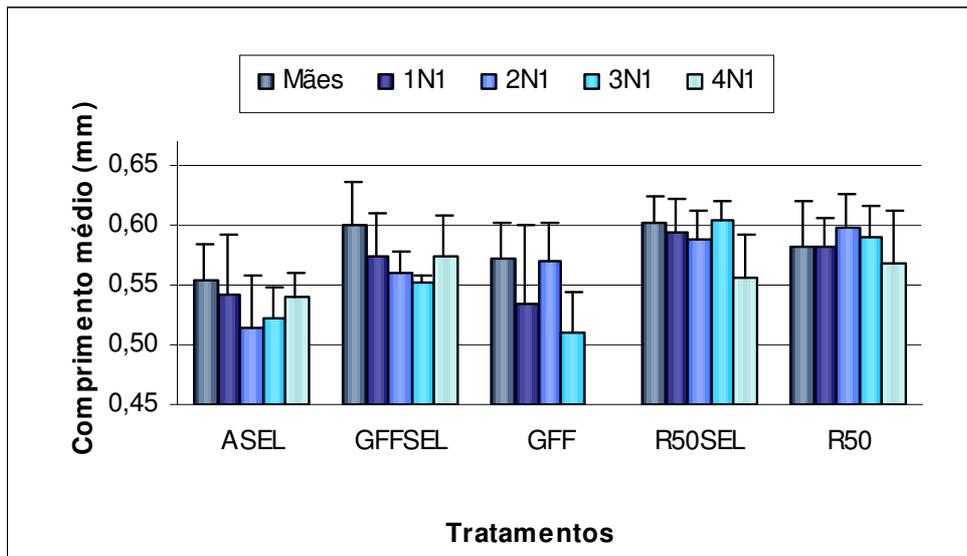


Fig. 38. Tamanho médio à primeira reprodução (mm) das gerações Mães, 1N1, 2N1 e 3N1 de *C. pulchella*, cultivadas em diferentes tratamentos: ASEL, GFFSEL, GFF, R50SEL e R50. As barras de erro indicam o desvio padrão.

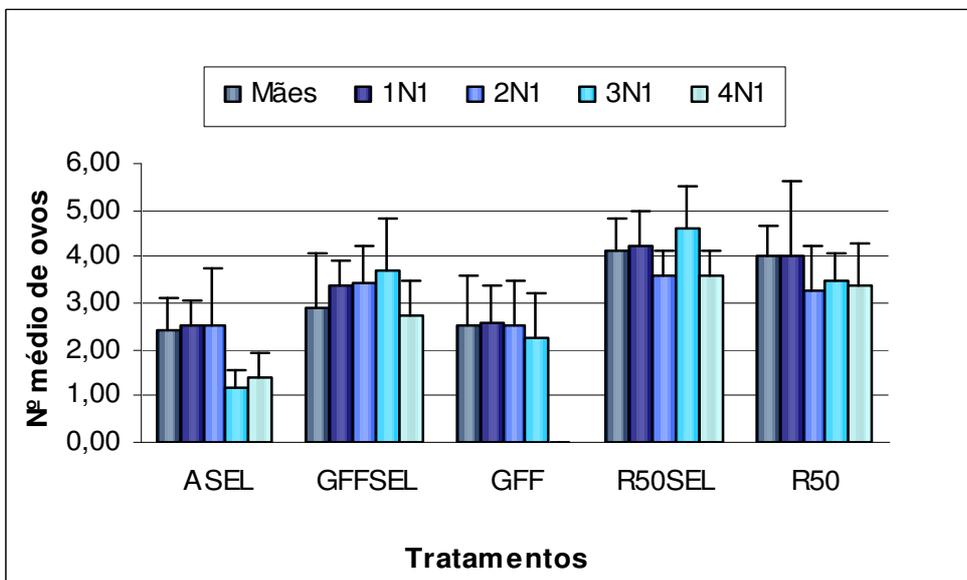


Fig. 39. Número médio de ovos à primeira reprodução das gerações Mães, 1N1, 2N1 e 3N1 de *C. pulchella*, cultivadas em diferentes tratamentos: ASEL, GFFSEL, GFF, R50SEL e R50. As barras de erro indicam o desvio padrão.

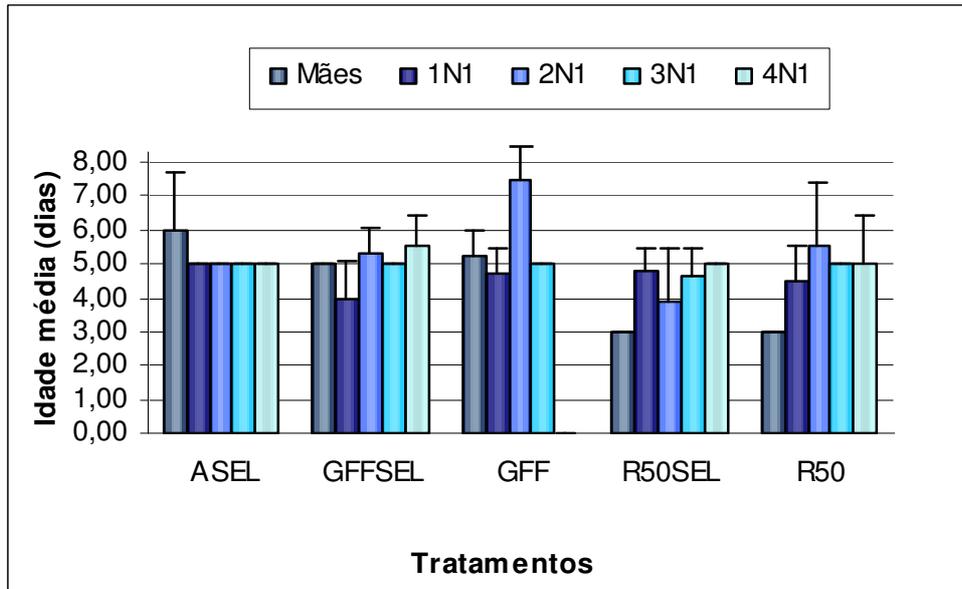


Fig. 40. Idade média à primeira reprodução das gerações Mães, 1N1, 2N1 e 3N1 de *C. pulchella*, cultivadas em diferentes tratamentos: ASEL, GFFSEL, GFF, R50SEL e R50. As barras de erro indicam o desvio padrão.

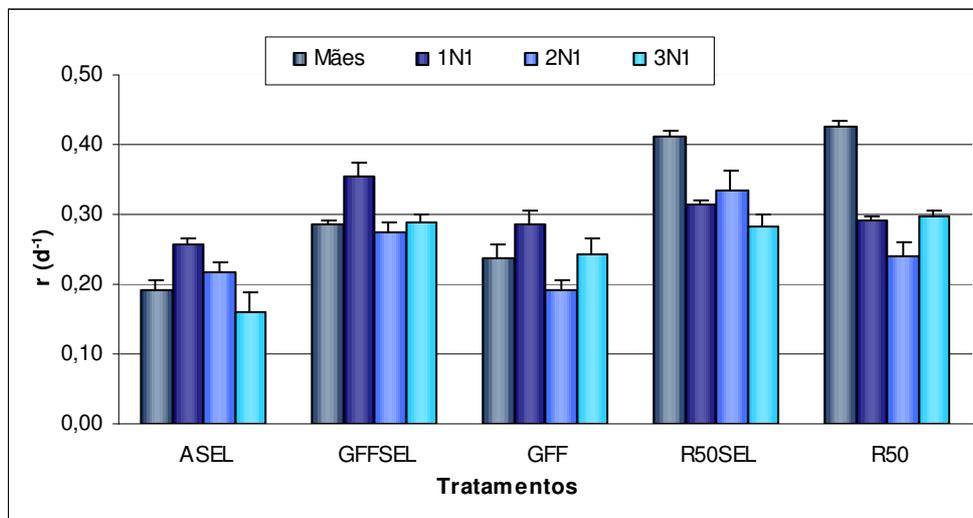


Fig. 41. Taxas de crescimento populacional (r , dia^{-1}) das gerações Mães, 1N1, 2N1 e 3N1 de *C. pulchella*, cultivadas em diferentes tratamentos: ASEL, GFFSEL, GFF, R50SEL e R50. As barras de erro indicam o desvio padrão.

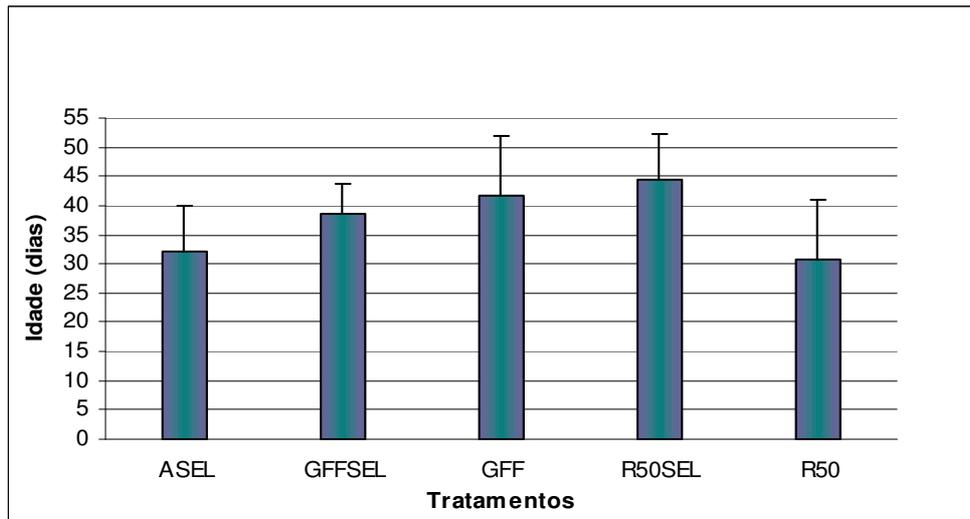


Fig. 42. Longevidade média apresentada pela geração Mães, nos tratamentos: ASEL; GFFSEL; GFF; R50SEL e R50. As barras de erro indicam o desvio padrão.

Da análise de regressão efectuada aos dados de comprimento médio do corpo (mm) e de peso (μg), verificou-se que os juvenis no tratamento R50SEL apresentaram o coeficiente de determinação mais elevado ($r^2=0,9887$) (Fig. 47).

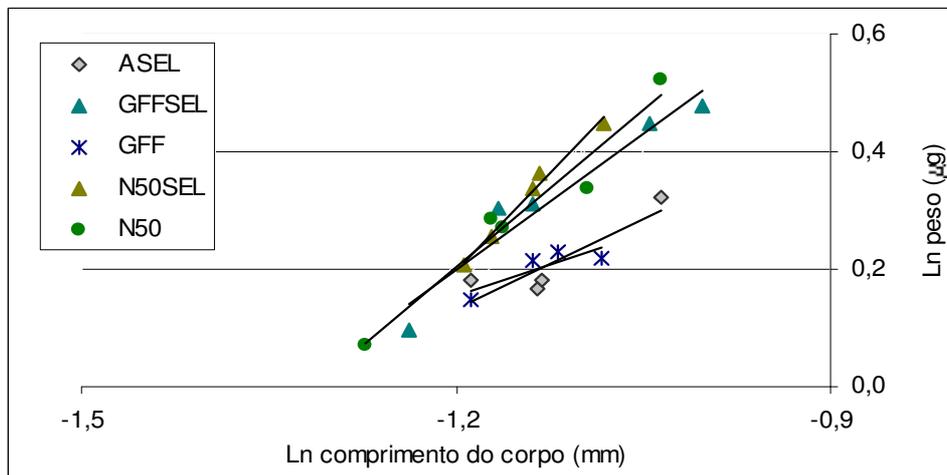


Fig. 47. Relação entre o comprimento do corpo (mm) e o peso (μg), dos juvenis, nos vários tratamentos: ASEL ($r^2=0,7812$); GFFSEL ($r^2=0,7251$); GFF ($r^2=0,9340$); R50SEL ($r^2=0,9887$) e R50 ($r^2=0,9554$).

3.4 Discussão

Os resultados obtidos mostraram que o crescimento e reprodução de *C. pulchella* em laboratório, ao longo das várias gerações, foi influenciado principalmente pelo factor alimento.

De acordo com Pereira (com. pessoal), no período correspondente ao do presente trabalho, o fitoplâncton da lagoa da Vela apresentou uma grande abundância. Contudo, o número de espécies era relativamente baixo, sendo constituído principalmente por espécies de cianobactérias, diatomáceas e clorófitas cocóides. Dentro das cianobactérias salienta-se a dominância da espécie colonial *Microcystis aeruginosa*, nas diatomáceas, com excepção das formas discóides *Cyclotella* e *Stephanodiscus*, todas as outras eram filamentosas. As Chlorophyta eram essencialmente constituídas por formas cocóides de grandes dimensões pertencentes aos géneros *Coelastrum*, *Pediastrum* e *Scenedesmus*. Assim, os géneros algais presentes (excepto *Cyclotella* e *Stephanodiscus*) apresentavam grandes dimensões, passíveis de serem ingeridas apenas por consumidores de grandes dimensões. Algumas formas algais terão ainda um valor nutricional baixo, como por exemplo as cianobactérias (Lampert, 1987). *M. aeruginosa*, para além de apresentar colónias de dimensões variáveis e que poderão ter efeitos negativos ao nível do aparelho filtrador, é também produtora da toxina microcistina LR. Desta forma, a comunidade algológica da lagoa da Vela apresentou uma fraca qualidade alimentar para os cladóceros. Apesar deste facto, verificou-se que os organismos cultivados no tratamento com água artificial (ASEL) apresentaram taxas de crescimento e reprodução substancialmente inferiores aos indivíduos cultivados nos tratamentos com água da lagoa da Vela, nomeadamente em R50SEL e R50. Assim, este resultado sugere que a fraca qualidade do alimento algal da lagoa da Vela não afectou os parâmetros observados em *C. pulchella*. O seu reduzido tamanho, que lhe permite reduzir a interferência das formas filamentosas e coloniais no sistema de filtragem e a capacidade de recorrer a outras fontes alimentares, poderão ser as características principais que tornam esta espécie menos vulnerável na presença de alimento inadequado e na presença de toxinas. Segundo estudos realizados

por Barros (1994), *C. pulchella* revelou-se pouco sensível à toxina produzida por *M. aeruginosa*.

As diferenças encontradas entre os vários tratamentos podem ser explicadas com base no factor alimento. Assim, os tratamentos R50SEL e R50 destacam-se dos outros devido à presença de maior diversidade de alimento, nomeadamente algas e detritos orgânicos não identificáveis, já que nos tratamentos GFFSEL e GFF se procedia previamente à filtração por filtro de fibra de vidro, eliminando algas e muitas partículas. Sendo as algas da lagoa da Vela de fraca qualidade e, desta forma, o alimento fitoplanctónico adequado para *C. pulchella* ser limitante, a adição de *Selenastrum capricornutum* e extracto de alga ao meio R50SEL favoreceu o crescimento e reprodução dos animais aí cultivados. Deste modo, foi neste tratamento que se registaram os maiores comprimentos médios do corpo, maiores tamanhos de ninhada, maior nº médio de ovos à primeira reprodução, menor idade média e tamanho médio à primeira reprodução, maiores taxas de crescimento e ainda maior longevidade média.

Nos cladóceros, a quantidade de alimento está relacionada com o investimento de energia para a reprodução, produzindo mais ovos quando as condições alimentares são favoráveis e menos ovos em condições limitantes de alimento (Glasier, 1992; Guisande e Gliwicz, 1992, Gliwicz e Boavida, 1996; Müller-Navarra, 1996; Greenwood *et al.*, 1999; Hülsmann, 2001). Ao produzir menos ovos, é investida mais energia em cada um deles e, deste modo, os juvenis resultantes sobrevivem melhor em condições de falta de alimento. Também a qualidade do alimento é um factor determinante no modo de vida dos organismos, verificando-se que alimento de fraca qualidade interfere negativamente no crescimento do zooplâncton (Sterner, 1998; Hülsmann, 2001). Os tratamentos ASEL e GFF apresentaram os menores tamanhos de ninhada e menores crescimentos revelando que, para estes tratamentos, o alimento fitoplanctónico, pela sua quantidade e/ou qualidade, foi um factor condicionante na dinâmica dos organismos. Assim, no caso de ASEL, os resultados sugerem que nas condições de cultura utilizadas, *S. capricornutum* e o extracto de alga (única fonte alimentar), constituíram uma dieta alimentar inadequada para *C. pulchella*. Por outro lado, também a composição química do meio artificial (ASTM

hard water), bastante utilizado em culturas de *Daphnia magna*, poderá não ser a mais adequada para o cultivo deste cladóceros. No caso de GFF, a sobrevivência dos organismos na ausência de fitoplâncton como alimento, revelou que *C. pulchella* encontrou outras formas alimentares na água da lagoa da Vela, como bactérias e pequenas partículas. Estudos realizados por DeMott (1989) mostraram que *Ceriodaphnia* é um cladóceros bastante eficiente no consumo de bactérias. No entanto, e comparando os resultados obtidos no GFF e no GFFSEL, verificou-se que as maiores taxas de crescimento e reprodução registadas em GFFSEL foram determinadas apenas pela adição de alimento fitoplanctónico. Assim, verifica-se que *C. pulchella* apresenta melhores padrões de crescimento e reprodução na presença de uma dieta alimentar mais diversificada.

A regressão peso-comprimento do corpo é influenciada por variações nas condições alimentares, verificando-se que para os dafnídeos, sendo o alimento de fraca qualidade, a relação entre o peso e o comprimento é menor (Duncan, 1985; Manca *et al.*, 1994; Kawabata, 1998; Winder e Spaak, 2001). As regressões obtidas para os vários tratamentos mostraram que os tratamentos ASEL e GFF apresentavam coeficientes de determinação de 0,78 e 0,72, respectivamente, indicando que o factor alimento afectou negativamente o crescimento dos organismos. Assim, comparando organismos com o mesmo comprimento, verificou-se que no ASEL e no GFF os indivíduos apresentavam pesos inferiores aos dos indivíduos cultivados nos restantes tratamentos.

Os predadores vertebrados (*e.g.* peixes planctívoros) condicionam as populações de cladóceros, quer através da predação directa, que é efectuada selectivamente por tamanhos, quer pela produção de produtos químicos, que influenciam o modo de vida de *Daphnia*. Na presença destes químicos, as fêmeas atingem a maturação mais cedo e com menor tamanho e produzem maiores ninhadas (Macháček, 1991; Stibor, 1992; Reede e Ringelberg, 1995; Reede, 1995, 1997). Esta estratégia adaptativa permite que a energia seja canalizada mais cedo para a reprodução e, deste modo, o seu reduzido tamanho lhe garanta a sobrevivência, já que são menos visíveis para os peixes. Por outro lado, o maior número de ovos garante uma maior descendência enquanto as probabilidades de sobrevivência dos progenitores são mais elevadas.

A predação por invertebrados também é importante na dinâmica dos cladóceros (Gliwicz e Pijanowska, 1991; Matveev, 1995; Arnér, 1998; Blaustein, 1998; Manca *et al.*, 2000). Estudos realizados por Weider e Pijanowska (1993) com *Daphnia* mostraram que os efeitos observados são o oposto dos efeitos induzidos por peixes, ou seja, os organismos investem o máximo de energia no crescimento, já que estes predadores seleccionam tamanhos menores.

Para os tratamentos GFFSEL, R50SEL e R50 os indivíduos apresentaram um maior tamanho à primeira reprodução, o que permite concluir que o factor predação não terá exercido influência na determinação deste parâmetro. Por outro lado, as diferenças observadas para os parâmetros medidos entre GFF, onde também era utilizada água da lagoa, e GFFSEL, R50SEL e R50 sugerem que a presença de compostos químicos libertados pelos predadores não influenciou o modo de vida do cladóceros, sendo o alimento o principal factor responsável.

A presença de grande quantidade de sólidos suspensos nos tratamentos R50SEL e R50 parece não ter tido qualquer influência em *C. pulchella*. Segundo Hart (1992), um aumento na concentração de sólidos suspensos está associado a reduções ou inibição da alimentação por dafnídeos. Igualmente, também a presença de elevadas densidades de competidores nestes tratamentos nomeadamente rotíferos, não constituiu qualquer condicionalismo para *C. pulchella*.

A temperatura mantida em laboratório ($20 \pm 1^\circ\text{C}$) foi superior à temperatura registada na água da lagoa da Vela, aquando da sua colheita. Aumentos de temperatura resultam em aumentos das taxas metabólicas, reflectindo-se ao nível da sobrevivência, crescimento e reprodução dos cladóceros (Burns, 1969; Boersma e Vijverberg, 1996; Moore *et al.*, 1996; Claska e Gilbert, 1998; Yurista, 1999; Giebelhausen e Lampert, 2001). Assim, o aumento de temperatura em laboratório, aliado a uma alimentação mais diversificada e ausência de predadores, explica as elevadas taxas de crescimento registadas nos tratamentos R50SEL e R50.

De uma forma geral, não foram observadas diferenças significativas entre as várias gerações estudadas, relativamente aos vários parâmetros analisados.

No entanto, verificou-se que foi na geração Mães que se observaram as maiores diferenças entre tratamentos, principalmente entre ASEL e os R50SEL e R50.

A ausência de machos e *ephippia* nos vários tratamentos testados, ao longo do período de estudo, sugere que o factor alimento, apesar de condicionar a dinâmica dos animais, não se apresentou como factor de *stress*. Por outro lado, este tipo de resposta, em *C. pulchella*, poderá estar mais relacionada com variações noutros factores (*e.g.* baixas temperaturas, predação ou competição). Também a presença de ciclomorfoses não foi observada em qualquer dos indivíduos teste, parecendo, deste modo, não ser uma estratégia adoptada perante estas condições. Segundo Wetzel (1993), as ciclomorfoses em *Ceriodaphnia* são muito menos nítidas que em *Daphnia*, consistindo somente em pequenas reduções do comprimento do corpo e da antênula e são observadas, geralmente, no Verão.

Este estudo permitiu concluir que a quantidade e diversidade de alimento disponível apresentou-se como o factor com maior influência na dinâmica populacional de *C. pulchella* em condições controladas de temperatura e na ausência de predadores.

IV Considerações finais

O presente trabalho demonstrou que a dinâmica de *C. pulchella* é determinada por vários factores, principalmente pela quantidade de alimento adequado, pela predação e pela temperatura.

O factor alimento é responsável por alterações ao nível do crescimento e reprodução, sendo estes parâmetros afectados negativamente em condições alimentares inadequadas ou limitadas (ver capítulo III - Resultados). Verificou-se que as regressões peso-comprimento do corpo obtidas, e que traduzem as condições alimentares (Duncan, 1985; Manca *et al.*, 1994; Kawabata, 1998; Winder e Spaak, 2001), são influenciadas por variações na quantidade e qualidade de alimento. Assim, o seu coeficiente de determinação é menor quando o alimento é reduzido ou inadequado para consumo, como se observou nos tratamentos ASEL e GFF. Comparando indivíduos com o mesmo comprimento, verificou-se que os animais cultivados em ASEL e GFF apresentavam pesos inferiores aos registados nos outros tratamentos.

A sobrevivência dos organismos no tratamento GFF revelou que *C. pulchella* tem a capacidade de se alimentar de bactérias e pequenas partículas orgânicas, o que constitui uma vantagem competitiva em relação a outras espécies. Por outro lado, esta característica contribui para a continuidade da espécie em condições de alimento fitoplanctónico de fraca qualidade ou inadequado, como o registado na lagoa da Vela.

Comparando os resultados registados para os tratamentos R50SEL e R50 e os resultados da população observada em campo (lagoa da Vela), verificou-se que neste caso o tamanho à primeira reprodução foi inferior. Este facto poderá sugerir que os predadores vertebrados condicionaram a dinâmica populacional de *C. pulchella* na lagoa da Vela. De acordo com os resultados de laboratório (ver capítulo III), verificou-se que as diferenças registadas entre os vários tratamentos, nomeadamente entre R50SEL, R50 e ASEL, foram devidas ao factor alimentação e não à presença de compostos químicos libertados por peixes, provavelmente existentes na água colhida na lagoa.

As temperaturas mais elevadas em laboratório, conjuntamente com uma maior diversidade de alimento disponível e com a ausência de predadores, explicam os elevados comprimentos de corpo, tamanho de ninhada e longevidade atingidos nos tratamentos R50SEL e R50, sendo substancialmente superiores aos registados para a população da lagoa.

Com este estudo demonstrou-se que *C. pulchella* possui grande plasticidade e capacidade de adaptação a flutuações das condições ambientais, o que lhe permite a sobrevivência em condições mais hostis. Para a população de *C. pulchella* estudada foi a plasticidade fenotípica em relação às prioridades energéticas (tamanho, nº de ovos e idade à primeira reprodução e peso), o seu reduzido tamanho e os seus hábitos alimentares, que lhe permitiram a adaptação às alterações dos factores ambientais, possibilitando a sua continuidade no ecossistema.

Como *C. pulchella*, muitas outras espécies terão desenvolvido as mais variadas estratégias que lhes permitem adaptarem-se às mudanças ambientais. Contudo, a incapacidade de determinadas espécies se conseguirem adaptar, perante cenários mais desfavoráveis, poderá afectar a biodiversidade. Assim, torna-se imprescindível a preservação e manutenção dos ecossistemas, por forma a garantir o seu equilíbrio.

Para compreender mais profundamente a influência do factor predação na dinâmica de *C. pulchella*, sugere-se a realização de um teste crónico com várias concentrações de compostos químicos libertados pelos predadores. Por outro lado, sendo a migração vertical ou horizontal, uma estratégia adaptativa que evita a pressão exercida pelos predadores, torna-se pertinente o estudo deste comportamento em *C. pulchella*, ou noutras espécies de cladóceros como *Daphnia*, presentes na lagoa da Vela.

Referências Bibliográficas

- Allan, J. D. (1973) Competition and the relative abundances of two cladocerans. *Ecology*, **54**, 484-498.
- Allan, J. D. e Goulden, C. E. (1980) Some aspects of reproductive variation among freshwater zooplankton. In Kerfoot, C. W. (ed), *Evolution and ecology of zooplankton communities*, Univ. Press of New England, pp. 388-410.
- Amoros, C. (1984) Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises. – Crustacés Cladocères. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **4**, 120-145.
- A.P.H.A. (1989) *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*, 17^a Ed. DC., Washington.
- Arcifa, M. S., Gomes; E. A. T. e Meschiatti, A. J. (1992) Composition and fluctuations of the zooplankton of a tropical Brazilian reservoir. *Arch. Hidrobiología*, **123**, 479-495.
- Armengol, J. (1978) Los crustáceos del plancton de los embalses españoles. *Oecologia aquatica*, **3**, 3-96.
- Arndt, H. e Nixdorf, B. (1991) Spring clear-water phase in a eutrophic lake: control by herbivorous zooplankton by grazing on components of the microbial web. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, Verhandlungen*, **24**, 879-883.
- Arnér, M., Koivisto, S., Korberg, J. e Kautsky, N. (1998) Trophic interactions in rockpool food webs: regulation of zooplankton and phytoplankton by *Notonecta* and *Daphnia*. *Freshwater biology*, **39**, 79-90.

- Arnold, D. E. (1971) Ingestion, assimilation, survival, and reproduction by *Daphnia pulex* fed seven species of blue-green algae. *Limnology and Oceanography*, **16**, 906-920.
- ASTM - American Society for Testing and Materials (1980) *Standard practice for Conducting Acute Toxicity Tests with Fish, Macroinvertebrates, and Amphibians*, ASTM Standard E729-80, Philadelphia.
- Balseiro, E. G., Modenuti, B. E. e Queimalinos, C. P. (1992) The coexistence of *Bosmina* and *Ceriodaphnia* in a south Andes lake – an analysis of demographic responses. *Freshwater Biology*, **28**, 93-101.
- Barros, P., Gonçalves, F., Ribeiro, R. e Soares, A. M. V. M. (1993) Toxic effects of the blue-green algae *Microcystis aeruginosa* on four cladoceran species. First Setac World Congress, Ecotox. Env. Chem., Aglobal Prespective, Lisboa.
- Barros, P. (1994) Implicações ecotoxicológicas de cianobactérias em cladóceros. Dissertação para obtenção do grau de Mestre em Ecologia Animal, Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, Coimbra, 84 pp.
- Beavers, R. A. e Stavn, R. H. (1975) Seasonal changes in diaptomid copepod populations as a function of vertebrate predation. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, **19**, 2966-2975.
- Bendorf, J. (1990) Conditions for effective biomanipulation; conclusions derived from whole-lake experiments in Europe. *Hydrobiologia*, **200/201**, 187-203.

- Bern, L. (1990) Postcapture particle size selection by *Daphnia cucullata* (Cladocera). *Limnology and Oceanography*, **35**, 923-926.
- Berthon, J. L. e Brousse, S. (1995) Modification of migratory behaviour of planktonic Crustacea in the presence of a bloom of *Mycrocystis aeruginosa* (Cyanobacteria). *Hydrobiologia*, **300/301**, 185-193.
- Berzins, B. e Peijer B., (1989) Rotifers occurrence and trophic degree. *Hydrobiologia*, **182**, 1373-1403.
- Bird, D. F. e Prairie, Y. T. (1985) Practical guidelines for the use of zooplankton length-weight regression equations. *Journal of Plankton Research*, **7**, 955-960.
- Blaustein, L. (1998) Influence of the predatory backswimmer, *Notonecta maculata*, on invertebrate community structure. *Ecological Entomology*, **23**, 246-252.
- Blindow, I., Hargeby, A., Wagner, B. M. A. e Andersson, G. (2000) How important is the crustacean plankton for the water clarity in shallow lakes with abundant submerged vegetation?. *Freshwater Biology*, **44**, 185-197.
- Boersma, M. (1995) Competition in natural populations of *Daphnia*. *Oecologia*, **103**, 309-318.
- Boersma, M. e Vijverberg, J. (1994) The effect of preservation methods on the carbon content of *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.*, **130**, 241-247.
- Boersma, M. e Vijverberg, J. (1996) Food effects on life history traits and seasonal dynamics of *Ceriodaphnia pulchella*. *Freshwater Biology*, **35**, 25-34.

- Bosselmann, S. e Riemann, B. (1986) Zooplankton. In Riemann, B. e Søndergaard, M. (eds), *Carbon Dynamics in Eutrophic, Temperate Lakes*. Elsevier Science, Amsterdam, pp. 199-236.
- Brendelberger, H. (1991) Filter mesh size of cladocerans predicts retention efficiency for bacteria. *Limnology and Oceanography*, **36**, 884-894.
- Brooks, J. L. e Dodson, S. I. (1965) Predation, body size and composition of plankton. *Science*, **150**, 28-35.
- Burns, C. W. (1968) The relationship between body size of filter-feeding Cladocera and the maximum size of particles ingested. *Limnology and Oceanography*, **13**, 675-678.
- Burns, C. W. (1969) Relation between filtering rate, temperature and body size in four species of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, **14**, 693-700.
- Cáceres, C. (1998) Seasonal dynamics and interspecific competition in Oneida Lake *Daphnia*. *Oecologia*, **115**, 233-244.
- Carmichael, W. W. (1989) Cyanobacteria secondary metabolites- The cyanotoxins, *Journal of Applied Bacteriology*, **72**, 171-181.
- Carney, H. J. e Elser, J. J. (1990) Strength of zooplankton-phytoplankton coupling in relation to lake trophic state. In Tizler, m. M. e Serruya, C.(ed.), *Large lakes: Ecological Structures and Functions*. Springer-Verlag, New York, pp. 615-631.
- Carpenter, S. R. e Kitchell, J. F. (1993) *The trophic cascade in Lakes*, Cambridge University Press, U. K..

- Carpenter, S. R., Kitchell, J. F. e Hodgson, J. R. (1985) Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience*, **35**, 634-639.
- Claska, M. E. e Gilbert J. J. (1998) The effect of temperature on the response of *Daphnia* to toxic cyanobacteria. *Freshwater biology*, **39**, 221-232.
- Conde-Porcuna, J. M. (2000) Relative importance of competition with *Daphnia* (Cladocera) and nutrient limitation on *Anuraeopsis* (Rotifera) population dynamics in a laboratory study. *Freshwater Biology*, **44**, 423-430.
- Cottenie, K., Nuytten, N., Michels, E. e Mester, L. D. (2001) Zooplankton community structure and environmental conditions in a set of interconnected ponds. *Hydrobiologia*, **442**, 339-350.
- De Bernardi, R., Guissani, G. e Manca, M. (1987) Cladocera: predators and prey. *Hydrobiologia*, **145**, 225-243.
- DeMott, W. R. (1982) Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnology and Oceanography*, **27**, 518-527.
- DeMott, W. R. (1983) Seasonal succession in a natural *Daphnia* assemblage. *Ecological Monographs*, **53**, 321-340.
- DeMott, W. R. (1985) Relations between filter mesh-size, feeding mode, and capture efficiency for cladocerans feeding on ultrafine particles. *Arch. Hydrobiol. Beih. Erg. Limnol*, **21**, 125-134.
- DeMott, W. R. (1989) The role of competition in zooplankton succession. In U. Sommer (ed), *Plankton Ecology*, Berlin, pp.195-252.
- DeMott, W. R. e Kerfoot, W. C. (1982) Competition among cladocerans: nature on the interaction between *Bosmina* and *Daphnia*. *Ecology*, **63**, 1949-1966.

- DeMott, W. R., Gulati, R. D. e Siewertsen K. (1998) Effects of phosphorus-deficient diets on the carbon and phosphorus balance of *Daphnia magna*. *Limnology and Oceanography*, **43**, 1147-1161.
- DeMott, W. R. (1999) Foraging strategies and growth inhibition in five daphnids feeding on mixture of a toxic cyanobacterium and green alga. *Freshwater Biology*, **42**, 263-274.
- De Stasio, B. T., Jr (1990) The role of dormancy and emergence patterns in the dynamics of a freshwater zooplankton community. *Limnology and Oceanography*, **35**, 1079-1090.
- Dodson, S. e Hanazato, T. (1995) Commentary on effects of anthropogenic and natural organic chemical on development, swimming behaviour, and reproduction of *Daphnia*, a key member of aquatic ecosystems. *Environmental Health Perspectives*, **103**, 7-11.
- Duncan, A. (1985) Body carbon in daphnids as an indicator of the food concentration available in the field. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, **21**, 81-90.
- Ebert, D. (1994) A maturation length threshold and phototypic plasticity of age and size at maturity in *Daphnia magna*. *Oikos*, **69**, 309-317.
- Flett R. J., Schindler D. W., Hamilton R. D. e Campell N.E.R. (1980) Nitrogen fixation in Canadian Precambrian Shield lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **37**, 494-505.
- Foog, G. E., Stewart, W. D. P., Walsby, A. E. (1973) *The blue-green algae*, Academic Press, London.

- Gasiunaite, Z. R. e Olenina, I. (1998) Zooplankton-phytoplankton interactions: a possible explanation of the succession in the Kursiu Marios Lagoon. *Hydrobiologia*, **363**, 333-339.
- Ghadouani, A., Pinel-Alloul, B., Zhang, Y. e Prepas, E. (1998) Relationships between zooplankton community structure and phytoplankton in two lime-treated eutrophic hardwater lakes. *Freshwater biology*, **39**, 775-790.
- Giebelhausen, B. e Lampert, W. (2001) Temperature reaction norms of *Daphnia*: the effect of food concentration. *Freshwater Biology*, **46**, 281-289.
- Glazier, D. S. (1992) Effects of food, genotype, and maternal size and age on offspring investment in *Daphnia magna*. *Ecology*, **73**, 910-926.
- Gliwicz, Z. M. e Boavida, M. J. (1996) Clutch size and body size in *Daphnia pulicaria* at different levels of food and predation. *Journal of Plankton Research*, **18**, 863-880.
- Gliwicz, Z. M. e Pijanowska, J. (1989) The role of predation in zooplankton succession. In Sommer, U. (ed), *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 253-296.
- Gliwicz, Z. M. (1990b) Food thresholds and body size in cladocerans. *Nature*, **343**, 638-640.
- Gliwicz, Z. M. (1990a) Why do cladocerans fail to control algal blooms?. *Hydrobiologia*, **200/201**, 82-97.
- Gonçalves, F., Ribeiro, R., Vasconcelos, V. e Soares, A M. V. M. (1996) Anthropogenic influences on seasonal changes of nutrients, physical and chemical factors in the three coastal freshwater shallow lakes (Portugal). *Limnetica*, **13**, 47-52.

- Goss, B. L. e Bunting, D. L. (1983) *Daphnia* development and reproduction: responses to temperature. *J. Therm. Biol.*, **8**, 375-380.
- Goulden, C. E., Henry, L. L. e Tessier, A. J. (1982) Body size, energy reserves, and competitive ability in three species of Cladocera. *Ecology*, **63**, 1780-1789.
- Greenwood, T. L., Green, J. D., Hicks, B. J. e Chapman, A. (1999) Seasonal abundance of small cladocerans in lake Mangakaware, Waikato, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **33**, 399-415.
- Guisande, C. e Gliwicz, Z. M. (1992) Egg size and clutch size in two *Daphnia* species grown at different food levels. *Journal of Plankton Research*, **14**, 997-1007.
- Hairston, N. G., Jr, Hansen, A. e Schaffner, W. R. (2000) The effect of diapause emergence on the seasonal dynamics of a zooplankton assemblage. *Freshwater Biology*, **45**, 133-145.
- Hallam, G. T., Lassiter, R. R., Li, J. e Svarcz, A. L. (1990) Modelling individual employing an integrated energy response: application to *Daphnia*. *Ecology*, **71**, 938-954.
- Haney, J. F. (1987) Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions, *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **21**, 467-475.
- Hanson, M. A. e Butler, M. G. (1994) Responses of food well manipulation in a shallow waterfowl lake. *Hydrobiologia*, **279/280**, 457-466.

- Hart, R. C. (1992) Experimental studies of food and suspended sediment effects on growth and reproduction of six planktonic cladocerans. *Journal of Plankton Research*, **14**, 1425-1448.
- Hebert, P. D. N. (1978) The population biology of *Daphnia* (Crustacea, Daphnidae). *Biology Review*, **53**, 387-426.
- Hessen, D. O. e Andersen, T. (1990) Bacteria as source of phosphorus for zooplankton. *Hydrobiologia*, **206**, 217-223.
- Hessen, D. (1992) Nutrient element limitation of zooplankton production. *American Naturalist*, **140**, 799-814.
- Hochstädter, S. (2000) Seasonal changes of C:P ratios of seston, bacteria, phytoplankton and zooplankton in a deep, mesotrophic lake. *Freshwater Biology*, **44**, 453-463.
- Horne, A. J. e Goldman, C. R. (1994) *Limnology*, 2ª Ed. Mcgraw-Hill, New York, 576 pp.
- Hu, S.S. e Tessier, A. J. (1995) Seasonal succession and the strength of intra and interspecific competition in a *Daphnia* assemblage. *Ecology*, **76**, 2278-2294.
- Hülsmann, S. (2001) Reproductive potential of *Daphnia galeata* in relation to food conditions: implications of a changing size-structure of the population. *Hydrobiologia*, **442**, 241-252.
- Hunter, M. D. e Price, P. W. (1992) Playing chutes and ladders: Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities, *Ecology*, **73**, 724-732.

- Infante, A. e Litt, A. H. (1985) Differences between two species of *Daphnia* in the use of 10 species of algae in Lake Washington. *Limnology and Oceanography*, **30**, 1053-1059.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Søndergaard, M., Lauridsen, T. L., Pedersen, L. J. e Jensen, L. (1996) Top-down control in freshwater lakes with special emphasis on the role of fish, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia*, **342/343**, 151-164.
- Kawabata, K. e Urabe J. (1998) Length-weight relationships of eight freshwater planktonic crustacean species in Japan. *Freshwater Biology*, **39**, 199-205.
- Kilham, S. S, Kreeger, D. A., Goulden, C. E. e Lynn S. G. (1997) Effects of algal food quality on fecundity and population growth rates of *Daphnia*. *Freshwater Biology*, **38**, 639-647.
- Lampert, W. (1978) Field study on the dependence of the fecundity of *Daphnia* spec. on food concentration. *Oecologia*, **36**, 363-369.
- Lampert, W. (1982) Further studies on the inhibitory effect of the toxic blue-green *Microcystis aeruginosa* on the filtering rate of zooplankton. *Archiv für Hydrobiologie*, **95**, 20-220.
- Lampert, W. (1987) Laboratory studies as zooplankton-cynobacteria interactions. *New Zealand Journal of Marine e Freshwater Research*, **21**, 483-490.
- Lampert, W. (1993) Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: new evidence for the predator-avoidance hypothesis. *Arch. Hydrobiol. Beih. Erg. Limnol.*, **39**, 79-88.

- Lampert, W. e Muck, P. (1985) Multiple aspects of food limitation in zooplankton communities: the *Daphnia-Eudiaptomus* example. *Arch. Hydrobiol. Beih. Erg. Limnol*, **21**, 311-322.
- Lampert, W., Fleckner, W., Rai, H., e Taylor, B. E. (1986) Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study of the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography*, **31**, 478-490.
- Lauridsen, T. e Lodge, D. M. (1996) Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat. *Limnology and Oceanography*, **4**, 794-798.
- Leibold, M. A. (1989) Resource edibility and the effects of predators and productivity on the outcome of trophic interactions. *American Naturalist*, **134**, 922-949.
- Luecke, C., Vanni, M. J., Magnuson, J. J., Kitchell, J. F. e Jacobson, P. T. (1990) Seasonal regulation of *Daphnia* populations by planktivorous fish: implications for the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography*, **35**, 1718-1733.
- Lürling, M. e Donk, V. (1997) Life history consequences for *Daphnia pulex* feeding on nutrient-limited phytoplankton. *Freshwater biology*, **38**, 693-709.
- Macháček, J. (1991) Indirect effect of planktivorous fish on the growth and reproduction of *Daphnia galeata*. *Hydrobiologia*, **225**, 193-197.
- Makarewicz, J. C. e Likens, G. E. (1975) Niche analysis of a zooplankton community. *Science*, **190**, 1000-1003.

- Manca, M. Spagnuolo, T. e Comoli, P. (1994) Variations in carbon and nitrogen content with body length of *Daphnia hyalina – galeata* s.l. from laboratory and field observations. *Journal of Plankton Research*, **161**, 1303-1314.
- Manca, M., Ramoni, C. e Comoli, P. (2000) The decline of *Daphnia hyalina galeata* in Lago Maggiore: a comparison of the population dynamics before and after oligotrophication. *Aquatic Science*, **62**, 142-153.
- Martinez, G. e Montecino, V. (2000) Competition in Cladocera: implications of the trophic resources use overlap. *Revista Chilena de Historia Natural*, **73**, 787-795.
- Matveev, V. (1995) The dynamics and relative strengths of bottom-up and top-down impacts in a community of subtropical lake plankton. *Oikos*, **73**, 104-108.
- Matveev, V. e Gabriel, W. (1994) Competitive exclusion in Cladocera through elevated mortality of adults. *Journal of Plankton Research*, **16**, 1083-1094.
- Meyer, E., Ingersoll, C. G., McDonald, L. L. e Boyce, M. S., (1986) Estimating uncertainty in population growth rates: jackknife vs. Bootstrap techniques, *Ecology*, **67**, 1156-1166.
- Mnatsakanova, E. A. e Polishchuk, L. V. (1996) Role of parthenogenetic natality and emergence from diapausing eggs in the dynamics of some rotifer populations. *Hydrobiologia*, **320**, 169-178.
- Moore, M. V., Folt, C. F. e Stemberger, R. S. (1996) Consequences of elevated temperatures for zooplankton assemblages in temperate lakes. *Arch. Hydrobiol.*, **135**, 289-319.

- Müller-Navarra, D. e Lampert, W. (1996) Seasonal patterns of food limitation in *Daphnia galeata*: separating food quantity and food quality effects. *Journal of Plankton Research*, **18**, 1137-1157.
- Nagata, T. e Okomoto, K. (1988) Filtering rates on natural bacteria by *Daphnia longispina* and *Eodiaptomus japonicus* in Lake Biwa. *Journal of Plankton Research*, **10**, 835-850.
- Nauwerck, A. (1960) Zur Systematik und Ökologie portugiesischer Planktonalgen, *Bol. Soc. Brot.*, **XI**, 7-56.
- Nogueira, A. J. A. (1992) Anamod – Extracção dos componentes modais de distribuições de frequência de variáveis biométricas, Departamento de Zoologia, F.C.T.U.C., Universidade de Coimbra, 67pp.
- NP4327 (1997) Qualidade da água - Doseamento da clorofila *a* e dos feopigmentos por espectrometria de absorção molecular, Método de extracção com Acetona, 7pp
- O'brien, W. J. (1979) The predator-prey interaction of planktivorous fish and zooplankton. *American Scientist*, **67**, 572-581.
- Orcutt, J. D. J. e Porter, K. G. (1984) The synergistic effects of temperature and food concentration on the life history parameters of *Daphnia*. *Oecologia*, **63**, 300-306.
- Pace, M. L. e Orcutt, J. D. (1981) The relative importance of protozoans, rotifers, and crustaceans in a freshwater zooplankton community. *Limnology and Oceanography*, **26**, 822-830.
- Pereira, R. (1997) Plano de Ordenamento e Gestão das Lagoas das Braças e da Vela (Centro-Litoral). Dissertação para obtenção do grau de Mestre em

Ecologia, Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade de Coimbra, Coimbra, 142pp.

Pinel-Alloul, B. (1993) Zooplankton community structure in hardwater eutrophic and hypereutrophic lakes of Alberta. *Water Science and Technology*, **27**, 353-361.

Porter, K. G. (1975) Viable gut passage of gelatinous green algae ingested by *Daphnia*. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **19**, 2840-2850.

Radwan, S. e Popioek, B. (1989) Percentage of rotifers in spring zooplankton in lakes of different trophy. *Hydrobiologia*, **186/187**, 235-238.

Reede, T. (1995) Life history shifts in response to different levels of fish kairomones in *Daphnia*. *Journal of Plankton Research*, **17**, 1661-1667.

Reede, T. (1997) Effects of neonate size and food concentration on the life history responses of a clone of the hybrid *Daphnia hyalina x galeata* to fish kairomones. *Freshwater Biology*, **37**, 389-396.

Reede, T. e Ringelberg, J. (1995) The influence of fish exudate on two clones of the hybrid *Daphnia galeata x hyaline*. *Hydrobiologia*, **307**, 207-212.

Reinikainen, M., Ketola, M. e Walls, M. (1994) Effects of the concentrations of toxic *Microcystis aeruginosa* and an alternative food on the survival of *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography*, **39**, 424-432.

Repka, S. (1996) Inter-and intraspecific differences in *Daphnia* life histories in response to two food sources: the green alga *Scenedesmus* and the filamentous cyanobacterium *Oscillatoria*. *Journal of Plankton Research*, **18**, 1213-1224.

- Repka, S. (1997) Effects of food type on the life history of *Daphnia* clones from lakes differing in trophic state. I. *Daphnia galeata* feeding on *Scenedesmus* and *Oscillatoria*. *Freshwater Biology*, **37**, 675-683.
- Richman, S. e Dodson, S. I. (1983) The effect of food quality on feeding and respiration by *Daphnia* and *Diaptomus*, *Limnology and Oceanography*, **28**, 948-956.
- Rodrigues, A. Barros, P., Reis, M. Ribeiro, R. Gonçalves, F. e Soares, A. M. V. M. (1993) Comparação da variação temporal das comunidades zooplanctónicas nas lagoas das Braças, Vela e Mira (Região Centro-Litoral). Resultados preliminares. Bol.UCA, U. Algarve, UCTRA, **1**, 164-172.
- Sakwinska, O. (1998) Plasticity of *Daphnia magna* life history traits in response to temperature and information about a predator. *Freshwater Biology*, **39**, 681-687.
- Saunders, P. A., Porter, K. G. e Taylor, B. E (1999) Population dynamics of *Daphnia spp.* and implications for trophic interactions in a small, monomictic lake. *Journal of Plankton Research*, **21**, 1823-1845.
- Schindler D. W. (1977) Evolution phosphorus limitation in lakes. *Science*, **195**, 260-262.
- Schwartz, S. S. (1984) Life history strategies in *Daphnia*: a review and predictions. *Oikos*, **42**, 114-122.
- Shapiro, J. (1990) Current beliefs regarding dominance by blue-greens: the case for the importance of CO₂ and pH. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **24**, 38-54.
- Shapiro, J. (1995) Lake restoration by biomanipulation – a personal view. *Environmental Review*, **3**, 83-93.

- Smith, V. H. (1993) Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science*, **221**, 669-671.
- Soares, A. M. V. M. (1989) Clonal variation in life-history traits in *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera), Implications for ecotoxicology, PhD thesis, Department of Animal and Plant Sciences, University of Sheffield, 162pp.
- Sommer, U.(1992) Phosphorus-limited *Daphnia*: Intraspecific facilitation instead of competition. *Limnology and Oceanography*, **37**, 966-973.
- Sommer, U., Gliwicz, Z. M., Lampert, W. e Duncan, A. (1986) The P.E.G.-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol*, **106**, 433-471.
- Stein, J. R. (1973) *Handbook of phycological methods, culture methods and growth measurements*, Cambridge University Press, London, 7-24pp.
- Stemberger, R. S. e Lazorchak, J. M. (1994) Zooplankton assemblage responses to disturbance gradients. *Aquatic. Science*, **51**, 2435-2447.
- Sterner, R. W. (1993) *Daphnia* growth on varying quality of *Scenedesmus*: mineral limitation of zooplankton. *Ecology*, **74**, 2351-2360.
- Sterner, R. W. (1998) Demography of a natural population of *Daphnia retrocurva* in a lake with low food quality. *Journal of Plankton Research*, **20**, 471-498.
- Sterner, R. W. e Hessen, D. O. (1994) Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**, 1-29.
- Stibor, H. (1992) Predator induced life-history shifts in a freshwater cladoceron. *Oecologia*, **92**, 162-165.

- Stibor, H. e Lampert, W. (1993) Estimating the size at maturity in field populations of *Daphnia* (Cladocera). *Freshwater Biology*, **30**, 433-438.
- Strickland, J. D. H. e Parsons, T. R. (1972) *A practical handbook of seawater analysis*, Bull. Fish. Res. Bd., Canada, 311pp.
- Taylor, B. E., DeBiase, A. E. e Mahoney, D. L. (1993) Development of the zooplankton assemblage in a new cooling reservoir. *Arch. Hydrobiol*, **128**, 129-148.
- Tessier, A. J. e Consolatti, N. J. (1989) Variation in offspring size in *Daphnia* and consequences for individual fitness. *Oikos*, **56**, 269-276.
- Timms, R. M. e Moss, B. (1984) 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**, 472-486.
- Van Donk E., Lürling, M., Hessen, D. O. e Lokhorst, B. (1997) Changed cell wall morphology in nutrient deficient phytoplankton and the significance for grazers. *Limnology and Oceanography*, **42**, 357-364.
- Vanni M. J. e Lampert W. (1992) Food quality effects on life history traits and fitness in the generalist herbivore *Daphnia*. *Oecologia*, **92**, 48-57.
- Vijverberg, J.(1989) Culture techniques for studies on the growth, development and reproduction of copepods and cladocerans under laboratory and in situ conditions: a review. *Freshwater Biology*, **21**, 317-373.
- Vijverberg, J. e Boersma, M. (1997) Long-term dynamics of small-bodied and large-bodied cladocerans during the eutrophication of a shallow reservoir,

- with special attention for *Chydorus sphaericus*. *Hydrobiologia*, **360**, 233-242.
- Walls, M. e Ventalä, A. M. (1998) Life history variability in response to temperature and *Chaoborus* exposure in three *Daphnia pulex* clones. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**, 1961-1970.
- Watanabe, M. M., Kaya, K. e Takamura N. (1992) Fate of the toxic heptapeptides, the microcystins, from blooms of *Microcystis* (Cyanobacteria) in hypertrophic lake. *Journal of Phycology*, **28**, 761-767.
- Weider, L. e Pijanowska, J. (1993) Plasticity of *Daphnia* life histories in response to chemical cues from predators. *Oikos*, **67**, 385-392.
- Wetzel, R. G. (1993) *Limnologia*, 2ª Ed. Fundação Calouste Gulbenkian, Lisboa, 905 pp.
- Winder, M. e Spaak, P. (2001) Carbon as an indicator of *Daphnia* condition in a alpine lake. *Hydrobiologia*, **442**, 269-278.
- Wolf, H. G. e Carvalho, G. R. (1989) Resting eggs of lake – *Daphnia* II. In situ observations on the hatching of eggs and their contribution to population and community structure. *Freshwater Biology*, **22**, 471-478.
- Yurista, P. M. (1999) Temperature-dependent energy budget of an Arctic Cladoceran, *Daphnia middendorffiana*, *Freshwater Biology*, **42**, 21-34.
- Zar, J. H. (1984) *Biostatistical analysis*, 2ª Ed. Prentice-Hall Int., New Jersey, 718pp.

Zaret, T. (1980) *Predation in freshwater communities*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, 187pp.