

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

PABLO HENRIQUE DOS SANTOS PICAPEDRA

**Interação trófica entre o zooplâncton e o ictioplâncton em uma lagoa de  
planície de inundação neotropical**

Maringá

2016

PABLO HENRIQUE DOS SANTOS PICAPEDRA

**Interação trófica entre o zooplâncton e o ictioplâncton em uma lagoa de planície de inundação neotropical**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Biologia das Interações Orgânicas.

**Orientador:** Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha

**Co-Orientador:** Prof. Dr. Paulo Vanderlei Sanches

Maringá

2016

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
(Biblioteca Central - UEM, Maringá, PR, Brasil)

P585i Picapedra, Pablo Henrique dos Santos  
Interação trófica entre o zooplâncton e o  
ictioplâncton em uma lagoa de planície de inundação  
neotropical / Pablo Henrique dos Santos Picapedra. -  
Maringá, 2016.  
72 f. : figs., tabs.

Orientador: Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha.  
Coorientador: Prof. Dr. Paulo Vanderlei Sanches.  
Tese: (doutorado) - Universidade Estadual de  
Maringá, Centro de Ciências Biológicas, Programa de  
Pós-Graduação em Biologia Comparada, 2016.

1. Zooplâncton. 2. Larvas de Peixes. 3. Predação  
(Biologia). 4. Migração vertical diária. 5.  
Interações ecológicas. I. Lansac-Tôha, Fábio Amodêo,  
1952-, orient. II Sanches, Paulo Vanderlei, 1969-  
coorient. III. Universidade Estadual de Maringá.  
Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-  
Graduação em Biologia Comparada. IV. Título.

CDD 23. ed. 597. 1468

GV5 - 002729

# FOLHA DE APROVAÇÃO

PABLO HENRIQUE DOS SANTOS PICAPEDRA

## **Interação trófica entre o zooplâncton e o ictioplâncton em uma lagoa de planície de inundação neotropical**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Biologia das Interações Orgânicas pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

### COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha  
Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr<sup>a</sup>. Andréa Bialetzki  
Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Luiz Felipe Machado Velho  
Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr<sup>a</sup>. Paulina Maria Maia Barbosa  
Universidade Federal de Minas Gerais

Prof. Dr. Gilmar Baumgartner  
Universidade Estadual do Oeste do Paraná

Aprovado em: 25 de Fevereiro de 2016.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. Keshiyu Nakatani, Bloco G90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

## DEDICATÓRIA

Aos meus pais, Ulises Fernando Picapedra da  
Silva e Carmen dos Santos Picapedra, pelo  
amor, educação, dedicação e por nunca  
medirem esforços para que eu chegasse nesta  
etapa de minha vida.

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Prof. Dr. Fábio Amodêo Lansac-Tôha, por ter aceitado me orientar nessa caminhada, pela paciência e auxílio na elaboração do trabalho, acima de tudo pela sua amizade;

Ao meu co-orientador Prof. Dr. Paulo Vanderlei Sanches, pelo apoio e considerações em todas as etapas do trabalho, e pela amizade em todos os momentos;

Ao Grupo de Pesquisas em Recursos Pesqueiros e Limnologia (GERPEL) e à Universidade Estadual do Oeste do Paraná (UNIOESTE), pelo suporte na execução das coletas e por disponibilizar a infraestrutura necessária, possibilitando a realização deste trabalho;

Aos amigos do GERPEL, em especial Cleomar, Cleodimar, Paulo, Pedro, Cabelo, Pardal, Montanha, Matheus, Rique, Tati, Adriana, Dimas, Antonio, Dhyego, Sebastien, Gilmar, Pitágoras e Dirceu, pelo constante apoio, companheirismo e amizade;

Ao Programa de Pós-graduação *Stricto Sensu* em Biologia Comparada (PGB) da Universidade Estadual de Maringá (UEM);

À secretária do PGB, Estela, pela atenção e disposição em resolver nossos problemas;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de doutorado;

Aos meus pais, Ulises e Carmen, e meus irmãos, Denys e Paola, por todo apoio, pelo amor e por sempre acreditarem em mim;

À minha namorada Juliane, pela paciência nas horas difíceis, pelo amor e por sempre estar presente, me ouvindo e me incentivando;

A Deus, pelo dom da vida, por todas as graças concedidas, por todas as lições aprendidas e por todas as conquistas ao longo desta jornada que define a vida, inclusive este doutorado;

A todos que de alguma forma contribuíram para a conclusão deste trabalho.

## **Interação trófica entre o zooplâncton e o ictioplâncton em uma lagoa de planície de inundação neotropical**

### **RESUMO**

Este estudo teve como objetivo investigar a predação do zooplâncton por fases iniciais de vida de peixes durante a migração vertical diária (MVD) em uma lagoa de planície de inundação, Paraná, Brasil. A tese foi estruturada em dois capítulos no formato de artigos. O capítulo 1 corresponde ao estudo que investigou o comportamento migratório do zooplâncton e de larvas de peixes, bem como procurou verificar a eficácia da MVD do zooplâncton como estratégia para minimizar a predação por larvas de peixes. O capítulo 2 objetivou analisar os padrões de distribuição vertical e o comportamento alimentar das fases iniciais de desenvolvimento de duas espécies de peixes (*Hypophthalmus edentatus* e *Plagioscion squamosissimus*), dominantes nesse ambiente. Nós testamos se o comportamento migratório das larvas de peixes estaria relacionado com um determinado tipo de presa e em qual período do dia ocorreria à preferência pela busca por alimento.

**Palavras-chave:** Zooplâncton. Larvas de peixes. Predação. Migração vertical diária. Interações ecológicas.



**Trophic interaction between zooplankton and ichthyoplankton in a neotropical  
floodplain lake**

**ABSTRACT**

This study aimed to investigate the predation on zooplankton by early life stages of fish during diel vertical migration (DVM) in a floodplain lake, State of Paraná, Brazil. The thesis was prepared in two chapters in format of articles. Chapter 1 is a study investigating the migratory behavior of zooplankton and fish larvae, analyzing the effectiveness of DVM of zooplankton as a strategy to minimize predation by fish larvae. Chapter 2 evaluated the vertical distribution patterns and feeding behavior of the larval development stages of two fish species (*Hypophthalmus edentatus* and *Plagioscion squamosissimus*), dominant species in this environment. We hypothesized that migratory behavior of fish larvae is related to a particular type of prey and determined what time of the day fish larvae prefer to find food.

**Keywords:** Zooplankton. Fish larvae. Predation. Diel vertical migration. Ecological interactions.

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	1
1.1 REFERÊNCIAS .....	2
<b>2 MIGRAÇÃO VERTICAL DIÁRIA DO ZOOPLÂNCTON EM UMA LAGOA DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL: UMA ESTRATÉGIA PARA EVITAR A PREDACÃO POR LARVAS DE PEIXES?</b> .....	4
2.1 INTRODUÇÃO .....	7
2.2 MÉTODOS .....	9
2.2.1 Área de estudo .....	9
2.2.2 Amostragem .....	10
2.2.3 Análise laboratorial .....	11
2.2.4 Análise estatística .....	12
2.3 RESULTADOS .....	13
2.3.1 Variação sazonal dos fatores físicos, químicos e biológicos .....	13
2.3.2 Variação sazonal da densidade .....	14
2.3.3 Distribuição vertical da abundância relativa .....	15
2.3.4 Variação diária da profundidade média ponderada (WMD) .....	17
2.3.5 Sobreposição espacial entre o zooplâncton e ictioplâncton .....	20
2.3.6 Fatores físicos, químicos e biológicos vs. distribuição vertical .....	20
2.4 DISCUSSÃO .....	23
2.5 CONCLUSÕES .....	27
2.6 REFERÊNCIAS .....	29

<b>3 MIGRAÇÃO VERTICAL DIÁRIA E COMPORTAMENTO ALIMENTAR DE LARVAS DE PEIXES EM UMA LAGOA DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL</b> .....	37
3.1 INTRODUÇÃO.....	40
3.2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	42
3.2.1 Área de estudo .....	42
3.2.2 Amostragem .....	43
3.2.3 Análise laboratorial .....	44
3.2.4 Análise da dieta .....	45
3.2.5 Análise estatística .....	46
3.3 RESULTADOS .....	47
3.3.1 Variação sazonal da densidade .....	47
3.3.2 Variação da distribuição vertical da densidade .....	48
3.3.3 Variação diária da profundidade média ponderada (WMD) .....	50
3.3.4 Efeito do zooplâncton sobre a distribuição vertical das larvas de peixes.....	51
3.3.5 Características alimentares das larvas de peixes .....	53
3.4 DISCUSSÃO .....	55
3.5 REFERÊNCIAS .....	61
<b>4 CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	70
APÊNDICE A .....	71

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

Relatos descritivos sobre o comportamento da migração vertical diária (MVD) em organismos aquáticos têm existido pelo menos desde o início do século 19 (CUVIER, 1817, apud BAYLY, 1986; BELLINGSHAUEN, 1819, apud BAYLY, 1986), embora desde a antiguidade pescadores já manifestavam o conhecimento dos movimentos diários de sua fonte de alimento (por exemplo, peixes e crustáceos) (JOHANNES, 1981). Se vista em termos de número de espécies envolvidas, número de quilômetros viajado por animal/ano ou simplesmente a biomassa bruta que é transportada, as migrações verticais são provavelmente o movimento de massa de animais mais impressionante conhecido pela ciência (WILLIAMSON et al., 2011). Dado que a maior parte da superfície da Terra é coberta com água (71%), o fato de o zooplâncton estar espalhado através de todo esse ambiente e o fato que uma parte substancial desses organismos desenvolve MVD, não é surpresa que a literatura científica sobre este fenômeno seja tão bem documentada (BEZERRA-NETO, 2007).

Os tipos de movimentos verticais diários observados são variados e dependem não somente das espécies em consideração e do local, como também do período do ano e da idade dos organismos. Essas migrações influenciam a dinâmica trófica da cadeia alimentar aquática e o transporte de nutrientes na coluna de água (WILLIAMSON et al., 1996). Quando a subida e a descida correspondem ao anoitecer e ao amanhecer, respectivamente, este padrão é conhecido como uma MVD normal (WETZEL, 2001; PEARRE Jr, 2003). Em um grande número de casos, um padrão reverso tem sido observado, quando os organismos são encontrados na sub-superfície durante o dia e nas camadas mais profundas durante a noite (OHMAN et al., 1983). A migração vertical sazonal ocorre quando uma dada espécie é encontrada em diferentes profundidades em diferentes períodos do ano e a migração vertical

ontogênica quando o organismo é encontrado em diferentes profundidades nos seus diferentes estágios de sua história de vida (BEZERRA-NETO, 2007).

A hipótese mais aceita para explicar a MVD do zooplâncton é a evasão da predação por peixes. A predação por peixes afeta a densidade, biomassa, diversidade, assim como o comportamento do zooplâncton. Por exemplo, as fases jovens e adultas de peixes planctívoros desempenham um papel importante na estruturação da comunidade zooplanctônica, alimentando-se seletivamente do zooplâncton de maior tamanho, induzindo uma alteração na estrutura da comunidade planctônica, com o gradual aparecimento de dominância de espécies de menor tamanho (BROOKS e DODSON, 1965; UNGER e LEWIS, 1983).

Assim, este estudo teve como objetivo investigar a predação sobre o zooplâncton por fases iniciais de vida de peixes durante a migração vertical diária (MVD) em uma lagoa de planície de inundação neotropical, Paraná, Brasil. A tese foi estruturada em dois capítulos no formato de artigos. O capítulo 1 corresponde ao estudo que investigou o comportamento migratório do zooplâncton e das larvas de peixes, bem como procurou verificar a eficácia da MVD do zooplâncton como estratégia para minimizar a predação pelas larvas de peixes. O capítulo 2 objetivou analisar os padrões de distribuição vertical e o comportamento alimentar das fases iniciais de desenvolvimento de *Hypophthalmus edentatus* (Spix, 1829) e *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840), duas espécies de peixes dominantes nesse ambiente. Nós testamos se o comportamento migratório das larvas de peixes estaria relacionado com um determinado tipo de presa e em qual período do dia ocorreria a preferência pela busca por alimento.

## 1.1 REFERÊNCIAS

BAYLY, I. A. E. Aspects of diel vertical migration in zooplankton, and its enigma variations. In: DEKKER, P.; WILLIAMS, W. D. (Org.) **Limnology in Australia**, Melbourne: Dr. W. Junk, 1986. p. 349-368.

BEZERRA-NETO, J. F. **Migração vertical diária e cascata trófica em corpos aquáticos tropicais: influência da larva de díptero *Chaoborus***. Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 153 p., 2007.

BROOKS, J. L.; DODSON, S. I. Predation, body size and composition of the plankton. **Science**, v. 150, n. 3692, p. 28-35, 1965.

JOHANNES, R. E. **Words of the Lagoon**. Berkeley: University of California Press, 1981.

OHMAN, M. D.; FROST, B. W.; COHEN, E. B. Reverse diel vertical migration - an escape from invertebrate predators. **Science**, v. 220, n. 4604, p. 1404-1407, 1983.

PEARRE, Jr. S. Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: history, evidence and consequences. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 78, n. 1, p. 1-79, 2003.

UNGER, P. A.; LEWIS, W. M. Selective predation with respect to body size in a population of the fish *Xenomelaniris venezuelae* (Atherinidae). **Ecology**, v. 64, p. 1136-1144, 1983.

WETZEL, R. G. **Limnology: lake and river ecosystems**. San Diego: Academic Press, 2001.

WILLIAMSON, C. E.; SANDERS, R. W.; MOELLER, R. E.; STUTZMAN, P. L. Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction: implications for vertical migration theory. **Limnology and Oceanography**, v. 41, n. 2, p. 224-233, 1996.

WILLIAMSON, C. E.; FISCHER, J. M.; BOLLENS, S. M.; OVERHOLT, E. P.; BRECKENRIDGE, J. K. Toward a more comprehensive theory of zooplankton diel vertical migration: Integrating ultraviolet radiation and water transparency into the biotic paradigm. **Limnology and Oceanography**, v. 56, n. 5, p. 1603-1623, 2011.

## **CAPÍTULO 1**

# **MIGRAÇÃO VERTICAL DIÁRIA DO ZOOPLÂNCTON EM UMA LAGOA DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL: UMA ESTRATÉGIA PARA EVITAR A PREDACÃO POR LARVAS DE PEIXES?**

Artigo elaborado e formatado conforme as normas para publicação científica no periódico Journal of Limnology. Disponível em: <http://www.jlimnol.it/index.php/jlimnol>

**Migração vertical diária do zooplâncton em uma lagoa de planície de inundação  
neotropical: uma estratégia para evitar a predação por larvas de peixes?**

**RESUMO**

A evasão de predadores visualmente orientados tem sido considerada como a principal condutora comportamental da migração vertical diária do zooplâncton. Diante disso, o efeito da presença de larvas de peixes planctívoras na distribuição vertical diária do zooplâncton foi investigado em uma lagoa de planície de inundação, Paraná. Foram realizadas amostragens mensais em dois horários noturnos (20 e 04 h) e em dois horários diurnos (16 e 08 h) em dois estratos (sub-superfície e próximo ao fundo) da lagoa Xambrê, entre outubro de 2012 e setembro de 2013. Os resultados mostraram que os rotíferos e náuplios não exibiram um padrão em sua distribuição vertical diária, enquanto que os cladóceros, copépodes (copepoditos e adultos) e larvas de peixes mostraram um nítido comportamento de migração vertical diária normal. Os resultados mostraram, ainda, que a migração vertical diária do zooplâncton foi pouco eficaz na redução da sobreposição espacial com as larvas de peixes, sugerindo que presa e predador migram simultaneamente na coluna de água.

**Palavras-chave:** Distribuição vertical, sobreposição espacial, rotíferos, microcrustáceos, ictioplâncton.



**Diel vertical migration of zooplankton in a Neotropical floodplain lake: is it a strategy to avoid predation by fish larvae?**

**ABSTRACT**

Escape from visual predators is considered the main driving force of behavioural diel vertical migration of zooplankton. Therefore, the effect of planktivorous fish larvae on the diel vertical distribution of zooplankton was investigated in a shallow floodplain lake in the state of Paraná. Monthly sampling was conducted during two night hours (20 and 04 h) and two daytime hours (16 and 08 h) in two water layers (subsurface and near the bottom) of Xambrê Lake, between October 2012 and September 2013. Nauplii and rotifers did not exhibit a pattern of diel vertical distribution, while cladocerans, copepods (copepodids and adults) and fish larvae showed a clear diel vertical migration considered normal. The diel vertical migration of zooplankton was ineffective in reducing the spatial overlap with fish larvae, suggesting that both predator and prey migrate through the water column at the same time.

**Keywords:** Vertical distribution, spatial overlap, rotifers, microcrustaceans, ichthyoplankton.

## 2.1 INTRODUÇÃO

A migração vertical diária (MVD) é um fenômeno muito bem documentado em ecossistemas marinhos e de água doce, sendo este padrão típico de comportamento encontrado em inúmeras espécies do fitoplâncton, invertebrados e peixes (Barbosa *et al.*, 2011; Mehner, 2012; Romero *et al.*, 2012). A MVD do plâncton em lagos e oceanos compreende o maior (em termos de biomassa) e mais regular movimento migratório do planeta (Hays, 2003; Hansson *et al.*, 2007a; Williamson *et al.*, 2011). A variante normal da MVD é de longe o padrão mais comum observado para o zooplâncton e fases larvais de peixes, que consiste na ascensão dos organismos aos estratos superiores durante o anoitecer e retorno aos estratos inferiores ao amanhecer (Wetzel, 2001; Pearre, 2003; Auth *et al.*, 2007; Donner e Eckmann, 2011).

Diferentes fatores ambientais, tais como luz, temperatura, disponibilidade de alimento, predação e competição (intra e interespecífica) são reconhecidas como importantes condutores da MVD (Williamson *et al.*, 2011). Porém, a hipótese mais aceita para explicar a MVD do zooplâncton é a evasão da predação por peixes, comportamento que possibilita a evasão da predação visual nas águas superficiais através da utilização como um refúgio às camadas mais profundas da coluna de água durante o dia (Hansson *et al.*, 2007b; Ringelberg, 2010), mas também têm sido relatados comportamentos de MVD em lagos sem peixes (Tiberti e Barbieri, 2011) e a razão pela qual o zooplâncton migra nesses lagos continua a ser uma questão controversa (Williamson e Neale, 2009).

Em comunidades planctônicas, o risco de predação de um dado tipo de presa na natureza pode ser estimado a partir de dois componentes primários: a vulnerabilidade da presa e o risco de densidade, que é uma função entre a densidade do predador e a sobreposição espacial e temporal entre as populações de predadores e presas na natureza (Williamson e Stoeckel, 1990). As interações presa-predador seriam, portanto, fortemente dependentes da

distribuição espacial dos organismos, onde a MVD representaria um mecanismo efetivo para minimizar o risco da predação por predadores táteis e visuais (Williamson, 1993).

A maioria dos estudos sobre o comportamento de MVD em sistemas marinhos e de água doce tem como foco ambientes que apresentam grandes profundidades, onde a MVD varia ao longo de dezenas ou até mesmo centenas de metros (Cohen e Forward, 2005). Em sistemas rasos, onde a luz atinge muitas vezes os estratos inferiores, o refúgio contra predadores visualmente orientados muitas vezes encontra-se próximo ao sedimento e nas macrófitas (Romare e Hansson, 2003), enquanto que a zona pelágica fornece o alimento (fitoplâncton), mas também expõe o zooplâncton aos predadores (Haupt *et al.*, 2012). Dessa forma, os organismos zooplanctônicos têm que optar entre permanecer e se alimentar ou migrar para evitar os predadores, o que leva a um complexo comportamento em função do risco da predação (Zaret e Suffern, 1976; Pearre, 2003; Ringelberg, 2010).

São extremamente raros os estudos recentes disponíveis que retratam os mecanismos que compreendem a MVD em peixes de água doce, sendo praticamente inexistentes estudos voltados a MVD em larvas de peixes. Os disponíveis em grande parte estão restritos ao ambiente marinho e poucos abrangem em detalhes a história do estudo de MVD e suas possíveis causas (Mehner, 2012; Picapedra *et al.*, 2015), enquanto que para o zooplâncton são extremamente numerosos os estudos disponíveis que retratam o comportamento de MVD em ambientes de água doce (por exemplo, Tomm *et al.*, 1992; Lansac-Tôha *et al.*, 1995; Maia-Barbosa *et al.*, 2003; Bezerra-Neto *et al.*, 2009; Minto *et al.*, 2010). Contudo, análises integradas entre o zooplâncton e o ictioplâncton, sob a perspectiva da evolução da relação presa-predador, ainda são escassas.

Diante disso, o presente estudo procurou investigar a distribuição vertical diária do zooplâncton e do ictioplâncton em uma lagoa isolada de planície de inundação, explorando as mudanças na sobreposição espacial entre predador e presa na coluna de água, bem como,

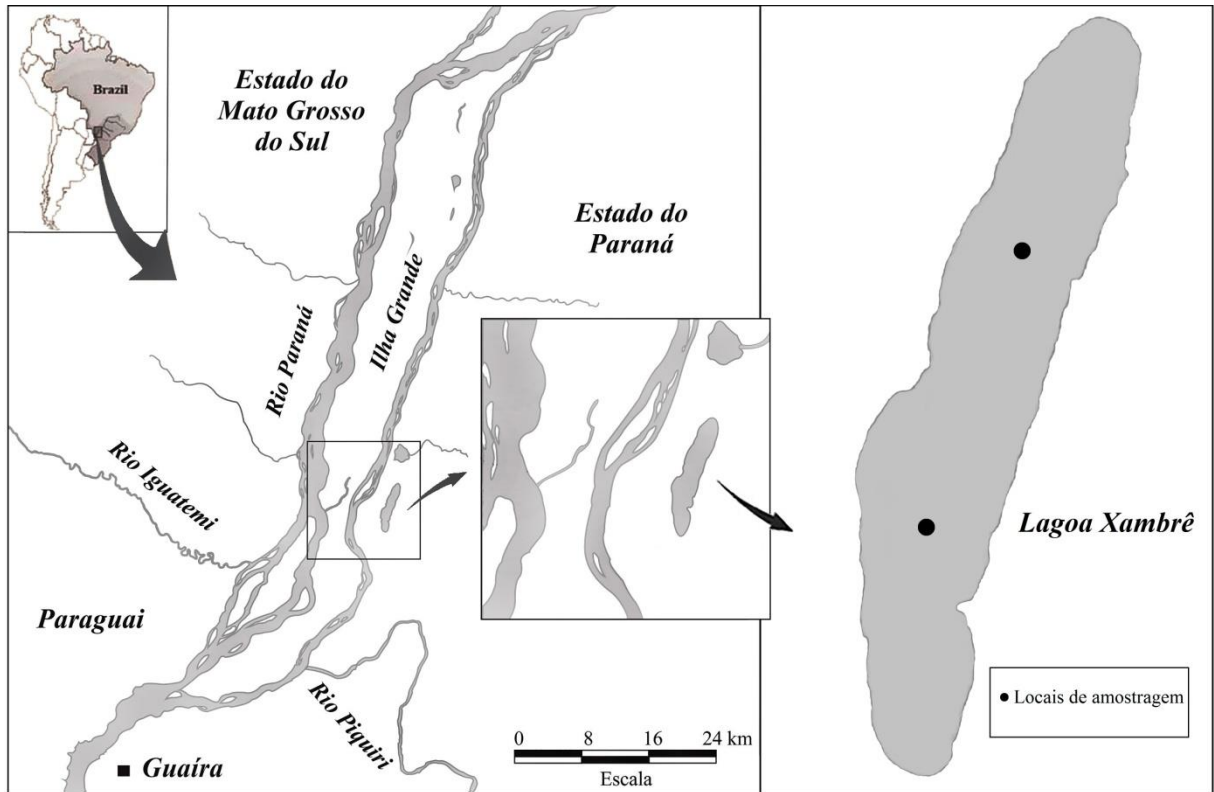
verificar a relação das variáveis ambientais na distribuição vertical dessas comunidades. Neste estudo levantaram-se as seguintes questões: (i) o zooplâncton e ictioplâncton exibem comportamento de MVD normal, migrando para a sub-superfície ao anoitecer e retornando próximo ao sedimento ao amanhecer?; (ii) o zooplâncton utiliza a migração vertical diária como estratégia para minimizar a predação por larvas de peixes?; e (iii) Existe alguma relação entre os organismos do plâncton e as variáveis ambientais na determinação da distribuição vertical?

## 2.2 MÉTODOS

### 2.2.1 Área de estudo

A lagoa Xambrê (23°52'8"S; 54°0'12"W) está localizada à margem esquerda do rio Paraná, possuindo aproximadamente 5 km de extensão por 1 km de largura, com profundidade variando de 2 a 5 metros (Fig. 1). Apresenta uma extensa área de várzea e vegetação arbustiva em sua margem direita, enquanto que em sua margem esquerda possui mata ciliar e influência antrópica. Anteriormente, em períodos de cheia, essa lagoa possuía contato com o rio Paraná, porém, em meados de 1998, após o controle de fluxo imposto pela Usina Hidrelétrica Engenheiro Sérgio Motta, encontra-se isolada (Daga *et al.*, 2009).

Na lagoa Xambrê o ictioplâncton é caracterizado pelo domínio de espécies sedentárias, entre as mais abundantes estão *Hypophthalmus edentatus* (Spix, 1829) e *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Daga *et al.*, 2009). A comunidade zooplanctônica é dominada pelos rotíferos, sendo as espécies mais abundantes *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832, *Filinia opoliensis* (Zacharias, 1898) e *Keratella americana* Carlin, 1943. Entre os cladóceros, *Bosmina hagmanni* Stingelin, 1904, e *Ceriodaphnia cornuta* Sars, 1886, e entre os copépodes, *Argyrodiaptomus furcatus* (Sars, 1901) e *Thermocyclops decipiens* (Kiefer, 1929) são os mais abundantes (Mendonça, 2012).



**Fig. 1.** Localização dos pontos de amostragem na lagoa Xambê da planície de inundação do alto rio Paraná.

### 2.2.2 Amostragem

A distribuição vertical dos organismos do zooplâncton e ictioplâncton foi examinada em dois pontos localizados na região central da lagoa Xambê (Fig. 1), em dois estratos: sub-superfície (0,3 m) e próximo do fundo (4 m), e em quatro horários do dia (16, 20, 04 e 08 h) através de coletas mensais, durante o período de outubro de 2012 a setembro de 2013.

A amostragem do zooplâncton foi realizada com auxílio de moto-bomba, sendo filtrados 200 L de água por amostra em uma rede cônica de 60  $\mu\text{m}$  de abertura de malha. O material coletado foi acondicionado em frascos de polietileno, devidamente etiquetados, e fixados em solução de formaldeído a 4%, tamponada com carbonato de cálcio. Para a amostragem do ictioplâncton na sub-superfície foi utilizada uma rede de plâncton do tipo cônico-cilíndrica, com malha de 0,5 mm, sendo arrastada com o auxílio de embarcações em baixa velocidade durante 10 min. Para as coletas de fundo foi utilizada rede de plâncton de mesma malhagem acoplada a uma armação de ferro tipo trenó, sendo arrastada durante 15

min. Ambas as redes foram equipadas com fluxômetro mecânico acoplado a boca (Flowmeter General Oceanics™) para a obtenção do volume de água filtrada. Os indivíduos capturados foram anestesiados com eugenol (4-Alil-2-Metoxifenol) e, em seguida, fixados em solução de formaldeído a 4%, tamponada com carbonato de cálcio.

Concomitantemente às amostragens de plâncton, foram verificadas as variáveis ambientais com o auxílio de aparelhos digitais portáteis: oxigênio dissolvido ( $\text{mg L}^{-1}$ ), temperatura da água ( $^{\circ}\text{C}$ ) e turbidez (NTU). Foram coletadas, também, amostras de água em galões de 5 L e posteriormente levadas ao laboratório para análise de concentrações de clorofila-*a* ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) (Golterman *et al.*, 1978). Para as coletas de fundo foi utilizada uma garrafa de Van Dorn (5 L).

### 2.2.3 Análise laboratorial

Para a determinação da densidade do zooplâncton foram feitas subamostragens com pipeta tipo Hensen-Stempel (2,5 mL), e contados, no mínimo, 50 indivíduos de rotíferos, cladóceros, formas jovens (náuplios e copepoditos) e adultos de copépodes, em câmaras de Sedgewick-Rafter, sob microscópio óptico. A contagem dos organismos foi adaptada a partir da metodologia de Bottrell *et al.* (1976). As amostras com reduzido número de indivíduos foram contadas na íntegra. A densidade total foi expressa em termos de indivíduos por  $\text{m}^3$ . Para identificação das espécies foi utilizada bibliografia específica para cada grupo estudado (Koste, 1978; Reid, 1985; Matsumura-Tundisi, 1986; Segers, 1995; Elmoor-Loureiro, 1997; Lansac-Tôha *et al.*, 2002).

Para a análise do ictioplâncton, as larvas de peixes foram separadas do restante do plâncton, com auxílio de microscópio-estereoscópico em aumento de 10 x e placa do tipo Bogorov. As larvas encontradas foram identificadas de acordo com Nakatani *et al.* (2001). Em seguida, os dados de densidades das larvas foram padronizados para um volume de  $10 \text{ m}^3$  de água filtrada, segundo Tanaka (1973), modificado por Nakatani *et al.* (2001).

#### 2.2.4 Análise estatística

Para análise da distribuição vertical dos organismos coletados, a profundidade média durante os horários do dia para cada população zooplanctônica e ictioplanctônica foi quantificada de acordo com a equação de profundidade média ponderada (WMD) de Frost e Bollens (1992):

$$WMD = \frac{(\sum ni \cdot di)}{(\sum ni)} \quad (1)$$

Onde,  $ni$  é a densidade (indivíduos por  $m^3$ ) da população  $i$  e  $di$  é a profundidade da amostra  $i$ , sendo esta considerada como o ponto médio de cada estrato de profundidade. Como critério na determinação do comportamento de MVD, foram testadas as diferenças de WMD entre os horários das populações estudadas utilizando o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar, 1999). Foi considerada a ocorrência de MVD quando a diferença entre a WMD dos horários mostrou-se estatisticamente significativa ( $P < 0,05$ ). A amplitude da migração vertical ( $\Delta Z$ ) do organismo  $i$  foi determinada pela diferença entre a WMD dos horários.

Para avaliar se houve sobreposição espacial entre o zooplâncton e ictioplâncton nos diferentes horários do dia, foi calculado o índice de sobreposição usando a equação descrita por Williamson e Stoeckel (1990):

$$O_{ij} = \frac{\sum_{z=1}^m (N_{jz} \cdot n_{iz})m}{\sum_{z=1}^m (N_{jz}) \cdot \sum_{z=1}^m (n_{iz})} \quad (2)$$

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

comunidades estudadas e valores  $>1$  indicam algum grau de agregação entre as comunidades estudadas na coluna de água.

Uma análise de regressão linear foi utilizada para verificar a relação das variáveis ambientais na determinação da posição vertical do zooplâncton e do ictioplâncton, bem como, a relação entre as comunidades envolvidas. Para esta análise foram utilizados os valores de WMD do zooplâncton e do ictioplâncton, bem como, os valores de WMD das variáveis ambientais. Os valores das WMDs foram transformados em  $\log(x+1)$ , o nível de significância adotado foi  $P < 0,05$ .

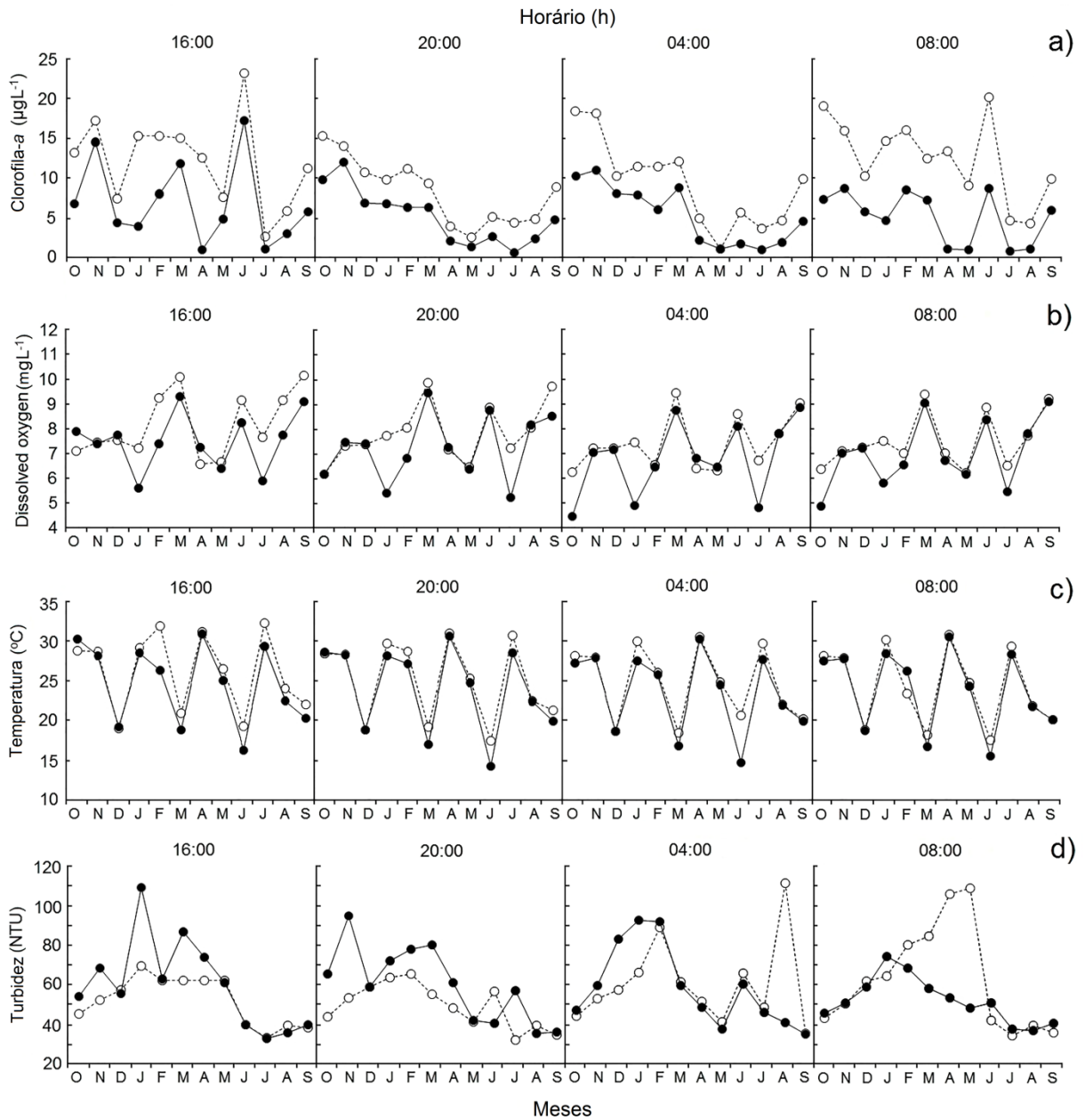
Nas análises deste estudo foram consideradas somente as espécies zooplancônicas que apresentaram frequência de ocorrência  $\geq 50\%$  nas amostras (Apêndice A). O teste de Kruskal-Wallis e a análise de regressão linear foram realizados utilizando o programa Statistica™ version 7.1 (Statsoft Inc., 2005).

## 2.3 RESULTADOS

### 2.3.1 Variação sazonal das variáveis ambientais

As concentrações de clorofila-*a* foram maiores na sub-superfície em todos horários do dia ao longo do período de estudo. Os valores de clorofila-*a* variaram na sub-superfície de 0,9 a 22,9  $\mu\text{g L}^{-1}$  e no fundo de 0,7 a 16,9  $\mu\text{g L}^{-1}$  (Fig. 2a). Uma mistura de camadas de água ocorreu durante o período de estudo, o que resultou em uma estratificação fraca da temperatura e oxigênio dissolvido e altos valores de turbidez na sub-superfície (principalmente a partir de sedimentos suspensos a partir do fundo). As concentrações de oxigênio dissolvido variaram de 6,2 a 10,2  $\text{mg L}^{-1}$  na sub-superfície e de 4,5 a 9,2  $\text{mg L}^{-1}$  no fundo (Fig. 2b). A temperatura da água variou de 17,6 a 32,3  $^{\circ}\text{C}$  na sub-superfície e de 14,2 a 30,9  $^{\circ}\text{C}$  no fundo (Fig. 2c). A turbidez variou de 32,1 a 109,1 NTU na sub-superfície e de 32,8 a 109,6 NTU no fundo (Fig. 2d).





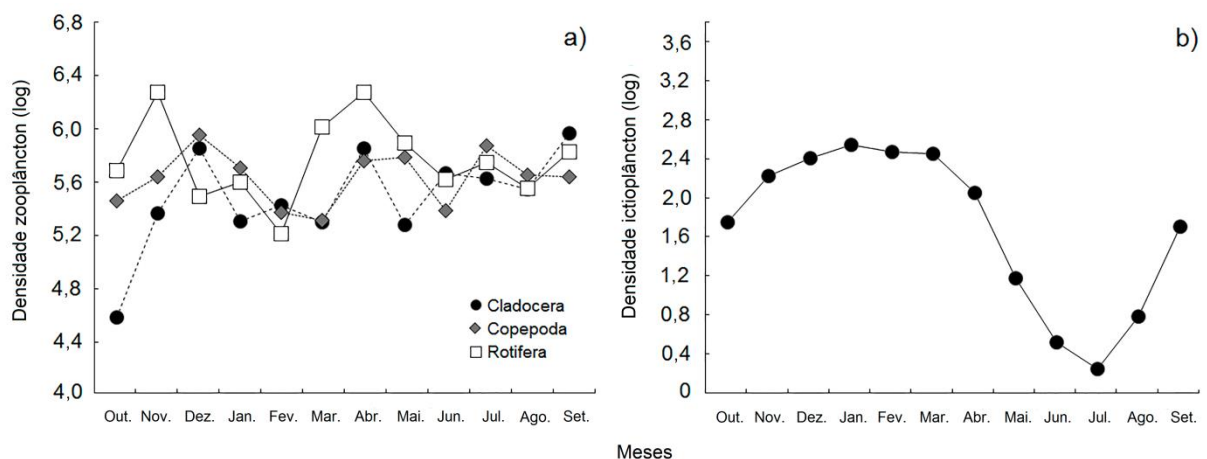
**Fig. 2.** Variação da clorofila-*a* (a), oxigênio dissolvido (b), temperatura (c) e turbidez (d) durante os horários do dia (16, 20, 04 e 08 h) e estratos (círculo aberto = sub-superfície; círculo fechado = fundo) da lagoa Xambê, no período de outubro de 2012 a setembro de 2013.

### 2.3.2 Variação sazonal da densidade

Os valores de densidade da comunidade zooplanctônica foram impulsionados principalmente pelos rotíferos, que se mostrou ser o grupo mais abundante no estudo, correspondendo a 46,5% da densidade total da comunidade zooplanctônica, seguido pelos copépodes com 29,5%, e cladóceros com 24%. As maiores densidades de cladóceros e

copépodes foram registradas nos meses de setembro e dezembro, respectivamente, enquanto que os rotíferos registraram maiores densidades nos meses de novembro e abril (Fig. 3a).

As maiores densidades da comunidade ictioplanctônica entre os meses de outubro e abril estiveram diretamente ligadas ao período reprodutivo de *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) e *Hypophthalmus edentatus* (Spix, 1829). Os valores de densidade foram impulsionados principalmente pela grande contribuição de larvas de *P. squamosissimus*, correspondendo a 69% da densidade total da comunidade ictioplanctônica, seguidas por larvas de *H. edentatus* com 24,6%. De maneira geral, a maior densidade da comunidade ictioplanctônica foi registrada no mês de janeiro (Fig. 3b).



**Fig. 3.** Variação sazonal da densidade do zooplâncton (a) e ictioplâncton (b) na lagoa Xambrê, durante o período de outubro de 2012 a setembro de 2013 (zooplâncton = log ind/m<sup>3</sup>; ictioplâncton = log ind/10m<sup>3</sup>).

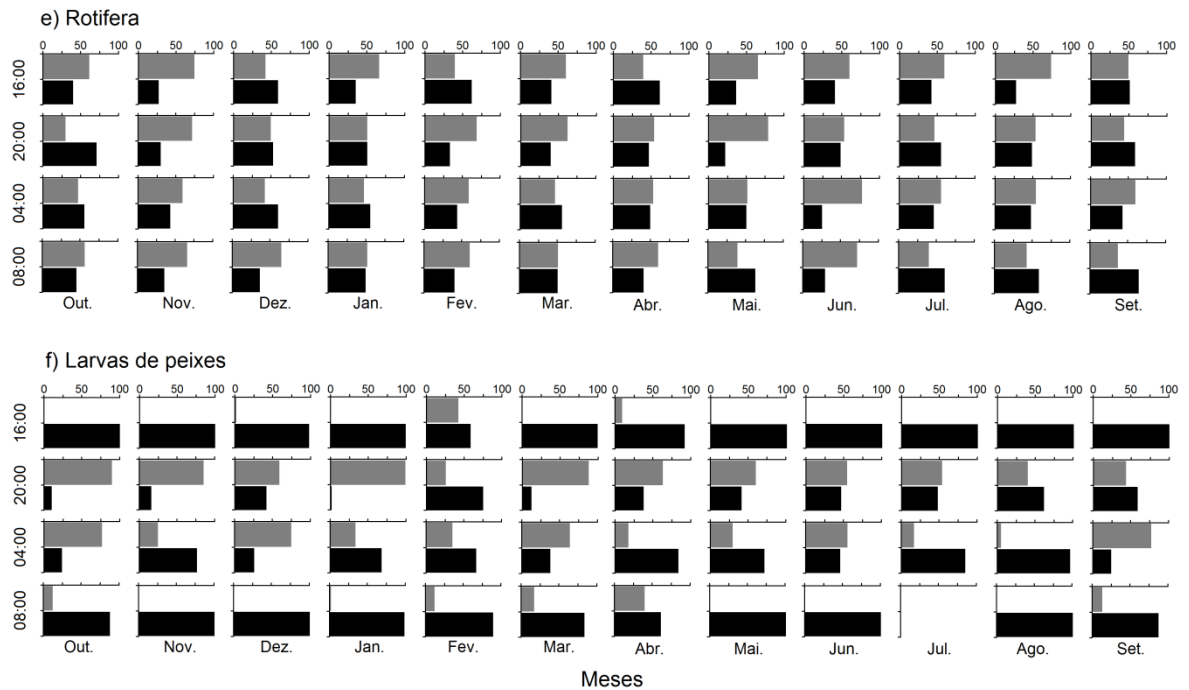
### 2.3.3 Distribuição vertical diária da abundância relativa

Os cladóceros exibiram o comportamento de MVD normal em quase todo o período de estudo, ou seja, deslocaram-se em direção a sub-superfície durante a noite e migraram para o fundo durante o dia (Fig. 4a). Para os copépodes foi possível discernir claramente mudanças no padrão de distribuição vertical dos estágios de desenvolvimento (Figs. 4b, 4c e 4d). Os náuplios praticamente não exibiram um padrão em sua distribuição vertical diária, enquanto que copepoditos e adultos procuraram se deslocar para sub-superfície durante a noite e a

evitaram durante o dia. Os rotíferos, por sua vez, não apresentaram um padrão claro em sua distribuição vertical diária ao longo do estudo (Fig. 4e).

Para as larvas de peixes foi possível observar um nítido padrão em sua distribuição vertical diária em todo período de estudo, deslocando-se para o fundo durante o dia e para a sub-superfície durante a noite (preferencialmente as 20 h) (Fig. 4f).





**Fig. 4.** Distribuição vertical da abundância relativa (%) de cladóceros (a), copépodes: náuplios (b), copepoditos (c) e adultos (d), rotíferos (e) e larvas de peixes (f) nos horários do dia (16, 20, 04 e 08 h) e estratos (barras cinzas = sub-superfície; barras escuras = fundo) da lagoa Xambrê, durante o período de outubro de 2012 a setembro de 2013.

#### 2.3.4 Variação diária da profundidade média ponderada (WMD)

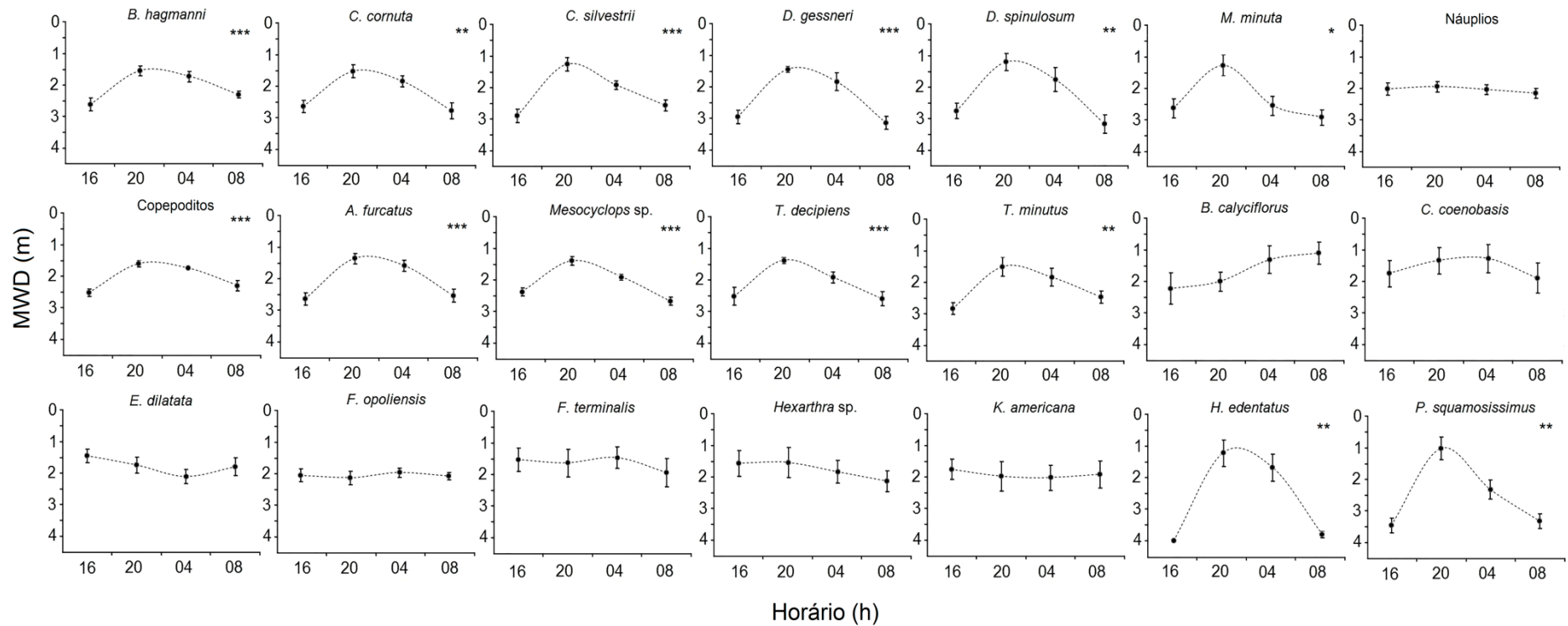
O comportamento de MVD foi detectado em todos os táxons de cladóceros, sendo evidente a preferência das diferentes espécies pelo fundo durante os horários diurnos (16 e 08 h) e preferência pela sub-superfície durante os horários noturnos (20 e 04 h). *Diaphanosoma spinulosum* Herbst, 1975 foi o táxon que exibiu maior amplitude média de migração entre os horários com 1,9 m, enquanto que a menor amplitude média foi verificada para *Bosmina hagmanni* Stingelin, 1904 com 1 m. O teste de Kruskal-Wallis apontou diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) entre a WMD dos horários para todos os táxons (Fig. 5).

Entre os copépodes o comportamento de MVD mostrou uma clara tendência ontogênica, com a amplitude média de migração aumentando conforme a idade do organismo. *Thermocyclops minutus* (Kiefer, 1929) foi o táxon que exibiu maior amplitude média de migração com 1,3 m, enquanto que as menores amplitudes médias foram verificadas para as

formas jovens, náuplios com 0,2 m e copepoditos com 0,9 m. Os náuplios não exibiram preferência por algum estrato ao longo do dia, enquanto que os copepoditos e as formas adultas estiveram distribuídos durante o dia (16 e 08 h) no fundo e durante a noite (20 e 04 h) migraram para a sub-superfície. O teste de Kruskal-Wallis apontou diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) entre a WMD dos horários para os copepoditos e as formas adultas de *Argyrodiaptomus furcatus* Sars, 1901, *Mesocyclops* sp., *T. decipiens* e *T. minutus* (Lowndes, 1934) (Fig. 5).

Os rotíferos não apresentaram diferenças significativas entre as WMDs nos horários, indicando que os diferentes táxons estiveram dispersos entre os estratos, não exibindo preferência por algum estrato da lagoa ao longo do dia. A maior amplitude média de migração foi observada para *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766 com 1,1 m, enquanto que a menor amplitude média foi verificada para *Filinia opoliensis* (Zacharias, 1898) com 0,1 m (Fig. 5).

Entre as larvas de peixes, ficou evidente a preferência pelo fundo da lagoa durante os horários diurnos (16 e 08 h) e pela sub-superfície principalmente as 20 h, estando dispersos as 04 h nos dois estratos. A maior amplitude média de migração foi constatada para *H. edentatus* com 2,8 m. O teste de Kruskal-Wallis apontou diferenças significativas ( $P < 0,05$ ) entre as WMDs dos horários para as larvas de peixes (Fig. 5).

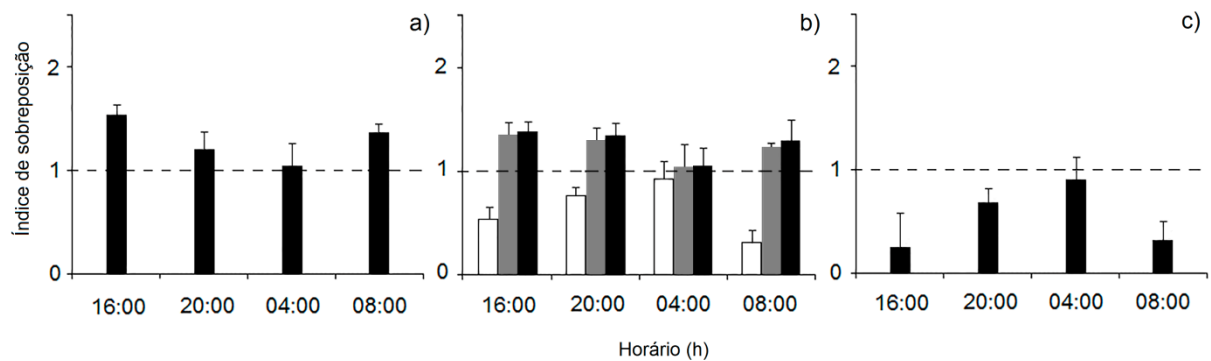


**Fig. 5.** Profundidade média ponderada (WMD) ( $\pm$ SE) diária (16, 20, 04 e 08 h) das espécies zooplanctônicas e das formas larvais de espécies de peixes da lagoa Xambê.

Asteriscos indicam diferenças significativas (Kruskal-Wallis: \* $P < 0,05$ , \*\* $P < 0,001$ , \*\*\* $P < 0,0001$ ).

### 2.3.5 Sobreposição espacial entre zooplâncton e ictioplâncton

A fim de analisar a interação entre o zooplâncton e o ictioplâncton, foi calculado o índice de sobreposição espacial. O índice de sobreposição espacial entre rotíferos e larvas de peixes indicou uma segregação ( $<1$ ) entre as comunidades na coluna de água (Fig. 6c), enquanto o índice de sobreposição espacial entre microcrustáceos (exceto para náuplios) e larvas de peixes indicou uma agregação ( $> 1$ ) entre as comunidades na coluna de água (Fig. 6a-6b). Este resultado evidenciou que microcrustáceos não conseguiram reduzir a sobreposição com larvas de peixe devido a uma correlação positiva entre as distribuições verticais das comunidades.



**Fig. 6.** Sobreposição espacial ( $\pm$ SE) entre zooplâncton e ictioplâncton nos horários do dia (16, 20, 04 e 08 h) na lagoa Xambrê. Larvas de peixes vs. cladóceros (a); larvas de peixes vs. copépodos (b) (barras brancas = náuplios, barras cinzas = copepoditos, barras escuras = adultos); larvas de peixes vs. rotíferos (c).

### 2.3.6 Fatores físicos, químicos e biológicos vs. distribuição vertical

A análise de regressão linear apontou correlações significativas ( $P < 0,05$ ) entre WMDs das populações planctônicas com as WMDs das variáveis ambientais: *Euchlanis dilatata* Hauer, 1832 e *Filinia terminalis* (Plate, 1886) com clorofila-*a*; *F. opoliensis*, *D. gessneri* e *A. furcatus* com a temperatura; *H. edentatus* com a turbidez (Tab. 1).

**Tab. 1.** Regressão linear entre o  $\log(x+1)$  da profundidade média ponderada (WMD) das espécies zooplantônicas e das formas larvais de espécies de peixes com a clorofila-*a*, oxigênio dissolvido, temperatura e turbidez. Asteriscos indicam correlação significativa (\* $P < 0,05$ ).

Espécies	Clorofila- <i>a</i>		Oxigênio dissolvido		Temperatura		Turbidez	
	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P
<i>B. hagmanni</i>	0	0,842	0	0,517	0,04	0,159	0	0,509
<i>C. cornuta</i>	0,01	0,418	0	0,829	0	0,681	0	0,582
<i>C. silvestrii</i>	0,01	0,405	0	0,701	0,01	0,491	0	0,957
<i>D. gessneri</i>	0	0,738	0	0,522	0,12	0,019*	0	0,973
<i>D. spinulosum</i>	0,03	0,178	0,02	0,305	0,01	0,402	0,02	0,355
<i>M. minuta</i>	0	0,919	0	0,974	0	0,593	0	0,699
Náuplios	0	0,649	0	0,650	0	0,880	0	0,853
Copepoditos	0,03	0,177	0	0,936	0	0,865	0,01	0,457
<i>A. furcatus</i>	0,06	0,803	0,04	0,137	0,09	0,035*	0,04	0,162
<i>Mesocyclops</i> sp.	0,02	0,288	0	0,733	0	0,818	0,01	0,417
<i>T. decipiens</i>	0,04	0,153	0,01	0,394	0	0,765	0,06	0,072
<i>T. minutus</i>	0	0,795	0	0,927	0	0,990	0,01	0,375
<i>B. calyciflorus</i>	0,02	0,365	0,01	0,451	0,03	0,298	0	0,785
<i>C. coenobasis</i>	0,09	0,078	0,03	0,238	0,08	0,072	0,01	0,517
<i>E. dilatata</i>	0,08	0,039*	0,01	0,445	0,02	0,248	0	0,661
<i>F. opoliensis</i>	0,05	0,123	0,04	0,144	0,12	0,016*	0,04	0,163
<i>F. terminalis</i>	0,10	0,046*	0,01	0,448	0	0,965	0	0,933
<i>Hexarthra</i> sp.	0	0,808	0	0,987	0,04	0,248	0,03	0,264
<i>K. americana</i>	0	0,643	0	0,826	0,02	0,323	0	0,930
<i>H. edentatus</i>	-	-	0,01	0,550	0,02	0,475	0,20	0,027*
<i>P. squamosissimus</i>	-	-	0	0,688	0,03	0,271	0	0,721

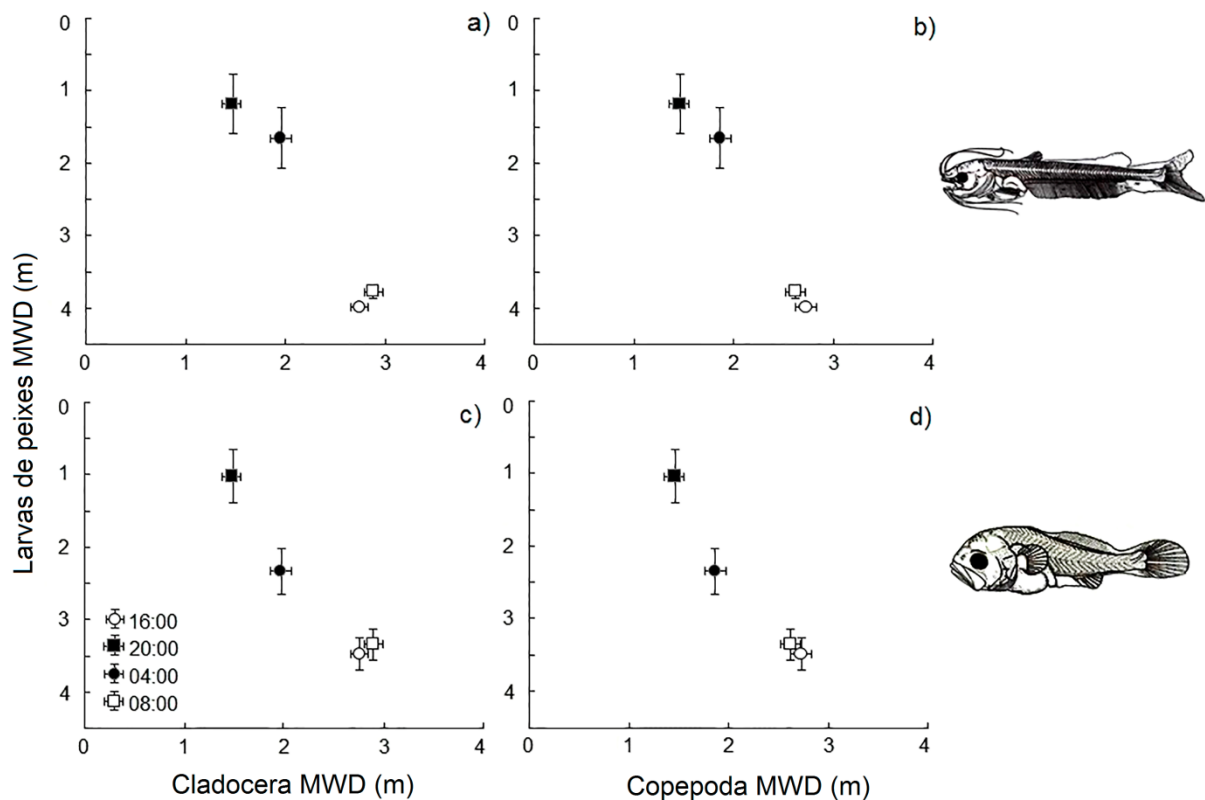
Em relação à interação entre zooplâncton e ictioplâncton, a análise de regressão linear apontou correlações significativas ( $P < 0,05$ ) entre as WMDs das larvas de peixes com as WMDs dos cladóceros, copepoditos e adultos de copépodes (Tab. 2).



**Tab. 2.** Regressão linear entre o  $\log(x+1)$  da profundidade média ponderada (WMD) das larvas de peixes (*Hypophthalmus edentatus* e *Plagioscion squamosissimus*) com os cladóceros, copépodes (náuplios, copepoditos e adultos) e rotíferos. Asteriscos indicam correlação significativa (\* $P < 0,05$ ).

Zooplâncton	<i>H. edentatus</i>		<i>P. squamosissimus</i>	
	R <sup>2</sup>	P	R <sup>2</sup>	P
Cladóceros	0,43	0,002*	0,38	0,004*
Náuplios	0	0,679	0,02	0,354
Copepoditos	0,36	0,050*	0,19	0,009*
Adultos	0,54	<0,0001*	0,36	0,001*
Rotíferos	0	0,731	0,02	0,396

A distribuição de presa (cladóceros e copépodes) e predador (larvas de peixes) na coluna de água esteve positivamente correlacionada. Durante o dia (16 e 08 h) presa e predador estiveram concentrados no fundo, enquanto que durante a noite (20 e 04 h) deslocaram-se em direção a sub-superfície (Fig. 7).



**Fig. 7.** Combinação da profundidade média ponderada (WMD) ( $\pm$ SE) diária (16, 20, 04 e 08 h) de larvas de *Hypophthalmus edentatus* (a-b) e *Plagioscion squamosissimus* (c-d) vs. WMD ( $\pm$ SE) diária de cladóceros e copépodes (copepoditos + adultos). Larvas de peixes redesenhadas a partir de Nakatani *et al.* (2001).

## 2.4 DISCUSSÃO

Um claro comportamento de migração foi observado para cladóceros e copépodes (exceto para os náuplios). Essa afirmação baseia-se nas diferenças significativas detectadas na distribuição vertical desses organismos durante os horários. O comportamento migratório observado nos microcrustáceos pode ser caracterizado como migração vertical diária normal, com a permanência dos organismos no fundo da lagoa durante o dia e ascensão para a sub-superfície durante a noite.

O comportamento de MVD em cladóceros vem sendo observado em inúmeros estudos de campo e laboratório (por exemplo, Peticarrari *et al.*, 2004; Minto *et al.*, 2010; Macphee *et al.*, 2011; Haupt *et al.*, 2012) e tem sido justificada pelo maior tamanho e a maior pigmentação destes organismos, que acarreta maior visibilidade aos seus predadores (Williamson *et al.*, 2011), fazendo com que a MVD desempenhe um importante mecanismo para evitá-los. As diferenças ontogênicas no comportamento de MVD de copépodes observadas na lagoa Xambrê são relatadas também em outros estudos em ambientes lênticos (por exemplo, Peticarrari *et al.*, 2004, Bezerra-Neto e Pinto-Coelho, 2007; Tiberti e Barbieri, 2011). Na lagoa Xambrê, os náuplios praticamente não migraram, enquanto que os copepoditos e adultos apresentaram comportamento migratório. Tais diferenças na migração geralmente têm sido atribuídas ao tamanho dos indivíduos, de forma que os maiores organismos (copepoditos e adultos) que sendo mais visíveis, e, portanto, mais suscetíveis a serem predados, migram para evitar seus predadores (Neill, 1990).

Em relação aos rotíferos, não foi observado um padrão claro de distribuição vertical. Por exemplo, *F. opoliensis* e *K. americana* praticamente não migraram, constatada pela pequena amplitude média de migração (entre 0,1 e 0,3 m). A ausência do comportamento

migratório em rotíferos tem sido relatada em vários estudos (Paggi, 1995; Karabin e Ejsmont-Karabin, 2005; Obertegger *et al.*, 2008). A distribuição vertical dos rotíferos variou entre as espécies, indicando que os rotíferos não responderam coordenadamente aos movimentos de toda a comunidade. Segundo Tiberti e Barbieri (2011), os rotíferos apresentam estratégias específicas entre as espécies, onde lidam com os fatores ambientais, tais como temperatura e disponibilidade de alimento, muitas vezes sem recorrer ao comportamento migratório. Essa variabilidade comportamental observada na distribuição vertical não permite concluir com exatidão quais fatores determinam a distribuição vertical dos rotíferos. Fatores físicos, como o vento, podem ser responsáveis pela distribuição destes organismos na coluna de água. Perturbações na distribuição vertical normal de organismos de menor tamanho do zooplâncton (rotíferos e náuplios) têm sido atribuídas principalmente ao vento (Rinke *et al.*, 2007).

As larvas de peixes apresentaram um nítido padrão em sua distribuição vertical diária, exibindo o comportamento de MVD normal. Mendonça *et al.* (2015) observaram em anos anteriores na lagoa Xambrê que as larvas de *H. edentatus* e *P. squamosissimus* ficaram agregadas no fundo durante o dia e deslocaram-se durante a noite para as camadas superficiais. Picapedra *et al.* (2015), em outras lagoas da planície de inundação do alto rio Paraná, também relataram o mesmo comportamento para a comunidade ictioplanctônica. Apesar de sua natureza planctônica, as larvas de peixes podem controlar sua posição vertical na coluna de água, onde a MVD desempenha um importante mecanismo que permite controlar a deriva passiva e alcançar áreas favoráveis para alimentação (Aceves-Medina *et al.*, 2008; Primo *et al.*, 2011). A hipótese mais aceita para explicar as causas da MVD em peixes de água doce é o ciclo de iluminação, que compreende o ciclo claro-escuro ou diurno-noturno, ciclos separados por breves períodos crepusculares (anoitecer, madrugada) quando a luz muda rapidamente (Mehner, 2012). Há amplo consenso para vários gêneros de peixes que o declínio na iluminação ao anoitecer estimula a ascensão, enquanto a iluminação crescente na

madrugada induz a descida para o fundo (Appenzeller e Leggett, 1995; Scheuerell e Schindler, 2003; Busch e Mehner, 2009; Probst e Eckmann, 2009).

No presente trabalho, foi observado que o zooplâncton migrante (microcrustáceos) apresentaram a permanência do comportamento migratório durante todo o período de estudo. A maioria dos estudos sobre migração vertical em microcrustáceos demonstra que esses organismos não apresentam o mesmo padrão em sua distribuição ao longo do ano, devido à sazonalidade dos fatores ambientais, bem como, da presença de predadores (por exemplo, Winder *et al.*, 2003; Chang e Hanazato, 2004; Peticarrari *et al.*, 2004).

Porém, as variáveis ambientais não representaram grande influência na distribuição vertical das comunidades. A análise de regressão entre as WMDs das comunidades planctônicas com as WMDs das variáveis ambientais demonstrou que esses fatores foram importantes para a distribuição vertical apenas para poucas espécies. Provavelmente a pequena profundidade da lagoa Xambrê resultou em uma fraca estratificação do oxigênio dissolvido e temperatura. A baixa estratificação das variáveis físicas e químicas da água foi constante durante o período de estudo, sendo típico de lagoas rasas de planície de inundação (por exemplo, Thomaz *et al.*, 1992; Lansac-Tôha *et al.*, 1995; Picapedra *et al.*, 2015). Segundo Sperling (1999), ambientes grandes e rasos estão sujeitos aos processos de mistura ocasionados pela ação do vento, o que impede a formação de estratificações verticais. Embora as maiores concentrações de clorofila-*a* tenham sido observadas na sub-superfície, o zooplâncton migrante exibiu a preferência por esse estrato somente durante o período noturno. A permanência do zooplâncton perto da superfície durante o dia pode ser vantajosa, onde é mais propício o crescimento de sua principal fonte de alimento (fitoplâncton) ocasionada pela maior incidência de luz e temperatura (Lampert e Grey, 2003). No entanto, os tornam mais visíveis aos seus predadores (Macphee *et al.*, 2011; Williamson *et al.*, 2011).

Em lagos rasos, a baixa estratificação térmica e ausência de hipoxia limita a existência de refúgios utilizados pelo zooplâncton contra predadores, tornando o ambiente favorável aos predadores visuais como os peixes (Williamson *et al.*, 2011). Portanto, a migração vertical diária representaria uma estratégia extremamente importante para o zooplâncton na lagoa Xambrê, visto a pequena profundidade da lagoa (em média 4 m) e a pequena abundância de macrófitas aquáticas que representaria um refúgio contra predadores. Han e Straskraba (2001) sugerem que a agregação do zooplâncton próximo ao sedimento durante o dia pode ser utilizada como uma estratégia de defesa em lagos com pequena profundidade.

A permanência do comportamento migratório dos microcrustáceos durante a maioria dos meses de estudo possivelmente está ligada à presença de múltiplos predadores, como fases jovens e adultos de peixes planctívoros, além de invertebrados, podendo ser os responsáveis pela permanência do comportamento migratório, onde os microcrustáceos estariam continuamente expostos aos riscos da predação. O efeito da presença simultânea de múltiplos predadores foi analisado por Relyea (2003), o qual verificou que as presas respondem ao predador que apresente o maior risco de predação. Assim, o "ideal" para a presa é responder equilibrando o risco dos diversos predadores (Bezerra-Neto e Pinto-Coelho, 2007). Boeing *et al.* (2004) verificaram que os copépodes migram para as camadas mais profundas da coluna de água durante o dia evitando o risco da predação visual dos peixes, onde as larvas de *Chaoborus* estão no sedimento ou perto do fundo. À noite esses copépodes ascendem às águas superficiais para escapar da predação por larvas de *Chaoborus* que começam a se deslocar para a coluna de água, onde a predação por peixes não é efetiva.

No entanto, o comportamento migratório apresentado pelos microcrustáceos foi pouco eficaz para evitar a predação pelas larvas de peixes. A análise de sobreposição indicou que a MVD dos microcrustáceos não conseguiu reduzir substancialmente a sobreposição

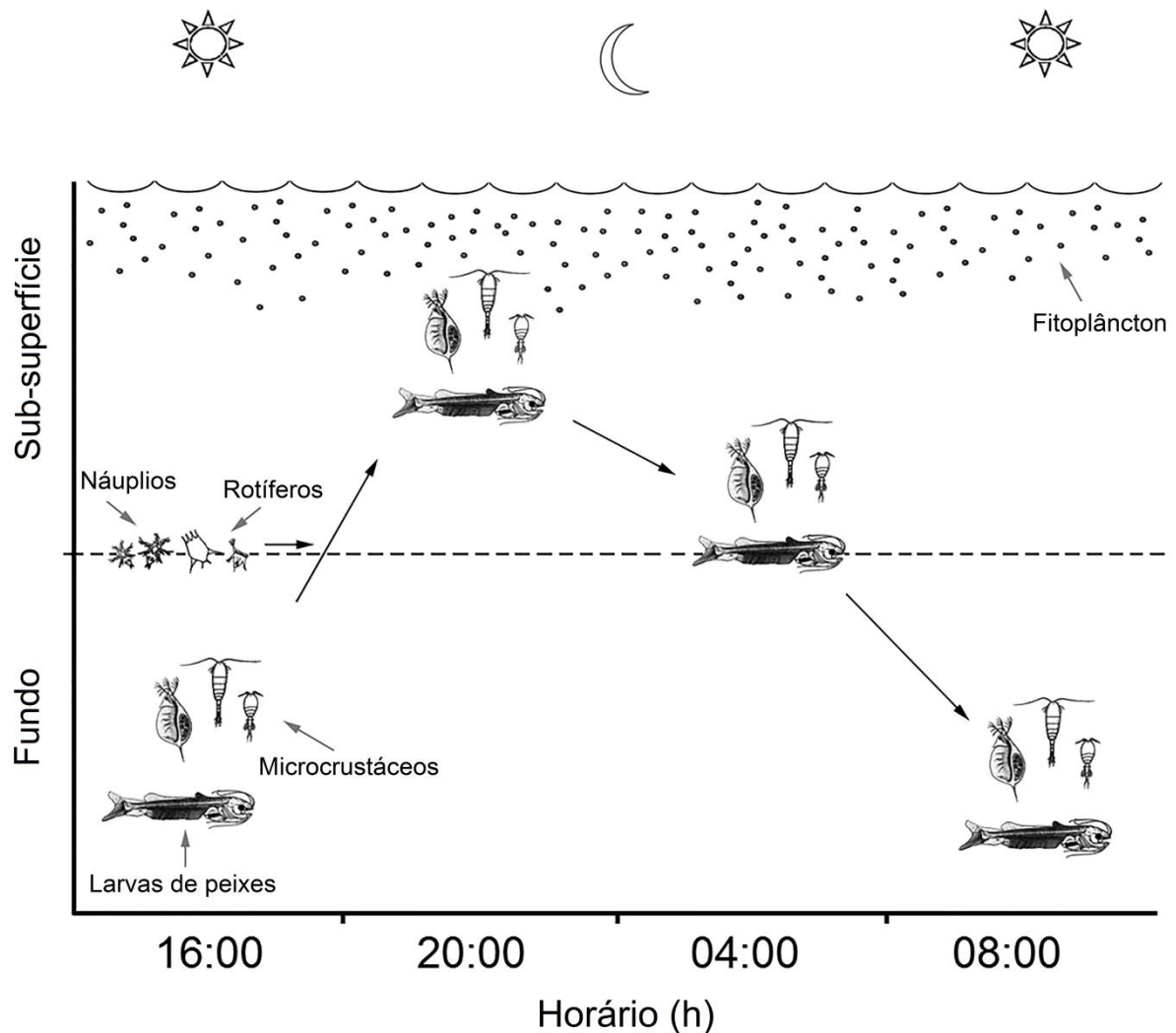
espacial com o ictioplâncton, mostrando que os cladóceros e copépodes estiveram agregados com as larvas de peixes durante os diferentes horários do dia. A regressão linear entre as WMDs dos microcrustáceos com as WMDs das larvas de peixes (Characiformes, *H. edentatus* e *P. squamosissimus*) mostrou correlações significativas, sugerindo que as larvas de peixes acompanham simultaneamente o movimento migratório de suas presas na coluna de água. Segundo Varpe e Fiksen (2010), algumas espécies de peixes adaptam sua migração para coincidir com a subida do zooplâncton.

Além do ciclo claro-escuro, pelo menos outros dois fatores podem estar envolvidos na condução da MVD em larvas de peixes, a presença de presas e a atividade de predadores na sub-superfície durante o dia (Donner e Eckmann, 2011). Assim, a MVD nas fases iniciais de vida dos peixes exerceria importante papel na sua sobrevivência, maximizando a ingestão de alimentos, otimizando os gastos bioenergéticos e reduzindo o risco da predação. Donner e Eckmann (2011) observaram em experimentos com larvas de *Lota lota* (Linnaeus, 1758) que a alta mortalidade estava ligada a ausência da MVD normal, onde as larvas que exibiram a MVD reversa, comportamento oposto que consiste na permanência dos organismos durante o dia próximo da sub-superfície e durante a noite próximo ao fundo, apresentaram altas mortalidades nos tratamentos. A subida à noite para sub-superfície e a descida durante a manhã para o fundo representam duas janelas de oportunidades alimentares para as larvas de peixes, que se alimentam de presas com características migratórias (Probst, 2008; Probst e Eckmann, 2009).

## 2.5 CONCLUSÕES

Com base nos resultados obtidos neste estudo, concluímos que o comportamento MVD em microcrustáceos não reduziu a sobreposição com as larvas de peixes, sugerindo que as larvas de peixes migram simultaneamente com os microcrustáceos como uma estratégia importante para a sobrevivência, perseguindo seu alimento e reduzindo o risco de predação

(Fig. 8). A ausência de MVD em náuplios e rotíferos permanece uma questão em aberto em estudos de MVD, e tem sido muitas vezes relacionada com a menor pressão predatória sobre estes organismos ou mesmo devido a menor capacidade natatória.



**Fig. 8.** Diagrama da distribuição vertical do zooplâncton e ictioplâncton durante a migração vertical diária (MVD) entre os estratos da lagoa Xambrê. As setas escuras indicam a direção do movimento migratório. Larvas de peixes redesenhadas a partir de Nakatani *et al.* (2001).

Portanto, a distribuição vertical do zooplâncton é o resultado de uma complexa interação de fatores, aparentemente sendo ineficaz na redução da sobreposição com as larvas de peixes, onde a pequena profundidade da lagoa não permite a existência de um refúgio espacial, tornando o comportamento de MVD possivelmente uma estratégia que equilibra o risco da predação por múltiplos predadores. É importante frisar ainda que a predação não é o

único fator que pode influenciar a distribuição vertical e a abundância do plâncton em ambientes de planície de inundação. As variações sazonais dos fatores físicos, químicos e recursos alimentares impostos pelo regime hidrológico também podem ser críticos.

## 2.6 REFERÊNCIAS

- Aceves-Medina G, Saldierna-Martínez R, Hinojosa-Medina A, Jiménez-Rosenberg SPA, Hernández-Rivas ME, Morales-Ávila R, 2008. Vertical structure of larval fish assemblages during diel cycles in summer and winter in the southern part of Bahía de La Paz, México. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 76:889-901.
- Appenzeller AR, Leggett WC, 1995. An evaluation of light-mediated vertical migration of fish based on hydroacoustic analysis of the diel vertical movements of rainbow smelt (*Osmerus mordax*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52:504-511.
- Auth TD, Brodeur RD, Fisher KM, 2007. Diel variation in vertical distribution of an offshore ichthyoplankton community off the Oregon Coast. *Fish. Bull.* 105:313-326.
- Barbosa LG, Maia-Barbosa PM, Barbosa FAR, 2011. Vertical distribution of phytoplankton functional groups in a tropical shallow lake: driving forces on a diel scale. *Acta Limnol. Bras.* 23:63-73.
- Bezerra-Neto JF, Pinto-Coelho, RM, 2007. Diel vertical migration of the copepod *Thermocyclops inversus* (Kiefer, 1936) in a tropical reservoir: the role of oxygen and the spatial overlap with *Chaoborus*. *Aquat. Ecol.* 41:535-545.
- Bezerra-Neto JF, Mello NAST, Maia-Barbosa PM, Pinto-Coelho RM, 2009. The role of predation in the diel vertical migration of zooplankton in two tropical freshwaters ecosystems. *Acta Limnol. Bras.* 21:45-56.



- Boeing WJ, Leech DM, Williamson CE, Cooke S, Torres L, 2004. Damaging UV radiation and invertebrate predation: conflicting selective pressures for zooplankton vertical distribution in the water column of low DOC lakes. *Oecologia* 138:603-612.
- Bottrell HH, Duncan A, Gliwicz ZM, Grygierek E, Herzig A, Hilbricht-Linkowska A, Kurazawa H, Larsson P, Weglenska TA, 1976. Review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.* 24:419-456.
- Busch S, Mehner T, 2009. Hydroacoustic estimates of fish population depths and densities at increasingly longer time scales. *Int. Rev. Hydrobiol.* 94:91-102.
- Chang KH, Hanazato T, 2004. Diel vertical migrations of invertebrate predators (*Leptodora kindtii*, *Thermocyclops taihokuensis* and *Mesocyclops* sp.) in a shallow, eutrophic lake. *Hydrobiologia* 528:249-259.
- Cohen JH, Forward RB, 2005. Photobehavior as an inducible defense in the marine copepod *Calanopia americana*. *Limnol. Oceanogr.* 50:1269-1277.
- Daga VS, Gogola TM, Sanches PV, Baumgartner G, Baumgartner D, Piana PA, Gubiani EA, Delariva RL, 2009. Fish larvae assemblages in two floodplain lakes with different degrees of connection to the Paraná River, Brazil. *Neotrop. Ichthyol.* 7:429-438.
- Donner MT, Eckmann, R, 2011. Diel vertical migration of larval and early-juvenile burbot optimizes survival and growth in a deep, pre-alpine lake. *Freshw. Biol.* 56:916-925.
- Elmoor-Loureiro MAL, 1997. Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil. Universa, Brasília: 155 pp.

- Frost BW, Bollens SM, 1992. Variability of diel vertical migration in the marine planktonic copepod *Pseudocalanus newmani* in relation to its predators. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49:1137-1141.
- Golterman HL, Clymo RS, Ohmstad MAM, 1978. *Methods for physical and chemical analysis of fresh waters.* Blackwell, Oxford: 214 pp.
- Han BP, Straskraba M, 2001. Control mechanisms of diel vertical migration: theoretical assumptions. *J. Theor. Biol.* 210:305-318.
- Hansson LA, Becares E, Fernández-Aláez M, Fernández-Aláez C, Kairesalo T, Miracle MR, Romo S, Stephen D, Vakkilainen K, Van de Bund W, Van Donk E, Balayla D, Moss B, 2007a. Relaxed circadian rhythm in zooplankton along a latitudinal gradient. *Oikos* 116:585-591.
- Hansson LA, Hylander S, Sommaruga R, 2007b. Escape from UV threats in zooplankton: a cocktail of behavior and protective pigmentation. *Ecology* 88:1932-1939.
- Haupt F, Stockenreiter M, Boersma M, Stibor H, 2012. Initial size structure of natural phytoplankton communities determines the response to *Daphnia* diel vertical migration. *J. Limnol.* 71:125-134.
- Hays GC, 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia* 503:163-170.
- Karabin A, Ejsmont-Karabin J, 2005. An evidence for vertical migrations of small rotifers - a case of rotifer community in a dystrophic lake. *Dev. Hydrob.* 181:381-386.
- Koste W, 1978. *Rotatoria die Rädertiere Mitteleuropas begründet von Max Voight.* Monogononta. Gebrüder Borntraeger, Berlin: 673 pp.

- Lampert W, Grey J, 2003. Exploitation of a deep-water algal maximum by *Daphnia*: a stable-isotope tracer study. *Aquat. Biodivers.* 171:95-101.
- Lansac-Tôha FA, Thomaz SM, Lima AF, Roberto MC, Garcia APP, 1995. Vertical distribution of some planktonic crustaceans in a "várzea" lake (lake Pousada das Garças) of the floodplain of High River Paraná, MS, Brazil. *Int. Jour. Ecol. Env. Sci.* 21:67-78.
- Lansac-Tôha FA, Velho LFM, Higuti J, Takahashi EM, 2002. Cyclopidae (Crustacea, Copepoda) from the Upper Paraná River Floodplain, Brazil. *Braz. J. Biol.* 62:125-133.
- Macphee SA, Arnott SE, Keller W, 2011. Lake thermal structure influences macroinvertebrate predation on crustacean zooplankton. *J. Plankton Res.* 33:1586-1595.
- Maia-Barbosa PM, Eskinazi-Sant'Ana EM, Barbosa FAR, 2003. Zooplankton composition and vertical distribution in a Tropical, Monomictic Lake (Dom Helvécio Lake, Southeastern Brazil). *Acta Limnol. Bras.* 15:65-74.
- Matsumura-Tundisi T, 1986. Latitudinal distribution of Calanoida copepods in freshwater aquatic systems of Brazil. *Braz. J. Biol.* 46:527-553.
- Mehner T, 2012. Diel vertical migration of freshwater fishes - proximate triggers, ultimate causes and research perspectives. *Freshw. Biol.* 57:1342-1359.
- Mendonça MM, 2012. [Avaliação das ocorrências de larvas *Hypophthalmus edentatus* e suas relações com o zooplâncton em uma lagoa marginal isolada na planície de inundação do alto rio Paraná]. [Master Thesis in Portuguese]. Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Brazil.

- Mendonça MM, Picapedra PHS, Ferronato MC, Sanches PV, 2015. Diel vertical migration of predators (planktivorous fish larvae) and prey (zooplankton) in a tropical lagoon. *Iheringia* 105:174-183.
- Minto WJ, Arcifa MS, Peticarrari A, 2010. Experiments on the influence of *Chaoborus brasiliensis* Theobald, 1901 (Diptera: Chaoboridae) on the diel vertical migration of microcrustaceans from Lake Monte Alegre, Brazil. *Braz. J. Biol.* 70:25-35.
- Nakatani K, Agostinho AA, Baumgartner G, Bialetzki A, Sanches PV, Makrakis MC, Pavanelli CS, 2001. *Ovos e larvas de peixe de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*. Eduem, Maringá: 378 pp.
- Neill WE, 1990. Induced vertical migration in copepods as a defense against invertebrate predation. *Nature* 45:524-526.
- Obertegger U, Flaim G, Sommaruga R, 2008. Multifactorial nature of rotifer water layer preferences in an oligotrophic lake. *J. Plankton Res.* 30:633-643.
- Paggi SJ, 1995. Vertical distribution and diel migration of rotifers and in a Paraná River floodplain lake. *Hydrobiologia* 310:87-94.
- Pearre Jr S, 2003. Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: history, evidence and consequences. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 78:1-79.
- Peticarrari A, Arcifa MS, Rodrigues RA, 2004. Diel vertical migration of copepods in a Brazilian lake: a mechanism for decreasing risk of *Chaoborus* predation? *Braz. J. Biol.* 64:289-298.

- Picapedra PHS, Lansac-Tôha FA, Bialetzki A, 2015. Diel vertical migration and spatial overlap between fish larvae and zooplankton in two tropical lakes, Brazil. *Braz. J. Biol.* 75:352-361.
- Primo AL, Azeiteiro UM, Marques SC, Ré P, Pardal PA, 2011. Vertical patterns of ichthyoplankton at the interface between a temperate estuary and adjacent coastal waters: seasonal relation to diel and tidal cycles. *J. Mar. Syst.* 95:16-23.
- Probst WN. 2008. [New insights into the ecology of perch *Perca fluviatilis* L. and burbot *Lota lota* (L.) with special focus on their pelagic life-history]. [Ph.D. Thesis]. University of Konstanz, Germany.
- Probst WN, Eckmann R, 2009. The influence of light on the diel vertical migration of young-of-the-year burbot *Lota lota* in Lake Constance. *J. Fish. Biol.* 74:150-166.
- Reid JW, 1985. Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sul americanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Bol. Zool.* 9:17-143.
- Relyea RA, 2003. How prey respond to combined predators: a review and an empirical test. *Ecology* 84:1827-1839.
- Ringelberg J, 2010. Diel vertical migration of zooplankton in lakes and oceans. Springer, Dordrecht: 356 pp.
- Rinke K, Hubner I, Petzoldt T, Rolinski S, Konik-Rinke M, Post J, Lorke A, Benndorf J, 2007. How internal waves influence the vertical distribution of zooplankton. *Freshw. Biol.* 52:137-144.

- Romare P, Hansson LA, 2003. A behavioral cascade: top-predator induced behavioral shifts in planktivorous fish and zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 48:1956-1964.
- Romero MR, Walker KM, Cortez CJ, Sanchez Y, Nelson KJ, Ortega DC, Smick SL, Hoese WJ, Zacherl DC, 2012. Larval diel migration of the marine gastropod *Kelletia kelletii* (Forbes, 1850). *J. Mar. Biol.* 2012:1-9.
- Scheurell MD, Schindler DE, 2003. Diel vertical migration by juvenile sockeye salmon: empirical evidence for the antipredation window. *Ecology* 84:1713-1720.
- Segers H, 1995. Rotifera: the Lecanidae (Monogonta). Guides to the identification of the micro invertebrates of the continental water of the world. Blackwell, The Hague: 226 pp.
- Sperling E. 1999. Morfologia de lagos e represas. Desa, Belo Horizonte: 137 pp.
- Statsoft Incorporation, 2005. Statistica for Windows (data analysis software system), version 7.1, Statsoft Inc.
- Tanaka S, 1973. Stock assessment by means of ichthyoplankton surveys. *FAO Fish. Tech. Pap.* 122:33-51.
- Thomaz SM, Roberto MC, Esteves FA, Lansac-Tôha FA, Lima AF, 1992. Influência do regime hidrológico do rio Paraná sobre os valores da transparência, oxigênio dissolvido e clorofila-*a* de três lagoas de sua várzea. *Rev. Unimar* 14:167-176.
- Tiberti R, Barbieri M, 2011. Evidences of zooplankton vertical migration in stocked and never stocked alpine lakes in Gran Paradiso National Park (Italy). *Oceanol. Hydrobiol. St.* 40:36-42.

- Tomm I, Pozzobon MGG, Costa MLSRD, Lansac-Tôha, FA, 1992. Distribuição vertical nictemeral de crustáceos planctônicos em um braço do Reservatório de Itaipu - PR. *Rev. Unimar* 14:57-72.
- Varpe O, Fiske O, 2010. Seasonal plankton-fish interactions: light regime, prey phenology, and herring foraging. *Ecology* 91:311-318.
- Wetzel RG, 2001. *Limnology: lake and river ecosystems*. Academic Press, San Diego: 1006 pp.
- Williamson CE, Stoeckel ME, 1990. Estimating predation risk in zooplankton communities: the importance of vertical overlap. *Hydrobiologia* 198:125-131.
- Williamson CE, 1993. Linking predation risk models with behavioral mechanisms: identifying population bottlenecks. *Ecology* 74:320-331.
- Williamson CE, Neale PJ, 2009. Ultraviolet light, p. 705-714. In: Lickens GE, (ed), *Encyclopedia of Inland Waters*. Elsevier, Amsterdam.
- Williamson CE, Fischer JM, Bollens SM, Overholt EP, Breckenridge JK, 2011. Toward a more comprehensive theory of zooplankton diel vertical migration: Integrating ultraviolet radiation and water transparency into the biotic paradigm. *Limnol. Oceanogr.* 56:1603-1623.
- Winder M, Buergi HR, Spaak P, 2003. Seasonal vertical distribution of phytoplankton and copepod species in a high-mountain lake. *Archiv. Hydrobiol.* 158:197-213.
- Zar JH, 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey: 663 pp.
- Zaret TM, Suffern JS, 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnol. Oceanogr.* 21:804-813.

## **CAPÍTULO 2**

### **MIGRAÇÃO VERTICAL DIÁRIA E COMPORTAMENTO ALIMENTAR DE LARVAS DE PEIXES EM UMA LAGOA DE PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NEOTROPICAL**

Artigo elaborado e formatado conforme as normas para publicação científica no periódico Neotropical Ichthyology. Disponível em: <http://www.scielo.br/revistas/ni/iinstruc.htm>



**Migração vertical diária e comportamento alimentar de larvas de peixes em uma lagoa de planície de inundação neotropical**

**RESUMO**

Este estudo avaliou os padrões de distribuição vertical e o comportamento alimentar de larvas de *Hypophthalmus edentatus* e *Plagioscion squamosissimus* ao longo de um ciclo diário em uma lagoa isolada da planície de inundação do alto rio Paraná. Foram realizadas amostragens em dois horários noturnos (20 e 04 h) e em dois horários diurnos (16 e 08 h) em dois estratos (sub-superfície e próximo ao fundo) da lagoa Xambrê, durante um período de 12 meses consecutivos, entre outubro de 2012 e setembro de 2013. As larvas de peixes não mostraram diferenças ontogênicas significativas na amplitude migratória, demonstrando que o deslocamento vertical entre os estratos da lagoa foi uma característica comum entre as fases iniciais dos peixes. A análise do trato digestório das larvas sugere que a captura do alimento ocorre preferencialmente durante a noite, enquanto que durante o dia a busca por alimento é menos intensa. As larvas de peixes exibiram preferência alimentar e sincronia com a distribuição vertical dos microcrustáceos adultos, sendo que a migração para a sub-superfície durante a noite exerceu importante papel na perseguição de presas maiores que conferem maior valor nutricional e energético.

**Palavras-chaves:** Distribuição vertical, Estratégia trófica, *Hypophthalmus edentatus*, *Plagioscion squamosissimus*, Zooplâncton.

**Diel vertical migration and feeding behavior of the fish larvae in a Neotropical  
floodplain lake**

**ABSTRACT**

This study evaluated the vertical distribution patterns and feeding behavior of larvae of *Hypophthalmus edentatus* and *Plagioscion squamosissimus* over a daily cycle in an isolated lake of the Upper Paraná River floodplain. Sampling was conducted during two nighttime hours (20 and 04 h) and two daytime hours (16 and 08 h) in two water layers (sub-surface and near the bottom) of Xambrê Lake for 12 consecutive months between October 2012 and September 2013. Fish larvae showed no significant ontogenetic differences in the migration range, indicating that vertical migration between the water layers is common among the early stages of fish. Stomach analysis of larvae suggests that food capture occurs preferably at night, while during the daytime, the search for food is less intense. Fish larvae exhibited food preference and synchronism with the vertical distribution of adult microcrustaceans, and the migration to the surface at night played an important role in the pursuit of larger prey that provide higher nutritional and energy values.

**Keywords:** Vertical distribution, Trophic strategy, *Hypophthalmus edentatus*, *Plagioscion squamosissimus*, Zooplankton.

### 3.1 INTRODUÇÃO

As migrações em grandes escalas de animais têm fascinado naturalistas e cientistas por séculos, sejam elas migrações sazonais de aves, de mamíferos terrestres ou de organismos aquáticos (Hansson *et al.*, 2007; Bronmark *et al.*, 2008; Hansson & Hylander, 2008). Muitas espécies que vivem em lagos e reservatórios apresentam movimentos diários que se estendem por grande parte da coluna de água, sendo este comportamento conhecido como migração vertical diária (MVD) (Mehner, 2012). A MVD tem sido explicada como um comportamento de sobrevivência (Eggers, 1978; Clark & Levy, 1988) e crescimento dos organismos (Brett, 1971), podendo estar ligados à variação da profundidade, temperatura, luz, disponibilidade de presas (incluindo a eficiência na procura de alimento) e risco de predação (Mehner, 2014).

Diferenças ontogênicas na amplitude de migração vertical de peixes são relatadas em diversos estudos em lagos e reservatórios, sendo essas diferenças atribuídas ao desenvolvimento corporal e a melhor capacidade de explorar o ambiente na busca por alimento (Hamrin, 1986; Esheronder *et al.*, 1998; Mehner *et al.*, 2010). A amplitude da MVD em larvas e juvenis de peixes pode variar de alguns poucos metros (Cech *et al.*, 2005; Hensler & Jude, 2007) para mais de 50 metros (Auth *et al.*, 2007; Voss *et al.*, 2007). A profundidade onde os peixes são encontrados normalmente é determinada pela capacidade de forrageamento sobre o zooplâncton e evasão de predadores (Probst & Eckmann, 2009).

Mudança na profundidade entre o nascer e pôr do sol é conhecida como "janela anti-predação" (Scheuerell & Schindler, 2003), onde o declínio da iluminação durante o anoitecer estimula a ascensão das larvas de peixes às camadas superficiais, enquanto que o aumento da iluminação ao amanhecer induz a descida para o fundo (Appenzeller & Leggett, 1995; Scheuerell & Schindler, 2003; Busch & Mehner, 2009; Probst & Eckmann, 2009).

No entanto, outras causas podem ser importantes condutores dos movimentos verticais, como a fome e a saciedade (Pearre, 2003). Conhecida como a hipótese da

fome/saciedade pelos cientistas, fornece evidências consistentes dos movimentos verticais das espécies (Simard *et al.*, 1986; Atkinson *et al.*, 1992; Gibbons, 1993). Alguns estudos sugerem que a ausência de alimento no trato digestório influencia a posição vertical dos organismos na coluna de água, atuando como um estímulo que promove o deslocamento para onde o alimento é encontrado (Ponomareva, 1963; Zusser, 1966).

O grau de digestão do conteúdo alimentar também fornece evidências importantes dos movimentos verticais e do momento de captura do alimento (Pearre Jr, 2003). Estudos de ecologia alimentar de peixes procuram responder as questões básicas, incluindo o que, quando e quanto é comido por uma determinada espécie (Wootton, 1998), sendo que a ingestão, digestão e descanso compreendem os principais componentes de um ciclo circadiano alimentar dos peixes (Mazzoni & Rezende, 2009). Estudos sobre a distribuição espacial do alimento, quando combinado com a informação da dieta dos peixes, podem contribuir para esclarecer as relações entre presa e predador (Temming *et al.*, 2002).

Apesar do vasto conhecimento do período reprodutivo, dos locais de desenvolvimento e reprodução de inúmeras espécies de peixes tropicais de água doce, pouco se sabe sobre a distribuição vertical das larvas de peixes e sua relação com a distribuição vertical de sua fonte de alimento. Estudos recentes em ambientes lênticos de planície de inundação mostraram interações entre a MVD de larvas de peixes com a MVD do zooplâncton (Picapedra *et al.*, 2015; Mendonça *et al.*, 2015). No entanto, esses autores não abordaram as mudanças ontogênicas na amplitude da MVD das larvas, bem como a preferência alimentar sobre determinado grupo zooplânctônico. Mudanças ontogênicas na amplitude de MVD de larvas de peixes são freqüentes. As fases iniciais de desenvolvimento (larval vitelino e pré-flexão) dependem quase que totalmente do movimento da água para o deslocamento até que ocorra a flexão da notocorda, quando as larvas começam a controlar a

deriva passiva, sendo capazes de se deslocar para ambientes mais profundos na busca por abrigo e alimento (Grioche *et al.*, 2000).

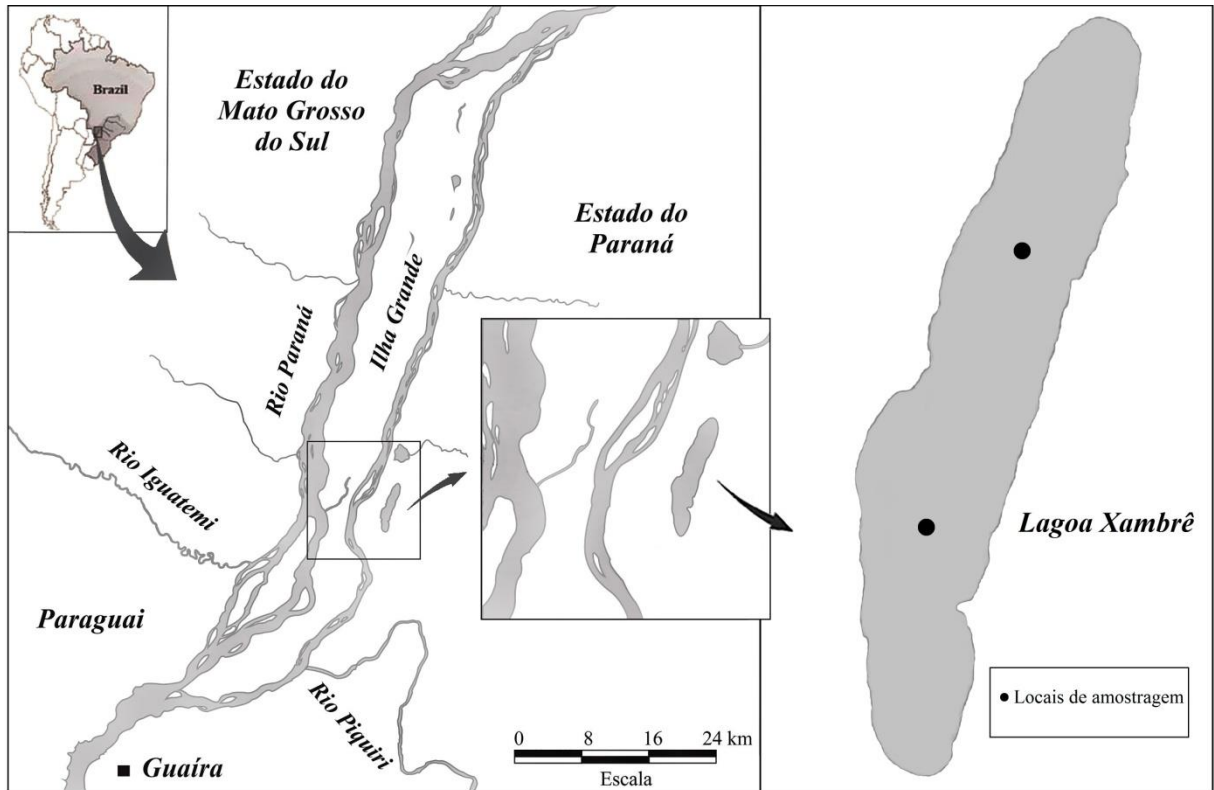
Diante disso, o presente estudo procurou investigar a distribuição vertical diária das fases de desenvolvimento de larvas de duas espécies de peixes dominantes no ictioplâncton em um ambiente lântico de planície de inundação, *Hypophthalmus edentatus* (Spix, 1829) e *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840). Procurou-se verificar as mudanças na amplitude da MVD dos estágios larvais, bem como correlacionando a distribuição vertical das larvas de peixes com sua fonte de alimento (zooplâncton) e explorando a ingestão e digestão do alimento nos diferentes horários do dia.

Neste estudo levantaram-se as seguintes questões: (i) as larvas de peixes exibem o comportamento de MVD normal em todas as fases de desenvolvimento?; (ii) existe alguma relação entre a distribuição das larvas de peixes com sua fonte de alimento?; (iii) existe algum período do dia onde as larvas de peixes exibem maior predação sobre o zooplâncton?

## 3.2 MATERIAIS E MÉTODOS

### 3.2.1 Área de estudo

A lagoa Xambrê (23°52'8"S; 54°0'12"W) está localizada à margem esquerda do rio Paraná, com aproximadamente 5 km de extensão por 1 km de largura e profundidade máxima de 5 m. Apresenta uma extensa área de várzea e vegetação arbustiva em sua margem direita, enquanto que em sua margem esquerda há mata ciliar e influência antrópica. Anteriormente, em períodos de cheia essa lagoa possuía contato com o rio Paraná, porém, em meados de 1998, após o controle de fluxo imposto pela Usina Hidrelétrica Engenheiro Sérgio Motta, tornou-se isolada, sendo mantida apenas pelo lençol freático e por pequenos riachos (Daga *et al.*, 2009) (Fig. 1).



**Fig. 1.** Localização dos pontos de amostragem na lagoa Xambrê da planície de inundação do alto rio Paraná.

### 3.2.2 Amostragem

A distribuição vertical dos organismos do ictioplâncton e zooplâncton foi examinada em dois pontos localizados na região central da lagoa Xambrê (Fig. 1), em dois estratos: sub-superfície (0,3 m) e próximo do fundo (4 m), e em quatro horários do dia (16, 20, 04 e 08 h), através de coletas mensais, no período de outubro de 2012 a setembro de 2013.

As amostragens do zooplâncton foram realizadas com auxílio de moto-bomba, sendo filtrados 200 L de água por amostra em uma rede cônica de 60  $\mu\text{m}$  de abertura de malha. O material coletado foi acondicionado em frascos de polietileno, devidamente etiquetados, e fixados em solução de formaldeído a 4%, tamponada com carbonato de cálcio. Para a amostragem do ictioplâncton na sub-superfície foi utilizada uma rede de plâncton do tipo cônico-cilíndrica, com malha de 0,5 mm, sendo arrastada com o auxílio de embarcações em baixa velocidade durante 10 min. Para as coletas de fundo foi utilizada uma rede de plâncton

de mesma malhagem acoplada a uma armação de ferro tipo trenó, sendo arrastada durante 15 min. Ambas as redes foram equipadas com fluxômetro mecânico acoplado a boca (Flowmeter General Oceanics™) para a obtenção do volume de água filtrada. Os indivíduos capturados foram anestesiados com eugenol (4-Alil-2-Metoxifenol) e, em seguida, fixados em solução de formaldeído a 4%, tamponada com carbonato de cálcio.

### 3.2.3 Análise laboratorial

Para a determinação da densidade do zooplâncton foram feitas sub-amostragens com pipeta tipo Hensen-Stempel (2,5 mL), e contados, no mínimo, 50 indivíduos de rotíferos, cladóceros, formas jovens (náuplios e copepoditos) e adultos de copépodes, em câmaras de Sedgewick-Rafter, sob microscópio óptico. A contagem dos organismos foi adaptada a partir da metodologia de Bottrell *et al.* (1976). As amostras com reduzido número de indivíduos foram contadas na íntegra. A densidade total foi expressa em termos de ind/m<sup>3</sup>. Para a identificação das espécies foi utilizada bibliografia específica para cada grupo estudado (Koste, 1978; Reid, 1985; Matsumura-Tundisi, 1986; Segers 1995; Elmoor-Loureiro, 1997; Lansac-Tôha *et al.*, 2002).

Para a análise do ictioplâncton, as larvas de peixes foram separadas do restante do plâncton, com auxílio de microscópio-estereoscópico em aumento de 10 x e placa do tipo Bogorov. As larvas encontradas foram classificadas de acordo com o grau de flexão da notocorda e desenvolvimento dos elementos de suporte da nadadeira caudal, segundo Ahlstrom & Ball (1954) e Kendall Jr. *et al.* (1984), modificado por Nakatani *et al.* (2001), em estágios: (i) pré-flexão (PF): desde o início da alimentação exógena até a o início da flexão da notocorda com o surgimento dos elementos de suporte da nadadeira caudal; (ii) flexão (FL): desde a flexão da notocorda e formação dos elementos de suporte da nadadeira caudal até o início da formação da nadadeira pélvica; e (iii) pós-flexão (FP): que compreende desde o início da formação da nadadeira pélvica até a segmentação dos raios das nadadeiras, absorção

da nadadeira embrionária e aparecimento das escamas. Em seguida, os dados de densidades das larvas foram padronizados para um volume de 10 m<sup>3</sup> de água filtrada, segundo Tanaka (1973), modificado por Nakatani *et al.* (2001).

#### 3.2.4 Análise da dieta

Para investigar a ontogenia alimentar das larvas de peixes foram separados 370 indivíduos de *H. edentatus* (pré-flexão: 178, flexão: 136 e pós-flexão: 56) e 818 de *P. squamosissimus* (pré-flexão: 271, flexão: 269 e pós-flexão: 278). Posteriormente foram retirados os tubos digestórios, os quais foram colocados sobre lâminas e analisados sob microscópio óptico em aumento de 40 x. Nos indivíduos em estágios de pré-flexão e flexão analisou-se todo o tubo digestório, e daqueles em pós-flexão analisou-se o estômago e apenas os dois terços anteriores do intestino, devido ao alto grau de digestão dos itens alimentares na sua porção final. Os itens alimentares foram identificados até o menor nível taxonômico possível.

Para a análise ontogênica alimentar das larvas de peixes foi utilizado o método de frequência de ocorrência (Fo), segundo o qual o número de estômagos nos quais apareceu um determinado item é expresso como a porcentagem do número total de estômagos examinados que contenham o alimento (Hyslop, 1980). Além disso, foi utilizado o método da dominância (D), analisando-se a porcentagem do número de vezes que determinado item é dominante numericamente (ocorre mais vezes) em um estômago, em função do total de estômagos analisados (Hynes, 1950). Para identificar o período do dia em que as larvas de peixes predam o zooplâncton com maior intensidade foi verificado o grau de digestibilidade dos itens alimentares, utilizando-se a seguinte escala: (i) digerido: restos indistinguíveis formando uma massa aglomerada e, em geral, somente os apêndices permanecem (ii) semi-digerido: início da digestão e ação das enzimas digestivas e (iii) não digerido: item alimentar intacto. A



análise do grau de digestão dos itens alimentares foi adaptada a partir da metodologia de Aloncle & Delaporte (1987).

### 3.2.5 Análise estatística

Para a análise da distribuição vertical dos organismos coletados, a profundidade média durante os horários do dia para o ictioplâncton e zooplâncton foi calculada de acordo com a equação de profundidade média ponderada (WMD) de Frost & Bollens (1992):

$$WMD = \frac{(\sum ni \cdot di)}{(\sum ni)} \quad (1)$$

Onde,  $ni$  é a densidade (indivíduos por  $m^3$ ) da população  $i$  e  $di$  é a profundidade da amostra  $i$ , sendo esta considerada como o ponto médio de cada estrato de profundidade. A amplitude da migração vertical ( $\Delta Z$ ) do organismo  $i$  foi determinada pela diferença entre a WMD dos horários.

Uma análise de variância (one-way ANOVA) (Sokal & Rohlf, 1995) foi utilizada como critério para determinar o comportamento de MVD e mudanças ontogênicas na amplitude de migração vertical das larvas de peixes, sendo testadas as diferenças de WMD entre os horários e entre os estágios de desenvolvimento. Para o zooplâncton foi utilizada uma ANOVA (one-way) também como critério para determinar o comportamento de MVD e para verificar as diferenças na amplitude de migração vertical entre os rotíferos, microcrustáceos jovens e adultos, sendo testadas as diferenças de WMD entre os horários e entre os grupos. Foi considerada a mudança na amplitude e ocorrência de MVD quando as diferenças entre a WMDs mostrou-se estatisticamente significativas ( $p < 0,05$ ). Foram testados os pressupostos de normalidade e homocedasticidade utilizando os testes de Shapiro-Wilk e Levene.

Uma análise de regressão linear foi empregada para verificar a relação da posição vertical das larvas de peixes com o zooplâncton (rotíferos, microcrustáceos jovens e adultos).

Para essa análise os valores de WMD foram transformados em  $\log(x+1)$ , sendo que o nível de significância adotado foi de  $p < 0.05$ .

Uma análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA) (Anderson, 2005) foi utilizada para determinar se a composição da dieta diferiu entre os estágios de desenvolvimento larval. Para tal foi utilizada a matriz do dados de frequência de ocorrência. A distância de Jaccard foi utilizada como uma medida de dissimilaridade e 9999 permutações para avaliar a significância do pseudo-F derivado da PERMANOVA.

Nas análises deste estudo foram consideradas somente as espécies zooplancônicas que apresentaram frequência de ocorrência  $\geq 50\%$  nas amostras. A análise de variância e a regressão linear foram realizadas utilizando-se o programa Statistica™ version 7.1 (Statsoft Inc., 2005). A análise de variância multivariada permutacional foi realizada utilizando-se o programa Primer 7.

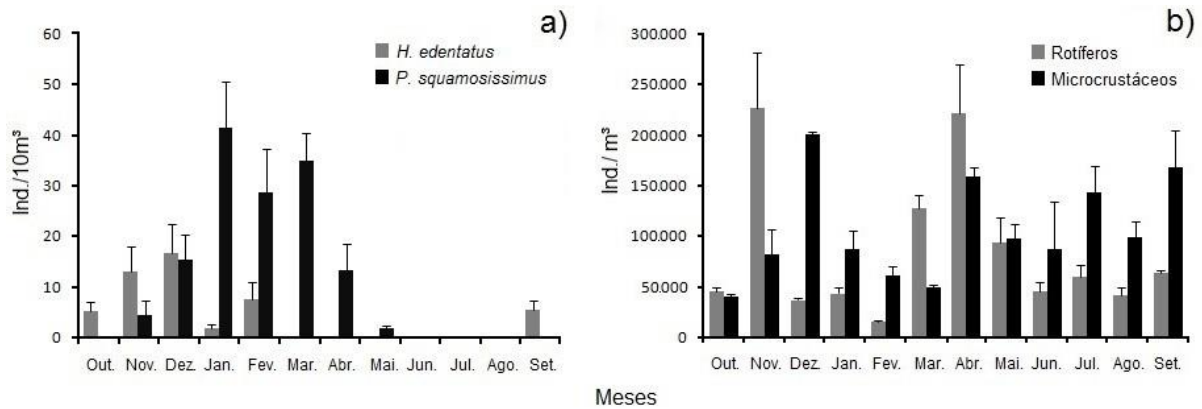
### 3.3 RESULTADOS

#### 3.3.1 Variação sazonal da densidade

Durante o período de estudo, larvas de *H. edentatus* foram registradas entre os meses de outubro/12 e fevereiro/13 e em setembro/13, enquanto que larvas de *P. squamosissimus* foram registradas entre os meses de novembro/12 e maio/13. Maiores densidades de larvas *H. edentatus* foram registradas no mês de dezembro/12 (16,54 ind./10m<sup>3</sup>), enquanto que as de *P. squamosissimus* foram encontradas principalmente no mês de janeiro/13 (41,47 ind./10m<sup>3</sup>) (Fig. 2a). Larvas de *P. squamosissimus* foram as mais abundantes durante o período de estudo, correspondendo a 73,9% da densidade total de larvas de peixes.

Entre a comunidade zooplancônica, os rotíferos registraram maiores densidades no mês de novembro/12 (226,68 x 10<sup>3</sup> ind./m<sup>3</sup>), enquanto que os microcrustáceos registraram maiores densidades no mês de dezembro/12 (200,47 x 10<sup>3</sup> ind./m<sup>3</sup>) (Fig. 2b). Os

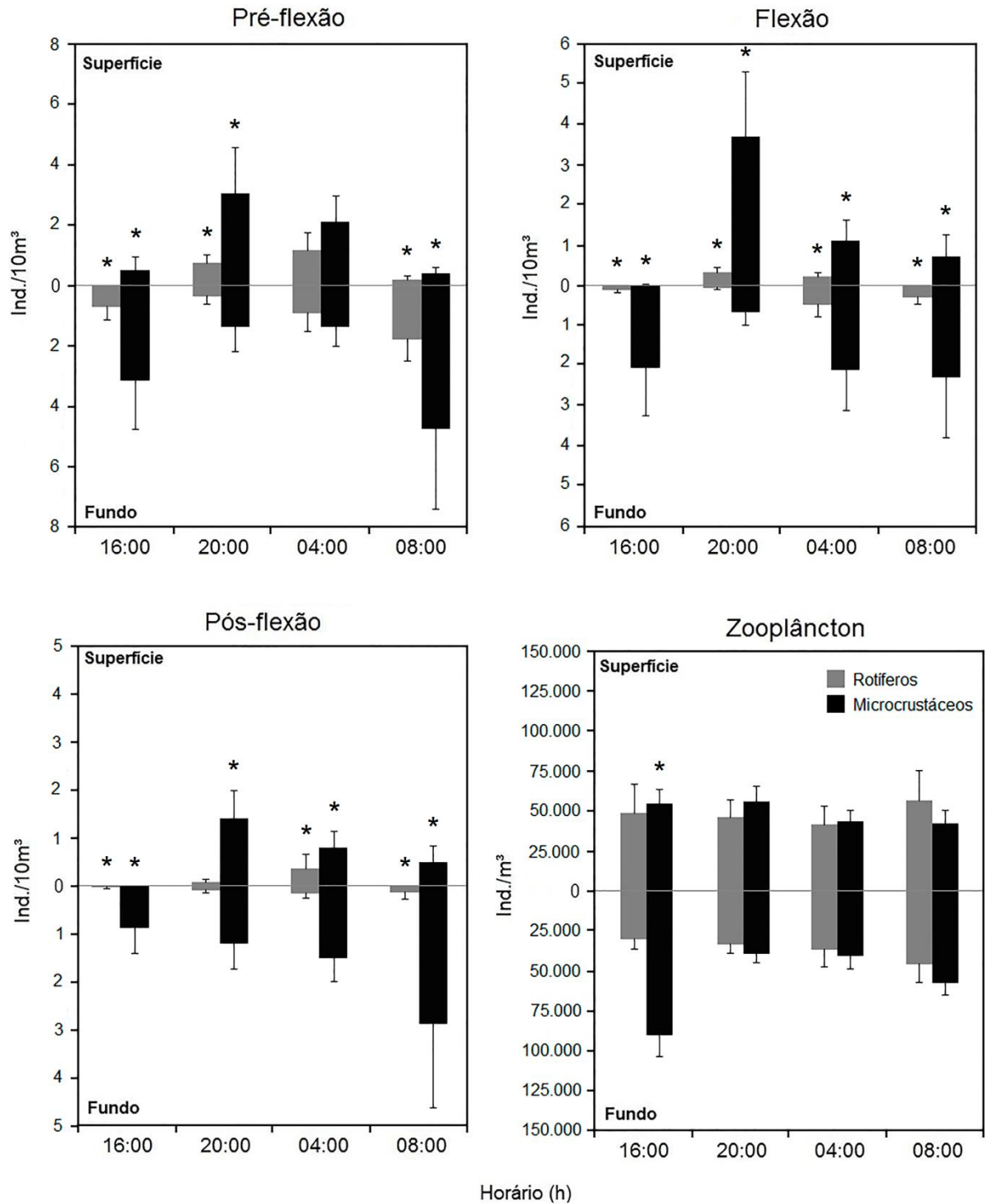
microcrustáceos foram os mais abundantes durante o estudo, correspondendo a 55,5% da densidade total da comunidade zooplanctônica.



**Fig. 2.** Variação sazonal da densidade ( $\pm$ SE) de larvas de *Hypophthalmus edentatus* e *Plagioscion squamosissimus* (a) e de rotíferos e microcrustáceos (b) na lagoa Xambrê, durante o período de outubro de 2012 a setembro de 2013.

### 3.3.2 Variação da distribuição vertical da densidade

Foi possível discernir claramente para todos os estágios larvais de *H. edentatus* e *P. squamosissimus* mudanças no padrão de distribuição das densidades entre os estratos da lagoa nos diferentes horários (Fig. 3). A ANOVA (one-way) confirmou que houve diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) das densidades entre os estratos, principalmente durante os horários diurnos (16 e 08 h) e ao anoitecer (20 h). Em relação ao zooplâncton, apenas os microcrustáceos registraram diferenças significativas ( $p < 0,05$ ) das densidades entre os estratos, constatadas as 16 h (Fig. 3).

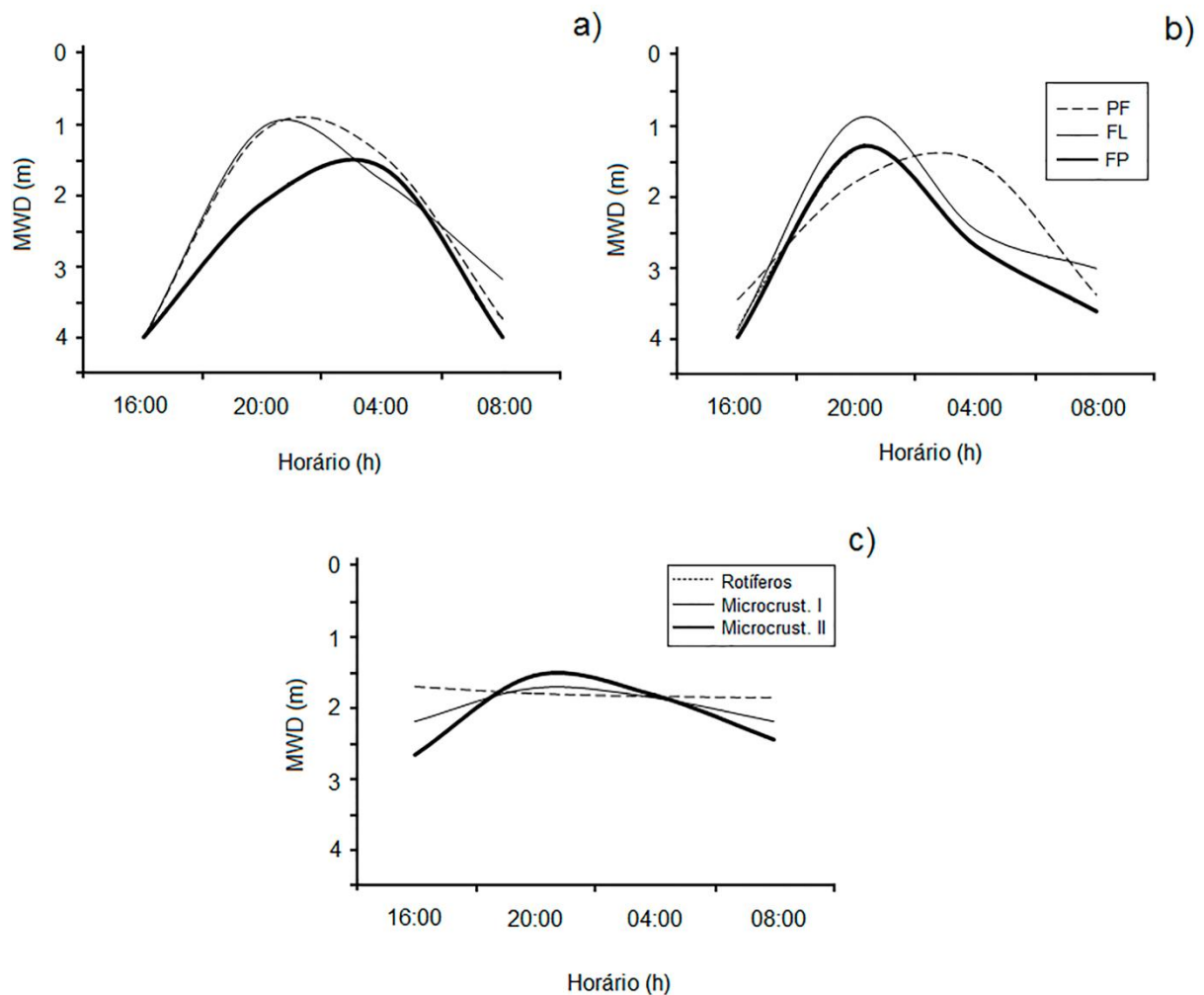


**Fig. 3.** Distribuição vertical das densidades ( $\pm$ SE) dos estágios de desenvolvimento de larvas de *Hypophthalmus edentatus* e *Plagioscion squamosissimus* (pré-flexão, flexão, pós-flexão e total de larvas) e zooplâncton (rotíferos e microcrustáceos) durante os horários do dia (16, 20, 04 e 08 h) na lagoa Xambrê. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os estratos da lagoa (one-way ANOVA,  $p < 0,05$ ).

### 3.3.3 Variação diária da profundidade média ponderada (WMD)

Os estágios de desenvolvimento de larvas de *H. edentatus* e *P. squamosissimus* exibiram um nítido padrão em sua distribuição vertical diária, deslocando-se para o fundo durante o dia e para sub-superfície durante a noite (Fig. 4a e 4b). Houve diferenças significativas da WMD entre os horários do dia para os estágios larvais de *H. edentatus* e *P. squamosissimus* (one-way ANOVA,  $p < 0,05$ ). No entanto, não houve diferenças significativas entre a amplitude migratória dos estágios, indicando que independente do grau de desenvolvimento, as larvas exibem o mesmo comportamento em sua distribuição vertical.

Em relação ao zooplâncton, os rotíferos não apresentaram diferenças significativas na WMD entre os horários, enquanto que houve diferenças significativas para os microcrustáceos jovens (one-way ANOVA,  $F = 4,476$ ;  $p = 0,007$ ) e microcrustáceos adultos (one-way ANOVA,  $F = 23,578$ ;  $p < 0,0001$ ) (Fig. 4c). Houve também diferenças significativas (one-way ANOVA,  $F = 7,599$ ;  $p < 0,001$ ) na amplitude migratória entre os grupos zooplanctônicos, constatadas pelas diferenças encontradas nas WMDs.

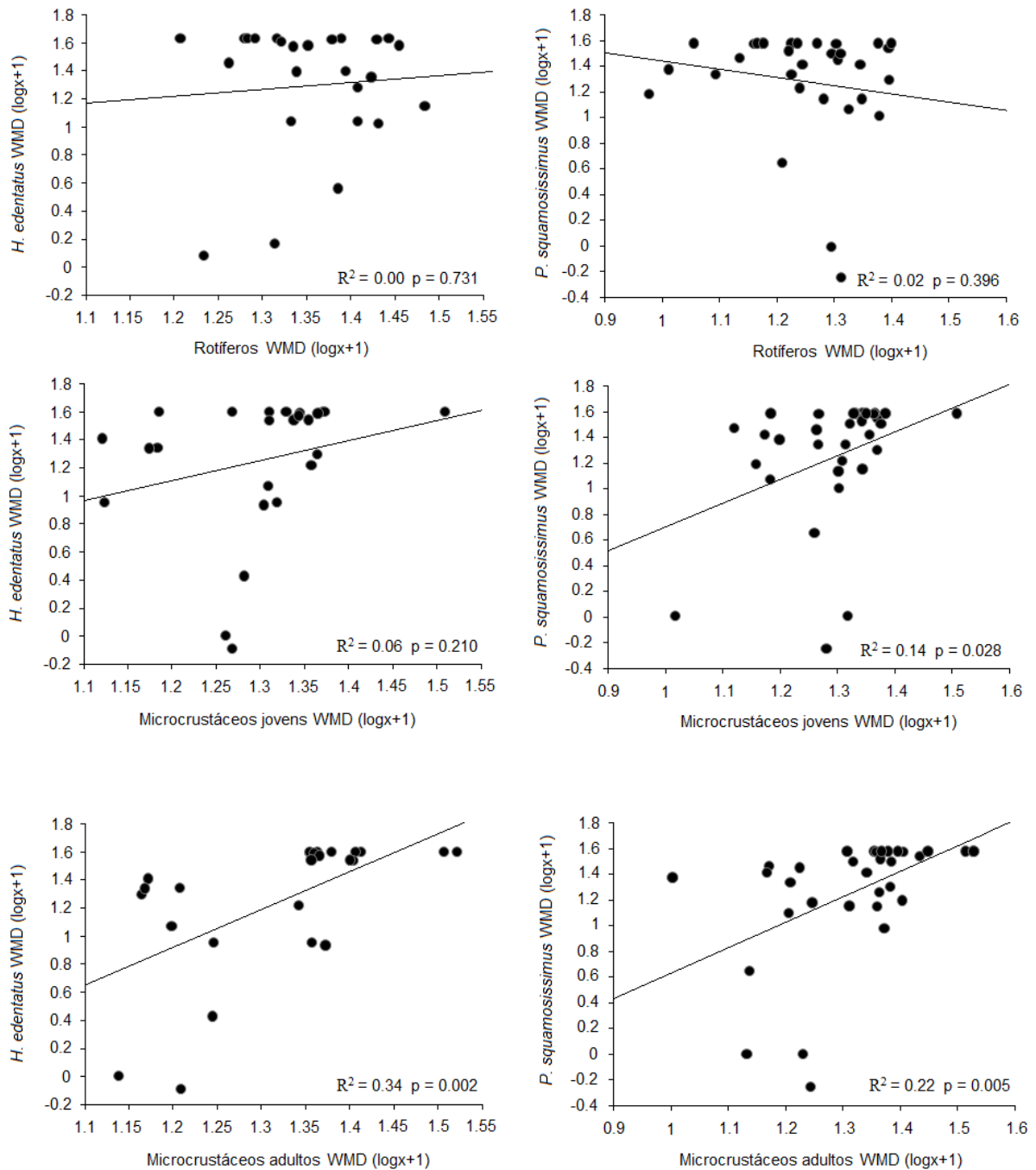


**Fig. 4.** Profundidade média ponderada diária (WMD) (16, 20, 04 e 08 h) dos estágios de desenvolvimento de larvas de *Hypophthalmus edentatus* (a) e *Plagioscion squamosissimus* (b) (PF = pré-flexão, FL = flexão e FP = pós-flexão) e de rotíferos, microcrustáceos jovens (náuplios, copepoditos e cladóceros jovens) e microcrustáceos adultos (copépodes e cladóceros adultos) (c) na lagoa Xambrê.

### 3.3.4 Efeito do zooplâncton sobre a distribuição vertical das larvas de peixes

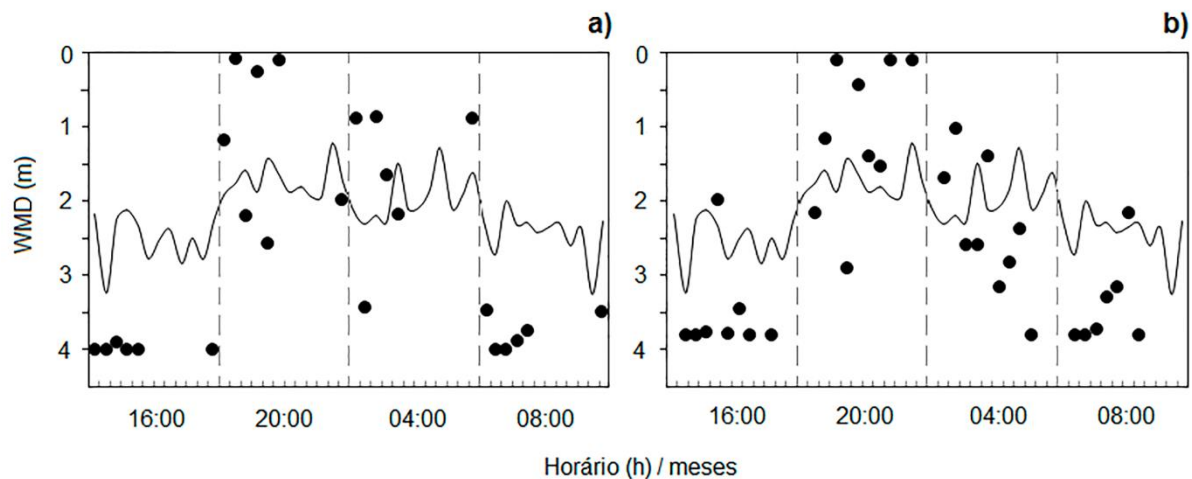
A fim de testar se a comunidade zooplanctônica exerce influência sobre a distribuição vertical de larvas de *H. edentatus* e *P. squamosissimus*, uma série de regressões lineares foram realizadas. As análises revelaram que as larvas de *H. edentatus* estiveram correlacionadas significativamente ( $F = 12,083$ ;  $p = 0,002$ ) com a distribuição vertical dos microcrustáceos adultos e não exibiram correlação significativa com a distribuição vertical dos rotíferos e microcrustáceos jovens. Já as larvas de *P. squamosissimus* estiveram

correlacionadas significativamente com a distribuição vertical dos microcrustáceos jovens ( $F = 5,282$ ;  $p = 0,028$ ) e microcrustáceos adultos ( $F = 8,856$ ;  $p = 0,005$ ), não registrando correlação significativa com os rotíferos (Fig. 5).



**Fig. 5.** Regressão linear entre o  $\log(x+1)$  da profundidade média ponderada (WMD) de larvas de *Hypophthalmus edentatus* e *Plagioscion squamosissimus* com o  $\log(x+1)$  da WMD de rotíferos, microcrustáceos jovens (náuplios, copepoditos e cladóceros jovens) e microcrustáceos adultos (copépodes e cladóceros adultos).

A distribuição vertical das larvas de *H. edentatus* e *P. squamosissimus* esteve correlacionada principalmente com a distribuição vertical dos microcrustáceos adultos, indicando que as larvas de peixes e o zooplâncton de maior tamanho exibem o mesmo comportamento migratório, preferindo o fundo da lagoa durante o dia (16 e 08 h) e a superfície durante a noite (20 e 04 h) (Fig. 6).



**Fig. 6** Combinação entre a profundidade média ponderada (WMD) diária (16, 20, 04 e 08 h) de larvas de *Hypophthalmus edentatus* (a) e *Plagioscion squamosissimus* (b) (círculos escuros) com a WMD diária dos microcrustáceos adultos (linha), durante o período de outubro de 2012 a setembro de 2013 na lagoa Xambrê.

### 3.3.5 Características alimentares das larvas de peixes

Os cladóceros especialmente *Bosmina hagmanni* Stingelin, 1904 e *Ceriodaphnia cornuta* Sars, 1885 foram os itens alimentares mais importantes da dieta dos estágios de pré-flexão, flexão e pós-flexão de larvas de *H. edentatus*. Em relação à dieta de larvas de *P. squamosissimus*, os copépodes (principalmente *Argyrodiaptomus furcatus* Sars, 1901) foram os recursos alimentares mais importantes para os estágios de flexão e pós-flexão, enquanto que para o estágio de pré-flexão os cladóceros foram dominantes na dieta (especialmente *B. hagmanni*) (Tabela 1). Diferenças significativas na frequência de ocorrência dos itens alimentares foram encontradas entre os estágios larvais de *H. edentatus* (PERMANOVA:



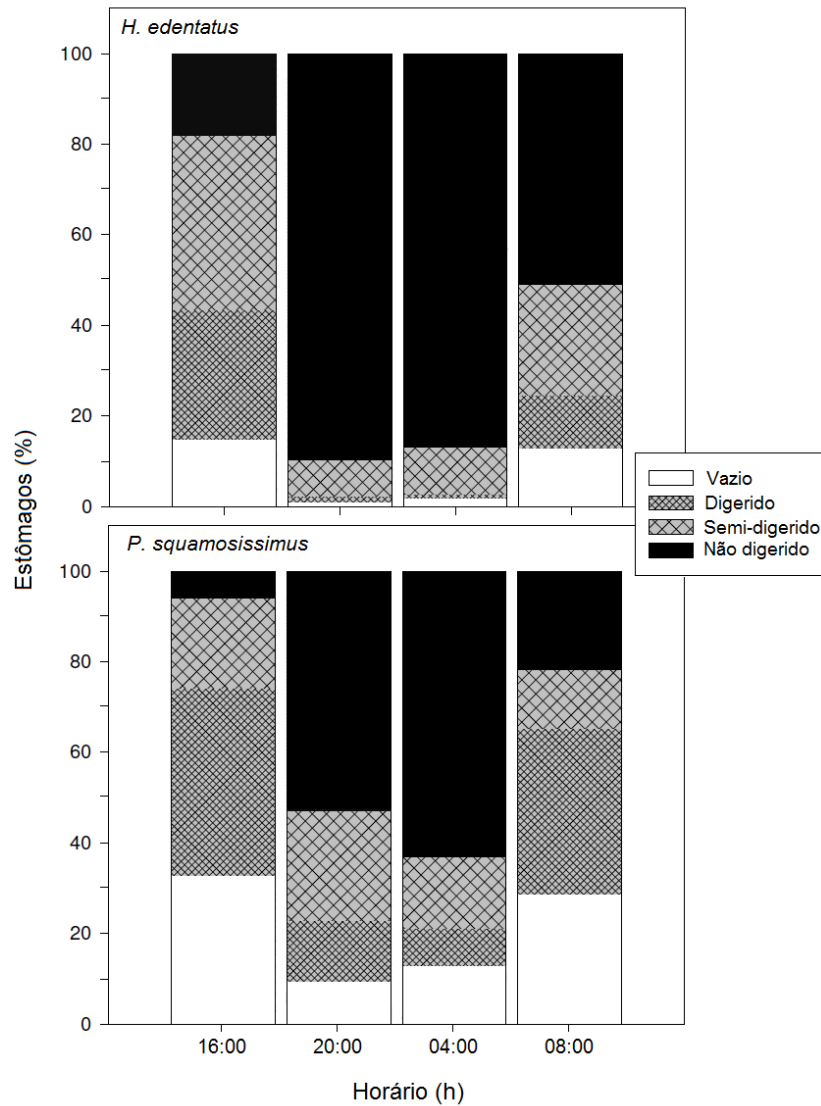
pseudo-F: 11,46;  $p < 0,001$ ) e *P. squamosissimus* (PERMANOVA: pseudo-F: 14,05;  $p < 0,001$ ).

**Tabela 1.** Frequência de ocorrência (Fo) e dominância (D) (%) de presas na dieta dos estágios de desenvolvimento de larvas de *Hypophthalmus edentatus* e *Plagioscion squamosissimus* (PF = pré-flexão, FL = flexão e FP = pós-flexão).

Itens alimentares	<i>H. edentatus</i>						<i>P. squamosissimus</i>					
	PF		FL		FP		PF		FL		FP	
	Fo	D	Fo	D	Fo	D	Fo	D	Fo	D	Fo	D
<b>Cladocera</b>												
Não identificado	9,4	4,8	1,3	-	16,3	8,2	16,3	19,5	8,5	3,6	16	5,8
<i>Bosmina hagmanni</i>	80,1	86,6	95,8	87,1	100	75,5	26,9	39,1	42	39,2	44,7	30,3
<i>Ceriodaphnia cornuta</i>	30,1	7,4	66,6	8,6	95,9	14,3	7	5,4	9,1	0,9	14,3	3,3
<i>C. silvestrii</i>	2,8	-	22,2	-	20,4	-	0,5	-	0,6	-	2,7	0,6
<i>Daphnia gessneri</i>	-	-	1,3	-	4	-	-	-	1,8	-	17,1	3,3
<i>Diaphanosoma spinulosum</i>	-	-	-	-	2	-	2,3	1,2	0,6	-	3,8	-
<i>Moina minuta</i>	5,6	1,2	11,1	1,4	28,5	2	9,3	7,6	1,2	0,9	7,1	-
<b>Copepoda</b>												
Não identificado	-	-	-	-	-	-	6,4	7,6	9,1	9,9	5,5	3,3
Náuplios Cyclopoida	-	-	-	-	-	-	0,5	-	-	-	-	-
Copepodito Calanoida	-	-	-	-	-	-	9,3	10,8	7,3	2,7	12,1	1,9
Copepodito Cyclopoida	0,9	-	-	-	2	-	2,3	1,2	-	-	4,9	-
<i>Argyrodiaptomus furcatus</i>	-	-	-	-	2	-	11,7	7,6	42,6	42,8	71,8	49
<i>Mesocyclops</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	-
<i>Thermocyclops minutus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	-
<b>Rotifera</b>												
<i>Brachionus calyciflorus</i>	3,7	-	9,7	2,9	2	-	-	-	-	-	0,5	0,6
<i>Filinia opoliensis</i>	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. terminalis</i>	0,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Keratella americana</i>	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-
<b>Outros</b>												
Algas filamentosas	-	-	1,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chaoborus</i> sp.	-	-	-	-	10,2	-	-	-	0,6	-	10,5	1,3
Hydracarina	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	0,6

A análise de digestibilidade do conteúdo alimentar de larvas de *H. edentatus* e *P. squamosissimus* indicou que o momento de captura do alimento ocorreu preferencialmente durante os horários noturnos (20 e 04 h), enquanto durante os horários diurnos (16 e 08 h) o

maior grau de digestibilidade do alimento e o maior número de estômagos vazios indicaram a menor frequência alimentar nestes horários (Fig. 7).



**Fig. 7** Grau de digestão do conteúdo alimentar e número de estômagos vazios (%) de larvas de *H. edentatus* e *P. squamosissimus* durante o ciclo diário (16, 20, 04 e 08 h) na lagoa Xambrê.

### 3.4 DISCUSSÃO

Larvas de *H. edentatus* e *P. squamosissimus* não exibiram diferenças ontogênicas em sua distribuição vertical diária, constatada pela pequena diferença entre a amplitude migratória dos estágios de desenvolvimento. Provavelmente o início do desenvolvimento da

bexiga natatória no estágio de pré-flexão já permite que as larvas consigam ascender às camadas superficiais durante a noite.

Na maioria dos organismos, a MVD é comumente considerada como um comportamento anti-predação (Hays, 2003). É provável que a MVD dessas duas espécies de peixes seja uma defesa contra a predação visual acentuada durante o dia, onde a permanência próximo ao sedimento durante os horários diurnos representaria uma estratégia eficiente para a sobrevivência nas fases iniciais de vida contra predadores que ocupam a região pelágica. Alguns autores encontraram uma forte relação entre o ciclo diário e o comportamento de MVD em larvas de peixes em lagoas de planície de inundação, sugerindo que durante a noite as larvas subiam para a sub-superfície e ao amanhecer desciam para o fundo (Baumgartner *et al.*, 1997; Picapedra *et al.*, 2015; Mendonça *et al.*, 2015).

Embora não tenhamos dados sobre a composição e distribuição de predadores potenciais para as larvas de peixes, estudo de Neves *et al.* (2015) constataram que *P. squamosissimus* foi a espécie mais abundante na lagoa Xambrê, sendo essencialmente representada por indivíduos juvenis, o que indica a forte presença de predadores para as larvas de peixes, já que adultos de *P. squamosissimus* apresentam hábitos piscívoros e frequentemente canibalismo (Ferreira *et al.*, 1998) e ocorrências de larvas de peixes até mesmo da própria espécie foram constatadas em estômagos de juvenis dessa espécie (Neves *et al.*, 2015). Além disso, o isolamento da lagoa Xambrê pode ser um fator importante na indução do comportamento de MVD nas larvas de peixes, onde o risco de predação seria extremamente alto devido à grande densidade populacional de predadores que não conseguem se dispersar para outros ambientes da planície de inundação.

A MVD de larvas de *H. edentatus* e *P. squamosissimus* esteve intimamente correlacionada com a distribuição dos microcrustáceos adultos, ambos os grupos exibiram o mesmo padrão de comportamento durante o ciclo diário. Lansac-Tôha *et al.* (1995) também

observaram uma maior concentração de microcrustáceos próximo a superfície durante a noite e no fundo durante o dia em uma lagoa da planície de inundação do alto rio Paraná (lagoa Pousada das Garças).

Porém, não é possível ter certeza se as larvas de peixes seguem suas presas ou se é uma característica para evitar predadores. A concentração de larvas de peixes e microcrustáceos adultos durante o dia no fundo da lagoa sugere ser uma adaptação das larvas ao forrageamento. No entanto, o maior grau de digestão e o maior número de estômagos vazios durante o dia, principalmente durante a tarde (16 h), contradizem essa hipótese, demonstrando que as larvas não se alimentam intensamente durante o dia. Em vez disso, sugere-se que as larvas se alimentem mais intensamente durante a noite, quando migram simultaneamente com suas presas para a sub-superfície, onde foi verificado o menor grau de digestão do conteúdo alimentar e o menor número de estômagos vazios.

De acordo com Pearre (2003), estudos que associam a dieta e a distribuição vertical de organismos são importantes para o entendimento do horário e a profundidade de captura do alimento. Por exemplo, Probst (2008) observou que a biomassa do conteúdo alimentar de estômagos de larvas de *Lota lota* (Linnaeus, 1758) diminuía consideravelmente durante o dia e aumentava durante a noite, argumentando que a captura do alimento ocorria preferencialmente durante o período noturno. Donner & Eckmann (2011) relataram diferenças no grau de digestão do conteúdo alimentar em larvas e juvenis de *L. lota*, comparando o grau de digestão do alimento em diferentes profundidades e horários do dia.

Probst & Eckmann (2009) encontraram evidências de "janelas crepusculares", verificando que, especialmente ao anoitecer, as larvas de peixes parecem utilizar essa janela de luz para procurar suas presas. Provavelmente quando ocorre a migração em direção à sub-superfície, as larvas de peixes enxergam suas presas contra a sub-superfície iluminada do ambiente, o que aumenta o contraste entre as presas e o fundo (Cech & Kubecka, 2002). A

alimentação crepuscular também foi observada durante a MVD de juvenis de salmões (*Oncorhynchus nerka*, Walbaum, 1792) (Scheurell & Schindler, 2003) e pode estar relacionada com a maior eficiência alimentar durante a janela de luz nos horários crepusculares, onde os peixes estariam agregados junto ao zooplâncton.

A sincronia migratória das larvas de peixes com suas presas é vantajosa do ponto de vista energético, pois a permanência durante o dia na sub-superfície acarretaria em altas taxas de respiração e baixa ingestão de alimento (Probst, 2008). Em vez disso, adaptar a migração para coincidir com a migração do zooplâncton aumentaria a probabilidade de ingestão de alimento e reduziria os gastos energéticos na perseguição de suas presas (Brett, 1971), além das larvas ficarem menos suscetíveis aos predadores.

A análise da dieta das larvas de *H. edentatus* e *P. squamosissimus* confirmou a preferência alimentar por cladóceros e copépodes. O predomínio de microcrustáceos na dieta indica que mesmo nos estágios iniciais (pré-flexão), independente da reduzida capacidade de natação e acuidade visual (Makrakis *et al.*, 2008), as larvas foram capazes de capturar essas presas. No entanto, a frequência de ocorrência dos itens alimentares diferiu significativamente entre os estágios de desenvolvimento, indicando que durante o desenvolvimento ontogênico ocorreu preferência no consumo por uma determinada presa. A preferência alimentar das larvas de peixes geralmente está associada a determinados tamanhos e tipos específicos de presas, sendo que a mudança ontogênica da dieta poderia estar relacionada a uma melhor capacidade dos estágios mais desenvolvidos (flexão e pós flexão) em explorar o ambiente na busca por uma determinada presa (Drenner *et al.*, 1986; Mayer & Wahl, 1997).

Ainda, considerando a dieta de larvas de peixes na América do Sul, têm sido relatado que há uma preferência para o consumo do zooplâncton de maior porte (cladóceros e copépodes) e reduzido consumo de rotíferos na maioria das espécies estudadas (Prieto *et al.*, 2006; Makrakis *et al.*, 2008; Lima *et al.*, 2013; Santin *et al.*, 2015), sendo esse fato evidente

no presente estudo, onde os rotíferos foram pouco predados enquanto que os microcrustáceos foram as presas mais importantes na dieta.

O consumo de presas maiores como copépodes calanóides (por exemplo, *A. furcatus* - comprimento médio de 1340  $\mu\text{m}$ ) constatado principalmente para os estágios de flexão e pós-flexão de *P. squamosissimus*, pode vir dar suporte a idéia que as mesmas tentam maximizar o ganho de energia disponível, a fim de compensar os gastos de energia com ataques, captura e ingestão do alimento (Nunn *et al.*, 2012). Uma baixa ingestão de copépodes ciclopóides foi observada na dieta das larvas, sendo que houve uma preferência por copépodes calanóides, sugerindo que os copépodes ciclopóides são mais difíceis de serem predados. Alguns estudos relataram à baixa predação de copépodes ciclopóides por peixes, argumentando que a dificuldade da captura é devido a um maior poder de evasibilidade destes organismos (Zaret, 1980; Epp & Lewis, 1984; Carneiro, 2008).

A preferência de *H. edentatus* por cladóceros pode estar relacionada às características destes organismos, onde o movimento lento, os olhos contrastantes e a pigmentação aumentam sua visibilidade o que pode torná-los ainda mais vulneráveis aos predadores (Zaret, 1980; Rezende *et al.*, 2011). Dessa forma, se levarmos em consideração essas características desses organismos, explica-se o fato de as larvas em estágios mais desenvolvidos (pós-flexão) terem continuado a selecionar os cladóceros. Segundo Gerking (1994), o comportamento alimentar de larvas de peixes nas quais os adultos são piscívoros difere daquelas nas quais os adultos são zooplactívoros, onde ocorrem diferenças em relação à postura e à persistência durante o ataque às presas e quanto à capacidade de alimentação. As larvas de peixes de espécies em que os adultos são piscívoros são maiores, exploram um volume maior de água por unidade de tempo e perseguem a presa até a sua captura.

Portanto, foi possível verificar que as larvas de *H. edentatus* e *P. squamosissimus* não mostraram diferenças ontogênicas significativas na amplitude migratória, demonstrando

que o deslocamento vertical na coluna de água foi uma característica comum entre as fases iniciais dos peixes. Os resultados demonstraram também que as larvas de peixes exibiram preferência alimentar pelos microcrustáceos adultos e sincronia com a distribuição vertical de suas presas, onde a predação sobre o zooplâncton ocorreu principalmente durante o período noturno, sendo que a migração para a sub-superfície durante a noite exerceu importante papel na perseguição de suas presas, especialmente presas de tamanhos maiores que conferem maiores valores nutricionais e energéticos. É importante frisar que não se pode atribuir apenas uma única adaptação a MVD em larvas de *H. edentatus* e *P. squamosissimus*. É provável que o comportamento de MVD seja uma estratégia múltiplo-adaptativa, proporcionando vantagens na evasão de predadores, na redução dos gastos bioenergéticos e forrageamento sobre o zooplâncton.

### 3.5 REFERÊNCIAS

- Ahlstrom, E. H. & O. P. Ball. 1954. Description of eggs and larvae of jack mackerel (*Trachurus symmetricus*) and distribution and abundance of larvae in 1950 and 1951. Fishery Bulletin, 56: 209-245.
- Aloncle, H. & F. Delaporte. 1987. Revision bibliográfica de los objetivos y la metodología. Pp. 1-74. In: Hérran, R. A. (Org.). Análisis de contenidos estomacales en peces. Caracas, Informes Técnicos do Instituto Espanhol de Oceanografia.
- Anderson, M. J. 2005. PERMANOVA: a FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland.
- Appenzeller, A. R. & W. C. Leggett. 1995. An evaluation of light-mediated vertical migration of fish based on hydroacoustic analysis of the diel vertical movements of rainbow smelt (*Osmerus mordax*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 52: 504-511.
- Atkinson, A., P. Ward, R. Williams & S. A. Poulet. 1992. Diel vertical migration and feeding of copepods at an oceanic site near South Georgia. Marine Biology, 113: 583-593.
- Auth, T. D., R. D. Brodeur & K. M. Fisher. 2007. Diel variation in vertical distribution of an offshore ichthyoplankton community off the Oregon coast. Fishery Bulletin, 105: 313-326.
- Baumgartner, G., K. Nakatani, M. Cavicchioli & M. S. T. Baumgartner. 1997. Some aspects of the ecology of fish larvae in the floodplain of the high Paraná River, Brazil. Revista Brasileira de Zoologia, 14: 551-563.



- Bottrell, H. H., A. Duncan, Z. M. Gliwicz, E. Grygierek, A. Herzig, A. Hilbricht-Ilkowska, H. Kurazawa, P. Larsson & T. A. Weglenska. 1976. Review of some problems in zooplankton production studies. *Norwegian Journal of Zoology*, 24: 419-456.
- Brett, J. R. 1971. Energetic responses of salmon to temperature - study of some thermal relations in physiology and freshwater ecology of Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *The American Zoologist*, 11: 99-113.
- Bronmark, C., C. Skov, J. Brodersen, P. A. Nilsson & L. A. Hansson. 2008. Seasonal migration determined by a trade-off between predator avoidance and growth. *Plos One*, 3: e1957.
- Busch, S. & T. Mehner. 2009. Hydroacoustic estimates of fish population depths and densities at increasingly longer time scales. *International Review of Hydrobiology*, 94: 91-102.
- Carneiro, L. S. 2008. Efeito de peixes onívoros sobre a estrutura e estabilidade de cadeias tróficas aquáticas. PhD Thesis, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 131 p.
- Cech, M. & J. Kubecka. 2002. Sinusoidal cycling swimming pattern of reservoir fishes. *Journal of Fish Biology*, 61: 465-471.
- Cech, M., M. Kratochvil, J. Kubecka, V. Drastik & J. Matena. 2005. Diel vertical migrations of bathypelagic perch fry. *Journal of Fish Biology* 66: 685-702.
- Clark, C. W. & D. A. Levy. 1988. Diel vertical migration by juvenile sockeye salmon and the antipredation window. *The American Naturalist*, 131: 271-290.
- Daga, V. S., T. M. Gogola, P. V. Sanches, G. Baumgartner, D. Baumgartner, P. A. Piana, E. A. Gubiani & R. L. Delariva. 2009. Fish larvae assemblages in two floodplain lakes with

- different degrees of connection to the Paraná River, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 7: 429-438.
- Donner, M. T. & R. Eckmann. 2011. Diel vertical migration of larval and early-juvenile burbot optimizes survival and growth in a deep, pre-alpine lake. *Freshwater Biology*, 56: 916-925.
- Drenner, R. W., S. T. Threlkeld & M. D. McCracken. 1986. Experimental analysis of direct and indirect effects of clupeid on plankton community structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43: 1935-1945.
- Eggers, D. M. 1978. Limnetic feeding behavior of juvenile sockeye salmon in Lake Washington and predator avoidance. *Limnology and Oceanography*, 23: 1114-1125.
- Elmoor-Loureiro, M. A. L. 1997. Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil. Brasília, Universa, 155 p.
- Epp, R. W. & W. M. Lewis. 1984. Cost and speed of locomotion for rotifers. *Oecologia*, 61: 289-292.
- Eshenroder, R. L., R. L. Argyle & L. M. Tewinkel. 1998. Evidence for buoyancy regulation as a speciation mechanism in Great Lakes ciscoes. *Archiv für Hydrobiologie, Special Issues Advances in Limnology*, 50: 207-217.
- Ferreira, E. J. G., J. A. S. Zuanon & G. M. Santos. 1998. Peixes comerciais do médio Amazonas: região de Santarém, Pará. Brasília, Ibama, 210 p.
- Frost, B. W. & S. M. Bollens. 1992. Variability of diel vertical migration in the marine planktonic copepod *Pseudocalanus newmani* in relation to its predators. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 1137-1141.

- Gerking, S. D. 1994. Feeding Ecology of Fish. San Diego, Academic Press, 416 p.
- Gibbons, M. J. 1993. Vertical migration and feeding of *Euphausia lucens* at two 72 h stations in the southern Benguela upwelling region. *Marine Biology*, 116: 257-268.
- Grieco, A., A. Harlay, P. Koubbi & L. Fraga-Lago. 2000. Vertical migrations of fish larvae: Eulerian and Lagrangian observations in the Eastern English Channel. *Journal of Plankton Research*, 22: 1813-1828.
- Hamrin, S. F. 1986. Vertical distribution and habitat partitioning between different size classes of vendace, *Coregonus albula*, in thermally stratified lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43: 1617-1625.
- Hansson, L. A., A. Nicolle, J. Brodersen, P. Romare, C. Skov, P. A. Nilsson & C. Bronmark. 2007. Consequences of fish predation, migration and juvenile ontogeny on zooplankton spring dynamics. *Limnology and Oceanography*, 52: 696-706.
- Hansson, L. A. & S. Hylander. 2008. Size-structured risk assessments govern *Daphnia* migration. *Proceedings of The Royal Society*, 276: 331-336.
- Hays, G. C. 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*. 503:163-170.
- Hensler, S. R. & D. J. Jude. 2007. Diel vertical migration of round goby larvae in the great lakes. *Journal of Great Lakes Research*, 33: 295-302.
- Hynes, H. B. N. 1950. The food of fresh-water sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*), with a review of methods used in studies of the food of fishes. *Journal of Animal Ecology*, 19: 36-57.

- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis, a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.
- Kendall Jr., A.W., E. H. Ahlstrom & H. G. Moser. 1984. Early life history stages of fishes and their characters. Pp. 11-22. In: Moser, H. G., W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall Jr. & S. L. Richardson (Orgs.). *Ontogeny and systematics of fishes: based on International Symposium dedicated to the memory of Elbert Halvor Ahlstrom*. Lawrence, American Society of Ichthyologists and Herpetologists.
- Koste, W. 1978. *Rotatoria die Rädertiere Mitteleuropas begründet von Max Voight*. Monogononta. Berlin, Gebrüder Borntraeger, 673 p.
- Lansac-Tôha, F. A., S. M. Thomaz, A. F. Lima, M. C. Roberto & A. P. P. Garcia. 1995. Vertical distribution of some planktonic crustaceans in a "várzea" lake (lake Pousada das Garças) of the floodplain of High River Paraná, MS, Brazil. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 21: 67-78.
- Lansac-Tôha, F. A., L. F. M. Velho, J. Higuti & E. M. Takahashi. 2002. Cyclopidae (Crustacea, Copepoda) from the Upper Paraná River Floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 62: 125-133.
- Lima, A. F., M. C. Makrakis, M. F. Gimenes, S. Makrakis, P. S. Silva & L. Assumpção. Mudanças morfológicas no trato digestório e composição da dieta de larvas e juvenis do linguado *Catathyridium jenynsii* no reservatório de Itaipu, rio Paraná, Brasil. *Iheringia*, 103: 214-221.
- Makrakis, M. C., K. Nakatani, A. Bialecki, L. C. Gomes, P. V. Sanches & G. Baumgartner. 2008. Relationship between gape size and feeding selectivity of fish larvae from a Neotropical reservoir. *Journal of Fish Biology*, 72: 1690-1707.

- Matsumura-Tundisi, T. 1986. Latitudinal distribution of Calanoida copepods in freshwater aquatic systems of Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 46: 527-553.
- Mayer, M. & D. H. Wahl. 1997. The relationship between prey selectivity and growth and survival in a larval fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 1504-1512.
- Mazzoni, R. & C. F. Rezende. 2009. Daily feeding activity of *Bryconamericus microcephalus* (Characiformes, Characidae) from Córrego Andorinha, Ilha Grande - RJ. *Brazilian Journal of Biology*, 69: 381-384.
- Mehner, T., S. Busch, I. P. Helland, M. Emmrich & J. Freyhof. 2010. Temperature-related nocturnal vertical segregation of coexisting coregonids. *Ecology of Freshwater Fish*, 19: 408-419.
- Mehner, T. 2012. Diel vertical migration of freshwater fishes - proximate triggers, ultimate causes and research perspectives. *Freshwater Biology*, 57: 1342-1359.
- Mehner, T. 2014. Partial diel vertical migration of sympatric vendace (*Coregonus albula*) and Fontane cisco (*Coregonus fontanae*) is driven by density dependence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 72: 1-9.
- Mendonça, M. M., P. H. S. Picapedra, M. C. Ferronato & P. V. Sanches. 2015. Diel vertical migration of predators (planktivorous fish larvae) and prey (zooplankton) in a tropical lagoon. *Iheringia*, 105: 174-183.
- Nakatani, K., A. A. Agostinho, G. Baumgartner, A. Bialecki, P. V. Sanches, M. C. Makrakis & C. S. Pavanelli. 2001. *Ovos e larvas de peixe de água doce: desenvolvimento e manual de identificação*. Maringá, Eduem, 378 p.

- Neves, M. P., R. L. Delariva, A. T. B. Guimarães & P. V. Sanches. 2015. Carnivory during ontogeny of the *Plagioscion squamosissimus*: a successful non-native fish in a lentic environment of the Upper Paraná River basin. *Plos One*, 10: e0141651.
- Nunn, A. D., L. H. Tewson & I. G. Cowx. 2012. The foraging ecology of larval and juvenile fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 22: 377-408.
- Pearre Jr., S. 2003. Eat and run? The hunger/satiation hypothesis in vertical migration: history, evidence and consequences. *Biology Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 78: 1-79.
- Picapedra, P. H. S., F. A. Lansac-Tôha & A. Bialezki. 2015. Diel vertical migration and spatial overlap between fish larvae and zooplankton in two tropical lakes, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 75: 352-361.
- Ponomareva, L. A. 1963. Euphausiids of the North Pacific: their distribution and ecology. *Institut Okeanologii: Akademie Nauk SSSR*, 1-142.
- Prieto, M., L. De La Cruz & M. Morales. 2006. Cultivo experimental del cladocero *Moina* sp alimentado con *Ankistrodesmus* sp y *Saccharomyces cerevisiae*. *Revista MVZ Cordoba*, 11: 705-714.
- Probst, W. N. 2008. New insights into the ecology of perch *Perca fluviatilis* L. and burbot *Lota lota* (L.) with special focus on their pelagic life-history. PhD Thesis, University of Konstanz, Konstanz, 106 p.
- Probst, W. N. & R. Eckmann. 2009. The influence of light on the diel vertical migration of young-of-the-year burbot *Lota lota* in Lake Constance. *Journal of Fish Biology*, 74: 150-166.

- Reid JW, 1985. Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sul americanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). Bol. Zool. 9:17-143.
- Rezende, C. F., R. Mazzoni, E. P. Caramaschi, D. Rodrigues & M. Moraes. 2011. Prey selection by two benthic fish species in a Mato Grosso stream, Rio de Janeiro, Brazil. Revista de Biología Tropical, 59: 1697-1706.
- Santin, M., T. M. Lopes, M. M. Baggio, A. A. Agostinho & A. Bialecki. Mudanças ontogênicas no trato digestório e na dieta de *Trachelyopterus galeatus*. Boletim do Instituto de Pesca, 41: 57-68.
- Scheurell, M. D. & D. E. Schindler. 2003. Diel vertical migration by juvenile sockeye salmon: empirical evidence for the antipredation window. Ecology, 84: 1713-1720.
- Segers, H. 1995. Rotifera: the Lecanidae (Monogonta). Guides to the identification of the micro invertebrates of the continental water of the world. The Hague, Blackwell, 226 p.
- Simard, Y., G. Lacroix & L. Legendre. 1986. Diel vertical migrations and nocturnal feeding of a dense coastal krill scattering layer (*Thysanoessa raschi* and *Meganyctiphanes norvegica*) in stratified surface waters. Marine Biology, 91: 93-105.
- Sokal, R. R. & F. J. Rohlf. 1995. Biometry - The principles and practice of statistics in biological research. New York, Freeman & Company, 887 p.
- Statsoft Inc. 2005. Statistica for Windows (data analysis software system) (version 7.1.) <www.statsoft.com>
- Tanaka, S. 1973. Stock assessment by means of ichthyoplankton surveys. FAO Fisheries Technical Paper, 122: 33-51.

- Temming, A., B. Bøhle, D. W. Skagen & F. R. Knudsen. 2002. Gastric evacuation in mackerel: the effects of meal size, prey type and temperature. *Journal of Fish Biology*, 61: 50-70.
- Voss, R., J. O. Schmidt & D. Schnack. 2007. Vertical distribution of Baltic sprat larvae: changes in patterns of diel migration? *Journal of Marine Science*, 64: 956-962.
- Wootton, R. J. 1998. *Ecology of Teleost Fishes*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 386 p.
- Zaret, T. M. 1980. *Predation and freshwater communities*. New Haven, Yale University Press, 187 p.
- Zusser, S. G. 1966. Reactions of horse mackerel to light according to the amount of food consumed. *Trudy VNIRO*, 60: 325-349.



#### 4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os capítulos anteriores reuniram evidências importantes dos padrões de movimentos verticais do zooplâncton e ictioplâncton em uma lagoa de planície de inundação neotropical. O Capítulo 1 descreveu que o comportamento de MVD foi nítido apenas para os microcrustáceos e praticamente ausente para os rotíferos e náuplios, sugerindo que a MVD está mais evidente para os organismos de maior porte do zooplâncton (microcrustáceos), pois são organismos mais suscetíveis a serem predados. O estudo destacou também que a MVD dos microcrustáceos foi ineficaz na redução da sobreposição com as larvas de peixes, sugerindo que as larvas de peixes migram simultaneamente com suas presas como estratégia importante para predá-las.

O capítulo 2 investigou o comportamento de MVD e a atividade alimentar de fases larvais de duas espécies de peixes (*Hypophthalmus edentatus* e *Plagioscion squamosissimus*) dominantes da lagoa Xambrê. Os resultados sugerem que a distribuição vertical dessas espécies não é atribuída a um único gatilho comportamental como a mudança da luminosidade durante o dia, mas como uma estratégia múltipla adaptativa, proporcionando vantagens na evasão de predadores, na redução dos gastos bioenergéticos e forrageamento sobre o zooplâncton.

O conhecimento escasso sobre o comportamento de MVD nas fases iniciais de vida de peixes acarreta ainda muitas conclusões especulativas. Somente o conhecimento integrado da distribuição espacial das fases larvais de peixes, de suas presas (zooplâncton) e de seus predadores durante o ciclo circadiano permite concluir a importância deste fenômeno ecológico. No entanto, as forças motrizes que desencadeiam o comportamento de MVD podem ser diferentes entre os sistemas aquáticos e, portanto, são necessárias análises individuais específicas para cada ambiente e experimentos que possam contribuir para o entendimento desse comportamento.

APÊNDICE A – Composição, densidade média (ind.m<sup>3</sup>) e frequência de ocorrência (%) dos diferentes grupos zooplancônicos da lagoa Xambrê, durante o período de outubro de 2012 a setembro de 2013.

Organismos	Densidade (ind.m <sup>3</sup> )	Frequência (%)
<b>Cladocera</b>		
Cladóceros jovens	3054,1	98
<i>Alona dentifera</i> (Sars, 1901)	0,9	0,5
<i>A. glabra</i> Sars, 1901	1,8	1
<i>Alonella dadayi</i> Birge, 1910	1,2	1,6
<i>Bosmina hagemanni</i> Stingelin, 1904	15427,1	98,4
<i>Camptocercus australis</i> Sars, 1896	0,9	0,5
<i>Ceriodaphnia cornuta</i> Sars, 1885	2918,8	88
<i>C. silvestrii</i> Daday, 1902	3067,5	77,1
<i>Chydorus eurynotus</i> Sars, 1901	1,9	1,6
<i>Daphnia gessneri</i> (Herbst, 1967)	1191,8	72,9
<i>Diaphanosoma birgei</i> Korineck, 1981	5,3	1,6
<i>D. spinulosum</i> Herbst, 1975	648,4	57,3
<i>Leydigiopsis curvirostris</i> Sars, 1901	0,9	0,5
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine, 1820)	0,9	0,5
<i>M. spinosa</i> King, 1853	0,9	0,5
<i>Moina minuta</i> Hansen, 1899	1015,6	66,1
<b>Copepoda</b>		
Náuplios	12105	100
Copepoditos	12589,6	100
<i>Argyrodiaptomus furcatus</i> Sars, 1901	1023,1	88,5
<i>Mesocyclops</i> sp.	504,9	80,2
<i>Paracyclops chiltoni</i> (Thomson G. M., 1883)	57,6	13
<i>Thermocyclops decipiens</i> (Kiefer, 1929)	1739,4	89,1
<i>T. minutus</i> (Lowndes, 1934)	938,6	81,3
<b>Rotifera</b>		
<i>Anuraeopsis navicula</i> Rousselet, 1911	3,1	2,6
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850	3,5	1,6
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1766	5112,5	50
<i>B. dolabratus</i> Haring, 1914	324,4	30,2
<i>B. falcatus</i> Zacharias, 1898	121	24,5
<i>Chollotea</i> sp.	1,2	2,1
<i>Conochilus coenobasis</i> Skorikow, 1914	354,7	51
<i>C. dossuarius</i> Hudson, 1885	454,2	34,4
<i>C. unicornis</i> Rousselet, 1892	0,5	1
<i>Dissotrocha</i> sp.	827,0	49
<i>Euchlanis dilatata</i> Hauer, 1832	4223,2	94,3
<i>Filinia opoliensis</i> (Zacharias, 1898)	24983	98,4
<i>F. terminalis</i> (Plate, 1886)	2931,5	63,5

<i>Hexarthra</i> sp.	1289,1	56,3
<i>Keratella americana</i> (Carlin, 1943)	3733,1	60,4
<i>K. cochlearis</i> (Gosse, 1851)	561,7	43,2
<i>K. tropica</i> (Apstein, 1907)	237,6	20,3
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	4,6	4,2
<i>L. luna</i> (Muller, 1776)	0,2	0,5
<i>L. proiecta</i> Hauer, 1956	4,4	1,6
<i>Lepadella ovalis</i> (Muller, 1786)	0,9	0,5
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	103,1	17,7
<i>Ptygura</i> sp.	0,2	1
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	0,3	0,5
<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof, 1891)	45,2	15,1
<i>T. similis</i> (Wierzejski, 1893)	1,8	1
<i>T. cf ruttneri</i> Donner, 1953	871,9	31,8

---