



Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo
da Vida Silvestre

Tese de Doutorado

**Interações entre invertebrados planctônicos de lagoas
impactadas por peixes não-nativos (médio rio Doce – MG):
uma abordagem experimental e paleolimnológica**



Lagoa Carioca – Parque Estadual do Rio Doce (MG) – 2014. Foto: Daniel M. Maroneze

Daniel Marchetti Maroneze

Orientadora: Profa. Dra. Paulina Maria Maia-Barbosa (UFMG)

Coorientadora: Profa. Dra. Marlene Sofia Arcifa (USP)

Belo Horizonte

Novembro de 2017

Universidade Federal de Minas Gerais
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo
da Vida Silvestre

**Interações entre invertebrados planctônicos de lagoas
impactadas por peixes não-nativos (médio rio Doce – MG):
uma abordagem experimental e paleolimnológica**

Tese apresentada à Universidade Federal de Minas Gerais,
como pré-requisito do Programa de Pós-Graduação em
Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, para a
obtenção do título de Doutor em Ecologia.

Daniel Marchetti Maroneze

Orientadora: Profa. Dra. Paulina Maria Maia-Barbosa (UFMG)

Coorientadora: Profa. Dra. Marlene Sofia Arcifa (USP)

Belo Horizonte
Novembro de 2017

À memória da minha saudosa avó

AGRADECIMENTOS

Ao concluir a redação deste trabalho, compreendi que toda esta história nunca teria sido possível se eu estivesse só. Nesta seção peço licença as regras formais da escrita acadêmica para ser livre com as palavras, sem necessidade de síntese ou objetividade. Alerto que nas inúmeras linhas a seguir as conclusões não irão corroborar as hipóteses. A metodologia também não será adequada para responder as perguntas. Não haverá lógica alguma. Fico satisfeito por ter esse espaço onde posso me expressar com poesia e sossego. Aos leitores que se assustarem ou não concordarem com o tamanho dessa seção, peço gentilmente que a desconsiderem caminhando diretamente para a parte formal e científica da tese. Depois de todas as experiências vividas, especialmente na Pós-Graduação, ressalto ser importante e um desejo pessoal me despedir com esta marca. Aqui estão o esforço conjunto, o suor colaborativo e os largos sorrisos de um grande número de pessoas. Algumas delas já eram parte importante da minha vida. Outras eu jamais imaginei que iria encontrar. Simples, humildes e generosas. Como me ensinaram! Foram muitas as palavras, gestos e atitudes verdadeiras. À todas eu expesso meus sinceros agradecimentos e eterna gratidão.

À Professora Paulina Maria Maia-Barbosa pela oportunidade sem igual, por todo o suporte acadêmico para que esse trabalho pudesse ser realizado, pela paciência, orientação e voto de confiança. A senhora acreditou que eu seria capaz de conduzir esse projeto mesmo sem ter trabalhado anteriormente com o zooplâncton. Me desenterrar do sedimento e ficar à deriva na coluna d'água foi descobrir um agradável mundo novo. Extremamente simples, profundamente complexo. Um universo genuinamente paradoxal. Obrigado pela liberdade que encontrei no seu laboratório e por nunca ter barrado nenhuma das minhas ideias (as investigadas e as não investigadas). Isso foi fundamental. Talvez, em muitas das nossas conversas a senhora não sabia se tudo aquilo ia dar certo, mas sempre tive o seu apoio para prosseguir. Não posso deixar de agradecer também sua importante ajuda no campo. Que os momentos sentados na traseira do barco sem banco remando as calmas águas da lagoa Carioca sob a agradável brisa e o intenso sol do médio rio Doce sejam as lembranças que verdadeiramente nunca se apaguem das nossas memórias.

À Professora Marlene Sofia Arcifa (USP) pela avaliação inicial do projeto, pela generosidade científica, por me receber tão bem no seu laboratório em Ribeirão Preto, pelas enriquecedoras discussões sobre limnologia experimental além da segura coorientação.

Ao Professor Francisco Antônio Rodrigues Barbosa (UFMG) por apoiar de diferentes maneiras essa pesquisa através do PELD, pelas valiosas experiências proporcionadas no Parque Estadual do Rio Doce (PERD) que contribuíram enormemente para o meu crescimento profissional e por todos os apontamentos durante o exame de qualificação.

Ao Professor José Fernandes Bezerra-Neto (UFMG) pelo incentivo desde a seleção do doutorado, pela colaboração durante minha trajetória na pós-graduação, por ceder os equipamentos de seu laboratório e por sempre estar disponível para dialogar e avaliar meus trabalhos acadêmicos.

À Professora Maria Stela Maioli Castilho-Noll (UNESP) por ter atuado como tutora do projeto, por ter me enviado sua tese impressa quando eu ainda morava em Campinas, por ter me inspirado a elaborar parte das ideias aqui apresentadas através de seus artigos e por todas as críticas construtivas.

Aos cientistas (Prof. Francisco A. R. Barbosa, Profa. Claudia C. Bonecker, Profa. Maria S. M. Castilho-Noll, Prof. José F. Bezerra-Neto, Prof. Rafael P. Leitão e Luciana P. M. Brandão) pelo entusiasmo com que aceitaram o convite para serem examinadores desta tese e por dedicarem um bem tão precioso nos dias atuais (o tempo) para leitura e análise crítica dos dados.

Ao Professor Rubens C. L. Figueira (USP) por aceitar datar o sedimento da lagoa Carioca já no primeiro contato, pelo seu envolvimento com o projeto, pelos ensinamentos através das inúmeras reuniões via Skype e por toda a orientação na sua área de especialidade.

Ao Professor Alan Lane de Melo (UFMG) pela disposição em identificar as espécies de *Chaoborus*, por estudar criteriosamente as chaves de identificação, por todas

as gentilezas e ensinamentos durante nossas conversas. Ao me contar a história de como a taxonomia o fez descer, segundo suas próprias palavras, do “altar acadêmico” e se envolver tanto com a identificação dos *Chaoborus* você me fez acreditar no altruísmo científico.

À Professora Arnola Cecília Rietzler (UFMG) pelas valiosas sugestões durante o exame de qualificação, pelo material bibliográfico compartilhado, por todo o apoio e pelos momentos agradáveis ao longo desse percurso. Também não posso me esquecer dos potes de geleia de amora vindos diretamente de Campos do Jordão.

Ao Professor Marcos Callisto (UFMG) por ter participação na minha chegada à UFMG em 2008, pelas informações repassadas a Professora Paulina a respeito do meu comprometimento com o trabalho, pelos livros emprestados e por permitir o depósito dos ostrácodes na coleção do seu laboratório.

À Professora Cristiane F. A. Barros (UEMG) por compartilhar os dados referente ao biovolume dos organismos fitoplanctônicos da lagoa Carioca, por confirmar a identificação das microalgas e por ter sido tão atenciosa e gentil em todos os momentos que precisei e solicitei sua ajuda.

À Professora Janet Higuti (UEM) por ter compartilhado informações importantes a respeito dos ostrácodes de água doce.

Aos Professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre (UFMG) pelas aulas e disciplinas que contribuíram para minha formação como ecólogo.

Ao Programa Brasileiro de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD - Sítio 4), ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) e a Fundação de Amparo a Pesquisa de Minas Gerais (FAPEMIG) por colaborarem de diferentes maneiras para a minha formação profissional e para a execução desse projeto. Agradeço, especialmente, a concessão das bolsas de estudo e o aporte financeiro através dos editais universais.

Ao Instituto Estadual de Florestas de Minas Gerais (IEF) e ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pela expedição das licenças de coleta e das autorizações de pesquisa.

Aos revisores e editores de periódicos científicos (os anônimos e os identificados) que com suas marretas pesadas fizeram minha dura cabeça ferver e ser aberta a força em diversas ocasiões.

Ao Wagner Guagnoni por não ter medido esforços para me ensinar como a montagem dos enclosures deveria ser realizada, por ter atendido todos os meus chamados e sanado prontamente minhas dúvidas.

Ao Elídio Rodrigues (UFMG) por ter me acompanhado nas diferentes estradas do doutorado e desempenhado inúmeras funções sem nunca reclamar. Obrigado pela ajuda fundamental com tarefas que não faziam parte das suas atribuições laborais.

Ao gerente do PERD, Vinicius de Assis Moreira, pelo apoio logístico e por colocar a equipe da Unidade de Conservação a disposição dessa pesquisa. Sem esse auxílio tudo seria muito difícil.

A Mirlaine Soares Barros, bióloga e ex-coordenadora de pesquisa do PERD, pelo acolhimento nos momentos que lá vivi, pela amizade e apoio fundamental nas coletas.

À Cris e ao Fred da Secretaria da Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre (UFMG) pelo auxílio e pela rapidez em solucionar as questões burocráticas.

Ao Marcelo Costa, à Thais Soares e à Graça Barbosa pelas inúmeras ajudas nas suas áreas de trabalho (análise de nutrientes, de clorofila, compra de materiais, prestação de contas e muitas outras mais). Agradeço o apoio essencial durante esse percurso.

Às iluminadas professoras da escola Equilibrium BH (Jackie, Gislaine e Priscila) por proporcionarem momentos de verdadeira paz no meio do furacão chamado doutorado.

Ao Diego G. F. Pujoni por nunca ter negado qualquer tipo de auxílio (da estatística ao campo). Foram tantas ajudas que não conseguirei listá-las aqui. Agradeço pela parceria científica, pela convivência alegre, pelo seu engajamento e por ter colaborado imensamente para que esse projeto de doutorado fosse executado.

À Thecia A. S. V. Paes e a Alessandra M. G. Teixeira, biólogas “pole dancers”, pelas inúmeras risadas, pela competição intraespecífica pelos microscópios e lupas, por compartilharem oportunidades profissionais, pela ajuda em vários momentos (no PERD e na UFMG) e pelo verdadeiro companheirismo científico e não científico ao longo dos anos que convivemos.

À Marcela M. Ribeiro pelo “contrabando” de alimento e por proporcionar verdadeiros banquetes para as larvas de *Chaoborus*. Pelo companheirismo e todos os momentos de descontração e reflexão nos corredores da UFMG.

À Daniela R. Ferreira por ter sido tão prestativa, eficiente e paciente. Sua ajuda foi fundamental para eu concluir esse projeto, pois você chegou no laboratório para sua iniciação científica quando eu já estava exausto. Não te acompanhei como eu gostaria, mas espero que eu tenha atendido pelo menos algumas de suas expectativas e contribuído um pouquinho para a sua formação.

A todos os colegas e amigos do PERD que muito me ajudaram de diferentes maneiras: Lilito, Naná, Tião, Bruna, Lino, Élide, Cimar, Jaqueline, Zé Maria, Luciano, Dora, Marina, Silas, Mirlaine, Sid, Renato, Neimar, Lourdes, Dinã, Dinha, Sô Rai, Lezinha, Ana, Cláudio, Alexandra e Sátiva. Os inúmeros momentos que vocês estiveram presentes certamente estão entre os mais felizes do doutorado. Quanta saudade! Ainda nos encontraremos pela vida.

Aos colegas (atuais e antigos) do curso de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre (PPG-ECMVS) e do laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática (LIMNEA), especialmente Ludmila, Luciana, Nelson, Janaina, Eugênia, Marden, Carlos, Paulinha, Mariana e Ivan pelos momentos de convivência, descontração e apoio.

Aos meus amigos das diferentes gerações (Fran, Clelton, Carina, Alessandro, Adriana, Rodrigo, Camila, Lino, Renner, Juçara, Josi e Ju) serei breve: valeu muito a pena! Obrigado.

À minha querida e inesquecível orientadora da graduação, Professora Dileimar Machado Nalin Gallegos (UEL), por ser uma entomologista raiz, por ter vibrado com minhas conquistas como se fossem suas, pela motivação constante, pela amizade e por ter sido um dos raros e mais belos exemplos de profissional e pessoa que já conheci.

À Rosa Maria Menendez, bióloga do mais alto nível, verdadeira amiga, por pintar de cor dourada essa jornada tornando-a muito mais amena e feliz. Por não desistir apesar da minha inexperiência inicial. Por permanecer sempre calma e sorridente no meio dos meus inúmeros afobamentos. Pelas aulas e por se envolver integralmente com os projetos (os acadêmicos e os bandoleiros). Repito seu doce pesadelo: “Quero saber tudo sobre zooplâncton”. Quanta ingenuidade a minha. Foi o início de uma trajetória conjunta sem roteiro, ensaio ou fim. Gratidão não só por me ensinar a identificar um copépode, mas por me ajudar a dar sentido as várias inquietações da vida. Sem sua coragem e seu comprometimento não daria certo: a tese e a vida. Obrigado é muito pouco Rosinha. Espero que as noites vividas, os testamentos redigidos, os lanches repartidos e os rotíferos dissolvidos traduzam melhor que qualquer palavra a essência da nossa eterna e intensa amizade. Vitória a essa luz!

À Vanessa, é difícil, muito difícil expressar minha admiração, orgulho e gratidão. Ninguém daria conta de permanecer ao meu lado de modo tão firme após tantos anos de abdições, mudanças, distâncias e incertezas. Só ela. Menina doce, batalhadora, honrada e verdadeira. Obrigado por nunca ter me abandonado, por acreditar em todas minhas promessas, pela cumplicidade, pela total entrega, por ter perdoado minhas falhas tantas vezes e me compreender tão bem. Obrigado por seus olhos brilhantes ao amanhecer, entardecer e anoitecer durante todas as estações. Sem você os capítulos da vida não teriam a mesma graça, forma ou cor. Seu amor verdadeiro me fortificou, me levantou, me segurou.... Chegou o momento de despertar, de viver e de retribuir. Eternamente, toda a energia de meu chakra cardíaco a você. Estarei sempre ao seu lado com carinho, respeito e amor. Agradeço também a sua família pelos vários momentos de acolhimento nas montanhas gerais.

Ao Dudu, meu amado afilhado e melhor presente, por me ensinar que mais de 1000 quilômetros de distância entre Minas Gerais e o interior de São Paulo bem como 4 anos de escassa convivência por conta do doutorado não são fortes o bastante para afastar duas pessoas. Por trazer alegria a minha vida. Jamais me esquecerei de sua ingenuidade e verdadeira preocupação. “Dudu, não irei na sua festa de aniversário pois estarei no meio da floresta”. Resposta: “Lá tem cama para você dormir?”. A minha querida irmã Camila por ser muito diferente de mim e sempre estar tão presente com seus conselhos diretos e praticidade habitual. Por ter contribuído durante toda a nossa vida familiar para que eu me tornasse quem hoje sou. Ao meu pai Francisco e a minha mãe Gleyce pela força inesgotável, pelo protagonismo permanente, pela valentia, por serem incansáveis e retirarem qualquer pedra do caminho para que eu pudesse estudar. Por sempre me respeitarem dando apoio incondicional quais fossem as minhas escolhas e por verdadeiramente se orgulharem de mim. Sem a dedicação, incentivo, investimento, amor e confiança que recebi continuamente nunca estaria aqui. Tenho plena convicção de que não serei capaz de retribuir o que fizeram e fazem por mim. Mas ainda assim tentarei...

A todos que minha memória possa ter falhado e que colaboraram direta ou indiretamente para a realização desse trabalho.

Dito tudo isso, concludo essa seção. A seguir virão as informações e os dados gerados com meu profundo empenho. Investi o máximo que pude dentro das minhas variadas limitações (físicas, intelectuais, acadêmicas e emocionais). Que as interpretações construídas sejam suficientes para o êxito e a aprovação. Agradeço a Deus pela vida, por esta chance única e por toda a força para chegar até este exato momento. Avante ao evento final: a defesa desta tese. Que o desfecho seja feliz!

Hari om!

“Imagine um mundo aonde podemos brilhar uns para os outros, sem ódios, mas com carinhoso respeito e terna compreensão. Percebendo nossas diferenças, aceitando a diversidade da vida e juntando nossas capacidades tanto intelectuais como físicas na construção desse verdadeiro Céu, Paraíso, Terra Pura, Shambala de que falam as religiões, todas elas. Cabe a nós, a cada um de nós criar esse relacionamento de carinho com a vida, de ternura com todos os seres, de compreensão, de sabedoria e compaixão para percebermos o Caminho Iluminado e o Nirvana permeando toda a existência. Isso é dar vida à nossa própria vida”

Monja Coen

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Cadeia trófica esquemática dos lagos da região lacustre do médio rio Doce, antes (A) e depois (B) da introdução das espécies de peixes piscívoras não-nativas..... 31

Área de Estudo

Figura 2: Localização das lagoas Carioca e Jacaré no médio rio Doce (MG). As barras amarelas nas fotos correspondem a uma distância aproximada de 100 metros..... 39

Figura 3: Lagoa Carioca situada no interior do Parque Estadual do Rio Doce (PERD) - Minas Gerais..... 40

Figura 4: Lagoa Jacaré situada no entorno do Parque Estadual do Rio Doce (PERD) - Minas Gerais..... 40

Capítulo 1

Figure 1.1: Contribution of *Chaoborus* spp. instars in the mesocosm experiments during the stratification and mixing periods. Arrows indicate days when the density of *Chaoborus* spp larvae in Pr- was at least 40% lower than in Pr+. 75

Figure 1.2: Adjusted models for the mean densities of *Chaoborus* spp. larvae in mesocosm experiments during the stratification (a, b) and mixing (c, d) periods. 76

Figure 1.3: Adjusted models for the mean densities of Copepoda Cyclopoida (total), copepodite, nauplii, *Thermocyclops minutus*, and *Mesocyclops meridianus* in mesocosm experiments during the stratification (a, b, c, d, e) and mixing (f, g, h, i, j) periods. 77

Figure 1.4: Adjusted models for the mean densities of Rotifera (total), *Pytgura libera*, *Brachionus angularis*, *Brachionus mirus*, *Trichocerca pusilla*, *Conochilus coenobasis*, and *Conochilus dossuarius* in mesocosm experiments during the stratification (a, b, c, d, e) and mixing (f, g, h, i, j) periods. 78

Figure 1.5: Adjusted models for the mean densities of *Anuraeopsis navicula*, *Hexarthra intermedia*, and *Keratella americana* in mesocosm experiments during the mixing period (a, b, c)..... 79

Capítulo 2

Figura 2.1: Proporção em número (%N), em biomassa (%B) e frequência de ocorrência (%F) das presas registradas nos papos das larvas de *Chaoborus* spp. coletadas na lagoa Carioca durante o período de estratificação (setembro a outubro de 2014). 110

Figura 2.2: Proporção em número (%N), em biomassa (%B) e frequência de ocorrência (%F) das presas registrados nos papos das larvas de *Chaoborus* spp.. 111

Figura 3.1: Atributos mensurados para a caracterização morfológica das larvas de *Chaoborus* da lagoa Carioca. 121

Figura 3.2: Distribuição, por comprimento da cápsula de cefálica (μm), das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG)..... 141

Figura 3.3: Distribuição, por diâmetro da boca (μm), das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de <i>Chaoborus</i> presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).	142
Figura 3.4: Distribuição, por comprimento da antena (μm), das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de <i>Chaoborus</i> presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).	143
Figura 3.5: Distribuição, por comprimento total do corpo (μm), das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de <i>Chaoborus</i> presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).	144
Figura 3.6: Distribuição, por comprimento padrão (μm), das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de <i>Chaoborus</i> presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).	145
Figura 3.7: Distribuição, por largura do tórax (μm), das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de <i>Chaoborus</i> presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).	146
Figura 3.8: Distribuição, por comprimento do saco de ar frontal (μm), das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de <i>Chaoborus</i> presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).	147
Figura 3.9: Participação das duas espécies de <i>Chaoborus</i> na comunidade da lagoa Carioca entre os meses de junho de 2015 a abril de 2016 (Dados numéricos).	148
Figura 3.10: Participação das duas espécies de <i>Chaoborus</i> na comunidade da lagoa Carioca entre os meses de junho de 2015 a abril de 2016 (Dados em biomassa).	148
Figura 3.11: Flutuação da densidade das larvas (instar II, III e IV) da espécie <i>Chaoborus magnificus</i> na comunidade da lagoa Carioca entre os meses de junho de 2015 a abril de 2016.	149
Figura 3.12: Flutuação da densidade das larvas (instar II, III e IV) da espécie <i>Chaoborus brasiliensis</i> na comunidade da lagoa Carioca entre os meses de junho de 2015 a abril de 2016. Barras representam erro padrão.	149
Figura 3.13: Flutuação da densidade das larvas de <i>Chaoborus</i> spp. (instar I) na comunidade da lagoa Carioca entre os meses de junho de 2015 a abril de 2016. Barras representam erro padrão.	150
Figura 3.14: Diagrama de dispersão do número de larvas de <i>Chaoborus</i> por litro em diferentes profundidades da coluna d'água limnética da lagoa Carioca (Agosto de 2016).	151
Figura 3.15: Diagrama de dispersão do número de larvas de <i>Chaoborus</i> por litro em diferentes profundidades da coluna d'água limnética da lagoa Carioca (Março de 2017).	152
Figura 4.1: Nível de ^{210}Pb (a), ln de ^{210}Pb (b) e ^{137}Cs (c) vs. profundidade (cm) para o testemunho da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).	186

Figura 4.2: Densidade de larvas de <i>Chaoborus</i> spp. (indivíduos.g ⁻¹ de sedimento seco) ao longo do perfil sedimentar nos três testemunhos (a, b e c) extraídos da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil)	187
Figura 4.3: Densidade de carapaças de <i>Bosmina tubicen</i> (indivíduos.g ⁻¹ de sedimento seco) ao longo do perfil sedimentar nos três testemunhos (a, b e c) extraídos da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).....	188
Figura 4.4: Densidade de carapaças de <i>Bosmina hagmanni</i> (indivíduos.g ⁻¹ de sedimento seco) ao longo do perfil sedimentar nos três testemunhos (a, b e c) extraídos da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).....	189
Figura 4.5: Densidade de carapaças de <i>Bosminopsis deitersi</i> (indivíduos.g ⁻¹ de sedimento seco) ao longo do perfil sedimentar nos três testemunhos (a, b e c) extraídos da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).....	190
Figura 4.6: Correlação entre a densidade de carapaças de <i>Bosmina tubicen</i> e de larvas de <i>Chaoborus</i> spp. (indivíduos.g ⁻¹ de sedimento seco) nos três testemunhos (a, b e c) extraídos da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).....	191
Figura 4.7: Correlação entre a densidade de carapaças de <i>Bosmina hagmanni</i> e de larvas de <i>Chaoborus</i> spp. (indivíduos.g ⁻¹ de sedimento seco) nos três testemunhos (a, b e c) extraídos da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).....	192
Figura 4.8: Correlação entre a densidade de carapaças de <i>Bosminopsis deitersi</i> e de larvas de <i>Chaoborus</i> spp. (indivíduos.g ⁻¹ de sedimento seco) nos três testemunhos (a, b e c) extraídos da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).....	193
Figura 4.9: Comprimentos médios da carapaça, mucro e antênula dos microfósseis de <i>Bosmina tubicen</i> ao longo do perfil sedimentar de um testemunho extraído da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).....	194
Figura 4.10: Distribuição das carapaças de <i>Bosmina tubicen</i> por classe de tamanho (frequência relativa) nas amostras de um testemunho extraído da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).....	195
Figura 4.11: Distribuição das carapaças de <i>Bosmina tubicen</i> por classe de tamanho (frequência relativa) nas amostras de um testemunho extraído da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).....	196
Figura 4.12: Distribuição das carapaças de <i>Bosmina tubicen</i> por classe de tamanho (frequência relativa) nas amostras de um testemunho extraído da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).....	197
Figura 4.13: Distribuição das carapaças de <i>Bosmina tubicen</i> por classe de tamanho (frequência relativa) nas amostras de um testemunho extraído da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).....	198
Figura 4.14: Distribuição das carapaças de <i>Bosmina tubicen</i> por classe de tamanho (frequência relativa) nas amostras de um testemunho extraído da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).....	199

LISTA DE TABELAS

Área de Estudo

Tabela 1: Características das lagoas Carioca e Jacaré situadas no complexo lacustre do médio rio Doce (Minas Gerais). 41

Capítulo 1

Table 1.1: Mean values of water temperature, dissolved oxygen concentration, potential hydrogenionic, electrical conductivity, Secchi disc measurements and chlorophyll-a concentrations (\pm standard deviation) at the start (day 0), middle (day 15), and end (day 30) of the experiments during the stratification period.....72

Table 1.2: Mean values of water temperature, dissolved oxygen concentration, potential hydrogenionic, electrical conductivity, Secchi disc measurements and chlorophyll-a concentrations (\pm standard deviation) at the start (day 0), middle (day 15), and end (day 30) of the experiments during the mixing period. 73

Table 1.3: Analysis of the residual deviation for the effect of time, treatment and interaction between them on the densities of *Chaoborus* larvae and zooplanktonic prey populations. 74

Capítulo 2

Tabela 2.1: Percentual de papos com alimento, sem alimento, número médio de presas por papo e riqueza de presas por papo entre as larvas de *Chaoborus* spp. coletadas na lagoa Carioca durante os períodos de estratificação (setembro a outubro de 2014) e circulação (junho a julho de 2015). 108

Tabela 2.2: Presas consumidas pelas larvas de *Chaoborus* spp. (instares I, II, III e IV) na lagoa Carioca durante os períodos de estratificação (setembro a outubro de 2014) e circulação (junho a julho de 2015). 109

Tabela 2.3: Proporção em número (%N), em biomassa (%B), frequência de ocorrência (%F) e índice de importância relativa (%IRI) das presas registradas na dieta das larvas de *Chaoborus* sp. coletadas na lagoa Carioca durante o período de estratificação (setembro a outubro de 2014)..... 112

Tabela 2.4: Proporção em número (%N), em biomassa (%B), frequência de ocorrência (%F) e índice de importância relativa (%IRI) das presas registradas na dieta das larvas de *Chaoborus magnificus* coletadas na lagoa Carioca durante o período de estratificação (setembro a outubro de 2014) e circulação (junho a julho de 2015).. 113

Tabela 2.5: Proporção em número (%N), em biomassa (%B), frequência de ocorrência (%F) e índice de importância relativa (%IRI) das presas registradas na dieta das larvas de *Chaoborus brasiliensis* coletadas na lagoa Carioca durante o período de estratificação (setembro a outubro de 2014) e circulação (junho a julho de 2015).. 114

Tabela 3.1: Caracterização das campanhas de amostragem de larvas de <i>i spp.</i> realizadas na lagoa Carioca entre os anos de 2014 a 2017	153
Tabela 3.2: Comprimento da cápsula cefálica (μm) das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de <i>Chaoborus</i> presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).	154
Tabela 3.3: Diâmetro da boca (μm) das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de <i>Chaoborus</i> presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).	154
Tabela 3.4: Tamanho da antena + seta mais longa (μm) das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de <i>Chaoborus</i> presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).	154
Tabela 3.5: Comprimento total do corpo (μm) das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de <i>Chaoborus</i> presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).	154
Tabela 3.6: Comprimento padrão (μm) das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de <i>Chaoborus</i> presentes na Lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).	155
Tabela 3.7: Largura do tórax (μm) das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de <i>Chaoborus</i> presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).	155
Tabela 3.8: Comprimento do saco de ar frontal (μm) das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de <i>Chaoborus</i> presentes lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).	155
Tabela 3.9: Porcentagem das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de <i>Chaoborus</i> presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG) sem olhos compostos, com olhos compostos incompletos e com olhos compostos completos. ...	156
Tabela 3.10: Valores do índice de sobreposição alimentar entre as larvas de <i>Chaoborus</i> de diferentes espécies e instares (I, II, III e IV) da lagoa Carioca durante o período chuvoso (Dados numéricos). Células sombreadas representam alta sobreposição trófica.	157
Tabela 3.11: Valores do índice de sobreposição alimentar entre as larvas de <i>Chaoborus</i> de diferentes espécies e instares (I, II, III e IV) da lagoa Carioca durante o período chuvoso (Dados em biomassa). Células sombreadas representam alta sobreposição trófica.....	157
Tabela 3.12: Valores do índice de sobreposição alimentar entre as larvas de <i>Chaoborus</i> de diferentes espécies e instares (I, II, III e IV) da lagoa Carioca durante o período seco (Dados numéricos). Células sombreadas representam alta sobreposição trófica.	158
Tabela 3.13: Valores do índice de sobreposição alimentar entre as larvas de <i>Chaoborus</i> de diferentes espécies e instares (I, II, III e IV) da lagoa Carioca durante o período seco (Dados em biomassa). Células sombreadas representam alta sobreposição trófica.	158

Tabela 3.14: Índice de sobreposição (Oij) entre as larvas de *Chaoborus* de duas espécies (instares II, III e IV) na lagoa Carioca em Agosto de 2016. As células sombreadas representam os valores obtidos entre larvas heteroespecíficas de mesmo instar. 159

Tabela 3.15: Índice de sobreposição (Oij) entre as larvas de *Chaoborus* de duas espécies (instares II, III e IV) na lagoa Carioca em Março de 2017. As células sombreadas representam os valores obtidos entre larvas heteroespecíficas de mesmo instar. 159

Sumário

RESUMO	19
ABSTRACT	21
APRESENTAÇÃO	23
INTRODUÇÃO GERAL	28
HIPÓTESES E PREDIÇÕES	35
OBJETIVOS	36
ÁREA DE ESTUDO	37
CAPÍTULO 1	42
Can chaoborid larvae control their zooplanktonic prey populations in a Neotropical lake?.....	43
CAPÍTULO 2	86
Caracterização da dieta de larvas do gênero <i>Chaoborus</i> (Diptera) em uma lagoa neotropical... 87	
CAPÍTULO 3	115
Coexistência de larvas do gênero <i>Chaoborus</i> (Diptera) em uma lagoa neotropical	116
CAPÍTULO 4	160
Cladóceros limnéticos e sua relação com diferentes predadores em uma lagoa neotropical: evidências do registro fóssil	161
CAPÍTULO 5	200
Akinesis in <i>Physocypria schubarti</i> Farkas, 1958 (Podocopida, Cyprididae) does not fully explain its low consumption by predatory <i>Chaoborus</i> larvae in a Brazilian lake.....	202
CAPÍTULO 6	205
“Fake prey”: planktonic ostracods negatively affect the predatory performance of <i>Chaoborus</i> larvae	207
CAPÍTULO 7	209
Você sabia que existem mosquitos fantasmas?	210
CAPÍTULO 8	212
Você sabia que alguns microcrustáceos fingem desmaiar?.....	213
CONSIDERAÇÕES FINAIS	215
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	219
APÊNDICE	229

RESUMO

Interações entre invertebrados planctônicos de lagoas impactadas por peixes não-nativos (médio rio Doce – MG): uma abordagem experimental e paleolimnológica

Atualmente, diversas lagoas do médio rio Doce (MG) apresentam teias tróficas completamente alteradas por peixes piscívoros não-nativos. Em tais comunidades, a ictiofauna planctívora nativa se tornou escassa e populações do invertebrado predador *Chaoborus* (Diptera) cresceram excessivamente (“liberação ecológica”). Como consequência, pequenos cladóceros possivelmente foram suprimidos ou mesmo extintos o que pode ter estimulado o aumento da biomassa de microalgas. Esta tese teve como propósito geral estudar a ecologia das larvas de *Chaoborus* de duas lagoas do médio rio Doce (lagoas Carioca e Jacaré). Buscou detalhar como os caoborídeos locais interagem entre si e com suas presas zooplantônicas. Para tanto, foram adotadas diferentes abordagens de pesquisa: experimentos *in situ*, descrição da dieta das larvas através da análise do conteúdo dos seus papos, monitoramento mensal das populações larvais, biometria das larvas, avaliação do registro fóssil, observação visual de organismos vivos e testes de predação *ex situ*. De acordo com nossos experimentos *in situ* (mesocosmos), as larvas de *Chaoborus* não exercem um forte controle “top-down” sobre as populações de copépodes e rotíferos dominantes na lagoa Carioca. Localmente, as larvas das três espécies simpátricas de *Chaoborus* são onívoras consumindo uma grande variedade de presas ao longo do desenvolvimento. Indivíduos heteroespecíficos de mesmo instar apresentaram características morfométricas distintas e dietas com baixa sobreposição o que pode, teoricamente, estar contribuindo para a coexistência dos diferentes táxons nessa comunidade. A análise do registro fóssil apontou um declínio significativo no número de carapaças de *Bosmina* nos estratos sedimentares correspondentes ao período após a

invasão dos peixes piscívoros não-nativos. Assim, de fato, eles podem ter afetado negativamente não somente suas presas diretas (peixes nativos planctívoros) como também organismos de outros níveis tróficos (cladóceros herbívoros). Adicionalmente, observações visuais dos organismos da lagoa Jacaré revelaram que uma reposta comportamental anti-predação (acinesia) não explica completamente o baixo consumo de ostrácodes da espécie *Physocypria schubarti* pelas larvas locais de *Chaoborus*. Testes de predação *ex situ* também apontaram que elevadas densidades desse ostrácodo na coluna d'água afetam negativamente a performance desse predador invertebrado sobre neonatas do cladóceros *Ceriodaphnia silvestrii*. De modo geral, nossos dados demonstraram o quão complexa e variável podem ser as interações estabelecidas entre invertebrados planctônicos de água doce mesmo em comunidades pobres e fortemente impactadas por peixes piscívoros não-nativos como as de lagoas do médio rio Doce.

Palavras-chave: *Chaoborus*, cascata trófica, controle top-down, mesocosmos e predação intra-zooplanctônica.

ABSTRACT

Interactions between planktonic invertebrates from lakes impacted by non-native fish (middle Doce River – MG): an experimental and paleolimnological approach

Currently, the trophic webs of several middle Doce River lakes (MG) are strongly impacted by non-native piscivorous fish. In such communities, the native planktivorous ichthyofauna became scarce and the predatory *Chaoborus* larvae (Diptera) may have formed dense populations (“ecological release”). As a result, small-sized cladocerans were possibly suppressed or even became extinct, which may have stimulated the growth of phytoplankton biomass. This research had as general objective to study the ecology of *Chaoborus* larvae from two middle Doce River lakes (Lakes Carioca and Jacaré). Specifically, it sought to investigate how the local *Chaoborus* larvae interact with each other and with their zooplanktonic prey. For this, we used different research approaches: *in situ* experiments (mesocosms), larval diet description based on the crop analysis, traditional population monitoring techniques, larval biometry, paleolimnological evaluation of sediments, visual observations of live zooplankters, and laboratory predation experiments. According to our mesocosm experiments in Lake Carioca, the *Chaoborus* larvae does not strongly control (top-down) the dominant rotifers and cyclopoid copepods. Locally, the larvae of the three sympatric *Chaoborus* species are omnivorous ingesting a wide variety of prey items throughout their development. There, heterospecific individuals of the same instar exhibit distinct morphometric characteristics and relatively low diet overlap which, in theory, may be contributing to their coexistence. The microfossil analysis of invertebrates indicated a significant numerical decline of cladoceran caparaces (genus *Bosmina*) in the sediment samples corresponding to the period after the invasion of non-native piscivorous fish. Thus, in fact, they may have

negatively affected not only their direct prey species (native planktivorous fish) but also the organisms of other trophic levels (herbivorous cladocerans). Additionally, our visual observations of live zooplankters from Lake Jacaré showed that an anti-predation behavioral reaction (akinesis) does not fully explain the low consumption of *Physocypria schubarti* ostracods by local *Chaoborus* larvae. Laboratory predation experiments also suggested that high densities of this ostracod species in the water column negatively affect the predatory performance of *Chaoborus* larvae on *Ceriodaphnia silvestrii* neonates. In general, our data demonstrated how complex and variable can be the ecological interactions established between freshwater planktonic invertebrates even in poor communities highly impacted by non-native piscivorous fish such as those from the middle Doce River lakes.

Keywords: *Chaoborus*, trophic cascades, top-down control, mesocosms, and intrazooplankton predation.

APRESENTAÇÃO

O projeto “Dinâmica Biológica e a conservação da Mata Atlântica do Médio Rio Doce”, executado a partir do ano de 1999, marcou o princípio do “Programa Ecológico de Longa Duração” (PELD – sítio 4) em Minas Gerais (Barbosa et al., 2013). Teve como eixo norteador o estudo de comunidades biológicas (terrestres e aquáticas) do interior e entorno do remanescente de Mata Atlântica protegido pelo Parque Estadual do Rio Doce (PERD). Dentre os resultados divulgados pelos pesquisadores do projeto, vale mencionar o modelo teórico denominado “*Hipótese da Cascata Trófica Invertida*” (HCTI) (Pinto-Coelho et al., 2008). Segundo a HCTI, o aumento da pressão predatória exercida pelas larvas do díptero *Chaoborus* sobre presas zooplancônicas determinou uma profunda reestruturação das redes tróficas de algumas lagoas da região (Pinto-Coelho & Havens, 2015). Para os idealizadores da hipótese, tal fenômeno ocorreu após a ictiofauna planctívora nativa ter sido suprimida por peixes piscívoros introduzidos (piranha e tucunaré) (Pinto-Coelho et al., 2008). Desde a proposição da HCTI, novas questões de pesquisa envolvendo os caoborídeos sempre emergiram de discussões científicas entre os investigadores do PELD (ex., como é o comportamento alimentar das larvas nas diversas lagoas, quais são as presas fortemente controladas por elas, qual a influência das larvas na diapausa de cladóceros, entre outras). Parte desses questionamentos, porém, permaneceu sem resposta até os dias atuais.

O desenvolvimento desta tese foi impulsionado pelo desejo conjunto do autor e de sua orientadora de compreender melhor como as larvas de *Chaoborus* interagem com as presas zooplancônicas nas lagoas do médio Rio Doce invadidas por peixes piscívoros não-nativos. Ao longo do percurso, docentes de outras instituições, biólogos e estudantes integraram este projeto de doutorado enriquecendo-o enormemente com ideias adicionais. No início, o objetivo principal era avaliar, através de experimentos em mesocosmos, se

as larvas de *Chaoborus* realmente impactavam os organismos zooplanctônicos de uma lagoa situada no interior do PERD (lagoa Carioca). Esse ambiente foi selecionado porque dados prévios indicavam que esse predador invertebrado formava uma população expressiva no local atingindo frequentemente densidades superiores a 1 larva por litro (PELD, dados não publicados). Além disso, havia a menção de que pequenos cladóceros limnéticos tinham sido extintos ou drasticamente reduzidos nessa lagoa pela ação predatória das larvas (Pinto-Coelho et al., 2008). Os resultados desses experimentos são apresentados no primeiro capítulo intitulado “*Can chaoborid larvae control their zooplanktonic prey populations in a Neotropical lake?*”.

Embora experimentos com mesocosmos sejam importantes para revelar a força do controle “*top-down*” no ambiente aquático, informações detalhadas sobre as presas zooplanctônicas consumidas pelas densas populações larvais eram escassas na lagoa Carioca. Visando superar essa limitação, um estudo paralelo sobre os hábitos alimentares desse invertebrado predador foi desenvolvido nessa lagoa. O trabalho que descreve a dieta das larvas de *Chaoborus* por meio da análise do conteúdo presente nos papos corresponde ao segundo capítulo intitulado “*Caracterização da dieta de larvas do gênero Chaoborus (Diptera: Chaoboridae) em uma lagoa neotropical*”. Durante as práticas de dissecação dessas larvas, outras indagações surgiram quando três espécies distintas de *Chaoborus* foram morfotipadas nas amostras (fotos no apêndice). Aparentemente, diferenças marcantes de tamanho caracterizavam as larvas heteroespecíficas, além do que, suas densidades se mostravam também, desiguais no campo. Tais constatações motivaram a elaboração de um novo estudo que visou esclarecer quais fatores poderiam estar contribuindo para a coexistência das três espécies na comunidade da lagoa Carioca. Foram comparados, então, dados referentes à morfologia, aos hábitos alimentares, à distribuição vertical e à flutuação temporal dessas larvas. As informações obtidas são

pormenorizadas no terceiro capítulo denominado “*Coexistência de larvas do gênero Chaoborus (Diptera: Chaoboridae) em uma lagoa neotropical*”.

Como todo projeto de pesquisa, percalços despontaram durante as fases de coleta, análise e interpretação dos dados. Um dos resultados que gerou grande inquietação foi o não crescimento das populações de cladóceros limnéticos nos mesocosmos com redução no número de larvas de *Chaoborus*. Em outras palavras, os experimentos “*in situ*” não demonstravam claramente a relação negativa entre os caoborídeos e tais presas conforme a hipótese de Pinto-Coelho et al. (2008). Diante dessa situação, buscou-se outra abordagem de pesquisa que pudesse melhor detalhar essa questão. Assim, utilizando o estudo paleolimnológico de Dumont & Tundisi (1997) como referência, surgiu a ideia de se analisar vestígios de invertebrados (carapaças de cladóceros e mandíbulas de *Chaoborus*) preservados no sedimento da lagoa Carioca. Muitas vezes a estratégia paleolimnológica é o único caminho para se compreender como a comunidade zooplanctônica de um lago se modificou temporalmente. Isso é particularmente verdadeiro para áreas em que dados anteriores a um impacto ambiental são inexistentes. Registros sobre a composição da comunidade zooplanctônica da lagoa Carioca antes do primeiro peixe não-nativo ter sido detectado no local são raros. Informações pontuais e de curto intervalo temporal são limitadas aos trabalhos de Santos (1980) e Tundisi & Matsumura-Tundisi (1981) o que justificava ainda mais esse tipo de investigação. Os resultados dessa análise histórica são expostos no quarto capítulo intitulado: “*Cladóceros limnéticos e sua relação com diferentes predadores: evidências do registro fóssil*”.

Além da lagoa Carioca, outros corpos hídricos do médio Rio Doce também integram o quadro de degradação ecológica observado na região abrigando peixes piscívoros não-nativos e densas populações larvais de *Chaoborus*. Nesse contexto, estudos com esse invertebrado predador foram ampliados para uma segunda lagoa situada

no entorno do PERD (lagoa Jacaré). Ao contrário da lagoa Carioca, as pesquisas com os organismos zooplancctônicos desse ambiente foram realizadas apenas em laboratório. Na lagoa Jacaré, uma condição peculiar envolvendo ostrácodes planctônicos da espécie *Physocypria schubarti* vem intrigando os pesquisadores do PELD há algum tempo. Dados do monitoramento realizado na área durante 15 anos apontam que esses microcrustáceos são muito abundantes a despeito da elevada sobreposição espacial com as larvas de *Chaoborus*. Picos de até 650 ostrácodes por litro foram registrados no plâncton local. Levantamentos adicionais sobre a dieta das larvas de *Chaoborus* (instares III e IV) da referida lagoa também não demonstraram a utilização dos ostrácodes como recurso alimentar. Esse cenário nos instigou a analisar se esses microcrustáceos exibiam algum comportamento anti-predação quando eram atacados pelas larvas. As informações provenientes dessas observações foram publicadas no periódico *Crustaceana* e são detalhadas no quinto capítulo intitulado “*Akinesis in Physocypria schubarti Farkas, 1958 (Podocopida, Cyprididae) does not fully explain its low consumption by predatory Chaoborus larvae in a Brazilian lake*”.

Considerando ainda que as larvas de *Chaoborus* são predadoras táteis, capazes de ficar confusas quando expostas a elevadas densidades de presas (Jeschke & Tollrian, 2007), resolvemos fazer uma última investigação envolvendo os ostrácodes *P. schubarti*. Analisamos se a presença deles em altas densidades poderia afetar negativamente a performance predatória das larvas sobre neonatas do cladóceros *Ceriodaphnia silvestrii*. Em tal condição, assumimos que haveria uma redução da eficiência de ataque das larvas sobre os cladóceros mais vulneráveis. Os resultados desse estudo foram aceitos para publicação no periódico *Journal of Plankton Research* sendo apresentados no sexto capítulo denominado: “*Fake prey: planktonic ostracods negatively affect the predatory performance of Chaoborus larvae*”. Dando importância também ao papel social da

ciência e a forte identificação desse autor com o público infantil, textos de divulgação científica sobre as larvas de *Chaoborus* e outros organismos zooplancctônicos foram elaborados para crianças e publicados na revista “Ciência Hoje das Crianças”. Eles são apresentados nos capítulos finais intitulando-se: “*Você sabia que existem mosquitos fantasmas?*” e “*Você sabia que alguns microcrustáceos fingem desmaiar?*”.

Finalmente, é importante esclarecer que as informações reunidas nesta tese de doutorado não respondem completamente ao rol de perguntas que surgiram desde a publicação da “*Hipótese da Cascata Trófica Invertida*”. Tampouco pretendem refutar esse modelo teórico que vem sendo empregado para explicar a estrutura atual das teias tróficas planctônicas de algumas lagoas do médio rio Doce. Sua principal contribuição é trazer um novo olhar sobre as interações ecológicas das quais participam as larvas de *Chaoborus* de duas lagoas desse sistema (lagoas Carioca e Jacaré). Ilustra o quão complexa podem ser as relações estabelecidas entre as múltiplas espécies que compõem o plâncton limnético desses dois ambientes. Do mesmo modo que trabalhos anteriores serviram de inspiração para a elaboração da presente tese (ex. Castilho-Noll, 2002; Bezerra-Neto, 2007), espero que os resultados obtidos ao longo desses quatro anos de estudos atuem como ponto de partida para futuras pesquisas na região. A interação entre forças físicas, químicas e biológicas tornam as lagoas do médio Rio Doce singulares e, certamente, questões de pesquisa envolvendo as larvas de *Chaoborus* em cada uma delas estão longe de serem esgotadas.

INTRODUÇÃO GERAL

Ecossistemas aquáticos continentais como rios, lagos, brejos e planícies de inundação têm sido explorados pelo homem desde a Pré-História (Humphries, 2007; Bērziņš, 2010). A pesca, a navegação e a agricultura em terras alagadas são atividades milenares, porém, no passado o ser humano gerava impactos ambientais de menor potencial (Strayer & Dudgeon, 2010). Desde a Revolução Industrial, diversos tipos de habitats, incluindo os de água doce, têm sido perturbados em velocidade bastante superior à dos eventos catastróficos naturais (Primack & Rodrigues, 2001; Tundisi & Matsumura-Tundisi, 2008). Visando suprir as crescentes demandas da modernidade, rios foram rapidamente barrados, planícies de inundação drenadas e espécies lacustres continuamente transportadas para fora de seus limites biogeográficos originais (Carpenter et al., 2011). Nesse contexto, pressões de natureza antrópica se tornaram atualmente uma das principais ameaças para a diversidade dulciaquícola do planeta (Agostinho et al., 2005; Dudgeon et al., 2006). Tal cenário é alarmante visto que importantes serviços ecossistêmicos providos por espécies das águas interiores podem estar sob iminente risco de colapso (ex. controle de vetores, manutenção da qualidade da água, produção de alimento e ciclagem de nutrientes) (Covich et al., 2004; Dudgeon et al., 2006; Dudgeon, 2010).

Embora qualquer atividade humana que destrua as comunidades aquáticas continentais seja indesejável, uma que recorrentemente tem preocupado a comunidade científica mundial é a introdução de espécies não-nativas (Thomsen et al., 2014). Trata-se de um fenômeno de difícil vigilância, amplamente difundido pela globalização, podendo ocorrer de forma não-deliberada com efeitos negativos capazes de perpassar a esfera ambiental (Meyerson & Mooney, 2007; Simberloff, 2013). Relatos associando espécies não-nativas dulciaquícolas a perdas econômicas ou problemas sociais são

facilmente encontrados na literatura (Darrigan, 2002; Francis & Chadwick, 2012). Infelizmente, o Brasil não é um país que foge à regra global, possuindo diversos rios e lagoas invadidos por espécies não-nativas, notadamente peixes (Leprieur et al., 2008; Resende et al., 2016). No cenário nacional, o estado de Minas Gerais se sobressai negativamente pelo elevado número de introduções relacionadas a esse grupo de vertebrados, tendo sido registrado na última década, 69 espécies não-nativas (Magalhães & Jacobi, 2008). Várias bacias hidrográficas que percorrem o território mineiro estão bastante contaminadas por espécies alóctones (Drummond et al., 2005; Magalhães, 2010), sendo a ictiofauna de algumas delas caracterizada por uma proporção significativa de táxons não-nativos (Alves et al., 2007).

Por exemplo, aproximadamente 25% das espécies de peixes encontradas na porção mineira da bacia hidrográfica do Rio Doce não são originárias da região (Vieira, 2009). Na sua seção central, grande parte dos lagos naturais que formam uma das áreas úmidas mais relevantes do país (complexo lacustre do médio rio Doce), reflete bem a magnitude do problema. Inventário realizado por Latini (2005) em 56 lagoas desse sistema registrou peixes não-nativos em 40 delas, com destaque para as espécies piscívoras *Pygocentrus nattereri* (piranha-vermelha) e *Cichla* cf. *ocellaris* (tucunaré) presentes em 90% dos ambientes com introduções. A perturbação é tamanha que nem mesmo lagoas situadas no interior do maior fragmento de Mata Atlântica protegido do estado (Parque Estadual do Rio Doce – PERD) estão livres de tais espécies invasoras (Pinto-Coelho et al., 2008; Fragouso-Moura et al., 2016). Provavelmente, as introduções em muitos dos lagos se iniciaram entre 1960 e 1970 com atividades de pesca esportiva prosseguindo com o apoio de diretrizes que estimulavam a produção de alimento (Latini et al., 2005; Pinto-Coelho & Havens, 2015). Os primeiros trabalhos científicos sobre a incidência dos peixes não-nativos nos lagos do vale do médio rio Doce datam somente da

década de 80 e, desde então, muitos pesquisadores se mobilizaram para compreender melhor os efeitos deletérios das introduções (Latini, 2001).

Um dos impactos negativos já comprovados é a modificação na riqueza com redução das espécies dos peixes nativos nas lagoas onde as espécies piscívoras não-nativas estão estabelecidas (Sunaga & Verani, 1991; Latini et al., 2005). Dados obtidos entre os anos de 1983 a 2010 em uma das lagoas do PERD (lagoa Carioca) ilustram bem essa alteração. Neste ambiente, sete espécies de peixes nativas se tornaram raras ou foram extintas pela predação exercida pela piranha e pelo tucunaré (Fragoso-Moura et al., 2016). Baseados nesse cenário de degradação ecológica, alguns autores também propuseram a hipótese de que o aumento da piscivoria não gerou efeitos indesejáveis apenas sobre as presas diretas dos peixes não-nativos se propagando ainda por toda a teia trófica aquática. Os impactos causados pela piranha e tucunaré podem ter atingido níveis ecossistêmicos (ex., alteração no fluxo original de energia) o que configura um verdadeiro desafio para futuras ações conservacionistas a serem adotadas na região (Pinto-Coelho et al., 2008; Pinto-Coelho & Havens, 2015). A proposição teórica que explica a sequência de reações que pode ter ocorrido nas lagoas do médio rio Doce após a introdução das espécies de peixes piscívoras não-nativas foi denominada como “*Hipótese da Cascata Trófica Invertida*” (HCTI) (Pinto-Coelho et al., 2008).

De acordo com a HCTI, a redução da ictiofauna nativa planctívora, como consequência da introdução dos peixes piscívoros, permitiu que as larvas de *Chaoborus* locais vivenciassem um processo de liberação ecológica que resultou em um crescimento de suas populações. Em outras palavras, com o afrouxamento ou desaparecimento do controle originalmente exercido pelas espécies de peixes forrageiras nativas os caoborídeos puderam expandir seus nichos e formar densas populações. A partir de então, a pressão dessas larvas predadoras sobre a comunidade zooplancônica foi tão intensa que

algumas presas herbívoras, como cládoceros limnéticos, tornaram-se raras ou sofreram extinção local. A diminuição da herbivoria sobre o fitoplâncton favoreceu o crescimento e dominância, principalmente de cianobactérias, o que pode ter contribuído para a queda na qualidade da água (Pinto-Coelho et al., 2008). Cabe destacar, entretanto, que uma deterioração substancial das condições gerais da água ainda é incerta pois isso não foi observado em algumas lagoas da região, mesmo com a alteração de certas variáveis ambientais ao longo do tempo tais como temperatura, condutividade e concentração de fósforo e nitrogênio (Maia-Barbosa, comunicação pessoal). Na HCTI, o termo “invertida” se refere ao fato do aumento da biomassa de peixes piscívoros (piranha e tucunaré) ter gerado um quadro oposto ao previsto pela clássica “*Hipótese da Cascata Trófica*” (HCT) de Carpenter et al. (1985). Em suma, a HCTI defende que as larvas de *Chaoborus* assumiram um papel central na organização das teias tróficas limnéticas de lagoas do médio rio Doce com o incremento da piscivoria ([Figura 1](#)).

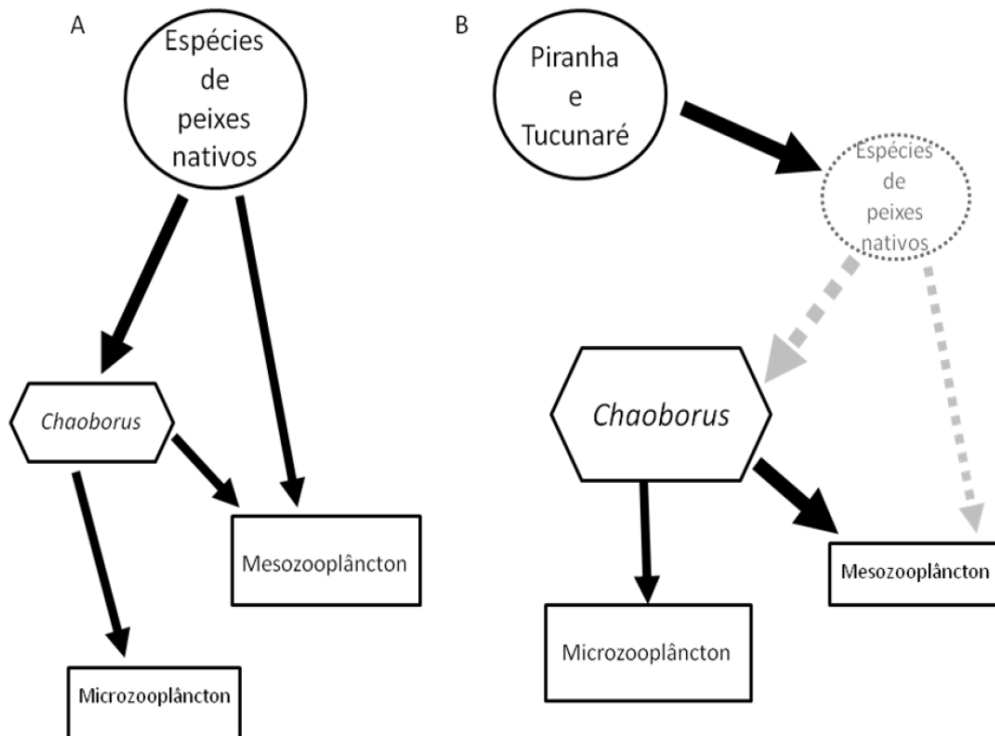


Figura 1: Cadeia trófica esquemática dos lagos da região lacustre do médio rio Doce, antes (A) e depois (B) da introdução das espécies de peixes piscívoras não-nativas. A largura das flechas representa a intensidade da ação. Fonte: Bezerra-Neto (2007).

De fato, modelos matemáticos recentes reforçam que cascatas tróficas invertidas parecem estar relacionadas, dentre outros fatores, à presença das larvas de *Chaoborus* no ambiente (Pujoni et al., 2016). Até o momento esse estudo de modelagem representa a publicação mais atual que pode ser diretamente associada ao cenário observado em alguns lagos do médio rio Doce. O interesse dos cientistas pelos caoborídeos desse complexo lacustre, entretanto, não é novo sendo trabalhos dos anos 80 e 90 os primeiros a gerarem informações sobre as larvas locais (Claro et al., 1987; Rocha et al., 1990; Dumont & Tundisi, 1997; Fukuhara et al., 1997a, b, e c). Aspectos sobre a abundância, seletividade alimentar, taxa de predação, ecologia populacional, microfósseis e migração das larvas foram investigados nesses estudos pioneiros. Posteriormente, além da proposição da HCTI, vieram pesquisas que continuaram avaliando a dinâmica espacial, temporal e migratória das populações larvais, algumas delas incluindo dados de ecosonda ou de longa duração (Bezerra-Neto et al., 2009 e 2012; Brandão et al., 2012). Também se destacam abordagens que investigaram as fontes de energia utilizadas pelos caoborídeos (Vaz, 2013; Reis, 2014), os efeitos de seus cairomônios sobre cladóceros (Paes, 2015) ou que reforçaram seu papel na depleção de presas locais (Miranda et al., 2013). Por fim, vale mencionar pesquisas que demonstraram o consumo de larvas de *Chaoborus* por algumas espécies de peixes (ex., *Hoplias gr. malabaricus* e *Hoplosternum littorale*) (Assumpção et al., 2005; Santos, 2008; Lucas, 2015).

Ainda que os referidos estudos tenham valor inestimável e sejam a base do conhecimento atual sobre as larvas de *Chaoborus* no vale do médio rio Doce, várias questões de pesquisa envolvendo esse predador permaneceram sem respostas na região. Por exemplo, nenhum experimento de campo em maior escala (mesocosmo) foi realizado para avaliar o real impacto das larvas de *Chaoborus* sobre as presas zooplancônicas

locais. Dados dessa natureza podem revelar a exata dimensão do controle “top-down” exercido por esse invertebrado predador. Também não há detalhes sobre quais espécies de presas sustentam as larvas de *Chaoborus* ao longo de todo o seu desenvolvimento (instares I, II, III e IV) e, por extensão, mantém as suas densas populações locais. Além disso, poucas são as informações a respeito dos fatores que contribuem para que larvas heteroespecíficas coexistam nos lagos desse sistema, mesmo naqueles de pequena dimensão, como a lagoa Carioca. Restam dúvidas ainda, sobre até que ponto, a raridade dos cladóceros nesse sistema pode ser atribuída à ação predatória das larvas de *Chaoborus*, visto que, inventários anteriores à data de registro da primeira espécie de peixe não-nativa nas comunidades são pontuais e escassos (Santos, 1980; Tundisi & Matsumura-Tundisi, 1981). Por fim, é intrigante o motivo de algumas presas locais (ostrácodes planctônicos) não serem predadas pelas larvas mesmo sendo recorrentemente atacadas por elas. Em uma das lagoas (lagoa Jacaré), numerosos ostrácodes se sobrepõem espacialmente com as larvas dos caoborídeos, podendo, em teoria, “atrapalhar” esse invertebrado tátil na detecção de outras presas na coluna d’água.

Cabe destacar que o conjunto de lagoas naturais do vale do médio rio Doce e seus ecossistemas associados constituem uma zona úmida com características ecológicas próprias (ex., endemismo de espécies, lagos sem conexão atual com rios, etc) (Barbosa & Freitas, 2009), sendo sua importância reconhecida mundialmente (Barros et al., 2013). Apesar dessa relevância, muitas das lagoas estão submetidas a inúmeros impactos antrópicos dentre os quais se destaca a introdução das espécies de peixes piscívoras não-nativas mencionada anteriormente (Tundisi & Matsumura-Tundisi, 2008). Esse cenário de degradação ecológica possivelmente não atingiria o patamar em que se encontra hoje caso tais introduções tivessem sido evitadas no passado (Pinto-Coelho & Havens, 2015). As lagoas do médio rio Doce com teias tróficas alteradas pelas espécies de peixes

piscívoras não-nativas e densas populações larvais de *Chaoborus* necessitam urgentemente de novas estratégias de manejo e conservação (Pinto-Coelho et al., 2008). Dentre as ações recomendadas recentemente para reduzir o tamanho populacional das espécies piscívoras não-nativas na região destaca-se a despesca seletiva (Oporto, 2013). Estudar detalhadamente as interações entre as larvas de *Chaoborus* e as presas zooplanctônicas nessas lagoas também é um passo fundamental para se compreender melhor as consequências desse grave problema (efeitos negativos da introdução dos peixes piscívoros). Além de poder subsidiar futuros planos técnicos de ação, o conhecimento gerado tem potencial para embasar campanhas educativas que ajudem pescadores da região a tomar decisões coerentes com os princípios da sustentabilidade ambiental (ex., valorização e exploração ética da fauna aquática local; adoção de técnicas de controle da dispersão de espécies não-nativas, etc). Diante do exposto, são apresentados as hipóteses, as predições e os objetivos desta tese de doutorado. Convém esclarecer antecipadamente que parte do presente trabalho também é composto de investigações descritivas, ou seja, abordagens sem formulação de hipóteses *a priori*.

HIPÓTESES E PREDIÇÕES

(1) - Larvas do diptero *Chaoborus*, especialmente as de instares III e IV, controlam por meio da predação o tamanho das populações zooplanctônicas limnéticas da lagoa Carioca. Espera-se que rotíferos, copépodes e cladóceros apresentem maiores populações quando as larvas estiverem em densidades reduzidas na coluna d'água local.

(2) - Uma drástica mudança na comunidade de invertebrados limnéticos (cladóceros e caoborídeos) ocorreu na lagoa Carioca após a introdução de espécies de peixes piscívoras não-nativas. Espera-se que o sedimento lacustre (registro fóssil) do período anterior a este impacto contenha subfóseis de caoborídeos em menor quantidade, de cladóceros em maior quantidade bem como carapaças de *Bosmina* com mucro e ântenula mais curta.

(3) - A acinesia é um comportamento prevalente nos ostrácodes *Physocypria schubarti* da lagoa Jacaré sendo uma resposta eficiente contra predadores invertebrados táteis. Ao serem atacados pelas larvas de *Chaoborus* (instar IV), espera-se que os ostrácodes desta espécie exibam recorrentemente tal resposta comportamental e, como consequência, não sejam predados por elas.

(4) - Elevadas densidades do ostrácodo *Physocypria schubarti* afetam negativamente a performance predatória de larvas de *Chaoborus* sobre neonatas do cladóceros *C. silvestrii*. Em tal circunstância, espera-se que as larvas de *Chaoborus* (instar IV) consumam uma menor quantidade de neonatas em virtude do decréscimo na sua eficiência de ataque causada pelos numerosos ostrácodos (efeito confusão).

OBJETIVOS

(1) - Avaliar o impacto das larvas de *Chaoborus* sobre suas presas zooplanctônicas verificando se elas exercem controle “top-down” na teia trófica limnética de uma lagoa do médio rio Doce (lagoa Carioca);

(2) - Descrever a dieta de larvas heteroespecíficas de *Chaoborus* de diferentes instares (II, III e IV) revelando quais presas sustentam as densas populações desse invertebrado predador em uma lagoa do médio rio Doce (lagoa Carioca);

(3) – Gerar informações sobre o nicho ecológico das larvas simpátricas de *Chaoborus* de uma lagoa do médio rio Doce (lagoa Carioca) verificando em quais dimensões eles mais se distinguiriam (dimensão morfométrica, espacial, temporal ou trófica);

(4) – Reconstruir a história recente da comunidade de invertebrados limnéticos (cladóceros e caoborídeos) de uma lagoa do médio rio Doce (lagoa Carioca) avaliando se as mudanças temporais no regime de predação impactaram a densidade populacional desses organismos;

(5) - Analisar estratégias de defesa e interações entre as presas zooplanctônicas que permitem sua sobrevivência na coluna d'água de uma lagoa do médio rio Doce (lagoa Jacaré) mesmo nas condições atuais de elevada sobreposição espacial com as larvas de *Chaoborus*;

(6) - Promover a divulgação científica da ecologia das larvas de *Chaoborus* e algumas de suas presas zooplanctônicas.

ÁREA DE ESTUDO

O sistema lacustre do médio rio Doce, localizado no leste do estado de Minas Gerais, é composto por mais de duas centenas de lagoas naturais (entre 240 a 260) com distintas morfometrias, dinâmicas de mistura da coluna d'água, diversidade biológica, produtividade e natureza química do sedimento (De Meis & Tundisi, 1997; Maillard et al., 2012). Trata-se do terceiro maior sistema lacustre brasileiro originado durante o período quaternário, possivelmente a partir do Pleistoceno Superior, por uma interação de eventos que incluíram o represamento, inundação, sedimentação e erosão de tributários do rio Doce (De Meis & Tundisi, 1997; IEF, 2017a). Insere-se no bioma Mata Atlântica sendo que parte de seus lagos estão dentro dos limites da primeira unidade de conservação estadual criada no território mineiro (Parque Estadual do Rio Doce - PERD) (Barbosa et al., 2013; IEF, 2017b). Desde do final do ano de 2009, é oficialmente classificado como uma zona úmida de importância internacional após ter sido incluído na lista da Convenção de Ramsar (Barbosa & Freitas, 2009; Barros et al., 2013). O clima da região se caracteriza por uma dinâmica sazonal em que há alternância de períodos chuvosos (Outubro a Março) e secos (Maio a Agosto) (Tundisi, 1997). Em média, a precipitação pluviométrica acumulada e a temperatura variam de aproximadamente 992 mm e 25,7 °C no verão para 65 mm e 21,8 °C no inverno (Pujoni, 2015).

Atualmente, vários lagos estão alterados por uma série de impactos antrópicos, destacando-se dentre eles, o desmatamento da floresta ciliar, o turismo predatório, cultivo de eucaliptos nas suas margens e introdução de peixes não-nativos (Tundisi & Matsumura-Tundisi, 2008; Barbosa et al., 2013; Oporto, 2013; Paes, 2015; Teixeira, 2015; Fragoso-Moura et al. 2016). Ao longo dos últimos 18 anos, alguns desses ambientes vêm sendo continuamente monitorados e estudados pelo Programa Ecológico de Longa Duração (sítio 4), entre eles as Lagoas Carioca e Jacaré (Barbosa et al., 2013; PELD,

dados não publicados) ([Figuras 2, 3, e 4](#)). O presente projeto foi desenvolvido a partir de testes experimentais e coletas de material biológico conduzidas nessas duas lagoas entre os anos de 2014 a 2017. Conforme já destacado, ambas abrigam expressivas populações de peixes piscívoros não-nativos e de larvas de *Chaoborus* (Pinto-Coelho et al., 2008; Oporto, 2013). Apesar dessas semelhanças, tratam-se de lagoas que apresentam outras características distintas. Detalhes sobre esses dois ambientes são apresentados na [Tabela 1](#) de acordo com informações do banco de dados do PELD e de trabalhos anteriores realizados na área (Ikusima & Gentil, 1997; Saijo et al., 1997; Moretto, 2001; Bezerra-Neto, 2007; Brito & Maia-Barbosa, 2009; Eurípedes et al., 2009; Barros, 2010; Pujoni, 2010; Brandão et al., 2012; Lopes, 2014).

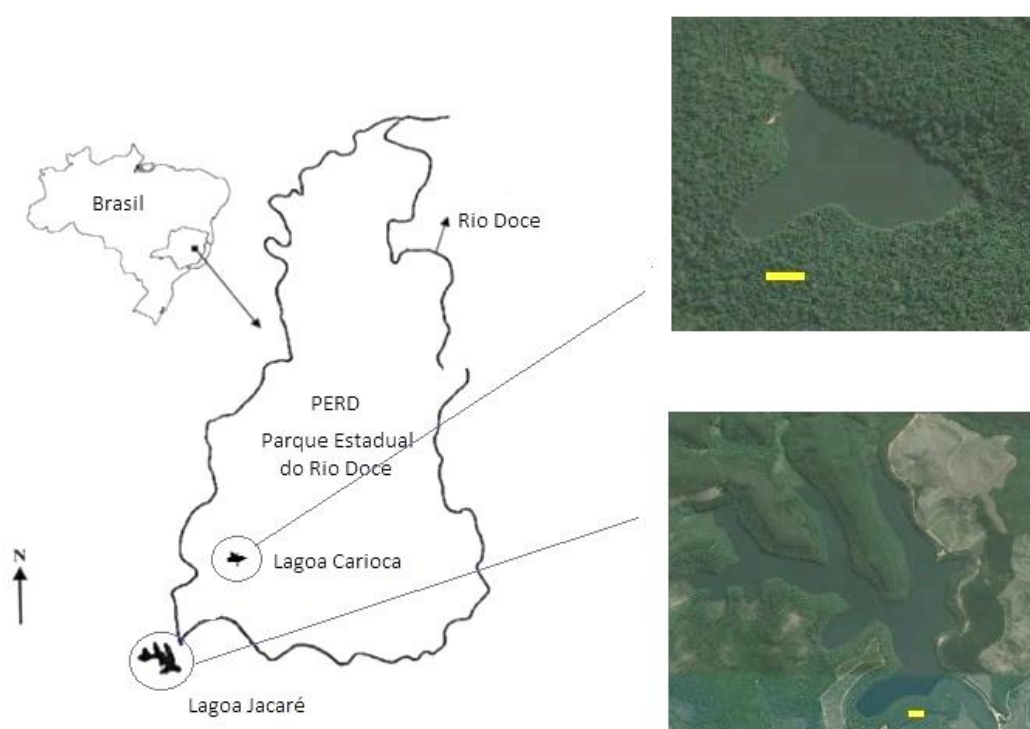


Figura 2: Localização das lagoas Carioca e Jacaré no médio rio Doce (MG). As barras amarelas nas fotos correspondem a uma distância aproximada de 100 metros. Mapa: adaptado de Brandão et al. (2012). Imagens: Google Earth.



Figura 3: Lagoa Carioca situada no interior do Parque Estadual do Rio Doce (PERD) - Minas Gerais. Foto: Daniel M. Maroneze



Figura 4: Lagoa Jacaré situada no entorno do Parque Estadual do Rio Doce (PERD) - Minas Gerais. Foto: Thécia A. S. V. Paes.

Tabela 1: Características das lagoas Carioca e Jacaré situadas no complexo lacustre do médio rio Doce (Minas Gerais).

Característica	Lagoa	
	Carioca	Jacaré
Altitude (m)	270	269
Área (km ²)	0.12	1.05
Coordenada geográfica	S 19°25'26,0" W 042°37'06,2"	S 19°48'37,8" W 042°38'57,0"
Profundidade máxima (m)	11,8	9,8
Profundidade média (m)	9,4	7,6
Vegetação marginal	Floresta nativa	Plantações de eucalipto
Grau de trofia	Mesotrófica	Oligo-Mesotrófica
Circulação da coluna d'água	Junho a Agosto	Maio a Agosto
Comunidade zooplanctônica (exceto <i>Chaoborus</i>)	Predomínio de Copepoda (<i>Thermocyclops minutus</i>) e Rotífera (<i>Brahcionus mirus</i> , <i>B.</i> <i>angularis</i> , <i>Conochilus</i> <i>coenobasis</i> , <i>Ptygura libera</i>). Raridade de Cladocera (<i>Bosmina tubicen</i> , <i>B. hagmani</i> e <i>Ceriodaphnia cornuta</i>)	Predomínio de Copepoda (<i>Thermocyclops minutus</i>), Rotífera e Ostracoda (<i>Physocypria schubarti</i>). Presença de Cladocera (<i>Daphnia laevis</i> e <i>Ceriodaphnia silvestrii</i>)
Densidade máxima de larvas de <i>Chaoborus</i> registrada	15 ind/L	4 ind/L
Migração vertical diária das populações larvais	Ausente	Sem informação
Comunidade fitoplanctônica Principais espécies	<i>A. elachista</i> <i>B. braunii</i> <i>Chlorella</i> sp <i>Gymnodinium</i> sp <i>C. bioculatum</i>	<i>L. redekei</i> <i>Gymnodinium</i> sp <i>Chlorella</i> sp <i>Cryptomonas</i> sp <i>S. crassus</i>
Macrófitas dominantes	<i>Typha domingensis</i> <i>Eichornia azurea</i> <i>Salvinia auriculata</i> <i>Najas conferta</i>	<i>Eichornia azurea</i> <i>Salvinia auriculata</i> <i>Nymphoides indica</i> <i>Nymphaea</i> sp. <i>Mayaca fluviatilis</i>
Peixes não-nativos constantes	<i>Pygocentrus nattereri</i> <i>Hoplosternum littorale</i> <i>Cichla kelberi</i>	<i>Pygocentrus nattereri</i> <i>Hoplosternum littorale</i> <i>Astronotus</i> cf. <i>ocellatus</i> <i>Cichla kelberi</i>
Demais impactos antrópicos	-	Turismo e esgoto doméstico
Acesso ao público	Proibido	Aberta à pescadores
Localização	Dentro do PERD	Fora do PERD
Sedimento (até 50 cm)	Alto teor de água e matéria orgânica	Alto teor de água e matéria orgânica

CAPÍTULO 1

Can chaoborid larvae control their zooplanktonic prey populations in a small Neotropical lake?*

Daniel M. Maroneze¹, Diego G. F. Pujoni¹, Marlene S. Arcifa² & Paulina M. Maia-Barbosa¹



Mesocosmo instalado na lagoa Carioca para os experimentos *in situ* com as larvas de *Chaoborus* spp.
Foto: Daniel Maroneze

¹Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática (LIMNEA), ICB, Universidade Federal de Minas Gerais.

²Departamento de Biologia, Universidade de São Paulo.

*Trabalho formatado segundo as normas da Revista Austral Ecology (ISSN 1442-9993).

1
2 **Can chaoborid larvae control their zooplanktonic prey populations in a small**
3 **Neotropical lake?**

4
5 Daniel Marchetti Maroneze¹, Diego Guimarães Florêncio Pujoni¹, Marlene Sofia
6 Arcifa² & Paulina Maria Maia-Barbosa^{1*}

7
8 ¹Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática, Instituto de Ciências
9 Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Avenida Antônio Carlos 6627, Cep
10 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brazil

11
12 ²Departamento de Biologia, Universidade de São Paulo, Avenida Bandeirantes, 3900,
13 Cep 14040-901, Ribeirão Preto, SP, Brazil

14
15 * Corresponding author, email: paulinamaiab@gmail.com, telephone number: 55 31
16 3409-2578

17
18 **Acknowledgements:** We thank the entire team at the Laboratório de Limnologia,
19 Ecotoxicologia e Ecologia Aquática (LIMNEA) of Universidade Federal de Minas Gerais
20 (UFMG) and the staff of Parque Estadual do Rio Doce (PERD) for helping us during the
21 field and laboratory work. We are also grateful to Rosa M. Menendez, Prof. Francisco A.
22 R. Barbosa, Prof. José F. Bezerra-Neto, Profa. Arnola C. Rietlzer, Profa. Maria Stela M.
23 Castilho-Noll, Thécia A. Paes, Mirlaine B. Soares and Wagner Guagnoni for academic
24 and technical assistance. This study was carried out with the support of Instituto Estadual
25 de Florestas de Minas Gerais (IEF) and the Instituto Chico Mendes de Conservação da
26 Biodiversidade (ICMBio) (collection permits); the Coordenação de Aperfeiçoamento de
27 Nível Superior (CAPES) and the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e
28 Tecnológico (CNPq) (scholarship to DMM); and the Programa de Pesquisas Ecológicas
29 de Longa Duração (LTER/UFMG–Site 4) (financial support).

30

31

Can chaoborid larvae control their zooplanktonic prey populations in a

32

Neotropical lake?

33

Abstract

34

Although it is well known that predatory *Chaoborus* larvae have a strong negative impact

35

on zooplankton populations in many Holarctic lakes, this top-down control is still not

36

entirely clear in Neotropics. In Lake Carioca, a Brazilian small monomictic lake,

37

chaoborids became one of the main zooplankton predators after the depletion of

38

planktivorous fish by non-native piscivorous fish. The aim of this research was to test the

39

hypothesis that *Chaoborus* spp. larvae control the size of their prey populations.

40

Enclosures simulated conditions with higher (Pr+) and lower (Pr-) predatory *Chaoborus*

41

spp. larvae densities during 30 days in two periods (stratification and mixing). Our results

42

indicated that the dominant copepod species was affected only in the stratification period

43

when its population was smaller. In this circumstance, probably the predated individuals

44

were not replaced in the same proportion by the reproductive output of a smaller

45

population. Rotifers were not sensitive to changes in chaoborids densities in both periods.

46

The lack of a strong top-down effect recorded by our mesocosm experiments emphasizes

47

the importance of investigating more carefully if this invertebrate predator plays distinct

48

ecological roles in different biogeographic regions and if its ability to regulate the

49

zooplankton in most Holarctic lakes can (or not) be widely generalized to Neotropical

50

communities.

51

52

Keywords: top-down; invertebrate predator; trophic cascade; *Chaoborus* spp. larvae

53

54

Introduction

55

Over the last decades, an increasing number of limnologists have recognized that

56

invertebrates may be as or more important than vertebrates in zooplankton predation

57 (Ramcharan *et al.* 2001; Blumenshine & Hambright 2003; Lijendahl-Nurminen *et al.*
58 2003; Castilho-Noll & Arcifa 2007). Biodiversity losses, food web simplification, intense
59 control of the herbivore community, and inverted top-down responses may occur when
60 predation by invertebrates is relevant in a pelagic plankton community (Saunders &
61 Lewis 1988a; Pinto-Coelho *et al.* 2008; Pujoni *et al.* 2016). Compared to
62 zooplanktivorous fish, they are a taxonomically richer group with many representatives
63 capable of detecting food without necessarily requiring vision (mechano or
64 chemoreception) (Lampert & Sommer 2007). Among these invertebrate predators, there
65 are species of rotifers, flatworms, copepods, mites and insect larvae (Moss 2010). In
66 nature, their predation pressure can be intense because prey remain vulnerable to them
67 even in conditions with low visibility or absence of light (e.g, turbid waters, aphotic zone,
68 and nighttime) (Kerfoot *et al.* 1980; Peckarsky 1982; Härkönen *et al.* 2014).

69 Worldwide, the phantom midge larvae (genus *Chaoborus*) are one of the main
70 invertebrate tactile predators found in lentic freshwater ecosystems (Pagano *et al.* 2003;
71 Riessen & Trevett-Smith 2009). In such environments, the density of their populations
72 easily exceeds one individual per liter (Macphee *et al.* 2011; Brandão *et al.* 2012; Arcifa
73 *et al.* 2015). Despite this numerical expression, the understanding of their negative effects
74 on zooplankton is not equally clear in all biogeographic regions where they occur. There
75 is a paucity of data on this topic in the tropical zone. Particularly in Neotropics, field
76 information proving that *Chaoborus* spp. larvae can suppress zooplankton populations
77 are mainly provided by studies conducted in the Venezuelan lake Valencia (Saunders &
78 Lewis 1988a and 1988b) and Brazilian Monte Alegre reservoir (Arcifa *et al.* 2015). In
79 Paleotropics, such knowledge is also relatively scarce, highlighting the data obtained in
80 the Philippine Lake Lanao (Lewis 1979 and 1980) and the Ivory Coast reservoir Brobo
81 (Pagano *et al.* 2003). This contrasts with the large amount of information available for

82 Holarctic lakes where the strong impact of *Chaoborus* larvae on their prey populations
83 has been widely attested by innumerable mesocosm approaches.

84 Located in the Atlantic Rain Forest Biome, the Middle Rio Doce lacustrine system
85 is a Brazilian natural wetland internationally recognized for its biodiversity and distinct
86 hydrological conditions - RAMSAR site (Barbosa & Freitas 2009; Barros *et al.* 2013).
87 Some of its lakes are excellent sites to study the impacts of chaoborids on zooplanktonic
88 prey because this invertebrate predator is very abundant there (Brandão *et al.* 2012;
89 Bezerra-Neto *et al.* 2012). Since 2000, the Brazilian Long-Term Ecological Program (site
90 4) has monitored four lakes in this system (Barbosa *et al.* 2013). In one of them (Lake
91 Carioca), the *Chaoborus* spp. larvae do not show diel vertical migration (Bezerra-Neto *et al.*
92 *et al.* 2012), form relatively dense populations both in the stratification and mixing periods
93 (Pinto-Coelho *et al.* 2008), and already reached density peaks of up to fifteen individuals
94 per liter (LTER-Program, unpublished data, 2017). Consequently, the local zooplanktonic
95 prey remain constantly vulnerable to them (spatially and temporarily). In fact, over the
96 last decades, the limnetic zooplankton community of this lake has been characterized by
97 a low diversity with the dominance of a cyclopoid copepod and some rotifers. Small-sized
98 cladocerans have occurred sporadically at low densities.

99 Theoretically, such scenario with scarce cladocerans and abundant *Chaoborus*
100 spp. larvae relates to the non-native piscivorous fish introduction from the 80's, mainly
101 the species *Cichla kelberi* Kullander & Ferreira, 2006 (tucunaré) and *Pygocentrus*
102 *nattereri* Kner, 1858 (red piranha) (Pinto-Coelho *et al.* 2008; Frago-Moura *et al.* 2016).
103 After their establishment, the planktivorous ichthyofauna became scarce and the
104 *Chaoborus* spp. larvae may have formed dense populations (“ecological release”) (Pinto-
105 Coelho *et al.* 2008). As a result, the small-sized herbivorous cladocerans were possibly
106 suppressed or even became extinct, which may have stimulated the growth of

107 phytoplankton biomass (Pinto-Coelho *et al.* 2008). This dramatic change supports the
108 “Inverted Trophic Cascade Hypothesis” (ITCH) and is quite alarming from the ecological
109 point of view (Pinto-Coelho & Havens 2015). The zooplanktonic communities of the
110 middle Rio Doce lacustrine system should be a priority target of conservation efforts as
111 its lakes have high richness in a relatively limited area (Maia-Barbosa *et al.* 2014).

112 Besides cladocerans (Lewis 1975), it is important to mention that the predation by
113 chaoborids can also adversely affect populations of copepods (Janz *et al.* 2016) and
114 rotifers (Foran & King 1982). All these organisms are known to be important food
115 resources for larvae during their development (Lewis 1977; Chimney *et al.* 1981; Arcifa,
116 2000; Castilho-Noll & Arcifa 2007). In Lake Carioca, *in situ* experimental studies on the
117 pressure exerted by this invertebrate predator may be useful not only for the development
118 of biodiversity management and restoration strategies (eg, biomanipulation) but also for
119 the better understanding of the overall effect of tropical *Chaoborus* larvae on their prey
120 populations. Therefore, the present study aimed to answer, through *in situ* mesocosm
121 experiments, the following question: in a small monomictic Neotropical lake where
122 chaoborids are an important pelagic invertebrate predator, do they negatively affect
123 coexisting populations of copepods, rotifers, and cladocerans? The hypothesis tested was
124 that in Lake Carioca the abundant *Chaoborus* larvae control the size of their
125 zooplanktonic prey populations.

126

127 **Methods**

128 Study area

129 Lake Carioca (S 19°45'26.0" and W 42°37'06.2") is situated in a legally protected
130 remnant of Atlantic Forest in the southeastern region of Brazil (Rio Doce State Park)
131 (Reis & Barbosa 2014). It is a small (surface area: 14.1 ha), shallow (maximum depth:

132 11.8 m), and warm-monomictic lake with a total volume of $671.2 \times 10^3 \text{ m}^3$ (Bezerra-Neto
133 *et al.* 2010). Annually, the mixing period occurs during the dry season (winter) from May
134 to August (Bezerra-Neto *et al.* 2010; Brighenti *et al.* 2015). Its trophic state changes from
135 oligo- to mesotrophic according to the season of the year (Petrucio & Barbosa 2004;
136 Petrucio *et al.* 2006). Currently, three *Chaoborus* species with larvae of different sizes
137 coexist there (*Chaoborus brasiliensis*, *C. magnificus*, and *Chaoborus* sp). Apparently, the
138 remaining zooplanktivorous fish do not restrict the spatial distribution of chaoborids as
139 they are spread in the water column on a diel cycle (Pinto-Coelho *et al.* 2008; Bezerra-
140 Neto *et al.* 2009 and 2012). Detailed lists of local species are provided by Barros *et al.*
141 (2013) (phytoplankton), Maia-Barbosa *et al.* (2014) (zooplankton), and Fragoso-Moura
142 *et al.* (2016) (fish). It is worth mentioning that although chaoborids are gape-limited
143 predators, information on the body size of several zooplankton species already found in
144 Lake Carioca indicate that many of them are theoretically susceptible to predation by
145 older larvae ([Appendix S1](#)).

146

147 Experimental and sampling design

148 To estimate the impact of *Chaoborus* spp. larvae on zooplankton populations, we
149 used an enclosure model designed by Arcifa & Guagnoni (2003). The device reached the
150 lake bottom and was automatically self-filled when immersed in the water column
151 (diameter: 1.3 m; height: 6.0 m; volume: 5.5 m^3). Two treatments were applied in
152 triplicate: (Pr-) enclosures closed at the bottom (1 mm net located 0.5 m above the
153 sediment) and at the surface (3 mm net) to reduce the entrance of larvae and oviposition
154 by adults and (Pr+) enclosures without nets to allow the free entrance of larvae and the
155 colonization by adults (Castilho-Noll & Arcifa 2007). Once the devices had been fully
156 installed, the entrance of organisms (both prey and predators) coming from the lake water

157 column was no longer allowed either in (Pr-) or (Pr+) enclosures. The design of (Pr+)
158 enclosures just allowed the oviposition of *Chaoborus* spp. flies in order to accentuate the
159 differences in *Chaoborus* spp. larvae density between the two experimental treatments.
160 During the self-filling of the devices, the perfect scenario would be that the (Pr+)
161 enclosures allowed the entrance of both *Chaoborus* spp. larvae and zooplankton prey,
162 while (Pr-) enclosures blocked only the entrance of *Chaoborus* spp. larvae. Nevertheless,
163 it was technically impossible to prevent the entrance of some small *Chaoborus* spp. larvae
164 in (Pr-) enclosures because they passed through the 1 mm bottom net. Consequently, we
165 did not simulate an environment totally free of this invertebrate predator. Our treatments
166 were used to study the responses of local zooplankton prey under higher (Pr+ enclosures)
167 and lower (Pr- enclosures) predatory *Chaoborus* spp. larvae densities.

168 Pairs of enclosures, one of each treatment (Pr- and Pr+), were placed at sites with
169 a depth of six meters in the limnetic zone of the lake (three blocks). Although the
170 maximum depth of Lake Carioca is greater than this value, we considered that sites with
171 a depth of six meters adequately reflect much of the limnetic zone of this freshwater
172 system. In addition, we would like to minimize problems related to spatial
173 pseudoreplication. If the three blocks were placed in the deepest region of this small lake,
174 they would remain quite close to each other. The experiments were performed in two
175 distinct seasonal periods, one from 22 September to 22 October 2014 (stratification
176 period) and another from 15 June to 15 July 2015 (mixing period). At the start (day 0),
177 middle (day 15), and end (day 30) of the experiments, vertical profiles of environmental
178 variables were measured in enclosures (to 5 m) and lake (to the bottom – 6 m) using a
179 multiparameter probe (Hydrolab DS 5). In enclosures, the probe was immersed only up
180 to 5 m due to the net attached to the device bottom (Pr-) and to avoid suspension of
181 sediment particles inside the plastic bags. Water temperature (Temp) (°C), potential

182 hydrogenionic (pH), and dissolved oxygen concentration (DO) (mg/L) were analyzed.
183 Additionally, 1-L water samples were taken with a Van Dorn bottle (Secchi disk depth)
184 for chlorophyll-*a* (Chl-*a*) measurements following Cole (1983) and Lorenzen (1967).

185 Zooplankton were sampled every 3 days by vertical hauls (~80 liter filtered) with
186 a plankton net (45 µm-mesh and 0.14 m diameter). Lake samples were collected near the
187 three blocks to verify “enclosure effects”. At each sampling date, one vertical haul (from
188 5 m to the surface) was taken per station (Lake, Pr-, and Pr+ experimental enclosures).
189 Organisms were narcotized with carbonated water and preserved in 4% formaldehyde
190 solution. All *Chaoborus* spp. larvae were counted on a stereomicroscope and had their
191 head capsule length measured for instar identification (Fedorenko & Swift 1972).
192 Zooplankton species were analyzed from subsamples (1 mL) counting at least 200
193 individuals of the dominant species in Sedgewick-Rafter chambers under optic
194 microscope (Bottrell *et al.* 1976). The total duration of experiments and the sampling
195 interval were based on the methodologies of previous mesocosm experiments that also
196 evaluated the effects of chaoborids on prey populations (Mumm 1997; Castilho-Noll &
197 Arcifa 2007).

198 Our design considered the life cycles of local zooplanktonic prey species adopting
199 a sampling effort that enabled the evaluation of their population dynamics. The
200 experiments were conducted at the stratification and mixing periods to represent the
201 environmental changes (e.g, temperature, food resource availability, and productivity)
202 recorded in the limnetic zone of Lake Carioca along a seasonal cycle. In the middle Rio
203 Doce lacustrine system, seasonality affects the community structure and the population
204 dynamics of the zoo and phytoplanktonic organisms (Barbosa, 1981; Brandão *et al.*, 2012;
205 Pujoni, 2015). For example, in the rainy periods, the density of opportunistic species may
206 increase due to the input of allochthonous material (Barbosa *et al.*, 2013). Thus, assuming

207 that some of the potential prey of *Chaoborus* larvae could exhibit seasonal fluctuations
208 in Lake Carioca, we reproduced the mesocosms experiments in both the rainy and dry
209 seasons. During the stratification period, our enclosures with a depth of six meter
210 represented only the epi and metalimnion layers (not hypolimnion). We did not consider
211 this problematic because the low oxygen refuge (hypolimnion) in this season is not
212 essential for the existence of local *Chaoborus* spp. larvae. As already pointed out, they
213 did not exhibit marked vertical spatial trends due to the absence of native fish predators.
214 In both periods, all experiments were interrupted on the thirtieth day to minimize artificial
215 conditions related to periphyton growth and changes in the water characteristics (chamber
216 effects) (Wozniak *et al.* 2008).

217

218 Statistical Analysis

219 A total of 132 samples (2 treatments * 3 blocks * 11 days sampled * 2 seasons)
220 were used for the statistical analysis. We tested the difference of mean population
221 densities of *Chaoborus* spp. larvae and zooplankton between treatments considering the
222 blocks as replicates and the time as a continuous covariate. A General Linear Model
223 (GLM) was fitted using a gamma distribution with a logarithmic link. We fit a third order
224 polynomial in the time dimension to leave the curve more flexible, showing temporal
225 patterns beyond the linear one. Both the pure effect and the interaction between treatment
226 and time were evaluated and the best model was selected based on AIC minimization
227 criterion. All statistical analyses were performed using R software version 3.0.1 (R Core
228 Team, 2014). We analyzed two data sets when comparing the densities of *Chaoborus* spp.
229 larvae among (Pr-) and (Pr+) enclosures. The first included all individuals (instar I, II, III
230 and IV) and the second only older larvae (instar III and IV). This procedure was
231 performed to statistically prove that our experimental treatments would simulate

232 conditions with lower (Pr-) and higher (Pr+) *Chaoborus* spp. densities even if only the
233 instar III and IV individuals were considered in the analysis. According to previous
234 studies, the predation exerted by older *Chaoborus* larvae has the greatest impact on the
235 prey community (Hanazato 1990; Janz *et al.* 2016).

236 In both stratification and mixing periods, many zooplanktonic species occurred at
237 low abundances (<10% of individuals) and/or appeared sporadically (<10% of samples).
238 As the purpose of our study was to evaluate the direct impact of chaoborids on prey
239 populations, individual statistical analysis were performed only for those zooplanktonic
240 species that were found in the crops of local *Chaoborus* spp. larvae by a parallel study.
241 Also, note that we intentionally did not show experimental data of the same prey rotifer
242 species in each period because some of them was seasonally very rare in the water
243 column. Finally, the statistical analysis presented in this study do not include the data
244 obtained outside the enclosures. *A priori*, the lake sites were not considered as an
245 “experimental treatment”. For us the information obtained directly from the lake would
246 be essential to avoid erroneous interpretation of the experimental results if the enclosures
247 had created artificial conditions that strongly affected the biological variables. In general,
248 this did not occur and we show the data from the lake samples only for illustrative
249 purposes.

250

251 **Results**

252 Environmental variables

253 The water temperature, the dissolved oxygen concentration, and the pH showed
254 similar vertical profiles among the lake, the (Pr+), and the (Pr-) enclosures in each
255 seasonal period. From September to October 2014 (stratification period), all measured
256 values remained relatively constant in the upper layer of the water column (0 to 3m) and

257 then decreased toward the bottom (3 to 5-6 m) ([Table 1.1](#)). These trends were reported
258 for the lake, the (Pr+) and the (Pr-) enclosures. From June to July 2015 (mixing period),
259 such environmental variables showed lower variation among the monitored depths (0 to
260 5-6 m) in all sampling stations ([Table 1.2](#)). The Secchi disk measurements and the
261 chlorophyll-a concentrations were analogous between (Pr-) and (Pr+) enclosures in each
262 seasonal period. These similarities were recorded at the start (day 0), middle (day 15) and
263 end (day 30) of the experiments ([Tables 1.1](#) and [1.2](#)).

264

265 *Chaoborus* spp. larvae

266 Chaoborids (mainly instars III and IV) were always collected from enclosures and
267 lake ([Figure 1.1](#)). During the stratification period, the mean number of *Chaoborus* spp.
268 larvae per liter ranged from 0.04 to 0.54 (Pr-), 0.15 to 1.07 (Pr+), and 0.31 to 1.17 (Lake).
269 In general, the densities decreased temporally and the minimum values were recorded in
270 (Pr-) ([Figure 1.2a](#)). Higher densities of *Chaoborus* spp. larvae occurred at the start of the
271 experiment and these values had a greater decline over the 30 days in (Pr-) compared to
272 the (Pr+) (treatment x time interaction, $P < 0.01$; [Table 1.3](#)). This was also observed when
273 only instar III and IV larvae densities were considered in the adjusted model (treatment x
274 time interaction, $P < 0.05$; [Table 1.3](#); [Figure 1.2b](#)). In the mixing period, the mean number
275 of *Chaoborus* spp. per liter ranged from 0.15 to 0.82 (Pr-), 0.36 to 1.25 (Pr+), and 0.56 to
276 1.26 (Lake). The values had an initial increase in enclosures and then declined
277 progressively. The lowest densities were observed in (Pr-) regardless of the day. Over
278 time, the densities of *Chaoborus* spp. larvae in (Pr-) also had a higher decrease in relation
279 to the (Pr+) (treatment x time interaction, $P < 0.05$; [Table 1.3](#); [Figure 1.2c](#)). Again, a
280 similar result was recorded if only the density of instars III and IV were compared
281 between the two treatments (treatment x time interaction, $P < 0.05$; [Table 1.3](#), [Figure](#)

282 [1.2d](#)). Most of the time, a reduction of at least 40% in the density of *Chaoborus* spp.
283 larvae occurred in (Pr-) compared to (Pr+). Such difference was prevalent in both periods
284 (see arrows in [Figure 1.1](#)).

285

286 Zooplankton prey

287 The zooplankton prey were distinctly affected by the decline of *Chaoborus* spp.
288 larvae during the stratification period. The densities of adults, copepodites and nauplii of
289 cyclopoid copepods gradually increased over time with a higher increase in (Pr-)
290 (treatment x time interaction, $P < 0.001$ or 0.01 ; [Table 1.3](#), [Figure 1.3a](#), [1.3b](#), [1.3c](#)).
291 *Thermocyclops minutus* was the dominant microcrustacean species (> 94% of the adults
292 recorded per sample) showing a higher growth in (Pr-) (treatment x time interaction, $P <$
293 0.01 ; [Table 1.3](#), [Figure 1.3d](#)) (1.9 to 18.4 ind/L). This trend was not observed for adults
294 of *Mesocyclops meridianus* (Kiefer, 1926) ([Figure 1.3e](#)). The total density of rotifers
295 showed a peak around the day 15 in (Pr+) caused by *Ptygura libera* ([Table 1.3](#), [Figure](#)
296 [1.4a](#), [1.4b](#)). Other rotifer species were not sensitive to changes in chaoborids' densities,
297 such as *Brachionus angularis* Gosse, 1851, *B. mirus* and *Trichocerca pusilla* (Jennings,
298 1903) ([Figure 1.4c](#), [1.4d](#), [1.4e](#)). The cladocerans had very low densities or remained
299 absent over time in (Pr-). Only one *Bosmina tubicen* and three individuals of
300 *Ceriodaphnia cornuta* were counted in the samples from this treatment.

301 During the mixing period, cyclopoid copepods did not significantly change in
302 response to the lower *Chaoborus* spp. larvae density. Copepodites and nauplii similarly
303 fluctuated over time in both treatments ([Figure 1.3g](#) and [1.3h](#)). Adults of
304 microcrustaceans decreased progressively but did not show variation between (Pr-) and
305 (Pr+) ([Figure 1.3f](#)). Again, the abundance of *T. minutus* was remarkable among the
306 microcrustacean species (> 90% of the adults recorded per sample) ([Figure 1.3i](#)). Similar

307 to what we observed in the stratification period, *M. meridianus* copepod did not positively
308 respond to the decrease of *Chaoborus* spp. larvae density in (Pr-) ([Figure 1.3j](#)). Among
309 the rotifers, *B. mirus*, *T. pusilla*, *Anuraeopsis navicula* Rousselet, 1911, and *Hexarthra*
310 *intermedia* (Wiszniewski, 1929) showed different responses in (Pr-) when compared to
311 (Pr+) ([Figure 1.4i](#), [1.4j](#), [1.5a](#), [1.5b](#)). For these species, the mean number of individuals
312 per liter increased in (Pr-) and decreased in (Pr+) over the 30 days (treatment x time
313 interaction, $P < 0.05$; [Table 1.3](#)). *Conochilus coenobasis*, *Conochilus dossuarius* Hudson,
314 1885, and *Keratella americana* were not affected by the decrease of *Chaoborus* spp.
315 larvae density in (Pr-) ([Figure 1.4g](#), [1.4h](#), [1.5c](#)). Claodocerans were virtually absent and
316 only one individual of *B. tubicen* was found in (Pr+).

317

318 **Discussion**

319 Our mesocosm tests showed that the *Chaoborus* spp. larvae had a seasonal
320 negative effect on cyclopoid copepods including nauplii, copepodites and adults (*T.*
321 *minutus*). During the stratification period, they had significantly higher increases in the
322 treatment with lower predator density (Pr-). Experimentally, other studies also reported
323 the negative impacts of chaoborids on cyclopoid copepods. According to Pagano *et al.*
324 (2003) and Janz *et al.* (2016), the densities of copepodites and adults were significantly
325 decreased in enclosures dominated by older larvae because they were their preferred prey.
326 In Lake Carioca, while the consumption of nauplii by instar III and IV larvae is negligible,
327 copepodites and adults of Cyclopoida (mainly *T. minutus*) are among the main food
328 identified in their crops (D. Maroneze, unpublished data, 2017). Thus, the stronger
329 increase of copepodites and adults in (Pr-) should have been a direct consequence of the
330 lower predation pressure by the remaining larvae. Nauplii appeared to be indirectly
331 affected, becoming numerous when the larger number of adults in (Pr-) reproduced.

332 In the mixing period, the cyclopoid copepods populations become larger and were
333 not affected by the *Chaoborus* spp. predation. When this lake is fully mixed, the copepods
334 should be less sensitive to predation because a greater food supply is able to enhance their
335 reproduction and compensate the losses caused by chaoborids (Janz *et al.* 2016).
336 According to Barbosa (1981), the number of phytoplanktonic organisms and the
337 formation of organic matter increase in the water column of Lake Carioca during this
338 seasonal period. In a mesocosm experiment in the shallow tropical Lake Monte Alegre
339 (Brazil), Castilho-Noll & Arcifa (2007) did not find negative effects of *Chaoborus* larvae
340 on two cyclopoid copepods relating this result to the prey populations birth rates (rapid
341 turn-over). In comparison to a cladoceran species that was strongly affected by
342 chaoborids, they reported that such copepods exhibited, for example, large clutch size.
343 For them the low pressure of *Chaoborus* larvae on egg-bearing copepod females and
344 nauplii also helped to understand why the predation impact on these microcrustaceans
345 was not expressive.

346 Additionally, it is important to mention that a larger part of the water column of
347 Lake Carioca become colder during the isothermal conditions (Tables 1.1 and 2.1) which
348 should also contribute to mitigate the negative effects of *Chaoborus* larvae on local
349 copepods in the mixing period. This idea is supported by the study of Macphee *et al.*
350 (2011) in a Nearctic lake. These authors recorded a significant suppression of
351 microcrustacean prey by *Chaoborus* larvae only in the season when the water column
352 was 0.9 to 6.3°C warmer. Based on literature, they discussed that under higher
353 temperatures the prey encounter this ambush predator more frequently due to their faster
354 swimming and the larvae eat more because of their accelerated metabolism. Unlike the
355 dominant copepod *T. minutus*, adults of *M. meridianus* did not respond to the decrease of
356 *Chaoborus* spp. larvae density in (Pr-) at any time. Their largest body size compared to

357 *T. minutus* naturally makes them less vulnerable to this gape-limited predator. Even local
358 fourth-instar *Chaoborus* spp. larvae may exhibit mouth diameters smaller than the
359 cephalothorax width of *Mesocyclops* females (detailed measures can be found in the
360 [Appendix S1](#)).

361 Among the rotifer populations, there was no evidence of significant effect when
362 we compared the data from (Pr+) and (Pr-) treatments. Contrasting trends in their
363 temporal dynamics were recorded for some species such as the high-density peak of *P.*
364 *libera* in (Pr+) during the stratification period. It is already known that rotifers may
365 increase when chaoborids control their predators or competitors (Hanazato & Yasuno
366 1989; Gonzáles 1998; Pagano *et al.* 2003), but this mechanism does not explain
367 satisfactorily this abrupt peak as *P. libera* population quickly decline after some days. At
368 first, the growth in abundance of *A. navicula*, *H. intermedia*, *T. pusilla*, and *B. mirus* in
369 (Pr-) during the mixing period would be naturally attributed to the lower *Chaoborus* spp.
370 predation. However, two of these species also increased for some time in the lake where
371 chaoborids showed the highest densities. For *T. pusilla*, the higher growth in (Pr-) only
372 in the mixing period is still paradoxical because it was among the main prey in the diet of
373 most local larvae during the stratification period (D. Maroneze, unpublished data, 2017).
374 In other words, in the seasonal period when we recorded that the *Chaoborus* larvae fed
375 on *T. pusilla*, the population of this rotifer species did not respond positively in the
376 experimental treatment (Pr-) where the density of the predator was reduced.

377 Particular biological traits of rotifers (intense reproduction and faster generation
378 time) (Havens 1990), its higher importance as food for younger larvae whose
379 development time is shorter (Stenson & Stvensoon 1995), and the omnivorous habit of
380 chaoborids (Rodusky & Havens 1996) help to explain why the effects of *Chaoborus*
381 predation on these prey are usually weaker. Thus, the distinct dynamics of rotifers

382 between (Pr+) and (Pr-) should have been associated with some factor uncontrolled in our
383 experiments and not primarily related to the different levels of *Chaoborus* predation
384 pressure. According to mathematical models, rotifers may exhibit chaotic oscillations
385 with considerable variation of their populations' size over time due to discrete
386 environmental changes, biomass exchange between habitats, or complex biotic
387 interactions (Berezovskaya *et al.* 2005; Medvinsky *et al.* 2005; Benincà *et al.* 2008). In
388 Lake Carioca, an eventual competition for food with the numerous cyclopoid nauplii may
389 have affected the rotifers populations (nauplii densities over the 30-day experiments
390 ranged from 5 to 183 ind/L in the rainy season and 66 to 448 ind/L in the dry season).

391 Regarding the scarce cladoceran populations, they did not show a positive
392 response to the experimental decline of *Chaoborus* spp. larvae densities both in stratified
393 and in mixing periods. The species *B. tubicen* and *C. cornuta* remained virtually absent
394 in (Pr-) enclosures even if the predator density was close to zero. When they were sampled
395 in (Pr-) during the stratification period their mean densities ranged from 0.004 to 0.012
396 ind.L⁻¹. These density thresholds can severely restrict the effective establishment of some
397 small-sized cladocerans in nature over a relatively short time (100 days) (Bailey *et al.*
398 2009). If very few individuals form a new founding population, its recovery to detectable
399 levels can be quite slow lasting several years even for a microcrustacean parthenogenetic
400 species (Sarnelle & Knapp 2004). For Santos (1980), the combined predation pressure of
401 chaoborids and raptorial cyclopoid copepods better explains the low densities of limnetic
402 cladocerans in Lake Carioca. The raptorial and omnivorous cyclopoid copepod *T. minutus*
403 is quite abundant in this lake exhibiting densities well above those recorded for
404 *Chaoborus* spp. larvae (Pinto-Coelho *et al.* 2008; Brito & Maia-Barbosa 2009; data from
405 the present study). Similarly to their larger congeners *T. decipiens* and *T. dybowskii*
406 (Blumenshine & Hambright 2003; Andrade & López 2005), adults of the smaller *T.*

407 *minutus* are also able to prey upon cladocerans as proved by laboratory experiments
408 (Rietzler 1995).

409 The present study previously assumed that the perfect replication of a freshwater
410 system in a mesocosm experiment would be utopic. The enclosure model used was
411 efficient to simulate the natural environmental conditions (physical and chemical habitat).
412 Over the experimental period, the *Chaoborus* spp. larvae density was lower in (Pr+)
413 compared to the lake. This was not surprising as the probability of successful colonization
414 by the adults should have been higher in the environment (140,000 m² of surface area)
415 than the patches delimited by the (Pr+) enclosures (1.32 m² of surface area). During the
416 self-filling of the enclosures, it was also technically impossible to prevent the entrance of
417 some small larvae in (Pr-) devices because they passed through the 1 mm bottom net.
418 Castilho-Noll & Arcifa (2007) previously discussed such limitation in field experiments
419 involving the exclusion of this invertebrate predator. According to them, the decrease of
420 *Chaoborus* spp. density in (Pr-) enclosures occurs after the remaining larvae become
421 pupae. The net on the top of (Pr-) enclosures prevents the oviposition by external
422 *Chaoborus* flies and restrict that new larvae quickly replace ones that pupated.

423 Note that the fast maturation of local *Chaoborus* spp. larvae and the subsequent
424 pupation events altered the predator density over the 30 days not only in (Pr-) but also in
425 (Pr+) devices. A priori, these abundance changes of instars should be cause for concern.
426 Because our statistical analysis showed that the two treatments simulated different levels
427 of *Chaoborus* spp. predation pressure, we assumed that such fluctuations in larval
428 densities does not nullify the interpretation of our results. According to Rodusky &
429 Havens (1996), the non-constant densities of *Chaoborus* larvae in enclosures over time
430 may better simulate what occurs in a lake with multivoltine populations. Tropical
431 *Chaoborus* species usually exhibit continuous reproduction, life cycles of 40-60 days and

432 generations with temporal overlap (Cressa & Lewis 1986; Hare & Carter 1986; López &
433 Cressa 1996; Arcifa 1997; Bezerra-Neto & Pinto-Coelho 2002). We tried to replicate the
434 environmental conditions of Lake Carioca closest to the reality in our *in situ* experiments.
435 Consequently, to maintain the *Chaoborus* spp. larvae density of an instar constant for 30
436 days (example, by regular inoculum) would be a very artificial situation. The data
437 provided herein are more realistic as univoltine *Chaoborus* populations did not occur in
438 such freshwater system.

439 As we intentionally did not control the fluctuations of *Chaoborus* spp. larvae
440 densities in enclosures and their abundance in Lake Carioca were naturally different
441 between the stratification and mixing periods, our experimental treatments (Pr- and Pr+)
442 did not simulate the same level of *Chaoborus* spp. predation pressure in each season.
443 Therefore, statistical tests were not used to directly compare the data between them. In
444 general, the abundance of *Chaoborus* larvae was lower in the stratification than in the
445 mixing period (Figure 1.1). Coincidentally, the copepod populations increased in the
446 stratification and decreased in the mixing period (Figure 1.3). Contrary to our discussion,
447 one could argue that such scenarios are evidences that the *Chaoborus* larvae exerted a
448 control on these microcrustaceans in both periods. We do not agree with this
449 interpretation because the *Chaoborus* larvae densities decreased over the 30-day intervals
450 both in the stratification (decrease of 77% in Pr-; 73% in Pr+; and 70% in Lake) as well
451 as in the mixing period (decrease of 51% in Pr-; 60% in Pr+; and 34% in Lake) (Figure
452 1.2). If the *Chaoborus* larvae were controlling the copepods in the mixing period, we
453 would expected that these prey populations responded positively as the density of the
454 predator was reduced.

455 Apparently, the occurrence of some instar I larvae in (Pr-) enclosures throughout
456 the experimental period is contradictory. However, the same net that prevented the

457 oviposition by external *Chaoborus* flies also trapped the newly emerged adults inside
458 them. These individuals were only released every three days when we visited the lake to
459 perform our samplings. In this context, some females should have laid eggs in the
460 enclosures during the three-day intervals. *Chaoborus* adults live a week in nature (Von
461 Ende, 1982) and a single female is able to produce more than 200 eggs (Büns & Ratte,
462 1991). The limited free space at the top of our (Pr-) enclosures possibly increased the
463 mate encounter rate of trapped flies (Moore, 1986). In order to improve the field
464 methodology adopted in Lake Carioca, we suggest that the (Pr-) enclosures be unwrapped
465 (net on its top) every day. Maybe, after a short time, this technical procedure may ensure
466 that (Pr-) enclosures simulate an environmental totally free of *Chaoborus* larvae. Despite
467 all the shortcomings related above, we believe that the responses of zooplankton prey
468 populations under higher (Pr+) and lower (Pr-) *Chaoborus* densities could be properly
469 evaluated by the present research.

470 Briefly, our experiments suggested that in Lake Carioca the *Chaoborus* spp. larvae
471 predation has a measurable effect on the dominant cyclopoid copepod *T. minutus* only
472 when its density in water column is lower (maximum of 22 individuals per liter), which
473 occurred in the stratification period. With the exception of *A. navicula* that may have been
474 affected to some degree by chaoborids, the control on other rotifer populations was
475 negligible. Small-sized cladocerans were unable to grow significantly in enclosures even
476 with lower *Chaoborus* spp. densities, maybe due to their very small founding populations
477 and/or the pressure exerted by other potential invertebrate predators like raptorial
478 copepod cyclopoids and notonectids. Lately, some management actions that aim to
479 recover or protect the aquatic biodiversity of the Rio Doce lacustrine system have been
480 designed for the vertebrate fauna (Verani *et al.* 2005; Fragoso-Moura *et al.* 2016). A pilot
481 plan of selective removal of introduced piscivorous fishes in Lake Carioca showed some

482 value to increase its native fish fauna diversity (Fragoso-Moura *et al.* 2016). A return of
483 the zooplanktivorous fish may reduce the *Chaoborus* spp. larvae populations, but the
484 growth of scarce zooplanktonic prey like small-sized cladocerans will not occur
485 immediately after the decline of chaoborids as suggested by our data.

486 Finally, it is worth mentioning that the density, composition, dominance of the
487 instars, and the behavior of the different *Chaoborus* larvae species can influence their
488 impact on prey communities (Mackay *et al.* 1990; Sutor 2001; Janz *et al.* 2016).
489 Moreover, the vulnerability of distinct prey to chaoborids is not the same. Due to some
490 characteristics, copepods can exhibit a stronger resistance to predation compared to
491 cladocerans (Castilho-Noll & Arcifa 2007; Arcifa *et al.* 2016). Sometimes, after a long
492 period of coexistence with a particular invertebrate predator, the prey community changes
493 until a new equilibrium is reached (Arcifa *et al.* 2015). In this context, the increase of the
494 predatory pressure exerted by chaoborids in Lake Carioca after the reduction of
495 planktivorous fish may have acted as a selective filter that gradually favored particular
496 zooplankton prey species whose populations are no longer severely affected by these
497 larvae. Although this is a reasonable interpretation to the current scenario of this small
498 neotropical lake, the lack of a strong top-down effect recorded in our mesocosm
499 experiments was an unexpected response and contrary to our initial hypothesis. Such
500 result shows the importance of investigating more carefully if this invertebrate predator
501 plays distinct ecological roles in different biogeographic regions. In other words, it is a
502 good start to a research program aimed to clarify if the well-known ability of *Chaoborus*
503 larvae regulate the zooplankton in most Holarctic lakes can (or not) be widely generalized
504 to Neotropical communities.

505

506 **Acknowledgements**

507 We thank the entire team at the Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia
508 Aquática (LIMNEA) of Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) and the staff of
509 Parque Estadual do Rio Doce (PERD) for helping us during the field and laboratory work.
510 We are also grateful to Rosa Maria Menendez, Prof. Francisco A. R. Barbosa, Prof. José
511 F. Bezerra-Neto, Profa. Arnola C. Rietlzer, Profa. Maria Stela M. Castilho-Noll, Thécia
512 A. Paes, Mirlaine B. Soares and Wagner Guagnoni for academic and technical assistance.
513 This study was carried out with the support of Instituto Estadual de Florestas de Minas
514 Gerais (IEF) and the Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade
515 (ICMBio) (collection permits); the Coordenação de Aperfeiçoamento de Nível Superior
516 (CAPES) and the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico
517 (CNPq) (scholarship to DMM); and the Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa
518 Duração (PELD/UFMG–Site 4) (financial support).

519

520 **References**

- 521 Andrade A. & López C. (2005) Predatory interactions between *Thermocyclops decipiens*
522 Kiefer (Cyclopoida: Copepoda) and two small cladocerans: behavior and prey post-
523 encounter vulnerability. *J Limnol* **41**, 153-159.
- 524 Arcifa M. S., Peticarrari A, Bunioto T. C., *et al.* (2016) Microcrustaceans and predators:
525 diel migration in a tropical lake and comparison with shallow warm lakes. *Limnetica*
526 **35**, 281-296.
- 527 Arcifa M. S., Ferreira T. C. S., Fileto C., *et al.* (2015) A long-term study on crustacean
528 plankton of a shallow tropical lake: the role of invertebrate predation. *J Limnol* **74**,
529 606-617.
- 530 Arcifa M. S. & Guagnoni W. (2003) A new model of enclosure for experiments in lentic
531 water. *Acta Limnol Bras* **15**, 75-79.

- 532 Arcifa M. S. (2000) Feeding habits of Chaoboridae larvae in a tropical Brazilian reservoir.
533 *Braz J Biol* **60**, 591-597.
- 534 Arcifa M. S. (1997) Fluctuations and vertical migration of *Chaoborus* in a tropical
535 Brazilian reservoir: Lake Monte Alegre. *Acta Limnol Bras* **9**, 93-103.
- 536 Bailey A. S., Velez-Espino L. A., Johannsson O. E., *et al.* (2009) Estimating
537 establishment probabilities of Cladocera introduced at low density: an evaluation of
538 the proposed ballast water discharge standards. *Can J Fish Aquat Sci* **66**, 261-276.
- 539 Barbosa F. A. R. (1981) Variações diurnas (24 horas) de parâmetros limnológicos básicos
540 e da produtividade primária do fitoplâncton na Lagoa Carioca – Parque Estadual do
541 Rio Doce. [Diurnal cycles of basic limnological parameters and primary productivity
542 of the pythoplankton of Carioca Lake – Parque Florestal do Rio Doce – MG]. PhD
543 thesis, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brazil: 207 pp (in
544 Portuguese).
- 545 Barbosa I. S. & Freitas V. (2009) Information sheet on Ramsar wetlands (RIS) – 2009-
546 2012 version – Rio Doce State Park. Available in:
547 <https://rsis.ramsar.org/RISapp/files/RISrep/BR1900RIS.pdf>
- 548 Barbosa F. A. R., Lovato M. B., Nascimento A. M. A., *et al.* (2013) Dinâmica Biológica
549 e Conservação da Biodiversidade da Mata Atlântica do Médio Rio Doce, MG (PELD/
550 UFMG). In Tabarelli M., Rocha C. F. D., Romanowski O., *et al.* (eds), Dez anos do
551 Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração no Brasil: Achados, Lições e
552 Perspectivas. Editora da Universidade Federal de Pernambuco, Recife: 117-147.
- 553 Barros C. F. Z., Santos A. M. M. & Barbosa F. A. R. (2013) Phytoplankton diversity in
554 the middle Rio Doce lake system of southeastern Brazil. *Acta Bot Bras* **27**, 327-346.
- 555 Benincà E., Husiman J., Heerkloss R., *et al.* (2008) Chaos in a long-term experiment with
556 a plankton community. *Nature* **451**, 822-826.

- 557 Berezovskaya F., Karev G. & Snell T. W. (2005) Modeling the dynamics of natural rotifer
558 populations: phase-parametric analysis. *Ecol Complex* **2**, 395-409.
- 559 Bezerra-Neto J. F., Brighenti L. S., Mello N. A. S. T. & Pinto-Coelho R. M. (2012)
560 Hydroacoustic assessment of fish and *Chaoborus* (Diptera-Chaoboridae) distribution
561 in three Neotropical lakes. *Acta Limnol Bras* **24**, 18-28.
- 562 Bezerra-Neto J. F., Brighenti L. S. & Pinto-Coelho R. M. (2010) A new morphometric
563 study of Carioca Lake, Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais State,
564 Brazil. *Acta Sci Biol Sci* **32**, 49-54.
- 565 Bezerra-Neto J. F., Mello N. A. S. T., Maia-Barbosa P. M. & Pinto-Coelho R. M. (2009)
566 The role of predation in the diel vertical migration of zooplankton in two tropical
567 freshwater ecosystems. *Acta Limnol Bras* **21**, 45-56.
- 568 Bezerra-Neto J. F. & Pinto-Coelho R. M. (2002) Population dynamics and secondary
569 production of *Chaoborus brasiliensis* (Diptera - Chaoboridae) in a small tropical
570 reservoir: Lagoa do Nado, Belo Horizonte (MG). *Acta Limnol Bras* **14**, 145-16
- 571 Bottrell H. H., Duncan A, Gliwicz Z. M., *et al.* (1976) A review of some problems in
572 zooplankton production studies. *Norw J Zool* **24**, 419-456.
- 573 Brandão L. M. P., Fajardo T., Eskinazi-Sant’Anna E., *et al.* (2012) Fluctuations of the
574 population of *Daphnia laevis* Birge 1878: a six-year study in a tropical lake. *Braz J*
575 *Biol* **72**, 479-487.
- 576 Brighenti L. S., Staehr P. A., Gagliardi L. M., *et al.* (2015) Seasonal changes in metabolic
577 rates of two tropical lakes in the Atlantic Forest of Brazil. *Ecosystems* **18**, 589-604.
- 578 Brito S. L. & Maia-Barbosa P. M. (2009) Differences in body size of *Thermocyclops*
579 *minutus* (Lowndes, 1934) in two tropical lakes. *Acta Limnol Bras* **21**, 409-414.
- 580 Blumenshine S. C. & Hambright K. D. (2003) Top-down control in pelagic systems: a
581 role for invertebrate predation. *Hydrobiologia* **491**,347-356.

- 582 Buns M. & Ratte H. T. (1991) The combined effects of temperature and food consumption
583 on body weight, egg production and developmental time in *Chaoborus crystallinus*
584 De Geer (Diptera: Chaoboridae): some new evidence for the adaptive value of
585 vertical migration. *Oecologia* **88**, 470-476.
- 586 Castilho-Noll M. S. M. & Arcifa M. S. (2007) Mesocosm experiment on the impact of
587 invertebrate predation on zooplankton of a tropical lake. *Aquat Ecol* **41**, 587-598.
- 588 Chimney M. J., Winner R. W. & Seilkop S. K. (1981) Prey utilization by *Chaoborus*
589 *punctipennis* Say in a small, eutrophic reservoir. *Hydrobiologia* **85**, 193-199.
- 590 Cole G. A. (1983). Textbook of limnology. The CV Mosby Company, London.
- 591 Cressa C. & Lewis-Jr W. M. (1986) Ecological energetics of *Chaoborus* in a tropical
592 lake. *Oecologia* **70**, 326-331.
- 593 Fedorenko A. Y. & Swift M. C. (1972) Comparative biology of *Chaoborus americanus*
594 and *Chaoborus trivittatus* in Eunice Lake, British Columbia. *Limnol Oceanogr* **17**,
595 721-730.
- 596 Foran J. A. & King R. H. (1982) A regression analysis of the summer population
597 dynamics of *Polyarthra vulgaris* in a northern Michigan bog lake. *Hydrobiologia* **94**,
598 237-246.
- 599 Fragoso-Moura E. N., Oporto, L. T., Maia-Barbosa P. M. & Barbosa F. A. R. (2016).
600 Loss of biodiversity in a conservation unit of the Brazilian Atlantic Forest: the effect
601 of introducing non-native fish species. *Braz J Biol* **76**, 18-27.
- 602 González M. J. (1998) Spatial segregation between rotifers and cladocerans mediated by
603 *Chaoborus*. *Hydrobiologia* **387/388**, 427-436.
- 604 Härkönen L., Pekcan-Hekim Z., Hellén N. & Horppila J. (2014) Feeding efficiency of
605 *Chaoborus flavicans* (Insecta, Diptera) under turbulent conditions. *Hydrobiologia*
606 **722**, 9-17.

- 607 Hanazato T. (1990) A comparison between predation effects on zooplankton
608 communities by *Neomysis* and *Chaoborus*. *Hydrobiologia* **198**, 33-40.
- 609 Hanazato T. & Yasuno M. (1989) Zooplankton community structure driven by vertebrate
610 and invertebrate predators. *Oecologia* **81**, 450-458.
- 611 Hare L. & Carter J. C. (1986) The benthos of a natural West African lake, with emphasis
612 on the diel migrations and lunar and seasonal periodicities of the *Chaoborus*
613 populations (Diptera, Chaoboridae). *Freshwater Biol* **16**, 759-780.
- 614 Havens K. E. (1990) *Chaoborus* predation and zooplankton community structure in a
615 rotifer-dominated lake. *Hydrobiologia* **198**, 215-226.
- 616 Janz P., Weltje L. & Dawo U. (2016) Temporal population dynamics of the phantom
617 midge *Chaoborus crystallinus* and its influence on the zooplankton community.
618 *Hydrobiologia* **770**, 273-287.
- 619 Kerfoot W. C., Kellogg D. C. & Strickler J. R. (1980) Visual observations of live
620 zooplankters: evasion, escape and chemical defenses. In Kerfoot W. C. (ed),
621 Evolution and Ecology of Zooplankton Communities. University Press of New
622 England, New Hampshire: 10-27.
- 623 Lampert W. & Sommer U. (2007) Limnoecology: the ecology of lakes and streams.
624 Oxford University Press, New York.
- 625 Lewis-Jr W. M. (1975) Distribution and feeding habits of a tropical *Chaoborus*
626 population. *Verh Internat Verein Limnol* **19**, 3106-3119.
- 627 Lewis-Jr W. M. (1977) Feeding selectivity of a tropical *Chaoborus* population.
628 *Freshwater Biol* **7**, 311-325.
- 629 Lewis-Jr W. M. (1979) Zooplankton Community Analysis. Springer-Verlag, New York.

- 630 Lewis-Jr W. M. (1980) Evidence for stable zooplankton community structure gradients
631 maintained by predation. In Kerfoot W. C. (ed), Evolution and Ecology of
632 Zooplankton Communities. University Press of New England, Hanover: 625-634.
- 633 Lijendahl-Nurminen A., Horpila J., Malinen T., *et al.* (2003) The supremacy of
634 invertebrate predators over fish – factors behind the unconventional seasonal
635 dynamics of cladocerans in Lake Hiidenvesi. *Arch Hydrobiol* **158**, 75–96.
- 636 López C & Cressa C. (1996) Ecological studies on a *Chaoborus* larvae population in a
637 tropical reservoir (Socury Reservoir, Venezuela). *Arch Hydrobiol* **136**, 421-431.
- 638 Lorenzen C. J. (1987) Determination of chlorophyll and pheopigments:
639 spectrophotometric equations. *Limnol Oceanogr* **12**, 343-346.
- 640 MacKay N. A., Carpenter S. R., Soranno P. A. & Vanni M. J. (1990) The impact of two
641 *Chaoborus* species on a zooplankton community. *Can J Zool* **68**, 981-985.
- 642 Macphee S. A., Arnott S. E. & Keller W. B. (2011) Lake thermal structure influences
643 macroinvertebrate predation on crustacean zooplankton. *J Plankton Res* **33**, 1586-
644 1595.
- 645 Maia-Barbosa P. M., Menendez R. M., Pujoni D. G. F., *et al.* (2014) Zooplankton
646 (Copepoda, Rotifera, Cladocera and Protozoa: Amoeba Testacea) from natural lakes
647 of the middle Rio Doce basin, Minas Gerais, Brazil. *Biota Neotrop* **14**, 1-20.
- 648 Medvinsky A. B., Gonik M. M., Berezovskaya F. S., *et al.* (2005) Rotifer population
649 dynamics in two coupled habitats invasion of chaos. *Biol Invasions* **7**, 877-883.
- 650 Moore M. V. (1986) Method for culturing the phantom midge, *Chaoborus* (Diptera:
651 Chaoboridae), in the laboratory. *Aquaculture* **56**, 307-316.
- 652 Moss B. (2010) Ecology of fresh waters: a view for the twenty-first century. Wiley-
653 Blackwel, Chichester.

- 654 Mumm H. (1997) Effects of competitors and *Chaoborus* predation on the cladocerans of
655 a eutrophic lake: an enclosure study. *Hydrobiologia* **360**, 253–264.
- 656 Pagano M., Koffi M. A., Cecchi P., *et al.* (2003) An experimental study of the effects of
657 nutrient supply and *Chaoborus* predation on zooplankton communities of a shallow
658 tropical reservoir (Lake Brobo, Co[^]te d’Ivoire). *Freshwater Biol* **38**, 1379-1395.
- 659 Peckarsky B. (1982) Insect predator-prey relations. *BioScience* **32**, 261-266.
- 660 Petrucio M. M., Barbosa F. A. R. & Furtado A. L. .S. (2006) Bacterioplankton and
661 phytoplankton production in seven lakes in the Middle Rio Doce basin, South-east
662 Brazil. *Limnologica* **36**, 192-203.
- 663 Petrucio M. M. & Barbosa F. A. R. (2004) Diel variations of phytoplankton and
664 bacterioplankton production rates in four tropical lakes in the middle Rio Doce basin
665 (southeastern Brazil). *Hydrobiologia* **513**, 71-76.
- 666 Pinto-Coelho R. M. & Havens K. (2015) Crise nas águas: educação, ciência e governança,
667 juntas, evitando conflitos gerados por escassez e perda da qualidade das águas.
668 Recoleo Editora Ltda, Belo Horizonte.
- 669 Pinto-Coelho R. M., Bezerra-Neto J. F., Miranda F. (2008) The inverted trophic cascade
670 in tropical plankton communities: impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake
671 district, Minas Gerais, Brazil. *Braz J Biol* **68**, 1025-1037.
- 672 Pujoni D. G. F., Maia-Barbosa P. M., Barbosa F. A. R., *et al.* (2016) Effects of food web
673 complexity on top-down control in tropical lakes. *Ecol Model* **320**, 358-365.
- 674 Pujoni D. G. F. (2015) Padrões Espaço-Temporais da comunidade planctônica do
675 complexo lacustre do Médio Rio Doce [Spatial and temporal patterns of the plankton
676 community of the Rio Doce lacustrine complex]. PhD thesis, Universidade Federal
677 de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil, 158 pp (in Portuguese).

- 678 R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R
679 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL
680 <http://www.R-project.org/>.
- 681 Ramcharan C. W., McQueen D. J, Perez-Fuentetaja A., *et al.* (2001) Analyses of lake
682 food webs using individual-based models to estimate *Chaoborus* production and
683 consumption. *Ergeb Limnol* **56**, 101-126.
- 684 Reis P. C. J. & Barbosa F. A. R. (2014) Diurnal sampling reveals significant variation in
685 CO₂ emission from a tropical productive lake. *Braz J Biol* **74**, 113-119.
- 686 Rietzler A. C. (1995) Alimentação, ciclo de vida e análise da coexistência de espécies de
687 Cyclopoida na represa de Barra Bonita, São Paulo. [Feeding, life cycle and
688 coexistence of Cyclopoida species in Barra Bonita Reservoir, São Paulo]. PhD thesis,
689 Universidade de São Paulo, São Carlos, Brazil: 385 pp (in Portuguese).
- 690 Riessen H. P. & Trevett-Smith J. B. (2009) Turning inducible defenses on and off:
691 adaptive responses of *Daphnia* to a gape-limited predator. *Ecology* **90**, 3455-3469.
- 692 Rodusky A. J. & Havens K. E. (1996) The potential effects of a small *Chaoborus* species
693 (*C. punctipennis*) on the zooplankton of a small eutrophic lake. *Arch Hydrobiol* **138**,
694 11-31.
- 695 Santos L. C. (1980) Estudos das populações de Cladocera em cinco lagos naturais (Parque
696 Florestal do Rio Doce- MG), que se encontram em diferentes estágios de evolução.
697 [Study on cladocera populations in five natural lakes (Forest Park of Rio Doce-MG)
698 in different evolutionary stages]. Master thesis, Universidade Federal de São Carlos,
699 São Carlos, Brazil: 260 pp (in Portuguese).
- 700 Sarnelle O. & Kanpp R. A. (2004) Zooplankton recovery after fish removal: limitations
701 of the egg bank. *Limnol Oceanogr* **49**, 1382-1392.

- 702 Saunders J.F. III & Lewis-Jr W. M. (1988a) Dynamics and control mechanisms in a
703 tropical zooplankton community (Lake Valencia, Venezuela). *Ecol Monogr* **48**, 337-
704 353.
- 705 Saunders J.F. III & Lewis-Jr W. M. (1988b) Composition and seasonality of the
706 zooplankton community of Lake Valencia, Venezuela. *J Plankton Res* **10**, 957-985.
- 707 Stenson J. A. & Svensson J. E. (1995) Changes of planktivore fauna and development of
708 zooplankton after liming of the acidified Lake Gårdsjön. *Water Air Soil Poll* **85**, 979-
709 984.
- 710 Sutor M., Ramcharan C. & Downer R. G. (2001) Predation effects of two densities of
711 fourth-instar *Chaoborus trivittatus* on a freshwater zooplankton assemblage.
712 *Hydrobiologia* **464**, 121-131.
- 713 Verani J. R., Fenerich-Verani N., Rocha O., *et al.* (2005) Uma proposta de manejo para
714 as espécies invasoras *Cichla cf. ocellaris* (tucunaré) e *Pygocentrus natterei* (piranha)
715 no sistema lacustre do Vale do Rio Doce. In Rocha O., Espíndola E. L. G., Fenerich-
716 Verani N., Verani J. R. & Rietzler A. C. (eds), Espécies invasoras em águas doces:
717 estudos de caso e propostas de manejo. Editora Universidade Federal de São Carlos,
718 São Carlos: 159-162.
- 719 Wozniak J. R., Childers D. L., Anderson W. T., *et al.* (2008) An in situ mesocosm method
720 for quantifying nitrogen cycling rates in oligotrophic wetlands using ¹⁵N tracer
721 techniques. *Wetlands* **28**, 502-512.
- 722

Table 1.1: Mean values of water temperature, dissolved oxygen concentration, potential hydrogenionic, electrical conductivity, Secchi disc measurements and chlorophyll-a concentrations (\pm standard deviation) at the start (day 0), middle (day 15), and end (day 30) of the experiments during the stratification period (22 Setember to 22 October 2014).

	Stratification period								
	Day 0			Day 15			Day 30		
	Pr-	Pr+	Lake	Pr-	Pr+	Lake	Pr-	Pr+	Lake
Temperature (°C)									
Surface	25.8 \pm 0.1	25.8 \pm 0.1	25.9 \pm 0.0	25.8 \pm 0.2	25.9 \pm 0.0	25.9 \pm 0.1	27.4 \pm 0.2	27.6 \pm 0.0	27.6 \pm 0.1
1 m	25.9 \pm 0.1	25.8 \pm 0.1	25.9 \pm 0.0	25.9 \pm 0.1	25.9 \pm 0.1	25.9 \pm 0.1	27.7 \pm 0.0	27.6 \pm 0.0	27.7 \pm 0.0
3 m	25.5 \pm 0.2	25.5 \pm 0.0	25.5 \pm 0.1	25.8 \pm 0.0	25.8 \pm 0.0	25.8 \pm 0.0	26.8 \pm 0.8	27.6 \pm 0.0	27.7 \pm 0.1
5 m	23.5 \pm 0.2	24.0 \pm 0.7	23.4 \pm 0.1	24.1 \pm 0.6	25.0 \pm 0.8	24.1 \pm 0.5	24.0 \pm 0.9	24.9 \pm 0.2	24.7 \pm 0.2
Bottom – 6 m	-	-	22.6 \pm 0.1	-	-	22.9 \pm 0.2	-	-	23.8 \pm 0.5
DO (mg.l⁻¹)									
Surface	6.7 \pm 0.1	6.8 \pm 0.0	6.8 \pm 0.0	6.8 \pm 0.1	6.8 \pm 0.0	6.8 \pm 0.1	7.9 \pm 0.1	7.9 \pm 0.0	7.9 \pm 0.0
1 m	6.8 \pm 0.0	6.8 \pm 0.0	6.8 \pm 0.0	6.8 \pm 0.0	6.8 \pm 0.1	6.8 \pm 0.0	8.0 \pm 0.0	7.9 \pm 0.0	8.0 \pm 0.0
3 m	6.6 \pm 0.1	6.6 \pm 0.0	6.6 \pm 0.0	6.8 \pm 0.0	6.8 \pm 0.0	6.8 \pm 0.0	7.9 \pm 0.0	7.9 \pm 0.0	8.0 \pm 0.0
5 m	5.4 \pm 0.1	5.7 \pm 0.4	5.3 \pm 0.1	5.8 \pm 0.3	6.3 \pm 0.5	5.8 \pm 0.3	6.3 \pm 0.3	6.3 \pm 0.3	6.1 \pm 0.1
Bottom – 6 m	-	-	4.9 \pm 0.1	-	-	5.0 \pm 0.1	-	-	5.5 \pm 0.3
pH									
Surface	6.3 \pm 0.3	6.2 \pm 0.1	6.3 \pm 0.2	6.4 \pm 0.1	6.3 \pm 0.2	6.3 \pm 0.1	6.1 \pm 0.2	6.2 \pm 0.3	6.1 \pm 0.1
1 m	6.4 \pm 0.3	6.4 \pm 0.2	6.4 \pm 0.1	6.4 \pm 0.1	6.3 \pm 0.2	6.3 \pm 0.1	6.3 \pm 0.2	6.2 \pm 0.4	6.1 \pm 0.1
3 m	6.3 \pm 0.3	6.2 \pm 0.3	6.4 \pm 0.1	6.3 \pm 0.0	6.4 \pm 0.1	6.3 \pm 0.1	5.8 \pm 0.5	6.2 \pm 0.4	6.1 \pm 0.1
5 m	5.6 \pm 0.2	5.5 \pm 0.2	5.6 \pm 0.1	5.5 \pm 0.3	5.9 \pm 0.3	5.6 \pm 0.2	4.9 \pm 0.1	5.2 \pm 0.1	4.9 \pm 0.1
Bottom – 6 m	-	-	5.7 \pm 0.1	-	-	5.4 \pm 0.1	-	-	5.2 \pm 0.2
Secchi disc measurement (m)	1.3 \pm 0.1	1.4 \pm 0.1	1.4 \pm 0.1	1.6 \pm 0.1	1.6 \pm 0.1	1.9 \pm 0.1	1.7 \pm 0.1	1.8 \pm 0.1	2.0 \pm 0.1
Clorophyll-a ($\mu\text{g.l}^{-1}$)*	9.2 \pm 2.6	9.6 \pm 2.1	10.3 \pm 3.1	12.6 \pm 5.0	13.7 \pm 2.8	6.7 \pm 3.9	10.0 \pm 1.5	8.5 \pm 1.2	7.6 \pm 0.3

Table 1.2: Mean values of water temperature, dissolved oxygen concentration, potential hydrogenionic, electrical conductivity, Secchi disc measurements and chlorophyll-a concentrations (\pm standard deviation) at the start (day 0), middle (day 15), and end (day 30) of the experiments during the mixing period (15 June to 15 July 2015).

	Mixing period								
	Day 0			Day 15			Day 30		
	Pr-	Pr+	Lake	Pr-	Pr+	Lake	Pr-	Pr+	Lake
Temperature (°C)									
Surface	23.7 \pm 0.6	23.8 \pm 0.5	23.9 \pm 0.4	22.7 \pm 0.4	22.8 \pm 0.5	22.7 \pm 0.2	22.6 \pm 0.4	22.8 \pm 0.4	22.8 \pm 0.4
1 m	23.4 \pm 0.1	23.3 \pm 0.1	23.4 \pm 0.0	22.4 \pm 0.1	22.3 \pm 0.0	22.4 \pm 0.0	22.3 \pm 0.1	22.4 \pm 0.1	22.3 \pm 0.1
3 m	23.2 \pm 0.0	23.2 \pm 0.0	23.2 \pm 0.0	22.3 \pm 0.0	22.2 \pm 0.0	22.3 \pm 0.0	22.2 \pm 0.1	22.2 \pm 0.1	22.2 \pm 0.0
5 m	23.1 \pm 0.0	23.1 \pm 0.0	23.1 \pm 0.1	22.2 \pm 0.0	22.2 \pm 0.0	22.2 \pm 0.0	22.2 \pm 0.0	22.2 \pm 0.0	22.2 \pm 0.0
Bottom – 6 m	-	-	23.2 \pm 0.0	-	-	22.4 \pm 0.2	-	-	22.1 \pm 0.1
DO (mg.l⁻¹)									
Surface	7.0 \pm 0.4	7.1 \pm 0.3	7.2 \pm 0.3	8.3 \pm 0.3	8.4 \pm 0.4	8.2 \pm 0.2	8.2 \pm 0.4	8.3 \pm 0.3	8.3 \pm 0.4
1 m	6.8 \pm 0.1	6.8 \pm 0.0	6.8 \pm 0.0	8.0 \pm 0.1	7.9 \pm 0.0	7.9 \pm 0.0	7.9 \pm 0.1	8.0 \pm 0.1	7.9 \pm 0.1
3 m	6.7 \pm 0.0	6.7 \pm 0.0	6.7 \pm 0.0	7.9 \pm 0.0	7.8 \pm 0.0	7.9 \pm 0.0	7.8 \pm 0.0	7.8 \pm 0.0	7.8 \pm 0.0
5 m	6.6 \pm 0.0	6.6 \pm 0.0	6.6 \pm 0.0	7.8 \pm 0.0	7.8 \pm 0.0	7.8 \pm 0.0	7.8 \pm 0.0	7.8 \pm 0.0	7.8 \pm 0.0
Bottom – 6 m	-	-	6.6 \pm 0.0	-	-	8.0 \pm 0.2	-	-	7.8 \pm 0.1
pH									
Surface	6.3 \pm 0.3	6.3 \pm 0.2	6.5 \pm 0.2	5.8 \pm 0.1	5.7 \pm 0.2	5.8 \pm 0.0	5.8 \pm 0.3	5.6 \pm 0.1	5.9 \pm 0.1
1 m	6.4 \pm 0.5	6.2 \pm 0.2	6.7 \pm 0.1	5.7 \pm 0.1	5.6 \pm 0.1	5.8 \pm 0.0	5.9 \pm 0.4	5.6 \pm 0.1	5.7 \pm 0.1
3 m	6.2 \pm 0.4	6.0 \pm 0.1	6.1 \pm 0.0	5.7 \pm 0.1	5.6 \pm 0.0	5.7 \pm 0.0	5.7 \pm 0.1	5.6 \pm 0.1	5.6 \pm 0.1
5 m	5.9 \pm 0.2	5.8 \pm 0.1	5.9 \pm 0.1	5.7 \pm 0.0	5.5 \pm 0.1	5.7 \pm 0.0	5.6 \pm 0.1	5.6 \pm 0.3	5.6 \pm 0.0
Bottom – 6 m	-	-	5.8 \pm 0.1	-	-	5.6 \pm 0.0	-	-	5.5 \pm 0.1
Secchi disc measurement (m)	1.0 \pm 0.1	1.0 \pm 0.1	1.1 \pm 0.1	0.9 \pm 0.1	0.9 \pm 0.1	0.8 \pm 0.1	0.9 \pm 0.1	1.0 \pm 0.1	0.9 \pm 0.1
Chlorophyll-a ($\mu\text{g.l}^{-1}$)[*]	18.5 \pm 6.4	13.1 \pm 2.6	19.0 \pm 0.9	24.9 \pm 3.6	23.8 \pm 3.7	24.8 \pm 3.6	20.2 \pm 1.4	24.4 \pm 4.8	19.4 \pm 3.0

Table 1.3: Analysis of the residual deviation for the effect of time, treatment and interaction between them on the densities of *Chaoborus* larvae and zooplanktonic prey populations.

	Stratification			Mixing		
	Time (T)	Treatment (Pr- x Pr+)	Time x Treatment (T x Pr- x Pr+)	Time (T)	Treatment (Pr- x Pr+)	Time x Treatment (T x Pr- x Pr+)
d.f.	3	1	3	3	1	3
Insecta						
<i>Chaoborus</i> spp. (all instars)	***	***	**	***	***	*
<i>Chaoborus</i> spp. (instars III + IV)	***	***	*	***	***	*
Cyclopoida Copepoda						
Total adult	***	ns	***	***	ns	ns
Copepodite	***	ns	**	***	ns	ns
Nauplii	***	ns	**	***	ns	ns
<i>Mesocyclops meridianus</i>	***	ns	ns	ns	ns	ns
<i>Thermocyclops minutus</i>	***	ns	**	***	ns	ns
Rotifers						
Total rotifers	***	***	ns	***	ns	ns
<i>Anuraeopsis navicula</i>	-	-	-	***	ns	*
<i>Brachionus angularis</i>	***	ns	ns	-	-	-
<i>Brachionus mirus</i>	***	ns	ns	ns	ns	*
<i>Conochilus coenobasis</i>	-	-	-	***	ns	ns
<i>Conochilus dossuarius</i>	-	-	-	***	ns	ns
<i>Hexartra intermedia</i>	-	-	-	ns	ns	*
<i>Keratella americana</i>	-	-	-	***	*	ns
<i>Pytgura libera</i>	***	***	***	-	-	-
<i>Trichocerca pusilla</i>	***	ns	ns	ns	ns	*
Cladocera						
<i>Bosmina tubicen</i>	-	-	-	-	-	-
<i>Ceriodaphnia cornuta</i>	-	-	-	-	-	-

Statistical significances are * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$; ns: not significant ($P > 0.05$); d.f.: degree of freedom; -: prey species

very rare (analysis on the species not possible).

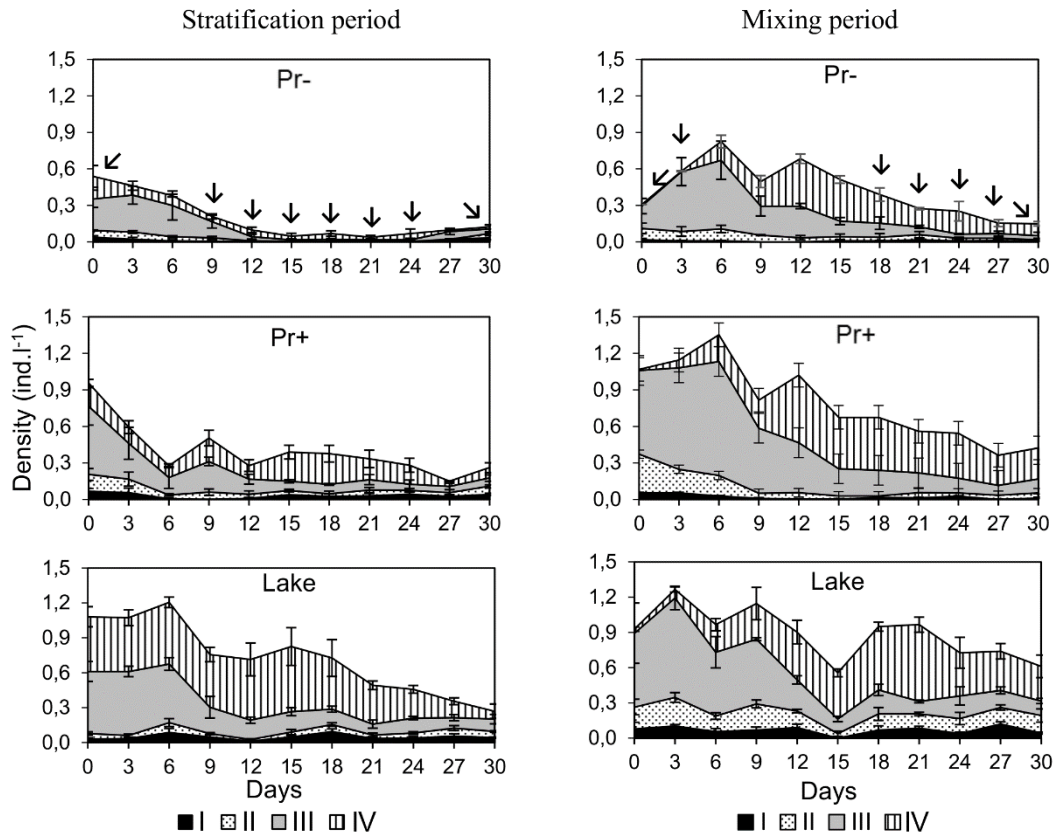


Figure 1.1: Contribution of *Chaoborus* spp. instars in the mesocosm experiments during the stratification and mixing periods. Arrows indicate days when the density of *Chaoborus* spp larvae in Pr- was at least 40% lower than in Pr+. This reduction varied between 22-88% (stratification period) and 24-71% (mixing period).

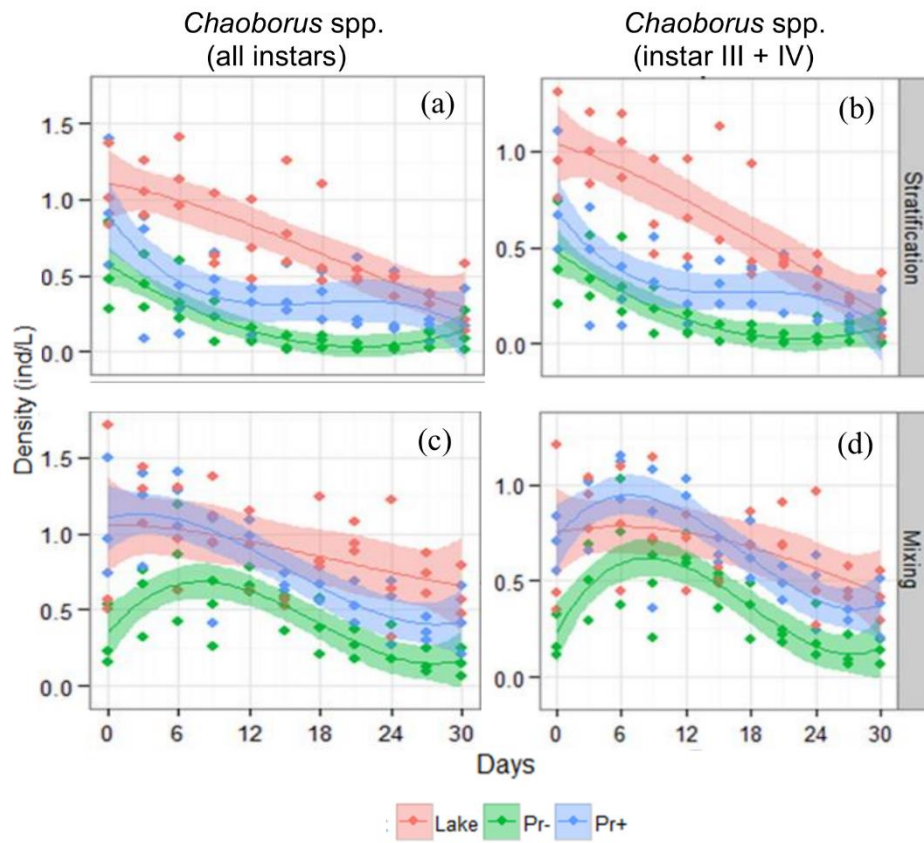


Figure 1.2: Adjusted models for the mean densities of *Chaoborus* spp. larvae in mesocosm experiments during the stratification (a, b) and mixing (c, d) periods.

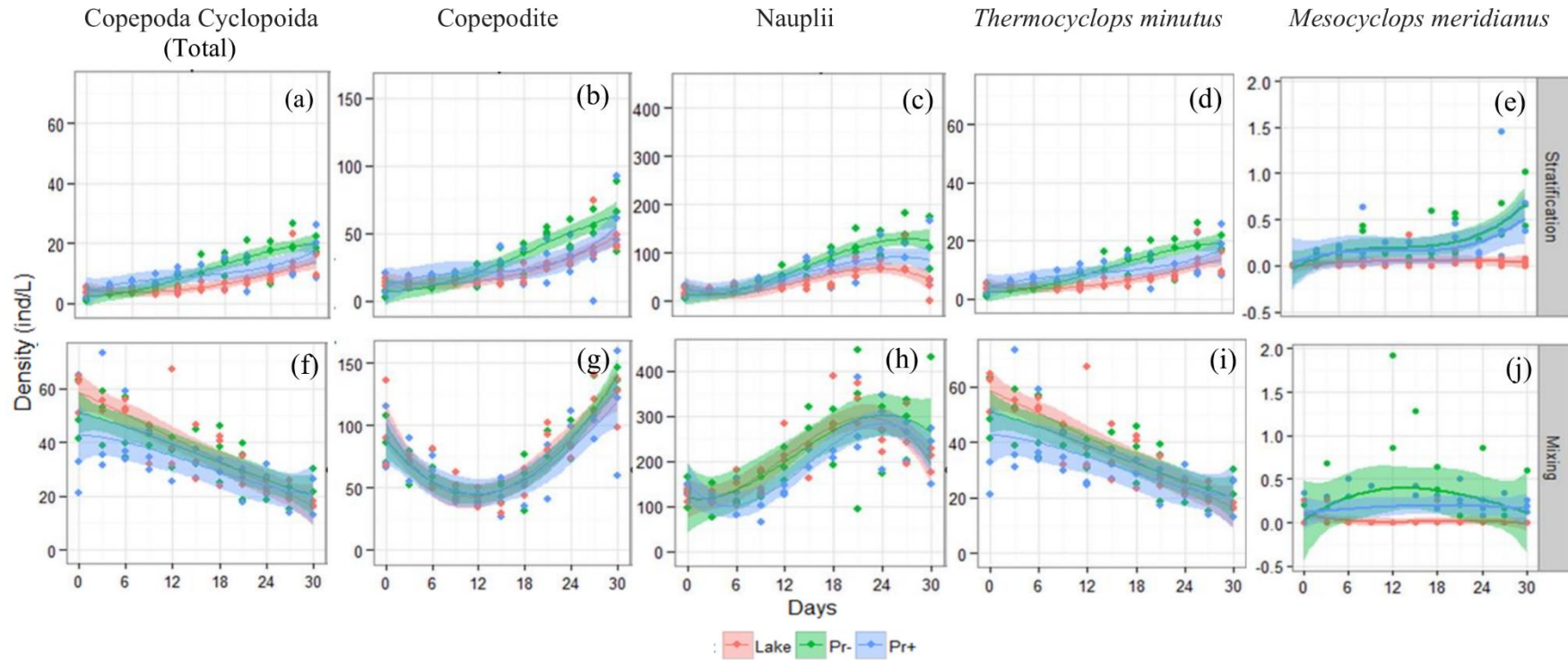


Figure 1.3: Adjusted models for the mean densities of Copepoda Cyclopoida (total), copepodite, nauplii, *Thermocyclops minutus*, and *Mesocyclops meridianus* in mesocosm experiments during the stratification (a, b, c, d, e) and mixing (f, g, h, i, j) periods.

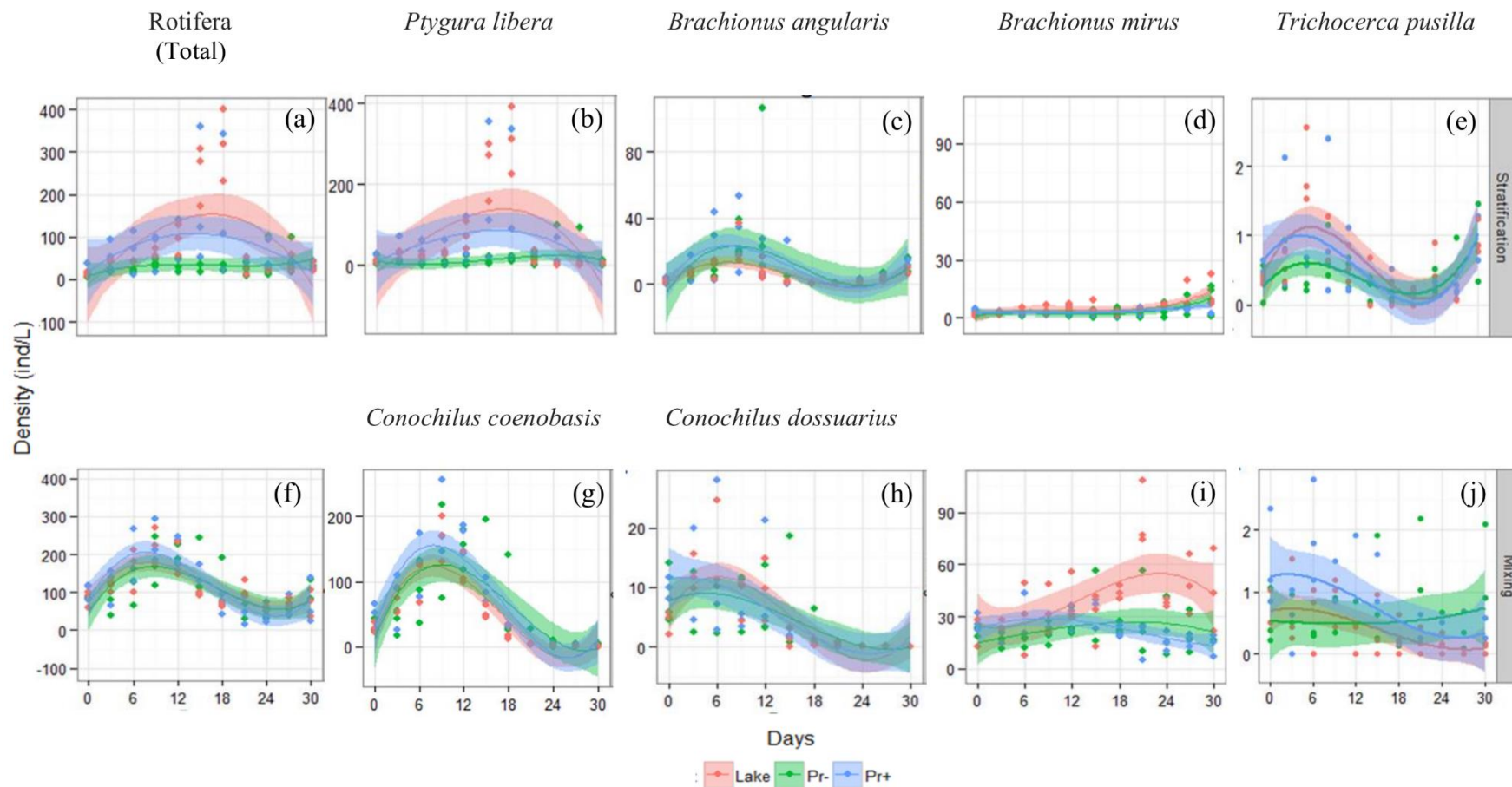


Figure 1.4: Adjusted models for the mean densities of *Rotifera* (total), *Ptygura libera*, *Brachionus angularis*, *Brachionus mirus*, *Trichocerca pusilla*, *Conochilus coenobasis*, and *Conochilus dossuarius* in mesocosm experiments during the stratification (a, b, c, d, e) and mixing (f, g, h, i, j) periods.

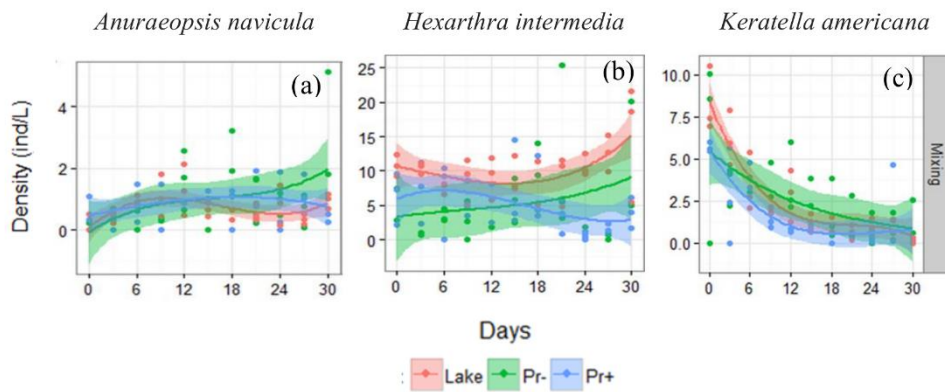


Figure 1.5: Adjusted models for the mean densities of *Anuraeopsis navicula*, *Hexarthra intermedia*, and *Keratella americana* in mesocosm experiments during the mixing period (a, b, c)

| Capítulo 1 |
Chaoborids and the “top-down” control of zooplankton prey

[Appendix S1](#): Mouth diameter of *Chaoborus* spp. larvae and body size of zooplankton prey found in lake Carioca during the years of 2014 and 2015

Predatory larvae	Mouth diameter (mm)*	Prey species	Body size (mm)**		References***
			length	width	
<i>Chaoborus brasiliensis</i>		COPEPODA			
IV	0.48 (0.39 - 0.60)	Family Cyclopidae			
III	0.33 (0.24 - 0.39)	<i>Mesocyclops longisetus</i> (Thiébaud, 1914)	1.26 - 2.80 ♀	0.55 ♀	12, 14, 18
II	0.18 (0.12 - 0.24)		0.82 - 0.91 ♂	-	
		<i>Mesocyclops meridianus</i> (Kiefer, 1926)	0.80 - 1.50 ♀	0.40 ♀	12, 14, 18
			0.85 ♂	-	
<i>Chaoborus magnificus</i>					
IV	0.35 (0.27 - 0.45)	<i>Microcyclops finitimus</i> Dussart, 1984	0.89 - 0.91 ♀	0.20 ♀	12, 14, 18
III	0.23 (0.18 - 0.30)				
II	0.15 (0.12 - 0.18)	<i>Thermocyclops minutus</i> (Lowndes, 1934)	0.41 - 0.56 ♀	0.16 ♀	4, 12
			0.35 - 0.49 ♂	-	
<i>Chaoborus</i> sp.		<i>Tropocyclops prasinus</i> (Kiefer, 1931)	0.50 - 0.68 ♀	0.14 ♀	12, 17
IV	0.27 (0.21 - 0.33)		0.47 ♂	-	
III	0.17 (0.15 - 0.21)	CLADOCERA			
II	0.12 (0.09 - 0.15)	Family Bosminidae			
		<i>Bosmina tubicen</i> Brehm, 1953	0.23 - 0.40	-	6
		<i>Bosmina hagdmani</i> Stingelin, 1904	0.29 - 0.34	-	3, 7
		<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard, 1895	0.25 - 0.34	-	1, 3, 6, 11
		Family Chydoridae			
		<i>Anthalona verrucosa</i> (Sars, 1901)	to 1.36		5
		<i>Anthalona verrucosa</i> (Sars, 1901)	to 1.36		5
		<i>Alonella dadayi</i> Birge, 1910	to 0.45	-	6
		<i>Chydorus eurynotus</i> Sars, 1901	0.35 - 0.48	-	6
		<i>Dunhevedia odontoplax</i> Sars, 1901	to 0.46	-	6

| Capítulo 1 |
Chaoborids and the “top-down” control of zooplankton prey

Appendix S1: Continuation

Predatory larvae	Mouth diameter (mm)*	Prey species	Body size (mm)**		References***
			length	width	
		CLADOCERA			
		Family Chydoridae			
		<i>Ephemeroporus barroisi</i> (Richard, 1894)	0.30	-	19
		<i>Ephemeroporus tridentatus</i> (Bergamin, 1931)	to 0.34	-	19
		Family Daphnidae			
		<i>Ceriodaphnia cornuta</i> Sars, 1886	0.31 - 0.60	-	6, 3
		Family Ilyocryptidae			
		<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrick, 1882	to 1.40		6
		Family Macrothricidae			
		<i>Macrothrix squamosa</i> Sars, 1901	0.37 - 0.77	-	6
		Family Moinidae			
		<i>Moina reticulata</i> (Daday, 1905)	0.51 - 0.64		8
		Family Sididae			
		<i>Diaphanosoma brevireme</i> Sars, 1901	0.75 - 1.04	-	6
		<i>Diaphanosoma birgei</i> Korinek, 1981	0.70 - 1.1	-	6
		ROTIFERA			
		Order Ploima			
		Family Brachionidae			
		<i>Anuraeopsis navicula</i> Rousselet, 1911	0.07 - 0.10	-	20
		<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	0.06 - 0.20	0.04 - 0.15	13, 21
		<i>Brachionus falcatus</i> Zacharias, 1898	0.12 - 0.32	0.10 - 0.14	21
		<i>Brachionus mirus</i> Daday, 1905	0.25	-	15
		<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, 1783	0.12 - 0.40	0.09 - 0.24	2, 10, 13, 21

| Capítulo 1 |
Chaoborids and the “top-down” control of zooplankton prey

Appendix S1: Continuation

Predatory larvae	Mouth diameter (mm)*	Prey species	Body size (mm)**		References***
			length	width	
		ROTIFERA			
		Order Ploima			
		Family Brachionidae			
		<i>Keratella americana</i> Carlin, 1943	0.11 - 0.28	0.05 - 0.06	2, 13
		Family Euchlanidae			
		<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	0.29 - 0.38	-	13
		Family Lecanidae			
		<i>Lecane arcula</i> Harring, 1914	0.07 - 0.08	0.04 - 0.05	16
		<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	0.09 - 0.16	0.06 - 0.10	2, 16
		<i>Lecane hamata</i> (Stokes, 1896)	0.07 - 0.09	0.04 - 0.06	16
		<i>Lecane leontina</i> (Turner, 1892)	0.12 - 0.24	0.08 - 0.20	2, 16
		<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	0.09 - 0.17	0.05 - 0.10	2, 13, 16
		Family Lepadellidae			
		<i>Lepadella acuminata</i> (Ehrenberg 1834)	0.09 - 0.11	0.05 - 0.07	20
		<i>Lepadella patella</i> (Müller, 1773)	0.09 - 0.10	0.06 - 0.09	20
		Family Notommatidae			
		<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1830)	0.25 - 0.45	0.25 - 0.30	16
		Family Trichocercidae			
		<i>Trichocerca pusilla</i> (Jennings, 1903)	0.07 - 0.11	-	15
		Family Trichotriidae			
		<i>Macrochaetus longipes</i> Myers, 1934	0.17 - 0.19	0.10 - 0.12	15
		<i>Macrochaetus sericus</i> (Thorpe, 1893)	0.07	-	10

Appendix S1: Continuation

Predatory larvae	Mouth diameter (mm)*	Prey species	Body size (mm)**		References***
			length	width	
		ROTIFERA			
		Order Flosculariaceae			
		Family Conochilidae			
		<i>Conochilus coenobasis</i> (Skorikov, 1914)	0.17 - 0.25	-	9
		<i>Conochilus dossuarius</i> Hudson, 1885	0.12 - 0.50	-	1, 15
		Family Flosculariidae			
		<i>Ptygura libera</i> Myers, 1934	0.14	-	1
		Family Hexarthridae			
		<i>Hexarthra intermedia</i> (Wiszniewski, 1929)	0.10 - 0.21	-	2, 15

* mean values obtained from the measurement of 50 larvae per instar sampled in lake Carioca (min - max)

** data obtained from the literature

References

- (1) Arcifa, M. S., E. A. T. Gomes & A. J. Meschiatti, 1992. Composition and fluctuations of the zooplankton of a tropical Brazilian reservoir. *Archiv für Hydrobiologie* 123: 479-495.
- (2) Branco, C. W., B. Kozłowsky-Suzuki & S. J. Paggi, 2005. Rotifers from a humic coastal lagoon of Rio de Janeiro State, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 40: 255-265.
- (3) Brito, S. L., P. M. Maia-Barbosa & R. M. Pinto-Coelho, 2013. Length-weight relationships and biomass of the main microcrustacean species of two large tropical reservoirs in Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 73: 593-604.

- (4) Brito, S. L. & P. M. Maia-Barbosa, 2009. Differences in body size of *Thermocyclops minutus* (Lowndes, 1934) in two tropical lakes. *Acta Limnologica Brasiliensia* 21: 409-414.
- (5) Elmoor-Loureiro, L. M. A., 2017. Cladóceros do Brasil: Familys Chydoridae e Euryceridae. Available at: <https://cladocera.wordpress.com/category/a/anthalona-verrucosa/>
- (6) Elmoor-Loureiro, L. M. A., 1997. Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil. Editora Universa, Brasília.
- (7) Elmoor-Loureiro, L. M. A., 1989. Ciclomorfose em *Bosmina* (Crustacea, Cladocera) no Lago Paranoá, Brasília. *Revista Brasileira de Zoologia* 6: 37-44.
- (8) Fuentes-Reines, J. M. & L. M. A. Elmoor-Loureiro, 2015. Annotated checklist and new records of Cladocera from the Ciénaga El Convento, Atlántico-Colombia. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 10: 189-202.
- (9) Hochberg, R., 2006. On the serotonergic nervous system of two planktonic rotifers, *Conochilus coenobasis* and *C. dossuarius* (Monogononta, Flosculariacea, Conochilidae). *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology* 245: 53-62.
- (10) Lucinda, I., 2003. Composição de rotífera em corpos d'água da bacia do rio Tietê São Paulo, Brasil. Master thesis, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brazil: 199 pp (in Portuguese).
- (11) Matsumura-Tundisi, T., A. C Rietzler, & J. G. Tundisi, 1989. Biomass (dry weight and carbon content) of plankton crustacea from Broa reservoir (Sao Carlos, SP-Brazil) and its fluctuation across one year. *Hydrobiologia* 179: 229-236.
- (12) Neves, G. P., 2011. Copépodes planctônicos (Crustacea, Calanoida e Cyclopoida) em reservatórios e trechos lóticos da bacia do Rio da Prata (Brasil, Paraguai, Argentina e Uruguai): taxonomia, distribuição geográfica e alguns atributos ecológicos. [Planktonic copepods (Crustacea, Calanoida and Cyclopoida) in reservoirs and lotic stretches of the Rio de la Plata basin (Brazil, Paraguay, Argentina and Uruguay): taxonomy, geographical distribution and some ecological attributes]. PhD thesis, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, Brazil: 230 pp (in Portuguese).

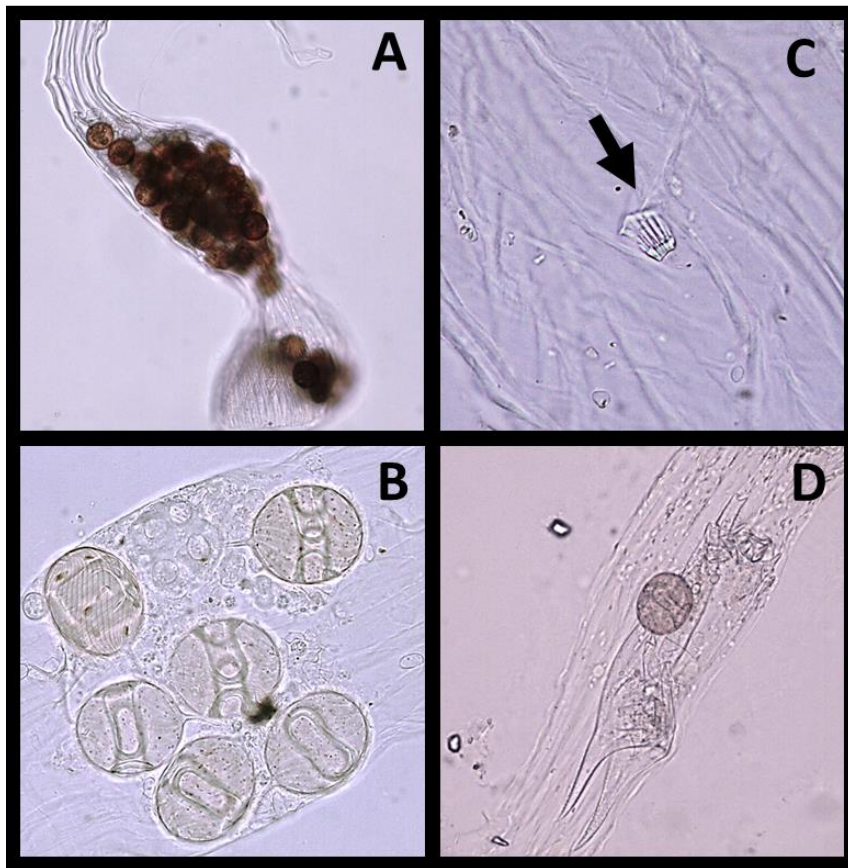
- (13) Olivier, S. R., 1965. Rotíferos Planctónicos De Argentina Con Claves De Las Principales Especies, Datos Biológicos Y Distribución Geográfica. Revista del Museo de La Plata Zoologia 8: 177-260.
- (14) Reid, J. W., 1985. Chave de identificação e lista de referências bibliográficas para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da Order Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). Boletim de Zoologia 9: 17-143.
- (15) Ruttner-Kolisko, A., 1974. Plankton rotifers: biology and taxonomy. Schweitzerbart, Stuttgart.
- (16) Segers, H., 1995. Rotifera 2. The Lecanidae (Monogononta). In Dumont, H. J. & T. Nogrady (eds), Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World 6. SPB Academic Publishing, The Hague: 1-226.
- (17) Sendacz, S. & E. Kubo, 1982. Copepoda (Calanoida e Cyclopoida) de reservatórios do estado de São Paulo. Boletim do Instituto de Pesca 9:51-189
- (18) Silva, W. M. D., 2003. Diversidade dos Cyclopoida (Copepoda, Crustácea) de água doce do estado de São Paulo: taxonomia, ecologia e genética. PhD thesis, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brazil: 170 pp (in Portuguese).
- (19) Smirnov, N. N., 1996. Cladocera: the Chydorinae and Sayciinae (Chydoridae) of the world. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- (20) Stemberger, R. S., 1979. A guide to rotifers of the Laurentian Great Lakes. U.S. Environmental Protection Agency, Cincinnati.
- (21) Varghese, M., L. Krishnan & V. J. Kuttyamma, 2006. Systematic account on rotifers of the genus *Brachionus* from Cochin Backwaters. Journal of the Marine Biological Association of India 48: 147-155.

CAPÍTULO 2

Caracterização da dieta de larvas do gênero *Chaoborus* (Diptera) em uma lagoa neotropical

Daniel M. Maroneze¹, Rosa M. Menendez¹, Diego G. F. Pujoni¹, Cristiane F. Barros² e Paulina

M. Maia-Barbosa¹



Itens encontrados nos papos das larvas de *Chaoborus* spp. A – Papo com grande número de fitoflagelados. B – Fitoflagelados. C – Parte de um trophi de rotífero (seta). D – Fitoflagelado e rotífero.
Fotos: Daniel M. Maroneze

¹Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática (LIMNEA), ICB, Universidade Federal de Minas Gerais.

²Universidade do Estado de Minas Gerais

Caracterização da dieta de larvas do gênero *Chaoborus* (Diptera) em uma lagoa neotropical

RESUMO

Descrições sobre o hábito alimentar de organismos pelágicos são essenciais para se compreender a organização da teia trófica e o fluxo de energia em ecossistemas aquáticos continentais. O presente trabalho caracterizou a dieta de larvas de três espécies de *Chaoborus* (*Chaoborus brasiliensis*, *C. magnificus* e *Chaoborus* sp.) coexistentes em uma lagoa natural (lagoa Carioca) do complexo lacustre do médio rio Doce (Minas Gerais – Brasil). Os dados foram obtidos através da análise do conteúdo dos papos e aplicação de índice de importância alimentar (IRI). Um total de 1.139 larvas foram dissecadas, das quais 73% apresentaram papos com algum conteúdo. Presas pertencentes a 21 táxons foram consumidas pelas larvas heteroespecíficas, incluindo fitoflagelados, rotíferos, microcrustáceos e caoborídeos. Fitoflagelados da espécie *Peridinium baliense* corresponderam ao item mais importante na dieta das larvas da espécie de menor tamanho corporal (*Chaoborus* sp.). Rotíferos (*Trichocerca pusilla*, *Brachionus mirus* e/ou *Conochilus coenobasis*) destacaram-se na alimentação das larvas heteroespecíficas de praticamente todos os instares. Copépodes ciclopóides (copepoditos e/ou adultos de *Thermocyclops minutus*) foram ranqueados entre as presas mais relevantes na dieta das larvas das espécies de tamanho corporal intermediário (*Chaoborus magnificus*) e maior (*C. brasiliensis*). Tanto canibalismo quanto predação interespecífica ocorreram na comunidade local. Nossos resultados indicam que as larvas das três espécies apresentam comportamento onívoro nessa lagoa neotropical consumindo presas de diferentes níveis tróficos durante os distintos estágios de seu desenvolvimento. Em teoria, estas descrições da dieta das larvas de *Chaoborus* podem ser úteis para o melhor entendimento sobre a natureza das cascatas tróficas e a organização das teias alimentares aquáticas tropicais

visto que modelos matemáticos recentes sugerem que predadores com hábitos onívoros são capazes de modificar a direção e a força das respostas top-down dependendo de suas posições nas cadeias alimentares (predadores de topo ou intermediários).

Palavras chave: conteúdo dos papos, predador invetebrado, dieta e onivoria.

INTRODUÇÃO

Larvas de *Chaoborus* (Diptera) podem assumir um papel de grande relevância na organização de teias alimentares dulciaquícolas ao regularem (diretamente ou indiretamente) populações de níveis tróficos inferiores (Pinto-Coelho et al., 2008). Em teoria, são capazes de participar da transferência do carbono orgânico das bactérias aos peixes (Moore et al., 1994) ou mesmo de alterar o fluxo de energia original de um lago (Pinto-Coelho et al., 2008). Ao longo do tempo, alguns estudos têm constatado que elas exibem dietas bastante variadas em certos habitats consumindo desde microalgas até insetos imaturos (Moore, 1988a; Arcifa, 2000; Jäger et al., 2011). Com esse amplo espectro alimentar, não é raro que consumam itens alternativos conforme suas presas preferidas se tornam escassas no ambiente (Lewis, 1977; Arcifa, 2000). Entretanto, certas presas (como copépodes e rotíferos) parecem acelerar a sua maturação ou reduzir a mortalidade das populações (Pastorok, 1980a; Neill & Peacock, 1980; Stenson & Svensson, 1995). Nesse contexto, é possível que o sucesso dos caoborídeos em um local esteja intimamente associado, dentre outros fatores, à disponibilidade de recursos alimentares específicos (“food bottleneck”) (Neill & Peacock, 1980; Stenson & Svensson, 1995).

Em uma lagoa no sudeste do Brasil (lagoa Carioca), larvas de *Chaoborus* são bastante numerosas na coluna d’água exibindo picos de densidade de até 15 indivíduos

por litro (PELD, dados não publicados). A principal explicação para esse cenário é a drástica redução da ictiofauna planctívora causada pela ação de peixes piscívoros não-nativos introduzidos (Pinto-Coelho et al., 2008). Sem a pressão original exercida pelos peixes planctívoros, foi sugerido que o tamanho das populações desse inseto aumentou descontroladamente o que pode ter levado à extinção de pequenos cladóceros limnéticos (Pinto-Coelho et al., 2008). Localmente, os caoborídeos não exibem mais o típico comportamento anti-predação de migração vertical diária e podem se alimentar durante 24 horas o que amplia de modo considerável o impacto deles sobre as populações das presas (Bezerra-Neto et al., 2009 e 2012).

Infelizmente, trabalhos sobre a ecologia trófica das três espécies de *Chaoborus* que coexistem atualmente na lagoa Carioca são escassos (*Chaoborus brasiliensis*, *C. magnificus* e *Chaoborus* sp.). Através de um estudo pioneiro com isótopos estáveis, Reis et al. (2017) avaliaram as relações alimentares entre os componentes do plâncton desse ambiente. Em tal pesquisa, os organismos foram agrupados em classes de tamanho (ex., fitoplâncton e detritos associados, microzooplâncton, mesozooplâncton e larvas de caoborídeos) sendo tecnicamente impossível segregá-los em nível específico. Segundo os autores, os tecidos das larvas de caoborídeos apresentaram valores de $\delta^{13}\text{C}$ mais negativos do que as frações do plâncton analisadas sugerindo que elas utilizam fontes de carbono ainda desconhecidas no local. Diante do exposto, fica evidente a necessidade de se obter informações mais detalhadas sobre os hábitos alimentares das larvas nessa lagoa. Esse sistema com teia trófica original completamente alterada está dentro de uma unidade de conservação de proteção integral necessitando urgentemente de novas estratégias de manejo (Pinto-Coelho et al., 2008).

A análise dos conteúdos dos papos é um método amplamente aceito para se estudar a composição da dieta das larvas de *Chaoborus*. Integrada com os estudos de

isótopos estáveis, amplia o entendimento das interações tróficas das quais esse invertebrado predador participa (Persaud & Dillon, 2010). Assim, o presente trabalho visou responder por meio do estudo do conteúdo dos papos e aplicação de índice alimentar as seguintes perguntas: (1) qual o espectro alimentar das larvas de *Chaoborus* que coexistem atualmente na lagoa Carioca (instares das diferentes espécies)? (2) quais presas planctônicas são as mais importantes na dieta dessas larvas? Apesar da essência descritiva, informações dessa natureza são relevantes para a lagoa Carioca visto que podem ajudar a esclarecer quais recursos alimentares são consumidos atualmente pelas larvas sustentando suas densas populações locais.

MATERIAL E MÉTODOS

A lagoa Carioca situada no Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais, Brasil (19°45'26.0"S; 42°37'06.2"O) apresenta área superficial de 14,1 ha e profundidade máxima de 11,8 m (Bezerra Neto et al., 2010; Barros et al., 2013; Reis & Barbosa, 2014). Possui vegetação nativa nas margens (Mata Atlântica secundária), é oligomesotrófica e permanece termicamente estratificada entre os meses de setembro a abril (monomítica quente) (Petruccio & Barbosa, 2004; Brighenti et al. 2015). Entre os meses de setembro a outubro de 2014 (estratificação) e junho a julho de 2015 (circulação), larvas de *Chaoborus* foram coletadas durante a manhã (9:00 – 11:00 horas) a cada três dias (total de 30 dias) em três estações amostrais na zona limnética da lagoa. Dois períodos distintos (estratificação e circulação) foram escolhidos para realização das coletas, visto que as alterações sazonais de temperatura e consequente mistura da coluna d'água estão relacionados com flutuações das populações zooplanctônicas e fitoplanctônicas locais (mudanças na disponibilidade de alimento para as larvas predadoras). As amostras foram obtidas através de arrasto vertical com rede de plâncton (45 µm de malha). Logo após a

coleta, os organismos foram narcotizados com água gaseificada, de modo a impedir a regurgitação do conteúdo presente nos papos, e depois fixados com solução de formol 4% (Peters, 1984; Câmara et al., 2012).

Com base em caracteres morfológicos (escudo pré-labral, antena, mandíbula e processo pós-abdominal), larvas de três espécies são distinguidas atualmente no local. Esse cenário se confirma quando elas são criadas em laboratório e as pupas e os adultos (tanto machos quanto fêmeas) comparados entre si. Vale destacar que o conhecimento taxonômico sobre esse gênero na região neotropical é ainda limitado, com poucas espécies tendo larvas, pupas e adultos descritos (Borkent, 2009). Até o momento, larvas de duas espécies foram identificadas (*Chaoborus brasiliensis* e *C. magnificus*). A terceira espécie, ainda sob análise taxonômica, é referida no presente trabalho como *Chaoborus* sp. Além da divergência dos caracteres morfológicos, as larvas heteroespecíficas apresentam diferenças de tamanho significativas quando indivíduos de um mesmo instar são confrontados (Maroneze, em preparação). Considerando os valores médios do comprimento do corpo, da cápsula cefálica, da antena e do diâmetro da boca, elas podem ser dispostas em ordem decrescente quanto à dimensão da seguinte maneira: *Chaoborus brasiliensis* > *Chaoborus magnificus* > *Chaoborus* sp (Capítulo 3 desta tese). Não foi possível separar as larvas de instar I em espécies, dificuldade também relatada por outros pesquisadores (Stahl, 1966; Fedorenko, 1975).

Em laboratório, sob microscópio estereoscópico, as larvas foram dissecadas e os conteúdos presentes nos papos removidos conforme procedimento descrito por Arcifa (2000). Inicialmente, o material removido foi mantido em lâminas com gotas de água e analisado sob microscópio óptico. Posteriormente, alíquotas de hipoclorito de sódio foram acrescentadas a esse material para dissolver a matéria orgânica e possibilitar a visualização de estruturas necessárias para a identificação de determinadas presas

(“trophi” de rotíferos) (Moore, 1988b; Williamson, 1983). O número de papos avaliados por espécie e instar ocorreu em função da quantidade de larvas disponíveis para dissecação. Para cada um dos itens alimentares (*i*) foram calculadas a proporção em número (%N) (número de presas do item *i* em relação ao número total de presas), em biomassa (%B) (biomassa do item *i* em relação a biomassa total consumida) e a frequência de ocorrência (%F) (número de papos contendo o item *i* em relação ao número total de papos com alimento). Essas métricas são empregadas em trabalhos de ecologia trófica de vertebrados e invertebrados aquáticos (Hyslop, 1980; Durieu & Thomaz, 1995). A biomassa dos diferentes itens (táxons) foi estimada por meio do biovolume a partir das medidas, cálculos e procedimentos adotados por Barros (2010) e Pujoni (2015).

Para a estimativa dos itens alimentares mais importantes na dieta das larvas, calculou-se o índice de importância relativa (IRI%) proposto originalmente para o estudo dos hábitos alimentares de peixes (George & Hadley, 1979). Esse índice integra a proporção em número (%N), a proporção em biomassa (%B) e a frequência de ocorrência (%F) gerando um valor para cada item alimentar (*i*) registrado na dieta do grupo em estudo (Grant & Brown, 1998). O IRI é expresso em porcentagem e os valores de todos os itens alimentares somados resultam em 100% (Lynott et al., 1995; Christensen & Moore, 2007). Para um determinado item alimentar (*i*), o valor 0% significa que ele é sem importância pois não está presente na dieta enquanto o valor 100% representa que ele é muito relevante tendo sido o único recurso consumido (Carpenter et al., 1987; Christensen & Moore, 2007). O cálculo desse índice se baseia na seguinte fórmula: $IRI = 100AI(i)/\sum_{i=1}^n AI(i)$, onde $AI(i) = \%F(i) + \%N(i) + \%B(i)$ e *n* = número de diferentes itens alimentares (George & Hadley, 1979).

RESULTADOS

Do total de 1.139 larvas dissecadas, 829 (73%) apresentaram papos com alimento e 310 (27%) papos vazios. Considerando todas as espécies de *Chaoborus*, a porcentagem de larvas com conteúdo nos papos variou, nos dois períodos de estudo, entre 48 a 91% ([Tabela 2.1](#)). A maior proporção de papos contendo alimento (91%) foi registrada nas larvas de *Chaoborus brasiliensis* em final de desenvolvimento (instar IV) durante o período de circulação. Presas pertencentes a 21 táxons foram identificadas na dieta das três espécies, incluindo rotíferos (9), fitoflagelados (8), microcrustáceos (2) e caoborídeos (2) ([Tabela 2.2](#)). Em média, de 1 a 5 presas pertencentes a 1 ou 2 táxons distintos ocorreram nos papos com algum conteúdo alimentar. O número máximo de presas (47 *Trachelomonas volvocina* + 1 *Brachionus mirus*) foi registrado no papo de uma larva de instar III (*C. magnificus*). A maior variedade de presas (7 táxons distintos – *Anuraeopsis navicula*, *B. mirus*, *B. angularis*, *Trichocerca pusilla*, *T. volvocina*, *T. armata* e *Peridinium baliensi*) ocorreu em um papo de um indivíduo de instar IV (*Chaoborus* sp.) ([Tabela 2.1](#)).

Itens não passíveis de identificação devido ao alto grau de digestão e/ou fragmentação foram observados em cerca de 7% do total de papos com alimento. Nas espécies de tamanho corporal menor (*Chaoborus* sp.) e intermediário (*C. magnificus*), fitoflagelados ou rotíferos foram os itens mais numerosos (%N) na dieta dos instares II, III e IV ([Figuras 2.1D](#), [2.1G](#) e [2.2D](#)). Copépodes ciclopóides ou caoborídeos predominaram principalmente nos papos das larvas de instar IV da espécie de tamanho corporal maior (*Chaoborus brasiliensis*) ([Figuras 2.1A](#) e [2.2A](#)). Em termos de biomassa (%B), fitoflagelados contribuíram pouco para o total ingerido pela maioria das larvas. Essas microalgas tiveram maior representatividade (>25%) na dieta de *Chaoborus* sp. (especialmente instares II e III) ([Figura 2.1H](#)). Apesar dessa contribuição dos fitoflagelados, mais de 56% da biomassa presente nos papos dessas larvas

corresponderam a rotíferos. Esse percentual foi reduzido (<20%) na dieta das larvas (instares III e IV) de *C. brasiliensis* e *C. magnificus* cuja maior parte da biomassa foi representada por microcrustáceos e caoborídeos ([Figuras 2.1B](#), [2.1E](#), [2.2B](#) e [2.2E](#)).

Quanto à frequência de ocorrência (F%), nenhum dos itens alimentares ingerido pelas larvas atingiu o valor de 100%. Fitoflagelados foram encontrados em pelo menos 55% dos papos com algum conteúdo alimentar das larvas de *Chaoborus* sp. (instares II, III e IV) ([Figuras 2.1I](#)). De modo geral, rotíferos figuraram como uma das presas mais recorrentes na dieta de *C. magnificus* sendo consumidos por mais de 46% das larvas de instares II, III e IV ([Figuras 2.1F](#) e [2.2F](#)). Apesar de não compreenderem necessariamente o item mais frequente, microcrustáceos ocorreram em 25 a 63% dos papos das larvas de *C. brasiliensis* e *C. magnificus* (instares III ou IV) ([Figuras 2.1C](#), [2.1F](#), [2.2C](#) e [2.2F](#)). Caoborídeos foram raros nos papos dissecados sendo mais frequentes (46%) no trato digestivo das larvas de *C. brasiliensis* (instar IV) coletadas no período de estratificação ([Figura 2.1C](#)).

Quando a proporção em número (%N), em biomassa (%B) e a frequência de ocorrência (%F) das diferentes presas foram integradas, o índice de importância relativa (IRI%) apontou *Peridinium baliense* como principal item na dieta das larvas de *Chaoborus* sp. tanto para os indivíduos de instares II (IRI = 42,1%), III (IRI = 39,9%) e IV (IRI = 25,3%) ([Tabela 2.3](#)). Tendência semelhante foi observada para as larvas de *C. magnificus* (instar II) sendo *P. baliense* e *Trachelomonas volvocina* itens preponderantes na alimentação delas tanto no período de estratificação (IRI = 28,5% e 19,1%) quanto no de circulação (IRI = 9,0% e 28,7%) ([Tabela 2.4](#)). Rotíferos e/ou microcrustáceos também exibiram valores de importância relativa (IRI%) não tão distantes dos fitoflagelados. Para as larvas de *C. brasiliensis* (instar II) os itens que mais se destacaram na dieta, foram: *B.*

mirus (IRI = 35,5%), copepodito de Cyclopoida (IRI = 17,7%) e *T. volvocina* (IRI = 11,5%) ([Tabela 2.5](#)).

Em relação à dieta das larvas em final desenvolvimento (instar III e IV), microcrustáceos e/ou caoborídeos sempre figuram entre os três itens com os maiores valores de importância relativa (IRI%) tanto para *C. brasiliensis* como para *C. magnificus* ([Tabelas 2.4](#) e [2.5](#)). Por exemplo, no período de estratificação, caoborídeos foram o principal alimento das larvas de *C. brasiliensis* (instar IV) (IRI = 40,7%) e o terceiro item mais importante na dieta de *C. magnificus* (instares III e IV) (IRI = 13,8% e 18,8%). No período de circulação, adultos de *Thermocyclops minutus* corresponderam a presa de maior importância na alimentação dessas larvas em ambas as espécies ([Tabelas 2.4](#) e [2.5](#)). É importante destacar também o papel notável dos rotíferos (*B. mirus*, *C. coenobasis* ou *T. pusilla*) como recurso alimentar para essas larvas em ambos os períodos de coleta. O fitoflagelado *T. volvocina* foi relevante ainda na dieta de alguns indivíduos (instar IV – *C. brasiliensis* e instar III – *C. magnificus*) coletados durante o período de estratificação ([Tabelas 2.4](#) e [2.5](#)).

DISCUSSÃO

Nossas análises demonstraram que as larvas das três espécies de *Chaoborus* coexistentes na lagoa Carioca apresentam espectro alimentar diversificado sendo tanto presas fitoplanctônicas quanto zooplanctônicas importantes em suas dietas. Esse comportamento onívoro corrobora descrições do hábito alimentar de larvas de diferentes espécies de *Chaoborus* (incluindo *C. brasiliensis*) coletadas em vários lagos ou reservatórios ao redor do mundo (Hare & Carter, 1987; Moore et al., 1994; Arcifa, 2000; Câmara et al., 2012). Na nossa área de estudo, microalgas flageladas foram encontradas (individualmente ou conjuntamente) nos papos de todas as espécies, independente das

larvas serem de instar II, III ou IV. Discussões sobre o papel do fitoplâncton como alimento dos caoborídeos têm sido recorrentes na literatura. Há ponderações se o valor energético de um item tão pequeno compensaria o gasto de sua captura por uma larva maior (Hare & Carter, 1987) ou se as microalgas não estariam, na verdade, no trato digestório das presas herbívoras consumidas (Moore, 1988a; Irvine, 1997). Em alguns ambientes, fitoflagelados ou diatomáceas parecem ser mais consumidas por larvas de instares finais quando há escassez de presas animais na coluna d'água (Arcifa, 2000; Croteau et al., 2003).

Contrapondo essa visão, existem evidências da importância do fitoplâncton como alimento habitual para esse invertebrado predador. Por exemplo, nos papos das larvas muitas vezes são encontrados apenas fitoflagelados sem nenhum vestígio de presa animal, fato também observado no presente estudo. Considerando os indivíduos de instar II das três espécies da lagoa Carioca, entre 7 a 46% dos papos com alimento apresentaram somente microalgas. Tal percentual variou de 5 a 57% nos indivíduos de instar III e de 1 a 44% nas larvas de instar IV. Métodos alternativos de captura de alimento que demandam menos energia (filtração pelos leques mandibulares) talvez sejam úteis na obtenção de algas e protozoários (Pastorok, 1980b; Guiguere & Dill, 1983; Hare & Carter, 1987). O consumo de fitoflagelados pode ocorrer ainda independente da disponibilidade de presas animais na coluna d'água (Hare & Carter, 1987; Moore et al., 1994). Mesmo sem o fornecimento de presas zooplancônicas, pupas já foram obtidas em laboratório a partir de ovos de *Chaoborus* misturados com algas filamentosas (Swüste et al., 1973). No ambiente natural, análises isotópicas também já apontaram o séston como importante fonte de carbono para larvas de diferentes estágios de desenvolvimento (Jeong & Park, 2010; Reis, 2014).

Diante do exposto, é razoável supor que o fitoplâncton representa uma fonte de energia considerável para os caoborídeos em algumas lagoas (ex., Hare & Carter, 1987; Moore et al., 1994). Isso parece ocorrer na lagoa Carioca, notadamente para a espécie de menor tamanho corporal (*Chaoborus* sp.), cuja a dieta dos indivíduos de instares II, III e IV tiveram os fitoflagelados do gênero *Peridinium* como o item mais importante. A presença dessas microalgas nos papos das larvas de instar IV de todas as espécies contrasta ainda com registros feitos em outros lagos onde os indivíduos desse estágio consumiram somente presas animais (López e Zoppi de Roa, 2005). Embora as larvas dos últimos instares não sejam estritamente carnívoras na nossa área de estudo, itens de origem animal tiveram notável valor para elas. Rotíferos distintos quase sempre figuraram entre os principais itens na dieta das larvas heteroespecíficas dos instares, II, III e IV.

Tais resultados não surpreendem porque: (1) rotíferos são amplamente registrados na dieta das larvas de *Chaoborus* de todos os estágios de desenvolvimento (Chimney et al., 1981; Sardela & Carter, 1983; Williamsom, 1983; Moore, 1988a; Arcifa, 2000; Câmara et al., 2012); (2) dependendo do instar, as larvas podem consumir um montante diário de rotíferos superior ao próprio peso ou mesmo exibir uma das mais altas taxas de ingestão dessas presas entre os predadores invertebrados (Moore, 1988b, Moore & Gilbert, 1987); e (3) na lagoa Carioca, rotíferos correspondem a uma das presas animais mais abundantes apresentando forte sobreposição (espacial e temporal) com esse predador na coluna d'água (Brito & Maia-Barbosa, 2009; Bezerra-Neto et al., 2009 e 2012; PELD, dados não publicados; dados do presente estudo). Devido a esta elevada e contínua oferta de rotíferos na lagoa Carioca, provavelmente as populações locais de *Chaoborus* não estão sujeitas aos impactos negativos que afetam intensamente os caoborídeos (alta taxa de mortalidade dos instares iniciais) quando tais presas são escassas

na coluna d'água (“food bottleneck”) (e.g Neil & Peacock, 1980; Stenson & Svensson, 1995; Sardela & Carter, 1987).

Das nove espécies de rotíferos registradas nos papos das larvas, *Trichocerca pusilla*, *Brachionus mirus* e/ou *Conochilus coenobasis* foram geralmente as de maior importância. Nem todas foram ingeridas pelas larvas heteroespecíficas dos diferentes instares. Rotíferos distintos também exibiram importância relativa semelhante na dieta de algumas larvas. Seleção diferencial à medida que as larvas envelhecem (Moore & Gilbert, 1987), falhas na captura de táxons com comportamento anti-predação (Swift, 1992) e oferta desigual das espécies no ambiente (Williamson, 1983) são alguns dos fatores que poderiam estar relacionados com essas diferenças. Microcrustáceos e/ou caoborídeos corresponderam as demais presas animais consumidas, porém, com importância variada na dieta das larvas heteroespecíficas. Em *Chaoborus* sp., o copépode *T. minutus* ocorreu somente nos papos dos indivíduos de instar IV. Por ser a menor espécie da lagoa Carioca, é provável que, assim como relatado por Hare & Carter (1987) em um lago africano, ela capture de modo mais eficiente itens menores o que explicaria a baixa proporção de presas maiores em sua dieta. Copepoditos e adultos (*T. minutus*) tiveram maior relevância para as larvas (instares II, III e IV) de *C. magnificus* e *C. brasiliensis*.

Na literatura, copépodes são extensamente retratados como um dos principais microcrustáceos na dieta dos caoborídeos, porém, essa constatação talvez apenas reflita a escassez de outras presas no plâncton de alguns lagos (Lewis, 1997). Isso pode ser uma das explicações do porque os raros cladóceros da lagoa Carioca não foram registrados nos papos das larvas. Apesar de *T. minutus* ser, entre as presas maiores, praticamente o único microcrustáceo disponível, isso não parece afetar negativamente as populações desse invertebrado predador. Na verdade, a alta disponibilidade desse copepóde pode ser um dos fatores decisivos para o sucesso local das duas espécies maiores (*C. brasiliensis*

e *C. magnificus*). Devido ao formato do corpo e à maior digestibilidade, copépodes parecem ser uma presa mais interessante do que os cladóceros para as larvas da lagoa Carioca (Claro et al., 1987). Dados de laboratório também já apontaram que o crescimento larval pode ser mais acelerado quando copépodes são consumidos (Pastorok, 1980a). Durante o presente trabalho, larvas foram criadas em laboratório para a obtenção de adultos. Poucos mosquitos emergiram das pupas oriundas de larvas alimentadas com cladóceros. Esse cenário mudou quando copépodes e rotíferos da lagoa foram ofertados indicando que o desenvolvimento adequado pode estar estreitamente associado à presas particulares do local.

A presença de larvas da mesma e/ou de outra espécie em alguns papos dissecados apontaram que tanto o canibalismo quanto a predação interespecífica ocorrem na lagoa Carioca. Larvas da espécie de menor tamanho corporal (*Chaoborus* sp.) foram as únicas que não consumiram caoborídeos, porém, serviram de alimento para as demais espécies. Larvas de *C. magnificus* (instar IV) ingeriram tanto indivíduos heteroespecíficos quanto monoespecíficos. O canibalismo não foi registrado em *C. brasiliensis* apesar das larvas congêneres serem um dos itens mais importante da dieta dos indivíduos de instar IV. Tanto o canibalismo quanto a predação interespecífica já foram observados anteriormente em populações de outros lagos (Fedorenko, 1975; Hare & Carter, 1987; Castilho-Noll & Arcifa, 2007; Câmara et al., 2012). Considerando que as larvas de instar I encontradas nos papos não puderam ser classificadas em espécies, as relações de predação acima descritas devem ser interpretadas com cautela podendo ser o cenário real mais complexo do que o observado.

Em suma, a análise dos conteúdos dos papos associada ao índice de importância relativa (IRI) revelaram que na lagoa Carioca: (1) as larvas das três espécies de *Chaoborus* são onívoras, consumindo presas diversas ao longo do desenvolvimento

(amplo espectro alimentar); (2) fitoflagelados do gênero *Peridinium* correspondem ao principal item na dieta das larvas (instares II, III e IV) da espécie de menor tamanho corporal (*Chaoborus* sp.); (3) rotíferos (*T. pusilla*, *B. mirus* e/ou *C. coenobasis*) destacam-se na alimentação das larvas heteroespecíficas de praticamente todos os estágios de desenvolvimento; (4) copépodes ciclopóides (copepoditos e/ou adultos de *T. minutus*) são uma das presas mais importantes na dieta das larvas (instares II, III e IV) de *C. magnificus* e de *C. brasiliensis*; (5) canibalismo e predação interespecífica ocorrem no local sendo as larvas de caoborídeos um alimento relevante para os indivíduos de instar IV da espécie de maior tamanho corporal (*C. brasiliensis*). Esses resultados detalham quais recursos alimentares estão sustentando atualmente as densas populações larvais dessa lagoa.

Muitas dessas presas, tanto as espécies fitoplanctônicas quanto zooplanctônicas, são amplamente distribuídas pelo sistema lacustre do médio rio Doce (Pujoni, 2010; Barros et al. 2013). A redução dos peixes planctívoros é considerada por Pinto-Coelho et al. (2008) como o fator desencadeador do crescimento exacerbado das populações desse invertebrado predador na região. Integrando essas informações com os hábitos alimentares descritos no presente estudo, presumimos que vários lagos da região oferecem condições bastante favoráveis para as larvas de *Chaoborus*. A pequena pressão exercida pelos predadores remanescentes provavelmente interaje com a alta oferta de rotíferos e copépodes garantindo a persistência das densas populações larvais locais. Especialmente nas lagoas menores como a Carioca, as larvas podem estar vivendo em uma coluna d'água saturada de alimento na maior parte do ano o que permitiria o consumo das presas sob taxas máximas e amenizaria eventuais efeitos negativos associados à competição interespecífica (densidade média total dos copépodes entre 93 a 317 ind/L e dos rotíferos entre 63 a 113 ind/L no ciclo sazonal 2014-2015). Para trabalhos futuros,

sugere-se a realização de experimentos sobre a resposta funcional das larvas locais (“relação entre a taxa de consumo de um determinado predador com a densidade de sua presa” – Ricklefs, (2010)) bem como sobre o desenvolvimento conjunto delas em cenários de disponibilidade de alimento variável (ex., partilha de presas escassas) de modo a confirmar tais hipóteses.

REFERÊNCIAS

- Arcifa, M. S. (2000). Feeding habits of Chaoboridae larvae in a tropical Brazilian reservoir. *Brazilian Journal of Biology*, 60: 591-597.
- Barros, C. F. Z., Santos, A. M. M., & Barbosa, F. A. R. (2013). Phytoplankton diversity in the middle Rio Doce lake system of southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 27: 327-346.
- Barros, C. F. Z. (2010). Diversidade e ecologia do fitoplâncton em 18 lagoas naturais do médio Rio Doce. Belo Horizonte: Universidade Federal de Minas Gerais. 119 p. [Tese de Doutorado].
- Bezerra-Neto, J. F., Brighenti, L. S., Mello, N. A. S. T., & Pinto-Coelho, R. M. P. (2012). Hydroacoustic assessment of fish and *Chaoborus* (Diptera-Chaoboridae) distribution in three neotropical lakes. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 24: 18-28.
- Bezerra-Neto, J. F., Brighenti, L. S., & Pinto-Coelho, R. M. P. (2010). A new morphometric study of Carioca Lake, Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais State, Brazil. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 32: 49-54.
- Bezerra-Neto, J. F., Mello, N. A. S. T., Maia-Barbosa, P. M., & Pinto-Coelho, R. M. P. (2009). The role of predation in the diel vertical migration of zooplankton in two tropical freshwater ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 21: 45-56.

- Borkent, A. (2009). Chaoboridae. In Brown, B. V., Borkent, A., Cumming, J. M., Wood, D. M., & Zumabdo, M. (Eds.). *Manual of Central American Diptera*. Calgary: NRC Research Press, p. 365-367.
- Brighenti, L. S., Staehr, P. A., Galiardi, L. M., Brandão, L. P. M., Elias, E. C., Mello, N. A. S. T., Barbosa, F. A. R., & Bezerra-Neto, J. F. (2015). Seasonal changes in metabolic rates of two tropical lakes in the Atlantic Forest of Brazil. *Ecosystems*, 18: 589-604.
- Brito, S. L., & Maia-Barbosa, P. M. (2009). Differences in body size of *Thermocyclops minutus* (Lowndes, 1934) in two tropical lakes. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 21: 409-414.
- Câmara, C. F., Castilho-Noll, M. S. M., & Arcifa, M. S. (2012). Predation on microcrustaceans in evidence: the role of chaoborid larvae and fish in two shallow and small neotropical reservoirs. *Nauplius*, 20: 1 -14.
- Carpenter, S. R., Kitchell, J. F., Hodsgon, J. R., Cochrane, P. A., Elser, J. J., Lodge, D. M., Dretchmer, D., He, X., & Von Ende, C. N. (1987). Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology*, 68: 1863–1876
- Castilho-Noll, M. S. M., & Arcifa, M. S. (2007). *Chaoborus* diet in a tropical lake and predation of microcrustaceans in laboratory experiments. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 19: 163-174.
- Chimney, M. J., Winner, R. W., & Seilkop, S. K. (1981). Prey utilization by *Chaoborus punctipennis* Say in a small, eutrophic reservoir. *Hydrobiologia*, 85: 193-199.
- Christensen, D. R., & Moore, B. C. (2007). Differential prey selectivity of largemouth bass functional feeding groups in Twin Lakes, Washington. *Lake and Reservoir Management*, 23: 39-48.

Claro, S. M., Fukuara, H., & Torres, G. (1987). Predation by *Chaoborus* larval and its impact on the zooplankton community - Limnology of lake systems from middle Rio Doce. In: Symposium Cooperation Project Brazil/ Japan in Limnology, Universidade De São Carlos, São Paulo.

Croteau, M. N., Hare, L., & Marcoux, P. (2003). Feeding patterns of migratory and non-migratory fourth instar larvae of two coexisting *Chaoborus* species in an acidic and metal contaminated lake: Importance of prey ingestion rate in predicting metal bioaccumulation. *Archiv fur Hydrobiologie*, 158: 57-74.

Durieu, M., & Thomras, A. (1995). Le régime alimentaire des stades larvaires de *Chaoborus flavicans* (Diptera: Chaoboridae) dans une lagune d'épuration des eaux usées du Sud-Ouest de la France. *Annals de Limnologie*, 31: 263–275.

Fedorenko, A. Y. (1975). Instar and species-specific diets in two species of *Chaoborus*. *Limnology and Oceanography*, 20: 238-249.

Grant, S. M. & Brown, J. A. (1998). Diel foraging cycles and interactions among juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) at a nearshore site in Newfoundland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 55: 1307-1316.

George, E. L., & Hadley, W. F. (1979). Food and habitat partitioning between rock bass (*Ambloplites rupestris*) and smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) young of the year. *Transactions of the American Fisheries Society*, 108: 253-261.

Guiguère, L. A., & Dill, L. M. (1983). Kinematic analysis of the trophic apparatus of larval *Chaoborus trivittatus* (Diptera, Chaoboridae). *Annals of the Entomological Society of America*, 76: 981-984.

- Hare, L., & Carter, J. C. H. (1987). Zooplankton populations and the diets of three *Chaoborus* species (Diptera, Chaoboridae) in a tropical lake. *Freshwater Biology*, 17: 275-290.
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17: 411-429.
- Irvine, K. (1997). Food selectivity and diel vertical distribution of *Chaoborus edulis* (Diptera, Chaoboridae) in Lake Malawi. *Freshwater Biology*, 37: 605-620.
- Jäger, I. S., Holker, F., Flöder, S., & Walz, N. (2011). Impact of *Chaoborus flavicans*-predation on the zooplankton in a mesotrophic lake – a three year study. *International Review of Hydrobiology*, 96: 191-208.
- Jeong, G., & Park, S. (2010). Seasonal and diel abundance and feeding patterns of *Chaoborus flavicans* in Sang-Chum reservoir. *Animal Cells and Systems*, 14: 297-303.
- Lewis-Jr, W. M. (1977). Feeding selectivity of a tropical *Chaoborus* population. *Freshwater Biology*, 7: 311-325.
- López, C., & Zoppi de Roa, E. (2005). Day-Night vertical distribution and feeding patterns of fourth instar of *Chaoborus* larvae in a Neotropical reservoir (Socuy Reservoir, Venezuela). *International Review of Hydrobiology*, 90: 171-184.
- Lynott, S. T., Bryan, S. D., Hill, T. D., & Duffy, W. D. (1995). Monthly and size-related changes in the diet of rainbow trout in Lake Oahe, South Dakota. *Journal of Freshwater Ecology*, 10: 399-407.
- Moore, M. V., Yan, N. D., Pawson, T. (1994). Omnivory of the larval phantom midge (*Chaoborus* spp.) and its potential significance for freshwater planktonic food webs. *Canadian Journal of Zoology*, 72: 2055-2065.

Moore, M. V. (1988a). Differential use of food resources by the instar of *Chaoborus punctipennis*. *Freshwater Biology*, 19: 249-268.

Moore, M. V. (1988b). Density-dependent predation of early instar *Chaoborus* feeding on multispecies prey assemblages. *Limnology and Oceanography*, 33: 256-268.

Moore, M. V., & Gilbert, J. J. (1987). Age-specific *Chaoborus* predation on rotifer prey. *Freshwater Biology*, 17: 223-236.

Neill, W. E., & Peacock, A. (1980). Breaking the bottleneck: interactions of invertebrate predators and nutrients in oligotrophic lakes, pp. 715-724. In Kerfoot, W. C. (editor), *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.

Pastorok, R. A. (1980a). The effects of predator hunger and food abundance on prey selection by *Chaoborus* larvae. *Limnology and Oceanography*, 25: 910-921.

Pastorok, R. A. (1980b). Selection of prey by *Chaoborus* larvae: A review and new evidence for behavioral flexibility. pp. 538-554. . In Kerfoot, W. C. (editor), *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.

Persaud, A. D., Dillon, P. F. (2010). Ontogenetic differences in isotopic signatures and crop contents of *Chaoborus*. *Journal of Plankton Research*, 32: 57-67.

Peters, R. H. (1984). Methods for the study of feeding, filtering and assimilation by zooplankton. In: Downing, J. A., & Rigler, F. H. (eds) *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*, second edition. Blackwell Scientific Publications, Oxford London Edinburgh Boston Melbourne, pp 336-412

Petrucio, M. M., & Barbosa, F. A. R. (2004). Diel variations of phytoplankton and bacterioplankton production rates in four tropical lakes in the middle Rio Doce basin (southeastern Brazil). *Hydrobiologia*, 513: 71-76.

Pinto-Coelho, R. M., Bezerra-Neto, F. F., Miranda, F., Mota, T. G., Resck, R., Santos, A. M., Maia-Barbosa, P. M., Mello, N., Marques, M. M., Campos, M. O., & Barbosa, F. A. R. (2008). The inverted trophic cascade in tropical plankton communities: impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake district, Minas Gerais, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68: 1025-1037.

Pujoni, D. G. F. (2015). Padrões espaço-temporais da comunidade planctônica do complexo do médio Rio Doce. Belo Horizonte: Universidade Federal de Minas Gerais. 162 p. [Tese de Doutorado].

Pujoni, D. G. F. (2010). A comunidade zooplanctônica da região limnética de dezoitos lagoas do médio Rio Doce e as implicações para a conservação ambiental: um olhar macroecológico. Belo Horizonte: Universidade Federal de Minas Gerais. 106 p. [Dissertação de Mestrado].

Reis, P. C., Martinelli, L. A., & Barbosa, F. A. (2017). Basal carbon sources and planktonic food web in a tropical lake: an isotopic approach. *Marine and Freshwater Research*, 68: 429-441.

Reis, P. C. J. (2014). Fontes basais de carbono e cadeia alimentar planctônica em um lago tropical produtivo. Belo Horizonte: Universidade Federal de Minas Gerais. 64 p. [Dissertação de Mestrado].

Reis, P. C. J., & Barbosa, F. A. R. (2014). Diurnal sampling reveals significant variation in CO₂ emission from a tropical productive lake. *Brazilian Journal of Biology*, 74: 113-119.

Ricklefs, R. E. (2010). A economia da natureza. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan, 572 p.

Sardella, L. C., & Carter, J. C. H. (1983). Factors contributing to coexistence of *Chaoborus flavicans* and *C. punctipennis* (Diptera, Chaoboridae) in a small meromictic lake. *Hydrobiologia*, 107: 155-164.

Stahl, J. B. (1966). The ecology of *Chaoborus* in Myers Lake, Indiana. *Limnology and Oceanography*, 11: 177-183.

Stenson, J. A. E., & Svensson, J. E. (1995). Changes of planktivore fauna and development of zooplankton after liming of the acidified Lake Gardsjön. *Water, Air and Soil Pollution*, 85: 979-984

Swift, M. C. (1992). Prey capture by the four larval instars of *Chaoborus crystallinus*. *Limnology and Oceanography*, 31: 14-24.

Swüste, H. J. F., Cremer, R. & Parma, S. (1973). Selective predation by larvae of *Chaoborus flavicans* (Diptera, Chaoboridae). *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 18: 1559-1563.

Williamson, C. E. (1983). Invertebrate predation on planktonic rotifers. *Hydrobiologia*, 104: 385-396.

Tabela 2.1: Percentual de papos com alimento, sem alimento, número médio de presas por papo e riqueza de presas por papo entre as larvas de *Chaoborus* spp. coletadas na lagoa Carioca durante os períodos de estratificação (setembro a outubro de 2014) e circulação (junho a julho de 2015).

Período	Espécie /Instar	Papos analisados (Número total)	Porcentagem de papos com alimento (Número de papos)	Porcentagem de papos sem alimento (Número de papos)	Número médio de presas por papo (Mín – Máx)	Riqueza média de presas por papo (Mín – Máx)	
Estratificação	<i>Chaoborus brasiliensis</i>						
		II	-	-	-	-	
		III	7	57% (4)	43% (3)	1 (1 – 1)	1 (1 – 1)
		IV	27	48% (13)	52% (14)	2 (1 – 7)	1 (1 – 5)
		<i>Chaoborus magnificus</i>					
		II	33	79% (26)	21% (7)	2 (1 – 8)	2 (1 – 3)
		III	113	83% (94)	17% (19)	3 (1 – 14)	2 (1 – 5)
		IV	111	86% (95)	14% (16)	2 (1 – 11)	2 (1 – 5)
		<i>Chaoborus</i> sp.					
		II	16	63% (10)	38% (6)	4 (1 – 11)	2 (1 – 5)
		III	51	73% (37)	27% (14)	5 (1 – 31)	2 (1 – 4)
		IV	76	57% (43)	43% (33)	4 (1 – 29)	2 (1 – 7)
Circulação	<i>Chaoborus brasiliensis</i>						
		II	176	43% (75)	57% (101)	3 (1 – 10)	2 (1 – 5)
		III	141	73% (103)	27% (38)	2 (1 – 6)	2 (1 – 3)
		IV	103	91% (94)	9% (9)	2 (1 – 8)	1 (1 – 4)
		<i>Chaoborus magnificus</i>					
		II	47	87% (41)	13% (6)	4 (1 – 16)	2 (1 – 3)
		III	120	81% (97)	19% (23)	3 (1 – 48)	2 (1 – 5)
		IV	118	82% (97)	18% (21)	2 (1 – 6)	2 (1 – 5)
TOTAL		1139	829	310	-	-	

Tabela 2.2: Presas consumidas pelas larvas de *Chaoborus* spp. (instares II, III e IV) na lagoa Carioca durante os períodos de estratificação (setembro a outubro de 2014) e circulação (junho a julho de 2015).

Fitoflagelados	Rotíferos	Copépodes Ciclopóides	Caoborídeos
<i>Gymnodinium</i> sp.	<i>Anuraeopsis navicula</i>	Náuplio	<i>Chaoborus magnificus</i>
<i>Peridinium pusillum</i>	<i>Brachionus angularis</i>	Copepodito	<i>Chaoborus</i> sp.
<i>Peridinium baliensi</i>	<i>Brachionus mirus</i>	<i>Mesocyclops meridianus</i>	<i>Chaoborus</i> spp.
<i>Lepocinclis</i> sp.	<i>Conochilus coenobasis</i>	<i>Thermocyclops minutus</i>	
<i>Trachelomonas armata</i>	<i>Conochilus dossoarius</i>		
<i>Trachelomonas volvocina</i>	<i>Hexarthra intermedia</i>		
<i>Trachelomonas</i> cf <i>zingeri</i>	<i>Keratela americana</i>		
<i>Trachelomonas</i> sp.	<i>Ptygura libera</i>		
	<i>Trichocera pusilla</i>		

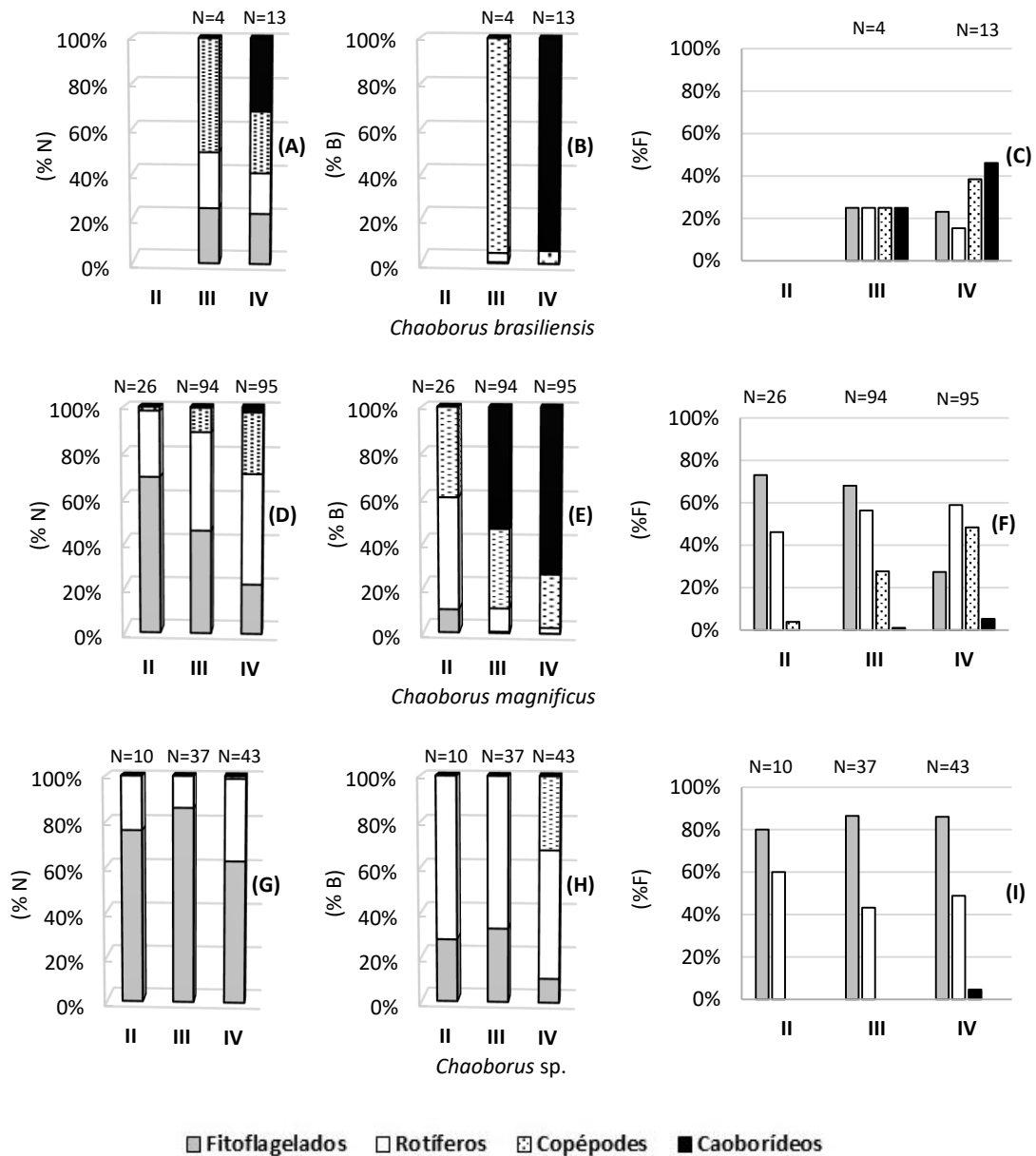


Figura 2.1: Proporção em número (%N), em biomassa (%B) e frequência de ocorrência (%F) das presas registradas nos papos das larvas de *Chaoborus* spp. coletadas na lagoa Carioca durante o período de estratificação (setembro a outubro de 2014). Instares = II, III e IV; (A), (B) e (C) = *Chaoborus brasiliensis*; (D), (E) e (F) = *Chaoborus magnificus*; (G), (H) e (I) = *Chaoborus* sp.; (J), (L) e (M) = *Chaoborus* spp.; N = número de papos com alimento.

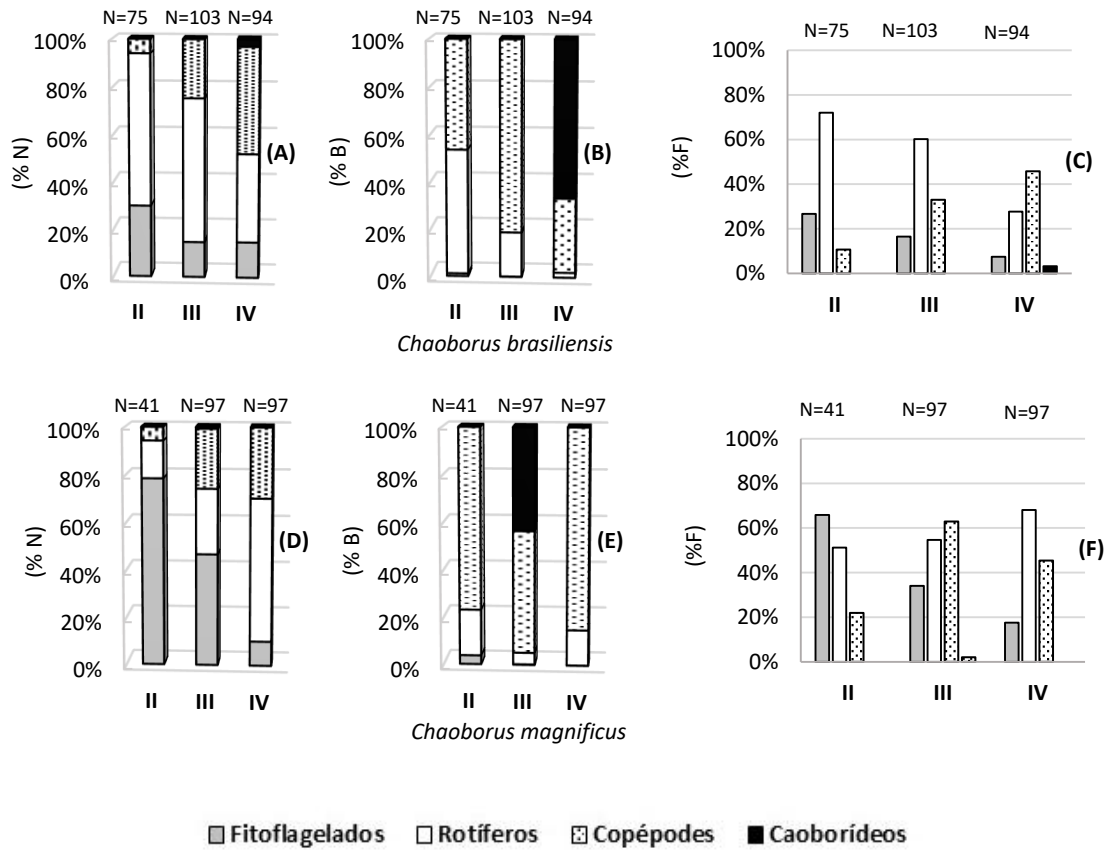


Figura 2.2: Proporção em número (%N), em biomassa (%B) e frequência de ocorrência (%F) das presas registrados nos papos das larvas de *Chaoborus* spp. coletadas na lagoa Carioca durante o período de circulação (junho a julho de 2015). Instares = II, III e IV; (A), (B) e (C) = *Chaoborus brasiliensis*; (D), (E) e (F) = *Chaoborus magnificus*; (G), (H) e (I) = *Chaoborus* spp.; N = número de papos com alimento.

Tabela 2.3: Proporção em número (%N), em biomassa (%B), frequência de ocorrência (%F) e índice de importância relativa (%IRI) das presas registradas na dieta das larvas de *Chaoborus* sp. coletadas na lagoa Carioca durante o período de estratificação (setembro a outubro de 2014). Instares = II, III e IV; (-) = 0%; (*) = < 0,1%; n = número de papos com alimento; células sombreadas e com números em negrito correspondem aos valores de importância relativa dos três itens mais relevantes na dieta das larvas.

<i>Chaoborus</i> sp.	Estratificação											
	II (n=10)				III (n=37)				IV (n=43)			
	%N	%B	%F	%IRI	%N	%B	%F	%IRI	%N	%B	%F	%IRI
Fitoflagelados												
<i>Gymnodinium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	1,7	0,2	4,7	1,7
<i>Lepocinclis</i> sp.	5,3	0,6	20,0	7,0	35,1	0,1	21,6	15,8	8,1	0,6	11,6	5,1
<i>Peridinium baliensi</i>	68,4	27,3	60,0	42,1	46,3	32,2	64,9	39,9	37,6	9,1	53,5	25,3
<i>Trachelomonas armata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0,6	0,1	2,3	0,8
<i>Trachelomonas volvocina</i>	2,6	0,1	10,0	3,4	3,7	0,2	16,2	5,6	11,6	0,2	34,9	11,8
<i>Trachelomonas</i> sp.	-	-	-	-	1,1	0,5	5,4	1,9	3,5	0,6	11,6	4,0
Rotíferos												
<i>Anuraeopsis navicula</i>	-	-	-	-	1,1	1,8	5,4	2,3	1,2	0,7	4,7	1,6
<i>Brachionus angularis</i>	5,3	26,3	20,0	13,9	0,5	4,6	2,7	2,2	5,8	17,6	9,3	8,3
<i>Brachionus mirus</i>	7,9	27,2	30,0	17,6	6,9	41,6	21,6	19,5	7,5	15,8	16,3	10,0
<i>Conochilus dossoarius</i>	-	-	-	-	0,5	4,1	2,7	2,1	-	-	-	-
<i>Ptygura libera</i>	-	-	-	-	1,1	3,3	5,4	2,7	0,6	0,6	2,3	0,9
<i>Trichocera pussila</i>	10,5	18,6	30,0	16,0	3,7	11,5	13,5	8,0	20,8	22,4	39,5	20,9
Copépodes Ciclopóides												
<i>Thermocyclops minutus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,2	32,1	4,7	9,6

Tabela 2.4: Proporção em número (%N), em biomassa (%B), frequência de ocorrência (%F) e índice de importância relativa (%IRI) das presas registradas na dieta das larvas de *Chaoborus magnificus* coletadas na lagoa Carioca durante o período de estratificação (setembro a outubro de 2014) e circulação (junho a julho de 2015). Instares = II, III e IV; (-) = 0%; (*) = < 0,1%; n = número de papos com alimento; células sombreadas e com números em negrito correspondem aos valores de importância relativa dos três itens mais relevantes na dieta das larvas.

<i>Chaoborus magnificus</i>	Estratificação												Circulação											
	II (n=26)				III (n=94)				IV (n=95)				II (n=41)				III (n=97)				IV (n=97)			
	%N	%B	%F	%IRI	%N	%B	%F	%IRI	%N	%B	%F	%IRI	%N	%B	%F	%IRI	%N	%B	%F	%IRI	%N	%B	%F	%IRI
Fitoflagelados																								
<i>Gymnodinium</i> sp.	-	-	-	-	1,0	*	3,2	1,1	0,9	*	1,1	0,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lepocinclis</i> sp.	1,7	0,1	3,8	1,7	0,6	*	2,1	0,7	2,2	*	3,2	1,4	-	-	-	-	0,3	*	1,0	0,4	0,6	*	1,0	0,5
<i>Peridinium baliense</i>	33,9	9,7	53,8	28,5	10,9	0,4	20,2	8,0	9,3	0,1	15,8	6,7	17,5	3,1	12,2	9,0	6,7	0,1	1,0	2,1	1,1	*	2,1	0,9
<i>Peridinium pusillum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,6	0,1	24,4	8,2	0,3	*	2,1	0,6	-	-	-	-
<i>Trachelomonas volvocina</i>	33,9	0,6	30,8	19,1	32,3	0,1	51,1	21,1	7,6	*	8,4	4,3	55,6	0,6	48,8	28,7	38,8	0,1	29,9	18,5	7,5	*	12,4	5,6
<i>Trachelomonas</i> cf <i>zingeri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,1	*	2,1	0,9
<i>Trachelomonas</i> sp.	-	-	-	-	1,3	*	4,3	1,4	2,2	*	5,3	2,0	-	-	-	-	1,0	*	3,1	1,1	-	-	-	-
Rotíferos																								
<i>Anuraeopsis navicula</i>	1,7	1,2	3,8	2,0	2,9	0,3	7,4	2,7	0,4	*	1,1	0,4	1,3	0,5	4,9	1,8	0,3	*	1,0	0,4	3,4	0,2	4,1	2,2
<i>Brachionus angularis</i>	1,7	6,1	3,8	3,4	5,4	2,8	10,6	4,8	3,6	0,4	7,4	3,0	-	-	-	-	0,7	0,2	1,0	0,5	2,3	0,8	4,1	2,1
<i>Brachionus mirus</i>	5,1	12,6	11,5	8,5	3,8	1,4	9,6	3,7	5,8	0,4	11,6	4,8	4,4	6,7	17,1	7,7	12,7	2,4	29,9	12,1	28,2	6,7	40,2	21,3
<i>Conochilus coenobasis</i>	-	-	-	-	0,3	0,1	1,1	0,4	0,4	*	1,1	0,4	3,1	6,2	12,2	5,9	6,4	1,5	17,5	6,8	19,5	6,0	28,9	15,5
<i>Conochilus dossoarius</i>	-	-	-	-	1,3	0,6	2,1	1,0	1,8	0,2	3,2	1,4	-	-	-	-	0,3	0,1	1,0	0,4	-	-	-	-
<i>Hexarthra intermedia</i>	1,7	6,6	3,8	3,5	0,3	0,2	1,1	0,4	0,4	0,1	1,1	0,4	0,6	1,5	2,4	1,2	1,0	0,3	3,1	1,2	2,3	0,9	4,1	2,1
<i>Keratela americana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5,6	4,2	19,5	8,0	5,4	0,5	13,4	5,2	4,0	0,5	6,2	3,0
<i>Ptygura libera</i>	1,7	2,1	3,8	2,2	4,2	0,7	10,6	3,9	5,3	0,2	12,6	4,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichocera pusilla</i>	16,9	21,5	26,9	18,0	24,9	4,5	38,3	18,0	31,1	1,2	41,1	19,6	0,6	0,5	2,4	1,0	0,7	0,1	1,0	0,5	0,6	0,1	1,0	0,5
Copépodes Ciclopóides																								
Náuplio	-	-	-	-	1,6	0,8	4,3	1,7	0,4	*	1,1	0,4	1,3	2,6	4,9	2,4	0,3	0,1	1,0	0,4	-	-	-	-
Copepodito	1,7	39,5	3,8	13,1	5,1	17,0	14,9	8,8	8,4	6,1	15,8	8,1	2,5	36,0	9,8	13,2	11,7	20,4	29,9	16,7	8,0	18,0	12,4	10,9
<i>Mesocyclops meridianus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Thermocyclops minutus</i>	-	-	-	-	3,8	17,9	11,7	8,5	17,8	18,0	38,9	20,0	1,9	38,0	7,3	12,9	12,7	31,2	33,0	20,7	21,3	66,8	33,0	34,4
Insetos																								
<i>Chaoborus magnificus</i>	-	-	-	-	0,3	53,2	1,1	13,8	1,8	64,2	4,2	18,8	-	-	-	-	0,3	31,7	1,0	8,9	-	-	-	-
<i>Chaoborus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	0,4	9,1	1,1	2,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chaoborus</i> spp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,3	11,4	1,0	3,4	-	-	-	-

Tabela 2.5: Proporção em número (%N), em biomassa (%B), frequência de ocorrência (%F) e índice de importância relativa (%IRI) das presas registradas na dieta das larvas de *Chaoborus brasiliensis* coletadas na lagoa Carioca durante o período de estratificação (setembro a outubro de 2014) e circulação (junho a julho de 2015). Instares = II, III e IV; (-) = 0%; (*) = < 0,1%; n = número de papos com alimento; células sombreadas e com números em negrito correspondem aos valores de importância relativa dos três itens mais relevantes na dieta das larvas.

<i>Chaoborus brasiliensis</i>	Estratificação								Circulação											
	III (n=4)				IV (n=13)				II (n=75)				III (n=103)				IV (n=94)			
	%N	%B	%F	%IRI	%N	%B	%F	%IRI	%N	%B	%F	%IRI	%N	%B	%F	%IRI	%N	%B	%F	%IRI
Fitoflagelados																				
<i>Lepocinclis sp</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,6	*	1,0	0,5	2,0	*	2,1	1,4
<i>Peridinium baliense</i>	25,0	0,5	25,0	16,8	-	-	-	-	7,9	0,8	6,7	4,5	-	-	-	-	3,0	*	3,2	2,1
<i>Peridinium pusillum</i>									2,6	*	1,3	1,2								-
<i>Trachelomonas volvocina</i>	-	-	-	-	22,7	*	23,1	13,5	17,1	0,1	22,7	11,5	10,0	*	12,6	6,8	9,1	*	4,3	4,6
<i>Trachelomonas sp</i>									2,6	0,2	5,3	2,4	4,4	0,1	4,9	2,8	1,0	*	1,1	0,7
Rotíferos																				
<i>Anuraeopsis navicula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	9,9	2,5	16,0	8,2	1,9	0,2	2,9	1,5	-	-	-	-
<i>Brachionus angularis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	4,6	6,1	8,0	5,4	1,3	0,5	1,9	1,1	-	-	-	-
<i>Brachionus mirus</i>	25,0	4,2	25,0	18,1	13,6	0,1	15,4	8,6	36,2	33,0	53,3	35,5	25,6	7,3	34,0	20,1	10,1	0,5	10,6	7,3
<i>Conochilus coenobasis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5,3	6,2	8,0	5,6	21,3	7,8	23,3	15,8	19,2	1,1	12,8	11,4
<i>Hexarthra intermedia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,3	1,9	2,7	1,7	5,6	2,5	7,8	4,8	6,1	0,4	5,3	4,1
<i>Keratela americana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,3	0,6	2,7	1,3	4,4	0,6	6,8	3,5	2,0	*	2,1	1,4
<i>Ptygura libera</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2,6	1,2	1,3	1,5	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichocera pusilla</i>	-	-	-	-	4,5	*	7,7	3,6	2,6	1,2	5,3	2,7	0,6	0,1	1,0	0,5	-	-	-	-
Copépodes Ciclopóides																				
Náuplio	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	0,8	1,3	0,8	-	-	-	-	-	-	-	-
Copepodito	25,0	39,6	25,0	29,9	13,6	0,9	23,1	11,1	5,3	45,2	10,7	17,7	10,0	26,8	15,5	15,8	4,0	1,8	4,3	3,4
<i>Mesocyclops meridianus</i>	-	-	-	-	4,5	4,0	7,7	4,8	-	-	-	-	-	-	-	-	1,0	5,8	1,1	2,7
<i>Thermocyclops minutus</i>	25,0	55,7	25,0	35,2	9,1	0,9	15,4	7,5	-	-	-	-	14,4	54,1	20,4	26,8	39,4	24,1	41,5	36,0
Insetos																				
<i>Chaoborus magnificus</i>	-	-	-	-	22,7	76,7	38,5	40,7	-	-	-	-	-	-	-	-	3,0	66,2	3,2	24,8
<i>Chaoborus sp.</i>	-	-	-	-	9,1	17,4	7,7	10,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

CAPÍTULO 3

Coexistência de larvas do gênero *Chaoborus* (Diptera) em uma lagoa neotropical

Daniel M. Maroneze¹, Rosa M. Menendez¹, Daniela R. Ferreira¹, Diego G. F. Pujoni¹ e Paulina
M. Maia-Barbosa¹



Larva de caoborídeo da lagoa Carioca. Foto: Daniel M. Maroneze

¹Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática (LIMNEA), ICB, Universidade Federal de Minas Gerais.

Coexistência de larvas do gênero *Chaoborus* (Diptera) em uma lagoa neotropical

RESUMO

Em uma lagoa no sudeste do Brasil (lagoa Carioca, Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais), larvas de *Chaoborus* formam expressivas populações na coluna d'água da zona limnética. Três espécies são encontradas no local (*Chaoborus brasiliensis*, *C. magnificus* e *Chaoborus* sp.), porém, não há qualquer informação sobre quais mecanismos podem estar facilitando essa coexistência. Segundo ideias tradicionais baseadas na perspectiva do nicho ecológico, espécies simpátricas devem exibir características particulares para amenizarem os efeitos da competição e conviverem de maneira estável em um ambiente. O presente trabalho teve por objetivo comparar a morfologia, os hábitos alimentares, a distribuição vertical e a flutuação temporal das larvas heteroespecíficas dessa lagoa. Visou caracterizar o nicho ecológico das três espécies, verificando em quais dimensões eles mais se distinguiriam (dimensão morfométrica, trófica, espacial ou temporal). As larvas heteroespecíficas de instares equivalentes se diferenciaram principalmente em relação à morfologia e à dieta, sendo pouco evidente a segregação de habitat, espacial e temporal, entre elas. Em teoria, esses resultados sugerem que localmente a coocorrência dos caoborídeos pode estar sendo favorecida pela menor sobreposição das dimensões morfométrica e trófica de seus nichos ecológicos. Há, no entanto, a possibilidade de as larvas viverem atualmente em uma coluna d'água saturada de alimento (baixa competição) o que minimizaria a importância desses mecanismos de coexistência nessa lagoa. As diferenças observadas podem ser, portanto, consequência do fenômeno conhecido como “fantasma da competição passada”.

Palavras chave: nicho, segregação trófica, diferenciação morfológica e caoborídeos

INTRODUÇÃO

Historicamente, um dos principais eixos norteadores das pesquisas sobre ecologia de comunidades tem se baseado em interrogações acerca dos mecanismos que possibilitam a coexistência de diferentes espécies em uma área (Chesson, 2000; Chave, 2004; Roughgarden, 2009). Na busca por respostas, os ecólogos construíram distintas interpretações, muitas delas enfatizando aspectos relacionados ao nicho ecológico (teorias deterministas) (Chase & Myers, 2011). Vale destacar que este termo foi sendo redefinido ao longo do tempo e se apoia nos pensamentos de diferentes autores como Grinnell, Elton e Hutchinson (Vandermeer, 1972; Chase & Leibold, 2003). De todos, o modelo proposto por Hutchinson (1957) sobre a multidimensionalidade do nicho (hipervolume) é considerado um marco revolucionário na construção desse conceito assumindo um papel de destaque no arcabouço que reúne os princípios fundamentais da “Teoria do Nicho” (Vandermeer, 1972). Tal proposição também foi central para o desenvolvimento do raciocínio de MacArthur e colaboradores sobre a similaridade limitante de táxons coexistentes (Chase & Mayers, 2011) e para o debate sobre a diferenciação de nicho (“niche differentiation”) como processo determinante de padrões locais de distribuição e abundância de espécies (Holt, 1987).

Nesse contexto do nicho multidimensional, Pianka (1973) exemplificou que os animais simpátricos podem partilhar os recursos ambientais de diferentes maneiras: (1) serem ativos (forragearem) em horários variáveis, (2) ocuparem lugares distintos no espaço ou (3) consumirem recursos alimentares díspares. Cada um desses aspectos está relacionado com dimensões particulares do nicho ecológico (temporal, espacial e trófica) sendo que diferenças entre elas presumivelmente garantem uma redução da competição

interespecífica entre os táxons de uma comunidade (Pianka, 1973). Além disso, é interessante destacar também a dimensão morfométrica, uma perspectiva mais recente neste campo de estudo cuja premissa é a de que a morfologia de um organismo retrata particularidades de seu nicho ecológico (Pinto-Coelho, 2009). Comumente, se um par de táxons simpátricos apresentar uma das dimensões de seus nichos altamente sobrepostas, as restantes se caracterizam pela baixa sobreposição (Pianka, 1974). Apesar de não ser um fenômeno de aceite unânime para a explicar a coexistência de espécies (Adler et al., 2007), evidências da diferenciação de nicho são documentadas na literatura especializada (Jones & Barmuta, 2000; Scheneider et al., 2004), incluindo abordagens desenvolvidas em comunidades dulciaquícolas (Mason et al., 2008; Carniatto et al., 2017).

Dentre os invertebrados típicos de água doce, dípteros do gênero *Chaoborus* são conhecidos por colonizarem lagos de praticamente todas as regiões biogeográficas do planeta (Wagner et al., 2008). Usualmente, larvas predadoras de duas ou mais espécies ocupam o mesmo habitat e, ao contrário das comunidades de ambientes temperados, raras são as abordagens que caracterizaram os mecanismos facilitadores dessa coexistência nos trópicos (Hare & Carter, 1987; Fukuhara et al., 1997a). Em tese, os estágios imaturos dos caoborídeos heteroespecíficos podem conviver de maneira permanente em uma lagoa desde que seus nichos ecológicos sejam suficientemente distintos (Stahl, 1966). Conforme destacado anteriormente, esta ideia retrata o tradicional pensamento de que espécies similares devem exibir características particulares para evitar a exclusão competitiva em uma escala local (Townsend et al., 2010).

No sistema lacustre do médio rio Doce em Minas Gerais, estágios imaturos de caoborídeos são bastante expressivos na coluna d'água de uma de suas lagoas (lagoa Carioca) (PELD, sítio 4). Segundo Pinto-Coelho et al. (2008), esse cenário reflete a expansão do nicho das larvas após peixes piscívoros não-nativos terem suprimido peixes

plancívoro nativos que as mantinham sob certo controle. Tais autores responsabilizam as larvas predadoras pela redução ou mesmo extinção de pequenos cladóceros limnéticos. Neste ambiente, três espécies são encontradas simultaneamente em sua zona limnética (*Chaoborus brasiliensis*, *C. magnificus* e *Chaoborus* sp.). Diante da ausência de informações sobre quais mecanismos poderiam estar favorecendo a coocorrência delas o presente trabalho teve como objetivo responder a seguinte pergunta: larvas heteroespecíficas de *Chaoborus* da lagoa Carioca apresentam morfologia, distribuição vertical, flutuação temporal e/ou hábitos alimentares diferenciados que podem estar facilitando a coexistência delas nessa comunidade? Através desta pesquisa, procurou-se gerar informações sobre o nicho ecológico dessas três espécies simpátricas, verificando em quais dimensões eles mais se distinguiriam (dimensão morfométrica, espacial, temporal ou trófica).

MATERIAL E MÉTODOS

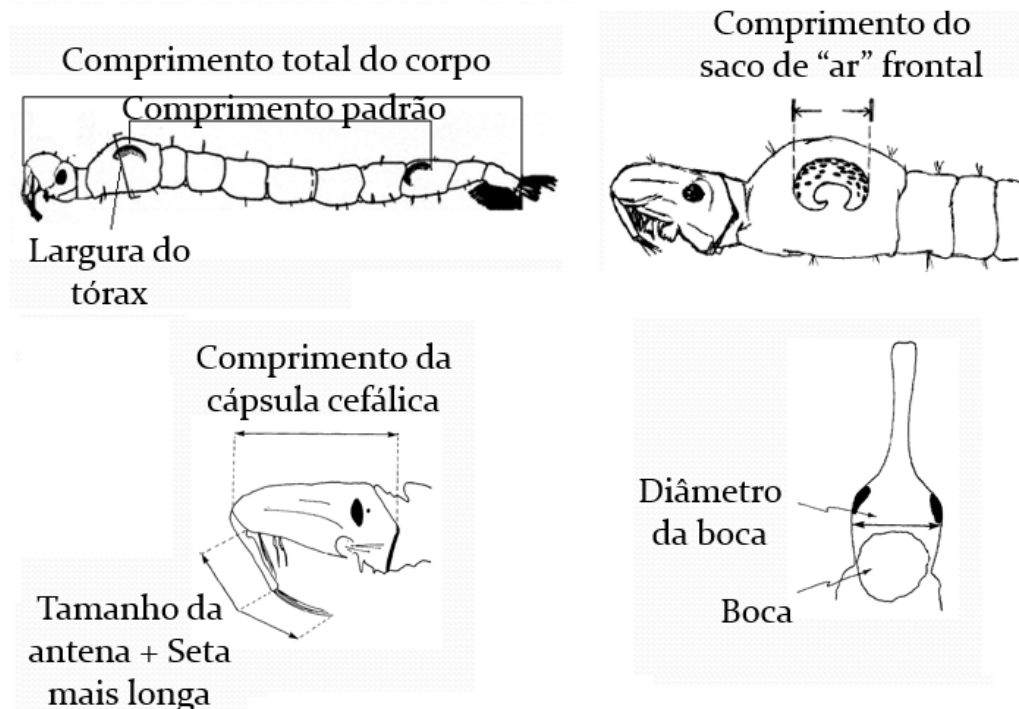
A lagoa Carioca, pertencente ao conjunto de lagoas do Parque Estadual do Rio Doce (MG), é um sistema dulciaquícola de pequenas dimensões (profundidade máxima de 11,8 m e área de 0,12 km²) circundada por mata nativa (Bezerra-Neto et al., 2010). Caracteriza-se por ser uma lagoa monomítica, com um período de mistura completa entre os meses de maio a agosto (Brighenti et al., 2015). No restante do ano, permanece termicamente estratificada com uma termoclina evidente entre 3 a 5 metros de profundidade (Borics et al., 2005). Durante o período de estratificação térmica também é comum a formação de termoclinas secundárias e instáveis na camada epilimnética da lagoa (atelmixia parcial) (Barbosa & Padisak, 2002). No local são encontradas larvas de caoborídeos de três espécies. Duas seguramente identificadas como *Chaoborus brasiliensis* e *C. magnificus*. A terceira ainda está sob análise taxonômica. Para a

caracterização da morfologia, dos hábitos alimentares, da flutuação temporal e da distribuição vertical das larvas heteroespecíficas ou de suas populações foram usadas amostras coletadas entre os anos de 2014 a 2017 ([Tabela 3.1](#)).

A morfologia das larvas foi avaliada através das dimensões dos seguintes atributos: cápsula cefálica, antena, boca, corpo (total e padrão), tórax e “saco de ar” frontal. As medidas foram tomadas com auxílio de ocular micrométrica acoplada a microscópio óptico seguindo os procedimentos especificados em Swift & Fedorenko (1975), Traina & Von Ende (1992), Bezerra-Neto (2001) e Chimney et al. (2007) (Figura 3.1). Adicionalmente, avaliou-se a ausência/presença de olhos compostos nos estágios imaturos. Todo procedimento biométrico ocorreu 30 dias após a fixação das larvas porque alterações nas dimensões corporais causadas pelo formol são estabilizadas após esse período (Lasenby et al., 1994). Para cada uma das espécies, foram medidas 150 larvas distribuídas nos instares II, III e IV. No total foram analisados 450 indivíduos (50 indivíduos por instar x 3 instares x 3 espécies = 450 larvas). Larvas de instar I não foram consideradas devido à dificuldade em separá-las a nível específico (Fedorenko, 1975; Von Ende, 1982). Para a comparação da morfologia entre as espécies foram construídos histogramas de frequência absoluta e os valores médios dos atributos mensurados foram contrastados por análise de variância seguida de teste de Tukey ($\alpha = 5\%$) (Statistica).

Os hábitos alimentares dos caoborídeos foram caracterizados através da análise dos conteúdos presentes no papo das larvas seguindo a metodologia empregada por Arcifa (2000) (Capítulo 2 desta tese). A similaridade da dieta das larvas heteroespecíficas de mesmo instar foi estimada através do índice de sobreposição (C_λ) (Morisita, 1959 modificado por Horn, 1966) utilizando-se a seguinte fórmula (Fedorenko, 1975): $C_\lambda = [2 \sum_{i=1}^n X_i Y_i] / \sum_{i=1}^n X_i^2 + \sum_{i=1}^n Y_i^2$ onde n = número total de diferentes itens alimentares e X_i e Y_i são as proporções totais dos diferentes itens alimentares na dieta do

instar X e do instar Y. O índice de sobreposição (C_λ) varia de 0 (dietas não apresentam nenhum item alimentar em comum) até 1 (dietas apresentam os mesmos itens alimentares em proporções idênticas). Valores de C_λ acima de 0,8, entre 0,8 e 0,6 e abaixo de 0,6 indicam, respectivamente, sobreposição trófica alta, baixa e nula (Fedorenko, 1975). Para os cálculos foram empregados tanto dados de abundância quanto de biomassa das presas. Complementarmente, diferenças inter e intraespecíficas na composição da dieta das larvas em cada período sazonal também foram examinadas com auxílio do programa PAST através de análises PERMANOVA bifatorial baseadas na similaridade de Bray-Curtis (9999 permutações aleatórias) (dados de abundância, biomassa e presença/ausência das presas). Os dois fatores considerados foram “espécie” (três níveis – *C. magnificus*, *C. brasiliensis* e *Chaoborus* sp.) e “instar” (três níveis – instar II, III e IV). Em caso de diferenças significativas, foram feitas comparações par a par a posteriori.



Imagens: Swift & Fedorenko (1975); Traina & Von Ende (1992) e Chimney et al. (2007)

Figura 3.1: Atributos mensurados para a caracterização morfológica das larvas de *Chaoborus* da lagoa Carioca.

A flutuação temporal das populações larvais foi acompanhada mensalmente entre junho de 2015 a abril de 2016 através do monitoramento em três estações amostrais na zona limnética da lagoa (arraste vertical com rede de 68 μm). Análises visuais de gráficos de abundância e densidade foram realizadas para verificar a dominância (numérica/biomassa) e a alternância das espécies nesse intervalo de tempo. A biomassa das larvas foi estimada de modo semelhante a Castilho-Noll (2002). Além disso, uma análise de correlação foi realizada com as densidades médias mensais das larvas heteroespecíficas ($\alpha = 5\%$) (Statisica) O objetivo deste teste foi avaliar uma possível associação negativa entre as espécies, ou seja, se quando a população de uma delas crescia ao longo do tempo a outra sofria redução do seu tamanho.

Para o estudo da distribuição vertical, as larvas foram coletadas durante o dia em agosto (2016) e março (2017) a 1, 3, 5 e 7 m de profundidade nos três pontos acima destacados com armadilha Schindler-Patalas (17 L). Para cada espécie separadamente, uma análise de Kruskal-Wallis Anova foi realizada de modo a registrar possíveis diferenças na densidade das larvas de um mesmo instar entre as diferentes profundidades ($\alpha = 5\%$) (Statisica). Verificou-se a segregação do habitat entre as larvas das diferentes espécies pelo índice de sobreposição (O_{ij}) proposto por Williamson & Stoeckel (1990) para examinar originalmente a distribuição diferencial de presas e predadores no plâncton. É calculado pela fórmula: $O_{ij} = \frac{\sum_{z=1}^m (N_{jz} n_{jz}) m}{\sum_{z=1}^m (N_{jz}) + \sum_{z=1}^m (n_{jz})}$ onde $z =$ profundidade, $m =$ número de profundidades amostradas, N_{jz} e $n_{jz} =$ densidades do predador e da presa i . Valores iguais, menores ou superiores a 1 indicam, respectivamente, distribuição uniforme, segregação ou agregação na coluna d'água. A sobreposição total ocorre se o índice atingir o valor máximo que é o número de profundidades amostradas (Bezerra-Neto & Pinto-Coelho,

2002a). Neste estudo N_{jz} e n_{jz} corresponderam as densidades das larvas heteroespecíficas de *Chaoborus*.

RESULTADOS

Variações significativas nas dimensões da cápsula cefálica, da boca, da antena, do corpo (total e padrão), do tórax e do “saco de ar” frontal foram registradas entre as três espécies de *Chaoborus* quando comparadas larvas de um mesmo instar ([Tabelas 3.2, 3.3, 3.4, 3.5, 3.6, 3.7 e 3.8](#)). Em ordem decrescente, as larvas heteroespecíficas coletadas na lagoa Carioca foram ordenadas quanto ao tamanho da seguinte maneira: *Chaoborus brasiliensis* > *Chaoborus magnificus* > *Chaoborus* sp. Para a maior parte dos atributos mensurados, a comparação visual dos histogramas de frequência absoluta indicou que a divergência morfológica interespecífica se acentou à medida que os indivíduos atingiram o estágio final de desenvolvimento ([Figuras 3.2, 3.3, 3.4, 3.7 e 3.8](#)). Larvas da menor espécie (*Chaoborus* sp.) apresentaram pouca ou nenhuma sobreposição em relação as demais quanto as dimensões da cápsula cefálica, da boca e da antena ([Figuras 3.2, 3.3 e 3.4](#)). Embora com valores médios estatisticamente distintos, os comprimentos total e padrão tiveram ampla variação e sobreposição entre os indivíduos heteroespecíficos do mesmo instar ([Figuras 3.5 e 3.6](#)). Olhos compostos não foram registrados nas larvas de instar II em nenhuma das espécies, sendo evidentes a partir dos instares III ou IV. No último estágio, parte das larvas de todas as espécies ainda apresentava olhos compostos incompletos ([Tabela 3.9](#)).

Em relação à dieta, de modo geral, não foi observada forte sobreposição ao se comparar a proporção dos diferentes recursos alimentares encontrados nos papos das larvas heteroespecíficas de instares equivalentes. Nessa condição, os resultados do índice de sobreposição alimentar foram, em sua maioria, abaixo de 0,8 independente dos

cálculos terem sido realizados com os dados numéricos ou de biomassa das presas ([Tabelas 3.10](#), [3.11](#), [3.12](#) e [3.13](#)). Exceção foi notada quando se contrastou a dieta das larvas de instar IV das espécies *C. brasiliensis* e *C. magnificus*, tanto no período chuvoso (dados de biomassa) ([Tabela 3.11](#)) quanto seco (dados numéricos) ([Tabela 3.12](#)). Em tais ocasiões os valores do índice de sobreposição alimentar corresponderam, respectivamente, a 0,92 e 0,82, indicando que ao atingirem o estágio final de desenvolvimento as larvas dessas duas espécies possivelmente partilham de modo mais intenso os mesmos tipos de presas. Quando elevadas, as similaridades alimentares tenderam a ser mais comuns entre larvas de instares distintos, sendo elas co ou heteroespecíficas ([Tabelas 3.10](#), [3.11](#), [3.12](#) e [3.13](#)).

Paralelamente, os resultados das análises de variância multivariada por permutação (PERMANOVA) também indicaram variações inter e intraespecíficas na composição da dieta das larvas de *Chaoborus* da lagoa Carioca independente dos dados analisados terem sido de abundância, de biomassa ou de presença/ausência das presas. Em ambos os períodos sazonais (estratificação e circulação), foram detectadas diferenças significativas na composição da dieta das larvas para o fator espécie, para o fator instar e para a interação entre eles ($P < 0,001$). Para a maioria das comparações par a par realizadas a posteriori as divergências na alimentação foram observadas tanto entre as larvas heteroespecíficas de instares equivalentes (variação interespecífica) quanto entre larvas monoespecíficas de instares diferentes (variação intraespecífica) ($P < 0,05$). Exceção a esta tendência de variação ontogenética foi registrada para as larvas da menor espécie (*Chaoborus* sp.) cujas dietas dos indivíduos de diferentes instares (II, III e IV) apresentaram composições similares durante o período de estratificação ($P > 0,05$).

Após 2014, larvas da espécie de menor tamanho corporal (*Chaoborus* sp.) não foram mais coletadas no plâncton limnético da lagoa Carioca. Assim, o presente estudo

analisou somente a flutuação temporal das populações de *C. brasiliensis* e *C. magnificus*. Ambas foram capturadas em todas as coletas mensais realizadas entre junho de 2015 a abril de 2016. Durante esse intervalo, *C. magnificus* destacou-se pela dominância numérica e em biomassa (Figuras 3.9 e 3.10). As densidades totais das larvas dessa espécie oscilaram entre 0,03 a 1,22 indivíduos por litro sendo picos evidentes tanto no período de estratificação quanto de circulação da coluna d'água (Figura 3.11). Larvas de *C. brasiliensis* exibiram densidades totais menores variando entre 0,02 a 0,18 indivíduos por litro (Figura 3.12). Não foi observada correlação significativa entre a densidade total de larvas dessas duas espécies ao longo do respectivo período. Adicionalmente, cabe mencionar que indivíduos de instar I foram coletados continuamente nos 11 meses com densidades fluando entre 0,01 a 0,17 larvas por litro (Figura 3.13).

Quanto à distribuição vertical, tanto as larvas de *C. brasiliensis* quanto de *C. magnificus* ocorreram nas quatro profundidades analisadas (1, 3, 5 e 7m). Para essas duas espécies, indivíduos dos diferentes estágios de desenvolvimento foram registrados em toda a coluna d'água independente da coleta ter sido realizada no período de circulação (agosto de 2016) ou de estratificação (março de 2017). Considerando cada espécie e instar separadamente, não foram registradas diferenças estatísticas nas densidades das larvas de *C. magnificus* entre as diferentes profundidades (Kruskall-Wallis Anova, $P > 0,05$) (Figuras 3.14 e 3.15). Para *C. brasiliensis* a densidade dos indivíduos de instar II foi maior no estrato mais profundo durante o mês de março de 2017 (Kruskall-Wallis Anova, $P < 0,05$). De acordo com os valores do índice de sobreposição, as distribuições dos indivíduos heteroespecíficos de um mesmo instar não foram totalmente uniformes na coluna d'água nos dois períodos. Especialmente, essas larvas tanto se segregaram (valores < 1) como se sobrepuseram (valores > 1). A segregação e a agregação foram mais evidentes quando a coluna d'água estava, respectivamente, circulando e

estratificada. Aparentemente esses cenários são opostos, entretanto, os valores do índice sempre se aproximaram mais de 1 do que dos limiares teóricos inferior (0) ou superior (4) possíveis de serem atingidos. Sendo assim, o grau de segregação/agregação das respectivas larvas em cada um desses períodos não foi extremo ([Tabelas 3.14](#) e [3.15](#)).

DISCUSSÃO

Diferenças morfométricas entre as larvas heteroespecíficas de *Chaoborus* oriundas de populações da zona limnética da lagoa Carioca foram detectadas pelo presente estudo. Comparando as três espécies locais, nossos resultados demonstraram que os atributos que mais as diferenciaram, especialmente as larvas em final de desenvolvimento, foram os tamanhos da cápsula cefálica, da antena, da boca, do corpo, do “saco de ar” frontal e do tórax. Ecologicamente, a dimensão do corpo tem importantes implicações para os organismos nas comunidades aquáticas (Galbadón et al., 2013). Pode mediar processos de coexistência entre as espécies, gerar vantagem competitiva, conferir vulnerabilidade diferencial a predadores ou mesmo ser prejudicial devido à alta demanda energética exigida para sustentar o metabolismo (Halat & Lehman, 1996; Wissell et al., 2003). De acordo com Pinto-Coelho (2009), variações das estruturas morfológicas, particularmente as relações alométricas, são reflexos dos nichos particulares das espécies. Em algumas circunstâncias a morfologia discrepante de larvas de *Chaoborus* simpátricas de fato é considerada como sinônimo de divergência ecológica (Borkent, 1981). Nesse contexto, as larvas heteroespecíficas da lagoa Carioca ocupam nichos morfométricos parcialmente distintos o que, em tese, pode contribuir para a coexistência delas no local.

Em um outro sistema do médio rio Doce (lagoa Dom Helvécio), Fukuhara et al (1997a) destacaram que a presença simultânea de quatro espécies de *Chaoborus* na coluna

d'água se deveu, entre outros fatores, a partilha dos recursos alimentares. Segundo eles, variações morfológicas das larvas (tanto no nível intra quanto interespecífico) possivelmente se associam com essa questão. Baseado nos estudos de Pastorok (1980) e Moore (1988), esses autores discutiram que o comprimento das antenas preênseis e o diâmetro da boca influenciam qual tipo de presa pode ser capturada e engolida pelas larvas. Na lagoa Carioca, indivíduos heteroespecíficos de instares equivalentes geralmente apresentaram dietas pouco sobrepostas. Exceção foi observada entre as larvas de *C. brasiliensis* e *C. magnificus* que, em certas ocasiões, exibiram elevada similaridade alimentar (instar IV). Essa sobreposição trófica, entretanto, talvez não gere consequências tão danosas para as duas espécies uma vez que elas podem estar vivendo em uma coluna d'água saturada de alimento (rotíferos e copépodes) (densidade média total dos copépodes entre 93 a 317 ind/L e dos rotíferos entre 63 a 113 ind/L no ciclo sazonal 2014-2015) (Maroneze, em preparação). Cabe reforçar que os efeitos negativos da competição interespecífica podem ser amenizados ou mesmo eliminados caso os recursos compartilhados pelas larvas sejam bastante abundantes no ambiente (Stahl, 1966 apud Carter & Kwik, 1977).

Outro aspecto relacionado a morfometria das larvas de *Chaoborus* que também pode interferir na coexistência das espécies é a vulnerabilidade particular de cada uma delas aos predadores. Espécies ou indivíduos com dimensões superiores podem ser predados intensamente pelos peixes visuais por apresentarem estruturas pigmentadas maiores que facilitam sua detecção (olhos compostos e órgãos hidrostáticos) (Giguère & Northcote, 1987; Chess et al., 1993). Como exemplo destaca-se *Chaoborus americanus* que é uma espécie típica de lagoas onde peixes planctívoros estão ausentes (Garcia & Miltchbach, 2008). Muitas vezes, larvas de tal espécie são as únicas a ocuparem um ambiente com ausência de peixes planctívoros devido à sua capacidade de extinguir

congêneres menores por meio da predação (Von Ende, 1979). Uma das maneiras de uma espécie coexistir com as larvas de *C. americanus* é apresentando estágios imaturos do mesmo tamanho ou maior do que elas (Von Ende, 1978). Na lagoa Carioca, a menor dimensão de *Chaoborus* sp. poderia favorecê-la caso os peixes planctívoros nativos ainda exercessem forte controle sobre as congêneres maiores. Talvez, a predação interespecífica exercida pelas larvas de *C. brasiliensis* e *C. magnificus* sobre *Chaoborus* sp. (Maroneze et al., em preparação) seja uma das razões dela não ter sido mais registrada nas campanhas de amostragem recentes no local.

Ao contrário de *Chaoborus* sp., larvas de *C. brasiliensis* e *C. magnificus* estiveram presentes em 100% das amostras coletadas entre junho de 2015 a abril de 2016. Durante praticamente todo esse intervalo, *C. magnificus* se destacou em número e biomassa. Semelhante ao que ocorre na lagoa Carioca, tal espécie também parece ser a dominante em lagoas vizinhas à nossa área de estudo, como a Dom Helvécio (Fukuhara et al, 1997b) e a Jacaré (observação pessoal). As causas da dominância de *C. magnificus* não puderam ser explicadas pelos nossos dados, sendo necessárias pesquisas mais específicas sobre o assunto. Apesar das larvas de *Chaoborus* serem, no geral, excepcionalmente eficientes no uso de energia (alta proporção da energia assimilada é convertida em crescimento), pequenas diferenças são observadas entre espécies ou indivíduos de instares distintos (Cressa & Lewis, 1986). Mesmo que discreta, essa desigualdade pode ser um dos diversos fatores que contribua para as diferenças numéricas e de biomassa entre as populações larvais heteroespecíficas de uma comunidade. Também é interessante destacar que ao contrário de *C. brasiliensis*, 100% das larvas de instar III de *C. magnificus* não apresentaram olhos compostos. Caso haja um restabelecimento dos peixes planctívoros na lagoa Carioca após a adoção de estratégias de manejo (ex. Oporto, 2013), o

desenvolvimento tardio dos olhos compostos em *C. magnificus* pode torná-la menos vulnerável à predação favorecendo a continuidade de sua dominância no local.

Em relação a segregação temporal de caoborídeos heteroespecíficos, ainda que isso ocorra na região temperada (Von Ende, 1982; Sardela & Carter, 1983), picos de abundância alternados não foram evidentes entre as larvas da lagoa Carioca em uma escala mensal. Diferente de várias espécies holárticas univoltinas cujas larvas podem viver até 2 anos (Sweetman & Smol, 2006), os caoborídeos tropicais normalmente têm reprodução contínua completando toda a fase larval em um intervalo de tempo que varia de aproximadamente 38 a 60 dias (Cressa & Lewis, 1986; Hare & Carter, 1986; Bezerra-Neto & Pinto-Coelho, 2002; Pinto-Coelho et al., 2008). Em reservatórios brasileiros alguns autores já confirmaram que *C. brasiliensis* apresenta várias gerações, inclusive sobrepostas, ao longo do ano (Arcifa, 1997; Bezerra-Neto, 2001). Nesse sentido, a segregação temporal talvez seja incomum nessa região, ou caso ocorra, só possa ser detectada através de um desenho amostral que contemple uma escala de tempo menor (dias) do que a utilizada neste estudo (meses). Apesar de não termos detectado picos de abundância alternados entre as duas espécies entre junho de 2015 a abril de 2016, suas populações flutuaram distintamente nesse período. Ao contrário de *C. brasiliensis* que exibiu densidades mensais relativamente semelhantes ao longo de todo esse intervalo, a população de *C. magnificus* apresentou crescimento evidente durante os meses de agosto de 2015 e janeiro de 2016. Curiosamente, esses picos populacionais ocorreram em meses que representam períodos climáticos opostos do ciclo sazonal (seca e chuva) o que dificulta qualquer suposição sobre os eventuais fatores que estiveram por trás dessa tendência (ex., Bezerra-Neto & Pinto-Coelho, 2002b).

Além de diferenças na dimensão temporal do nicho, um fenômeno já relatado em lagoas de ambas as regiões biogeográficas que também facilitaria a coexistência é a

distribuição vertical diferenciada das larvas heteroespecíficas ao longo da coluna d'água (Fedorenko & Swift, 1972; Carter & Kwik, 1977; Fukuhara et al., 1997a). No complexo lacustre do médio rio Doce, essa divisão espacial foi bem ilustrada na lagoa Dom Helvécio pela pesquisa de Fukuhara et al. (1997a) destacada previamente. Segundo estes autores, enquanto larvas dos táxons não-migradores, mais vulneráveis a predação por peixes, se concentraram no metalímnio, os indivíduos das demais táxons predominaram nos estratos superficiais da lagoa. Além de ter garantido a sobrevivência das larvas não-migradoras face à ameaça dos peixes planctívoros, esse tipo de distribuição vertical também pode ter favorecido a coocorrência dos referidos táxons ao minimizar a intensidade da competição interespecífica.

Diferente dessa comunidade, na lagoa Carioca, não foi detectada segregação espacial marcante entre a maioria das larvas heteroespecíficas de instares equivalentes. Por adotarmos uma postura mais conservadora na interpretação dos valores do índice de sobreposição espacial, consideramos que as tendências de segregação das larvas quando elas apresentavam densidades maiores (Figura 3.14) e de agregação quando elas exibiam densidades maiores (Figura 3.15) foram moderadas. De modo geral, essas informações estão de acordo com dados anteriores obtidos por Bezerra-Neto (2007) que apontaram a distribuição mais ou menos uniforme de praticamente todos os instares na coluna d'água local. Tal cenário não surpreendente visto que larvas heteroespecíficas são capazes de coexistir mesmo quando exibem sobreposição espacial (Roth, 1968). Apesar dessas ponderações, sugerimos cautela na extrapolação desses dados preliminares e destacamos a necessidade de um esforço amostral maior para avaliar apropriadamente essa questão. Mesmo classificada como moderada por nós, as tendências de segregação/agregação registradas podem ser um indicativo da existência de alguma relação entre a densidade total das larvas heteroespecíficas e o grau de sobreposição espacial entre elas. Interessante

destacar também que os valores de densidade das larvas de *Chaoborus* ao longo da coluna d'água da lagoa Carioca foram maiores quando estimados de amostras coletadas com armadilha de Schindler-Patalas do que com rede de plâncton o que reforça a ideia de que os caoborídeos sejam hábeis em evadir alguns aparatos limnológicos (Bezerra-Neto & Pinto-Coelho, 2003).

Para a Ecologia, diversos são os mecanismos que podem explicar como múltiplas espécies são capazes de conviver na natureza (Giacomini, 2007). Os dados obtidos sugerem que as diferenças morfológicas e a dissimilaridade da dieta (dimensão morfométrica e trófica do nicho) teoricamente poderiam facilitar a coocorrência das larvas heteroespecíficas na lagoa Carioca. Há, no entanto, a possibilidade de as larvas locais estarem vivendo atualmente em uma coluna d'água saturada de alimento o que minimizaria a importância desses mecanismos de coexistência (baixa competição). As diferenças interespecíficas observadas nas dimensões morfométrica e trófica do nicho podem ser, portanto, consequência do fenômeno conhecido como “fantasma da competição passada”. Para Butakka et al. (2014) mesmo com sobreposição parcial de nichos, insetos aquáticos (Chironomidae) podem coexistir sem necessariamente competir caso o recurso alimentar seja abundante no ambiente. A segregação de habitat (espacial e temporal) não foi tão evidente, entretanto, não é possível descartá-la totalmente em virtude do desenho amostral adotado. As amostras analisadas foram de natureza variável provenientes de arrastes verticais na coluna d'água (rede de plâncton) ou obtidas em intervalos de 2 m de profundidade (armadilha Schindler-Patalas). Também foram coletadas durante o dia e em uma frequência, na maior parte do tempo, mensal. Talvez alguns mecanismos facilitadores da coexistência de espécies sejam mais sutis e exijam escalas de estudo mais refinadas. A ausência de *Chaoborus* sp. nas amostras recentes não indica sua extinção definitiva dessa comunidade lacustre. A coleta de uma espécie de

Chaoborus em uma lagoa não significa que ela é um habitante permanente do local (Borkent, 1981). Assim, não se pode ignorar a possibilidade das espécies se organizarem sob forma de metapopulações no médio rio Doce. Em um conjunto de 12 lagoas holárticas, Berendok & Spitze (2006) detectaram fluxo gênico entre as populações de *C. flavicans* em razão da boa capacidade dispersora dos adultos alados.

Por fim, é importante mencionar que uma longa sequência temporal de informações sobre a comunidade zooplanctônica da lagoa Carioca (2000 a 2017) integra o banco de dados do Programa Ecológico de Longa Duração (Sítio 4). Se criteriosamente analisada, essa base referencial poderá gerar conclusões robustas sobre a coexistência estável entre as espécies de *Chaoborus* no local. Alternativamente, fatores abióticos não abordados no presente estudo que podem afetar a abundância das diferentes espécies de *Chaoborus* (ex, Halat & Lehman, 1986; Wissel et al., 2003) têm potencial para influenciar a coocorrência de larvas heteroespecíficas no ambiente. Também não podemos descartar que forças bottom-up são, em teoria, capazes de regular as populações e interferir nos processos de coexistência das diferentes espécies. A visão do nicho multidimensional foi proposta por Hutchinson na década de 60 e, apesar das discussões calorosas a seu respeito, é uma perspectiva teórica que não envelhece se mantendo como a espinha dorsal de inúmeros trabalhos até a atualidade. Nesse contexto, o estudo sobre a coexistência de larvas de duas ou mais espécies de *Chaoborus* não é algo recente na literatura, porém, compreender como as múltiplas dimensões de seus nichos se sobrepõem continua sendo um desafio. Embora muitas vezes sejam criticadas pela essência predominantemente descritiva, pesquisas dessa natureza merecem ser conduzidas nos lagos neotropicais. Os resultados, além da relevância atemporal, podem ajudar a esclarecer cada vez mais os distintos mecanismos por trás da estruturação das comunidades de caoborídeos nessa região.

REFERÊNCIAS

- Adler, P. B., HilleRisLambers, J., & Levine, J. M. (2007). A niche for neutrality. *Ecology letters*, 10: 95-104.
- Arcifa, M. S., dos Santos Ferreira, T. C., Fileto, C., Castilho-Noll, M. S. M., Bunioto, T. C., & Minto, W. J. (2015). A long-term study on crustacean plankton of a shallow tropical lake: the role of invertebrate predation. *Journal of Limnology*, 74: 606-617.
- Arcifa, M. S. (2000). Feeding habits of Chaoboridae larvae in a tropical Brazilian reservoir. *Brazilian Journal of Biology*, 60: 591-597.
- Arcifa, M. S. (1997). Fluctuations and vertical migration of *Chaoborus* in a tropical Brazilian reservoir: Lake Monte Alegre. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 9: 93-103.
- Barbosa, F. A., & Padisák, J. (2002). The forgotten lake stratification pattern: atelomixis, and its ecological importance. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 28: 1385-1395.
- Berendonk, T. U., & Spitze, K. (2006). Linking lakes? The population genetic structure of *Chaoborus flavicans*. *Journal of Plankton Research*, 28: 1015-1025.
- Bezerra-Neto, J. F., Brighenti, L. S., & Pinto-Coelho, R. M. P. (2010). A new morphometric study of Carioca Lake, Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais State, Brazil. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 32: 49-54.
- Bezerra-Neto, J. F. (2007). Migração vertical diária e cascata trófica em corpos aquáticos tropicais: influência da larva do díptero *Chaoborus*. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. 153p.

Bezerra-Neto, J. F., & Pinto-Coelho, R. M. (2003). Avaliação da eficiência de dois amostradores na estimativa da abundância e biomassa de organismos planctônicos. *Bios*, 11: 19-27.

Bezerra-Neto, J. F., & Pinto-Coelho, R. M. (2002a). A influência da larva de *Chaoborus brasiliensis* (Theobald, 1901) (Diptera, Chaoboridae) na distribuição vertical da comunidade zooplancônica da lagoa do Nado, Belo Horizonte, Estado de Minas Gerais. *Acta Scientiarum Maringa*, 24: 337-344.

Bezerra-Neto, J. F., & Pinto-Coelho, R. M. (2002b). Population dynamics and secondary production of *Chaoborus brasiliensis* (Diptera, Chaoboridae) in a small tropical reservoir: Lagoa do Nado, Belo Horizonte, Minas Gerais-Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 14:, 61-72.

Bezerra-Neto, J. F. (2001). A influência da larva de *Chaoborus* (Insecta: Diptera) na distribuição espacial da comunidade zooplancônicas na Lagoa do Nado, Belo Horizonte – MG. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. 199p.

Brighenti, L. S., Staehr, P. A., Galiardi, L. M., Brandão, L. P. M., Elias, E. C., Mello, N. A. S. T., Barbosa, F. A. R., & Bezerra-Neto, J. F. (2015). Seasonal changes in metabolic rates of two tropical lakes in the Atlantic Forest of Brazil. *Ecosystems*, 18: 589-604.

Borkent, A. (1981). The distribution and habitat preferences of the Chaoboridae (Culicomorpha: Diptera) of the Holarctic region. *Canadian Journal of Zoology*, 59: 122-133.

Borics, G., Grigorszky, I., Padisák, J., Barbosa, F. A. R., & Doma, Z. (2005). Dinoflagellates from tropical Brazilian lakes with description of *Peridinium brasiliense* sp. nova. *Algological Studies*, 118: 47-61.

Butakka, C. M. M., Ragonha, F. H., & Takeda, A. M. (2014). Chironomidae larvae (Diptera) of Neotropical floodplain: overlap niche in different habitats. *Brazilian Journal of Biology*, 74: 363-370.

Carniatto, N., Fugi, R., & Thomaz, S. M. (2017). Highly segregated trophic niche of two congeneric fish species in Neotropical floodplain lakes. *Journal of fish biology*, 90: 1118-1125.

Carter, J. C., & Kwik, J. K. (1977). Instar succession, vertical distribution, and interspecific competition among four species of *Chaoborus*. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 34: 113-118.

Castilho-Noll, M. S. M. (2002). A predação de larvas de *Chaoborus brasiliensis* sobre populações zooplanctônicas. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. Programa de Pós-graduação em Ecologia. 101p.

Chase, J. M., & Myers, J. A. (2011). Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical transactions of the Royal Society B: Biological sciences*, 366: 2351-2363.

Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.

Chave, J. (2004). Neutral theory and community ecology. *Ecology letters*, 7: 241-253.

Chess, D. W., Gibson, F., Scholz, A. T., & White, R. J. (1993). The introduction of *Lahontan cutthroat* trout into a previously fishless lake: feeding habits and effects upon the zooplankton and benthic community. *Journal of Freshwater Ecology*, 8: 215-225.

Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31: 343-366.

- Chimney, M. J., Herring, M. K., & Bowers, J. A. (2007). Instar determination, length-mass and length-length relationships for the larvae of *Chaoborus punctipennis* Say from a southeastern (USA) cooling reservoir. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 168: 163-168.
- Cressa, C. & Lewis-Jr, W. M. (1986). Ecological energetics of *Chaoborus* in a tropical lake. *Oecologia*, 70: 326-331.
- Fedorenko, A. Y. (1975). Instar and species-specific diets in two species of *Chaoborus*. *Limnology and Oceanography*, 20: 238-249.
- Fedorenko, A. Y., & Swift, M. C. (1972). Comparative biology of *Chaoborus americanus* and *Chaoborus trivittatus* in Eunice Lake, British Columbia. *Limnology and Oceanography*, 17: 721-730.
- Fukuhara, H., Torres, G. E., Monteiro, S. M. C., & Sunaga, T. (1997a). Migratory and non-migratory *Chaoborus* species in Lake Dom Helvécio. In Tundisi J. G., & Saijo, Y. (eds). *Limnological studies on the Rio Doce Valley Lakes, Brazil*. Brazilian Academy of Sciences, University of São Paulo, São Carlos, p.345-352.
- Fukuhara, H., Torres, G. E., & Monteiro, S. M. C. (1997b). Emergency ecology of chaoborids in Lake Dom Helvécio. In Tundisi J. G., & Saijo, Y. (eds). *Limnological studies on the Rio Doce Valley Lakes, Brazil*. Brazilian Academy of Sciences, University of São Paulo, São Carlos, p.353-3358.
- Galbadón, C., Montero-Pau, J., Serra, M., & Carmona, M. J. (2013). Morphological similarity and ecological overlap in two rotifer species. *Plos One*, 18: e57087.
- Garcia, E. A., & Mittelbach, G. G. (2008). Regional coexistence and local dominance in *Chaoborus*: species sorting along a predation gradient. *Ecology*, 89: 1703-1713.

Giacomini, H. C. (2007). Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia Brasiliensis*, 11: 21-543.

Giguère, L. A., & Northcote, T. G. (1987). Ingested prey increase risks of visual predation in transparent *Chaoborus* larvae. *Oecologia*, 73: 48-52.

Halat, K. M., & Lehman, J. T. (1996). Temperature-dependent energetics of *Chaoborus* populations: hypothesis for anomalous distributions in the great lakes of East Africa. *Hydrobiologia*, 330: 31-36.

Hare, L., & Carter, J. C. H. (1987). Zooplankton populations and the diets of three *Chaoborus* species (Diptera, Chaoboridae) in a tropical lake. *Freshwater Biology*, 17: 275-290.

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

Holt, R. D. (1987). On the relation between niche overlap and competition: the effect of incommensurable niche dimensions. *Oikos*, 110-114.

Hutchinson, G. E. (1957). Cold spring harbor symposium on quantitative biology. Concluding remarks, 22: 415-427.

Jones, M. E., & Barmuta, L. A. (2000). Niche differentiation among sympatric Australian dasyurid carnivores. *Journal of Mammalogy*, 81: 434-447.

Lasenby, D. C., Yan, N. D., & Futter, M. N. (1994). Changes in body dimensions of larval *Chaoborus* in ethanol and formalin. *Journal of Plankton Research*, 16: 1601-1608.

- Mason, N. W., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Wilson, J. B., & Argillier, C. (2008). Does niche overlap control relative abundance in French lacustrine fish communities? A new method incorporating functional traits. *Journal of Animal Ecology*, 77: 661-669.
- Moore, M. V. (1988). Differential use of food resources by the instars of *Chaoborus punctipennis*. *Freshwater Biology*, 19: 249-268.
- Oporto, L. T. (2013). Aspectos ecológicos e sociais da invasão de peixes em lagos naturais do médio Rio Doce, MG, Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. 127p.
- Pastorok, R. A. (1980). Selection of prey by *Chaoborus* larvae: a review and new evidence for behavioral flexibility. In Kerfoot, W. C. (ed). *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. University Press of New England, Hanover, NH, p. 538-554.
- Pianka, E. R. (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 71: 2141-2145.
- Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual review of ecology and systematics*, 4: 53-74.
- Pinto-Coelho, R. M. (2009). *Fundamentos em ecologia*. Artmed Editora. 252 pp.
- Pinto-Coelho, R. M., Bezerra-Neto, F. F., Miranda, F., Mota, T. G., Resck, R., Santos, A. M., Maia-Barbosa, P. M., Mello, N., Marques, M. M., Campos, M. O., & Barbosa, F. A. R. (2008). The inverted trophic cascade in tropical plankton communities: impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake district, Minas Gerais, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68: 1025-1037.

- Roth, J. C. (1968). Benthic and limnetic distribution of three *Chaoborus* species in a southern Michigan lake (Diptera, Chaoboridae). *Limnology and Oceanography*, 13: 242-249.
- Roughgarden, J. (2009). Is there a general theory of community ecology?. *Biology & Philosophy*, 24: 521-529.
- Sardella, L. C., & Carter, J. C. (1983). Factors contributing to coexistence of *Chaoborus flavicans* and *C. punctipennis* (Diptera, Chaoboridae) in a small meromictic lake. *Hydrobiologia*, 107: 155-164.
- Schneider, K., Migge, S., Norton, R. A., Scheu, S., Langel, R., Reineking, A., & Maraun, M. (2004). Trophic niche differentiation in soil microarthropods (Oribatida, Acari): evidence from stable isotope ratios ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). *Soil Biology and Biochemistry*, 36: 1769-1774.
- Sell, A. F. (2006). A trophic cascade with *Chaoborus*: population dynamics of ex-hippial generations of *Daphnia*. *Archiv für Hydrobiologie*, 167: 115-134.
- Stahl, J. B. (1966). The ecology of *Chaoborus* in Myers Lake, Indiana. *Limnology and Oceanography*, 11: 177-183.
- Sweetman, J. N., & Smol, J. P. (2006). Reconstructing fish populations using *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae) remains—a review. *Quaternary Science Reviews*, 25: 2013-2023.
- Swift, M. C., & Fedorenko, A. Y. (1975). Some aspects of prey capture by *Chaoborus* larvae. *Limnology and Oceanography*, 20: 418-425.
- Townsend, C. R., Begon, M., & Harper, J. L. (2010). *Fundamentos em Ecologia*. 3ª edição. Artmed. Porto Alegre.

- Traina, J. A., & Von Ende, C. N. (1992). Estimation of larval dry weight of *Chaoborus americanus*. *Hydrobiologia*, 228: 219-223.
- Wagner, R., Barták, M., Borkent, A., Courtney, G., Goddeeris, B., Haenni, J. P., Knuston, L., Pont, A., Rotheray, G. E., Rozkosny, R., Sinclair, B., Woodley, N., Zatwarnicki, T., & Zwick, P. (2008). Global diversity of dipteran families (Insecta Diptera) in freshwater (excluding Simuliidae, Culicidae, Chironomidae, Tipulidae and Tabanidae). *Hydrobiologia*, 595: 489-519.
- Williamson, C. E., & Stoeckel, M. E. (1990). Estimating predation risk in zooplankton communities: the importance of vertical overlap. *Hydrobiologia*, 198: 125-131.
- Wissel, B., Yan, N. D., & Ramcharan, C. W. (2003). Predation and refugia: implications for *Chaoborus* abundance and species composition. *Freshwater Biology*, 48: 1421-1431.
- Vandermeer, J. H. (1972). Niche theory. *Annual review of Ecology and Systematics*, 3: 107-132.
- Von Ende, C. N. (1982). Phenology of four *Chaoborus* species. *Environmental Entomology*, 11: 9-16.
- Von Ende, C. N. (1979). Fish predation, interspecific predation, and the distribution of two *Chaoborus* species. *Ecology*, 60: 119-128.
- Von Ende, C. N. (1978). Regional coexistence of four *Chaoborus* species. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 20: 2630-2633.

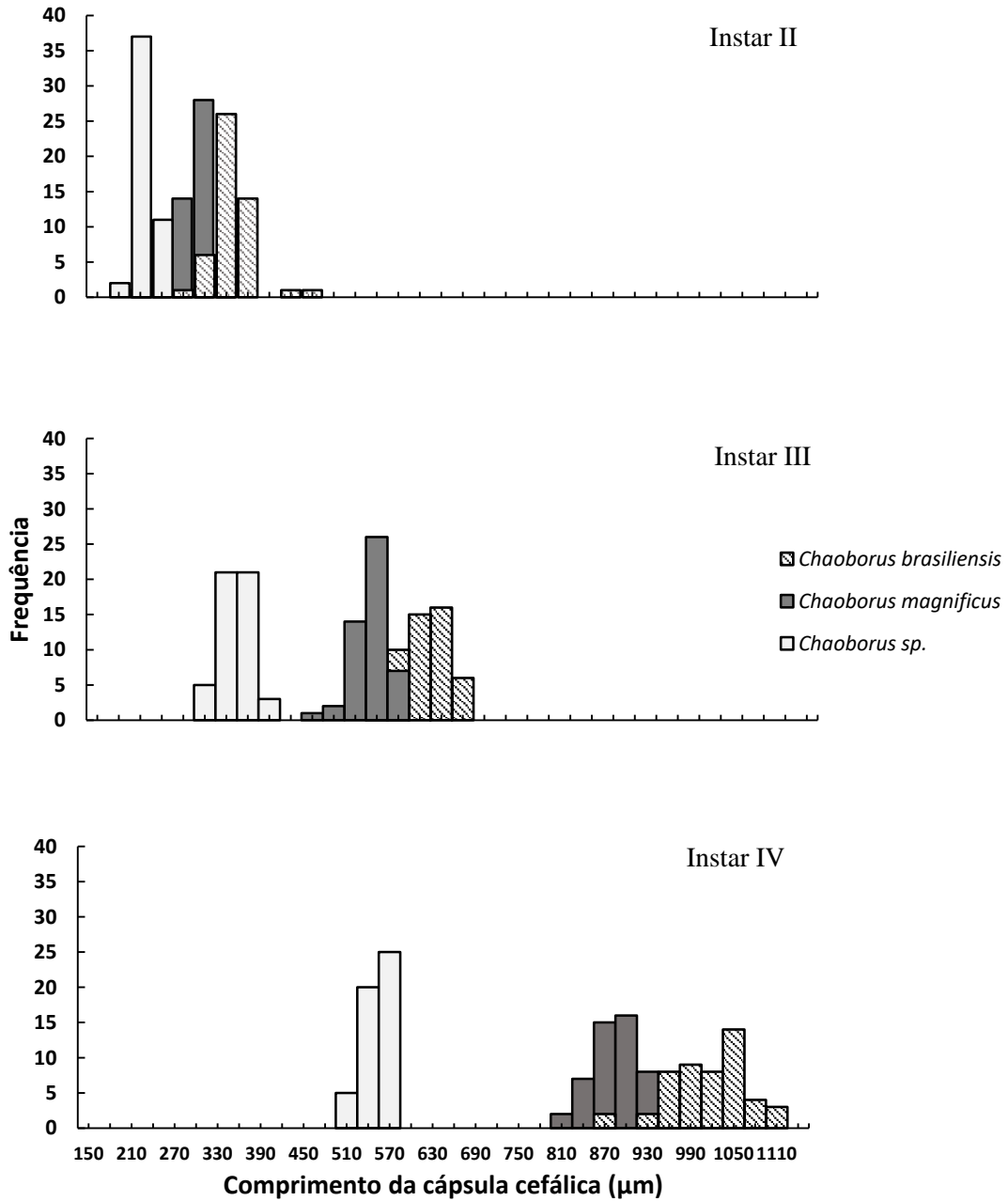


Figura 3.2: Distribuição, por comprimento da cápsula de cefálica (μm), das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG). Frequência = número de larvas.

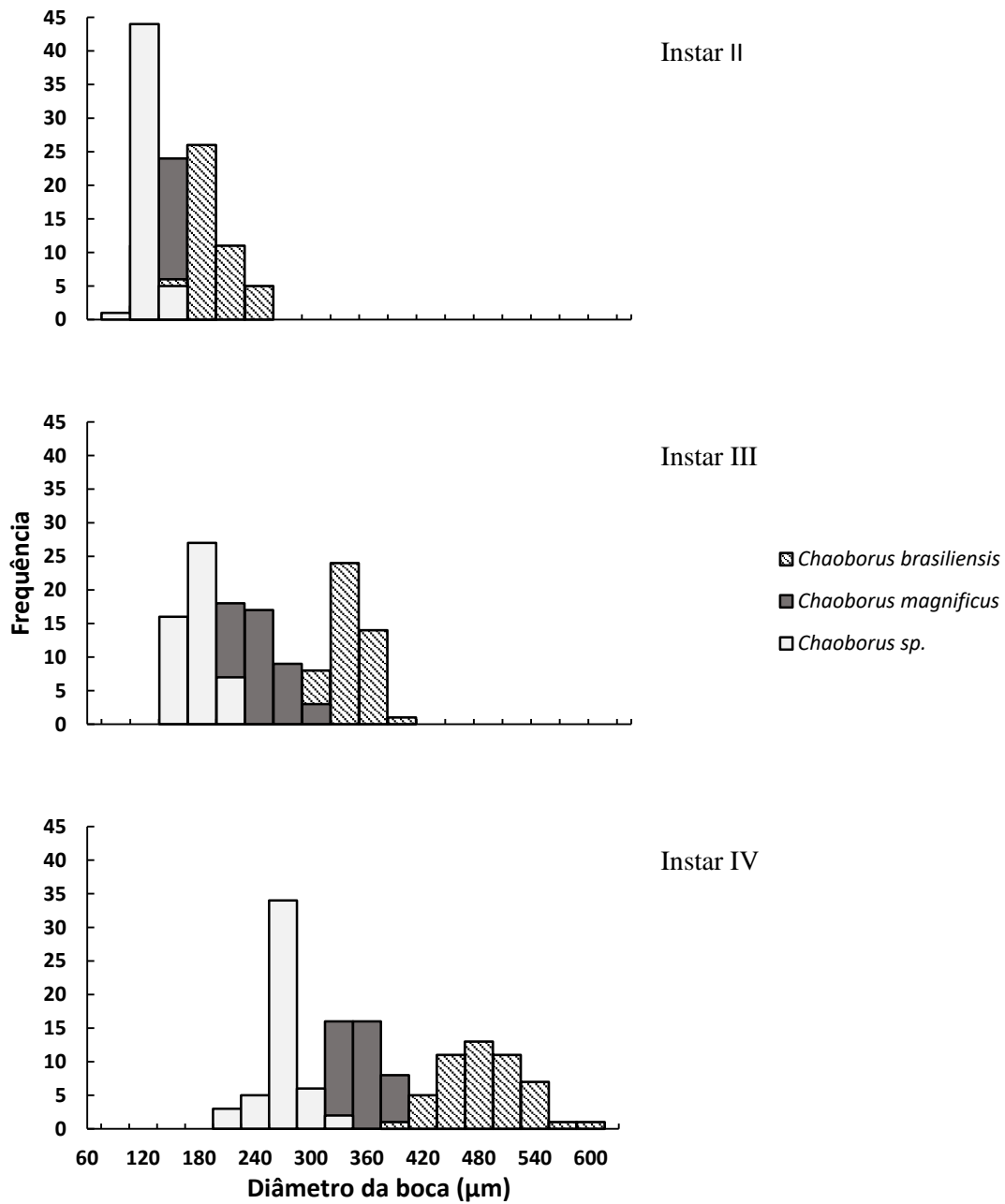


Figura 3.3: Distribuição, por diâmetro da boca (μm), das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG). Frequência = número de larvas

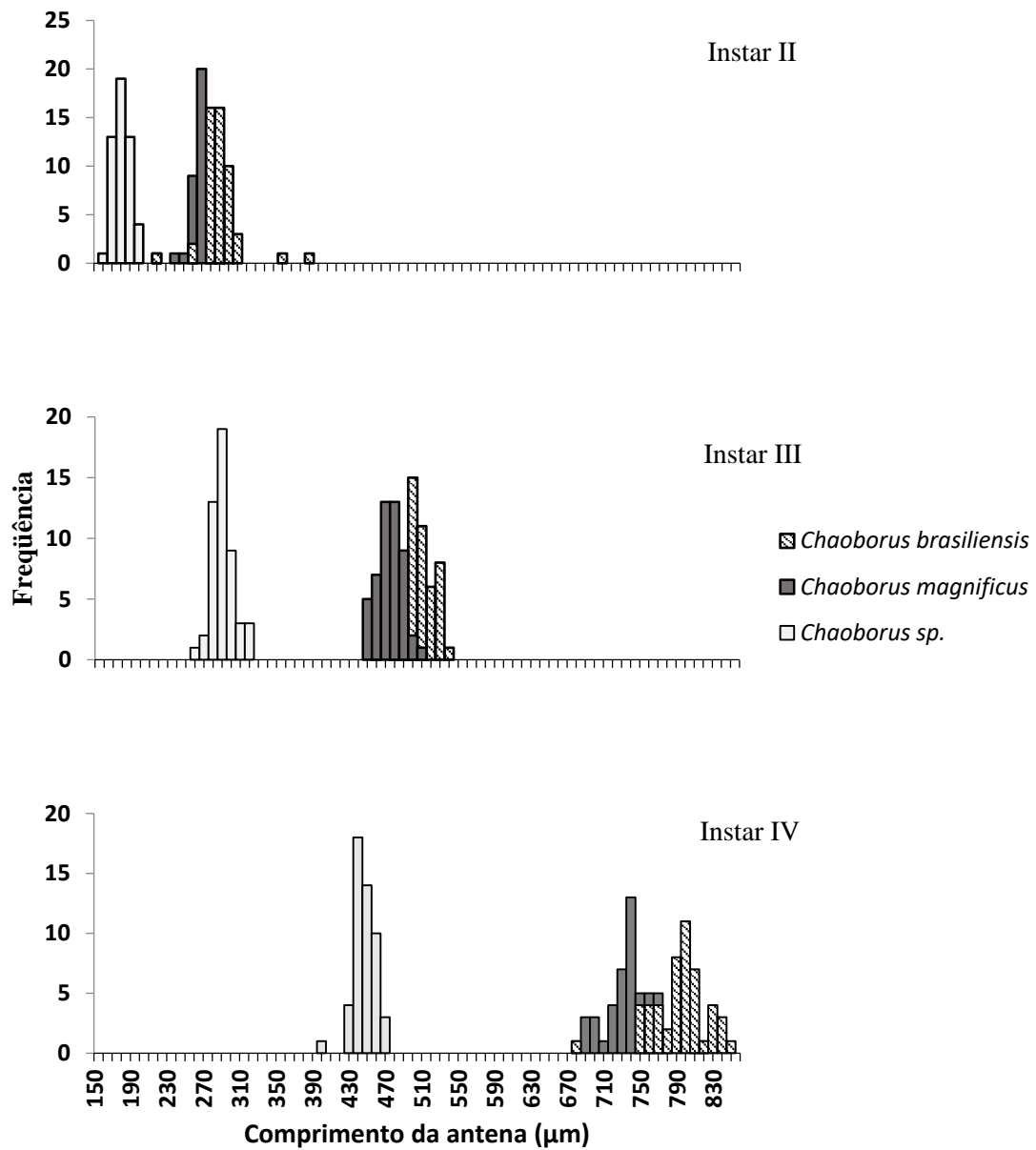


Figura 3.4: Distribuição, por comprimento da antena (μm), das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG). Frequência = número de larvas.

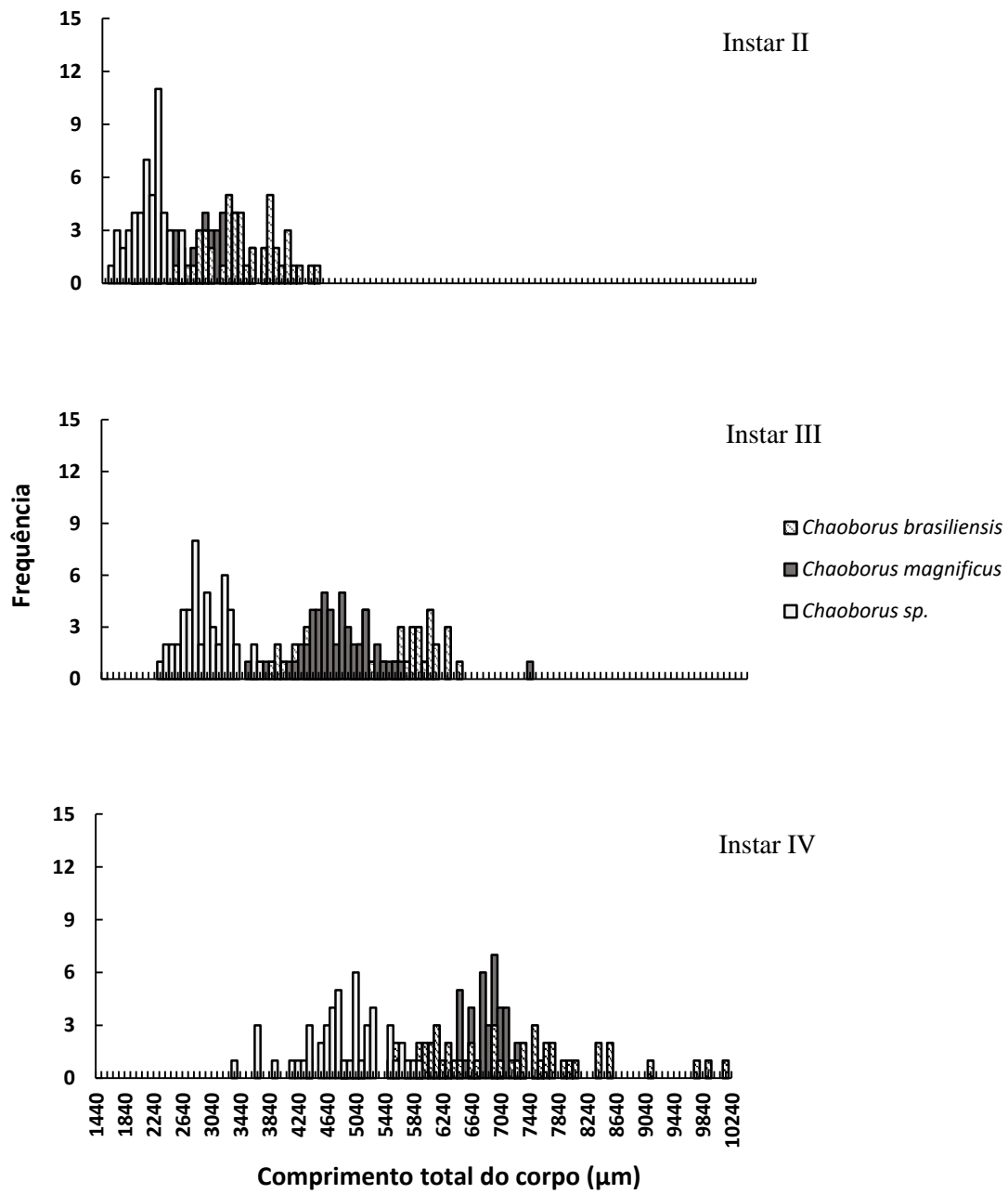


Figura 3.5: Distribuição, por comprimento total do corpo (μm), das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG). Frequência = número de larvas

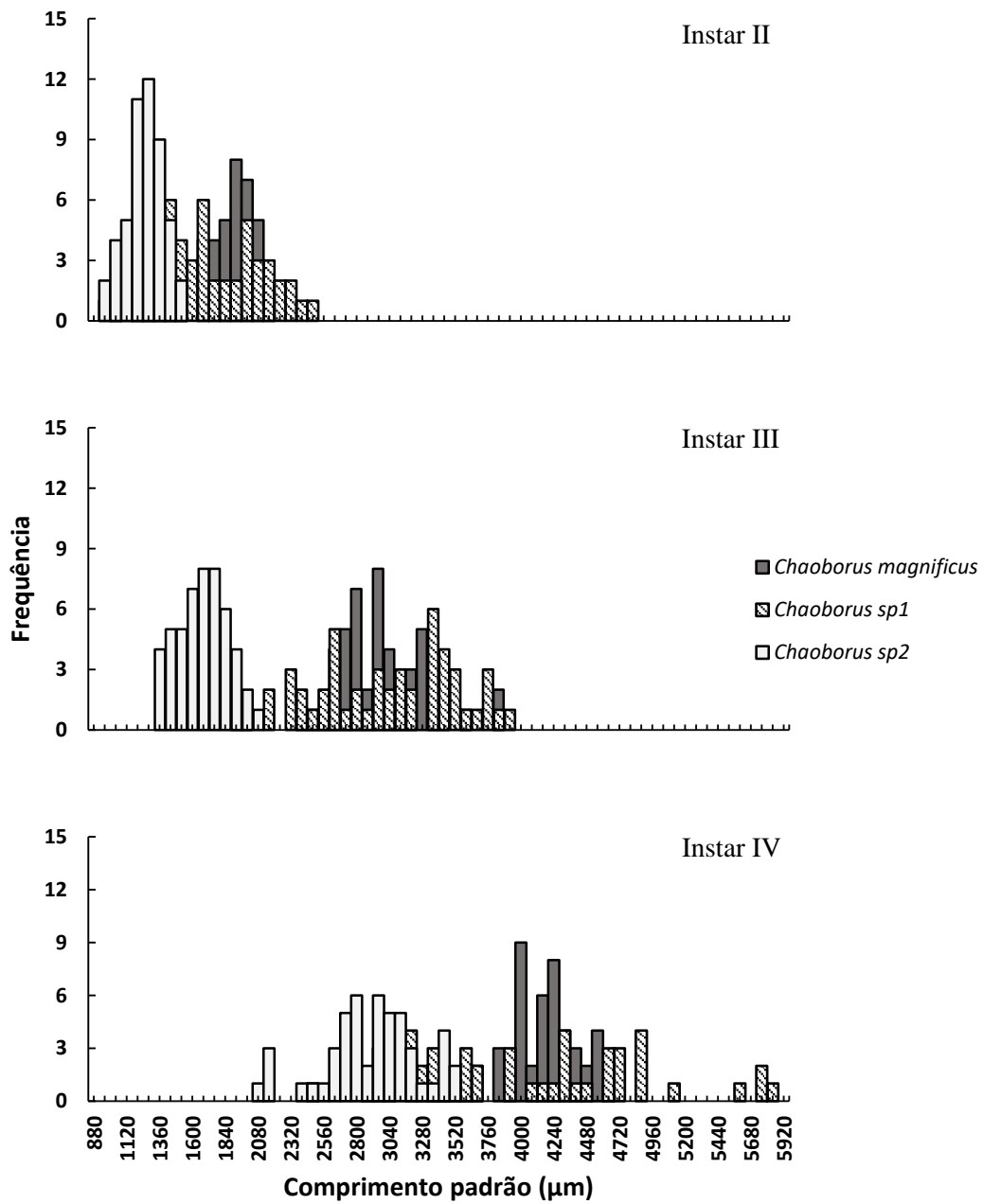


Figura 3.6: Distribuição, por comprimento padrão (μm), das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG). Frequência = número de larvas

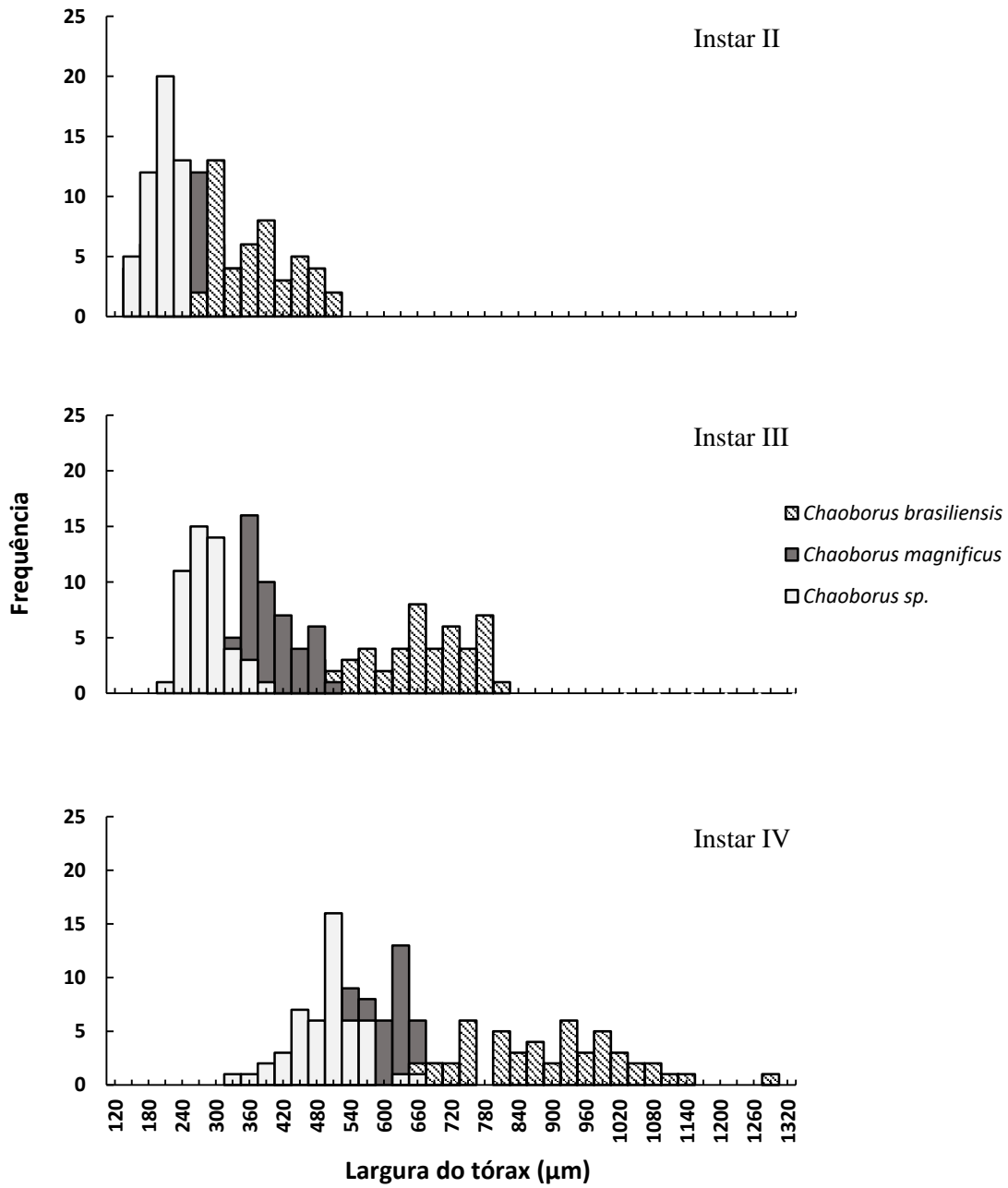


Figura 3.7: Distribuição, por largura do tórax (µm), das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG). Frequência = número de larvas

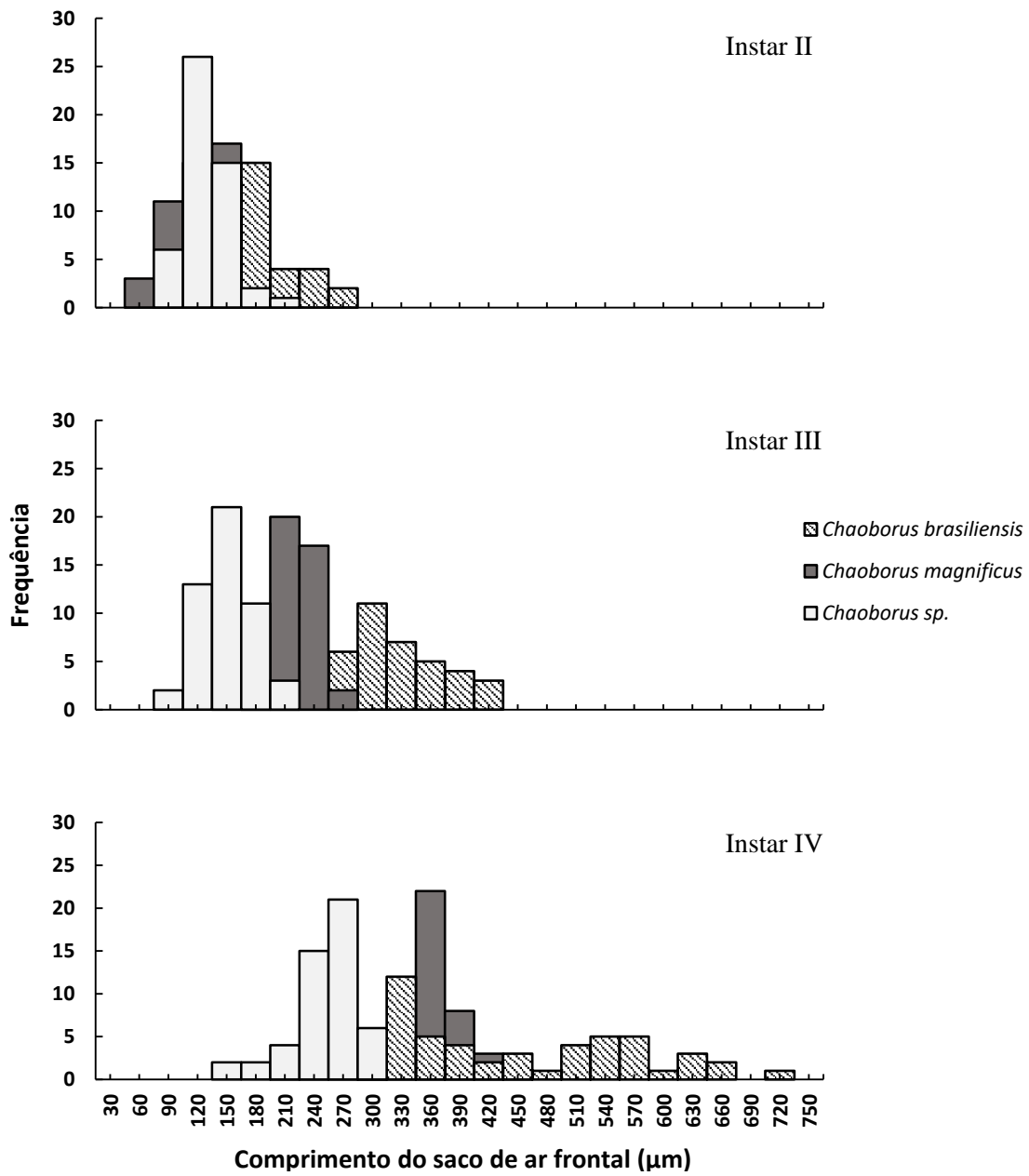


Figura 3.8: Distribuição, por comprimento do saco de ar frontal (µm), das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG). Frequência = número de larvas

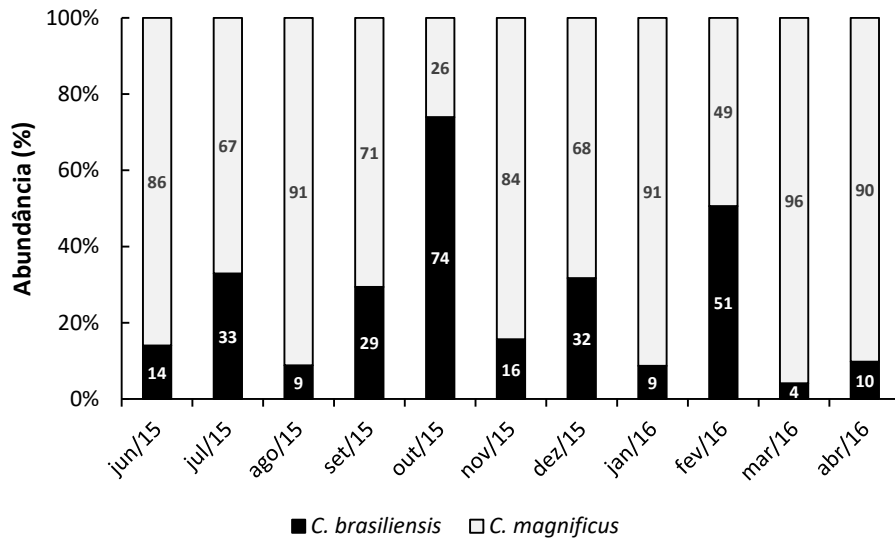


Figura 3.9: Participação das duas espécies de *Chaoborus* na comunidade da lagoa Carioca entre os meses de junho de 2015 a abril de 2016 (Dados numéricos).

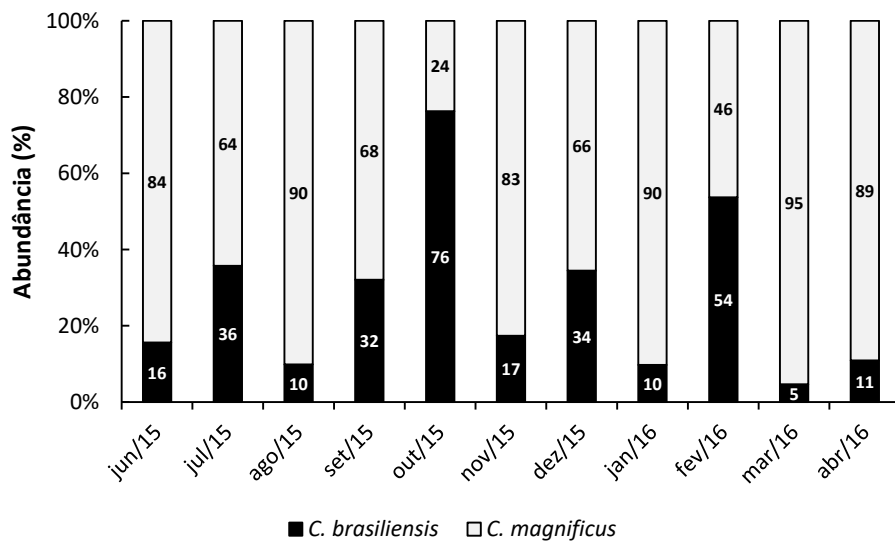


Figura 3.10: Participação das duas espécies de *Chaoborus* na comunidade da lagoa Carioca entre os meses de junho de 2015 a abril de 2016 (Dados em biomassa).

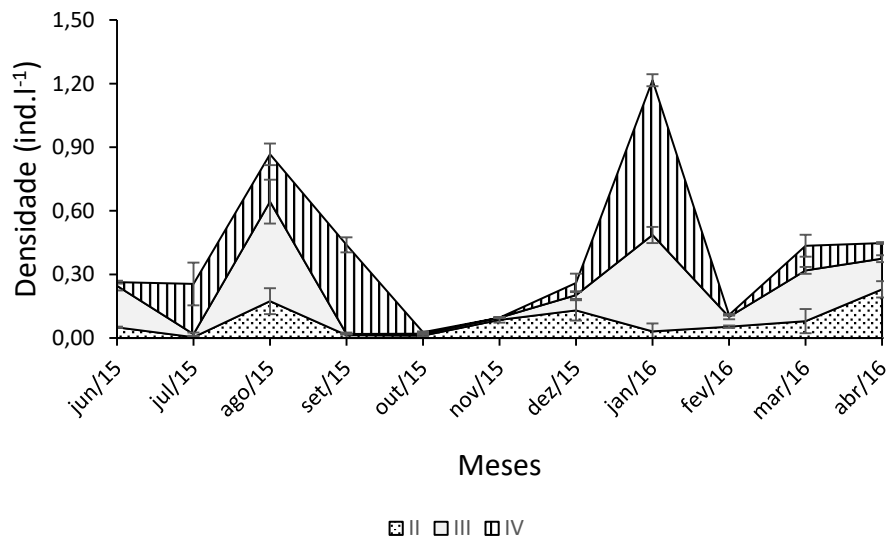


Figura 3.11: Flutuação da densidade das larvas (instar II, III e IV) da espécie *Chaoborus magnificus* na comunidade da lagoa Carioca entre os meses de junho de 2015 a abril de 2016. Barras representam erro padrão.

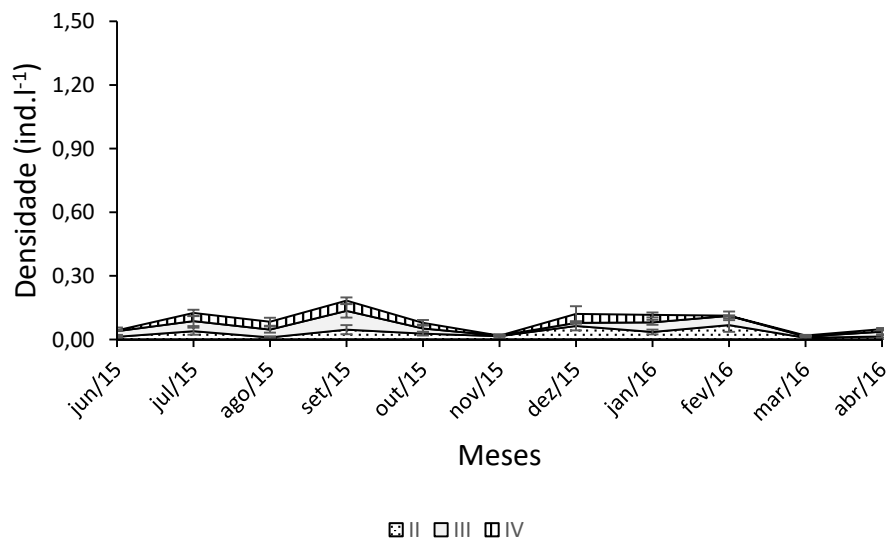


Figura 3.12: Flutuação da densidade das larvas (instar II, III e IV) da espécie *Chaoborus brasiliensis* na comunidade da lagoa Carioca entre os meses de junho de 2015 a abril de 2016. Barras representam erro padrão.

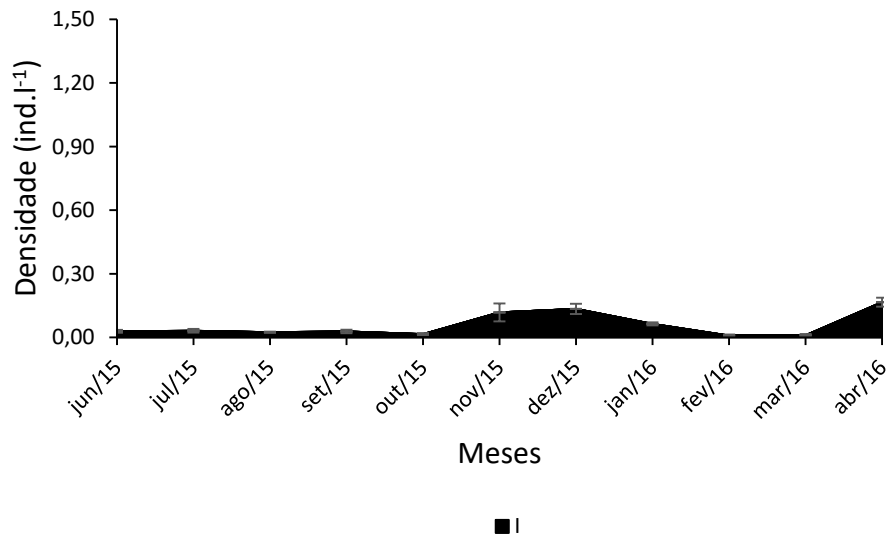


Figura 3.13: Flutuação da densidade das larvas de *Chaoborus* spp. (instar I) na comunidade da lagoa Carioca entre os meses de junho de 2015 a abril de 2016. Barras representam erro padrão.

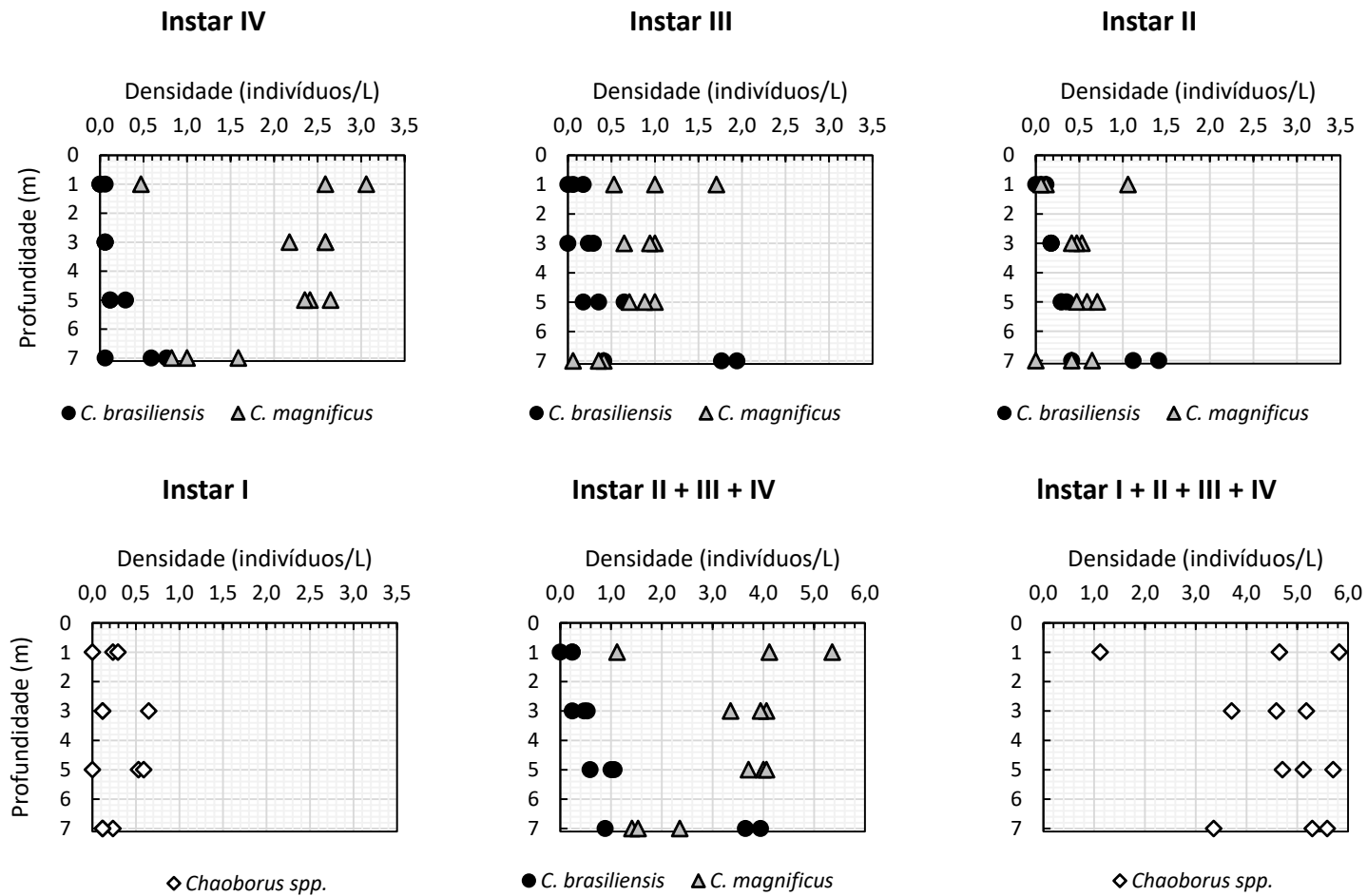


Figura 3.14: Diagrama de dispersão do número de larvas de *Chaoborus* por litro em diferentes profundidades da coluna d'água limnética da lagoa Carioca (Agosto de 2016). Em cada profundidade são representados dados obtidos em três estações amostrais distintas.

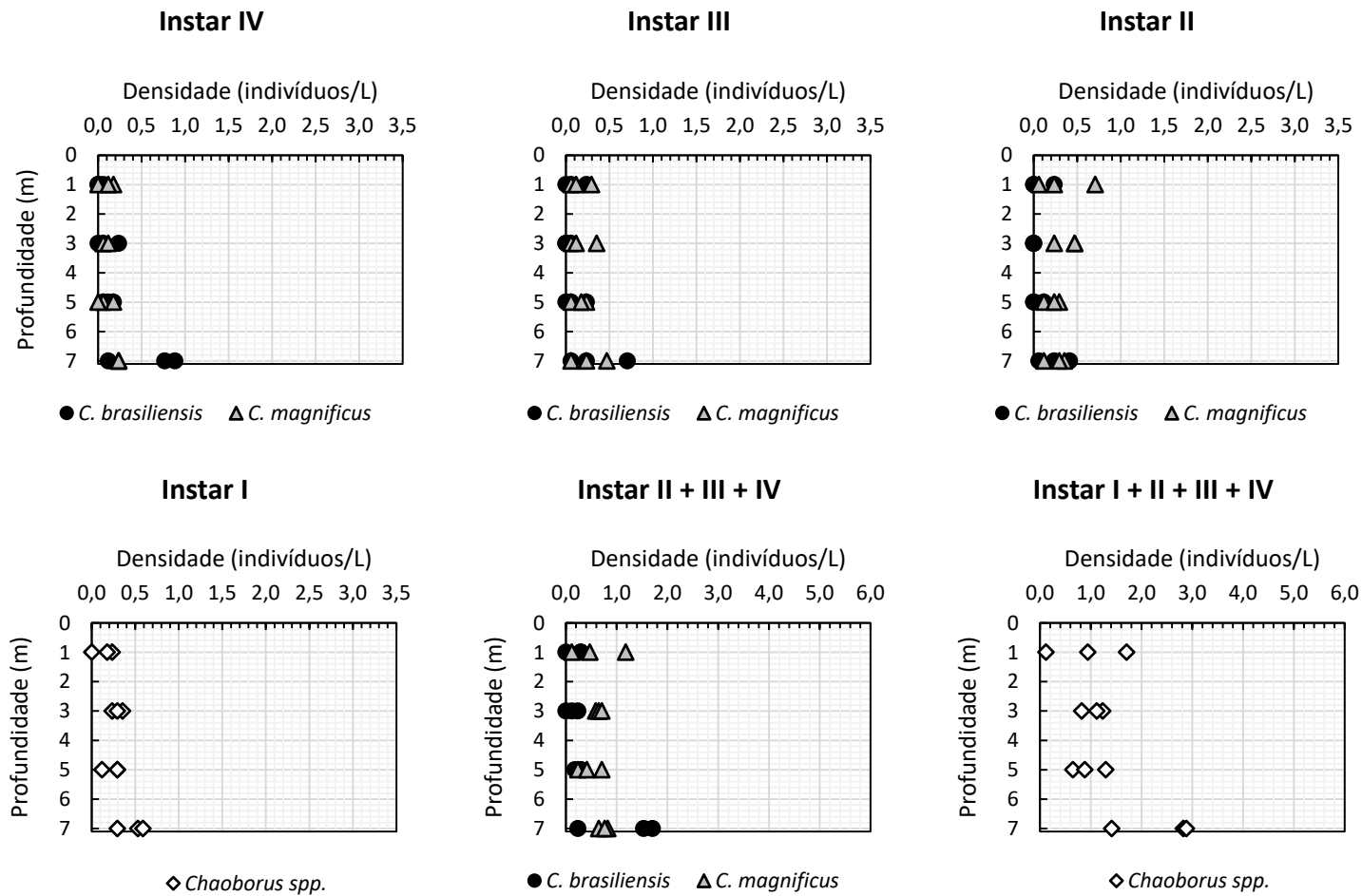


Figura 3.15: Diagrama de dispersão do número de larvas de *Chaoborus* por litro em diferentes profundidades da coluna d'água limnética da lagoa Carioca (Março de 2017). Em cada profundidade são representados dados obtidos em três estações amostrais distintas.

Tabela 3.1: Caracterização das campanhas de amostragem de larvas de *Chaoborus* spp. realizadas na lagoa Carioca entre os anos de 2014 a 2017

Dimensão do nicho estudada	Período de coleta das larvas*	Frequência	Região Amostrada	Amostrador/ Modo de coleta
Morfométrica e Trófica	Outubro 2014 e Julho de 2015	3 em 3 dias		Rede de plâncton (diâmetro: 10 cm e malha: 45 µm) Arraste vertical
Temporal	Junho 2015 a Abril 2016	30 em 30 dias	3 pontos (Zona limnética)	Rede de plâncton (diâmetro: 30 cm e malha: 68 µm) Arraste vertical
Espacial	Agosto de 2016 e Março de 2017	1 dia		Armadilha de Schindler-Patalas (1, 3, 5 e 7m de profundidade)

*coletas diurnas

Tabela 3.2: Comprimento da cápsula cefálica (μm) das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).

Espécie	Comprimento da cápsula cefálica (μm)		
	Instar		
	II	III	IV
<i>C. brasiliensis</i>	335,4 \pm 34,1 a	607,2 \pm 33,0 a	1014,0 \pm 54,9 a
<i>C. magnificus</i>	289,2 \pm 22,5 b	531,6 \pm 25,0 b	886,2 \pm 34,9 b
<i>Chaoborus</i> sp.	215,4 \pm 14,5 c	343,2 \pm 22,8 c	552,0 \pm 20,1 c

¹ Médias seguidas de letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p > 0,05$)

Tabela 3.3: Diâmetro da boca (μm) das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).

Espécie	Diâmetro da boca (μm)		
	Instar		
	II	III	IV
<i>C. brasiliensis</i>	186,3 \pm 27,8 a	330,0 \pm 29,7 a	484,5 \pm 43,4 a
<i>C. magnificus</i>	152,1 \pm 21,4 b	234,3 \pm 30,1 b	354,4 \pm 37,8 b
<i>Chaoborus</i> sp.	122,4 \pm 10,2 c	174,6 \pm 19,8 c	260,4 \pm 23,9 c

¹ Médias seguidas de letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p > 0,05$)

Tabela 3.4: Tamanho da antena + seta mais longa (μm) das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).

Espécie	Tamanho da antena + seta mais longa (μm)		
	Instar		
	II	III	IV
<i>C. brasiliensis</i>	290,8 \pm 22,8 a	506,8 \pm 16,8 a	793,2 \pm 30,5 a
<i>C. magnificus</i>	270,7 \pm 12,8 b	474,7 \pm 14,1 b	739,6 \pm 28,2 b
<i>Chaoborus</i> sp.	171,2 \pm 9,6 c	290,8 \pm 12,6 c	447,0 \pm 12,5 c

¹ Médias seguidas de letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p > 0,05$)

Tabela 3.5: Comprimento total do corpo (μm) das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).

Espécie	Comprimento total do corpo (μm)		
	Instar		
	II	III	IV
<i>C. brasiliensis</i>	3227,2 \pm 562,1 a	5086,4 \pm 775,6 a	7065,3 \pm 1227,1 a
<i>C. magnificus</i>	2747,2 \pm 462,4 b	4674,0 \pm 561,9 b	6639,2 \pm 643,7 b
<i>Chaoborus</i> sp.	2030,4 \pm 235,3 c	2857,6 \pm 323,7 c	4862,4 \pm 588,2 c

¹ Médias seguidas de letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p > 0,05$)

Tabela 3.6: Comprimento padrão (μm) das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na Lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).

Espécie	Comprimento padrão (μm)		
	Instar		
	II	III	IV
<i>C. magnificus</i>	1727,2 \pm 321,6 a	2974,2 \pm 347,5 a	4103,2 \pm 309,0 a
<i>C. sp 1</i>	1976,0 \pm 376,4 b	3030,4 \pm 509,5 a	4019,2 \pm 843,6 a
<i>C. sp 2</i>	1254,4 \pm 135,6 c	1675,2 \pm 184,6 b	2913,6 \pm 355,6 b

¹ Médias seguidas de letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p > 0,05$)

Tabela 3.7: Largura do tórax (μm) das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).

Espécie	Largura do tórax (μm)		
	Instar		
	II	III	IV
<i>C. brasiliensis</i>	363,6 \pm 75,4 a	651,6 \pm 101,8 a	895,2 \pm 137,1 a
<i>C. magnificus</i>	243,0 \pm 50,4 b	394,5 \pm 49,6 b	593,4 \pm 58,4 b
<i>Chaoborus Sp.</i>	204,6 \pm 28,2 c	283,2 \pm 37,9 c	497,4 \pm 63,0 c

¹ Médias seguidas de letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p > 0,05$)

Tabela 3.8: Comprimento do saco de ar frontal (μm) das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG).

Espécie	Comprimento do saco de ar frontal (μm)		
	Instar		
	II	III	IV
<i>C. brasiliensis</i>	167,5 \pm 42,0 a	295,8 \pm 67,2 a	454,2 \pm 118,0 a
<i>C. magnificus</i>	124,5 \pm 31,5 b	212,7 \pm 30,1 b	347,3 \pm 48,1 b
<i>Chaoborus sp.</i>	129,6 \pm 24,6 b	150,0 \pm 28,4 c	251,4 \pm 35,3 c

¹ Médias seguidas de letras iguais na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($p > 0,05$)

Tabela 3.9: Porcentagem das larvas de segundo, terceiro e quarto instar das três espécies de *Chaoborus* presentes na lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG) sem olhos compostos, com olhos compostos incompletos e com olhos compostos completos.

	Instar II			Instar III			Instar IV		
	<i>C. brasiliensis</i>	<i>C. magnificus</i>	<i>Chaoborus</i> sp.	<i>C. brasiliensis</i>	<i>C. magnificus</i>	<i>Chaoborus</i> sp.	<i>C. brasiliensis</i>	<i>C. magnificus</i>	<i>Chaoborus</i> sp.
Sem olho composto	100%	100%	100%	30%	100%	98%	0%	2%	8%
Olho composto incompleto	0%	0%	0%	58%	0%	2%	8%	26%	66%
Olho composto completo	0%	0%	0%	12%	0%	0%	92%	72%	26%

Tabela 3.10: Valores do índice de sobreposição alimentar entre as larvas de *Chaoborus* de diferentes espécies e instares (II, III e IV) da lagoa Carioca durante o período chuvoso (Dados numéricos). Células sombreadas representam alta sobreposição trófica.

	<i>Chaoborus</i> spp. (I)	<i>C. brasiliensis</i> (II)	<i>C. brasiliensis</i> (III)	<i>C. brasiliensis</i> (IV)	<i>C. magnificus</i> (II)	<i>C. magnificus</i> (III)	<i>C. magnificus</i> (IV)	<i>Chaoborus</i> sp. (II)	<i>Chaoborus</i> sp. (III)	<i>Chaoborus</i> sp. (IV)
<i>C. brasiliensis</i> (II)		-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. brasiliensis</i> (III)			-	0,44	0,40	0,27	0,50	0,51	0,45	0,50
<i>C. brasiliensis</i> (IV)				-	0,44	0,57	0,44	0,07	0,08	0,25
<i>C. magnificus</i> (II)					-	0,86	0,55	0,70	0,61	0,87
<i>C. magnificus</i> (III)						-	0,75	0,34	0,29	0,68
<i>C. magnificus</i> (IV)							-	0,33	0,28	0,64
<i>Chaoborus</i> sp. (II)								-	0,83	0,84
<i>Chaoborus</i> sp. (III)									-	0,79
<i>Chaoborus</i> sp. (IV)										-

Tabela 3.11: Valores do índice de sobreposição alimentar entre as larvas de *Chaoborus* de diferentes espécies e instares (II, III e IV) da lagoa Carioca durante o período chuvoso (Dados em biomassa). Células sombreadas representam alta sobreposição trófica.

	<i>Chaoborus</i> spp. (I)	<i>C. brasiliensis</i> (II)	<i>C. brasiliensis</i> (III)	<i>C. brasiliensis</i> (IV)	<i>C. magnificus</i> (II)	<i>C. magnificus</i> (III)	<i>C. magnificus</i> (IV)	<i>Chaoborus</i> sp. (II)	<i>Chaoborus</i> sp. (III)	<i>Chaoborus</i> sp. (IV)
<i>C. brasiliensis</i> (II)		-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. brasiliensis</i> (III)			-	0,02	0,46	0,41	0,27	0,04	0,05	0,54
<i>C. brasiliensis</i> (IV)				-	0,00	0,85	0,92	0,00	0,00	0,01
<i>C. magnificus</i> (II)					-	0,28	0,01	0,48	0,42	0,39
<i>C. magnificus</i> (III)						-	0,96	0,07	0,04	0,27
<i>C. magnificus</i> (IV)							-	0,01	0,01	0,18
<i>Chaoborus</i> sp. (II)								-	0,86	0,66
<i>Chaoborus</i> sp. (III)									-	0,50
<i>Chaoborus</i> sp. (IV)										-

Tabela 3.12: Valores do índice de sobreposição alimentar entre as larvas de *Chaoborus* de diferentes espécies e instares (II, III e IV) da lagoa Carioca durante o período seco (Dados numéricos). Células sombreadas representam alta sobreposição trófica.

	<i>Chaoborus</i> spp. (I)	<i>C. brasiliensis</i> (II)	<i>C. brasiliensis</i> (III)	<i>C. brasiliensis</i> (IV)	<i>C. magnificus</i> (II)	<i>C. magnificus</i> (III)	<i>C. magnificus</i> (IV)
<i>Chaoborus</i> spp. (I)	-	0,51	0,27	0,21	0,93	0,76	0,24
<i>C. brasiliensis</i> (II)		-	0,76	0,34	0,49	0,65	0,74
<i>C. brasiliensis</i> (III)			-	0,75	0,32	0,64	0,97
<i>C. brasiliensis</i> (IV)				-	0,27	0,62	0,82
<i>C. magnificus</i> (II)					-	0,87	0,27
<i>C. magnificus</i> (III)						-	0,43
<i>C. magnificus</i> (IV)							-

Tabela 3.13: Valores do índice de sobreposição alimentar entre as larvas de *Chaoborus* de diferentes espécies e instares (II, III e IV) da lagoa Carioca durante o período seco (Dados em biomassa). Células sombreadas representam alta sobreposição trófica.

	<i>Chaoborus</i> spp. (I)	<i>C. brasiliensis</i> (II)	<i>C. brasiliensis</i> (III)	<i>C. brasiliensis</i> (IV)	<i>C. magnificus</i> (II)	<i>C. magnificus</i> (III)	<i>C. magnificus</i> (IV)
<i>C. brasiliensis</i> (II)		-	0,43	0,03	0,62	0,35	0,27
<i>C. brasiliensis</i> (III)			-	0,31	0,94	0,72	0,97
<i>C. brasiliensis</i> (IV)				-	0,25	0,77	0,33
<i>C. magnificus</i> (II)					-	0,72	0,85
<i>C. magnificus</i> (III)						-	0,67
<i>C. magnificus</i> (IV)							-

Tabela 3.14: Índice de sobreposição (Oij) entre as larvas de *Chaoborus* de duas espécies (instares II, III e IV) na lagoa Carioca em Agosto de 2016. As células sombreadas representam os valores obtidos entre larvas heteroespecíficas de mesmo instar.

	<i>C. brasiliensis</i> (II)	<i>C. brasiliensis</i> (III)	<i>C. brasiliensis</i> (IV)
<i>C. magnificus</i> (II)	0,9	0,6	0,9
<i>C. magnificus</i> (III)	0,9	0,6	0,8
<i>C. magnificus</i> (IV)	0,9	0,6	0,8

Tabela 3.15: Índice de sobreposição (Oij) entre as larvas de *Chaoborus* de duas espécies (instares II, III e IV) na lagoa Carioca em Março de 2017. As células sombreadas representam os valores obtidos entre larvas heteroespecíficas de mesmo instar.

	<i>C. brasiliensis</i> (II)	<i>C. brasiliensis</i> (III)	<i>C. brasiliensis</i> (IV)
<i>C. magnificus</i> (II)	0,9	1,3	1,5
<i>C. magnificus</i> (III)	0,9	1,2	1,5
<i>C. magnificus</i> (IV)	0,7	1,3	1,6

CAPÍTULO 4

Cladóceros limnéticos e sua relação com diferentes predadores em uma lagoa neotropical: evidências do registro fóssil

Daniel M. Maroneze¹, Rosa M. Menendez¹, Diego G. F. Pujoni¹, Daniela R. Ferreira¹, Rubens C. L. Figueira² e Paulina M. Maia-Barbosa¹



Microfóssil de *Bosmina tubicen* preservado no sedimento da lagoa Carioca.
Foto: Daniel M. Maroneze

¹Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática (LIMNEA), ICB, Universidade Federal de Minas Gerais.

² Instituto Oceanográfico, IO, Universidade de São Paulo.

**Cladóceros limnéticos e sua relação com diferentes predadores em uma lagoa
neotropical: evidências do registro fóssil**

RESUMO

Na comunidade limnética de uma lagoa no sudeste do Brasil (lagoa Carioca – MG), a escassez atual de cladóceros é atribuída à predação exercida por larvas de *Chaoborus* (Diptera). Hipoteticamente essa pressão se intensificou após peixes planctívoros que mantinham as populações larvais sob controle terem sido dizimados por peixes piscívoros não-nativos. Através do estudo do registro fóssil, o presente trabalho teve como objetivo avaliar: (1) se um eventual aumento na densidade de larvas de *Chaoborus* e um colapso desses cladóceros ocorreu nessa lagoa após a chegada da primeira espécie de peixe piscívoro não-nativa na década de 80; e (2) se a morfologia dos microfósseis do cladóceros *Bosmina tubicen* e a estrutura de tamanho de sua população se alteraram temporalmente em resposta à mudança no tipo de predador dominante no local (peixes planctívoros para larvas de *Chaoborus*). Amostras de sedimento foram datadas com ^{210}Pb e os vestígios de invertebrados analisados. Declínios no número de carapaças de *Bosmina* (entre 63 a 83%) coincidiram com o período de chegada da primeira espécie de peixe piscívoro não-nativa na área (1985) e consequente redução dos peixes planctívoros nativos. O aumento da quantidade de microfósseis de *Chaoborus*, entretanto, não foi evidente em todos os testemunhos analisados. É provável que a predação exercida pelos caoborídeos tenha se intensificado principalmente pela interrupção da migração vertical diária das larvas após os peixes planctívoros terem sido suprimidos. A população de *B. tubicen* não exibiu uma estrutura de tamanho típica (predomínio de adultos menores sob pressão de peixes planctívoros e de adultos maiores sob pressão das larvas de *Chaoborus*) ou indivíduos

com variações morfológicas marcantes ao longo dos últimos 90 anos. As informações obtidas no registro fóssil da lagoa Carioca sugerem que os impactos negativos dos peixes piscívoros não-nativos se propagaram para níveis mais basais da teia trófica local. Servem, portanto, como alerta para práticas atuais de produção de proteína animal que estimulam o cultivo de peixes piscívoros fora de suas áreas biogeográficas originais.

Palavras-chave: *Bosmina*, paleolimnologia, lagoa neotropical e predação

INTRODUÇÃO

Na atualidade, ações antrópicas representam uma das principais fontes desestruturadoras das comunidades aquáticas continentais (Dudgeon et al., 2006; Carpenter et al., 2011). Frequentemente, uma barreira a ser superada por limnólogos que buscam avaliar como os atributos originais de uma comunidade foram alterados é a ausência de informações históricas sobre o local (Anderson, 1995; Cohen, 2003). Levantamentos de curta duração após um distúrbio são, muitas vezes, insuficientes para tal compreensão sendo necessários dados ambientais de longo prazo anteriores ao impacto (Smol, 1992; Saulnier-Talbot, 2016). A Paleolimnologia, estudando vestígios de organismos preservados nos sedimentos lacustres, tem se tornado uma importante ferramenta de análise de alterações ambientais passadas bem como de definição das condições originais de uma área a ser restaurada (Cohen, 2003; Larocque-Tobler, 2016; Whitmore & Riendiger-Whitmore, 2014; Bennion et al., 2011).

Dentre os indicadores paleolimnológicos, microfósseis de cladóceros são considerados promissores para atestar mudanças históricas no regime de predação de uma lagoa tais como aquelas decorrentes de eventos de invasão biológica (Smol, 2008; Sweetman & Smoll, 2006; Palm et al., 2011; Liu et al., 2009; Korosi et al., 2013; Labaj

et al., 2013). Isso é possível porque ao serem majoritariamente pressionados por predadores visuais tais como peixes planctívoros, indivíduos ou espécies menores tendem a ser favorecidos (Korosi et al., 2013). Por outro lado, se os predadores dominantes são invertebrados com tamanho de boca limitado, presas maiores passam a ser beneficiadas na comunidade (Korosi et al., 2013). Em resposta aos sinais químicos (caimônios) liberados pelos predadores, é possível que alguns cladóceros alterem até mesmo sua morfologia (Largegren & Stenson, 2000).

Um bom exemplo de predador invertebrado capaz de impactar fortemente as populações de cladóceros (morfologia e estrutura de tamanho) é o diptero *Chaoborus*. Entretanto, do mesmo modo que essas larvas consomem vorazmente os microcrustáceos, elas próprias também são presas de peixes (Sweetman & Smoll, 2006). Como consequência, seus microfósseis, especialmente das espécies que não exibem o comportamento anti-predação de migração vertical diária, vêm sendo igualmente utilizados para indicar períodos ou lagoas com ictiofauna planctívora inexpressiva (Palm & Svensson, 2010). No complexo lacustre do médio rio Doce, uma das mais importantes áreas úmidas do Brasil (Barros et al., 2013), diversas lagoas foram alvo de catastróficas introduções de peixes não-nativos a partir da década de 70 (Sunaga & Verani, 1991; Latini et al., 2005; Fragoso-Moura et al., 2016). Em uma delas (lagoa Carioca), supõe-se que os peixes piscívoros não-nativos alteraram profundamente a organização da teia trófica limnética original (Pinto-Coelho & Havens, 2015).

O modelo teórico que explica a provável cadeia de reações desencadeada na lagoa Carioca após essa invasão foi denominado como “Hipótese da Cascata Trófica Invertida” (HCTI) (Pinto-Coelho et al., 2008). De acordo com a HCTI, os peixes planctívoros nativos sofreram drástica redução ou mesmo extinção após a chegada dos peixes piscívoros não-nativos (*Pygocentrus nattereri* e *Cichla kelberi*). Como consequência, as

populações larvais de *Chaoborus* anteriormente controladas cresceram em demasia passando a preda intensamente pequenos cladóceros limnéticos (Pinto-Coelho et al., 2008). Desde então, o desaparecimento ou raridade de tais microcrustáceos tem sido atribuído a ação dessas larvas. Apesar da HCTI explicar de modo plausível a atual configuração da teia trófica da referida lagoa, ela se baseia principalmente em dados recentes (Pinto-Coelho et al., 2008). Registros sobre a comunidade zooplanctônica antes das introduções dos peixes piscívoros não-nativos são escassos sendo, em sua maioria, pontuais e de curto intervalo temporal (Santos, 1980; Tundisi & Matsumura-Tundisi, 1981; Sunaga & Verani, 1991). Exceção é o estudo de Dumont & Tundisi (1997) que forneceu, de modo pioneiro, informações preliminares sobre microfósseis de organismos planctônicos dessa lagoa.

Cabe mencionar que Korhola & Rautio (2001) destacam que os exoesqueletos quitinosos dos diferentes invertebrados presentes na coluna d'água não se preservam igualmente nos sedimentos o que faz com que alguns deles sejam indetectáveis no registro fóssil. Para os microcrustáceos, estes autores reportam que as estruturas corporais dos copépodes não se preservam da mesma maneira que as dos cladóceros. Segundo eles, mesmo entre os cladóceros, há grande variação no grau de preservação dos componentes esqueléticos dos diversos táxons. Por exemplo, quando são considerados os cladóceros tipicamente planctônicos, eles enfatizam que são os vestígios dos bosmínideos os mais bem conservados sendo suas carapaças importantes alvos em investigações paleolimnológicas. Em relação as larvas de *Chaoborus*, a mandíbula corresponde a parte do corpo que se preserva satisfatoriamente e é usualmente avaliada nos sedimentos lacustres (Utala, 1990; Sweetman & Smol, 2006; Luoto & Nevalainen, 2009; Quilan & Smol, 2010).

Atráves da perspectiva paleolimnológica, o presente trabalho teve como objetivo avaliar: (1) se um eventual aumento na densidade de larvas de *Chaoborus* e um colapso de pequenos cladóceros limnéticos (Bosminidae) ocorreu na comunidade da lagoa Carioca a partir da chegada da primeira espécie de peixe piscívora não-nativa na área; e (2) se a morfologia do cladóceros *Bosmina tubicen* e a estrutura de tamanho de sua população sofreram alterações temporais em resposta a mudança no tipo de predador dominante no local (peixes planctívoros para larvas de caoborídeos). Em outras palavras, buscamos comprovar por meio do registro fóssil a hipótese de que uma drástica mudança na comunidade de invertebrados limnéticos (cladóceros e caoborídeos) ocorreu na lagoa Carioca após a introdução das espécies de peixes piscívoras não-nativas (Pinto-Coelho et al., 2008; Pinto-Coelho & Havens, 2015). Vale destacar que análises de alterações ecológicas de longo prazo utilizando microfósseis de invertebrados são altamente desejáveis em lagoas tropicais onde tal abordagem tem sido raramente explorada (Korosi et al., 2013).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A lagoa Carioca se localiza em uma unidade de conservação de proteção integral (Parque Estadual do Rio Doce) no sudeste do Brasil (Reis & Barbosa, 2014). É uma lagoa pequena (0,12 km² de área), oligomesotrófica com circulação total da coluna d'água entre os meses de maio a agosto (Bezerra-Neto et al., 2009a; Brighenti et al., 2015). Apesar de estar protegida por mata nativa (Floresta Atlântica), não é mais um ambiente com características originais, particularmente em relação às suas comunidades biológicas (Pinto-Coelho et al., 2008). A primeira espécie de peixe piscívora não-nativa (*C. kelberi*) foi registrada na lagoa no ano de 1985 (Sunaga & Verani, 1991; Fragoso-Moura et al.,

2016). Atualmente, a comunidade zooplancônica limnética se caracteriza pela baixa riqueza com domínio numérico de um copépode ciclopóide (*T. minutus*) e de alguns rotíferos (*Brachionus mirus*, *B. angularis*, *P. libera*, etc) (PELD, dados não publicados; Brito & Maia-Barbosa, 2009). Cladóceros como *Bosmina tubicen*, *B. hagmanni* e *Ceriodaphnia cornuta* são raros e quando detectados normalmente apresentam densidades abaixo de 0,5 indivíduos por litro. Recentemente, picos populacionais de bosminídeos foram registrados na região litorânea da lagoa (~ 90 ind/L) (Lopes, 2014). Em conjunto, larvas de *Chaoborus* pertencentes a três espécies (duas identificadas como *C. brasiliensis* e *C. magnificus*) já atingiram densidades de 15 indivíduos por litro na zona limnética. Nessa lagoa, as larvas permanecem distribuídas por toda a coluna d'água ao longo das 24 horas (Bezerra-Neto et al., 2009b e 2012).

Coleta, tratamento e análise das amostras de sedimento

Colunas de sedimento (testemunhos) com comprimentos variáveis (24 a 41 cm) foram retiradas em três pontos da zona mais profunda da lagoa (9 m) em outubro de 2015 com um coletor do tipo gravidade (modelo Hydro-Bios). Em campo, cada testemunho foi seccionado em intervalos de 1 cm, sendo as fatias de sedimento armazenadas em sacos plásticos. A espessura de 1 cm foi determinada com base em estimativas da taxa de sedimentação na lagoa, que oscilaram entre 0,20 a 0,95 cm por ano (Saijo et al., 1997). Para a datação radiométrica, amostras secas dos estratos do testemunho mais longo foram encaminhadas para a datação no Instituto Oceanográfico da Universidade de São Paulo (IO/USP). A determinação da idade dos estratos sedimentares se baseou no estudo da taxa de decaimento radioativo do isótopo ^{210}Pb (chumbo) sendo estimada através do modelo CIC (Constant Initial Concentration). O radionuclídeo ^{137}Cs (césio) foi utilizado como referência para a validação da cronologia obtida.

Os tratamentos das demais amostras para a análise dos microfósseis dos invertebrados (carapaças de cladóceros e mandíbulas de *Chaoborus*) foram realizados a partir de adaptações das metodologias detalhadas em Korhola & Rautio (2001), Kattel et al. (2007), Palm & Svensson (2010), Desellas & Smol (2011) e Labaj et al. (2013). Inicialmente, 5 gramas de sedimento de cada estrato foram imersas em solução de KOH 10% e aquecidas em banho maria a 70°C por 1 hora. Após esse intervalo, a mistura foi filtrada (rede de malha de 35 µm), diluída em água destilada e transferida para frascos plásticos com gotas de álcool. Alíquotas de 100 µl desse material misturadas a solução de glicerina 5% foram, então, observadas em microscópio óptico. Os microfósseis dos invertebrados foram quantificados (carapaças, pós-abdômen, cabeças e mandíbulas) até que um mínimo de 100 indivíduos de cladóceros e 10 mandíbulas de caoborídeos fossem registrados por subamostra (Uutala, 1990; Korhola & Rautio, 2001; Quilan & Smol, 2010; Kurek et al., 2010).

Para os cladóceros do gênero *Bosmina*, apenas os vestígios da categoria mais abundante (cabeça ou carapaça) foram utilizados para a estimativa da densidade de indivíduos (Korhola & Rautio, 2001). A partir do número de mandíbulas, foi calculada a densidade de larvas de *Chaoborus*, sendo duas mandíbulas correspondentes a um indivíduo (Luoto & Nevalainen, 2009). Os valores finais, tanto para as densidades de cladóceros quanto de caoborídeos, foram expressos em número de indivíduos por grama de sedimento seco (Amsink et al., 2003; Labaj et al., 2013). Paralelamente, microfósseis de *B. tubicen* de um dos testemunhos foram fotografados e mensurados (comprimentos da carapaça, antênula e mucro) com auxílio de um analisador de imagens (AxiVision, Zeiss). Em cada amostra selecionaram-se os 35 primeiros microfósseis correspondentes a indivíduos adultos para as medições dos atributos morfológicos, conforme as especificações de Brahney et al. (2010) e Korosi et al. (2013). A escolha de *B. tubicen*

para o estudo da morfologia ocorreu em virtude de seus microfósseis serem os cladóceros mais abundantes no registro fóssil e os vestígios correspondentes à cabeça dos indivíduos adultos serem rapidamente identificados em nível específico.

Análise dos dados

As densidades dos microfósseis de cladóceros e caoborídeos antes e após a introdução dos peixes piscívoros não-nativos foram comparadas por meio de um teste-t. Análises de correlação foram realizadas entre essas variáveis considerando os valores estimados para cada amostra sedimentar. Tanto para o teste-t quanto para as correlações, dados de cada um dos três testemunhos foram analisados separadamente com o programa Statistica 6.0 (nível de significância de 5%). As variações dos comprimentos da carapaça, antênula e mucro dos microfósseis de *B. tubicen* foram examinadas visualmente comparando seus valores médios e respectivos desvios ao longo do perfil estratigráfico semelhante a Labaj et al. (2013). Para detectar uma possível relação entre o regime de predação operante na lagoa e a estrutura de tamanho da população de *B. tubicen*, os microfósseis foram categorizados em classes de acordo com as medidas de comprimento das carapaças. Cada classe abrangeu um intervalo de 25 µm, consoante a categorização proposta por Lagergren et al (2002) para fósseis de *B. coregoni*. A partir desses dados, histogramas de porcentagem (frequência relativa) foram elaborados para atestar se a população era dominada por indivíduos das classes menores (sob pressão dos peixes planctívoros) ou por indivíduos das classes maiores (sob pressão das larvas de *Chaoborus*).

RESULTADOS

Datação

Um decréscimo no nível de ^{210}Pb de 165,33 para 15,94 Bq.kg^{-1} foi observado no testemunho com o aumento da sua profundidade (41 cm de comprimento total) ([Figura 4.1a](#)). Através da regressão linear baseada no modelo CIC ([Figura 4.1b](#)), a taxa de sedimentação na lagoa Carioca foi estimada em $0,33 \pm 0,05$ centímetros por ano. Nesse contexto, amostras de 10 cm de profundidade corresponderam aproximadamente ao ano de 1985 quando a primeira espécie de peixe piscívora não-nativa foi registrada no local. Entretanto, devido às incertezas próprias do método de datação com radionucleídeos, amostras proximamente acima ou abaixo dessa profundidade poderiam equivaler ao ano da introdução. O erro associado à idade dos estratos nessa faixa de profundidade variou entre 4 a 5 anos. Como consequência, as amostras sedimentares situadas a 9, 10, 11 e 12 cm de profundidade foram consideradas como representativas do período de chegada da primeira espécie de peixe não-nativa na comunidade local. Apesar dos erros inerentes à técnica de datação, o nível máximo do radionuclídeo de referência ^{137}Cs ($6,42 \text{ Bq.kg}^{-1}$) foi detectado em profundidade que legitimou a cronologia obtida com o isótopo ^{210}Pb ([Figura 4.1c](#)).

Larvas de *Chaoborus*

Microfósseis de caoborídeos foram encontrados em todas as amostras independente da profundidade analisada ou das colunas sedimentares das quais foram retiradas ([Figura 4.2](#)). Em dois testemunhos, a densidade de larvas de *Chaoborus* foi superior após a introdução dos peixes não nativos (17 – 54%), porém, em apenas um deles esse acréscimo foi significativo ($P < 0.001$, [Figura 4.2b](#)). Em tal testemunho, valores superiores a 10.000 larvas de *Chaoborus* por grama de sedimento seco foram estimados em algumas amostras correspondentes ao período em que a ictiofauna planctívora nativa não era mais predominante na comunidade da lagoa Carioca ([Figura 4.2b](#)).

Aparentemente, três tipos distintos de mandíbulas ocorreram de forma sobreposta ao longo dos perfis sedimentares, indicando uma possível coexistência de diferentes táxons no decorrer dos últimos 90 anos. Entretanto, devido à carência de informações em nível específico sobre os estágios imaturos dos caoborídeos neotropicais, optou-se por não fazer qualquer distinção entre as mandíbulas dos diferentes tipos no presente trabalho.

Cladóceros limnéticos

Três espécies de cladóceros comumente registradas no plâncton limnético de ambientes neotropicais (*Bosmina tubicen*, *B. hagmanni* e *Bosminopsis deitersi*) foram identificadas a partir dos vestígios preservados no sedimento da lagoa Carioca. Após a introdução dos peixes piscívoros não-nativos, a densidade média de microfósseis de *B. tubicen* sofreu forte redução (65 – 83%) em todos os testemunhos analisados ($P < 0,001$; [Figura 4.3](#)). A mesma tendência foi parcialmente observada para *B. hagmanni* (80 – 83%) em duas das três colunas sedimentares investigadas ($P < 0,001$; [Figuras 4.4a](#) e [4.4c](#)). Mesmo no testemunho onde a análise estatística não apontou decréscimo significativo, a densidade média de microfósseis declinou 63% ($P = 0,09$; [Figura 4.4b](#)). Em relação à *Bosminopsis deitersi*, um cenário oposto ao observado para as duas espécies de *Bosmina* foi encontrado em uma das colunas sedimentares. Nela, o número médio de microfósseis por grama de sedimento seco foi 65% maior após a introdução dos peixes piscívoros não-nativos ($P < 0,001$; [Figura 4.5b](#)).

Correlação entre larvas de *Chaoborus* e cladóceros limnéticos

Não foram observadas correlações com significância estatística entre as densidades de microfósseis de *Chaoborus* spp. e de *Bosmina tubicen* em nenhum dos testemunhos analisados ([Figura 4.6](#)). Em apenas um deles a associação negativa foi

evidente ($r = -0,2347$), porém, o p valor foi superior a 0,1 ([Figura 4.6b](#)). Resultados semelhantes foram registrados para as análises com os microfósseis de *B. hagmanni* ([Figura 4.7](#)). O número de indivíduos de *B. hagmanni* tendeu a diminuir a medida que a quantidade de larvas de *Chaoborus* aumentou no registro fóssil de um dos testemunhos ($r = -0,2222$), entretanto, essa correlação negativa também não foi significativa ($P > 0,05$) ([Figura 4.7a](#)). Exceção foi detectada para as correlações entre os microfósseis de *Chaoborus* spp. e de *Bosminopsis deitersi* ([Figura 4.8](#)). Em dois testemunhos as associações entre eles foram positivas ($r = 0,6805$ e $0,6667$) com altas significâncias ($P < 0,01$) ([Figura 4.8a](#) e [4.8b](#)). Na coluna sedimentar restante, tal tendência se manteve com pequenas diferenças em relação às anteriores. Caracterizou-se por ser uma correlação positiva mais fraca ($r = -0,3333$) com p valor marginalmente significativo ($P = 0,0567$) ([Figura 4.8c](#)).

Estrutura de tamanho da população de *B. tubicen*

Em geral, os comprimentos médios da carapaça, mucro e antênula dos microfósseis de *B. tubicen* (indivíduos adultos) permaneceram sem grandes alterações entre os anos de 1925 a 2015 ([Figura 4.9](#)). Os valores oscilaram entre 210,1 a 251,9 μm (carapaça), 36,5 a 42,4 μm (mucro) e 53,7 a 65,4 μm (antênula) sendo os maiores comprimentos registrados em anos após a introdução dos peixes piscívoros não-nativos. As variações na população ao longo do intervalo de 90 anos também foram semelhantes conforme indicado pelos valores de desvio padrão ([Figura 4.9](#)). Quando os microfósseis foram agrupados em classes de acordo com o comprimento da carapaça, a estrutura de tamanho da população não diferiu acentuadamente entre os períodos anterior e posterior a introdução dos peixes piscívoros não-nativos ([Figuras 4.10](#), [4.11](#), [4.12](#), [4.13](#) e [4.14](#)). Microfósseis das classes menores nem sempre predominaram durante o período que a

ictiofauna forrageira ainda era expressiva na lagoa ([Figuras 4.12](#), [4.13](#) e [4.14](#)). Após as larvas de *Chaoborus* se tornarem o principal predador dos organismos zooplancctônicos, microfósseis das classes maiores também não foram necessariamente os mais frequentes ([Figuras 4.10](#) e [4.11](#)).

DISCUSSÃO

A análise do registro fóssil da lagoa Carioca demonstrou que o número de carapaças de *Bosmina* declinou drasticamente após o registro da primeira espécie de peixe piscívora não-nativa (*Cicla kelberi*) na comunidade no ano de 1985 (Sunaga & Verani, 1991; Fragoso-Moura et al., 2016). Considerando as três colunas sedimentares investigadas, as quedas dos microfósseis variaram entre 65 a 83% (*B. tubicen*) e 63 a 83% (*B. hagmanni*). Tais resultados sustentam, em parte, o trabalho de Pinto-Coelho et al. (2008) que sugere que a comunidade local de pequenos cladóceros limnéticos foi fortemente alterada após o estabelecimento da ictiofauna piscívora invasora (“Hipótese da Cascata Trófica Invertida” - HCTI). Os autores relacionam a escassez atual desses microcrustáceos com a pressão de predação exercida pelos caoborídeos que possivelmente se intensificou com o crescimento descontrolado das populações desse díptero e a interrupção da migração vertical diária das larvas.

Apesar do claro declínio no número de microfósseis de *Bosmina* após a chegada dos peixes piscívoros não-nativos, o aumento concomitante dos vestígios de *Chaoborus* não foi evidente em todos os testemunhos. O número médio de microfósseis desse invertebrado predador no respectivo período foi estatisticamente superior em apenas uma das colunas sedimentares (acrécimo de 67%). Além disso, também não foram observadas correlações negativas significativas entre as quantidades de microfósseis de *Chaoborus* e *Bosmina* nas amostras de quaisquer testemunhos. Assim, mais do que um

aumento populacional descontrolado dos caoborídeos, a interrupção da migração vertical diária das larvas, talvez, seja a causa mais relevante da intensa predação sobre os cladóceros em tal período. Se no passado a ação desse invertebrado predador supostamente se limitava ao período noturno, em tese, ela dobrou de magnitude após a exclusão dos peixes planctívoros nativos. Ao se distribuírem por toda a coluna d'água também durante o dia, as larvas se sobrepõem continuamente com suas presas, possibilitando a captura de alimento a qualquer momento (Bezerra-Neto et al., 2009b).

Usualmente, as larvas de *Chaoborus* de instares III e IV são as que exibem migração vertical diária de maior amplitude (Larow, 1970; Gliwicz et al., 2000; Lagergren et al., 2008). Nessa fase do ciclo de vida é quando elas também apresentam as maiores taxas de ingestão de presas pressionando de forma mais acentuada as populações zooplanctônicas (Janz et al., 2016). Em teoria, qualquer fator que favoreça as larvas desses estágios pode, portanto, impactar profundamente as presas, em especial as mais vulneráveis como os cladóceros do gênero *Bosmina* (ex, Riesen et al., 1984). Alguns estudos têm associado a ausência ou redução temporária dos cladóceros no ambiente com a predação pelas larvas de *Chaoborus* (Von Ende & Dempsey, 1981; Arcifa et al., 1992). Em determinados lagos, os bosminídeos são uma das presas preferidas das larvas em final de desenvolvimento ocorrendo em elevada proporção nos seus papos (Lewis, 1977; Arcifa, 2000).

Ao contrário de *B. tubicen* e *B. hagemanni*, microfósseis de *Bosminopsis deitersi* foram mais numerosos em uma das colunas sedimentares após a chegada dos peixes piscívoros não-nativos. Correlações positivas entre *B. deitersi* e larvas de *Chaoborus* também foram obtidas em todos os testemunhos. A princípio, era de se esperar que *B. deitersi* fosse fortemente impactado pelos caoborídeos. Trata-se de uma presa com dimensões semelhantes ou inferiores à *B. tubicen* e *B. hagemanni* (Elmoor-Loureiro, 1997)

e cuja a população é supostamente afetada pela predação das larvas (Rejas et al., 2005). Apesar das correlações positivas, as informações dessa espécie no registro fóssil são conflitantes e de difícil interpretação. Em duas colunas sedimentares, os vestígios praticamente desapareceram nas amostras superficiais quando a pressão exercida pelas larvas se intensificou. Picos desses microfósseis coincidiram ainda justamente com a época da introdução dos peixes não-nativos ou a imediatamente após essa perturbação quando, em geral, *B. tubicen* e *B. hagmanni* reduziram (amostras de 7, 8, 9 ou 10 cm de profundidade). Assim, *B. deitersi* pode ter sido beneficiado em um curto período por uma menor competição com *B. tubicen* e *B. hagmanni*. Entretanto, logo, devem ter se tornado alvo das vorazes larvas de *Chaoborus*, o que ajudaria explicar, em partes, seu decréscimo em tais amostras superficiais. Embora não seja possível comprovar por meio dos nossos dados, mudanças temporais fortuitas nas populações fitoplanctônicas também podem ter contribuído para as flutuações de *B. deitersi* (disponibilidade de alimento).

Em resposta à predadores invertebrados, já se sabe que algumas espécies de cladóceros exibem alterações morfológicas visando garantir a sobrevivência (Chang & Hanazato, 2003; Lampert & Sommer, 2007). Sob certas circunstâncias, tanto a morfologia da carapaça quanto a estrutura de tamanho da população podem indicar o predador de maior importância na comunidade (Korosi et al., 2013). Na lagoa Carioca, não foram observadas variações marcantes nas dimensões médias da carapaça, mucro e antênula dos microfósseis de *B. tubicen* ao longo dos últimos 90 anos. Ainda que o regime de predação dominante tenha mudado de peixes planctívoros para larvas de *Chaoborus* a partir de meados dos anos 80 (Pinto-Coelho et al., 2008; Fragoso-Moura et al., 2016), adultos de *B. tubicen* maiores não se tornaram mais frequentes na população. Labaj et al (2014) também não reportaram diferenças na estrutura de tamanho das populações de *B. longirostris* sob pressão de diferentes predadores. De acordo com eles, os comprimentos

da carapaça, mucro e antênula dos microfósseis foram semelhantes em lagos neárticos com peixes planctívoros ou larvas de *Chaoborus americanus*.

Os maiores microfósseis de *B. tubicen* encontrados nas colunas sedimentares extraídas da lagoa Carioca apresentaram comprimentos da carapaça, do mucro e da antênula variando, respectivamente, de 271,7 a 351,5 μm , de 75,8 a 97,2 μm e de 44,3 a 57,6 μm . Esses valores são inferiores ao diâmetro médio da boca das larvas de instar IV das duas espécies de *Chaoborus* mais abundantes na comunidade local que oscila entre 354,4 a 485,5 μm (Maroneze, em preparação). Sendo assim, mesmo que exiba variações morfológicas em resposta a predação, as dimensões máximas atingidas por esse bosminídeo na lagoa Carioca parecem ser insuficientes para efetivamente protegê-lo. Provavelmente, isso explica porque adultos maiores não predominaram na população após 1985. Vale reforçar que fósseis das larvas de *Chaoborus* foram encontrados nos estratos correspondentes ao período em que os peixes planctívoros ainda integravam a comunidade dessa lagoa. Assim, *B. tubicen* sempre sofreu pressão dos caoborídeos, porém, há indícios de que a intensidade provavelmente foi menor no passado quando as larvas deviam se distribuir na coluna d'água apenas durante a noite (Bezerra-Neto, 2007).

Teoricamente, presas menores podem se tornar mais frequentes nas comunidades onde as espécies de peixes planctívoros são os predadores dominantes (Korosi et al., 2013). Adultos menores de *B. tubicen* não predominaram nas populações que viveram na lagoa Carioca antes de 1985. Durante esse período, a ação paralela das larvas de *Chaoborus*, ainda que em magnitude menor que a atual e restrita ao período noturno, pode ter sido forte o suficiente para impedir o favorecimento de indivíduos pequenos. Um corpo de menor dimensão reduz a vulnerabilidade da presa a peixes planctívoros visuais, entretanto, pode beneficiar predadores limitado pelo tamanho da boca. Neste caso, além de serem ingeridos pelos caoborídeos de instar IV, indivíduos pequenos também podem

se tornar acessíveis a larvas menores como as de instar III. Os fósseis correspondentes aos menores adultos de *B. tubicen* exibiram comprimentos da carapaça, do mucro e da ântenula variando, respectivamente, de 129,0 a 183,6 μm , de 31,7 a 53,1 μm e de 23,3 a 33,8 μm . A abertura bucal média das larvas de instar III das duas espécies de *Chaoborus* mais abundantes na lagoa varia entre 234,3 a 330,0 μm (Maroneze, dados não publicados), demonstrando que bosminídeos adultos de dimensões menores podem ser predados por elas.

Recentemente, Korosi et al (2013) alertaram que a relação *Bosmina-Chaoborus* precisa ser melhor averiguada pois esses cladóceros podem: (1) ser vulneráveis a algumas larvas mesmo quando apresentam dimensões maiores e (2) não exibir forte cicломorfose em resposta à elas. Dados dessa natureza são importantes visto que são uma das bases teóricas dos estudos que utilizam microfósseis de invertebrados como ferramenta de análise de alterações ecológicas de longo prazo em um lago. A presente pesquisa traz informações inéditas sobre esses tópicos em uma comunidade neotropical. No registro fóssil da lagoa Carioca, um declínio acentuado no número de carapaças de *Bosmina* foi coincidente com o período de chegada da primeira espécie de peixe piscívora não-nativa na área e consequente redução dos peixes planctívoros nativos. No entanto, a queda desses microcrustáceos não esteve integralmente associada a um aumento das larvas de *Chaoborus*. As análises também não indicaram variações morfológicas dos adultos e da estrutura de tamanho da população de *B. tubicen* em resposta à mudança histórica no tipo de predador dominante na lagoa (peixes planctívoros para larvas de *Chaoborus*). Localmente, o diâmetro da boca das larvas de instar IV possibilita a ingestão dos maiores adultos mensurados nas amostras.

Nesse sentido, é provável que a elevada vulnerabilidade dos bosminídeos esteja impedindo o seu restabelecimento na comunidade local que se caracteriza pela presença

constante das larvas de *Chaoborus* na coluna d'água. Nossa hipótese de estudo foi parcialmente confirmada. O registro fóssil demonstrou que pelo menos uma das alterações previstas pela “Hipótese da Cascata Trófica Invertida” pode ter realmente ocorrido na lagoa Carioca. Os dados obtidos são concordantes com a ideia de que o efeito negativo das espécies de peixes piscívoras não-nativas se propagou para níveis mais basais da teia trófica atingindo não somente suas presas diretas (Pinto-Coelho et al., 2008). Tal constatação tem importantes implicações para a conservação e manejo da biodiversidade em lagos neotropicais. Trata-se de um importante alerta para práticas que, visando a produção de proteína animal, têm precipitadamente introduzido peixes piscívoros em ambientes fora de sua área de distribuição geográfica original.

REFERÊNCIAS

- Arcifa, M. S., Gomes, E. A. T., & Meschiatti, A. J. (1992). Composition and fluctuations of the zooplankton of a tropical Brazilian reservoir. *Archiv für Hydrobiologie* 123: 479-495.
- Amsinck, L S., Jeppesen, E., & Ryves, D. (2003). Cladoceran stratigraphy in two shallow brackish lakes with special reference to changes in salinity, macrophyte abundance and fish predation. *Journal of Paleolimnology*, 29: 495-507.
- Anderson, N. J. (1995). Using the past to predict the future: lake sediments and the modelling of limnological disturbance. *Ecological Modelling*, 78: 149-172.
- Arcifa, M. S. (2000). Feeding habits of Chaoboridae larvae in a tropical Brazilian reservoir. *Revista Brasileira de Biologia*, 60: 591-597.

- Barros, C. F. D. A., Santos, A. M. M. D., & Barbosa, F. A. R. (2013). Phytoplankton diversity in the middle Rio Doce lake system of southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 27: 327-346.
- Bennion, H., Battarbee, R. W., Sayer, C. D., Simpson, G. L., & Davidson, T. A. (2011). Defining reference conditions and restoration targets for lake ecosystems using palaeolimnology: a synthesis. *Journal of Paleolimnology*, 45: 533-544.
- Bezerra-Neto, J. F., Brighenti, L. S., Mello, N. A. S. T. D., & Pinto-Coelho, R. M. (2012). Hydroacoustic assessment of fish and *Chaoborus* (Diptera-Chaoboridae) distribution in three neotropical lakes. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 24: 18-28.
- Bezerra-Neto, J. F., Briguenti, L. S., & Pinto-Coelho, R. M. (2009a). A new morphometric study of Carioca Lake, Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais State, Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 32: 49-54.
- Bezerra-Neto, J. F., Mello, N. A. S. T., Maia-Barbosa, P. M., & Pinto-Coelho, R. M. (2009b). The role of predation in the diel vertical migration of zooplankton in two tropical freshwaters ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 21: 45-56.
- Bezerra-Neto, J. F. (2007). Migração vertical diária e cascata trófica em corpos aquáticos tropicais: influência da larva do díptero *Chaoborus*. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. Universidade Federal de Minas Gerais.
- Brahney, J., Routledge, R., Bos, D. G., & Pellatt, M. G. (2010). Changes to the productivity and trophic structure of a sockeye salmon rearing lake in British Columbia. *North American Journal of Fisheries Management*, 30: 433-444.

Brighenti, L. S., Staehr, P. A., Gagliardi, L. M., Brandão, L. P. M., Elias, E. C., de Mello, N. A. S. T., & Bezerra-Neto, J. F. (2015). Seasonal changes in metabolic rates of two tropical lakes in the Atlantic forest of Brazil. *Ecosystems*, 18: 589-604.

Brito, S. L., & Maia-Barbosa, P. M. (2009). Differences in body size of *Thermocyclops minutus* (Lowndes, 1934) in two tropical lakes. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 21: 409-414.

Carpenter, S. R., Stanley, E. H., & Vander Zanden, M. J. (2011). State of the world's freshwater ecosystems: physical, chemical, and biological changes. *Annual review of Environment and Resources*, 36: 75-99.

Cassano, C. R., Castilho-Noll, M. M., & Arcifa, M. S. (2002). Water mite predation on zooplankton of a tropical lake. *Brazilian Journal of Biology*, 62: 565-571.

Chang, K. H., & Hanazato, T. (2003). Seasonal and reciprocal succession and cyclomorphosis of two *Bosmina* species (Cladocera, Crustacea) co-existing in a lake: their relationship with invertebrate predators. *Journal of Plankton Research*, 25: 141-150.

Cohen, A. S. (2003). *Paleolimnology: the history and evolution of lake systems*. Oxford University Press.

Desellas, A. M., Paterson, A. M., & Sweetman, J. N. (2011). Assessing the effects of multiple environmental stressors on zooplankton assemblages in Boreal Shield lakes since pre-industrial times. *Journal of Limnology*, 70: 41-56.

Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A. H., Soto, D., Stiassny, M. L. J., & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81: 163-182.

- Dumont, H., & Tundisi, J. G. (1997). Preliminary data on the paleolimnology of four lakes. In Tundisi J. G., & Saijo, Y. (eds). Limnological studies on the Rio Doce Valley Lakes, Brazil. Brazilian Academy of Sciences, University of São Paulo, São Carlos, p. 454-474.
- Elmoor-Loureiro, L. M. A. (1997). Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil.
- Fragoso-Moura, E. N., Oporto, L. T., Maia-Barbosa, P. M., & Barbosa, F. A. R. (2016). Loss of biodiversity in a conservation unit of the Brazilian Atlantic Forest: the effect of introducing non-native fish species. *Brazilian Journal of Biology*, 76: 18-27.
- Janz, P., Weltje, L., Ebke, K. P., & Dawo, U. (2016). Temporal population dynamics of the phantom midge *Chaoborus crystallinus* and its influence on the zooplankton community. *Hydrobiologia*, 770: 273-287.
- Kattel, G. R., Battarbee, R. W., Mackay, A., & Birks, H. J. B. (2007). Are cladoceran fossils in lake sediment samples a biased reflection of the communities from which they are derived? *Journal of Paleolimnology*, 38: 157-181.
- Korhola, A., & Rautio, M. (2001). Cladocera and other branchiopod crustaceans. In Smol, J. P. H., Birks, H. J. B., & Last, W. M. (eds). Tracking environmental change using lake sediments, Kluwer Academic Publishers, Dordrech, p. 5-41.
- Korosi, J. B., Kurek, J., & Smol, J. P. (2013). A review on utilizing *Bosmina* size structure archived in lake sediments to infer historic shifts in predation regimes. *Journal of Plankton Research*, 35: 444-460.
- Kurek, J., Korosi, J. B., Jeziorski, A., & Smol, J. P. (2010). Establishing reliable minimum count sizes for cladoceran subfossils sampled from lake sediments. *Journal of Paleolimnology*, 44: 603-612.

Labaj, A. L., Kurek, J., & Smol, J. P. (2014). *Chaoborus americanus* predation influences *Bosmina* mucro lengths in fishless lakes. *Journal of Paleolimnology*, 51: 449-454.

Labaj, A. L., Kurek, J., Weeber, R. C., & Smol, J. P. (2013). Long-term changes in invertebrate size structure and composition in a boreal headwater lake with a known minnow introduction. *Journal of Limnology*, 72: 215-226

Lagergren, R., Leberfinger, K., & Stenson, J. A. (2008). Seasonal and ontogenetic variation in diel vertical migration of *Chaoborus flavicans* and its effect on depth-selection behavior of other zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 53: 1083-1092.

Lagergren, R., Svensson, J. E., & Lundqvist, N. (2002). Clutch size variation and morphology in a cyclomorphic *Bosmina* population. *Journal of Plankton Research*, 24: 653-659.

Lagergren, R., & Stenson, J. A. (2000). Chemical cues from the invertebrate predator *Leptodora kindtii* affect the development of cyclomorphic traits in *Eubosmina coregoni gibbera*. *Journal of Plankton Research*, 22: 1213-1219.

Lampert, W., & Sommer, U. (2007). *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. Oxford University Press.

Larocque-Tobler, I. (2016). Editorial: Using paleolimnology for lake restoration and management. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 4: 103.

Larow, E. J. (1970). The effect of oxygen tension on the vertical migration of *Chaoborus* larvae. *Limnology and Oceanography*, 15: 357-362.

Latini, A. O., Pereira, T. L., Latini, R. O., Giacomini, H. C., Lima-Junior, D. P., Oporto, L. T., Espírito-Santo, H. M. V. (2005). Distribuição e efeitos de peixes exóticos sobre a ictiofauna nativa dos lagos do médio rio Doce, MG, Brasil. In: Rocha, O., Espíndola, E.

L. G., Fenerich-Verani, N., Verani, J. R., Rietzler, A. C. (Orgs.). Espécies invasoras em águas doces: Estudos de caso e propostas de manejo. São Carlos: EDUFSCar. p.99-118.

Lewis, W. M. (1977). Feeding selectivity of a tropical *Chaoborus* population. *Freshwater Biology* 7: 311-325.

Liu, G., Liu, Z., Li, Y., Chen, F., Gu, B., & Smoak, J. M. (2009). Effects of fish introduction and eutrophication on the cladoceran community in Lake Fuxian, a deep oligotrophic lake in southwest China. *Journal of Paleolimnology*, 42: 427-435.

Lopes, J. H. A. (2014). Comunidade zooplanctônica da região litorânea das Lagoas Carioca e Gambazinho, (PERD, MG). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. 79p.

Luoto, T. P., & Nevalainen, L. (2009). Larval chaoborid mandibles in surface sediments of small shallow lakes in Finland: implications for palaeolimnology. *Hydrobiologia*, 631: 185-195.

Gliwicz, Z M., Biernacka, A., Pijanowska, J., & Korsak, R. (2000). Ontogenetic shifts in the migratory behavior of *Chaoborus flavicans* Meigen: Field and experimental evidence. *Archiv für Hydrobiologie*, 149: 193-212.

Palm, F., El-Daoushy, F., & Svensson, J. E. (2011). Fragmented subfossil *Chaoborus* mandibles reveal periods of cyprinid presence in lake histories. *Journal of Paleolimnology*, 45: 101-113.

Palm, F., & Svensson, J. E. (2010). Subfossil *Chaoborus* mandibles confirm historical fish decline in two acidified lakes, SW Sweden. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 177: 313-320.

Pinto-Coelho, R. M., & Havens, K. (2015). Crise nas águas: educação, ciência e governança, juntas, evitando conflitos gerados por escassez e perda da qualidade das águas. Belo Horizonte: Repleo Editora Ltda, 162 p.

Pinto-Coelho, R. M., Bezerra-Neto, F. F., Miranda, F., Mota, T. G., Resck, R., Santos, A. M., Maia-Barbosa, P. M., Mello, N., Marques, M. M., Campos, M. O., & Barbosa, F. A. R. (2008). The inverted trophic cascade in tropical plankton communities: impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake district, Minas Gerais, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68: 1025-1037.

Quinlan, R., & Smol, J. P. (2010). The extant *Chaoborus* assemblage can be assessed using subfossil mandibles. *Freshwater Biology*, 55: 2458-2467.

Reis, P. C. J., & Barbosa, F. A. R. (2014). Diurnal sampling reveals significant variation in CO₂ emission from a tropical productive lake. *Brazilian Journal of Biology*, 74: 113-119.

Rejas, D., Declerck, S., Auwerkerken, J., Tak, P., & Meester, L. D. (2005). Plankton dynamics in a tropical floodplain lake: fish, nutrients, and the relative importance of bottom-up and top-down control. *Freshwater Biology*, 50: 52-69.

Riessen, H. P., O'Brien, W. J., & Loveless, B. (1984). An analysis of the components of *Chaoborus* predation on zooplankton and the calculation of relative prey vulnerabilities. *Ecology*, 65: 514-522.

Saijo, Y., Mitamura, O., Barbosa, F. A. R. (1997). Chemical studies on sediments of four lakes. In Tundisi J. G., & Saijo, Y. (eds). *Limnological studies on the Rio Doce Valley Lakes, Brazil*. Brazilian Academy of Sciences, University of São Paulo, São Carlos, p.161-168.

Santos, L. C. (1980). Estudos das populações de Cladocera em cinco lagos naturais (Parque Florestal do Rio Doce- MG), que se encontram em diferentes estágios de evolução. [Study on cladocera populations in five natural lakes (Forest Park of Rio Doce- MG) in different evolutionary stages]. Master thesis, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brazil: 260 pp (in Portuguese).

Saulnier-Talbot, É. (2016). Paleolimnology as a Tool to Achieve Environmental Sustainability in the Anthropocene: An Overview. *Geosciences*, 6: 1-11.

Smol, J. P. (2008). *Pollution of lakes and rivers: a paleoenvironmental perspective*. John Wiley & Sons.

Smol, J. P. (1992). Paleolimnology: an important tool for effective ecosystem management. *Journal of Aquatic Ecosystem Health* 1: 49-58.

Sunaga, T., & Verani, J. R. (1991). The fish communities of the lakes in Rio Doce Valley, Northeast Brazil. *Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie. Verhandlungen*, 24: 2563-2566.

Sweetman, J. N., & Smol, J. P. (2006). Reconstructing fish populations using *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae) remains—a review. *Quaternary Science Reviews*, 25: 2013-2023.

Tundisi, J. G. & Matsumura-Tundisi, T. (1981). Estudos limnológicos no sistema de lagos do médio rio Doce, Minas Gerais, Brasil. In II Seminário Regional de Ecologia. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brazil: 133-258 (in Portuguese).

Uutala, A. J. (1990). *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae) mandibles—paleolimnological indicators of the historical status of fish populations in acid-sensitive lakes. *Journal of Paleolimnology*, 4: 139-151.

Von Ende, C. N., & Dempsey, D. O. (1981). Apparent exclusion of the Cladoceran *Bosmina longirostris* by invertebrate predator *Chaoborus americanus*. *American Midland Naturalist*, 240-248.

Whitmore, T. J., & Riedinger-Whitmore, M. A. (2014). Topical advances and recent studies in paleolimnological research. *Journal of Limnology*, 73: 149-160.

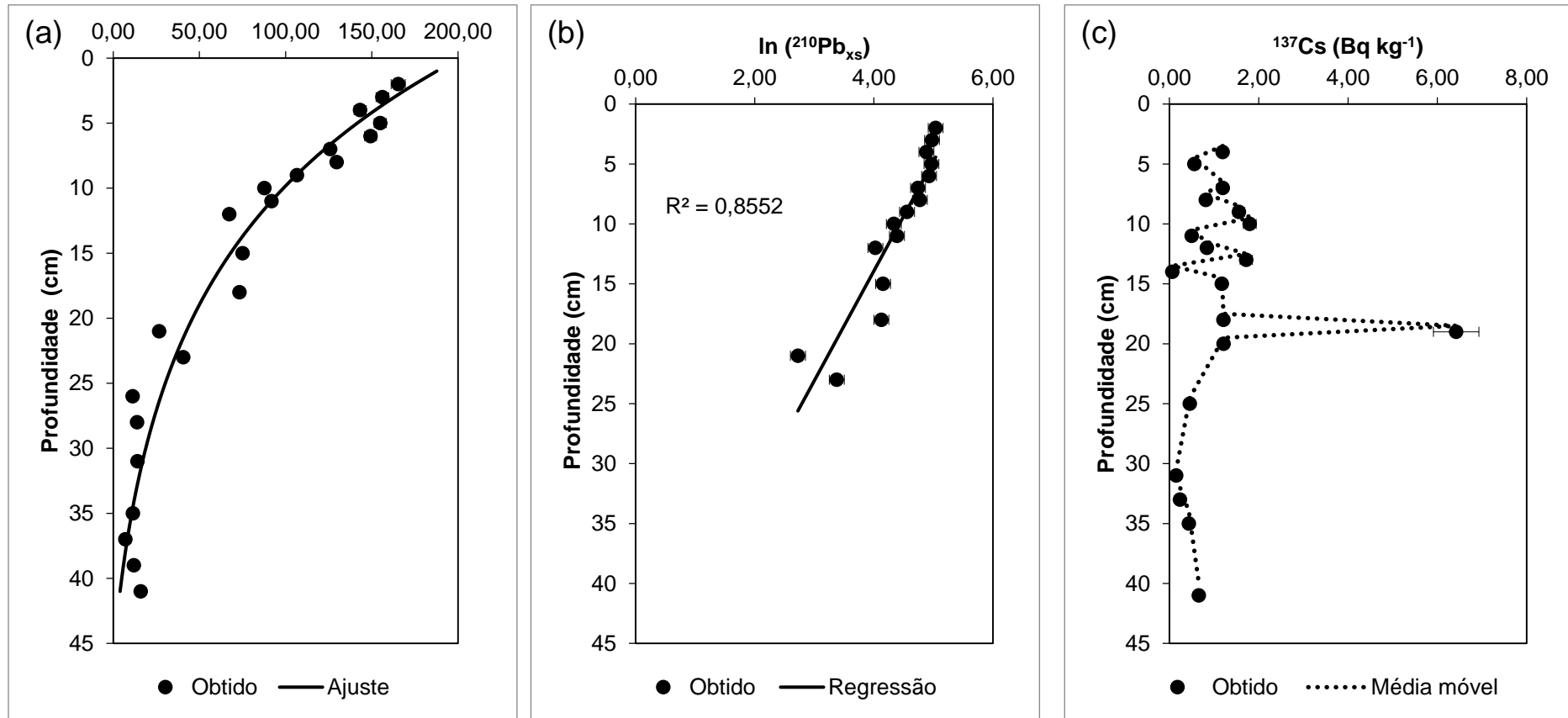


Figura 4.1: Nível de ^{210}Pb (a), \ln de ^{210}Pb (b) e ^{137}Cs (c) vs. profundidade (cm) para o testemunho da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).

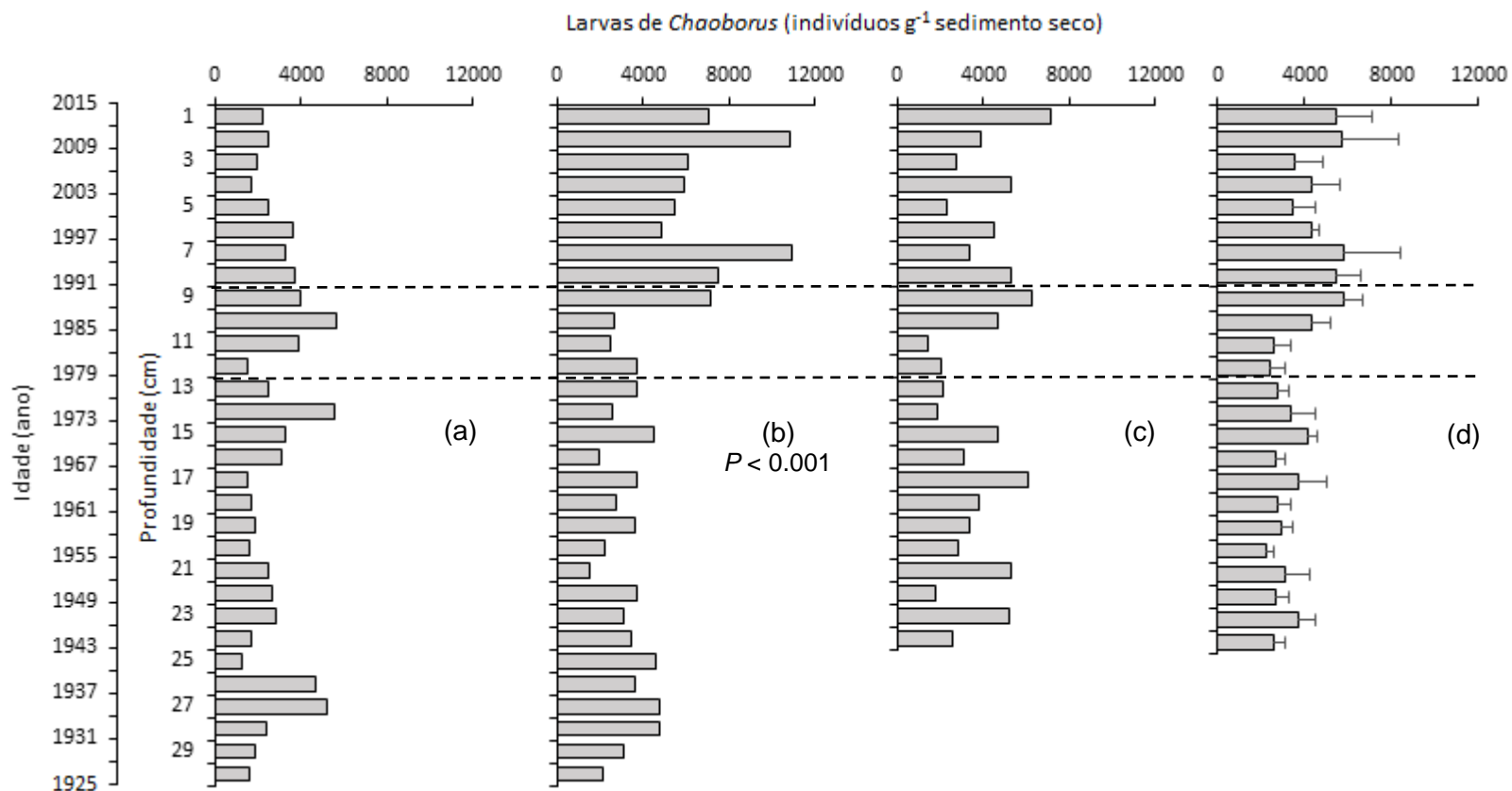


Figura 4.2: Densidade de larvas de *Chaoborus* spp. (indivíduos.g⁻¹ de sedimento seco) ao longo do perfil sedimentar nos três testemunhos (a, b e c) extraídos da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil). Testemunhos com indicação do *P* valor demonstram que a densidade de larvas foi estatisticamente distinta antes e após a introdução dos peixes piscívoros não-nativos. Médias da densidade de larvas de *Chaoborus* spp. ao longo do perfil sedimentar calculada a partir dos valores obtidos nos três testemunhos (d) – barras representam desvio padrão. As linhas pontilhadas delimitam o período em que a primeira espécie de peixe piscívoro não-nativa foi registrada na comunidade local. Testemunho a ($t = 0,037$; $P = 0,970$; $df = 24$) / Testemunho b ($t = 6,213$; $P = 0,000$; $df = 24$) / Testemunho c ($t = 1,097$; $P = 0,286$; $df = 18$).

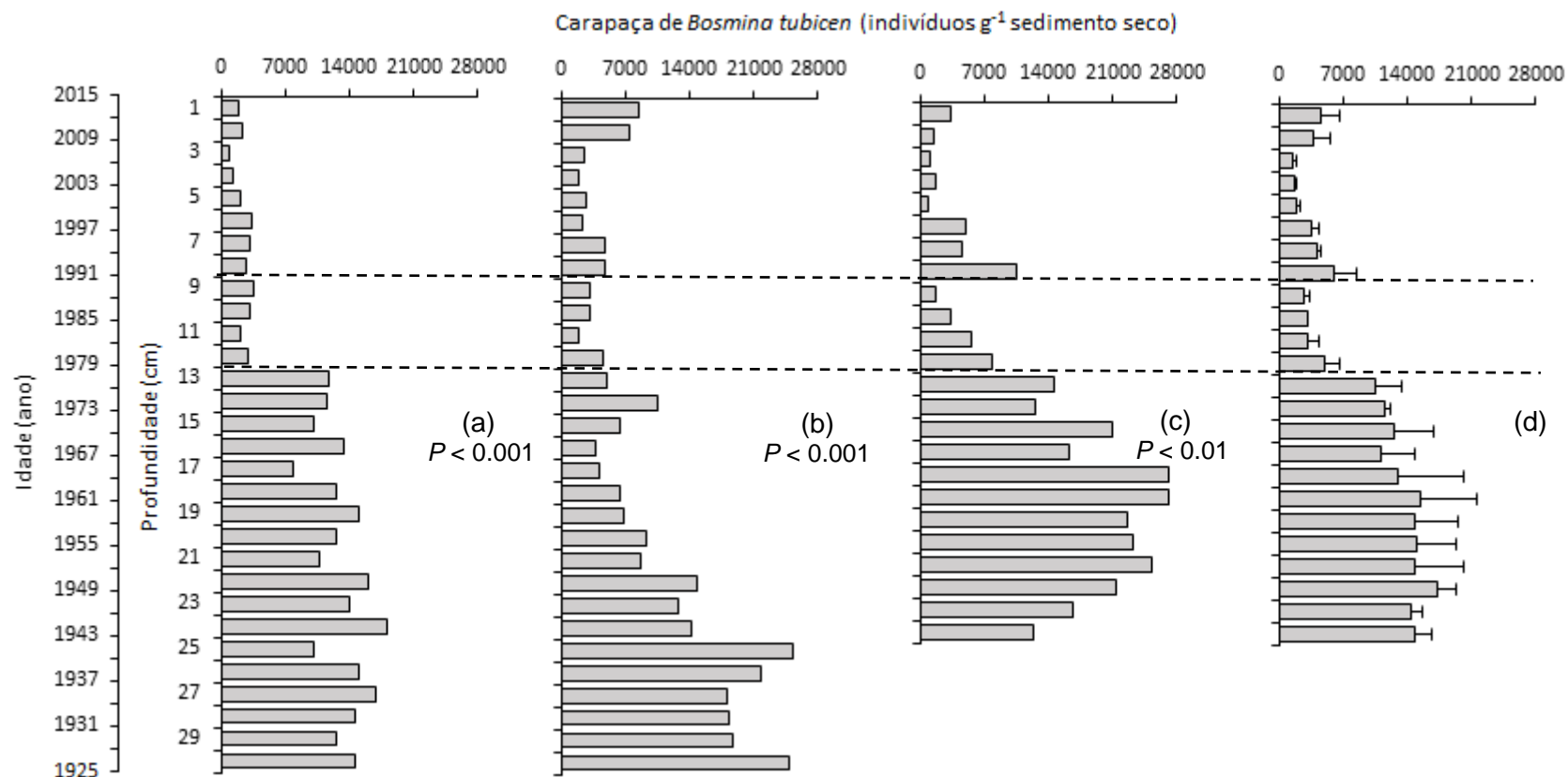


Figura 4.3: Densidade de carapaças de *Bosmina tubicen* (indivíduos.g⁻¹ de sedimento seco) ao longo do perfil sedimentar nos três testemunhos (a, b e c) extraídos da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil). Testemunhos com indicação do P valor demonstram que a densidade de carapaças foi estatisticamente distinta antes e após a introdução dos peixes piscívoros não-nativos. Média da densidade de carapaças de *Bosmina tubicen* ao longo do perfil sedimentar calculada a partir dos valores obtidos nos três testemunhos (d) – barras representam desvio padrão. As linhas pontilhadas delimitam o período em que a primeira espécie de peixe piscívoro não-nativa foi registrada na comunidade local. Testemunho a ($t = -11,578$; $P = 0,000$; $df = 24$) / Testemunho b ($t = -3,247$; $P = 0,000$; $df = 24$) / Testemunho c ($t = -7,706$; $P = 0,000$; $df = 18$).

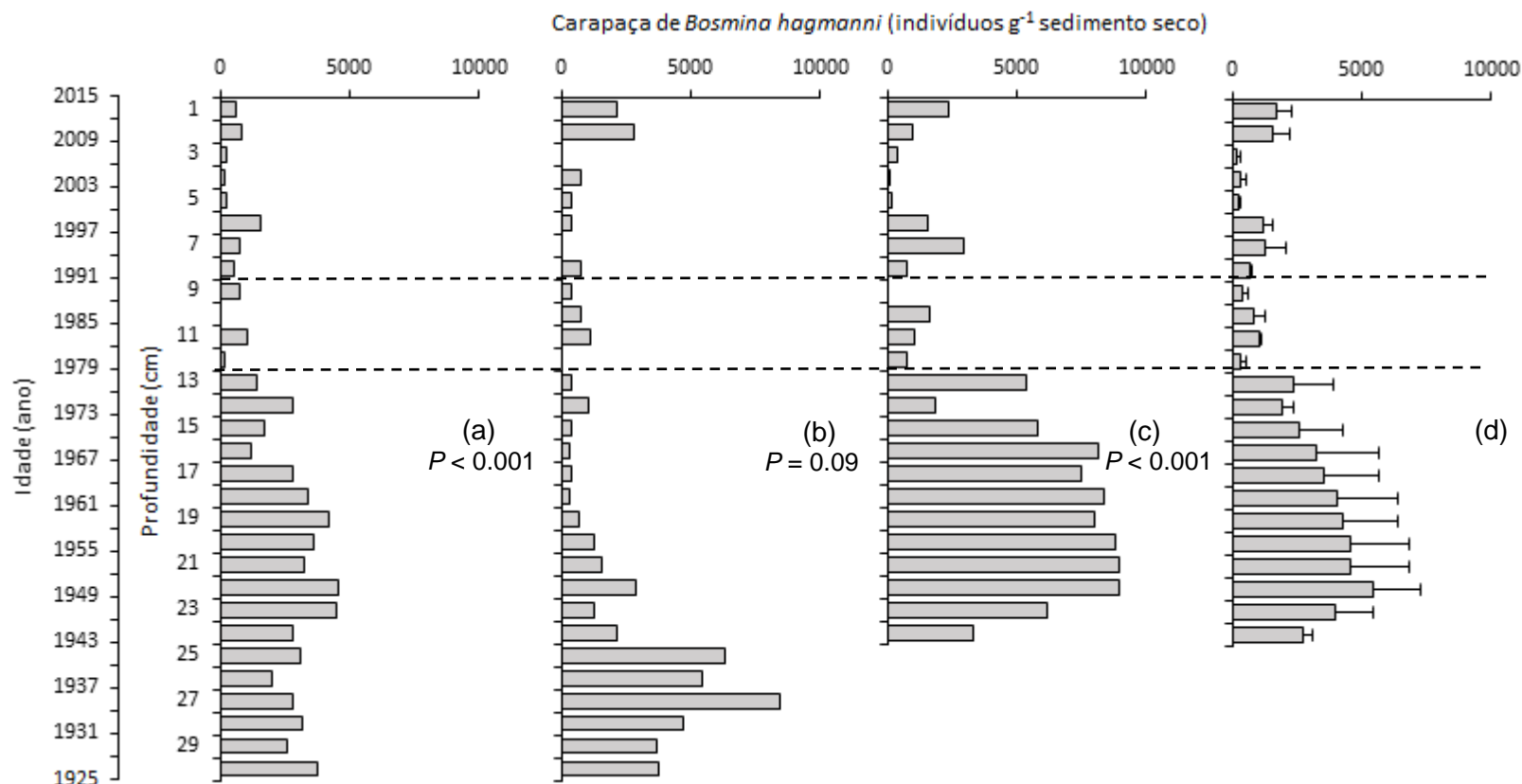


Figura 4.4: Densidade de carapaças de *Bosmina hagdmani* (indivíduos.g⁻¹ de sedimento seco) ao longo do perfil sedimentar nos três testemunhos (a, b e c) extraídos da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil). Testemunhos com indicação do P valor demonstram que a densidade de carapaças foi estatisticamente distinta antes e após a introdução dos peixes piscívoros não-nativos. Média da densidade de carapaças de *Bosmina hagdmani* ao longo do perfil sedimentar calculada a partir dos valores obtidos nos três testemunhos (d) – barras representam desvio padrão. As linhas pontilhadas delimitam o período em que a primeira espécie de peixe piscívoro não-nativa foi registrada na comunidade local. Testemunho a ($t = -6,5358$; $P = 0,000$; $df = 24$) / Testemunho b ($t = -1,760$; $P = 0,091$; $df = 24$) / Testemunho c ($t = -6,365$; $P = 0,000$; $df = 18$).

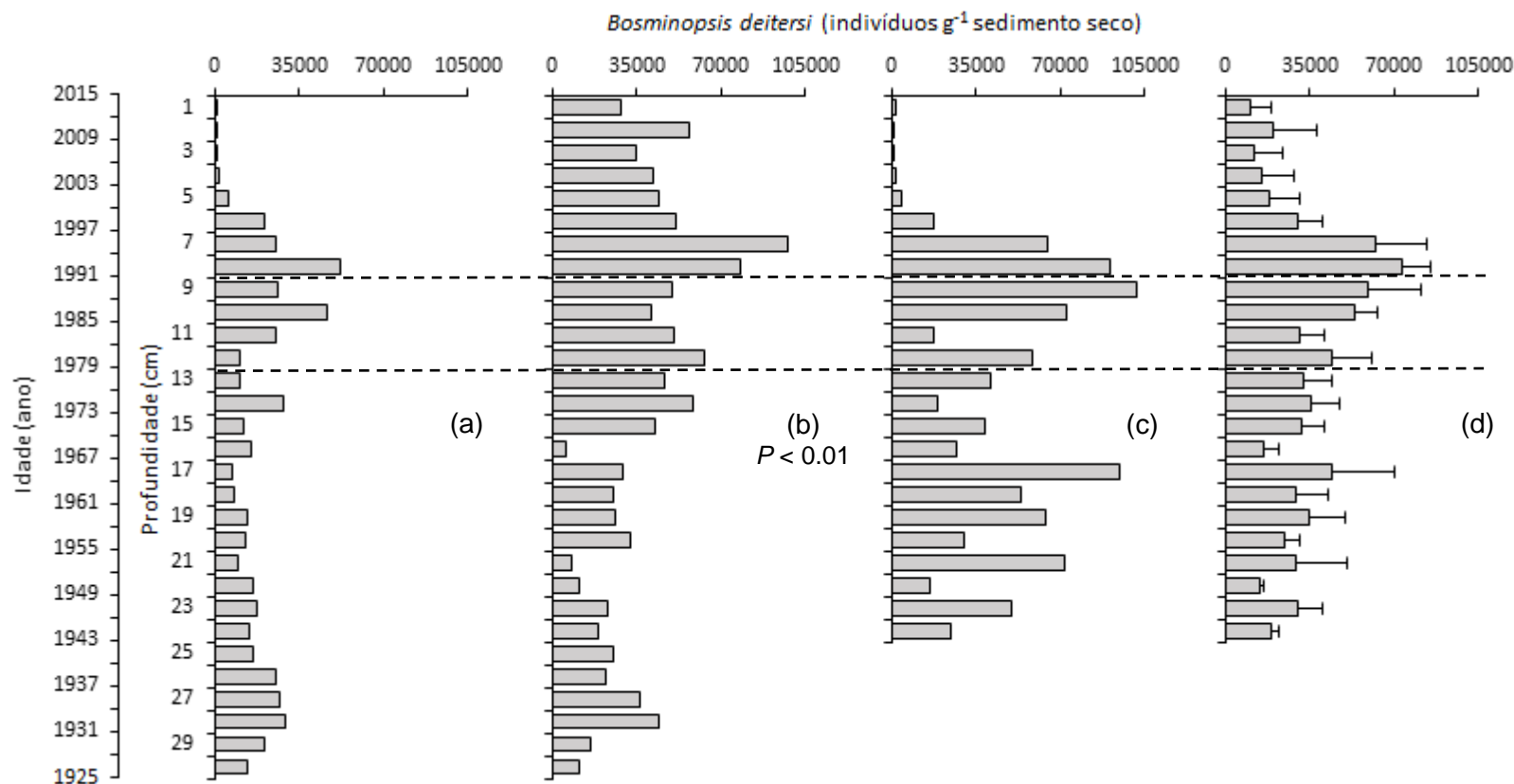


Figura 4.5: Densidade de carapaças de *Bosminopsis deitersi* (indivíduos.g⁻¹ de sedimento seco) ao longo do perfil sedimentar nos três testemunhos (a, b e c) extraídos da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil). Testemunhos com indicação do P valor demonstram que a densidade de carapaças foi estatisticamente distinta antes e após a introdução dos peixes piscívoros não-nativos. Média da densidade de carapaças de *Bosminopsis deitersi* ao longo do perfil sedimentar calculada a partir dos valores obtidos nos três testemunhos (d) – barras representam desvio padrão. As linhas pontilhadas delimitam o período em que a primeira espécie de peixe piscívoro não-nativa foi registrada na comunidade local. Testemunho a ($t = -0,603$; $P = 0,551$; $df = 24$) / Testemunho b ($t = -3,668$; $P = 0,001$; $df = 24$) / Testemunho c ($t = -1,655$; $P = 0,115$; $df = 18$).

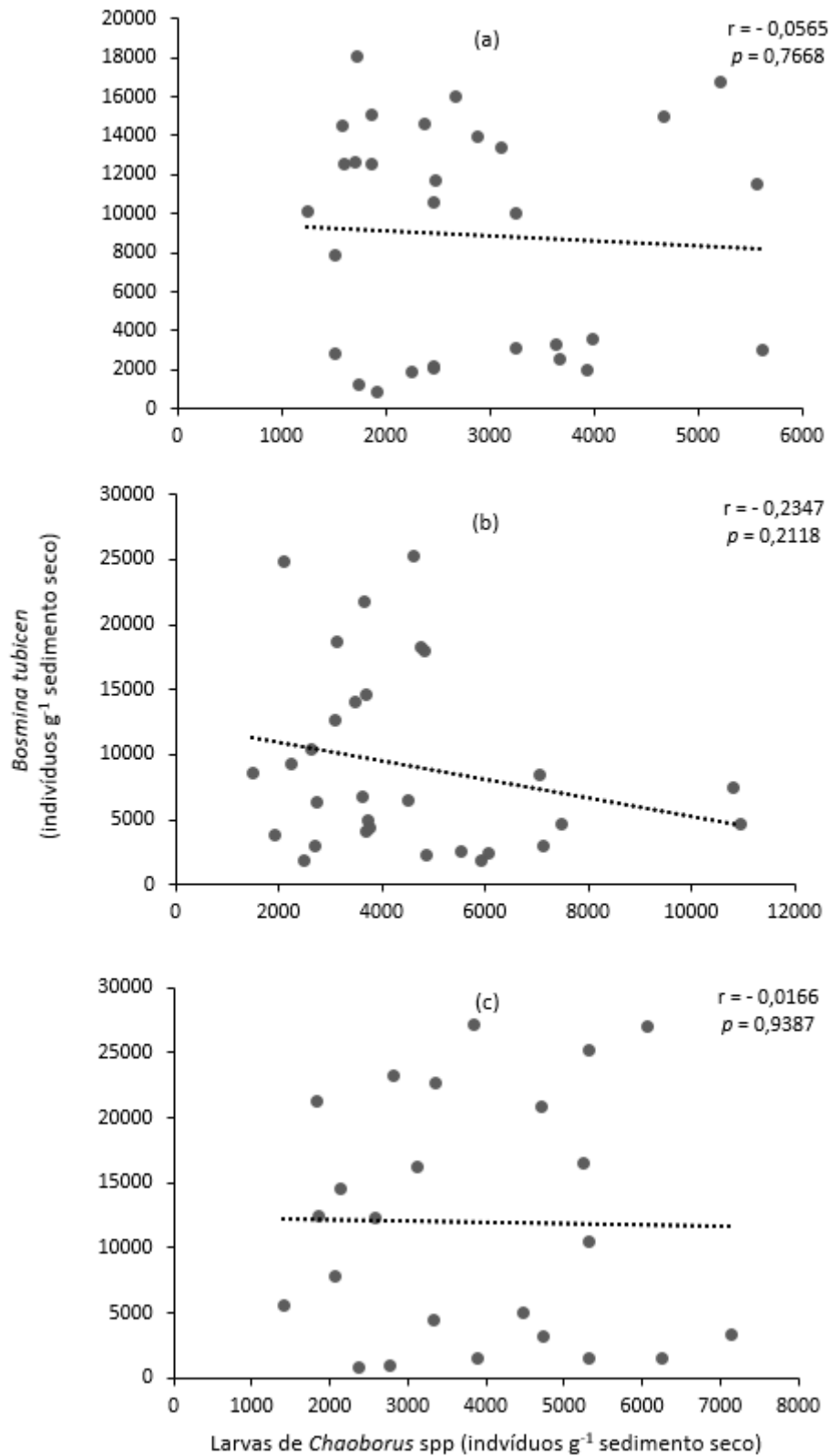


Figura 4.6: Correlação entre a densidade de carapaças de *Bosmina tubicen* e de larvas de *Chaoborus* spp. (indivíduos.g⁻¹ de sedimento seco) nos três testemunhos (a, b e c) extraídos da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).

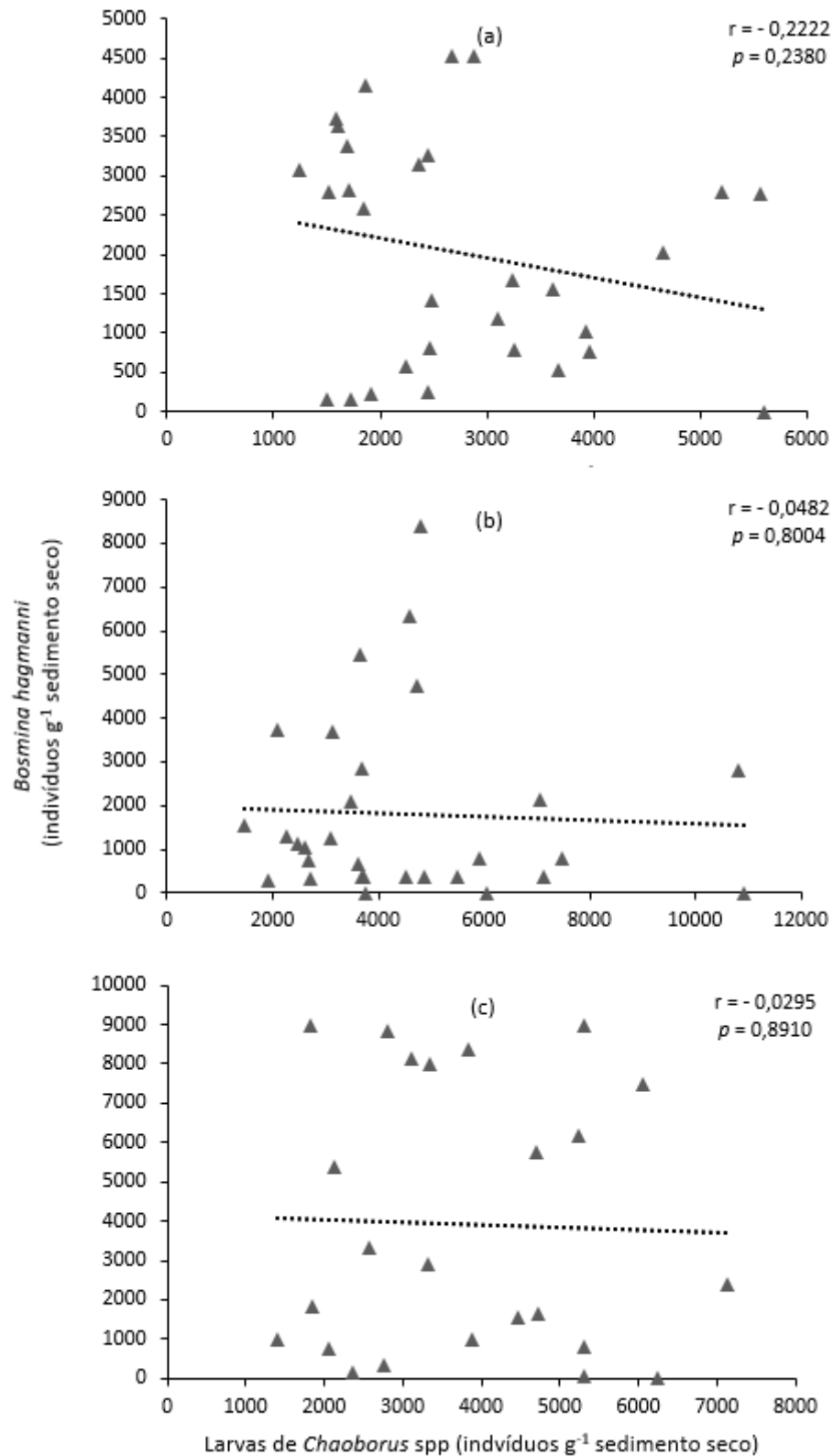


Figura 4.7: Correlação entre a densidade de carapaças de *Bosmina hagdmani* e de larvas de *Chaoborus* spp. (indivíduos.g^{-1} de sedimento seco) nos três testemunhos (a, b e c) extraídos da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil)

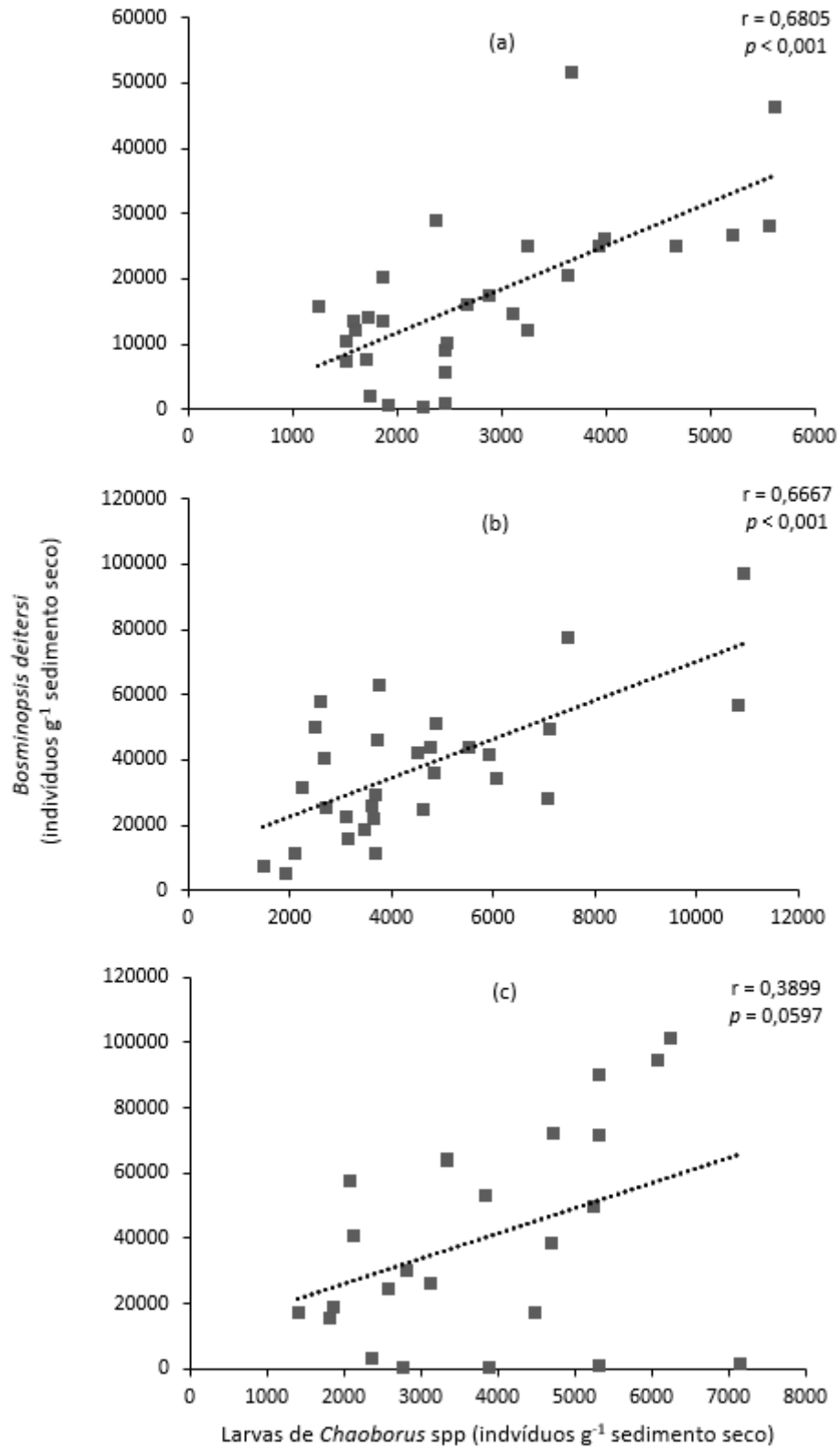


Figura 4.8: Correlação entre a densidade de carapaças de *Bosminopsis deitersi* e de larvas de *Chaoborus* spp. (indivíduos.g⁻¹ de sedimento seco) nos três testemunhos (a, b e c) extraídos da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil)

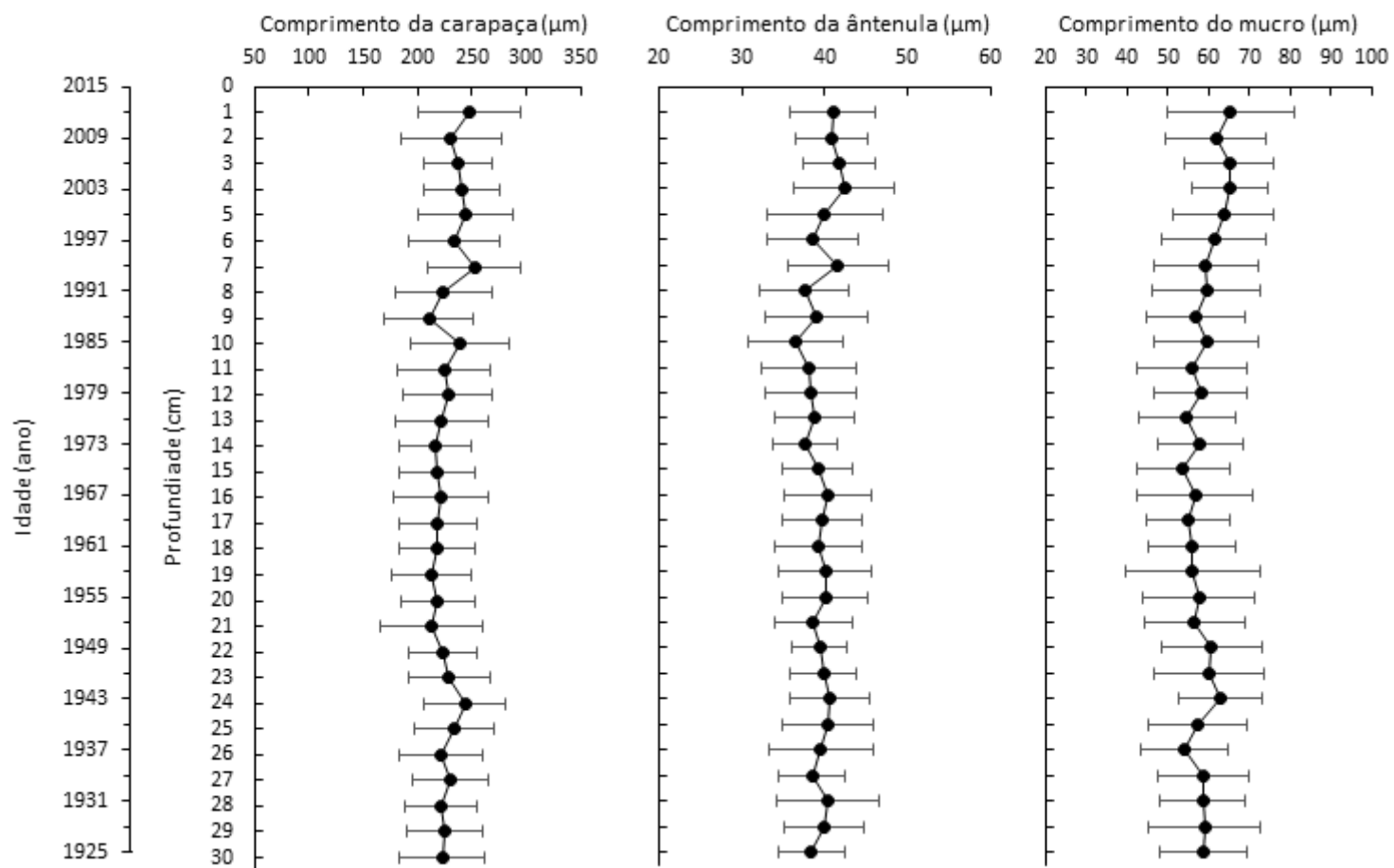


Figura 4.9: Comprimentos médios da carapaça, mucro e antena dos microfósseis de *Bosmina tubicen* ao longo do perfil sedimentar de um testemunho extraído da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil). As barras representam o desvio-padrão.

| Capítulo 4 |
Reconstrução paleolimnológica da lagoa Carioca

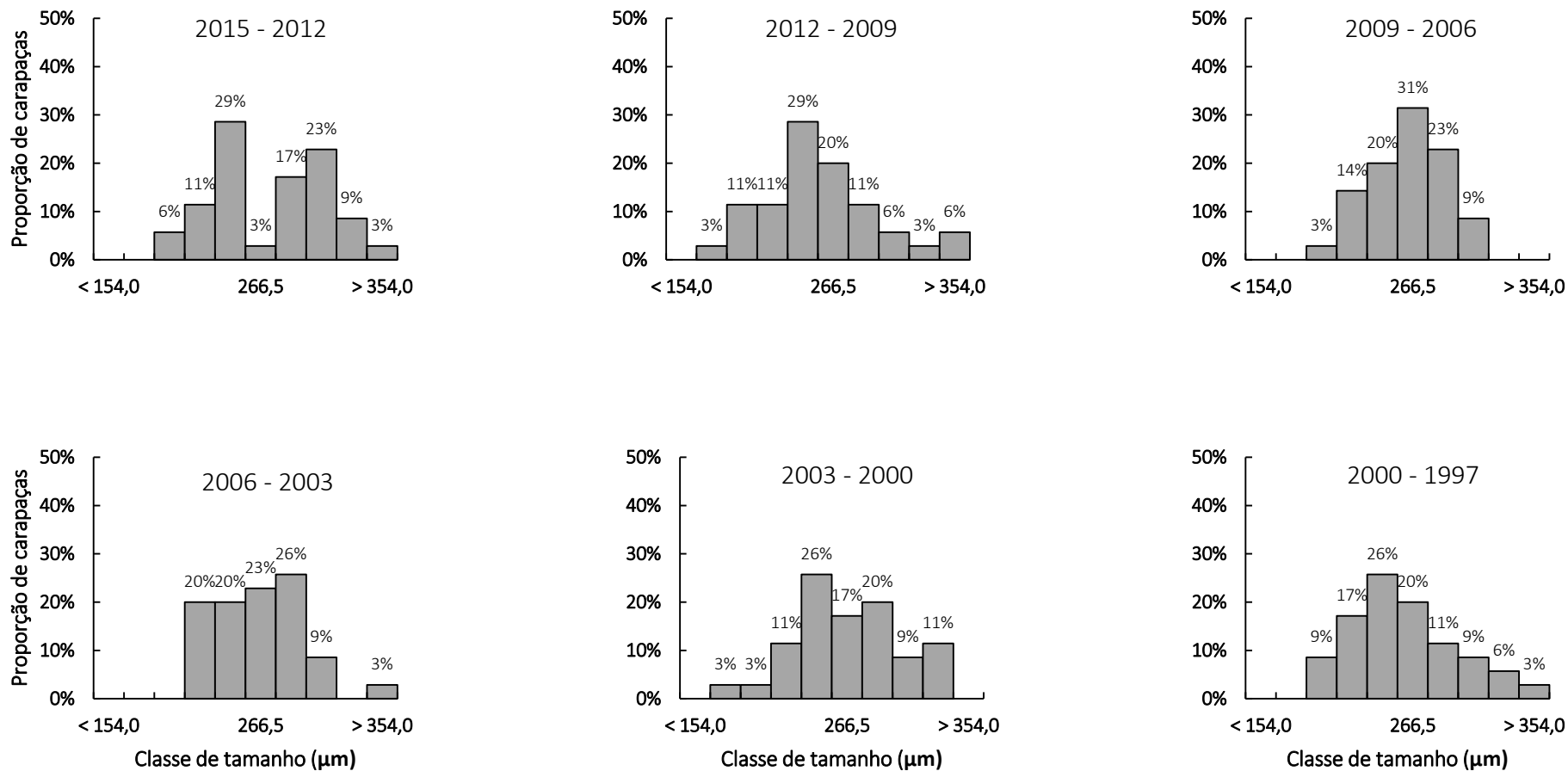


Figura 4.10: Distribuição das carapaças de *Bosmina tubicen* por classe de tamanho (frequência relativa) nas amostras de um testemunho extraído da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).

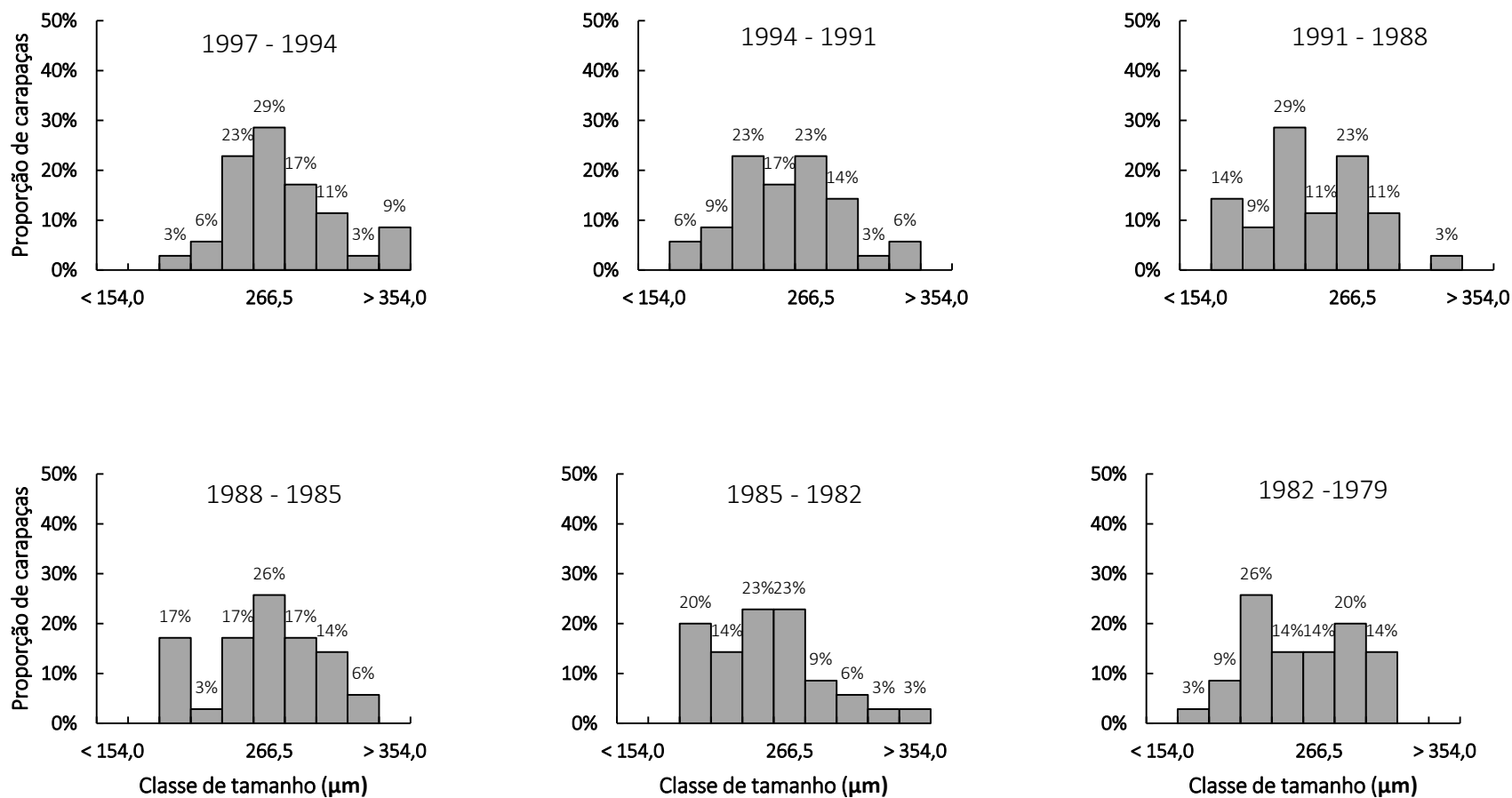


Figura 4.11: Distribuição das carapaças de *Bosmina tubicen* por classe de tamanho (frequência relativa) nas amostras de um testemunho extraído da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).

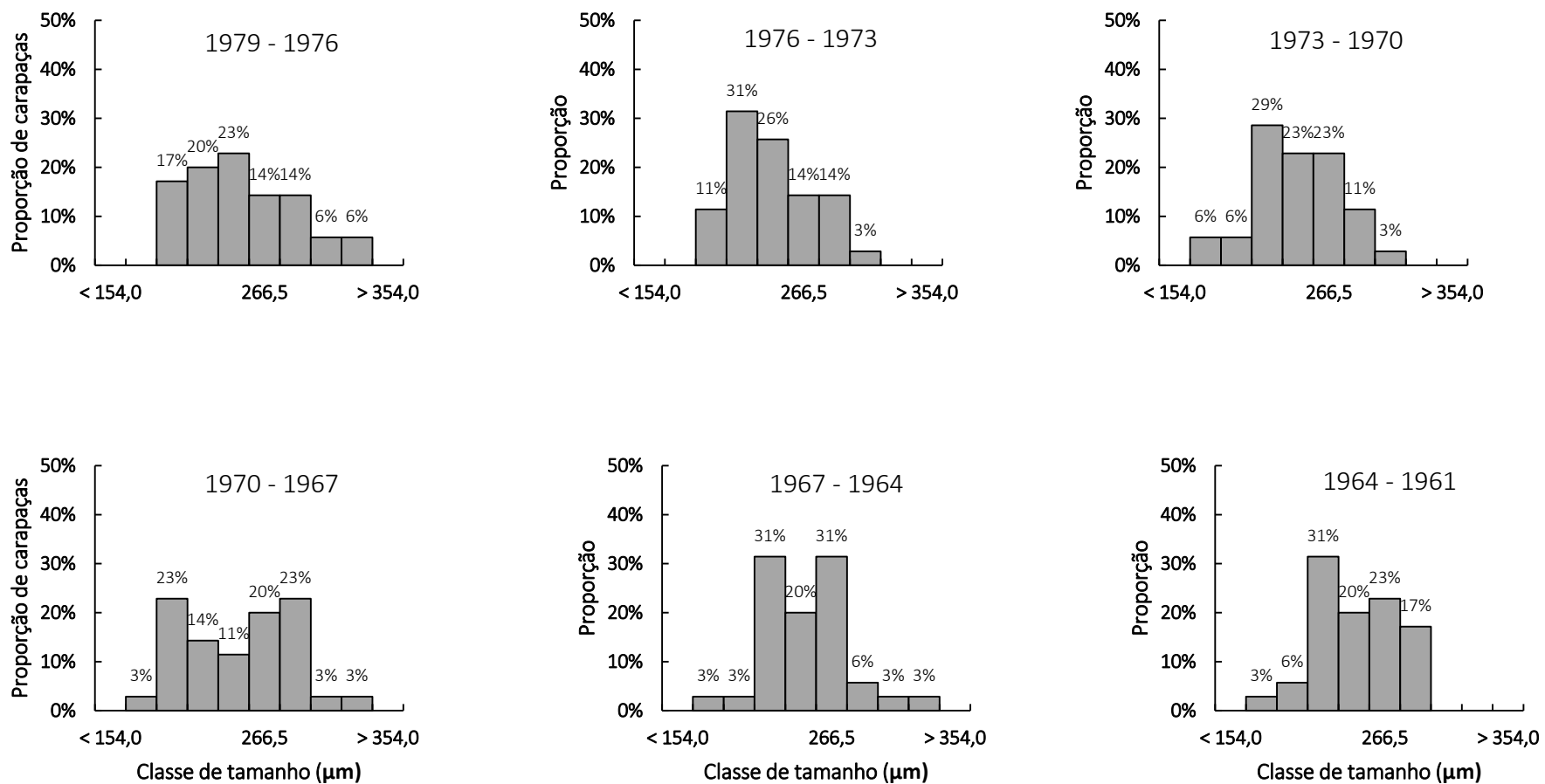


Figura 4.12: Distribuição das carapaças de *Bosmina tubicen* por classe de tamanho (frequência relativa) nas amostras de um testemunho extraído da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).

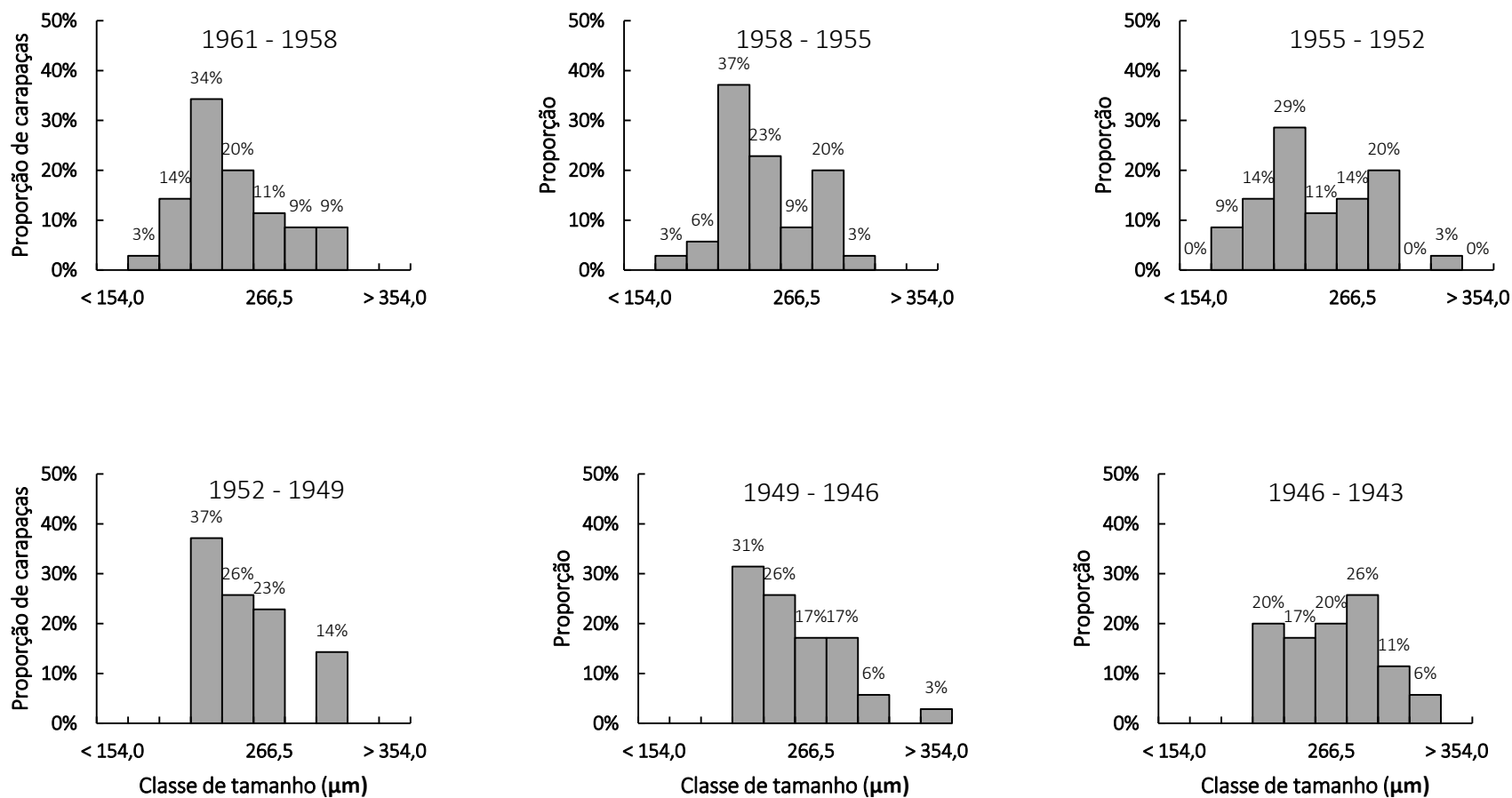


Figura 4.13: Distribuição das carapaças de *Bosmina tubicen* por classe de tamanho (frequência relativa) nas amostras de um testemunho extraído da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).

| Capítulo 4 |
Reconstrução paleolimnológica da lagoa Carioca

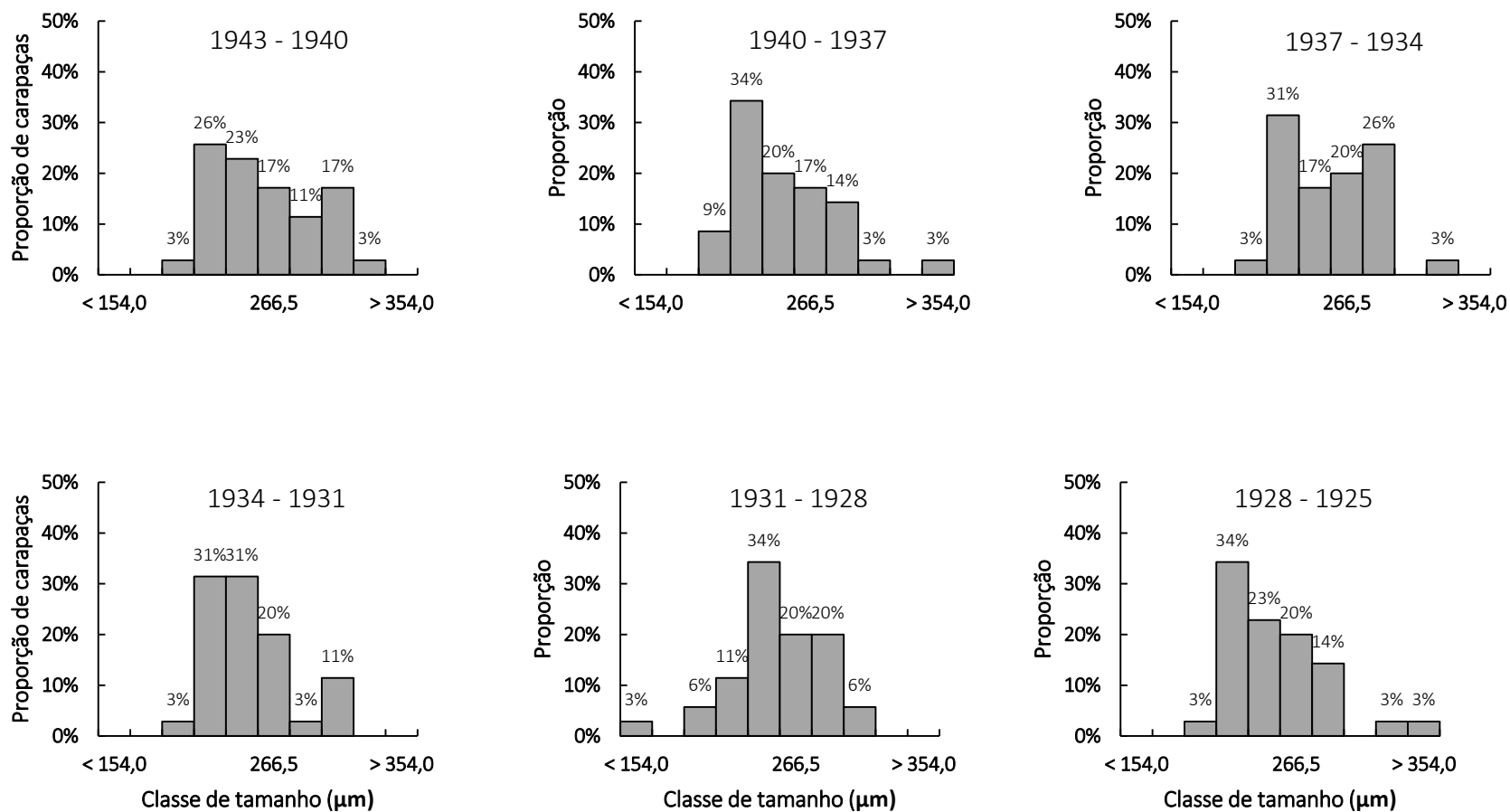


Figura 4.14: Distribuição das carapaças de *Bosmina tubicen* por classe de tamanho (frequência relativa) nas amostras de um testemunho extraído da lagoa Carioca (Minas Gerais – Brasil).

CAPÍTULO 5

Akinesis in *Physocypria schubarti* Farkas, 1958 (Podocopida, Cyprididae) does not fully explain its low consumption by predatory *Chaoborus* larvae in a Brazilian lake*

Daniel M. Maroneze¹, Diego G. F. Pujoni¹ e Paulina M. Maia-Barbosa¹



Ostrácode da lagoa Jacaré.
Foto: Daniel M. Maroneze

¹Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática, ICB, Universidade Federal de Minas Gerais.

* Trabalho formatado segundo as normas da Revista Crustaceana (ISSN 0011-216X). Publicado em Julho de 2017, 90(3): 297-310.

RESSALVA

Em virtude das normas relativas à transferência dos direitos autorais para a Revista Crustaceana, o texto referente ao capítulo 5 desta tese permanecerá com acesso restrito durante um período de 24 meses. Favor entrar em contato direto com o autor para informações sobre o texto completo (maronezedm@gmail.com).

Texto completo publicado originalmente em <https://doi.org/10.1163/15685403-00003647>. Akinesis in *Physocypria schubarti* Farkas, 1958 (Podocopida, Cyprididae) does not fully explain its low consumption by predatory *Chaoborus* larvae in a Brazilian lake. Crustaceana, Volume 90, Issue 3, 2017, Pages 297-310.

Normas da revista Crustaceana: “The Author retains the right to self-archive the accepted (peer-reviewed) version after an embargo period of 24 months. The accepted version means the version which has been accepted for publication and contains all revisions made after peer reviewing and copy editing, but has not yet been typeset in the publisher’s lay-out. The publisher’s lay-out must not be used in any repository or on any website.”

AKINESIS IN *PHYSOCYPRIA SCHUBARTI* FARKAS, 1958 (PODOCOPIDA,
CYPRIDIDAE) DOES NOT FULLY EXPLAIN ITS LOW CONSUMPTION BY
PREDATORY *CHAOBORUS* LARVAE IN A BRAZILIAN LAKE

BY

D. M. MARONEZE¹), D. G. F. PUJONI and P. M. MAIA-BARBOSA

Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática, Instituto de
Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Avenida Antônio Carlos
6627, Cep 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brazil

ABSTRACT

Behavioral responses are important in zooplankton species exposed to invertebrate predators. In a Brazilian natural lake, the ostracod *Physocypria schubarti* is quite numerous despite the presence of predatory *Chaoborus* larvae. This is intriguing as this predator controls several microcrustacean populations in nature. Therefore, we analyzed the interactions between fourth instar *Chaoborus* larvae and ostracods of two body sizes in laboratory. We evaluated (1) the behavior of *P. schubarti* during *Chaoborus* attacks, (2) the probability of *Chaoborus* larvae ingesting them during such interactions, and (3) the prey survival and predator ingestion rates after 24 hours. When attacked, ostracods of both sizes frequently ceased to move and passively sank in the water column. This anti-

¹) e-mail: maronezedm@gmail.com

predation strategy (“akinesis” or “dead-man response”) was observed in over 80% of the interactions involving physical contact. Surprisingly the probability of *Chaoborus* larvae eating prey that exhibited, or not, this reaction was close or equal to zero. After 24 hours, over 92% of the prey survived and the ingestion rate of the chaoborids was practically nihil. Our results suggest that, although akinesis is a very common behavior, additional features of *P. schubarti* may be as or more important in explaining its low vulnerability when in high spatial overlap with *Chaoborus* larvae.

RESUMO

Respostas comportamentais são importantes para espécies zooplancônicas expostas a predadores invertebrados. Em um lago natural brasileiro, os ostrácodes *Physocypria schubarti* são bastante numerosos apesar da presença das larvas predadoras de *Chaoborus*. Tal cenário é intrigante uma vez que esse predador controla populações de diversos microcrustáceos na natureza. Dessa maneira, nós analisamos a interação entre larvas de *Chaoborus* de quarto instar e ostrácodes de duas classes de tamanho em laboratório. Os aspectos avaliados foram: (1) o comportamento dos ostrácodes durante os ataques das larvas; (2) a probabilidade deles serem ingeridos durante tais interações; (3) as taxas de sobrevivência dessas presas e de ingestão dos predadores após 24 horas. Quando atacados, os ostrácodes de ambos os tamanhos interromperam os movimentos e afundaram passivamente na coluna d’água. Essa estratégia anti-predação (“acinesia” ou “fingir-se de morto”) foi observada em mais de 80% das interações com contato físico. Surpreendentemente, a probabilidade das larvas ingerirem as presas que exibiram ou não essa reação foi próxima ou igual a zero. Após 24 horas, mais de 92% das presas sobreviveram sendo a taxa de ingestão dos caoborídeos praticamente nula. Nossos resultados sugerem que, embora a acinesia seja um comportamento frequente, outras

características de *P. shubarti* podem ser tão ou mais importantes para explicar sua baixa vulnerabilidade em circunstâncias de elevada sobreposição espacial com as larvas de *Chaoborus*.

CAPÍTULO 6

“Fake prey”: planktonic ostracods negatively affect the predatory performance of *Chaoborus* larvae*

Daniel M. Maroneze¹, Diego G. F. Pujoni¹ e Paulina M. Maia-Barbosa¹



Larva de *Chaoborus* sp. com um microcústáceo no papo.
Foto: Daniel M. Maroneze

¹Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática (LIMNEA), ICB, Universidade Federal de Minas Gerais.

* Trabalho formatado segundo as normas da Revista Journal of Plankton Research (ISSN 0142-7873). Aceito para publicação.

RESSALVA

Em virtude das normas relativas à transferência dos direitos autorais para a Revista Journal of Plankton Research, o texto referente ao capítulo 6 desta tese permanecerá com acesso restrito durante um período de 12 meses. Favor entrar em contato direto com o autor para informações sobre o texto completo (maronezedm@gmail.com).

Texto completo publicado originalmente em <https://doi.org/10.1093/plankt/fbx063>.
“Fake prey”: planktonic ostracods negatively affect the predatory performance of *Chaoborus* larvae. Journal of Plankton Research, Volume 40, Issue 1, 1 January 2018, Pages 59–65.

Normas da revista Journal of Plankton Research: “You may post the ACCEPTED MANUSCRIPT of the Article (but not the published version itself) onto your own website, your institution’s website and in institutional or subject-based repositories, PROVIDED THAT it is not made publicly available until 12 MONTHS after the online date of publication, and that: (1) you include a link (url) to the VERSION OF RECORD on the Journal’s website; (2) the Journal is attributed as the original place of publication with the correct citation details given”.

“Fake prey”: planktonic ostracods negatively affect the predatory performance of
Chaoborus larvae

Daniel M. Maroneze¹, Diego G. F. Pujoni¹ & Paulina M. Maia-Barbosa^{1*}

¹Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Avenida Antônio Carlos 6627, Cep 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brazil

* Corresponding author, email: paulinamaiab@gmail.com, telephone number: 55 31 3409-2578

ABSTRACT

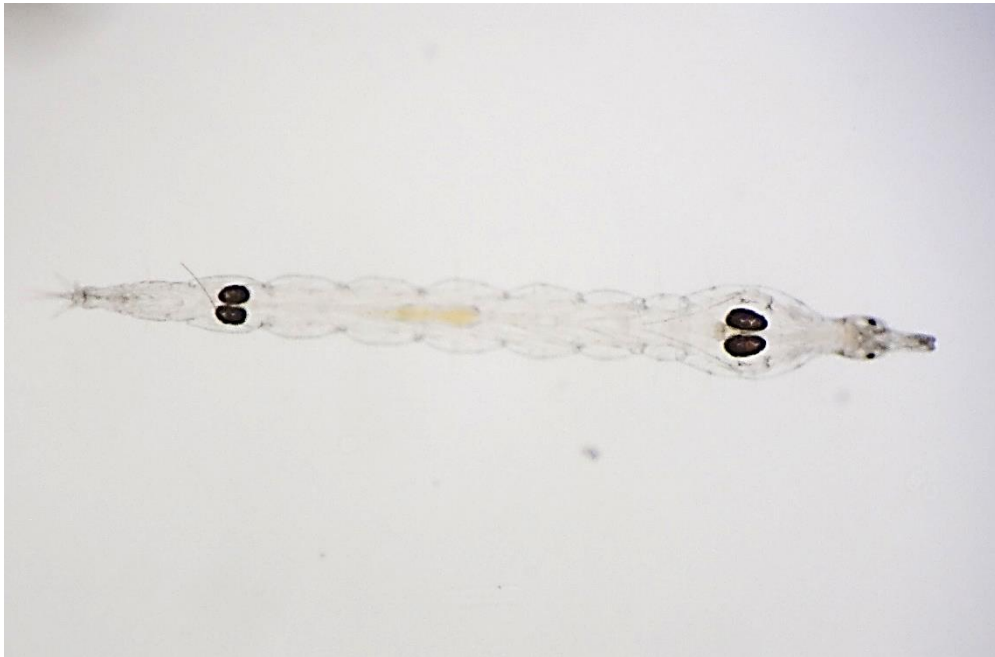
Previous laboratory experiments have indicated that *Chaoborus* larvae may be confused when exposed to a single prey species at a high density, resulting in decreased attack efficiency. Herein, we hypothesized that a prey less vulnerable to *Chaoborus* larvae, such as *Physocypria schubarti* ostracods, could affect the predatory performance of *Chaoborus* on a more vulnerable prey, such as *Ceriodaphnia silvestrii* neonates. We predicted that fewer neonates would be ingested by *Chaoborus* larvae in the presence of ostracods at high densities due to the decreased attack efficiency caused by the confusion effect. This hypothesis was tested by combining predation assays and direct visual observations of live organisms. There was a significant decrease in the consumption of neonates when they were offered together with ostracods at high densities; however, this was not related to the ingestion of ostracods as an alternative prey or to decreased attack efficiency on

neonates caused by the confusion. The energy wasted due to the numerous attacks on the ostracods (“fake prey”) possibly led the chaoborids to exhaustion, reducing their predatory performance on neonates. In ecological terms, high densities of ostracods in the water column may theoretically minimize the strong impact of *Chaoborus* sp. larvae on more vulnerable prey.

CAPÍTULO 7

Você sabia que existem mosquitos fantasmas?*

Daniel M. Maroneze¹, Thécia A. S. V. Paes¹ e Paulina M. Maia-Barbosa¹



Larva transparente de um mosquito fantasma.
Foto: Daniel M. Maroneze

¹Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática (LIMNEA), ICB, Universidade Federal de Minas Gerais.

* Trabalho formatado segundo as normas da Revista Ciência Hoje das Crianças (ISSN 0103-2054). Publicado em Novembro de 2014, Ano 27, Nº 262, pág 19.

Você sabia que existem mosquitos fantasmas?

Pode tirar o cavalinho da chuva quem acha que vamos falar de assombrações. Queremos é apresentar você ao *Chaoborus*, mosquito que passa por uma profunda transformação durante a sua vida. Na fase jovem, vive na água como uma larva transparente – dá para ver tudo por dentro, como nos fantasmas dos filmes. Por essa característica é que ele ganhou o apelido de mosquito fantasma!

Em certas lagoas, estas larvas têm um comportamento muito interessante. Durante o dia, ficam quietinhas, lá no fundo, às vezes, até enterradas no sedimento, para se protegerem dos predadores. Mas, quando o Sol vai se pondo e a noite chega, os peixes não conseguem mais enxergá-las. Então, elas começam a se movimentar: saem do fundo, vão subindo, subindo e... Buuu! Com seu apetite enorme, devoram muitos dos pequenos organismos que vivem na coluna d'água. Comem tanto que, rapidamente, elas crescem e engordam.

Para capturar o alimento, pode-se dizer que estas larvas utilizam uma estratégia de emboscada. Ficam paradinhas, quase imóveis, só aguardando uma presa passar. É que, quando nadam, as presas criam vibrações na água e as larvas detectam esse sinal. Aí, com suas antenas e mandíbulas capturam a refeição, abrem a boca e.... Nhac!

O cardápio é bem variado. As maiores e as mais velhas costumam se alimentar de zooplâncton (animais microscópicos que vivem na coluna d'água, como as pulgas-d'água). As menores e as recém-nascidas comem algas. Para os cientistas, o mais interessante é que a transparência possibilita ver algumas estruturas internas do corpo do inseto. Eles conseguem identificar, por exemplo, que as larvas têm pequenas bexigas de gás que regulam sua flutuação.

Mas você deve estar se perguntando o que acontece depois de tanto comerem? Ora, as curiosas larvas transparentes viram pupas e, em seguida, mosquitos adultos que são... Comuns! O *Chaoborus* não se alimenta de sangue, portanto, não é vetor de doenças. Chama a atenção, porém, o fato de que às vezes voam juntos para fora d'água, formando uma verdadeira nuvem. Logo eles se acasalam, depositam ovos nas lagoas e a partir daí, você já sabe, nascem outras larvas e a história recomeça!

CAPÍTULO 8

Você sabia que alguns microcrustáceos fingem desmaiar?*

Daniel M. Maroneze¹ e Paulina M. Maia-Barbosa¹



Microcrustáceo (Bosminidae) da lagoa Jacaré
Foto: Rosa M. Menendez

¹Laboratório de Limnologia, Ecotoxicologia e Ecologia Aquática (LIMNEA), ICB, Universidade Federal de Minas Gerais.

* Trabalho formatado segundo as normas da Revista Ciência Hoje das Crianças (ISSN 0103-2054). Publicado em Outubro de 2015, Ano 28, Nº 272, pág 12.

Você sabia que alguns microcrustáceos fingem desmaiar?

Para tudo e imagina a cena: você é uma larva de inseto e está em uma lagoa qualquer, esperando algo para comer. De repente, passam uns microcrustáceos – minúsculos parentes dos camarões, lagostas, siris e caranguejos – e você se prepara para dar o bote. As criaturinhas, no entanto, ao serem tocadas, recolhem as antenas que utilizam para nadar, fecham rapidamente as valvas de suas carapaças e... *Glub! Glub! Glub!* Afundam na coluna d'água! Oh, céus! Morreram só com um toque??? Que nada! Fingiram!

Uma das estratégias dos microcrustáceos para escapar de seus predadores, acredite você, é essa mesmo! Durante a encenação da falsa morte, digamos assim, eles se debatem o mínimo possível e vão afundando como uma pedrinha solta rumo ao fundo de uma piscina. Mas os microcrustáceos não chegam até o fundo da lagoa, deixam seus corpos descenderem apenas um pouco. Alguns caem lentamente, outros mais rapidamente. O tempo do fingimento também é variável.

Quando abocanhado, o microcrustáceo que fica quietinho pode aumentar sua chance de sobrevivência. É que, após a captura, alguns predadores preferem engolir presas que continuam agitadas. Desconfiados, eles podem desistir de comer algo sem movimento, que parece sem vida.

Na água doce, os pesquisadores observaram esse comportamento em algumas espécies de microcrustáceos ostrácodes, quidorídeos e bosmínideos. E eles descobriram que é possível estimular alguns, principalmente um ostrácode morador de lagoas naturais, a reproduzirem a façanha em laboratório. Basta colocá-los dentro de copos plásticos com água e, em seguida, beliscá-los levemente com uma pinça. Pronto! Eles sentem o toque

através de cerdas sensitivas na carapaça e vão – de novo... *Glub! Glub! Glub!* – afundando, fingindo e fugindo do perigo.

Embora ajude a aumentar as chances de sobrevivência, nem sempre o desmaio de propósito é bem-sucedido. Se a boca do predador for muito maior do que o microcrustáceo, corre o risco de ele não ser descartado após a captura e acabar engolido. Outra situação de risco é quando o microcrustáceo calcula mal o tempo do fingimento e volta a nadar antes de se afastar completamente do predador: o *nhac!* é certo.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em seu clássico ensaio “*Zooplankton research: the contribution of limnology to general ecology paradigms*”, o respeitado limnólogo Winfried Lampert enfatizou a extrema importância das relações bióticas para a estruturação das comunidades zooplânctônicas limnéticas (Lampert, 1997). Dentro dessa visão, os dados obtidos na presente tese demonstraram o quão complexa são as interações estabelecidas entre os invertebrados planctônicos de duas lagoas do médio rio Doce impactadas por peixes piscívoros não-nativos. Tal cenário ficou evidente ao estudarmos, através de diferentes abordagens e enfoques, como as larvas de *Chaoborus* interagem com suas múltiplas presas. A partir dos experimentos com mesocosmos, verificou-se que os estágios imaturos dos caoborídeos não exercem um forte controle “top-down” sobre as espécies de copépodes e rotíferos dominantes da lagoa Carioca. Em relação aos cladóceros limnéticos tais experimentos foram pouco esclarecedores. É possível que as larvas, em conjunto com copépodes raptorais e estágios jovens de peixes, estejam impedindo qualquer restabelecimento deles no local.

O hábito onívoro foi característico das três espécies de caoborídeos da lagoa Carioca sendo os itens de origem fitoplânctônica os mais importantes na dieta da espécie de menor tamanho corporal (*Chaoborus* sp.). Rotíferos, copépodes e outras larvas de *Chaoborus* tiveram maior destaque na alimentação das larvas das duas espécies maiores (*Chaoborus brasiliensis* e *C. magnificus*). Considerando que dados da literatura defendem que a escassez de rotíferos no ambiente é um importante “food bottleneck” para larvas jovens e que indivíduos de instares finais se desenvolvem mais rápido quando consomem copépodes, a coluna d’água da lagoa Carioca parece compreender um habitat bastante favorável para elas. Localmente, ambos os tipos de presas são abundantes ao longo de

todo o ciclo sazonal. Dentre os possíveis mecanismos que podem favorecer a coocorrência de diferentes espécies de caoborídeos nesse ambiente registramos a menor sobreposição das dimensões morfométrica e trófica dos nichos ecológicos das larvas. Existe a possibilidade, no entanto, das larvas estarem vivendo atualmente em uma coluna d'água saturada de alimento o que minimizaria a importância desses mecanismos de coexistência no local

A análise dos microfósseis de invertebrados gerou importantes informações sobre as alterações ecológicas ocorridas na lagoa Carioca após a introdução dos peixes piscívoros não-nativos. Declínio acentuado no número de carapaças de cladóceros do gênero *Bosmina* foi detectado nos estratos sedimentares correspondentes ao período após a bioinvasão. Por outro lado, a população de *B. tubicen* ao longo dos últimos 90 anos não exibiu uma estrutura de tamanho típica ou indivíduos com variações morfológicas marcantes em resposta a mudança no tipo de predador dominante na comunidade (peixes planctívoros para larvas de *Chaoborus*). Os comprimentos máximos dos microfósseis de *B. tubicen* foram inferiores ao diâmetro da boca das larvas em estágio final de desenvolvimento encontradas atualmente na lagoa. Essas dimensões são, portanto, insuficientes para protegê-los desses predadores invertebrados explicando porque adultos maiores podem não ter predominado mais recentemente na escassa população. O período de decréscimo de *B. tubicen* e *B. hagmanni* no registro fóssil é concordante com a ideia de Pinto-Coelho et al (2008) de que o efeito negativo dos peixes piscívoros não-nativos em certos lagos do médio rio Doce se propagou para níveis tróficos além das suas presas diretas.

Em relação aos experimentos de laboratório com os organismos da lagoa Jacaré, nossos resultados revelaram que nem sempre uma resposta comportamental anti-predação exibida por uma presa explica seu baixo consumo pelas larvas locais de *Chaoborus*.

Embora a acinesia seja uma reação frequente em ostrácodes da espécie *P. shubarti* atacados por caoborídeos de quarto instar, outros fatores podem ser igualmente ou mais importantes para explicar a baixa vulnerabilidade dessa presa (ex, baixo valor nutricional comparado a outras presas, liberação de compostos tóxicos e dureza da carapaça). Ainda em relação a esses ostrácodes, experimentos adicionais revelaram que em elevadas densidades eles são capazes de afetar negativamente a performance predatória das larvas de *Chaoborus* sobre neonatas do cladóceros *Ceriodaphnia silvestrii*. Sendo assim, o forte impacto das larvas de *Chaoborus* sobre as populações de presas mais vulneráveis pode, em teoria, ser amenizado pela presença dessa espécie de ostrácodes em uma comunidade.

Finalmente, cabe mencionar que novos questionamentos surgiram após a interpretação dos dados obtidos nesta tese. Dentre as ideias, destacam-se:

(1) testar *in situ* se copepódos raptorais da espécie *Thermocyclops minutus* predam cladóceros de pequeno tamanho corporal na lagoa Carioca;

(2) avaliar as respostas funcionais das larvas heteroespecíficas dessa lagoa investigando se elas vivem em uma coluna d'água saturada de alimento (rotíferos e copépodes);

(3) analisar o fluxo gênico entre populações de *Chaoborus* do complexo lacustre do médio rio Doce verificando se elas se organizam como metapopulações e suas implicações para a coexistência dessas espécies nas diferentes lagoas;

(4) avaliar a dinâmica temporal e a distribuição vertical das larvas heteroespecíficas, respectivamente, em escalas diária e horária estudando possíveis segregações não detectadas por dados coletados com a frequência mensal ou com o caráter diurno desse estudo;

(5) realizar estudos *in situ* para comprovar que elevadas densidades do ostrácode *Physocypria schubarti* afetam negativamente a performance predatória das larvas de *Chaoborus* sobre neonatas do cladócero *Ceriodaphnia silvestrii* no ambiente natural;

(6) reconstruir a história da comunidade zooplanctônica limnética de outras lagoas do médio rio Doce através da análise de microfósseis de invertebrados (cladóceros e caoborídeos) avaliando se a introdução dos peixes não-nativos também os impactaram nesses ambientes;

(7) identificar/descrever em nível específico os caoborídeos do complexo lacustre do médio rio Doce pois bases taxonômicas sólidas incrementarão enormemente o valor dos trabalhos ecológicos desenvolvidos na região.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agostinho, A. A., Thomaz, S. M., & Gomes, L. C. (2005). Conservação da biodiversidade em águas continentais do Brasil. *Megadiversidade*, 1: 70-78.
- Alves, C. B. M., Vieira, F., Magalhães, A. L. B., & Brito, M. F. (2007). Impacts of non-native fish species in Minas Gerais, Brazil: present situation and prospects. In *Ecological and genetic implications of aquaculture activities*, Springer Netherlands, p. 291-314.
- Assumpção, A. M., Rietzler, A. C., Rocha, O., & Espíndola, E. L. G. (2005). Análise do conteúdo estomacal de *Cichla ocellaris* e *Pygocentrus nattereri* (espécies introduzidas) e *Geophagus brasiliensis* e *Astyanax bimaculatus* (espécies nativas) de lagos do Vale do Rio Doce-MG e suas aplicações. In: Rocha, O., Espíndola, E. L. G., Fenerich-Verani, N., Verani, J. R., Rietzler, A. C. (Orgs.). *Espécies invasoras em águas doces: estudos de caso e propostas de manejo*. São Carlos (Brazil): Universidade Federal de São Carlos, p. 131-158.
- Barbosa, F. A. R. (2013). Uma Breve História do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração (PELD–CNPq) do Brasil: da Semente ao Fruto. In Tabarelli, M., Rocha, C. F. D., Romanowski, H. P., Rocha, O., & Lace, L. D. (Eds.). *Dez anos do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração no Brasil: Achados, Lições e Perspectivas*. Recife: Ed. Universitária da UFPE, p. 13-28.
- Barbosa, F. A. R., Lovato, M. B., Nascimento, A. M. A., Maia-Barbosa, P. M., Monte-Mór, R. L., Paglia, A., & Stehmann, J. R. (2013). Dinâmica Biológica e Conservação da Biodiversidade da Mata Atlântica do Médio Rio Doce, MG (PELD/ UFMG). In Tabarelli, M., Rocha, C. F. D., Romanowski, H. P., Rocha, O., & Lace, L. D. (Eds.). *Dez anos do Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração no Brasil: Achados, Lições e Perspectivas*. Recife: Ed. Universitária da UFPE, p.117-147.

- Barbosa, I. S., & Freitas, V. (2009). Information sheet on Ramsar wetlands (RIS) – 2009-2012 version – Rio Doce State Park. Available in: <https://rsis.ramsar.org/RISapp/files/RISrep/BR1900RIS.pdf>
- Barros, C. F. Z., Santos, A. M. N., & Barbosa, F. A. R. (2013). Phytoplankton diversity in the middle Rio Doce lake system of southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 27: 327-346.
- Barros, C. F. Z. (2010). Diversidade e ecologia do fitoplâncton em 18 lagoas naturais do médio Rio Doce. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. 119p.
- Bērziņš, V. (2010). Fishing seasonality and techniques in prehistory: why freshwater fish are special. *Archaeologia Baltica*, 13: 37-42.
- Bezerra-Neto, J. F., Brighenti, L. S., Mello, N. A. S. T., & Pinto-Coelho, R. M. (2012). Hydroacoustic assessment of fish and *Chaoborus* (Diptera-Chaoboridae) distribution in three neotropical lakes. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 24: 18-28.
- Bezerra-Neto, J. F., Mello, N. A. S. T., Maia-Barbosa, P. M., & Pinto-Coelho, R. M. (2009). The role of predation in the diel vertical migration of zooplankton in two tropical freshwater ecosystems. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 21: 45-56.
- Bezerra-Neto, J. F. (2007). Migração vertical diária e cascata trófica em corpos aquáticos tropicais: influência da larva do díptero *Chaoborus*. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. 153p.
- Brandão, L. P. M., Fajardo, T., Eskinazi-Sant'Anna, E., Brito, S., & Maia-Barbosa, P. M. (2012). Fluctuations of population of *Daphnia laevis* Birge 1878: a six-year study in a tropical lake. *Brazilian Journal of Biology*, 72: 479-487.

- Brito, S. L., & Maia-Barbosa, P. M. (2009). Differences in body size of *Thermocyclops minutus* (Lowndes, 1934) in two tropical lakes. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 21: 409-414.
- Carpenter, S. R., Kitchell, J. F., & Hodgson, J. R. (1985). Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35: 634-639.
- Carpenter, S. R., Stanley, E. H., & Vander Zanden, M. J. (2011). State of the world's freshwater ecosystems: physical, chemical, and biological changes. *Annual review of Environment and Resources*, 36: 75-99.
- Castilho-Noll, M. S. M. (2002). A predação de larvas de *Chaoborus brasiliensis* sobre populações zooplanctônicas. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. Programa de Pós-graduação em Ecologia. 101p.
- Claro, S. M., Fukuhara, H., & Torres, G. (1987). Predation by *Chaoborus* larval and its impact on the zooplankton community - Limnology of lake systems from middle Rio Doce. In: Symposium Cooperation Project Brazil/ Japan in Limnology, Universidade De São Carlos, São Paulo.
- Covich, A. P., Austen, M. C., Bärlocher, F., Chauvet, E., Cardinale, B. J., Biles, C. L., Inchausti, P., Dangles, O., Solan, M., Gessner, MO., Stutzner, B. & Moss, B. (2004). The role of biodiversity in the functioning of freshwater and marine benthic ecosystems. *BioScience*, 54: 767-775.
- Darrigran, G. (2002). Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological invasions*, 4: 145-156.
- De Meis, M. R. M., & Tundisi, J. G. (1997). Geomorphological and limnological processes as a basis for lake typology. In Tundisi, J. G., & Saijo, Y. (Eds). *Limnological studies on the rio Doce Valley Lakes, Brazil*. Brazilian Academy of Sciences, University of São Paulo, São Carlos, p.25-50.

- Drummond, G. M., Martins, C. S., Machado, A. B. M., Sebato, F. A., & Antonini, Y. (2005). Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para a sua conservação, Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte, 222 p.
- Dudgeon, D. (2010). Prospects for sustaining freshwater biodiversity in the 21st century: linking ecosystem structure and function. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2: 422-430.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A. H., Soto, D., Stiassny, M. L. J., & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews*, 81: 163-182.
- Dumont, H., & Tundisi, J. G. (1997). Preliminary data on the paleolimnology of four lakes. In Tundisi, J. G., & Saijo, Y. (Eds). *Limnological studies on the rio Doce Valley Lakes, Brazil*. Brazilian Academy of Sciences, University of São Paulo, São Carlos, p.457-474.
- Eurípedes, D.C, Brito, S. L., Menendez, R. M., & Maia-Barbosa, P. M. 2009. Flutuação de *Physiocypria schubarti* (Podocopida, Ostracoda) na região limnética da lagoa Jacaré (Médio do Rio Doce, MG): um estudo de sete anos. *Anais do XII Congresso Brasileiro de Limnologia*.
- Fragoso-Moura, E. N., Oporto, L. T., Maia-Barbosa, P. M., & Barbosa, F. A. R. (2016). Loss of biodiversity in a conservation unit of the Brazilian Atlantic Forest: the effect of introducing non-native fish species. *Brazilian Journal of Biology*, 76: 18-27.
- Francis, R. A., & Chadwick, M. A. (2012). Invasive alien species in freshwater ecosystems: a brief overview. *A Handbook of Global Freshwater Invasive Species*, 3-21.
- Fukuhara, H., Torres, GE. & Monteiro, SMC. (1997a). Standing crop of zoobenthos in Lakes Dom Helvecio and Jacaré. In Tundisi, J. G., & Saijo, Y. (Eds). *Limnological*

studies on the rio Doce Valley Lakes, Brazil. Brazilian Academy of Sciences, University of São Paulo, São Carlos, p.335-344.

Fukuhara, H., Torres, G. E., Monteiro, S. M. C., & Sunaga, T. (1997b). Migratory and non-migratory *Chaoborus* species in Lake Dom Helvécio. In Tundisi, J. G., & Saijo, Y. (Eds). Limnological studies on the rio Doce Valley Lakes, Brazil. Brazilian Academy of Sciences, University of São Paulo, São Carlos, p.345-352.

Fukuhara, H., Torres, G. E., & Monteiro, S. M. C. (1997c). Emergency ecology of chaoborids in Lake Dom Helvécio. In Tundisi, J. G., & Saijo, Y. (Eds). Limnological studies on the rio Doce Valley Lakes, Brazil. Brazilian Academy of Sciences, University of São Paulo, São Carlos, p.353-3358.

Humphries, P. (2007). Historical Indigenous use of aquatic resources in Australia's Murray-Darling Basin, and its implications for river management. *Ecological Management & Restoration*, 8: 106-113.

IEF – Instituto Estadual de Florestas. (2017a). Parque Estadual do Rio Doce. Disponível em: <http://www.ief.mg.gov.br/component/content/195?task=view>. Acessado em 11 de março de 2017.

IEF – Instituto Estadual de Florestas. (2017b). Herbário do Parque Estadual do Rio Doce. Disponível em: <http://www.ief.mg.gov.br/component/content/748%20?task=view>. Acessado em 11 de março de 2017.

Ikusima, I., & Gentil, J. G. (1997). Ecological studies of aquatic macrophytes in four lakes. . In Tundisi, J. G., & Saijo, Y. (Eds). Limnological studies on the rio Doce Valley Lakes, Brazil. Brazilian Academy of Sciences, University of São Paulo, São Carlos, p.309-326.

Jeschke, J. M. & Tollrian, R. (2007). Prey swarming: which predators become confused and why? *Animal Behavior*, 74: 387-393.

- Lampert, W. (1997). Zooplankton research: the contribution of limnology to general ecological paradigms. *Aquatic Ecology*, 31: 19-27.
- Latini, A. O., Pereira, T. L., Latini, R. O., Giacomini, H. C., Lima-Junior, D. P., Oporto, L. T., & Espírito-Santo, H. M. V. (2005). Distribuição e efeitos de peixes exóticos sobre a ictiofauna nativa dos lagos do médio rio Doce, MG, Brasil. In: Rocha, O., Espíndola, E. L. G., Fenerich-Verani, N., Verani, J. R., Rietzler, A. C. (Orgs.). *Espécies invasoras em águas doces: Estudos de caso e propostas de manejo*. São Carlos: EDUFSCar. p.99-118.
- Latini, A. O. (2001). Estado atual e perspectivas para a ictiofauna da região do Parque Estadual do Rio Doce, MG. Belo Horizonte: Instituto Estadual de Florestas. 49p.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T., & Brosse, S. (2008). Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biol*, 6: e28.
- Lopes, J. H. A. (2014). Comunidade zooplanctônica da região litorânea das Lagoas Carioca e Gambazinho, (PERD, MG). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. 79p.
- Lucas, C. C. T. (2015). Dieta de peixes nativos e não-nativos na região litorânea de duas lagoas do Médio Rio Doce – MG. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. 63p.
- Magalhães, A. L. B. (2010). Efeitos da introdução de peixes ornamentais não-nativos em bacias hidrográficas de Minas Gerais. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte. 129p.

- Magalhães, A. L. B., & Jacobi, C. M. (2008). Ornamental exotic fish introduced into Atlantic Forest water bodies, Brazil. *Neotropical Biology and Conservation*, 3: 73-77.
- Maillard, P., Luis, C. H. P., & Pivari, M. O. (2012). Remote sensing for mapping and monitoring wetlands and small lakes in Southeast Brazil. INTECH Open Access Publisher.
- Meyerson, L. A., & Mooney, H. A. (2007). Invasive alien species in an era of globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5: 199-208.
- Miranda, F. S., Pinto-Coelho, R. M., & Gonzaga, A. V. (2013). Redução da riqueza de organismos do zooplâncton (com ênfase em Copepoda e Cladocera) nas lagoas do médio Rio Doce/MG. *Revista Brasileira de Zoociências*, 15: 69-90.
- Moretto, E. V. (2001). Diversidade zooplanctônicas e variáveis limnológicas das regiões limnética e litorânea de cinco lagoas do vale do Rio Doce – MG, e suas relações com o entorno. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo. Programa de Pós-graduação em Engenharia Ambiental. 268p.
- Oporto, L. T. (2013). Aspectos ecológicos e sociais da invasão de peixes em lagos naturais do médio Rio Doce, MG, Brasil. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. 127p.
- Paes, T. A. S. V. (2015). Diapausa em *Daphnia* de ambientes aquáticos tropicais permanentes: fatores que influenciam a formação e eclosão de ovos de resistência. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. 79p.
- Pinto-Coelho, R. M., & Havens, K. (2015). Crise nas águas: educação, ciência e governança, juntas, evitando conflitos gerados por escassez e perda da qualidade das águas. Belo Horizonte: Re Coleo Editora Ltda, 162 p.

- Pinto-Coelho, R. M., Bezerra-Neto, F. F., Miranda, F., Mota, T. G., Resck, R., Santos, A. M., Maia-Barbosa, P. M., Mello, N., Marques, M. M., Campos, M. O., & Barbosa, F. A. R. (2008). The inverted trophic cascade in tropical plankton communities: impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake district, Minas Gerais, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68: 1025-1037.
- Primack, R. B., & Rodrigues, E. (2001). *Biologia da conservação*. Londrina: Editora Planta, 328p.
- Pujoni, D. G. F., Maia-Barbosa, P. M., Barbosa, F. A. R., Fragoso-Jr, C. R., & Van Nes, E. H. (2016). Effects of food web complexity on top-down control in tropical lakes. *Ecological Modelling*, 320: 358-365.
- Pujoni, D. G. F. (2015). Padrões espaço-temporais da comunidade planctônica do complexo lacustre do Médio Rio Doce. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. 163p.
- Pujoni, D. G. F. (2010). A comunidade zooplanctônica da região limnética de dezoito lagoas do Médio Rio Doce e as implicações para conservação ambiental: um olhar biogeográfico. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. 106p.
- Reis, P. C. J. (2014). Fontes basais de carbono e cadeia alimentar planctônica em um lago tropical produtivo. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. 64p.
- Resende, D. C., Latini, A. O., & Latini, R. O. (2016). Estatísticas sobre as espécies exóticas de águas continentais. In Latini, A. O., Resende, D. C. (Eds). *Espécies exóticas*

invasoras de águas continentais no Brasil. Ministério do Meio Ambiente, Brasília, p. 29-36.

Rocha, O., Matsumura-Tundisi, T., Tundisi, J. G., & Fonseca, C. P. (1990). Predation on and by pelagic Turbellaria in some lakes in Brazil. *Hydrobiologia*, 198: 91-101.

Saijo, Y., Mitamura, O., & Barbosa, F. A. R. (1997). Chemical studies on sediments of four lakes. In Tundisi, J. G., & Saijo, Y. (Eds). *Limnological studies on the rio Doce Valley Lakes, Brazil*. Brazilian Academy of Sciences, University of São Paulo, São Carlos, p.161-168.

Santos, L. C. (1980). Estudos das populações de Cladocera em cinco lagos naturais (Parque Estadual do Rio Doce) que se encontram em diferentes estágios de evolução. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de São Carlos. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais. 260 p.

Santos, T. R. M. (2008). A influência de espécies introduzidas de peixes nas interações tróficas da ictiofauna da Lagoa Carioca, Parque Estadual do Rio Doce, MG. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre. 135p.

Simberloff, D. (2013). *Invasive species: what everyone needs to know*. Oxford University Press.

Strayer, D. L., & Dudgeon, D. (2010). Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29: 344-358.

Sunaga, T. & Verani, J. R. (1991). The fish communities of the lakes in Rio Doce Valley, Northeast Brazil. *International Vereinigung Für Theoretische and Angewandte Limnologie*, 24: 2563-2566.

Teixeira, A. M. G. T. (2015). Aspectos ecológicos e percepção da comunidade acerca da implantação de tanques-redes em uma lagoa do médio Rio Doce. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre.

Thomsen, M., Wernberg, T., Olden, J., Byers, J. E., Bruno, J., Silliman, B., & Schiel, D. (2014). Forty years of experiments on aquatic invasive species: are study biases limiting our understanding of impacts? *NeoBiota*, 22, 1-22.

Tundisi, J. G. & Matsumura-Tundisi, T. (1981). Estudos limnológicos no sistema de lagos do médio rio Doce, Minas Gerais. Anais do II Seminário Regional de Ecologia. Universidade Federal de São Carlos. São Carlos. p. 137-258.

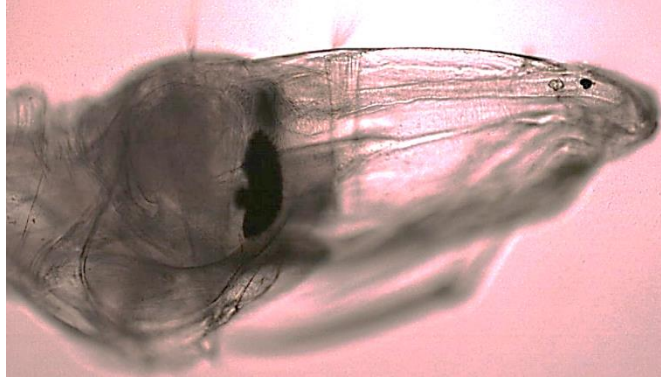
Tundisi, J. G. (1997). Climate. In Tundisi, J. G., & Saijo, Y. (Eds). *Limnological studies on the rio Doce Valley Lakes, Brazil*. Brazilian Academy of Sciences, University of São Paulo, São Carlos, p.7-13.

Tundisi, J. G., & Tundisi, T. M. (2008). *Limnologia*. Oficina de textos.

Vaz, I. C. D. (2013). Caracterização da comunidade zooplanctônica e alimentação de larvas de *Chaoborus* sp. (Diptera: Chaoboridae) em um lago tropical, no Médio Rio Doce (MG). Trabalho de Conclusão de Curso. Centro Universitário UNA. 18p.

Vieira, F. (2009). Distribuição, impactos ambientais e conservação da fauna de peixes da bacia do rio Doce. *MG Biota*, 2: 5-23.

APÊNDICE



Detalhe da cabeça das larvas de *Chaoborus* das três espécies ocorrentes na lagoa

Carioca - Parque Estadual do Rio Doce (MG)

Fotos: Daniel M Maroneze



Montagem dos mesocosmos no Parque Estadual do Rio Doce (MG).

Foto: Paulina Maria Maia Barbosa



Montagem dos mesocosmos no Parque Estadual do Rio Doce (MG).

Foto: Paulina Maria Maia Barbosa



Montagem dos mesocosmos no Parque Estadual do Rio Doce (MG).

Foto: Paulina Maria Maia Barbosa



Detalhe de um mesoscomo montado no Parque Estadual do Rio Doce (MG).

Foto: Paulina Maria Maia Barbosa



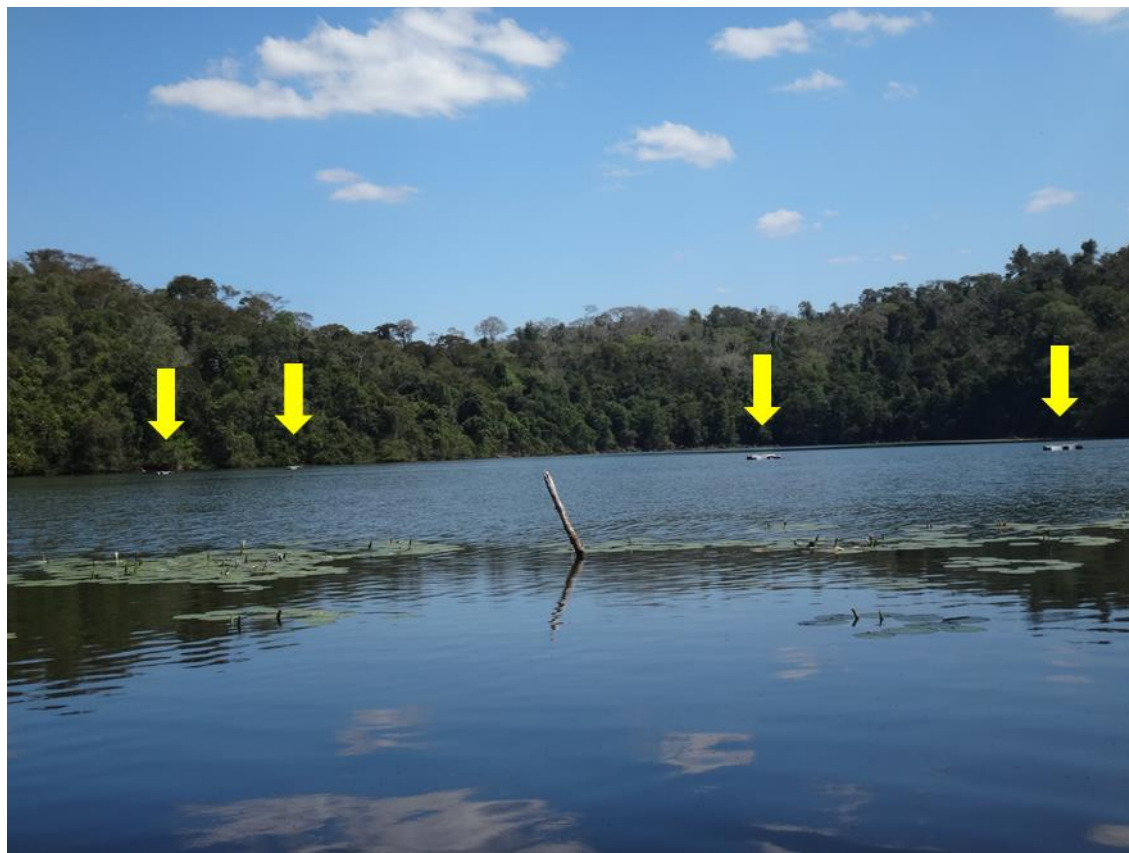
Instalação dos mesocosmos na lagoa Carioca - Parque Estadual do Rio Doce (MG).

Foto: Paulina Maria Maia Barbosa.



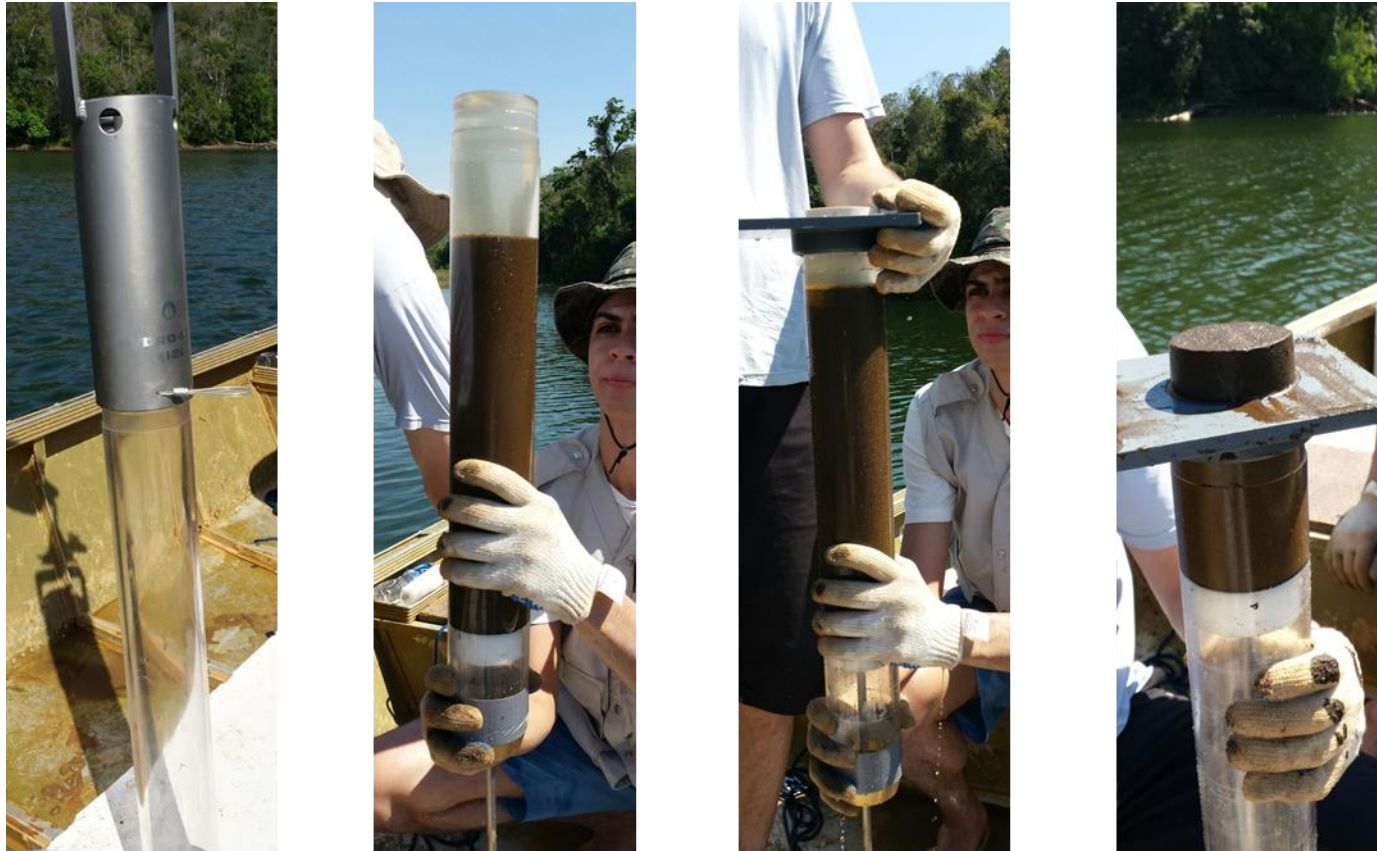
Detalhe de mesocosmo instalado na lagoa Carioca - Parque Estadual do Rio Doce (MG).

Foto: Daniel Marchetti Maroneze.



Mesocosmos (setas) instalados na lagoa Carioca - Parque Estadual do Rio Doce (MG).

Foto: Daniel Marchetti Maroneze.



Amostragem piloto de sedimento da lagoa Carioca (Parque Estadual do Rio Doce – MG) com corer modelo Hydrobios para análise de microfósseis de invertebrados.

Foto: Paulina M. Maia-Barbosa