

COMPETIÇÃO ENTRE DIAPHANOSOMA BRACHYURUM, DAPHNIA HYALINA E DAPHNIA PARVULA

Maria Cristina Crispim

*Universidade Federal da Paraíba _Programa Regional de Pós-Graduação em Desenvolvimento e Meio Ambiente, Caixa Postal 5122 – João Pessoa – PB
CEP – 58051-970 – Brasil.*

Maria José Boavida

*Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Campo Grande – Bloco 1
1700 – Lisboa – Portugal.*

RESUMO

Competição entre *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia hyalina* e *Daphnia parvula*. No Reservatório do Maranhão, em Portugal, cladóceros como *Diaphanosoma brachyurum* e *Daphnia hyalina* apresentam densidades diferentes ao longo do ano. No final do Verão, de Agosto a Outubro, *D. hyalina* desaparece e *D. brachyurum* aumenta as suas densidades. Para verificar se competição por alimento ocorre entre estas espécies e entre *Daphnia parvula*, experiências laboratoriais foram desenvolvidas. Culturas mistas com duas espécies e simples, com uma (controle) foram mantidas sob dois tratamentos com diferentes condições alimentares: $3,5 \times 10^3$ cel.l⁻¹ (tratamento 1) and $3,5 \times 10^4$ cel.l⁻¹ (tratamento 2). Densidades, fecundidades, crescimento populacional, percentagem juvenil e comprimento do corpo foram analisados durante 27 dias. No final das experiências observamos que nenhuma espécie foi suprimida pelas outras, apesar de *D. parvula* diminuir as suas densidades quando em culturas mistas, comparando com o controle, apesar de ser um competidor superior quando na presença de *D. brachyurum*. *D. hyalina* foi a espécie superiormente competitiva, apresentando as maiores densidades e comprimentos de corpo maior, quando na presença de qualquer das outras espécies. *D. brachyurum* apresentou maiores densidades no tratamento 1, comparando com o tratamento 2.

Palavras-chave: competição, zooplâncton, Cladocera

ABSTRACT

Competition between *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia hyalina* and *Daphnia parvula*. In the Maranhão Reservoir, cladoceran species like *Diaphanosoma brachyurum* and *Daphnia hyalina* present different densities throughout the year. At the end of summer, from August to October, *D. hyalina* disappeared and *D. brachyurum* increase in density. To detect if food competition between these species and *Daphnia parvula* exists, laboratory experiments were performed. Mixed cultures with two species and single-species cultures (controls) were maintained under two treatments using different feeding regimes $3,5 \times 10^3$ cel.l⁻¹ and $3,5 \times 10^4$ cel.l⁻¹. Density, fecundity, population growth, juvenile percentage and body length were analyzed over 27 days. We observed

that no species was completely suppressed by the others, although *D. parvula* decreased in density in mixed cultures in spite of being a stronger competitor when in the presence of *D. brachyurum*. *D. hyalina* was the strongest competitor species, showing higher densities and bigger bodies when in the presence of any other species. *D. brachyurum* presented higher densities in treatment 1, compared to treatment 2.

Key words: Competition, zooplankton, Cladocera,

INTRODUÇÃO

Na Represa do Maranhão, localizada na bacia hidrográfica do Rio Tejo (Portugal), todos os anos em situações normais, no final do Verão (Agosto/Outubro), verifica-se uma substituição de *Daphnia hyalina* por *Diaphanosoma brachyurum*. A partir de Novembro, aproximadamente, *D. brachyurum* começa a desaparecer e volta a aparecer *D. hyalina*. Em 1992, quando ocorreu o reenchimento do reservatório, após esvaziado para obras, *D. hyalina* não desapareceu completamente, e outra espécie do mesmo género, *Daphnia parvula*, esteve presente também ao longo de todo o ano. Nos primeiros 2 anos de reenchimento a represa aumentou o seu estado de mesotrófico para eutrófico (Crispim & Boavida, 1993). Nesse ano e no seguinte, *D. brachyurum* diminuiu as suas densidades.

Vijverberg & Koelewijn (1991) verificaram que as descidas nos valores de fecundidade de *D. brachyurum*, no Outono, estavam principalmente associadas com a formação de ovos de resistência antes do Inverno e com a inibição da reprodução partenogenética, devido às baixas temperaturas. O principal fator relacionado com a diminuição das densidades desta espécie foi a predação por peixe, que consumiu principalmente as fêmeas maiores.

É comum observarem-se as fêmeas de cladóceros com ovos de resistência (efípios) antes do seu desaparecimento sazonal (Vijverberg & Koelewijn, 1991), mas no Reservatório do Maranhão nunca foram observados efípios nas fêmeas, apesar de se encontrarem efípios nos sedimentos (observação pessoal).

Espécies congêneras, ou com nichos semelhantes, podem conviver no mesmo local. Se as espécies têm picos em determinadas épocas do ano, essas são as condições ambientais ótimas ao seu desenvolvimento, logo é de se prever que ocorram alterações nas capacidades competitivas, sempre que o ambiente se alterar, o que significa que uma espécie superiormente competitiva numa determinada altura do ano, possa não o ser noutra. Isso foi observado em duas espécies de *Daphnia*, *D. pulicaria* e *D. galeata mendotae*. A primeira está presente todo o ano no Lago Gull (SW Michigan), enquanto a segunda está presente apenas entre Julho e Setembro. Alteração no alimento pareceu ser a principal causa que permitiu a *D. galeata mendotae* tornar-se um competidor superior no fim do Verão (Hu & Tessier, 1995). Também no Lago Constance, *D. hyalina* e *D. galeata* coexistem, mas a primeira espécie apresenta uma migração vertical bastante acentuada (mais de 30 m) e a outra

vive sempre no epilímnion. *D. galeata* quando o alimento existe em quantidades ótimas, torna-se dominante, o que ocorre num pequeno período de tempo (Maio - Agosto), mas *D. hyalina* consegue manter as suas densidades mais estáveis, quando o alimento se encontra abaixo do limite máximo (Geller, 1985).

Para verificar se competição por alimento estava entre as causas que faziam *D. brachyurum* se encontrar presente no Reservatório do Maranhão apenas entre agosto e outubro/novembro, foram realizadas experiências laboratoriais entre pares de espécies a duas concentrações diferentes de alimento entre *D. hyalina*, *D. parvula* e *Diaphanosoma brachyurum*.

MATERIAIS E MÉTODOS

Foram utilizadas tinas com 4 litros de capacidade, com 2 litros de água do reservatório filtrada por filtros de 0,45 µm de poro. As espécies de cladóceros utilizadas, *D. hyalina*, *D. parvula* e *D. brachyurum*, foram retiradas do reservatório alguns dias antes do início da experiência para aclimação às condições laboratoriais.

Foram utilizadas 11 tinas, 6 controles, onde foram colocados 30 indivíduos de cada espécie, 3 para cada tratamento e 5 com duas espécies cada, sendo colocados 15 indivíduos de cada espécie. (Não foi realizada experiência entre *D. parvula* e *D. brachyurum* no tratamento 1, por ter a primeira morrido no controle devido à baixa quantidade de alimento).

Os animais foram contados e medido o comprimento total do corpo, a cada dois dias, sendo também contados os ovos/embriões para as análises de fecundidade.

As experiências decorreram ao longo de 27 dias, com exceção das tinas em que esteve presente *D. parvula*, porque esta espécie na tina controle alcançou densidades muito elevadas, perto de 700 ind.l⁻¹, o que impossibilitou a sua contagem e medições, durante o período de um dia, a partir do 21º dia da experiência.

Alimentação - Foram usadas duas quantidades de alimento ao longo da experiência: Tratamento 1 - *Selenastrum capricornutum*, 1 x 10³ cél.ml⁻¹, *Chlorella vulgaris*, 1,25 x 10³ cel.ml⁻¹, *Scenedesmus acutus*, 1,25 x 10³ cél.ml⁻¹; Tratamento 2 - As mesmas algas, com as mesmas proporções, mas com densidades de 10⁴ cél.ml⁻¹. A água foi trocada a cada 6 dias em ambos os tratamentos.

Condições ambientais - A temperatura foi mantida constante a 17°C, com o auxílio de um banho maria. Esta temperatura correspondeu à temperatura ambiental de Maio, período em que as *D. hyalina* apresentam picos de densidade no Reservatório do Maranhão. A luminosidade foi a ambiental (13 h claro/11 h escuro).

TRATAMENTO ESTATÍSTICO

ANOVA - Foram realizadas análises de variância entre os comprimentos do corpo das espécies analisadas, assim como entre o número de ovos, as densidades e as taxas de fecundidade.

Taxas de Fecundidades - Foram analisadas as fecundidades em todas as espécies, para saber se a presença de outra espécie iria afetar estas taxas. Para isso usou-se a fórmula:

$$F = \frac{\text{n}^\circ \text{ médio de ovos/embrões} \times \text{Fêmeas ovígeras}}{\text{Fêmeas adultas totais}}$$

Taxas de Crescimento - Para o cálculo destas taxas utilizou-se a fórmula:

$r = \frac{\ln N1 - \ln N0}{T}$, onde N1 é o número de indivíduos na data analisada, N0 é o número de indivíduos na data anterior e T é o tempo decorrido entre N1 e N0.

Para detectar se o maior impacto da competição ocorreu entre adultos ou juvenis, calcularam-se as percentagens de juvenis nas populações.

RESULTADOS

D. hyalina

Analisando-se as densidades de *D. hyalina* e *D. brachyurum*, juntas no tratamento 1 (Fig. 1), verificamos que *D. hyalina* apresentou maiores densidades do que *D. brachyurum* a partir do 11º dia da experiência. Quando *D. hyalina* alcançou densidades superiores a 3,5 ind.l⁻¹, *D. brachyurum* começou a diminuir as suas densidades. Os valores das taxas de fecundidade iniciaram-se mais elevados em *D. brachyurum*, mas a partir do 7º dia *D. hyalina* apresentou estas taxas mais elevadas, voltando a diminuí-las em relação à outra espécie a partir do 21º dia. As taxas de fecundidade em *D. hyalina* foram significativamente mais elevadas na tina controle que na cultura mista com *D. brachyurum* (Tabela 1).

D. parvula não sobreviveu à quantidade de alimento do tratamento 1, não ultrapassando o 5º dia da experiência, pelo que não foi possível fazer comparações com esta espécie neste tratamento.

Comparando-se o comprimento do corpo em *D. hyalina* e *D. brachyurum* no tratamento 1, verificamos que *D. hyalina*, tanto em adultas como em juvenis, apresentaram um comprimento significativamente maior quando estiveram na mesma tina que *D. brachyurum*, em comparação com a tina controle (Tabela 2). O mesmo se verificou para as densidades, que foram superiores quando esta espécie se encontrou na cultura mista com *D. brachyurum* em relação à tina controle (Fig. 2) e para o valor da soma das taxas de crescimento, que

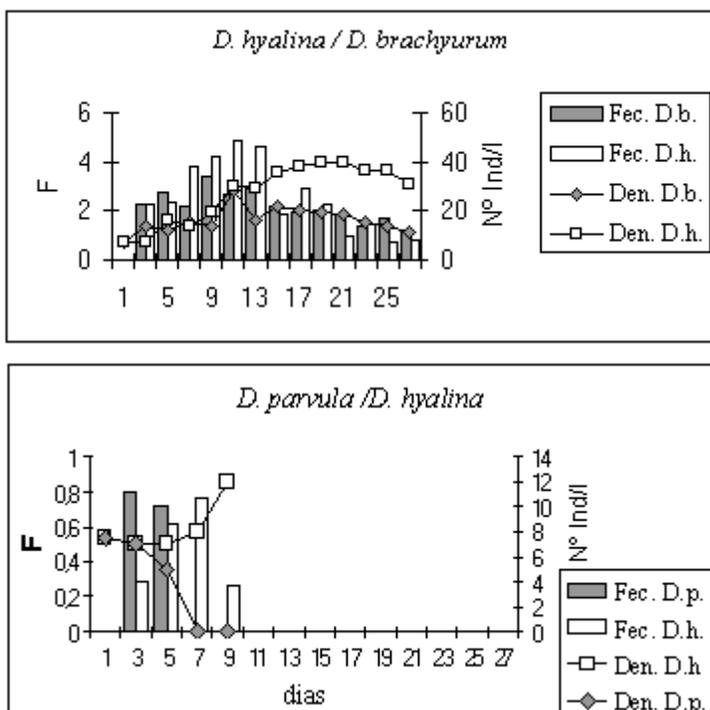


Figura 1 - Densidades (linhas) e fecundidades (colunas) de *D. brachyurum* (D.b), *D. parvula* (D.p) e *D. hyalina* (D. h), nas culturas mistas, no tratamento 1.

também foi mais elevado na cultura mista (Tabela 4). Isto mostra que a competição intra-específica foi mais forte do que a inter-específica, para *D. hyalina*.

No tratamento 2, na cultura mista de *D. hyalina* com *D. parvula*, as densidades de ambas as espécies aumentaram sempre, embora as densidades de *D. parvula* fossem superiores (Fig. 3). As taxas de fecundidade, pelo contrário, foram quase sempre mais elevadas em *D. hyalina*. Na presença de *D. brachyurum* observou-se o mesmo padrão, sendo as densidades e fecundidades quase sempre superiores para *D. hyalina*. Comparando-se com o controle, vemos que as densidades desta espécie foram beneficiadas na presença de qualquer das outras espécies, até ao dia 19, mas a partir daí, talvez devido às altas densidades alcançadas na tina controle, estas começaram a diminuir (Fig. 4). As taxas de fecundidade de *D. hyalina* só foram significativamente diferentes nas culturas mistas com *D. brachyurum* (em ambos os tratamentos) e entre os tratamentos, sendo maior no controle, sob o tratamento 1 e na cultura mista, sob o tratamento 2. No tratamento 1, as taxas de fecundidade foram mais elevadas que no tratamento 2 (Tabela 1).

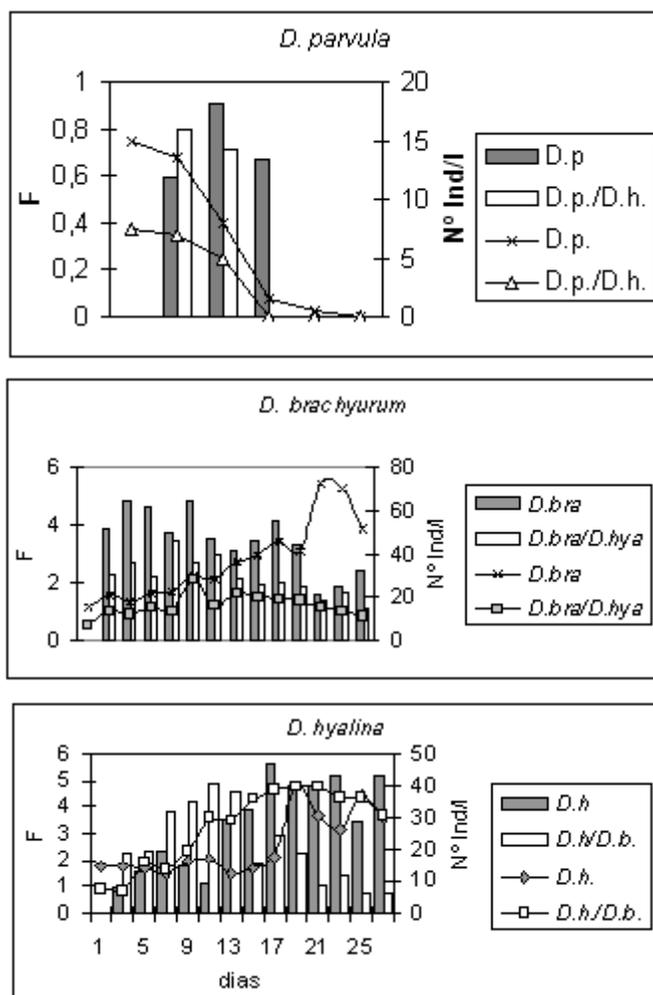


Figura 2 - Densidades (linhas) e fecundidades (barras) das 3 espécies em todas as tinas no tratamento 1 (abreviaturas como na figura anterior). (ex: D.p/D.h significa que os valores referem-se à primeira espécie quando na presença da segunda).

O comprimento do corpo, tanto em juvenis como em adultos, foi sempre mais elevado no tratamento 2 do que no tratamento 1 (Tabela 3), o que significa que no tratamento 1, embora as densidades de *D. hyalina* tenham aumentado, e tenha sido um competidor superior a *D. brachyurum*, esteve limitada por

Tabela 1 - Resultados de ANOVA entre as fecundidades de *D. hyalina* (D.hya), *D. brachyurum* (D.bra) e *D. parvula* (D.par), nos 2 tratamentos. Os valores referem-se à primeira espécie (quando nas culturas mistas).

Tinas analisadas	Médias (F)	N	F	p
Tratamento 1				
D.hya × D.hya/D.bra	3,75 - 2,57	13 - 13	4,098	0,053
D.bra × D.bra/D.hya	3,23 - 2,30	13 - 13	8,154	0,008
Tratamento 2				
D.hya × D.hya/D.bra	2,12 - 4,10	13 - 11	7,423	0,012
D.hya × D.hya/D.par	2,12 - 3,50	13 - 10	2,231	0,150
D.bra × D.bra/D.hya	3,64 - 2,27	13 - 11	6,943	0,015
D.bra × D.bra/D.par	3,64 - 2,60	13 - 13	5,332	0,030
D.par × D.par/D.hya	2,89 - 1,91	10 - 10	2,805	0,111
D.par × D.par/D.bra	2,89 - 3,37	10 - 12	0,471	0,500
Entretreatamentos				
D.hya 1 × D.hya 2	3,75 - 2,12	13 - 13	6,319	0,018
D.bra 1 × D.bra 2	3,50 - 3,64	13 - 13	0,070	0,793

alimento, não alcançando o seu desenvolvimento corporal máximo. Comparando apenas entre as tinas sujeitas ao tratamento 2, verificamos que não houve diferenças entre os comprimentos de corpo de *D. hyalina* adulta entre o controle e a cultura mista com *D. brachyurum*, mas entre o controle e a cultura mista com *D. parvula*, o comprimento do corpo foi significativamente maior na cultura mista (Tabela 3). Os juvenis de *D. hyalina* apresentaram sempre comprimentos de corpo significativamente diferentes entre o controle e as culturas mistas, sendo sempre maior nas culturas mistas. Isto verificou-se nos dois tratamentos, mostrando que independentemente da quantidade de alimento, houve uma indução no aumento do comprimento do corpo em juvenis 1 de *D. hyalina*, na presença de qualquer das outras espécies. Apesar disso a indução foi maior no tratamento 2, o que mostra que essa indução no crescimento corporal é dependente da quantidade de alimento disponível.

As somas das taxas de crescimento, da mesma forma que para o tratamento 1, apresentaram-se mais elevadas em ambas as culturas mistas, sendo mais elevadas na cultura com *D. parvula* (Tabela 4).

Tabela 2 - Resultados de ANOVA entre os comprimentos do corpo no tratamento 1.

Tinas	Médias analisadas	N (mm)	F	p
adultos				
D.bra x D.bra/D.hya	0,93 - 0,93	54 - 22	0,003	0,956
D.hya x D.hya/D.bra	1,27 - 1,34	77 - 55	19,864	0,001
juvenis				
D.bra x D.bra/D.hya	0,48 - 0,48	54 - 54	0,284	0,595
D.hya x D.hya/D.bra	0,51 - 0,60	53 - 51	99,54	< 0,001

A percentagem de juvenis não foi significativamente diferente entre as diversas tinas e tratamentos, o que mostra que os juvenis não foram afetados pela presença das outras espécies.

<

D.brachyurum

Esta espécie foi um competidor inferior na presença de *D. hyalina* no tratamento 1. Apesar disso, as suas taxas de fecundidade foram superiores às de *D. hyalina* no início e no final da experiência, quando estas taxas em *D. hyalina* provavelmente diminuíram devido ao fato de o número de indivíduos ser alto em relação à quantidade de alimento disponível. As taxas de fecundidade, comparadas com as da tina controle, foram significativamente inferiores, o que significa que este índice foi negativamente afetado pela presença de *D. hyalina* (Tabela 1).

D. brachyurum não apresentou diferenças significativas entre a tina controle e a experimental, seja nos comprimentos de corpo de adultos ou juvenis, no tratamento 1 (Tabela 2). Os valores de densidade e taxas de fecundidade de *D. brachyurum* foram mais elevados na tina controle (Fig. 2). A soma das taxas de crescimento foram mais elevadas na tina controle do que na cultura com *D. hyalina*.

No tratamento 2, nas culturas mistas de *D. brachyurum* com *D. hyalina* e *D. parvula*, a primeira apresentou sempre taxas de fecundidade e densidades inferiores às outras espécies (Fig. 3). Comparando com a tina controle, *D. brachyurum* apresentou as maiores densidades quando esteve na cultura mista com *D. hyalina*, e as menores, quando esteve na tina com *D. parvula* (Fig. 4). As suas taxas de fecundidade foram quase sempre mais elevadas na tina controle, embora nos primeiros dias da experiência estas o tivessem sido na

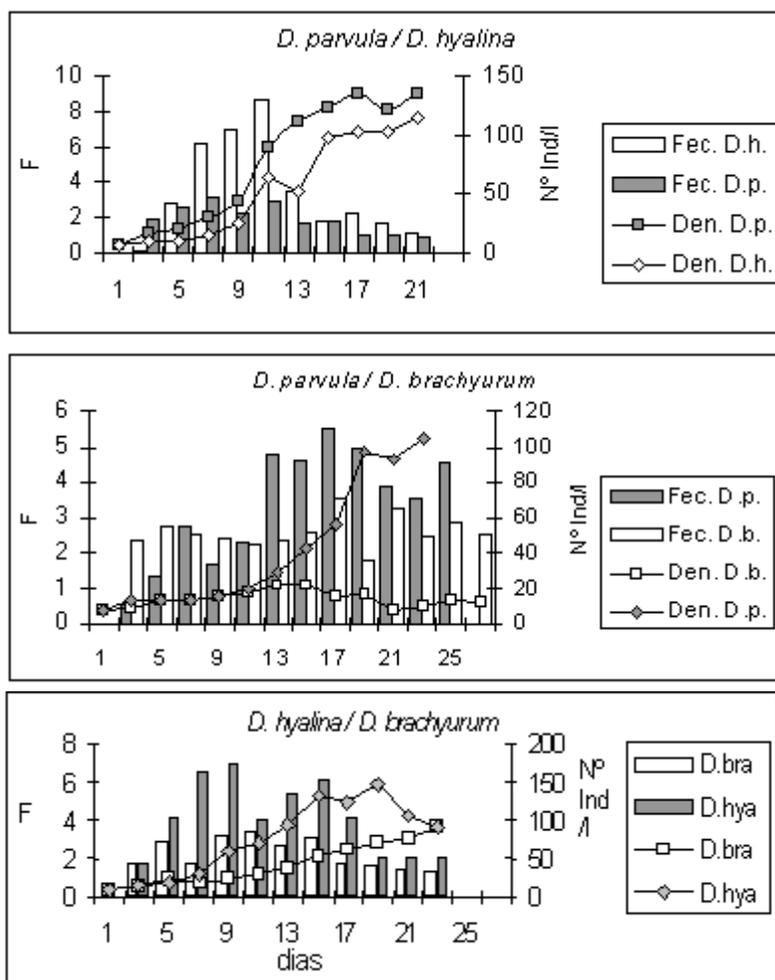


Figura 3 - Densidades (linhas) e fecundidades (barras) de *D. hyalina* (D.hya), *D. parvula* (D.par) e *D. brachyurum*, nas culturas mistas, no tratamento 2.

cultura mista com *D. parvula*. O fato de na tina controle *D. brachyurum* apresentar maiores taxas de fecundidade e não apresentar as maiores densidades, mostra que houve uma maior mortalidade nesta tina em relação à cultura mista com *D. hyalina*, o que se verifica na soma das taxas de crescimento (Tabela 4). Comparando as taxas de fecundidade entre si, verificamos que foram sempre significativamente menores quando esta espécie se encontrou na presença de

qualquer das outras duas (Tabela 1).

Tabela 3 - Resultados de ANOVA entre os comprimento do corpo no tratamento 2

Tinas analisadas	Médias (mm)	N	F	p
adultos				
D.bra x D.bra/D.hya	0,86 - 0,91	20 - 35	39,115	< 0,001
D.bra x D.bra/D.par	0,86 - 0,88	20 - 25	5,694	0,021
D.hya x D.hya/D.bra	1,30 - 1,31	79 - 51	0,591	0,443
D.hya x D.hya/D.par	1,30 - 1,45	79 - 35	95,864	< 0,001
D.par x D.par/D.hya	0,96 - 0,89	39 - 46	52,022	< 0,001
D.par x D.par/D.bra	0,96 - 0,89	39 - 45	53,177	< 0,001
Tratamentos				
D.hya 1 x D.hya 2	1,27 - 1,30	77 - 79	3,827	0,052
D.bra 1 x D.bra 2	0,93 - 0,86	54 - 20	67,059	< 0,001
juvenis				
D.bra x D.bra/D.hya	0,49 - 0,53	53 - 63	30,295	< 0,001
D.bra x D.bra/D.par	0,49 - 0,50	53 - 52	2,653	0,106
D.hya x D.hya/D.bra	0,58 - 0,60	54 - 53	4,488	0,036
D.hya x D.hya/D.par	0,58 - 0,61	54 - 45	13,784	< 0,001
D.par x D.par/D.hya	0,49 - 0,50	53 - 53	0,274	0,601
D.par x D.par/D.bra	0,49 - 0,48	53 - 53	1,345	0,249
Tratamentos				
D.hya 1 x D.hya 2	0,51 - 0,58	65 - 54	68,163	< 0,001
D.bra 1 x D.bra 2	0,48 - 0,49	54 - 53	0,773	0,381

À semelhança de *D. hyalina*, *D. brachyurum* apresentou um comprimento de corpo nos adultos significativamente diferente entre a tina controle e as culturas mistas, sendo o comprimento do corpo maior nas culturas mistas. O comprimento do corpo foi significativamente maior na presença de *D. hyalina*, comparado com o mesmo na presença de *D. parvula*. O comprimento do corpo em juvenis só apresentou diferenças significativas entre o controle e a cultura mista com *D. hyalina*, sendo maior na cultura mista. Comparando-se as duas

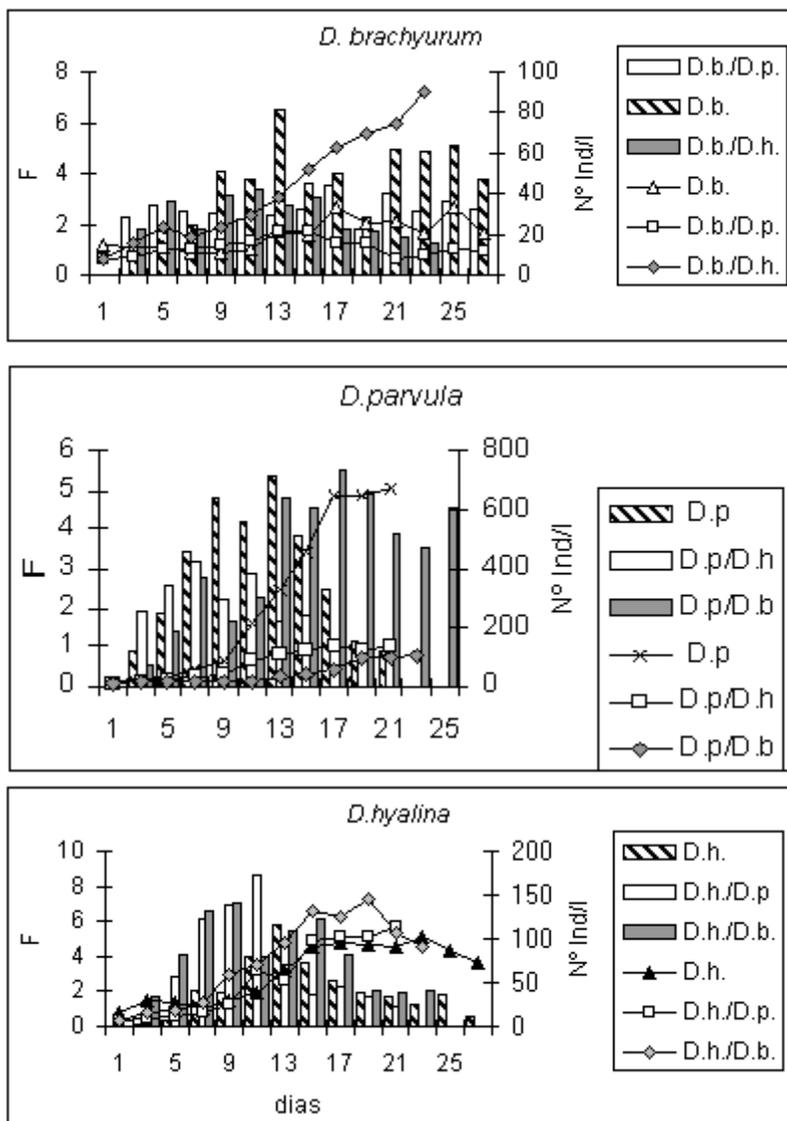


Figura 4 - Densidades (linhas) e fecundidades (barras) das 3 espécies em todas as tinas, no tratamento 2.

Tabela 4 - Soma das taxas de crescimento das 3 espécies (os valores referem-se sempre à primeira espécie)

Tinas	T ratamento 1 Σr	T ratamento 2 Σr
D.hya	0,36	0,80
D.hya/D.bra	0,84	0,96
D.hya/D.par		1,52
D.bra	0,78	0,16
D.bra/D.hya	0,36	1,24
D.bra/D.par		0,14
D.par		1,90
D.par/D.hya		1,29
D.par/D.bra		1,90

culturas mistas, o corpo de *D. brachyurum* juvenis foi significativamente maior na presença de *D. hyalina*. A presença de *D. parvula* não interferiu no comprimento do corpo de *D. brachyurum* juvenis, o mesmo se verificou para a diferença nas quantidades de alimento (Tabela 3).

A soma das taxas de crescimento apresentou-se mais elevada na cultura mista com *D. hyalina*, no tratamento 2, sendo o valor da soma inferior na tina controle, apesar desta última ser semelhante à da cultura mista com *D. parvula* (Tabela 4).

Apesar da percentagem de juvenis não apresentar diferenças estatísticas, foi mais baixa na cultura mista com *D. hyalina* no tratamento 2, mas isso deveu-se provavelmente a diminuições na fecundidade (Fig. 4) e não a aumentos de mortalidade de juvenis, porque foi onde esta espécie alcançou densidades mais elevadas.

D. parvula

Esta espécie não suportou os níveis alimentares do tratamento 1 ($3,5 \times 10^3$ cél.ml⁻¹), não ultrapassando os 5 dias da experiência, pelo que os dados referentes a esta espécie são apenas os obtidos para o tratamento 2.

Em relação às densidades apresentadas na tina controle, *D. parvula* foi negativamente afetada quando se encontrou na presença de *D. hyalina* e *D. brachyurum* (Fig. 4), apresentando maiores densidades quando se encontrou isolada na tina controle. Na presença de *D. hyalina* as suas densidades foram superiores às daquela espécie. Na presença de *D. brachyurum*, *D. parvula* foi nitidamente o competidor superior, fazendo diminuir as densidades da outra

espécie (Fig.3).

As fecundidades de *D. parvula* foram quase sempre superiores em relação às de *D. brachyurum*, quando estas se encontravam juntas, apesar de nos primeiros 5 dias da experiência *D. brachyurum* apresentar densidades mais elevadas. Na presença de *D. hyalina* ocorreu o inverso, sendo as taxas de fecundidade desta espécie superiores. Apesar disso, *D. parvula* alcançou densidades mais elevadas que *D. hyalina*. Isso deveu-se ao fato de *D. parvula* alcançar o estágio de adulto mais rapidamente, por possuir um tempo de desenvolvimento do ovo e dos estádios juvenis inferior ao de *D. hyalina* (observação pessoal). Comparando com a tina controle, as taxas de fecundidade, em *D. parvula*, foram mais elevadas nesta tina a partir do dia 7 (Fig. 4), mas foram superadas pelas apresentadas por *D. parvula* na presença de *D. brachyurum*, a partir do 15º dia. As taxas de fecundidade foram geralmente inversas às densidades registadas. Comparando as taxas de fecundidade entre si, verificamos que não houve diferenças significativas entre estas taxas nas culturas mistas e na tina controle, mas que as taxas de fecundidade foram mais elevadas na presença de *D. brachyurum* que na presença de *D. hyalina* (Tabela 1).

Em relação aos comprimentos do corpo de juvenis, *D. parvula* não apresentou diferenças significativas em nenhuma das tinas. Pelo contrário nos comprimentos do corpo de adultos apresentou diferenças significativas quando esteve nas culturas mistas com ambas as outras espécies, sendo o seu comprimento maior quando se encontrava na tina controle (Tabela 3).

A soma das taxas de crescimento (Tabela 4), mostra que o índice de crescimento de *D. parvula* só foi negativamente afetado quando esta se encontrou na presença de *D. hyalina*, não sendo alterado na presença de *D. brachyurum*.

A percentagem de juvenis também não foi significativamente diferente, como para a espécie anterior, mas foi inferior quando esta espécie esteve junto com *D. brachyurum*. Contudo também neste caso coincidiu com taxas de fecundidade mais baixas (Fig. 4), o que não pode indicar morte de juvenis como causa desses valores inferiores.

DISCUSSÃO

A competição inter-específica pode envolver vários aspectos. Neste trabalho analisámos a competição por alimento em três espécies de cladóceros, quando presentes duas a duas. Apesar da competição por recursos alimentares poder ser afetada pela qualidade dos alimentos ou por metabolitos tóxicos, e não apenas pela densidade de algas ou composição específica existente no ambiente (Smith, 1991), as variações entre as dinâmicas de *D. parvula*, *D. hyalina* e *D. brachyurum* foram testadas, quando se encontraram juntas, em duas concentrações de alimento diferentes. Supondo que as algas oferecidas como alimento são de boa qualidade, os cladóceros deverão competir apenas

por quantidade. Nesta experiência, *D. parvula* foi severamente suprimida no tratamento 1 e foi negativamente afetada nas culturas mistas quer com *D. hyalina*, quer com *D. brachyurum*, quando comparada com a tina controle, o que significa que esta espécie é bastante sensível às quantidades de alimento no ambiente. Isto explica o porquê da sua presença no Reservatório do Maranhão se restringir aos anos de 1992 e 1993, alturas em que devido ao reenchimento deste reservatório, o ambiente tornou-se mais eutrófico (Crispim & Boavida, 1993), aumentando assim a quantidade de algas no ambiente. Dois anos após o início do reenchimento o reservatório voltou a ter um estado trófico semelhante ao anterior ao esvaziamento (Crispim & Boavida, 1994) e *D. parvula* não voltou a ser encontrada novamente. Esta espécie foi mais negativamente afetada pela presença de *D. brachyurum* do que pela de *D. hyalina*. As densidades tanto de *D. parvula* como de *D. hyalina* quando juntas na mesma tina, aumentaram sempre, embora as de *D. parvula* fossem bastante mais baixas que as da tina controle. O inverso foi observado para *D. hyalina*, que apresentou densidades mais elevadas quando se encontrou nas culturas mistas com as outras duas espécies, o que significa que a competição intra-específica nesta espécie é mais forte que a inter-específica. Isto mostra que as duas espécies podem conviver em harmonia, em presença de quantidades moderadas de alimento, embora *D. parvula* não chegue a alcançar densidades tão elevadas como se estivesse isolada. No entanto, se a quantidade de alimento for baixa, *D. hyalina* mantém-se, mas *D. parvula* será excluída, porque independentemente da presença de outras espécies, esta necessita de teores alimentares mais elevados para sobreviver. A exclusão competitiva foi observada entre cladóceros. Neill (1975) observou que *Daphnia* foi excluída por *Ceriodaphnia*, por supressão de juvenis. Matveev & Gabriel (1994) também observaram que *Ceriodaphnia* excluiu *Diaphanosoma*, independentemente das concentrações iniciais de ambas as espécies, mas neste caso os adultos foram mais afetados que os juvenis.

Em várias tinas, o 11º dia de experiência pareceu ser crucial para definir qual a espécie que aumentaria as suas densidades em relação à outra. Parece que cada espécie investiu em crescimento, mas a partir de certa altura (dia 11), apenas uma era capaz de continuar com o mesmo ritmo de crescimento populacional, até que o número de indivíduos fosse tão elevado que fizesse o alimento tornar-se limitante ou o espaço tornar-se reduzido, causando a diminuição da fecundidade

Daphnia pode apresentar diferentes estratégias em relação ao comprimento do corpo, dependendo de se encontrar na presença de predadores vertebrados (Cerny & Bytell, 1991; Reede, 1995) ou de predadores invertebrados (Lynch, 1980). De acordo com o modelo de Taylor & Gabriel (1992), *Daphnia* pode utilizar mais ou menos energia para crescimento individual, se o alimento não for limitante. Neste caso, as diferenças observadas entre os comprimentos do corpo, não foram devidos à presença de predadores. Animais com um corpo maior possuem taxas de filtração maiores (Lampert, 1987), logo podem ser

competidores mais eficientes por poderem alimentar-se em maiores quantidades. *D. brachyurum* apresentou o comprimento do corpo maior quando esteve nas culturas mistas. Essa pode ter sido uma estratégia utilizada por esta espécie, para tentar aumentar as suas taxas de filtração. Na verdade *D. brachyurum* conseguiu não ser excluída por nenhuma das outras, apesar das suas densidades terem diminuído bastante na presença de *D. parvula*. Analisando a tina mista de *D. brachyurum* com *D. hyalina* no tratamento 2, verificamos que as densidades da primeira espécie foram inclusive superiores às observadas para a tina controle. Geralmente em habitats com concentrações menores de alimento, o tamanho dos indivíduos dentro de grupos taxonômicos comparáveis é maior que em habitats com maiores concentrações alimentares (Hrbáček, 1977). O comprimento do corpo em *D. brachyurum* nesta tina foi significativamente maior que na tina controle, tanto nos adultos como nos juvenis. Talvez a menor quantidade de alimento disponível na cultura mista tenha sido o fator responsável pelo aumento do comprimento do corpo nesta tina, e também na tina controle no tratamento 1 em comparação com o controle no tratamento 2. Talvez tenha sido esse o motivo que possibilitou *D. brachyurum* a alcançar densidades maiores nesta cultura mista, por possuir taxas de filtração mais elevadas. O número de ovos não foi significativamente diferente, sendo a percentagem de fêmeas ovígeras o fator responsável pelo aumento verificado nas densidades, nesta cultura. O comprimento de *D. brachyurum* foi também maior nas tinas submetidas ao tratamento 1. Nos níveis alimentares mais baixos notou-se um comprimento de corpo maior em *D. brachyurum*, o que foi observado no tratamento 1, e na cultura mista com *D. hyalina*, porque sendo esta um grande filtrador, poderá ter feito diminuir as quantidades de alimento disponível em relação a *D. brachyurum*. Sob quantidades inferiores de alimento não só o comprimento do corpo desta espécie foi maior, como também proporcionou densidades mais elevadas. No entanto, *D. brachyurum* na presença de *D. hyalina*, sob o tratamento 1, apresentou taxas de crescimento menores do que na tina controle, o que significa que a disponibilidade alimentar nessa tina foi tão baixa que não possibilitou a indução no crescimento. Na verdade não se observaram diferenças entre os comprimentos do corpo no tratamento 1, nem em adultos, nem em juvenis. As diferenças observadas para o comprimento do corpo em *D. brachyurum* entre os tratamentos, podem ter sido causadas pelo fato de acima de um limiar de quantidade de alimento, a taxa de rejeição de partículas aumentar (Lampert, 1996). Esse fato pode ter afetado *D. brachyurum*, que por isso gastou mais energia na tina controle sob o tratamento 2, diminuindo o crescimento individual ao longo do seu desenvolvimento, em comparação com a tina controle do tratamento 1, porque as diferenças entre os comprimentos só foram observadas nos adultos. Nas culturas mistas, no tratamento 2, no entanto, foram observadas diferenças em relação ao comprimento do corpo em juvenis, sendo estes maiores que na tina controle, o que significa que provavelmente a quantidade de alimento devido à presença das outras espécies foi inferior, fazendo diminuir as taxas de rejeição.

Isto proporcionou a produção de ovos maiores. Para que isso ocorra é necessário que haja alimento acima de um determinado limiar que possibilite essa transferência de energia para investir no tamanho do embrião. Embriões maiores, por sua vez, vão desenvolver-se em juvenis e adultos maiores, que são competidores superiores, monopolizando os recursos. Isto é baseado na noção de que as taxas de assimilação aumentam mais rapidamente que as de respiração com o aumento do corpo (Gliwicz, 1991). Um aumento nas taxas de filtração na presença de *D. hyalina*, explicaria o facto de *D. brachyurum* ter aumentado as suas densidades na presença de *D. hyalina*, em relação à tina controle, onde o comprimento desta foi menor. *D. hyalina* também apresentou induções no crescimento individual, sendo os juvenis sempre significativamente maiores, quando se encontravam nas culturas mistas e os adultos só não apresentaram diferenças quando se encontraram na cultura mista com *D. brachyurum* no tratamento 2. *Daphnia* na presença de baixas concentrações de alimento, coleta mais alimento, seja aumentando a sua taxa de filtração máxima, seja aumentando a área filtradora ou ainda aumentando a taxa de batimento dos seus apêndices (Lunning, 1994). Uma maior eficiência alimentar, poderia induzir o aumento no crescimento observado, levando *D. hyalina* a tornar-se um competidor superior em relação a *D. brachyurum*, e apresentar densidades superiores às da tina controle, quando se encontrava nas culturas mistas. *D. parvula* pelo contrário não apresentou aumento no comprimento do corpo, pelo contrário, os indivíduos nas culturas mistas apresentaram comprimentos significativamente menores que os da cultura isolada. Esse fato foi provavelmente causado por limitação por alimento nas culturas mistas, no decorrer do desenvolvimento, já que o comprimento dos juvenis não apresentou diferenças significativas entre as diferentes tinas. Apesar das taxas de fecundidade não apresentarem diferenças estatísticas entre as tinas em *D. parvula*, o número de ovos foi significativamente diferente entre todas as tinas, sendo maior na tina controle, seguido pela cultura mista com *D. brachyurum*. Pelo número de ovos, esta espécie pareceu ter sido mais afetada na cultura mista com *D. hyalina*, mas o resultado das densidades não mostra isso, o que leva a crer que houve um aumento de mortalidade na cultura mista com *D. brachyurum*.

As taxas de fecundidade foram afetadas nas diferentes tinas em *D. hyalina*. Esta espécie apresentou essas taxas significativamente mais elevadas na tina controle do que na tina com *D. brachyurum* no tratamento 1. Não houve diferenças significativas no número de ovos por ninhada, por isso as diferenças observadas foram devidas ao fato de o número de fêmeas ovígeras ter sido mais elevado nessa tina. No tratamento 2 observou-se o inverso, sendo os valores das taxas de fecundidade mais baixos na tina controle, em relação aos apresentados na cultura mista com *D. brachyurum*. Mais uma vez o número de ovos não foi diferente, pelo que o número de fêmeas ovígeras foi o fator responsável por essa diminuição, havendo mais fêmeas com ovos na cultura mista. Isso refletiu-se nos valores de densidade, sendo esta a tina em que se

observou maior densidade de *D. hyalina*, inclusive comparando com o controle, logo não se poderá atribuir as diferenças de densidade a taxas de mortalidade mais elevadas na tina controle. Na presença de *D. parvula*, as taxas de fecundidade não foram significativamente diferentes. *D. brachyurum* apresentou um padrão semelhante ao de *D. hyalina* para as taxas de fecundidade no tratamento 1, sendo estas mais elevadas na tina controle, mas esta espécie produziu significativamente mais ovos nesta tina. No tratamento 2, as taxas de fecundidade também foram mais elevadas na tina controle. Na cultura mista de *D. brachyurum* com *D. hyalina*, o número de ovos não contribuiu para a diferença nos valores de fecundidade, sendo a proporção das fêmeas ovíferas o fator responsável, mas na cultura mista com *D. parvula* verificou-se uma produção de ovos significativamente superior na tina controle. Isso refletiu-se nas densidades, possuindo a cultura mista com *D. parvula* densidades inferiores em relação à outras culturas. Isto mostra que o resultado observado nas densidades das culturas, pode ter sido o resultado de diferenças nas taxas de fecundidade e não ser dependente de taxas de mortalidade. O fato de *D. brachyurum* ter uma média maior de número de ovos na tina controle, mostra que esta espécie dispôs de maior quantidade de alimento nesta tina. O número de ovos por ninhada esteve diretamente relacionado com o alimento, visto que não foram observadas diferenças entre os comprimentos desta espécie, o que também poderia ter influenciado o número de ovos por postura (Matveev & Gabriel, 1994). O mesmo se verificou no tratamento 2 na cultura mista com *D. parvula*. Esta espécie requer maior quantidade de alimento, mas não se sabe se possui taxas de filtração mais elevadas que *D. brachyurum*, tendo assim consumido maior quantidade de algas que *D. brachyurum*. *D. hyalina* mostrou ser um competidor superior em relação a *D. brachyurum*, apenas no tratamento 1. No tratamento 2 *D. hyalina* superou as densidades de *D. brachyurum* apenas nos primeiros 19 dias, mas depois as suas densidades começaram a diminuir, finalizando ambas com as mesmas densidades. Como não temos dados posteriores, não sabemos se esta condição se manteria, ou se como no trabalho de Matveev (1987), *D. brachyurum* inverteria o sentido da competição após o 50º dia, tornando-se um competidor superior a *Daphnia*.

CONCLUSÕES

A partir desta experiência pode-se concluir que:

- 1 - Nenhuma das espécies foi suprimida pela outra ao longo dos 27 dias de experiência.
- 2 - *D. parvula* requer quantidades de alimento superiores a 10^3 cél.ml⁻¹.
- 3 - *D. parvula* foi negativamente afetada em relação às densidades, na presença de qualquer das outras espécies, embora tenha sido um competidor superior em relação a *D. brachyurum*.
- 4 - *D. parvula* não alterou o comprimento do corpo por estar na presença de outras espécies.

5 - *D. brachyurum* apresentou um crescimento populacional mais elevado com a quantidade de alimento menor e um comprimento de corpo maior na presença de *D. hyalina*.

6 - *D. hyalina* apresentou um crescimento populacional e um comprimento individual maiores na presença das outras duas espécies.

7 - *D. hyalina* mostrou ser um competidor superior em relação a *D. brachyurum* em ambos os tratamentos, durante o período de estudo.

8 - As diferenças de densidade observadas nas tinas foram quase sempre dependentes das taxas de fecundidade, com exceção da cultura mista de *D. parvula* com *D. brachyurum*, em que ocorreu um aumento na mortalidade da última espécie.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Fundação para a Ciência e Tecnologia (Portugal), que subsidiou este estudo com uma Bolsa de Doutorado ao primeiro autor.

REFERÊNCIAS

- CERNÝ, M. & BYTEL, J. Density and size distribution of *Daphnia* populations at different fish predation levels. **Hydrobiologia**, 225: 199-208, 1991.
- CRISPIM, M.C. & BOAVIDA M.J. Estudo do zooplâncton da Albufeira do Maranhão após o seu reenchimento. **Bol. UCA. Univ. Algarve UCTRA**, 1: 140-163, 1993.
- CRISPIM, M.C. & BOAVIDA, M.J. **Impacto do esvaziamento da albufeira do Maranhão sobre a comunidade zooplancónica**. Actas da 4ª Conferência Nacional sobre a Qualidade do Ambiente. 1: E51-E62, 1994.
- GELLER, W. Production, food utilization and losses of two coexisting, ecologically different *Daphnia* species. **Arch. Hydrobiol. Beih.**, 21: 67-79, 1985.
- GLIWICZ, Z. M. Food thresholds, resistance to starvation, and cladoceran body size. **Verh. Internat. Verein. Limnol.** 24 (5): 2795-2798, 1991.
- HRBÁČEK, J. Competition and predation in relation to species composition of freshwater zooplankton, mainly Cladocera. In: Cairns J.J. (ed.) **Aquatic Microbial Communities**. Zarland Publishing Inc. New York, 1977, p. 306-353, 1977.
- HU, S.S. & TESSIER, A.J. Seasonal succession and the strength of intra- and interspecific competition in a *Daphnia* assemblage. **Ecology**, 76 (7): 2278-2294, 1995.
- LAMPERT, W. Feeding and nutrition in *Daphnia*. **Mem. Ist. Ital. Idrobiol.**, 45: 143-192, 1987.
- LAMPERT, W. Strategies of phenotypic low-food adaptation in *Daphnia*: Filter screens, mesh sizes, and appendage beat rates. **Limnol. Oceanogr.** 41 (2): 216-223, 1996.
- LUNING, J. Anti-predator defenses in *Daphnia*- are life-history changes always linked to induced neck spines? **Oikos**, 69: 427-436, 1994.
- LYNCH, M. *Aphanizomenon* blooms. Alternate control and cultivation by *Daphnia pulex*.

- In: Kerfoot, W.C. (ed.) **Evolution and Ecology of zooplankton communities**, 1980, p. 299-304.
- MATVEEV, V. & GABRIEL, W. Competitive exclusion in Cladocera through elevated mortality of adults. **J. Plankton Res.** 16: 1083-1094, 1994.
- MATVEEV, V. F. Effect of competition on the demography of planktonic cladocerans – *Daphnia* and *Diaphanosoma*. **Oecologia**, 74: 468-477, 1987.
- NEILL, W.E. Experimental studies of microcrustacean competition, community composition and efficiency of resource utilization. **Ecology**, 56: 809-826, 1975.
- REEDE, T. Life history shifts in response to different levels of fish kairomone in *Daphnia*. **J. Plankton Res.**, 17 (8): 1661-1667, 1995.
- SMITH, V.H. Competition between consumers. *Limnol.* **Oceanogr.** 36: 820-823, 1991.
- TAYLOR, B.E. & GABRIEL, W. To grow or not to grow: optimal resource allocation for *Daphnia*. **Am Nat.**, 139 (2): 248-266, 1992.
- VIJVERBERG, J. & KOELEWIJN, H.P. Size dependent mortality and production of *Diaphanosoma brachyurum* (Lieven) in an eutrophic lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24 (5): 2768-2771, 1991.