

UFRRJ
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA
ANIMAL

DISSERTAÇÃO

**Influência de um Predador Exótico (Tilápia) na
Morfologia e História de Vida de *Daphnia***

Monique Tolardo Lopes Pereira

2014



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE POS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

**INFLUÊNCIA DE UM PREDADOR EXÓTICO (TILÁPIA) NA
MORFOLOGIA E HISTÓRIA DE VIDA DE *Daphnia*.**

Monique Tolardo Lopes Pereira

Sob orientação do Professor

Dr. Jayme M. Santangelo

e Co-orientação do Pesquisador

Dr. Aloysio da Silva Ferrão-Filho

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências**, no Curso de Pós-graduação em Biologia Animal.

Seropédica, RJ

Julho de 2014

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
ISNTITUTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

MONIQUE TOLARDO LOPES PEREIRA

Dissertação aprovada em ____/____/____

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção de grau de **Mestre em Ciências** no curso de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração em Zoologia.

Dr. Jayme Magalhães Santangelo, UFRRJ

(Orientador)

Dr. Franscisco Gerson Araújo, UFRRJ

Dr. Albert Luiz Suhett, UEZO

Dedico aos meus pais, irmã e marido!

E a todos aqueles que acreditam

“que tudo vale a pena se a alma não é pequena...”

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Professor Doutor Jayme M. Santangelo agradeço por me guiar, dar-me forças e apoio científico fundamental para o desenvolvimento desse trabalho. Agradeço a confiança e oportunidade de viver esse desafio pessoal e científico.

Aos colegas da Fundação Oswaldo Cruz em especial ao Pesquisador Doutor Aloysio Ferrão Filho por ter dado oportunidade de desenvolver a parte prática do trabalho em seu laboratório.

A Tassiana e Gabriele estou grata por todo o companheirismo, pela boa disposição de todo o dia durante os experimentos.

Aos Professores do Instituto de Biologia Animal e Instituto de Florestas da UFRRJ pelos seus ensinamentos.

Aos meus amigos. Especialmente a Sergio e Bianca Terra por terem sido os responsáveis pelo início dessa aventura científica.

A Caroline, Rubia e Fabricio meus eternos companheiros dos meus maiores devaneios.

A minha irmã minha eterna paixão.

Ao Ricardo meu marido. Obrigada por fazeres parte da minha vida. Obrigado por todos os momentos bons e nem tão bons. Pelas gargalhadas e lágrimas.

A minha família, mas sobretudo aqueles a quem devo tudo o que sou e quem sou, aos meus avós e aos meus pais.

Obrigada, a Capes pela concessão da bolsa.

RESUMO

Tolardo, Monique. **INFLUÊNCIA DE UM PREDADOR EXÓTICO (TILÁPIA) NA MORFOLOGIA E HISTÓRIA DE VIDA DE *Daphnia***. 2014. 41p. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal). Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2014.

Microcrustáceos do gênero *Daphnia* são comumente predados por peixes. No entanto, *Daphnia* pode apresentar variações adaptativas na sua morfologia e história de vida ao detectar os predadores, resultando em menores taxas de predação e aumento do *fitness*. A intensidade luminosa e a concentração de alimento junto à presença do predador também podem desencadear mudanças na história de vida e morfologia em *Daphnia* com intensidades e formas diferentes. No experimento 1 foi avaliado o efeito de um predador exótico (tilápia) amplamente distribuído pelo Brasil na morfologia e história de vida de três espécies de *Daphnia*: *D. laevis* (3 clones), *D. similis* e *D. spinulata* (ambas 1 clone). Já no experimento 2, além do efeito do predador exótico, foram utilizadas mais duas variáveis (intensidade luminosa e concentração de alimento) para analisar as respostas na morfologia e na história de vida de um único clone de *D. laevis*. Foi testada a hipótese de que na presença do predador ocorre 1) redução da idade e do tamanho na primípara; 2) aumento e aceleração da reprodução e 3) aumento do tamanho relativo do espinho caudal em *Daphnia*. Além disso, foi testada também a hipótese de que o aumento na concentração de alimento e a presença de luz determinem respostas mais intensas na presença do predador. Neonatas de *Daphnia* foram incubadas individualmente em meios que simularam a ausência ou a presença de predador, através da adição de seus caimônios. No experimento 2, o mesmo procedimento foi feito, além de simular ambientes sem luz e com luz e alta e baixa concentração de alimento. Os indivíduos foram observados até a terceira reprodução, avaliando-se o crescimento somático, idade nas reproduções, produção de filhotes e mudanças morfológicas. No experimento 1 a exposição aos caimônios determinou mudanças na história de vida e na morfologia dos organismos. De forma geral, a presença do predador resultou em: 1) uma aceleração na liberação da prole e aumento do número de filhotes, 2) redução do tamanho corporal e da idade na primípara e 3) aumento da razão espinho caudal:tamanho corporal. No entanto, interações significativas entre a presença de predadores e a espécie (ou o clone) testada mostram que a intensidade desses efeitos não é uniforme para todas as espécies e clones. No experimento 2, a exposição aos caimônios, sob níveis distintos de luminosidade e concentração de alimento, determinou mudanças em alguns aspectos da história de vida e da morfologia dos organismos de forma contrária ao experimento 1. A radiação luminosa teve pouco efeito nas respostas de *Daphnia*. Concluímos que *Daphnia* é, de forma geral, capaz de detectar e reagir à presença de predadores exóticos (tilápia) de forma adaptativa, mesmo na ausência de co-evolução entre *Daphnia* e esses predadores.

Palavras chaves: *Daphnia*, caimônios, história de vida, relação predador-presa.

ABSTRACT

Tolardo, Monique. **INFLUÊNCIA DE UM PREDADOR EXÓTICO (TILÁPIA) NA MORFOLOGIA E HISTÓRIA DE VIDA DE *Daphnia***. 2014. 41p. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal). Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2014.

Microcrustaceans from the *Daphnia* genus are usually consumed by fish. However, *Daphnia* may display adaptive changes in morphology and life-history when exposed to predators, determining lower rates of predation and increase of *fitness*. Light intensity and food concentration, as well as the presence of the predator, may cause changes in the life-history and morphology of *Daphnia* in different intensities and directions. In experiment 1, the effects of an exotic and widely distributed predator (tilapia) on the morphology and life-history were evaluated in three *Daphnia* species: *D. laevis* (3 clones), *D. similis* e *D. spinulata* (both 1 clone). In experiment 2, the effects of the exotic predator were evaluated under varying conditions of light and food concentration on the morphology and life-history in a single clone of *D. laevis*. It was predicted that, in the presence of fish *kairomones*: 1) age and size at primipara are reduced; 2) reproduction is increased and hastened and 3) there is an increase in the relative size of the tail spines. In addition, it was expected that the increase in food concentration and light intensity would cause more intense changes in the presence of the predator. *Daphnia* neonates were incubated individually in media that simulated the absence or presence of the predator, through the addition of its *kairomones*. In experiment 2, the same procedure was performed, but environments with and without light and also with low and high concentrations of food were simulated. The individuals were observed until the third reproduction, and the response variables were age and size at primipara, number of neonates produced, tail spine length and intrinsic rates of population increase (r). In experiment 1, the exposure of *Daphnia* to *kairomones* determined changes in the life history and in the morphology of the organisms. In general, the presence of predators resulted in: 1) an acceleration in the production of offspring and an increase in the number of neonates, 2) reduction of the body size and the age at primipara and 3) increase of tail spine and r . However, significant interactions between predators and the tested species (or clone) indicate that the intensity of these effects is not uniform for all species and clones. In experiment 2, the presence of *kairomones*, under distinct levels of light and food concentration, determined changes in some aspects of life history and morphology of the organisms, but some changes were different from those observed in experiment 1. Light had little effects on the reaction of *Daphnia* to fish *kairomones*. Overall, *Daphnia* is able to detect and react to the presence of an exotic predator (tilapia) in an adaptive way, even in the absence of co-evolution between *Daphnia* and these exotic predators.

Key-words: *Daphnia*, *kairomones*, life history, predator-prey relationship.

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1** – Resultados da ANOVA e MANOVA two-way para os efeitos da presença de peixe em seis aspectos da história de vida de 03 clones de *D. laevis*. 12
- Tabela 2** - Resultados da ANOVA e MANOVA para efeitos da presença de peixes em seis aspectos da história de vida em 03 espécies de *Daphnia* (*D. laevis* - clone 1; *D. similis* e *D. spinulata*). 15
- Tabela 3** - Resultados da ANOVA three way para os efeitos da concentração de alimento, luz e presença de peixe (*Oreochromis* sp.) em três aspectos da história de vida de *D. laevis*. 17
- Tabela 4** - Resultados da MANOVA two- way para efeitos de luz (presença ou ausência) e presença de peixe (*Oreochromis* sp.) até a terceira reprodução de *D. laevis*. 19

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Ciclo reprodutivo geral de cladóceros. 3
- Figura 2** - Medidas dos parâmetros morfológicos em *Daphnia*. 9
- Figura 3** - Respostas (média +1EP) na morfologia e na história de vida de 03 clones *D. laevis* na ausência e na presença de cairomônios de peixes (*Oreochromis* sp.). Os textos dentro de cada figura indicam os fatores que afetaram de forma significativa a variável resposta. Letras diferentes indicam diferenças entre pares de tratamentos (com ou sem a presença química do predador). Em (e) e (f) 1^a, 2^a e 3^a indicam o evento reprodutivo. 13
- Figura 4** - Respostas (média +1EP) na morfologia e na história de vida de 03 espécies de *Daphnia* (*D. laevis* – clone 1; *D. similis* e *D. spinulata*) na ausência e na presença de cairomônios de peixes (*Oreochromis* sp.). Os textos dentro de cada figura indicam os fatores que afetaram de forma significativa a variável resposta. Letras diferentes indicam diferenças entre pares de tratamentos (com ou sem a presença química do predador). Em (e) e (f) 1^a, 2^a e 3^a indicam o evento reprodutivo. 16
- Figura 5** - Respostas (média +1 EP) na morfologia e na história de vida de *D. laevis*, na ausência (sem peixe) ou na presença (com peixe) de cairomônios de peixes (*Oreochromis* sp.) em baixas ou altas concentrações de alimento e na ausência ou presença de luz. 18
- Figura 6** - Respostas (média +1 EP) dos parâmetros reprodutivos de *D. laevis* durante os três primeiros eventos reprodutivos na ausência e presença de kairomones de peixes (*Oreochromis* sp.) em presença ou ausência de luz e sob altas concentrações de alimento. Os textos dentro de cada figura indicam os fatores que afetaram de forma significativa a variável resposta. Letras diferentes indicam diferenças entre pares de tratamentos (com ou sem a presença química do predador). Em (e) e (f) 1^a, 2^a e 3^a indicam o evento reprodutivo. 20

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. MATERIAL E MÉTODO	7
2.1 Cultura e manutenção em laboratório de cladóceros e algas verdes	7
2.2 Obtenção dos kairomones do predador-peixe	8
2.3 Experimento 1: Comparação do efeito da presença química do predador entre 03 clones de <i>D. laevis</i> e entre 03 espécies de <i>Daphnia</i> .	9
2.4 Experimento 2: Influência do predador na história de vida de <i>D. laevis</i> , sob diferentes concentrações de alimento e intensidade luminosas.	10
2.5 Análises dos dados	10
3. RESULTADOS	11
3.1 Resultados do primeiro experimento	11
3.2 Resultados do segundo experimento	17
4. DISCUSSÃO	21
4.1 Experimento 1	21
4.2 Experimento 2	23
5. CONCLUSÕES	26
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	27

1. INTRODUÇÃO

O desempenho de cada espécie depende das estratégias adquiridas ao longo de sua história evolutiva e de mudanças adaptativas mais imediatas que lhe permitam sobreviver e se reproduzir num dado tempo e ambiente no qual está vivendo. Os indivíduos podem apresentar mudanças que os ajudam a lidar com a variação em seus ambientes durante seu ciclo de vida. A capacidade de responder à variação ambiental com diferentes fenótipos, chamada de plasticidade fenotípica, pode ela própria ser uma adaptação que intensifica o ajustamento do indivíduo (Ricklefs, 2011).

A plasticidade fenotípica pode ser definida como variações induzidas ambientalmente, levando à expressão de diferentes fenótipos por um dado genótipo (Boersma, Spaak & De Meester, 1998). Uma grande variedade de organismos tem mostrado reações a alterações ambientais produzindo fenótipos distintos de forma adaptativa (Stearns, 1989). A plasticidade fenotípica inclui variações no comportamento, na fisiologia, na morfologia, no crescimento somático e na reprodução dos organismos (DeWitt, Sih & Wilson, 1998; Miner *et al.*, 2005), e os indivíduos se ajustam conforme as mudanças nos seus ambientes. A plasticidade fenotípica já foi demonstrada em vários organismos, como cracas, larvas de anuros, carpas e plantas (Tollrian & Harvell, 1999).

Os predadores representam um importante mediador da plasticidade fenotípica em plantas e animais (Pohnert, Steinke & Tollrian, 2007), estimulando muitas vezes mudanças na história de vida e o desenvolvimento de “defesas induzíveis” – *Inducible defenses* (Tollrian & Harvell, 1999).

Assim, de uma maneira geral, os predadores conseguem mediar a plasticidade fenotípica de suas presas, através de sinais físicos ou químicos, estimulando-as a expressar diferentes fenótipos, como resposta ao risco de predação. A plasticidade fenotípica é uma forma eficiente de defesa contra predadores, aumentando as chances de reprodução e sobrevivência das presas. No entanto, algumas condições de temperatura, alimentação e competição interespecífica restringem a plasticidade fenotípica (Tollrian, 1995a; Lass & Spaak, 2003).

A plasticidade fenotípica na presença de predadores é vantajosa em ambientes onde o tipo predominante de predador varia temporalmente e as formas de defesa mais adequadas diferem entre diferentes predadores (Lass & Spaak, 2003). No entanto, no caso de predadores exóticos, que não evoluíram com as presas nativas, efeitos negativos em diferentes níveis ecológicos podem ser percebidos (Simberloff, Genovesi & Maris, 2013), uma vez que nem

sempre a presa nativa é capaz de reconhecer e reagir de forma adequada ao risco de predação (Polo-Cavia *et al.*, 2010; Gomez-Mestre & Diaz-Paniagua, 2011), levando assim a um possível risco de desequilíbrio na estrutura populacional da presa. No entanto, algumas presas nativas são capazes de detectar a presença de predadores exóticos, alterando o seu fenótipo e potencialmente levando ao aumento do seu *fitness*. A plasticidade fenotípica tem sido amplamente observada em cladóceros como resposta aos seus predadores vertebrados ou invertebrados. Os principais predadores invertebrados de cladóceros são larvas de *Chaoborus* (mosquito fantasma) e alguns copépodes Cyclopoida. Já como predadores vertebrados predominam os peixes, que assim como os invertebrados podem ser desencadeadores das defesas induzíveis em cladóceros (Tollrian & Harvell, 1999).

Nos cladóceros o padrão reprodutivo predominante envolve a formação de fêmeas oriundas de ovos partenogênicos diplóides ($2n$), e portanto geneticamente idênticas à mãe. Esse modo reprodutivo se mantém por várias gerações, enquanto prevalecerem condições favoráveis. Porém, condições ambientais desfavoráveis à sobrevivência induzem a produção de filhotes machos e assim a reprodução sexuada pode ocorrer, resultando na produção de ovos de resistência que são envolvidos ou não por uma cápsula mais rígida denominada efípio (Figura 1). Após a formação dos ovos de resistência, esses são liberados na coluna d'água afundando até o sedimento, ficam aderidos em macrófitas aquáticas e partículas de sedimento ou são presos à tensão superficial da água (Brendonck & De Meester, 2003). Dependendo do tipo de ambiente a fase de dormência pode resistir a condições muitas vezes extremas de temperatura, oxigênio, salinidade ou seca, permanecendo dormentes até as condições se tornarem favoráveis e ocorrer à quebra da diapausa (Brendonck & De Meester, 2003). Com o término da dormência os ovos de resistência eclodem, originando sempre fêmeas que reiniciam o ciclo assexuado (Brendonck & De Meester, 2003). Dessa forma há uma renovação da variabilidade genética das populações de cladóceros bem como a exposição de novos genótipos as condições ambientais. Assim pode ocorrer uma nova variabilidade genética não expressa anteriormente naquela população. Esta variabilidade genética associada ao processo de reprodução assexuada partenogênica pode levar a novos fenótipos nas populações de cladóceros (Lynch & Gabriel, 1983).

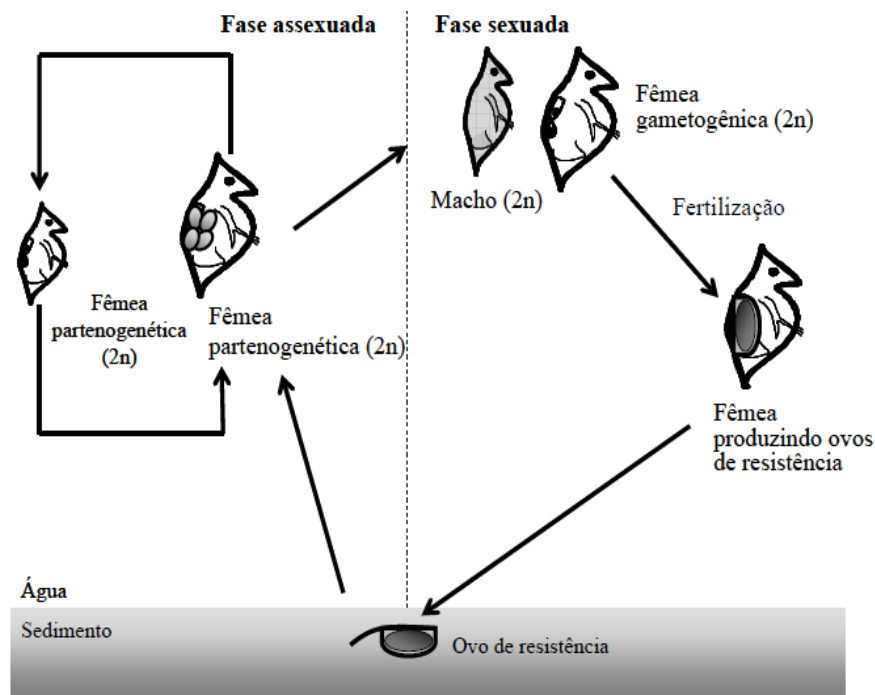


Figura 1: Ciclo reprodutivo geral de cladóceros. Modificado (De Meester et al., 2006)

Os cladóceros são organismos que, por apresentarem o ciclo de vida curto (normalmente de poucas semanas), respondem rapidamente a mudanças ambientais. Essa capacidade lhes confere vantagens adaptativas a curto e longo prazo e permite uma maior flexibilidade na rapidez com que ultrapassa pressões evolutivas (Lynch & Gabriel, 1983). Este processo faz com que os organismos sejam capazes de investir em curto prazo no crescimento populacional, reproduzindo-se assexuadamente; em paralelo, na predominância de condições ambientais desfavoráveis, são induzidos à reprodução sexuada, aumentando a variabilidade genética da população, que pode ser importante para a persistência dos genótipos em longo prazo.

O principal alimento dos cladóceros é o fitoplâncton, muito embora eles se alimentem de detritos, bactérias, protozoários e outras partículas sólidas suspensas na água, que podem complementar o espectro alimentar desses organismos (Lampert, 1987), que são recolhidos através da fina malha dos apêndices filtradores. Depois o material recolhido é levado até a boca, onde é ingerido em “blocos” (Araújo et al., 2010). Entretanto, somente alimentos que tenham certo tamanho consistente com as dimensões da malha do seu aparelho filtrador, entre $<10\mu\text{m} - 150\mu\text{m}$ (DeMott, 1982; Lair, 1991). A quantidade e a qualidade alimentar podem influenciar a condição dos organismos, o seu crescimento, a reprodução e o seu *fitness*. Em termos de qualidade alimentar, estudos mostram que a presença de cianobactérias filamentosas na dieta alimentar determina decréscimos no crescimento e reprodução de

Daphnia (Repka, 1997). Já em termos de variação da concentração do alimento, Rellstab & Spaak (2007) mostraram que pode haver alterações nos parâmetros reprodutivos e de crescimento de *Daphnia*, assim os recursos alimentares também condicionam o *fitness* em cladóceros.

Os predadores vertebrados dos organismos zooplânctônicos, representados principalmente por peixes planctívoros, normalmente predam visualmente ou retêm o zooplâncton em estruturas de sua cavidade bucal. Os alvos preferenciais dos predadores visuais geralmente são espécies de maior movimentação, maior tamanho corporal e maior pigmentação, características que facilitam a localização da presa. Essas preferências normalmente têm um grande impacto negativo sobre cladóceros adultos e espécies de maior tamanho (Attayde & Menezes, 2008).

As tilápias (*Oreochromis*, *Tilapia* e *Sarotherodon* spp.) são exemplos de predadores vertebrados comuns nos sistemas aquáticos e têm sua distribuição original do centro sul da África até o norte da Síria (Popma & Lovshin, 1995), pertencendo à família dos Cichlidae. As tilápias são representadas por inúmeras espécies de interesse comercial, como por exemplo, a tilápia rosa (*Oreochromis* spp.), que é um híbrido melhorado geneticamente que possui uma excelente fonte de proteína animal, tem um bom crescimento, são rústicas e de fácil reprodução (Araújo & Porto, 1999; Popma & Lovshin, 1995).

Peixes planctívoros onívoros como as tilápias podem produzir efeitos variados sobre a dinâmica das comunidades planctônicas dependendo da sua biomassa e preferência alimentar (Attayde, 2007). Estudos têm mostrado a importância do efeito das tilápias em nível de abundância e biomassa de cladóceros. A presença de tilápia diminui a biomassa de vários táxons de zooplâncton e de algas como as diatomáceas, como também há redução da abundância de espécies herbívoras (Menezes, Attayde & Vasconcelos, 2010).

A predação do zooplâncton é um fenômeno que tem grande influência não só na dinâmica desta comunidade em si, mas também para o metabolismo do ecossistema aquático por inteiro, influenciando diretamente tanto a biota quanto os fatores limnológicos, que por sua vez também a regulam (Esteves, 2011; Serpe, Larrazabal & Santos, 2009).

Em todos os ambientes aquáticos podemos observar organismos que possuem estratégias bem sucedidas, de adaptações para o aumento do seu *fitness*. Os cladóceros de uma maneira geral possuem estratégias como a migração horizontal e vertical diária para sua sobrevivência, além de mudanças na morfologia e na história de vida para evitar ou minimizar o impacto da predação.

A migração vertical diária é a maneira mais simples que os cladóceros utilizam para evitar o risco de predação (Gliwicz, 1986). Organismos, tais como *Daphnia*, podem fazer migração vertical diária até 60m para evitar os predadores visuais (Hutchinson, 1975; Lass & Spaak, 2003), com o provável objetivo de ir para regiões mais profundas e escuras. Migrar significa que organismos passam a noite em água quente e rica em alimento, ou seja, próximo à superfície. Já durante o dia permanecem em águas mais frias e pobres em alimento, além de evitarem predadores que se alimentam visualmente (Esteves, 2011). Experimentos com mesocosmos mostram que em ambientes rasos, na presença de peixes planctívoros, *Daphnia* realiza migração horizontal diária e se refugia em bancos de macrófitas (Burks, 2001), assim também reduzindo sua mortalidade. É provável que este fator de mortalidade esteja relacionado com a luz, já que a espécie que migra geralmente evita águas superficiais durante o dia (Lampert & Sommer, 1997).

As mudanças comportamentais como a migração vertical ou horizontal diária, mudanças morfológicas e na história de vida também estão relacionadas à presença de cairomônios (Lampert, 1993; Brewer, Dawidowicz & Dodson, 1999). Os cairomônios são substâncias químicas produzidas e liberadas como resultado das atividades metabólicas de um organismo, que quando entra em contato com um indivíduo de outra espécie faz com que o receptor tenha uma reação adaptativa favorável para o receptor e não para o emissor (Ruther, Meiners & Steidle, 2002). Assim, quando a presa é confrontada com seu possível predador, ela frequentemente consegue detectá-lo a tempo de alterar sua estratégia para minimizar o risco de predação. Os cairomônios liberados por predadores e os sinais de alarme liberados pelas presas atacadas permitem a detecção do risco de predação anteriormente a um ataque (Boersma et al., 1998). A intensidade luminosa e os cairomônios do predador também alteram o comportamento de natação em *Daphnia* (O'Keefe et al., 1998; Dodson, Tollrian & Lampert, 1997).

A história de vida e as mudanças adaptativas dos cladóceros estão relacionadas a seus predadores. Estudos têm sugerido que a defesa induzida em cladóceros pela presença dos cairomônios reduz a mortalidade e aumenta o crescimento de espinho no “pescoço” em *Daphnia* (Stabell, Ogbebo & Primicerio, 2003), assim minimizando o risco de predação. Outro exemplo são os estímulos químicos associados com o peixe que induzem o aumento no crescimento do espinho caudal em *Daphnia galeata* (Tollrian & Harvell, 1999). Mudanças na história de vida, tais como tamanho e idade da primeira reprodução, a produção de machos e a presença de ovos de resistência, também estão associados aos sinais químicos liberados pelos

predadores (Tollrian, 1995c; Tollrian, 1995b; Tollrian, 1995a; Pijanowska & Stolpe, 1996; Ketola & Vuorinen, 1989; Dodson, 1998).

Estudos avaliaram que os sinais de predadores induzem mudanças na estrutura da carapaça de *Daphnia magna*, fornecendo uma maior proteção contra o esmagamento pelo predador (Rabus, 2013). As presas podem usar também informações contidas nos sinais de alarme para estimar o risco de predação e desenvolver suas defesas (Schoeppner & Relyea, 2005). Pesquisas anteriores sugerem que as respostas das presas devem ser relacionadas à coexistência com o seu predador, ou seja, os sinais de alarme da presa devem ser mais fortes quando coexistem com os sinais dos predadores (Chivers & Smith, 1998).

Com base no exposto acima, a hipótese geral desse trabalho é que *Daphnia* é capaz de detectar e reagir de forma adaptativa à presença de um predador exótico (tilápia) e que as mudanças na história de vida e na morfologia são dependentes da espécie e do clone de *Daphnia* utilizados. As hipóteses específicas desse projeto são de que na presença de predadores ocorre a 1) redução da idade e do tamanho na primípara (quando os primeiros ovos aparecem na câmara embrionária); 2) aumento e aceleração da reprodução e 3) aumento do tamanho relativo do espinho caudal e da taxa intrínseca de crescimento populacional. Além disso, espera-se que o aumento na concentração de alimento e o aumento da luminosidade determinem mudanças mais intensas na presença do predador.

O objetivo geral desse trabalho foi avaliar o efeito da presença química de predadores exóticos na plasticidade fenotípica de *Daphnia* em condições variáveis de luz e concentração de alimento. No experimento 1 foram comparadas as respostas de três clones de *D. laevis* e um clone das espécies *D. similis* e *D. spinulata* à presença de cairomônios. Já no experimento 2, utilizando apenas um clone de *D. laevis*, foram avaliados os efeitos dos cairomônios em concentrações variáveis de alimento e luminosidade.

Objetivos específicos do experimento 1:

- 1) Determinar se presas (*Daphnia* spp.) respondem a predadores exóticos (tilápia).
- 2) Avaliar as mudanças na morfologia e na história de vida das presas.
- 3) Avaliar se as respostas diferem entre diferentes espécies e entre clones de uma mesma espécie.

Objetivo específico do experimento 2:

- 1) Avaliar a influência da concentração de alimento e da luminosidade na resposta de *D. laevis* à presença química de um predador exótico.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Cultura e manutenção em laboratório de cladóceros e algas verdes

O experimento foi realizado com três espécies de *Daphnia* - O. F. Muller, 1785 (Crustacea, Cladocera), sendo utilizados 03 clones de *Daphnia laevis* – Birge, 1879, um clone de *Daphnia similis* – Claus, 1876 e um clone de *Daphnia spinulata* – Birabén, 1917, para testar nossas hipóteses. *Daphnia laevis* é encontrada em sistemas aquáticos continentais do Brasil e foi coletada em dois lagos no Estado de Minas Gerais. O clone 1 de *D. laevis* é originário do lago Ibité (20°02'34" S e 44°02'35,9" W) e os clones 2 e 3 de *D. laevis* são originários do lago Jacaré (19°48'38.8" S and 42°38 55.5" W).

As outras duas espécies, *D. similis* e *D. spinulata*, não são nativas do Brasil. No entanto, o clone de *D. spinulata* também foi coletado no lago Jacaré (MG), e provavelmente entrou nas águas continentais brasileiras através do comércio de alimento vivo para aquarofilia (Eskinazi-Sant'Anna, 2010). Acredita-se que a sua origem seja de águas frias da Argentina (Oliver, 1962). Já o clone de *D. similis* é originário de regiões temperadas do Hemisfério Norte, mas a exata localização é desconhecida. Suas linhagens clonais foram mantidas no banco de cultivo do laboratório de Avaliação e Promoção da Saúde Ambiental do Instituto Oswaldo Cruz-FIOCRUZ há vários anos antes dos experimentos.

Na primípara (quando os primeiros ovos aparecem na câmara embrionária), essas três espécies podem apresentar tamanhos distintos, variando entre 600 e 750 µm em *D. laevis*, entre 600 e 850 µm em *D. similis* e entre 600 e 900 µm em *D. spinulata*. Para essa última espécie a média obtida no Brasil em organismos selvagens foi de 1700 µm, variando de 1070 a 1850 µm (Eskinazi-Sant'Anna et al., 2010), um pouco menor do que descrito por Olivier, (1962) para um indivíduo adulto de *D. spinulata*.

Populações de cada clone foram mantidas em beckeres com capacidade para 2000 ml numa densidade de 25 organismos (fêmeas) L⁻¹, com 70% de água mineral (marca Minalba, Brasil) e 30% de água filtrada (0.7µm) do reservatório do Parque Estadual Pedra Branca (22°57'26" S; 43°26'44" W). Os frascos foram mantidos a 23° C em um fotoperíodo de 12h claro:12h escuro em câmara incubadora da marca Cientec mod 708. Também foi adicionado carbono orgânico dissolvido originário do Sera Blackwater Aquatan (Alemanha) na concentração média de 5 mg L⁻¹.

As algas verdes das espécies *Ankistrodesmus* sp. e *Pseudokirchneriella* sp. foram usadas como alimento para os cladóceros. Essas algas foram cultivadas isoladamente em meio MBL (Stemberger, 1981) em uma câmara incubadora da marca Solab 224 a 23,5°C, em um fotoperíodo de 12h claro:12h escuro, com aeração constante.

Os organismos foram alimentados com essas algas verdes três vezes por semana com concentração total de 0,7 mg C L⁻¹, sendo 2/3 provenientes de *Ankistrodesmus* e 1/3 proveniente de *Pseudokirchneriella*. Essas condições de manutenção foram utilizadas também nos experimentos descritos abaixo.

2.2 Obtenção dos cairomônios do predador - peixe

Os peixes usados para obtenção dos cairomônios foram tilápias rosas (*Oreochromis* sp.) adquiridos em uma loja de aquarofilia. As tilápias são nativas da África e do Sudoeste do Oriente Médio (Canonico et al., 2005), no entanto encontram-se amplamente distribuídas em várias regiões do planeta. Cinco indivíduos foram mantidos em um aquário com capacidade para 30 litros de água numa densidade de 1 organismo (tamanho médio de 7 cm) em 6 litros. A água do aquário consistiu de 70% de água mineral (marca Minalba) e 30% de água filtrada (0.7 µm) do reservatório do Parque Estadual da Pedra Branca. Os peixes foram aclimatados no aquário 15 dias antes do início do experimento e alimentados uma vez ao dia com ração em flocos para peixes herbívoros da marca Alcon Basic.

Os cairomônios utilizados no experimento foram obtidos através da incubação de dois peixes, durante 18h, em um saco plástico com 1,5 litro de água controle (70% de água mineral e 30% de água do reservatório do Parque Estadual Pedra Branca), com aeração constante e alimentação prévia de 30 indivíduos de *D. laevis* uma vez por dia durante a execução do experimento. A alimentação prévia dos peixes com *Daphnia* ocorreu devido a experimentos anteriores sugerirem que a digestão das presas pode liberar sinais de alarme, que intensificam a resposta anti-predação nas presas sobreviventes (Stabell et al., 2003).

A produção de cairomônios foi diária, para que não ocorresse a degradação dos cairomônios durante a incubação dos cladóceros e o comprometimento do experimento. O saco plástico com os dois peixes ficou dentro do aquário durante as 18 horas para diminuir o estresse dos mesmos. Após as 18 horas esse meio foi filtrado (0.7µm) para posterior uso nos tratamentos do experimento. A água do controle foi igualmente incubada e aerada em sacos plásticos, sendo também filtrada antes da incubação dos cladóceros.

2.3 Experimento 1: Comparação do efeito da presença química do predador entre 03 clones de *D. laevis* e entre 03 espécies de *Daphnia*

O primeiro experimento seguiu um desenho fatorial de 5 x 2, utilizando três clones de *D. laevis*, um clone de *D. spinulata* e um clone de *D. similis*, manipulando a presença ou ausência de cairomônios, com 10 réplicas para cada tratamento. Assim, o experimento teve 100 unidades amostrais: 5 espécies ou clones x 2 tratamentos (com ou sem cairomônios) x 10 réplicas = 100 unidades amostrais.

Para testar os efeitos dos cairomônios em *Daphnia*, foram utilizadas fêmeas neonatas da 2ª e 3ª ninhadas da população de cada clone, de mães de idade sincronizada (entre 9 e 14 dias de idade dependendo do clone).

As neonatas com menos de 24h de vida foram incubadas individualmente em tubos de ensaio com 30 ml de cada tratamento (sem cairomônios – controle e com cairomônios). Os indivíduos experimentais foram transferidos diariamente para tubos limpos com meios renovados de cada tratamento.

Os indivíduos experimentais foram checados diariamente em microscópio estereoscópio marca Olympus, com aumento de 45x até o 13º dia de vida, idade suficiente para que todos os indivíduos chegassem à terceira reprodução. Para cada indivíduo, foram registrados a idade e o tamanho do corpo na primípara, o tamanho do espinho caudal, o número de filhotes e o tempo de liberação da prole em cada evento reprodutivo. O tamanho do corpo foi medido do topo do olho até a base do espinho caudal, enquanto o espinho caudal foi medido da base da cauda até sua extremidade (figura 2). Foram calculadas também, para cada tratamento, as taxas intrínsecas de crescimento populacional (r).

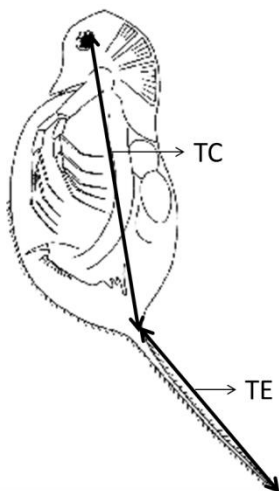


Figura 2: Medidas dos parâmetros morfológicos em *Daphnia* sp.. TC, tamanho do corpo; TE, tamanho do espinho caudal.

Fonte:
<http://www.for.gov.bc.ca/hts/risc/pubs/aquatic/crustacea/clad-key.htm>

Os valores de r foram calculados de acordo com a fórmula de Euler:

$$l = \sum e^{-rx} l(x) b(x)$$

onde x é a idade (dias), $l(x)$ é a proporção das fêmeas originais que permanecem vivas no início da idade x e $b(x)$ é o valor médio de filhas fêmeas nascidas por unidade de tempo em uma fêmea numa idade específica (Gotelli 2001).

2.4 Experimento 2: Influência do predador na história de vida de *D. laevis*, sob diferentes concentrações de alimento e intensidades luminosas.

O desenho fatorial desse experimento foi de 2 x 2 x 2 utilizando o clone 1 de *D. laevis* do primeiro experimento, manipulando a presença ou ausência de cairomônios, altas e baixas concentrações de alimento e presença e ausência de luz, com 10 réplicas para cada tratamento. Assim, tendo um experimento com $n=10$ para cada tratamento, foram trabalhadas 80 unidades amostrais (2 peixe x 2 comida x 2 luz x 10 réplicas).

Foram analisados os efeitos individuais e interativos da presença e ausência de cairomônios, concentração de alimento (alta ou baixa concentrações) e da luz (presente ou ausente).

Para a alta concentração de alimento foi utilizado a mesma concentração de alimento do primeiro experimento (0,7 mg C L⁻¹), já para a baixa concentração de alimento foi utilizado um terço dessa concentração (0,23 mg C L⁻¹).

Para a ausência de luz foi simulado um ambiente com ausência total de luz, através da utilização de sacos plásticos pretos envolvendo os tubos dos tratamentos com a ausência de luz. Já para a presença de luz os tubos dos tratamentos ficaram no mesmo fotoperíodo do experimento descrito acima e ambos foram acomodados na câmara incubadora à mesma temperatura do primeiro experimento.

Os processos de produção e filtração dos meios de incubação, adição de carbono orgânico dissolvido, volume de incubação dos organismos e rotina de troca de meios foram os mesmos descritos no primeiro experimento. Também as análises das variáveis respostas foram consideradas as mesmas do primeiro experimento.

2.5 Análise dos dados

Quanto às análises estatísticas, foram feitas ANOVA e MANOVA bifatorial no primeiro experimento para testar os efeitos individuais e interativos da presença ou ausência de cairomônios de peixes e das espécies (ou clones) sobre as variáveis analisadas. Ao comparar as espécies, foi utilizado o clone 1 de *D. laevis*. Para o segundo experimento, foram feitas ANOVA e MANOVA trifatorial para testar os efeitos individuais e interativos da presença ou ausência de cairomônios, alta e baixa concentração de alimento e presença e ausência de luz sobre os parâmetros de história de vida e morfologia de *D. laevis*. Quando efeitos significativos eram observados, comparações pareadas foram realizadas com a análise de contraste para determinar a origem do efeito, isto é, as diferenças dentro de cada clone (ou espécie) e evento reprodutivo.

Tanto a ANOVA quanto a MANOVA foram feitas sobre os parâmetros da história de vida e morfologia de *D. laevis* (três clones), *D. similis* (um clone), *D. spinulata* (um clone) no experimento 1 e para o clone 1 de *D. laevis* no experimento 2. As variáveis respostas dos tratamentos avaliadas pela ANOVA bi- ou trifatorial foram o tamanho na primípara, idade na primípara, tamanho relativo do espinho caudal (relação espinho : corpo), além da taxa intrínseca de crescimento populacional (r). Já pela MANOVA bi- ou trifatorial foram avaliados o número de filhotes e o tempo de liberação da prole em cada evento reprodutivo. O programa Statistica 7.0 foi utilizado para todos os cálculos citados acima. Diferenças nos valores de r foram avaliadas a partir da técnica de Jackknife (Meyer et al., 1986).

3. RESULTADOS

3.1 Resultados – experimento 1

De uma forma geral os 03 clones de *D. laevis*, o clone de *D. similis* e o clone de *D. spinulata*, foram capazes de reconhecer a presença de um predador exótico (tilápia). Ocorreram modificações adaptativas e alterações na história de vida de maneiras e intensidades diferentes em todos os clones e espécies.

De forma geral, comparando inicialmente os clones de *D. laevis*, a presença de peixe reduziu a idade e o tamanho na primípara, somente no clone 1 (figura 3). Esses dois

parâmetros foram influenciados pelo peixe e por sua interação com o clone (tabela 1a, b, figura 3a, b).

A razão espinho:corpo na primípara foi influenciada de forma significativa pela interação entre o clone e o peixe (tabela 1c, figura 3c). Essa razão aumentou na presença de peixes no clone 1 (figura 3).

A taxa intrínseca de crescimento populacional para os três clones de *D. laevis* foi maior na presença do peixe e afetada significativamente pelo clone, peixe e pela interação entre o clone e o peixe (tabela 1d e figura 3d).

O número de filhotes durante os três eventos reprodutivos, de um modo geral, foi maior na presença de peixes para os clones 2 e 3. O número de filhotes foi influenciado de forma significativa pelo clone, pelo peixe e pela interação entre esses dois fatores (tabela 1e, figura 3e).

O tempo para a liberação dos filhotes foi menor na presença de peixes para o primeiro evento reprodutivo nos 3 clones, já no segundo e terceiro evento reprodutivo apenas os clones 1 e 2 foram mais rápidos (figura 3), não havendo efeito significativo do clone e nem entre o clone e o peixe, mas sim um efeito significativo do peixe (tabela 1f, figura 3f).

Analisando as respostas das três espécies (*D. laevis*, *D. similis* e *D. spinulata*) expostas ao predador, observa-se que *D. laevis* e *D. similis* foram capazes de reconhecer o predador exótico e apresentar modificações adaptativas e alterações na história de vida de maneiras e intensidades diferentes. Já *D. spinulata* só apresentou modificações significativas no que diz respeito a sua taxa intrínseca de crescimento (r), e mesmo assim de forma negativa.

Comparando as três espécies, a idade na primípara foi significativamente afetada pelas espécies, pela presença do peixe e pela interação entre as espécies e o peixe (tabela 2a). Houve uma diminuição da idade na primípara na presença de peixe para as espécies *D. laevis* e *D. similis*. Já *D. spinulata* não alterou a idade na primípara na presença dos predadores (figura 4a).

Tabela 1: Resultados da ANOVA e MANOVA two-way para os efeitos da presença de peixe em seis aspectos da história de vida de 03 clones de *D. laevis*. O cladóceros foi exposto à ausência ou presença de cairomônios de peixes em um desenho experimental (3x2). Efeitos significativos ($p < 0,05$) estão destacados em negrito. $n=10$

Two-way ANOVA	MS	F	P
(a) Idade na primípara			
Clone	0,001	1,65	0,201
Peixe	0,017	9,88	0,003
Clone x Peixe	0,006	3,56	0,035
Erro	0,002		
(b) Tamanho na primípara			
Clone	0,000	0,4	0,674
Peixe	0,002	4,2	0,045
Clone x Peixe	0,004	6,0	0,005
Erro	0,001		
(c) Razão espinho: corpo			
Clone	0,000	0,5	0,632
Peixe	0,001	1,5	0,221
Clone x Peixe	0,002	3,9	0,027
Erro	0,001		
(d) r			
Clone	0,004	251,1	0,000
Peixe	0,026	1647,9	0,000
Clone x Peixe	0,001	55,3	0,000
Erro	0,000		
Two-way MANOVA	Pillai's trace	F	P
(e) Número de filhotes			
Clone	0,287	2,509	0,027
Peixe	0,234	4,485	0,008
Clone x Peixe	0,287	2,509	0,027
(f) Tempo de liberação dos filhotes			
Clone	0,126	1,010	0,425
Peixe	0,474	13,240	0,000
Clone x Peixe	0,099	0,780	0,586

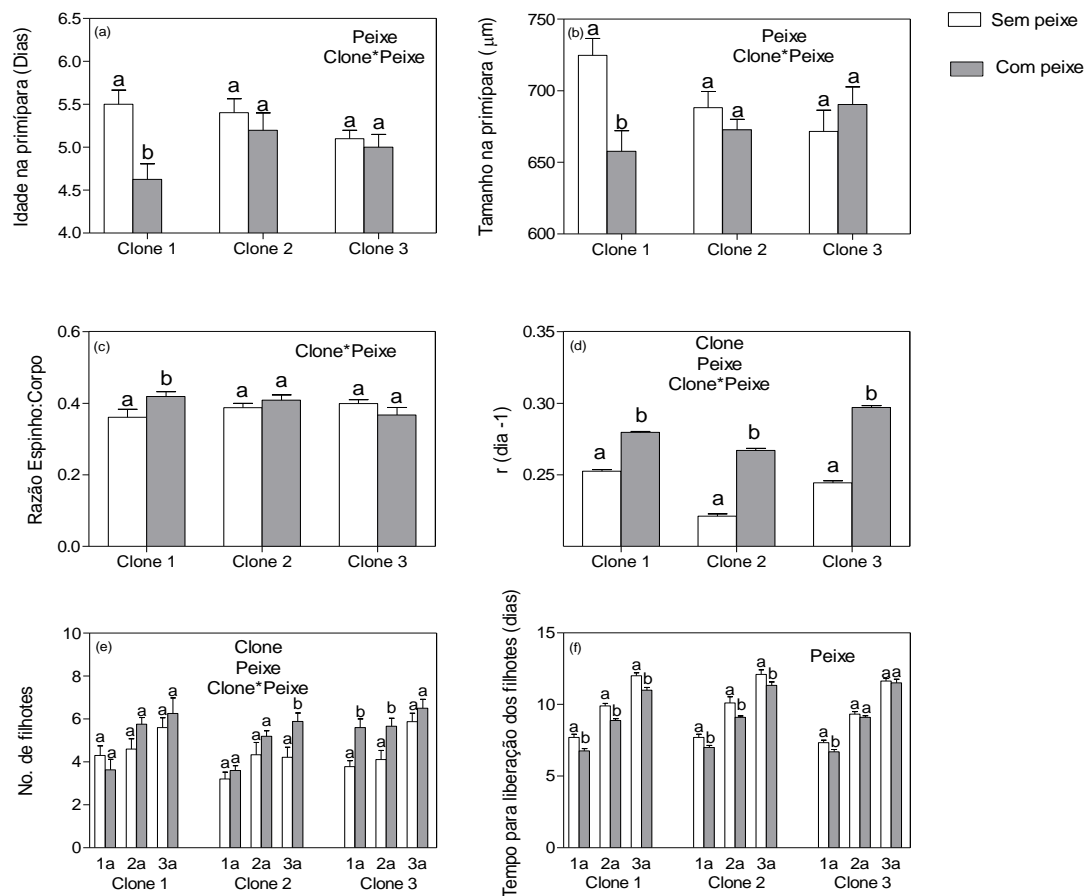


Figura 3: Respostas (média +1EP) na morfologia e na história de vida de 03 clones de *D. laevis* na ausência (barras brancas) e na presença (barras cinzas) de cairomônios de peixes (*Oreochromis* sp.). Os textos dentro de cada figura indicam os fatores que afetaram de forma significativa a variável resposta. Letras diferentes indicam diferenças entre pares de tratamentos (com ou sem a presença química do predador). Em (e) e (f) 1^a, 2^a e 3^a indicam o evento reprodutivo.

A presença de peixe teve efeitos distintos no tamanho na primípara das três espécies. *Daphnia laevis* apresentou redução do tamanho, enquanto que *D. similis* apresentou um aumento no tamanho na primípara (figura 4b). Por outro lado, o tamanho de *D. spinulata* não foi afetado pela presença dos peixes. O tamanho na primípara foi influenciado de forma significativa pelas espécies e pela interação entre espécies e peixe (tabela 2b).

A razão espinho: corpo na primípara aumentou na presença de peixe para *D. laevis*. Já *D. similis* e *D. spinulata* não foram afetadas pela presença de peixes (figura 4c). A razão espinho:corpo foi afetada de forma significativa pelas espécies e pela interação entre espécies e peixe (tabela 2c).

Tabela 2: Resultados da ANOVA e MANOVA para efeitos da presença de peixes em seis aspectos da história de vida em 03 espécies de *Daphnia* (*D. laevis* - clone 1; *D. similis* e *D. spinulata*). O cladóceros foi exposto a ausência e presença de caimões de peixes em um desenho experimental (3x2). Efeitos significativos ($p < 0,05$) estão destacados em negrito. n=10

Two-way ANOVA	MS	F	P
(a) Idade na primípara			
Espécies	0,015	10,03	<0,001
Peixe	0,019	12,29	0,001
Espécies x Peixe	0,013	8,46	<0,001
Erro	0,002		
(b) Tamanho na primípara			
Espécies	0,049	93,50	0,000
Peixe	0,000	0,00	0,913
Espécies x Peixe	0,006	11,50	<0,001
Erro	0,001		
(c) Razão espinho: corpo			
Espécies	0,029	94,20	0,000
Peixe	0,001	3,00	0,089
Espécies x Peixe	0,001	4,90	0,012
Erro	0,000		
(d) r			
Espécies	0,004	235,0	0,000
Peixe	0,001	69,7	0,000
Espécies x Peixe	0,002	146,6	0,000
Erro	0,000		
Two-way MANOVA	Pillai's trace	F	P
(e) Número de filhotes			
Espécies	0,183	1,45	0,206
Peixe	0,093	1,43	0,247
Espécies x Peixe	0,164	1,28	0,274
(f) Tempo para liberação dos filhotes			
Espécies	0,336	2,90	0,013
Peixe	0,295	5,86	0,002
Espécies x Peixe	0,198	1,58	0,164

A taxa intrínseca de crescimento populacional para *D. laevis* e *D. similis* foi maior na presença de peixe. Já para *D. spinulata* a taxa foi menor na presença de peixes. Essa variável foi afetada significativamente pelas espécies, peixe e pela interação entre as espécies e o peixe (tabela 2d e figura 4d).

A presença de peixe não interferiu no número de filhotes nos três primeiros eventos reprodutivos das espécies (figura 4e), não havendo portanto efeitos significativos dos peixes (tabela 2e).

O tempo de liberação dos filhotes foi menor na presença de peixes para as espécies *D. laevis* e *D. similis*. Essa variável foi afetada de forma significativa pelas espécies e pela presença de peixe (tabela 2f). *Daphnia spinulata*, mais uma vez, não apresentou alterações na presença do peixe. (figura 4f).

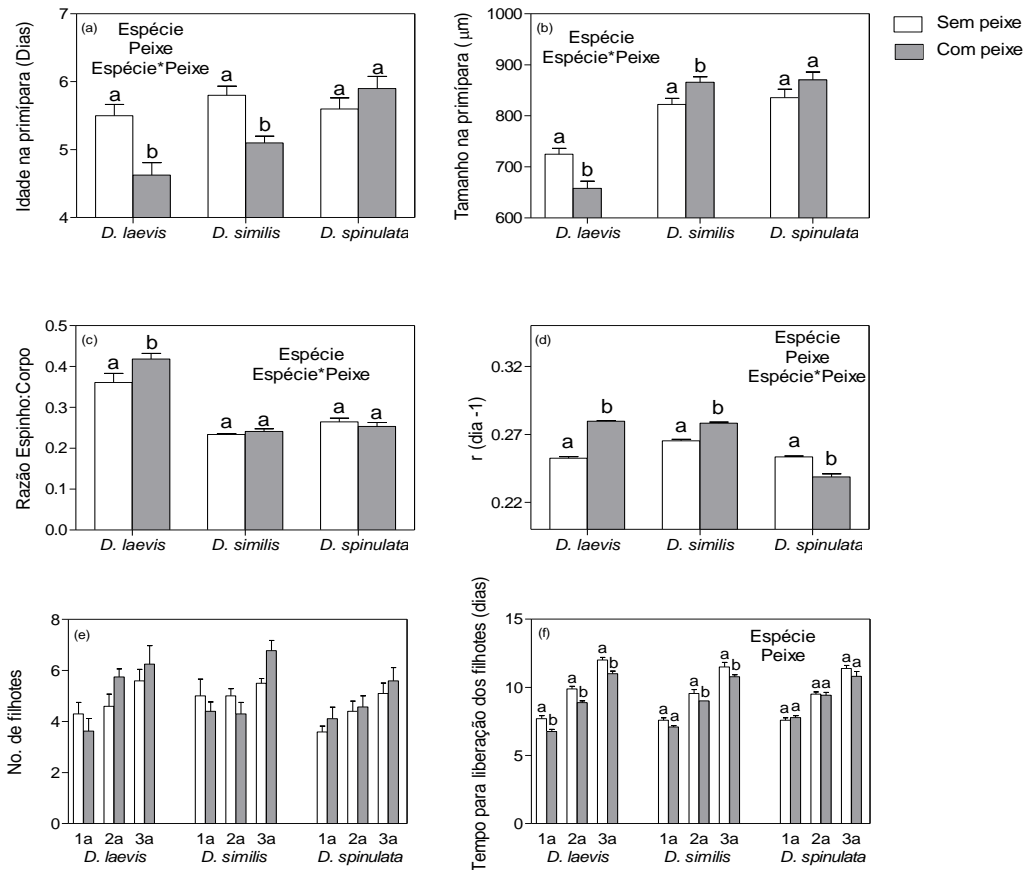


Figura 4: Respostas (média +1EP) na morfologia e na história de vida de 03 espécies de *Daphnia* (*D. laevis* – clone 1; *D. similis* e *D. spinulata*) na ausência (barras brancas) e na presença (barras cinzas) de caíromônios de peixes (*Oreochromis* sp.). Os textos dentro de cada figura indicam os fatores que afetaram de forma significativa a variável resposta. Letras diferentes indicam diferenças entre pares de tratamentos (com ou sem a presença química do predador). Em (e) e (f) 1^a, 2^a e 3^a indicam o evento reprodutivo.

3.2 Resultados do experimento 2

A idade e o tamanho na primípara foram influenciados pela concentração de alimento e pela presença de peixes (tabela 3). De forma geral, as maiores concentrações de alimento resultaram em um maior tamanho corporal e numa menor idade na primípara (figura 5a, b). Já a presença de peixes, ao contrário do esperado e diferentemente do experimento anterior, determinou um atraso na primípara e um maior crescimento corporal. A luz não teve efeito sobre esses parâmetros (tabela 3a, b).

A razão espinho: corpo foi influenciada pela interação entre o peixe e alimento (tabela 3c). Na presença de luz e sob baixa concentração de alimento, essa razão foi menor na presença de peixes. (figura 5c).

Tabela 3: Resultados da ANOVA three way para os efeitos da concentração de alimento, luz e presença de peixe (*Oreochromis* sp.) em três aspectos da história de vida de *D. laevis*. O cladóceros foi exposto a baixas e altas concentrações de alimento, a presença ou a ausência de luz na ausência ou presença de cairomônios de peixes em um desenho experimental 2 x 2 x 2. Efeitos significativos ($p < 0,05$) estão destacados em negrito. $n = 10$.

Three-way ANOVA	MS	F	d.f.	P
(a) Idade na primípara				
Peixe	0,035	14,68	1	0,000
Alimento	0,063	26,20	1	0,000
Luz	0,003	1,31	1	0,256
Peixe x Alimento	0,008	3,50	1	0,066
Peixe x Luz	0,003	1,05	1	0,309
Alimento x Luz	0,001	0,40	1	0,532
Peixe x Alimento x Luz	0,005	2,00	1	0,162
Erro	0,002		66	
(b) Tamanho na primípara				
Peixe	0,003	5	1	0,026
Alimento	0,014	23	1	0,000
Luz	0,000	0	1	0,969
Peixe x Alimento	0,000	0	1	0,506
Peixe x Luz	0,000	0	1	0,731
Alimento x Luz	0,000	1	1	0,443
Peixe x Alimento x Luz	0,000	0	1	0,735
Erro	0,001		66	
(c) Razão Espinho: Corpo				
Peixe	0,000	0,6	1	0,448
Alimento	0,000	1,4	1	0,241
Luz	0,000	0,3	1	0,609
Peixe x Alimento	0,002	5,4	1	0,023
Peixe x Luz	0,000	0,6	1	0,433
Alimento x Luz	0,000	1,3	1	0,263
Peixe x Alimento x Luz	0,000	0,0	1	0,853
Erro	0,000		66	

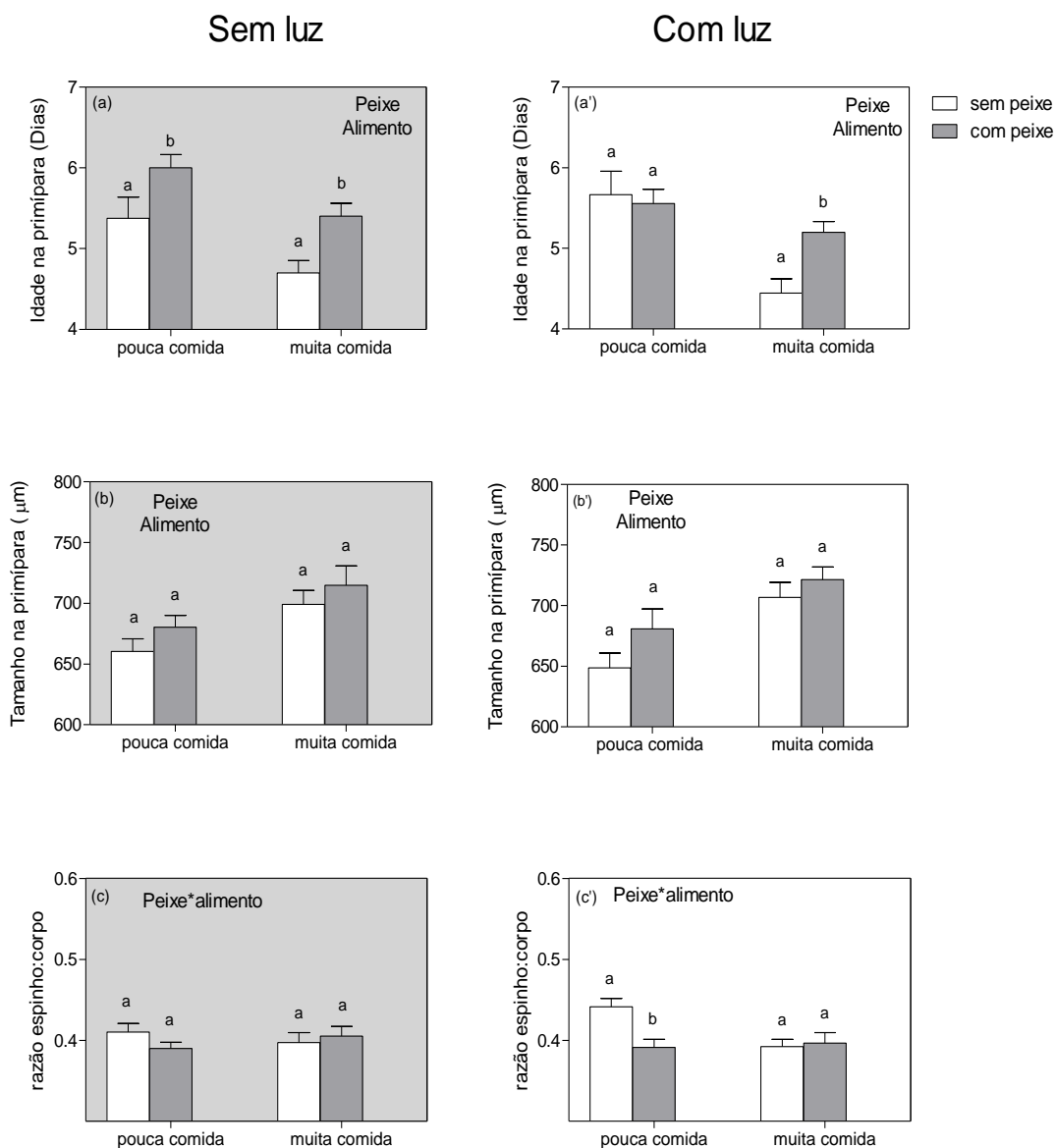


Figura 5: Respostas (média +1 EP) na morfologia e na história de vida de *D. laevis*. Na ausência (sem peixe) ou presença (com peixe) de cairomônios de peixes (*Oreochromis* sp.) em baixas ou altas concentrações de alimento e na ausência ou presença de luz. Os textos dentro de cada figura indicam os fatores que afetaram de forma significativa a variável resposta. Letras diferentes indicam diferenças entre pares de tratamentos (com ou sem a presença química do predador).

Nos tratamentos com pouca concentração de alimento não foi analisado o número de filhotes durante os três eventos reprodutivos e nem o tempo de liberação dos filhotes nesses eventos. Nesse tratamento (pouco alimento) não ocorreu à liberação e nem a produção de filhotes de maneira sincronizada, provavelmente pela pouca quantidade de comida, embora as fêmeas (mães) tenham atingido a idade para a reprodução (primípara). No entanto, para os

tratamentos com muita comida ($0,7 \text{ mgC L}^{-1}$) foi analisado o número de filhotes e o tempo para a liberação da prole.

O número de filhotes foi significativamente afetado pela presença do peixe, pela luz e pela interação entre o peixe e a luz. (tabela 4). O número de filhotes de um modo geral foi maior com a presença de peixe, especialmente no primeiro e segundo evento reprodutivo, na presença de luz (figura 6, a').

O tempo de liberação dos filhotes foi influenciado de forma significativa pela presença do peixe (tabela 4). O tempo foi menor no primeiro evento reprodutivo na presença de peixe e com luz, já para os outros eventos reprodutivos não ocorreram diferenças (figura 6, b').

De forma geral, a presença do predador exótico afetou alguns parâmetros da história de vida e a morfologia do clone 1 de *D. laevis*, e a intensidade dessas mudanças foi parcialmente influenciada pela luz e concentração de alimento.

Tabela 4: Resultados da MANOVA two- way para efeitos de luz (presença ou ausência) e presença de peixe (*Oreochromis* sp.) até a terceira reprodução de *D. laevis*. O cladóceros foi exposto a presença ou a ausência de luz na ausência ou presença de caimões de peixes em um desenho experimental (2 x 2). Apenas os organismos expostos a alta concentração de alimento foram considerados. Efeitos significativos ($p < 0,05$) estão destacados em negrito. N= 10.

Two-way MANOVA	Pillai's trace	F	d.f.	P
(d) Número de filhotes				
Peixe	0,522	8,73	3	0,000
Luz	0,311	3,61	3	0,028
Peixe x Luz	0,280	3,11	3	0,045
(e) Tempo de liberação dos filhotes				
Peixe	0,391	5,15	3	0,007
Luz	0,186	1,82	3	0,170
Peixe x Luz	0,185	1,81	3	0,172

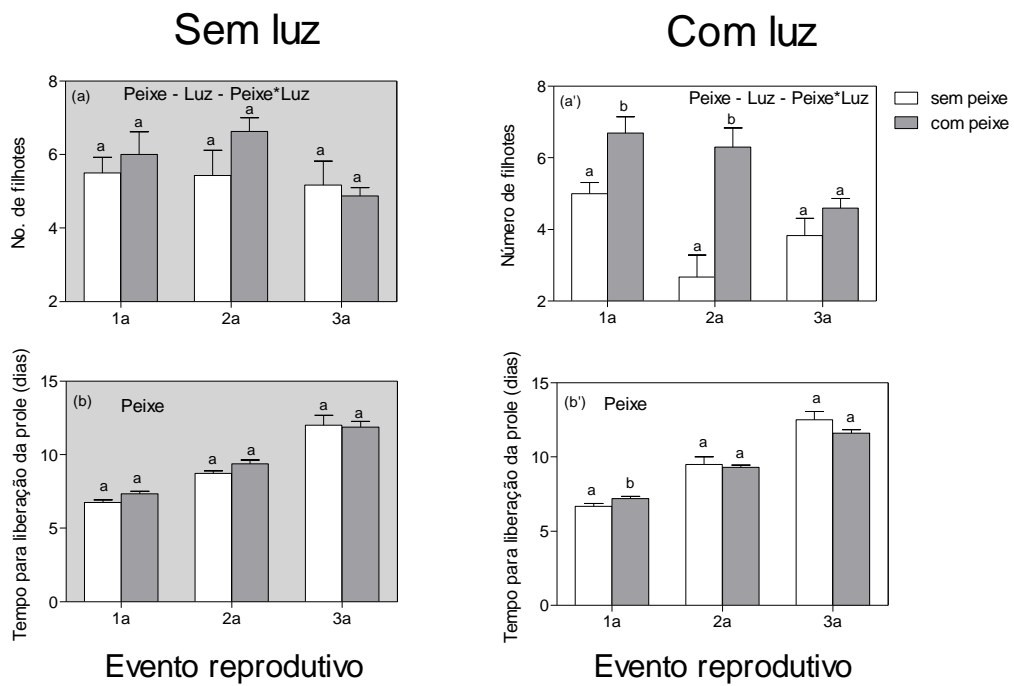


Figura 6: Respostas (média +1 EP) dos parâmetros reprodutivos de *D. laevis* durante os três primeiros eventos reprodutivos na ausência e presença de cairomônios de peixes (*Oreochromis* sp.) em presença ou ausência de luz sob altas concentrações de alimento. Os textos dentro de cada figura indicam os fatores que afetaram de forma significativa a variável resposta. Letras diferentes indicam diferenças entre pares de tratamentos (com ou sem a presença química do predador). Em (e) e (f) 1^a, 2^a e 3^a indicam o evento reprodutivo.

4. DISCUSSÃO

4.1. Experimento 1

A presença de um predador exótico (tilápia) induziu mudanças na história de vida e morfologia com intensidades e formas diferentes nos organismos testados, sendo notório que *D. laevis* e *D. similis* reagem mais fortemente à presença dos cairomônios. Já *D. spinulata* não demonstrou, através desse experimento, fortes reações adaptativas à presença de cairomônios, além de apresentar menores taxas intrínsecas de crescimento populacional. De um modo geral, o resultado deste estudo mostra que *Daphnia* é capaz de detectar e reagir à presença de predadores, mesmo que exóticos, de forma adaptativa.

Existem mecanismos não necessariamente excludentes que podem explicar como a presa pode detectar e reagir à presença do predador: 1) cairomônios de tilápia são semelhantes à cairomônios de outros predadores que coexistem naturalmente com *Daphnia*; 2) *Daphnia* (sobretudo *D. laevis*) co-ocorre em ambientes com tilápia, aumentando assim sua capacidade de reconhecimento do predador e; 3) os sinais de alarme excretados podem ter enfatizado o risco de predação. Além disso, a combinação de mais de um sinal de predação pode ter desencadeado respostas mais fortes em *Daphnia*. Normalmente, a exposição das presas a mais de um sinal de predação (cairomônios de peixes e sinais de alarme) desencadeia respostas mais fortes nas presas (Pohnert *et al.*, 2007; Donk, Ianora & Vos, 2011). Há muitas evidências que sugerem que sistemas de água doce são mais sensíveis a predadores introduzidos do que sistemas marítimos e terrestres (Cox & Lima, 2006), sendo importante entender como de fato as presas reconhecem o risco de predação e ativam seu mecanismo de defesa.

Resultados anteriores sobre a avaliação dos efeitos conjuntos de cairomônios e sinais de alarme confirmam os nossos resultados e mostram que diferentes espécies de *Daphnia* respondem de diferentes formas a seus diferentes predadores. *Daphnia magna*, quando exposta aos sinais químicos de um predador (truta), apresenta um aumento na fecundidade, redução do crescimento somático e da idade na primípara, e ao mesmo tempo um aumento na taxa intrínseca de crescimento populacional (Pestana *et al.*, 2010). Outros estudos com *D. magna* também mostraram a redução do crescimento somático e da idade na primípara na presença de cairomônios de peixes (Pijanowska *et al.*, 2006; Castro, Consciência & Gonçalves, 2007). Em 16 clones de *D. galeata*, frequentemente foi observada a redução no crescimento somático e da idade na primípara como resposta à presença de peixe (Sakwińska, 2002; Spaak, Vanoverbeke & Boersma, 2000). Os resultados provenientes do experimento 1

mostram que o clone 1 em especial segue esse mesmo padrão de resposta ao predador. Podemos observar que *D. similis*, no que diz respeito à idade na primípara, também segue esse padrão.

Menores tamanhos corporais como observado no clone 1 de *D. laevis* são efetivos contra a predação por predadores visuais, porque a taxa de encontro das presas é reduzida. No entanto, uma vez que peixes filtradores são capazes de reter pequenas partículas, a redução do tamanho corporal em *Daphnia* pode não ser efetiva contra a predação pela tilápia. Mas uma vantagem da redução do crescimento somático, mesmo na presença de predadores filtradores, é a possibilidade de alterar a alocação de recursos para a reprodução, aumentando assim o seu desempenho reprodutivo.

O crescimento do espinho caudal causa dificuldades de manuseio (ingestão) para os peixes planctívoros (Dzialowski et al., 2003). A presença de cairomônios de peixes também se mostrou influente na razão espinho:corpo no clone 1 de *D. laevis*, quando comparado aos clones 2 e 3, e também quando comparado as outras duas espécies (*D. similis* e *D. spinulata*). Esse aumento do espinho caudal também foi observado em estudos com *Daphnia lumholtzi* (Dzialowski et al., 2003) e em outro estudo com diferentes espécies de *Daphnia*, mostrando a plasticidade na razão espinho:corpo na presença de cairomônios de peixe (Spaak & Boersma, 1997).

As maiores taxas intrínsecas de crescimento populacional foram encontradas em todos os clones de *D. laevis* e em *D. similis*. Esse resultado corrobora aqueles encontrados anteriormente em outras espécies de *Daphnia* na presença de cairomônios de peixe (Spaak et al., 2000). Já *D. spinulata* apresentou uma diminuição da taxa intrínseca de crescimento populacional.

Pode-se perceber que *D. spinulata* não produziu nenhuma mudança adaptativa significativa na presença de cairomônios de peixe. Este resultado não era esperado no experimento, porém podemos levantar algumas hipóteses para o ocorrido. Por exemplo, é possível que 1) *Daphnia spinulata* nunca tenha tido contato com esse predador durante a sua história evolutiva, tornando difícil a sua detecção e conseqüente indução de mecanismos de defesa e aumento do seu *fitness*; 2) *Daphnia spinulata* simplesmente não possui mecanismos de defesa contra predadores vertebrados visuais; e 3) a presença de cairomônios do predador e sinais de alarme de *D. laevis* não foi suficiente para que naquele período (intervalo de uma geração) *D. spinulata* desenvolvesse mudanças adaptativas. Outra hipótese para esses resultados pode ser a falta da análise de outros parâmetros que podem ter sido alterados.

Trabalhos anteriores mostraram que *D. magna* tem sua carapaça fortificada na presença de predadores invertebrados (Rabus et al., 2013), mostrando que as mudanças adaptativas podem ocorrer de outras formas. Estudos posteriores com *D. spinulata* podem nos fornecer mais dados para o entendimento de como *D. spinulata* reage à presença de predadores.

A presença de caiomônios de peixes exóticos de um modo geral foi responsável pelas mudanças adaptativas e na história de vida nos clones e espécies de *Daphnia* estudadas nessa pesquisa. *Daphnia laevis* e *D. similis* foram capazes de detectar e reagir de maneiras e intensidades diferentes a presença do predador, apresentando menores tamanhos corporais que dificultam a visualização das presas, espinhos caudais longos que dificultam a ingestão da presa pelo predador e aumento do *fitness* com proles mais numerosas.

Daphnia spinulata não foi capaz de reagir ao predador, assim se tornando a espécie mais vulnerável quando comparada às outras espécies analisadas no experimento, sobretudo pelo seu maior tamanho e falta de respostas adaptativas na presença do predador.

4.2 Experimento 2

Variações na história de vida e na morfologia em *Daphnia* foram observadas no primeiro experimento, tendo o clone 1 de *D. laevis* apresentado a melhor performance na alocação de seus recursos na presença de caiomônios de peixes. Assim o experimento 2 consistiu em avaliar como esse clone reagiria à presença do predador em níveis variáveis de concentração de alimento e luminosidade.

A presença de predadores e a disponibilidade de alimento são dois fatores que podem condicionar indivíduos ou populações de *Daphnia*. Assim esperávamos que o clone 1 de *D. laevis* respondesse a presença de caiomônios do predador com a mesma intensidade e forma que ocorreu no experimento 1. Porém o resultado encontrado foi inverso ao esperado e diferentemente do anterior, ocorreu um atraso na primípara e um maior crescimento corporal na presença de predadores.

Dafinídeos, assim como muitos outros organismos, são conhecidos por lidar com variações de recursos alimentares alterando sua história de vida e alocando seus recursos de forma a aumentar seu *fitness*. A disponibilidade de alimento é de suma importância para a reprodução, crescimento e sobrevivência de *Daphnia* (Boersma, 1995; Polishchuk & Vijverberg, 2005). A energia obtida pela nutrição deve ser utilizada para uma determinada função, muitas vezes em detrimento de outras. *Daphnia*, quando exposta à altas concentrações

de alimento, direciona sua energia para impulsionar a reprodução, e quando em baixa concentração de alimento tende a direcionar sua energia ao seu crescimento, assim tendo menores ninhadas e com frequências mais esparsas (Boersma, 1997).

Nossos resultados do tratamento com pouca comida corroboram estudos anteriores e mostram que *Daphnia* apresenta o número de filhotes muito baixo com pouca oferta de alimento, proles muito esparsas e muitas das vezes, mesmo com mães atingindo a primípara, não ocorre à liberação do embrião. Provavelmente esses embriões e/ou ovos são abortados ou reabsorvidos pela própria mãe. Essa situação extrema faz com que a manutenção corporal torne-se a sua única prioridade. Devido a esses motivos os tratamentos com pouco alimento, no que diz respeito a número de filhotes e tempo de liberação da prole, não foram analisados estatisticamente. É possível que a baixa concentração de alimento ($0,23 \text{ mg C L}^{-1}$) utilizada nesse estudo esteja abaixo da concentração incipiente para *D. laevis*. Outras espécies tropicais de *Daphnia*, de tamanho corporal semelhante, como *Daphnia gessneri*, apresentam concentrações incipientes de alimento entre $0,10$ e $0,20 \text{ mg L}^{-1}$ (Bunioto, Cristina & Arcifa, 2007).

Podemos observar que o tamanho da mãe na primípara é afetado significativamente pelo alimento, mostrando que quando o alimento diminui o crescimento somático tem uma diminuição significativa. Esse padrão reflete os custos energéticos associados com o processo de ecdise que aumentam proporcionalmente com o aumento do tamanho do organismo, e não está relacionado com variações no número de estágios de desenvolvimento que se sucedem ao longo da vida de *Daphnia* (Lynch, 1989). *Daphnia* precisa de mais tempo para atingir o tamanho corporal mínimo necessário para a reprodução em baixas concentrações de alimento, logo ocorrerá um atraso significativo da primeira reprodução (Lynch, 1989). Naturalmente a quantidade de ovos e/ou filhotes viáveis também decrescerá à medida que o alimento diminui (Guisande & Gliwicz, 1992; Trubetskova & Lampert, 1995), podendo mesmo ser nula sob a escassez alimentar extrema (Guisande & Gliwicz, 1992; Trubetskova & Lampert, 1995), o que possivelmente ocorreu no nosso experimento. Cladóceros com maior tamanho corporal são mais prejudicados do que os de menor tamanho quando expostos a pouco alimento. Estudos com *D. gessneri* mostraram uma forte influência da escassez de alimento quando comparada com outra espécie de cladóceros (*Ceriodaphnia cornuta*) de menor tamanho corporal (Ferrão-Filho & Azevedo, 2003).

Já o tratamento com muito alimento apresentou as melhores performances reprodutivas. A elevada concentração de alimento levou a uma sincronia reprodutiva. A

reflexão sobre o reconhecimento de que os recursos alimentares acabam sendo um estímulo condicionador do *fitness* em *Daphnia*, leva-nos a esperar respostas mais fortes sob condições de alta concentração de alimento, pois em condições ótimas, uma grande parte da energia disponível deverá ser alocada de forma diferenciada entre o crescimento somático e capacidade reprodutiva.

Em experimento com *Daphnia*, Brewer et al. (1999) observaram respostas mais intensas quando *Daphnia* era exposta a luz. Os dados experimentais de pesquisas recentes mostram que a ausência ou presença de luz não tem efeito imediato no crescimento somático e nem na primípara em *Daphnia*, mostrando que a intensidade luminosa não tem efeito na alocação de recursos em nível de indivíduo. Porém, quando *Daphnia* é colocada na presença de luz e na presença de cairomônios esse quadro se modifica, mostrando que a intensidade luminosa e a presença de cairomônios de peixe tem um efeito interativo, apresentando uma redução no tamanho da primípara (Effertz, 2014).

Em nossos tratamentos sem luz ou com luz não foi observada nenhuma alteração na idade na primípara, no tamanho na primípara e na razão espinho: corpo. Alterações no número de filhotes foram encontradas no tratamento com luz, peixe e muito alimento, o que corrobora resultados encontrados em pesquisas anteriores, onde *Daphnia*, com recursos alimentares suficientes e na presença de predador, aloca seus recursos de maneira a aumentar sua capacidade reprodutiva.

Contudo esperávamos respostas mais fortes sob maiores concentrações de alimento e presença de luz, e respostas mais fracas em condições opostas a essa.

Nossos resultados de uma maneira geral sugerem que *D. laevis* clone 1 é capaz de identificar situações de risco de predação em níveis variáveis de alimento e luminosidade.

Podemos observar resultados contrários ao primeiro experimento. Possíveis razões poderiam estar associadas ao tamanho corporal das neonatas no início do experimento ou ao estado nutricional dos organismos.

5. CONCLUSÕES

- 1- De um modo geral, mudanças adaptativas ocorrem na história de vida de *Daphnia* na presença de predadores vertebrados exóticos (tilápia). No entanto, essas mudanças variam em direção e intensidade dependendo da espécie avaliada e do genótipo.
- 2- Entre as três espécies analisadas, *D. spinulata* parece a mais vulnerável à introdução de tilápias, uma vez que nenhuma mudança adaptativa foi detectada. No entanto, a avaliação de outros clones pode fornecer pistas de como essa espécie em particular pode se defender contra predadores exóticos.
- 3- Assim como a presença de predadores, a concentração de alimento e a intensidade luminosa podem interferir na história de vida de *Daphnia*. Esses três fatores podem atuar de forma interativa na modulação da história de vida de *Daphnia*.
- 4- A contínua introdução de espécies exóticas ou a sua interação com outros fatores de estresse poderão enfraquecer a capacidade de *Daphnia* de reagir contra predadores.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, L.; SETUBAL, R.; NASCIMENTO M.; SANTANGELO, J; BOZELLI, R. 2010. O zooplâncton das lagoas costeiras do Norte Fluminense. Cadernos Nupem 4, 24 p.
- ARAÚJO, O. & PORTO, E. 1999. Cultivo de Tilápia Rosa (*Oreochromis* sp.) em água de rejeito de dessanilizadores. Instrução técnica da Embrapa Semi-Árido ISSN 1415-5095:23.
- ATTAYDE, J. L. 2007. Os impactos da introdução da tilápia do nilo, *Oreochromis niloticus*, sobre a estrutura trófica dos ecossistemas aquáticos do bioma caatinga. Oecologia Brasiliensis 11 (3): 450-461.
- ATTAYDE, J. L. & MENEZES, M. 2008. Effects of fish biomass and planktivore type on plankton communities. Journal of Plankton Research 30: 885-892.
- BOERSMA, M. 1995. The allocation of resources to reproduction in *Daphnia galeata*: against the odds? Ecology 76: 1251-1261.
- BOERSMA, M. 1997. Offspring size in *Daphnia*: does it pay to be overweight? Hydrobiologia 360: 79-88.
- BOERSMA, M.; SPAAK, P.; DE MEESTER, L. 1998. Predator-mediated plasticity in morphology, life history, and behavior of *Daphnia*: The uncoupling of responses. American Naturalist 152: 237-248.
- BRENDONCK, L.; DE MEESTER, L. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. Hydrobiologia 491: 65-84.
- BREWER, M. C.; DAWIDOWICZ, P; DODSON, S. I. 1999. Interactive effects of fish kairomone and light on *Daphnia* escape behavior. Journal of Plankton Research 21 (7): 1317-1335.
- BUNIOTO, T. C. & ARCIFA, M. S. 2007. Effects of food limitation and temperature on cladocerans from a tropical Brazilian lake. Aquatic Ecology 41 (4): 569-578.
- BURKS, R. J. & LODDGE, D. 2001. Littoral zone structures as *Daphnia* refugia against fish predators. Limnology and Oceanography 46 (2): 230-237.
- CANONICO, G. C., A. ARTHINGTON, J. K. MCCRARY & M. L. THIEME. 2005. The effects of introduced tilapias on native biodiversity. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 15: 463-483.
- CASTRO, B. B.; CONSCIENCIA, S.; GONCALVES, F.; 2007. Life history responses of *Daphnia longispina* to mosquitofish (*Gambusia holbrooki*) and pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) kairomones. 594 (1) 165-174.

- CHIVERS, D. P. & SMITH, R. J. F. 1998. Chemical alarm signalling in aquatic predator-prey systems: A review and prospectus. *Ecoscience* 5: 338-352.
- COX, J.G. & LIMA, S. L. 2006. Naiveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 674-680.
- DE MEESTER, L.; VANOVERBEKE, J.; DE GELAS, K.; ORTELLS, R.; SPAAK, P. 2006. Genetic structure of cyclic parthenogenetic zooplankton populations - a conceptual framework. *Archiv Fur Hydrobiologie* 167: 217-244.
- DEMOTT, W. 1982. Feeding selectivities and relative ingestion rates of *Daphnia* and *Bosmina*. *Limnology & Oceanography* 27: 518-527.
- DEWITT, T.J.; SIH, A.; WILSON, D. S. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 77-81.
- DODSON, S. I. 1998. Cyclomorphosis in *Daphnia galeata mendotae* Birge and *D. retrocurva* forbes as a predator induced response. *Freshwater Biology* 19 (1): 109-114.
- DODSON S. I.; TOLLRIAN, R.; LAMPERT, W. 1997. *Daphnia* swimming behavior during vertical migration. *Journal of Plankton Research* 19: 969-978.
- DONK, V.; IANORA, A.; VOS, M. 2011. Induced defences in marine and freshwater phytoplankton: A review. *Hydrobiologia* 668 (1): 3-19.
- DZIALOWSKI, A. R.; LENNON, J. T.; O'BRIEN, W. J., SMITH, V. H. 2003. Predator-induced phenotypic plasticity in the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi*. *Freshwater Biology* 48: 1593-1602.
- EFFERTZ, C. V. E. 2014. Light intensity controls anti-predator defences in *Daphnia*: the suppression of life-history changes. *Proceedings of The Royal Society* 281: 20133250.
- ESKINAZI-SANT'ANNA, E. M.; SCHETTINO, M.; MENÉNDEZ, R. M.; GUIMARÃES, A. S.; MAIA-BARBOSA, P. M. 2010. Use of *Daphnia spinulata* Birabén, 1927 (Crustacea, Cladocera) in the aquarium trade: a potential risk of a new bioinvasion into Brazilian continental waters. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22, 102-104.
- ESTEVEES, F. D. A. 2011. *Fundamentos de Limnologia*. 3a edição. 789p.
- FERRÃO-FILHO, A. & AZEVEDO, S. 2003. Effects of unicellular and colonial forms of toxic *Microcystis aeruginosa* from laboratory cultures and natural populations on tropical cladocerans. *Aquatic ecology* 37(1): 23-35.
- GLIWICZ, M. Z. 1986. Predation and the Evolution of Vertical Migration in Zooplankton. *Nature* 320: 746-748.
- GOMEZ-MESTRE, I. & DIAZ-PANIAGUA, C. 2011. Invasive predatory crayfish do not trigger inducible defences in tadpoles. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 278: 3364-3370.

- GOTELLI N.J. (2001) *A primer of Ecology*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- GUISANDE, C. & GLIWICZ, Z. 1992. Egg size and clutch size in two *Daphnia* species grown at different food levels. *Journal of Plankton Research* 14: 997-1007.
- HUTCHINSON, G. 1975. The chemical ecology of freshwater macrophytes. A treatise on limnology 3: 264-407.
- KETOLA, M. & VUORINEN, I. 1989. Modification of life-history parameters of *Daphnia pulex* Leydig and *D. magna* Straus by the presence of *Chaoborus* sp. *Hydrobiologia* 179 (2) : 149-155.
- LAIR, N. 1991. Grazing and assimilation rates of natural populations of planktonic cladocerans in a eutrophic lake. *Hydrobiologia* 215: 51-61.
- LAMPERT, W. & SOMMER, U. 1997. *Limnoecology: The Ecology of lakes and Streams*. Oxford 1nd: 324p.
- LAMPERT, W. 1987. Feeding and nutrition in *Daphnia*. *Memorie dell' Istituto Italiano di Idrobiologia* 45: 143-192.
- LAMPERT, W. 1993. Phenotypic plasticity of the size at first reproduction in *Daphnia*: the importance of maternal size. *Ecology* 74: 1455-1466.
- LASS, S. & SPAAK, P. 2003. Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. *Hydrobiologia* 491: 221-239.
- LYNCH, M. 1989. The life-history consequences of resource depression in *Daphnia pulex*. *Ecology* 70: 246-256.
- LYNCH, M. & GABRIEL, W. 1983. Phenotypic Evolution evolution and partenogenese. *The American Naturalist* 122, No. 6.
- MENEZES, R. F.; ATTAYDE, J. L.; VASCONCELOS, F. R. 2010. Effects of omnivorous filter-feeding fish and nutrient enrichment on the plankton community and water transparency of a tropical reservoir *Freshwater Biology* 55: 767-779.
- MEYER, J. S.; INGERSOLL, C. G.; MCDONALD, L. L.; BOYCE, M. S. 1986. Estimating Uncertainty in Population-Growth Rates - Jackknife Vs Bootstrap Techniques. *Ecology* 67: 1156-1166.
- MINER, B. G.; SULTAN, S. E.; MORGAN, S. G.; PADILLA, D. K.; RELYEA, R. A. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution* 20: 685-692.
- O'KEEFE, T. C.; BREWER, M.C.; DODSON, S. I. 1998. Swimming behavior of *Daphnia*: its role in determining predation risk. *Journal of Plankton Research* 20 (5) : 973-984.
- OLIVER, S. 1962. Los cladóceros argentinos. *Revista del Museo de La Plata* 7: 173-269.

- PESTANA, J. L. T.; LOUREIRO, S.; BAIRD, D. J.; SOARES, A. M. M. 2010. Pesticide exposure and inducible antipredator responses in the zooplankton grazer, *Daphnia magna* Straus. *Chemosphere* 78: 241-248.
- PIJANOWSKA, J.; DAWIDOWICZ, P.; HOWE A, WEIDER, L. J. 2006. Predator-induced shifts in *Daphnia* life-histories under different food regimes. *Archiv Fur Hydrobiologie* 167: 37-54.
- PIJANOWSKA, J. & STOLPE, G. 1996. Summer diapause in *Daphnia* as a reaction to the presence of fish. *Journal of Plankton Research* 18: 1407-1412.
- POHNERT, G.; STEINKE, M.; TOLLRIAN, R. 2007. Chemical cues, defence metabolites and the shaping of pelagic interspecific interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 198-204.
- POLISHCHUK, L. V. & VIJVERBERG, J. 2005. Contribution analysis of body mass dynamics in *Daphnia*. *Oecologia* 144 (2): 268-277.
- POLO-CAVIA, N.; GONZALO, A.; LÓPEZ, P.; MARTÍN, J. 2010. Predator recognition of native but not invasive turtle predators by naïve anuran tadpoles. *Animal Behaviour* 80 (3): 461-466.
- POPMA, T. & LOVSHIN, L. (1995) Tilápia especial. *Panorama da Aqüicultura* 5 (27): 7-13.
- RABUS, M.; SOLLRADL, T.; CLAUSEN-SCHAUMANN, H.; LAFORSCH, C. 2013. Uncovering Ultrastructural Defences in *Daphnia magna* - An Interdisciplinary Approach to Assess the Predator-Induced Fortification of the Carapace. *Plos One* 8, (6), e67856.
- RELLSTAB, C. & SPAAK, P. 2007. Starving with a full gut? Effects of suspended particles on the fitness of *Daphnia hyalina*. *Hydrobiologia* 594: 131-139.
- REPKA, S. 1997. Effects of food type on the life-history of *Daphnia* clones from lakes differing in trophic state. I. *Daphnia galeata* feeding on *Scenedesmus* and *Oscillatoria*. *Freshwater Biology* 37: 675-683.
- RICKLEFS, R. 2011. *A Economia da Natureza*. 546p.
- RUTHER, J.; MEINERS, T.; STEIDLE, J. L. M. 2002. Rich in phenomena-lacking in terms. A classification of kairomones. *Chemoecology* 12: 161-167.
- SAKWIŃSKA, O. 2002. Response to fish kairomone in *Daphnia galeata* life history traits relies on shift to earlier instar at maturation. *Oecologia* 131: 409-417.
- SCHOEPPNER, N. M. & RELYEA, R. A. 2005. Damage, digestion, and defence: the roles of alarm cues and kairomones for inducing prey defences. *Ecology Letters* 8: 505-512.
- SERPE, F.; LARRAZABAL, M.; SANTOS, P. 2009. Effects of a vertebrate predator (*Poecillia reticulata*) presence on *Ceriodaphnia cornuta* (Cladocera: Crustacea) in laboratory conditions. *Acta Limnologica Bras* 21: 399-408.

- SIMBERLOFF, D.; MARTIN, J. L.; GENOVESI, P.; MARIS, V.; WARDLE, D. A.; ARONSON, J.; VILA, M. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 58-66.
- SPAACK, P. & BOERSMA, M. 1997. Tail spine length in the *Daphnia galeata* complex: costs and benefits of induction by fish. *Aquatic Ecology* 31(1): 89-98.
- SPAACK, P.; VANOVERBEKE, J.; BOERSMA, M. 2000. Predator-induced life-history changes and the coexistence of five taxa in a *Daphnia* species complex. *Oikos* 89: 164-174.
- STABELL, O. B.; OGBEBO, F.; PRIMICERIO, R. 2003. Inducible defences in *Daphnia* depend on latent alarm signals from conspecific prey activated in predators. *Chemical Senses* 28: 141-153.
- STEARNS, S. C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience* 7: 436-445.
- STEMBERGER, R. S. 1981. A general approach to the culture of planktonic rotifers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 721-724.
- TOLLRIAN, R. 1995a. *Chaoborus crystallinus* predation on *Daphnia pulex* - can induced morphological-changes balance effects of body-size on vulnerability. *Oecologia* 101: 151-155.
- TOLLRIAN, R. 1995b. Predator-induced morphological defenses - costs, life-history shifts, and maternal effects in *Daphnia pulex*. *Ecology* 76: 1691-1705.
- TOLLRIAN, R. 1995c. Predator-induced morphological defenses: costs, life history shifts, and maternal effects in *Daphnia pulex*. *Ecology* 76: 1691-1705.
- TOLLRIAN, R. & HARVELL, C. D. 1999. The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton University Press.
- TRUBETSKOVA, I. & LAMPERT, W. 1995. Egg size and egg mass of *Daphnia magna*: response to food availability. *Hydrobiologia* 307: 139-145.