

VARIAÇÃO NICTEMERAL DO STATUS NUTRICIONAL DO ZOOPLÂNCTON EM TANQUES DE CULTIVO DE PLÂNCTON

Ricardo M. Pinto-Coelho*, Weber P. de Sá Júnior⁺ e Paulo H. Corgosinho*

RESUMO. Este estudo foi conduzido na Estação de Hidrobiologia e Piscicultura de Furnas e teve o objetivo de averiguar se existe uma alteração no 'status' nutricional do zooplâncton durante um ciclo diurno. O estudo foi realizado em fevereiro de 1995, tendo como base seis coletas realizadas em intervalos regulares de 3 horas, cobrindo o dia e as primeiras horas da noite (06:00-24:00h). Foram medidas as seguintes variáveis: temperatura da água, pH, condutividade, oxigênio dissolvido, clorofila-a, feofitina, composição, biomassa e teores de lipídeos totais do zooplâncton. A maioria das variáveis analisadas exibiu ampla variação, tendo destaque os lipídeos totais (12.7-25.1 % peso seco). A clorofila-a oscilou entre 23.4 e 253.8 $\mu\text{g.l}^{-1}$. O valor máximo da clorofila-a foi observado pela manhã (9:00h), enquanto que os teores de feofitina atingiram os maiores valores entre 18 e 21 horas (120 $\mu\text{g.l}^{-1}$). O aparecimento de grandes quantidades de feofitina à noite pode ser reflexo do aumento da atividade de filtração do zooplâncton nesse horário. Os maiores valores dos lipídeos totais na biomassa do zooplâncton foram também detectados à noite (24:00h). Esse padrão temporal sugere que o zooplâncton exibe uma forte oscilação nictemeral em suas reservas energéticas. Essa oscilação está possivelmente relacionada com uma variação na sua atividade de filtração. A constatação de que existe uma elevação noturna nos teores de lipídeos do zooplâncton pode ser útil no estabelecimento de uma nova rotina de alimentação de alevinos em programas de aquicultura.

Palavras-chave: lipídeos, peixes, zooplâncton, aquicultura.

* Departamento de Biologia Geral, ICB, Universidade Federal de Minas Gerais, 31270-010, Belo Horizonte-Minas Gerais, Brasil. Fax: (031)441-1412.

E-mail: rmpc@icb.ufmg.br.

+ Estação de Hidrobiologia e Piscicultura de Furnas, 37945-000, Alpinópolis-Minas Gerais, Brasil. Telefax: (035)523-1001, ramal 527.

Correspondência para Ricardo M. Pinto Coelho.

Data de recebimento: 03/09/96.

Data de aceite: 27/05/97.

DIEL VARIATION OF LIPID RESERVES OF ZOOPLANKTON CULTIVATED IN OUTDOOR PLANKTON TANKS

ABSTRACT. This study was conducted at the hydrobiological station of Furnas Reservoir located in Rio Grande, Minas Gerais, Brazil. It aimed to investigate if zooplankton organisms usually found in plankton tanks have a diel cycle in their lipid storage patterns. Samples for water analysis as well as for biological analysis were taken every three hours covering the 06:00-24:00hs. period. The study was conducted in the summer of 1995 (February). The following parameters were measured: temperature, pH, conductivity, dissolved oxygen, chlorophyll-a and its degradation product, pheophitin, the composition, biomass and total lipids of zooplankton. Most parameters exhibited diel patterns including photosynthetic pigments as well as total lipids of zooplankton. Chlorophyll values were higher during the morning hours whereas its degradation product peaked at sunset or during the first night hours. This fact suggests that zooplankton is consuming pigmented food particles instead of bacteria or other microheterotrophs. There was a large diel variation on zooplankton lipid values (12.7-25.1%DW). Lipid values in zooplankton biomass doubled from midday to midnight. The observed diel cycle in the lipid storage pattern of zooplankton has important implications for the management of most tropical pisciculture plants since it suggests that the nutritional quality of zooplankton may vary significantly in a very short period of time.

Key words: lipid, fish, zooplankton, aquaculture.

INTRODUÇÃO

O zooplâncton de águas epicontinentais é composto basicamente por protozoários, rotíferos, microcrustáceos e larvas de dípteros (Hutchinson, 1967). Esta comunidade constitui-se no elo intermediário das cadeias tróficas aquáticas, sejam elas do tipo pastoreio, sejam elas cadeias de detritos (Gophen *et al.* 1974; Starkweather e Bogdan, 1980; Bergquist *et al.*, 1985; Geertz-Hansen *et al.*, 1987). Quando as cadeias são do tipo pastoreio, há um predomínio de organismos mais especializados em consumir algas, tais como alguns cladóceros de maior porte (Gophen e Geller, 1984; Haney, 1985; Pinto-Coelho, 1991). Em cadeias de detritos, organismos menores, tais como protozoários, rotíferos, alguns cladóceros menores e ciclopóides onívoros e predadores, vão predominar no zooplâncton (Porter *et al.*, 1979). Normalmente, a eficiência de transferência de energia é muito menor nas cadeias de detritos (Begon *et al.* 1990).

O zooplâncton constitui-se em um item obrigatório na dieta de quase todos os alevinos e de adultos de muitas espécies de peixes (Lazzaro, 1977; Sipaúba-Tavares, 1988). Os estágios mais jovens de pós-larvas consomem indivíduos de pequeno porte, tais como protozoários, rotíferos e náuplios de copépodes. Em poucos dias, os alevinos passam a consumir organismos maiores, dando preferência a microcrustáceos, principalmente cladóceros. Mais tarde, eles passarão a se alimentar de copépodes ou mesmo larvas de insetos, dependendo da espécie considerada. Desta forma, a obtenção de zooplâncton em abundância e de boa qualidade nutricional é um requisito básico em qualquer projeto de piscicultura. O manejo dos tanques de cultivo de plâncton deve ser estruturado no sentido de maximizar a produção de algas nanoplantônicas que garanta a existência de uma cadeia curta, de pastoreio, com alta eficiência de transferência de energia entre produtores e consumidores.

O zooplâncton acumula suas reservas energéticas basicamente sob a forma de lipídios (Goulden e Henry, 1988). Basicamente, os principais tipos de lipídios encontrados no zooplâncton são os triglicérides, embora os fosfolipídios, diversos tipos de ácidos graxos e ceras estejam também presentes (Farkas, 1970). Os teores de lipídios totais do zooplâncton variam muito dependendo de sua taxa metabólica basal, das suas condições nutricionais ou mesmo da fase do seu ciclo vital (Tessier e Goulden, 1982). Alguns trabalhos já constataram a existência de uma dinâmica temporal nos padrões de acúmulo de lipídios do zooplâncton (Vanderploeg *et al.*, 1992). Entretanto, não existem ainda, na literatura, informações sobre a existência de ciclos diurnos. Isto só pode ser possível se a taxa metabólica dos organismos for suficientemente alta para permitir oscilações amplas no balanço energético do animal num curto período.

O zooplâncton das águas tropicais exhibe altas taxas de respiração específica, principalmente devido ao fato de que está submetido a elevadas temperaturas (27-30°C), a não ser durante breves períodos relativamente frios (friagens). As temperaturas das águas temperadas estão frequentemente abaixo dos 17°C, a não ser em breves períodos no verão. Aumentos de temperatura desta ordem (10°C) são responsáveis pela duplicação nas taxas metabólicas da maioria dos organismos pecilotérmicos (Vernberg e Vernberg, 1970). Sendo assim, variações de curta duração, nas reservas energéticas, são mais prováveis de ocorrer

nas águas da zona tropical, onde as águas têm temperaturas médias mais elevadas do que na zona temperada.

O presente trabalho tem como objetivo investigar a existência de uma dinâmica nictemeral nos teores de lipídios totais do zooplâncton, cultivado intensivamente em uma estação de piscicultura. Este tipo de variação, uma vez constatada, pode subsidiar uma melhor adequação do horário de forrageamento dos alevinos. O fornecimento zooplâncton de melhor qualidade nutricional aos alevinos causará, possivelmente, uma sensível melhoria de vários parâmetros ligados ao seu crescimento, tais como decréscimo da taxa de mortalidade, aumento de reservas energéticas e incremento das taxas de crescimento somático.

MÉTODOS

Este estudo foi realizado na Estação de Hidrobiologia e Piscicultura da Usina Hidroelétrica de Furnas, situada no Rio Grande, município de Alpinópolis, Minas Gerais. O estudo foi realizado nos dias 8 e 9 de fevereiro de 1995, tendo como base seis coletas realizadas em intervalos regulares de 3 horas, cobrindo o dia e as primeiras horas da noite (06:00-24:00h).

Esta estação possui dois tanques de cultivo de zooplâncton que possuem, cada um deles, área de 200 m², volume aproximado de 320 m³. A profundidade média é de 1,4 m. O fundo dos tanques é recoberto por argila compactada. Os tanques foram adubados semanalmente com 75Kg de esterco de porco "in natura", complementos com adubação química na razão de 5:1 de N:P (Sá Júnior, 1994). Para o presente trabalho, foi escolhido o tanque número 1, anexo ao pavilhão de alevinagem.

A temperatura da água e o oxigênio dissolvido foram medidos "in situ" com um oxímetro Yellow-Springs, equipado com um termistor e a transparência foi medida com um disco de Secchi. Foram ainda coletadas amostras de água para as análises de pH, condutividade elétrica e pigmentos clorofilianos. O pH foi medido com um aparelho Micronal B-378 e a condutividade com um condutivímetro Digimed.

A clorofila-a e feofitina foram obtidas através de filtração de alíquotas de 250 ml de água do tanque, filtradas a vácuo em filtros GF-C47 Whatman. Os filtros foram mantidos em congelador, em recipientes opacos e herméticos, contendo sílica-gel. Posteriormente, os filtros foram submetidos a uma homogeneização mecânica e os pigmentos fotossintéticos foram extraídos através da adição de 12 ml de acetona

90% por 12 horas. Após centrifugação (1500 rpm, 10 minutos), a clorofila-a e a feofitina, existentes no sobrenadante, foram determinadas em um espectrofotômetro de duplo feixe UV-VIS Micronal, modelo B493. Os extratos foram lidos antes e após uma acidificação com HCl 0.1 M. As estimativas de concentração dos pigmentos foram obtidas segundo o método tricromático proposto por Richards e Thomson (1952).

O zooplâncton foi coletado em arrastos verticais de 1 metro de comprimento com uma rede de 30 cm de diâmetro e 65 μ m de abertura de malha. As amostras, obtidas em réplicas, foram transferidas para frascos de polietileno de 250 ml de capacidade e imediatamente acondicionadas em freezer (-20°C). Posteriormente, as amostras de zooplâncton foram liofilizadas num liofilizador Edwards e o peso seco total de cada amostra foi determinado gravimetricamente.

Alíquotas de zooplâncton, variando de 500 a 2000 mg de peso seco, foram individualmente colocadas em microvasos cilíndricos (3 X 5 mm) de alumínio previamente tarados. O peso de cada vaso foi novamente determinado. Todas as determinações gravimétricas foram realizadas numa balança Mettler de alta precisão (± 0.000001 g).

A seguir, as alíquotas foram quantitativamente transferidas para tubos de ensaio Pyrex, onde foram mecanicamente homogeneizadas, após a adição de 0,1 ml de água destilada. A seguir, as alíquotas foram acidificadas com 3,4 ml de ácido sulfúrico concentrado e colocadas em banho-maria (98°C) por duas horas, segundo o procedimento proposto por Meyer e Walther (1988). Após o término da digestão química, subalíquotas de 0,4 ml foram transferidas para novos tubos de ensaio, adicionando-se, em seguida, 4,5 ml da solução reagente, composta de ácido fosfórico e vanilina, preparada segundo o procedimento proposto por Zollner e Kirsch (1962). Os teores de lipídios totais foram determinados nestes extratos, em espectrofotômetro a 546 nm, sendo a leitura feita após exatos 30 minutos.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A temperatura da água nos tanques de plâncton permaneceu elevada durante todo o ciclo diurno (Figura 1). Na superfície, ela variou de 26 a 34°C e, no fundo, permaneceu mais estável, entre 25 e 26°C. O tanque apresentou-se com uma marcante estratificação térmica, principalmente no período vespertino, entre 12:00 e 15:00h.

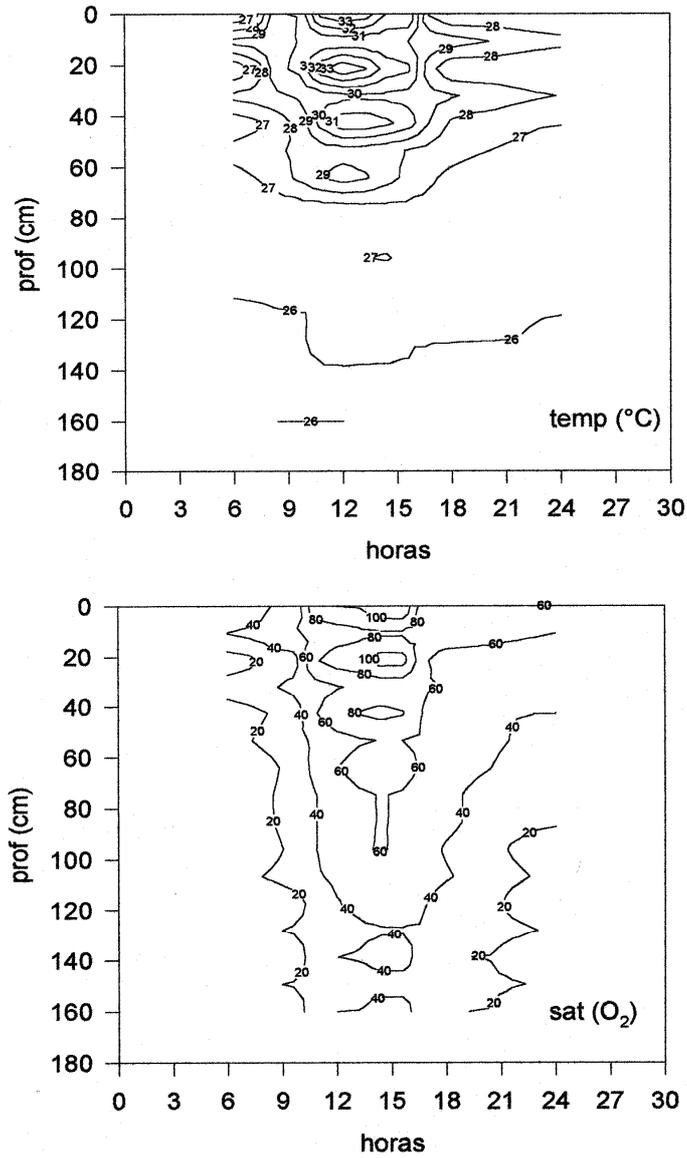


Figura 1. Variação nictemeral (8-9 fevereiro de 1995) da temperatura e saturação de oxigênio no tanque de plâncton número 1, Estação de Hidrobiologia e Piscicultura de Furnas. Isolinhhas foram obtidas por interpolação não-linear, através do programa SIGMAPLOT.

O oxigênio também apresentou amplas oscilações ao longo do período estudado (Figura 1). Os valores de saturação de oxigênio aumentaram gradualmente ao longo do dia, sendo que valores superiores a 100% ocorreram no período vespertino (15:00h.). À noite, o oxigênio dissolvido diminuiu rapidamente. Valores próximos à anoxia foram detectados ao final da noite, bem como nas primeiras horas da manhã. O pH oscilou entre 5 e 6 e a condutividade elétrica permaneceu na faixa entre 60 e 80 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (25°C).

A clorofila-a foi a forma mais importante dentre todos os pigmentos fotossintéticos. Houve uma grande oscilação de suas concentrações ao longo do período de estudos (Figura 2). Pela manhã, valores ao redor de $250\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ foram observados. Houve um decréscimo das concentrações por volta do meio dia, quando as concentrações chegaram a ser inferiores a $100\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. À tarde, observou-se um novo aumento das concentrações que chegaram a $130\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. Já à noite, houve um rápido e contínuo decréscimo das concentrações de clorofila-a (Figura 2).

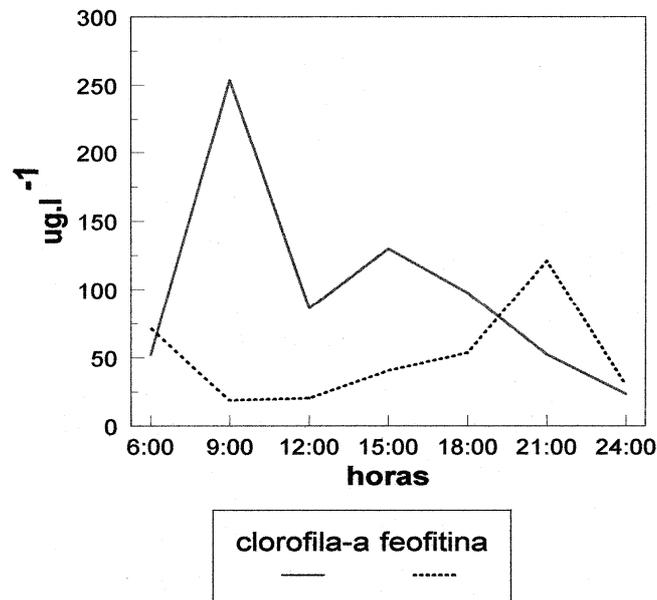


Figura 2. Variação nictemeral (8-9 fevereiro de 1995) das concentrações de clorofila-a e feofitina, no tanque de plâncton número 1 da Estação de Hidrobiologia e Piscicultura de Furnas.

Um padrão completamente diferente foi obtido para a feofitina, um importante produto de degradação da clorofila (Figura 2). A partir das 9:00 horas, e durante todo o dia, suas concentrações permaneceram sempre abaixo dos $50\mu\text{g.l}^{-1}$. No entanto, à noite, as concentrações de feofitina subiram rapidamente, atingindo cerca de $120\mu\text{g.l}^{-1}$ às 21:00 horas.

Vários autores já demonstraram a existência de variações nictemerais na atividade fotossintética, seja de plantas superiores (Helms, 1965), seja de algas fitoplanctônicas (Talling, 1957; Harris e Piccinin, 1977). Este padrão é normalmente caracterizado por um máximo na atividade fotossintética, logo nas primeiras horas da manhã. Normalmente, há uma depressão destas taxas por volta do meio dia e um segundo pico, de menor intensidade, à tarde (Vollenweider e Nauwerk, 1961). Segundo Tilzer (1984), várias hipóteses têm sido propostas para explicar este padrão diurno: (a) progressiva inativação (reversível) do aparato fotossintético ao longo do dia, causada pela contração dos cloroplastos e pela oxidação dos pigmentos fotossintéticos; (b) aumento da fotorrespiração à tarde, em consequência da super-saturação da água com O_2 e ao progressivo déficit de CO_2 ; (c) aumento da respiração convencional, ligado possivelmente ao aumento das temperaturas durante o dia; (d) abaixamento temporário das concentrações de nutrientes essenciais, ocasionado pela própria atividade fotossintética e agravado pela progressiva estratificação térmica da coluna d'água à tarde.

Houve também um nítida variação diurna nas concentrações de feofitina. O “pico” verificado nas primeiras horas da noite pode estar relacionado à atividade de herbivoria do zooplâncton, uma vez que ele antecede, em algumas horas, o máximo registrado nos teores de lipídios totais. Alguns trabalhos (e.g. Mackas e Bohrer, 1976; Hakanson, 1987) já demonstraram a relação existente entre a atividade de herbivoria do zooplâncton e os teores de feopigmentos e outras formas de degradação da clorofila, tais como os feoforbídeos, nas comunidades planctônicas. As algas, ao serem ingeridas pelos organismos do zooplâncton, são atacadas por enzimas em meio ácido que causam a degradação dos pigmentos clorofilianos (Baars e Osterhuis, 1982 e 1984; Samain *et al.*, 1977). Sendo assim, o aumento das formas de degradação de pigmentos clorofilianos pode estar associado à atividade de pastejo do zooplâncton. Este fato também sugere a predominância de uma cadeia de pastoreio dentro do tanque, o que é desejável em termos de eficiência de transferência energética.

O zooplâncton do tanque foi composto praticamente por uma cultura monogénerica de *Diaphanosoma sp.* A água que abastece o tanque estudado provém diretamente do reservatório de Furnas, onde predomina *D. birgei* (Korineck, 1981). No entanto, duas outras espécies ainda não identificadas ocorrem, embora em menores números, neste reservatório. A biomassa em termos de peso seco variou entre 0.390 e 2.048gPS.m⁻³ (Figura 3). O valor mais elevado de biomassa foi obtido às 9:00h da manhã. Valores menores, na faixa de 0.4gPS.m⁻³, foram obtidos à noite. Estas diferenças na biomassa de zooplâncton podem estar associadas a vários fatores, tais como movimentos migratórios na coluna de água e à tendência dos organismos planctônicos a formar agregados que, muitas vezes, podem interferir nas amostragens.

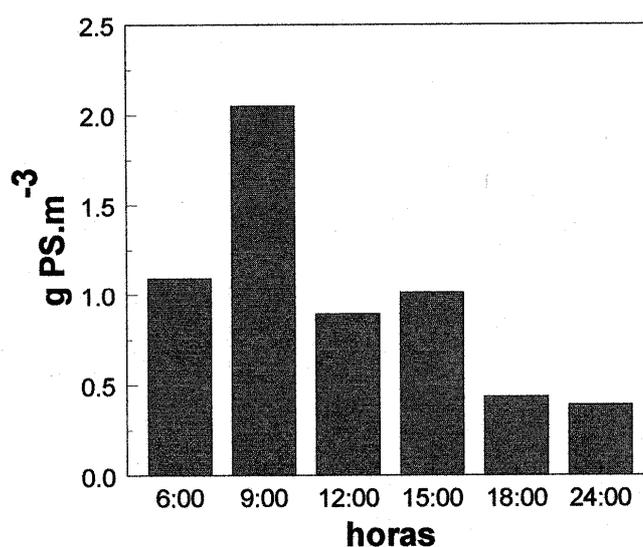


Figura 3. Variação nictemeral (8-9 fevereiro de 1995) da biomassa de zooplâncton (em gramas de peso seco/m³), no tanque de plâncton número 1 da Estação de Hidrobiologia e Piscicultura de Furnas.

Os lipídios totais do zooplâncton variaram entre 7.7 e 27.6 % do peso seco total (Figura 4). Os menores valores foram registrados às 12:00h, com a média de lipídios totais atingindo a marca de 12.2% do peso seco para este horário. Os valores mais elevados ocorreram às 24:00h, quando

a média de lipídios foi de 25.1% em termos de peso seco. A análise de variância (ANOVA), realizada com os valores de lipídios totais, considerando cada horário como um tratamento diferente, revelou uma estatística $F=143$ ($P<0.001$), implicando assumir que estas diferenças ao longo do dia foram estatisticamente significativas.

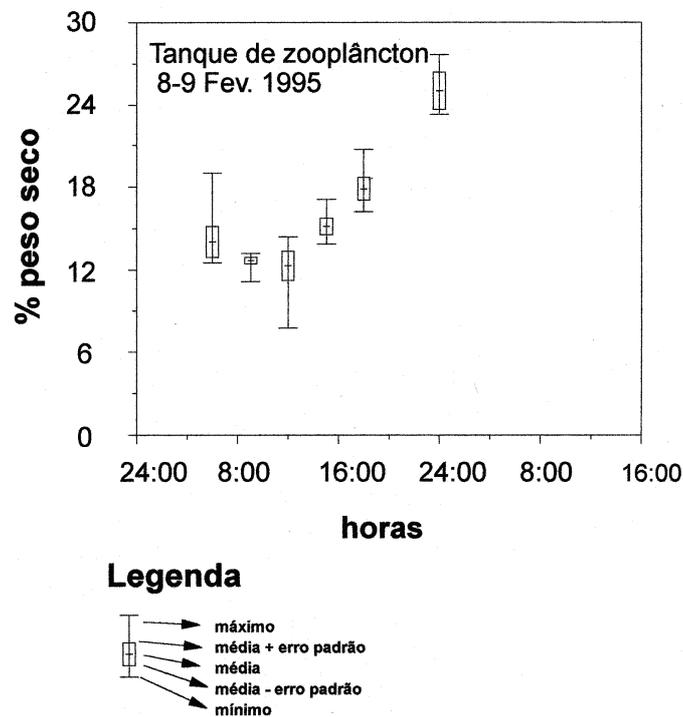


Figura 4. Variação nictemeral (8-9 fevereiro de 1995) dos teores relativos de lipídios totais na biomassa do zooplâncton, no tanque de plâncton da Estação de Hidrobiologia e Piscicultura de Furnas.

O aumento dos lipídios no horário noturno pode estar associado a um incremento nas suas taxas de filtração neste período. Várias espécies do zooplâncton, principalmente cladóceros, são conhecidas por apresentar um notável aumento destas taxas durante a noite (Gauld, 1953; Pinto-Coelho, 1991). Este comportamento é frequentemente associado a movimentos migratórios diversos na coluna de água (Haney e Hall, 1975; Hart, 1977; Lampert e Taylor, 1984 e 1985). Adicionalmente, já foi

demonstrado que há uma grande concentração de gotículas de lipídios em tecidos adjacentes ao tubo intestinal em cladóceros que estejam em atividade de filtração (Tessier e Goulden, 1982; Holm e Shapiro, 1984). Como o tempo de passagem e de processamento das partículas nutritivas no intestino destes cladóceros é da ordem de alguns minutos (Porter, 1975; Lampert, 1977 a e b), é perfeitamente plausível que o aumento dos teores de lipídios totais, num determinado período, ocorra em resposta a um aumento nas suas taxas de filtração.

Durante o dia, os organismos consumiriam as reservas de lipídios adquiridas à noite em suas atividades metabólicas basais (respiração), bem como no crescimento somático e investimento reprodutivo. Como nos tanques investigados a temperatura da água permaneceu muito elevada durante todo o período, e este consumo energético dos animais é influenciado fortemente pela temperatura, presume-se que ele tenha sido o principal fator responsável pela diminuição dos teores de lipídios durante o dia.

Variações nictemerais significativas nos teores de lipídios totais do zooplâncton também foram observadas no lago de Furnas e na represa da Pampulha em diferentes épocas do ciclo sazonal (Pinto-Coelho *et al.*, 1997). Nestes estudos, observamos uma elevação noturna nos teores de lipídios totais por diversas vezes. Estas observações fornecem suporte adicional, indicando que oscilações diurnas no conteúdo de lipídios totais do zooplâncton possam ser uma característica genérica de corpos de água na região tropical.

CONCLUSÕES

Os tanques de cultivo de plâncton estão submetidos a uma intensa variação nictimeral de seus principais fatores limnológicos, sejam eles abióticos, como a temperatura, sejam eles biológicos, tal como a atividade fotossintética.

As variações temporais das concentrações de clorofila-a e de feofitina foram caracterizadas por um espaçamento temporal de seus máximos. O máximo matutino, nos valores de clorofila-a, indica que a atividade fotossintética é mais intensa neste período, enquanto que o máximo de feofitina, observado à noite, pode indicar que o zooplâncton concentra sua atividade de herbivoria neste horário.

O estudo também demonstra a existência de uma dinâmica nictemeral nos teores de lipídios totais do zooplâncton. Esta variação pode estar associada a um possível aumento das taxas de filtração do zooplâncton à noite, aliado à existência de uma elevada demanda energética imposta por elevadas taxas metabólicas em resposta às elevadas temperaturas existentes no tanque de cultivo.

A variação verificada no “status” nutricional do zooplâncton tem importantes implicações sob o ponto de vista de operação de uma estação de piscicultura. Sendo assim, o melhor horário para se oferecer o zooplâncton como alimento para os alevinos seria aquele em que os teores de lipídios fossem os maiores, ou seja, durante as primeiras horas da noite.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e pela Pró-Reitoria de Pesquisas da UFMG (PRPq). Os autores ainda agradecem ao Biólogo Dirceu M. Ribeiro, Diretor da Estação de Hidrobiologia e Piscicultura da Usina Hidroelétrica de Furnas, pelo apoio logístico e pelo estímulo dados ao presente estudo. Agradecemos ainda as sugestões de melhoria do texto e das figuras dadas por dois revisores anônimos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAARS, M.A. & OOSTERHUIS, S.S. Diurnal rhythms in grazing on labelled food, gut fluorescence and digestive activities of north sea copepods. *Int. Council for Exploration of the Sea. Biol. Oceanogr. Committee CM 17*, 11p, 1982.
- BAARS, M.A. & OOSTERHUIS, S.S. Diurnal feeding rhythms in North sea copepods measured by gut fluorescence, digestive enzyme activity and grazing on labelled food. *Neth. J. Sea Res.*, 18(1/2):97-119, 1984.
- BEGON, M., HARPER, J.L. & TOWNSEND, C.R. *Ecology: individuals, populations and communities*. 2.ed. Blackwell, Oxford, 1990. p. 945.
- BERGQUIST, A.M., CARPENTER, S.R. & LATINO, J.C. Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages. *Limnol. Oceanogr.*, 30(5):1037-1045, 1985.
- FARKAS, T. Fat in fresh water crustaceans. I. Fatty acid composition of lipids obtained from *Eudiaptonus gracilis* G.O. Sars (copepoda) and *Daphnia cucullata* G. O. Sars (cladocera) *Acta Biol. Acad. Scient. Hung.*, 21(2):225-233, 1970.

- GAULD, D.T. Diurnal variations in the grazing of planktonic copepods. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.*, 31:461-474, 1953.
- GEERTZ-HANSEN, O., OLESEN, M., KOEFOED-BJORNSEN, P., LARSEN, J.B. & RIEMANN, B. Zooplankton consumption of bacteria in a eutrophic lake and in experimental enclosures. *Arch. Hydrobiol.* 110(4):553-563, 1987.
- GOPHEN, M. & GELLER, W. Filter mesh size and food particle uptake by *Daphnia*. *Oecologia*, 64:408-412, 1984.
- GOPHEN, M., CAVARI, B.Z. & BERMAN, T. Zooplankton feeding on differentially labelled algae and bacteria. *Nature*, 247:393-394, 1974.
- GOULDEN, C.E. & HENRY, L.L. Lipid energy reserves and their role in Cladocera In: MEYERS, D.G. & J.R. STRICKLER [eds.] *Trophic interactions within aquatic ecosystems*. Selected Symposium AAAS, Washington, AAAS, 1988. p. 167-185.
- HAKANSON, J.L. The feeding condition of *Calanus pacificus* and other zooplankton in relation to phytoplankton pigments in the California Current. *Limnol. Oceanogr.*, 32(4):881-894, 1987.
- HANEY, J.F. Regulation of cladoceran filtering rates in nature by body size, food concentration, and diel feeding patterns. *Limnol. Oceanogr.*, 30(2):397-411, 1985.
- HANEY, J. & HALL, D.J. Diel vertical migration and filter feeding activities of *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol.*, 75(4):413-441, 1975.
- HARRIS, G.P. & PICCININ, B. Photosynthesis by natural phytoplankton populations. *Arch. Hydrobiol.*, 80:415-457, 1977.
- HART, R.C. Feeding rhythmicity in a migratory copepod (*Pseudocalanus hessei*, Mrazek). *Freshwat. Biol.*, 7:1-8, 1977.
- HELMS, J.A. Diurnal and seasonal patterns of net assimilation in Douglas-Fir, *Pseudotsuga menziesii*, (Mirb.) Franco, as influenced by environment. *Ecology*, 46(5):698-708, 1965.
- HOLM, N.P. & SHAPIRO, J. An examination of lipid reserves and the nutritional status of *Daphnia pulex* fed *Aphanisomenon flos-aquae*. *Limnol. Oceanogr.*, 29(5):1137-1140, 1984.
- HUTCHINSON, G.E. A treatise on limnology II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. New York, John Wiley & Sons, 1967. p. 1115.
- LAMPERT, W. Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* De Geer as related to environmental conditions II. The dependence of carbon assimilation on animal size, temperature, food concentration and diet species. *Arch. Hydrobiol. (Suppl.)* 48(3/4):310-335, 1977a.
- LAMPERT, W. Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* as related to environmental conditions. I. Methodological problems of the use of ¹⁴C on C assimilation. *Arch. Hydrobiol. (Suppl.)* 48(3/4):287-309, 1977b.
- LAMPERT, W. & TAYLOR, B.E. "In situ" grazing rates and particle ingestion by zooplankton: Effects of vertical migration. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22:943-946, 1984.

- LAMPERT, W. & TAYLOR, B.E. Zooplankton grazing in a eutrophic lake: implications of diel vertical migration. *Ecology*, 66(1):68-82, 1985.
- LAZZARO, X. A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding, behaviors, selectivities, and impacts. *Hydrobiologia*, 146:97-167, 1987.
- MACKAS, D.L. & BOHRER, R. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 25:77-85, 1976.
- MEYER, E. & WALTHER, A. Methods for the estimation of protein, lipid, carbohydrate and chitin in fresh water invertebrates. *Arch. Hydrobiol.*, 113(2):161-177, 1988.
- PINTO-COELHO, R.M. The importance of *Daphnia* for the zooplankton grazing in Lake Constance. *Archiv. Hydrobiol.*, 121(3):319-342, 1991.
- PINTO-COELHO, R., AMORIM, M. & DA COSTA, A. Temporal dynamics of lipids in the zooplankton of two tropical reservoirs with different trophic status. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* (in press), 1997.
- PORTER, K.G. Viable gut passage of gelatinous green algae ingested by *Daphnia*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19:2840-2850, 1975.
- PORTER, K.G., PACE, M.L. & BATTEY, J.F. Ciliate protozoans as links in freshwater planktonic food chains. *Nature*, 277:563-565, 1979.
- RICHARDS, F.A. & THOMPSON, T.G. The estimation and characterization of plankton population by pigment analyses. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. *J. Marine Res.*, 11:156-172, 1952.
- SÁ JÚNIOR, W.P. Production of planktonic biomass for feed of alevins at the Furnas Hydrobiology and Hatchery Station. In: PINTO-COELHO, R.M. *et al.* (eds). *Ecology and human impact on lakes and reservoirs in Minas Gerais*. SEGRAC, Belo Horizonte, MG., 1994. p. 133-142.
- SAMAIN, J.F., DANIEL, J.Y. & LE COZ, J.R. Trypsine, amylase et protéines du zooplankton: dosage automatique et manuel. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 29:279-289, 1977.
- SIPAUBA-TAVARES, L.H. *Utilização do plâncton na alimentação de larvas e alevinos de peixes*, São Carlos, 1988. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) - Programa de Pós-Graduação da Universidade Federal de São Carlos.
- STARKWEATHER, P.L. & BOGDAN, K.G. Detrital feeding in natural zooplankton communities: discrimination between live and dead algal foods. *Hydrobiologia*, 73:83-85, 1980.
- TALLING, J.F. Diurnal changes of stratification and photosynthesis in some tropical African Waters. *Proc. R. Soc. London. Ser. B.*, 147:57-83, 1957.
- TESSIER, A.J. & GOULDEN, C.E. Estimating food limitation in cladoceran populations. *Limnol. Oceanogr.*, 27(4):707-717, 1982.
- TILZER, M.M. *Limnische Produktionsbiologie*. Zweite Auflage. Limnologisches Institut, Universitaet Konstanz, 1984. p.184.
- VANDERPLOEG, H.A., GARDNER, W., PARRISH, C., LIEBIG, J. & CAVALETTO, J. Lipids and life-cycle strategy of a hipolimnetic copepod in Lake Michigan. *Limn. Oceanogr.*, 37(2):413-424.

VERNBERG, F.J. & VERNBERG, W.B. Aquatic Invertebrates. In: WHITTOW, G.C. (ed.) *Physiology of thermoregulation*. Invertebrates and non-mammalian vertebrates, 1970. v. I.

VOLLENWEIDER, R.A. & NAUWERCK, A. Some observations on the C-14 method for measuring the primary production. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 14:134-149, 1961.

ZÖLLNER, N. & KIRSCH, K. Ueber die quantitative Bestimmung von Lipoiden (Mikromethode) mittels de vielen natuerlichen Lipoiden (allen bekannten plasmalipoiden) gemeinsamen sulfophosphovnilin-reaktion. *Zeitschrift fuer die Gesamte Experimentelle Medizinische*, 135:545-561, 1962.