

**Migração vertical nictemeral das larvas de *Macrobrachium amazonicum* num lago de várzea na Amazônia Central, Ilha do Careiro, Brasil**

por

Luiz Carlos Moreira & Olga Odinetz Collart

M.Sc. Luiz Carlos Moreira, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Departamento de Biologia Aquática, Lab. de carcinologia, Caixa postal 478, 69011-970 Manaus/AM, Brasil.

Dr. Olga Odinetz Collart, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM), 213 rue La Fayette, Paris 75480 Cedex 10, France. (Aceito para publicação: Junho, 1991).

**Diel vertical migration of the prawn larvae of *Macrobrachium amazonicum* (HELLER, 1862) in a Central Amazonian floodplain lake, Careiro Island, Brazil**

**Abstract**

Prawn larvae of *Macrobrachium amazonicum* have been collected during six diel cycles in the epilimnion (surface and 2 m) from three different habitats of the Lago do Rei, Careiro Island. The larval distribution showed a significant increase in density at 22 hours regardless of season or habitat, which suggests a diel vertical migration pattern.

The thermal stratification of the lake (mean differential of 0.5 °C between the surface and 2 m and 0.6 °C between 2 m and 4 m) suggests that this phenomena could be only partly related to a metabolic efficiency resulting from prawns residing at cooler depths during the day. In shallow tropical waters, predation by visually dependent planktivores can be a more important factor in the adaptative significance of the diel distribution of the macrozooplankton than a low thermal stratification. The diurnal feeding activity found in the predominant planktivores fish species of the Careiro lake reinforces this hypothesis.

**Keywords:** Vertical migration, zooplankton, várzea, Central Amazonia, *Macrobrachium amazonicum*.

## Introdução

Para muitos organismos aquáticos, as mudanças do meio ambiente durante um ciclo de 24 horas representam um ciclo climático tão importante, em termos de sobrevivência e reprodução, quanto as variações sazonais para outros (GAUTHREAUX 1980). Vários grupos elaboraram diversos ritmos endógenos nictemerais como respostas adaptativas a essas variações, geralmente altamente previsíveis, do meio ambiente.

O comportamento de migração vertical do zooplâncton está bem conhecido desde a expedição do Challenger em 1872-1875: maiores concentrações foram observadas próximas à superfície durante a noite e nas águas mais profundas durante o dia (HARDY 1956). Estes movimentos de subida noturna e descida diurna - apresentados por uma grande variedade de organismos, expostos a diferentes condições físico-químicas tanto em águas doces quanto no meio marinho (HUTCHINSON 1967; LONGHURST 1976; DINDLE 1980) - fortaleceram várias hipóteses como a utilização mais eficiente de fitoplâncton (CLARKE 1934; HARDY 1956), a redução do gasto energético (McLAREN 1963), o aumento da fecundidade (McLAREN 1974) ou um mecanismo de escape de predadores (ZARET & SUFFERN 1976).

A migração vertical de zooplâncton foi estudada em lagos de regiões tropicais na Ásia (RUTNER 1943; LEWIS 1979), na África (WORTHINGTON & RICARDO 1936; BEGG 1976) assim como na América do Sul e Central (ZARET & SUFFERN 1976; ARCIFA-ZAGO 1978; DEEVEY et al. 1980; FISHER et al. 1983). Na Amazônia Central, vários autores relacionaram a distribuição vertical do zooplâncton em lagos de várzea às condições físico-químicas da água (BRANDORFF 1977; BRANDORFF & ANDRADE 1978; FISHER et al. 1983).

O camarão *Macrobrachium amazonicum* (HELLER, 1862), da família Palaemonidae, é uma espécie largamente distribuída na América do Sul, nas bacias do rio Orinoco, do rio Amazonas e do rio Paraguai (HOLTHUIS 1952), sendo o macrocrustáceo predominante nos lagos de várzea da Amazonia Central. *M. amazonicum* apresenta um desenvolvimento larval de tipo longo (MAGALHÃES 1985): dos ovos, de tamanho pequeno e muito numerosos, eclode uma larva zoé depois de 15 a 17 dias de incubação; a fase larval dura de 21 a 33 dias, e são observados 10 a 11 estágios larvais livre-natantes.

Este trabalho visa apresentar o ritmo nictemeral de atividade das larvas de *M. amazonicum* num lago de várzea na Amazônia Central, com base em coletas efetuadas durante 6 ciclos nictemerais, em épocas diferentes do ciclo fluviométrico, em três habitats típicos do lago. E discutida a relação com diversos parâmetros físico-químicos da água, assim como a hipótese de uma resposta adaptativa à predação por peixes planctófagos.

## Material e métodos

A Ilha do Careiro e as características físico-químicas do Lago do Rei foram apresentadas num trabalho anterior (ODINETZ COLLART & MOREIRA 1989). O estudo das migrações verticais das larvas de camarão foi realizado no lago do Pedro (Fig. 1), durante 6 ciclos nictemerais, na enchente (nos 25.02.87; 25.03.87 e 15.04.87), na cheia (14.05.87) e na seca (nos 09.10.87 e 29.10.87), em três locais de coleta:

- em áreas abertas com águas livres 70 a 100 m ao redor;
- na margem das macrófitas aquáticas ou capim flutuante;
- na copa das árvores semi-submersas a maioria do ano.

As larvas de camarão foram coletadas com um puçá de 50 cm de abertura frontal, formado de 3 astes de madeira encaixáveis de 2 metros de comprimento cada e uma rede de zooplâncton com malha 425 µm, terminada num copo coletor. As coletas foram realizadas de 4 em 4 horas com arrastos horizontais de 50 m de comprimento, nas águas superficiais e a 2 m de profundidade, contornando a margem das macrófitas ou as copas de árvores submersas quando necessário. Amostragem a 4 m de profundidade não foi possível devido à presença de numerosos galhos no fundo do lago. As coletas foram feitas nos seguintes horários: 02 h, 06 h, 10 h, 14 h, 18 h e 22 h. Os três locais foram amostrados no mesmo dia, com intervalos de no máximo 20' para o mesmo trecho horário, com arrasto único nas duas profundidades estudadas. Devido à seca do lago, não foi possível amostrar, na última coleta, a margem das macrófitas, nem a copa das árvores submersas a 2 m.

O material retirado do copo coletor foi preservado em álcool 70 %. No laboratório, as larvas foram transferidas ao formol 6 % e contadas. Como *Macrobrachium amazonicum* representa cerca de 80 % da biomassa de macrocrustáceos na várzea da Amazônia Central (ODINETZ COLLART 1987), todas as larvas de camarão coletadas foram consideradas como pertencentes a esta espécie.

A análise de variância não paramétrica de Freedmann foi empregada com base nos dados brutos para testar a variação nictemeral da densidade das larvas, nas duas profundidades e nos três locais de coleta, independentemente da estação do ano: os dados foram processados para cada local e cada profundidade separadamente, considerando as 5 ou 6 coletas nictemeraias como replicações, já que a variação sazonal da migração nictemeral não é o âmbito do estudo.

Em seguida, o número X de larvas observadas foi transformado em  $\text{Log}(X + 1)$  para realizar uma análise paramétrica de variância com a totalidade dos dados, utilizando o programa SYSTAT 4.1. O efeito das variações sazonais e do local de coleta sobre a abundância das larvas foi calculado e eliminado dos dados transformados. A variação do número assim corrigido de larvas foi estudada considerando, como fatores de variação, o horário e a profundidade, a hipótese sendo que as variações nictemeraias de abundância sejam estatisticamente significativas.

As seguintes características físico-químicas da água foram determinadas nos três habitats investigados: (1) a transparência foi medida às 10 horas utilizando-se um disco de Secchi; (2) a temperatura e (3) o teor de oxigênio dissolvido foram medidos in situ antes de cada arrasto, na superfície e a 2 m de profundidade; (4) o pH foi medido somente nas águas superficiais. Os resultados das análises físico-químicas, assim como a metodologia detalhada foram apresentados num trabalho que trata dos aspectos limnológicos do Lago do Rei (ODINETZ COLLART & MOREIRA 1989), porém serão utilizados na discussão.

Simultaneamente às coletas de *Macrobrachium amazonicum* no Lago do Rei, a biologia e a dinâmica das comunidades de peixes foram estudadas pela equipe de ictiologia INPA/ORSTOM. As espécies foram identificadas e reagrupadas por estratégia alimentar (MERONA 1988). Muitos estômagos foram abertos e classificados em quatro grupos segundo a ausência ou presença de conteúdo (1 = 0-25 %; 2 = 25-50 %; 3 = 50-75 %; 4 = 75-100 %). Os dados referentes aos estômagos dos peixes plantófagos típicos e ocasionais, coletados em número total  $N > 10$  durante o período 1966-1988, estão compilados e utilizados na discussão.

## Resultados

O valor máximo da transparência (1.2 m) foi observado em abril e o mínimo (0.3 m) em setembro. Na margem das macrófitas, a profundidade da água variou entre 6 m em maio e 1,10 m em setembro; na copa das árvores submersas, entre 5.8 m e 0.8 m; nas áreas abertas, entre 6.1 m e 1.9 m.

As larvas de *Macrobrachium amazonicum* apresentaram variações de abundância de até um fator 100 durante o mesmo ciclo nictemeral. A análise de variância não paramétrica de Friedmann do número total de larvas mostrou diferenças significativas entre os horários de coleta ( $P < 0.05$ ; Tab. 1), tanto nas águas abertas, quanto na margem das

macrófitas ou na copa das árvores submersas, a maior densidade sendo observada as 22 horas (Fig. 2). Observou-se em apenas um caso, na copa das árvores submersas a 2 m, uma diferença não significativa entre os horários, provavelmente devido à heterogeneidade da distribuição espacial dos organismos numa das cinco coletas noturnas.

Após a transformação em  $\text{Log}(X + 1)$  dos dados brutos, foi feita uma análise paramétrica de variância para testar o efeito dos fatores **hora** e **profundidade** sobre a distribuição das larvas, independentemente do mês e do local de coleta, pois:

(1) o estudo da variação sazonal da abundância de larvas, mesmo sendo significativa, não está no âmbito deste trabalho e será apresentado posteriormente, e

(2) os três locais de coletas sendo diferentes, o fator **habitat** apresenta necessariamente um efeito, mas a ausência de réplicas de cada habitat impede a análise da sua influência sobre a abundância das larvas.

Para analisar o efeito da variação sazonal (fator **mes**) e do local de coleta (fator **habitat**), foi feita a seguinte análise paramétrica de variância:

$$\text{Log}(X + 1) = \text{constante} + \text{mes} + \text{habitat}$$

| fonte   | soma dos quadrados | df  | quadra do meio | f-ratio | P    |
|---------|--------------------|-----|----------------|---------|------|
| mes     | 8.719              | 1   | 8.719          | 4.807   | 0.03 |
| habitat | 6.405              | 2   | 3.202          | 1.766   | 0.17 |
| erro    | 351.859            | 194 | 1.814          |         |      |

A abundância das larvas mostra uma variação sazonal estatisticamente significativa: as seis coletas noturnas realizadas em épocas diferentes do ano são caracterizadas por números diferentes de larvas de camarão. O resíduo desta análise representa o número corrigido de larvas, o efeito dos fatores **mes** e **habitat** sendo eliminado. Segundo nossa hipótese de trabalho, há uma variação noturnal de abundância das larvas independentemente da época do ano e do local de coleta. O efeito dos fatores **hora** e **profundidade** sobre o número (corrigido) de larvas foi testado no seguinte modelo:

$$\text{Log}(X + 1) \text{ corrigido} = \text{constante} + \text{hora} + \text{prof.} + (\text{hora} * \text{prof.})$$

| fonte        | soma dos quadrados | df  | quadra do meio | f-ratio | P     |
|--------------|--------------------|-----|----------------|---------|-------|
| hora         | 18.966             | 5   | 3.793          | 2.498   | 0.032 |
| profundidade | 2.109              | 1   | 2.109          | 1.388   | 0.240 |
| hora*prof.   | 10.985             | 5   | 2.197          | 1.447   | 0.210 |
| erro         | 282.481            | 186 | 1.519          |         |       |

O número (corrigido) de larvas varia significativamente com o horário de coleta: os dados apresentam um pico de abundância às 22 horas, enquanto valores mínimos foram observados entre 06 e 18 horas, independentemente da profundidade amostrada (Fig. 3). Não houve interações significativas entre o horário de coleta e a profundidade amostrada. A hipótese de uma maior abundância das larvas nas águas superficiais durante o período noturno, independentemente da época do ano e do local de coleta, está verificada.

## Discussão

No lago Calado, FISHER et al. (1983) observaram zooplâncton unicamente nas águas superficiais bem oxigenadas entre 0.5 e 4.5 m, mas não evidenciaram nenhuma migração vertical. Entretanto, a estratégia de amostragem empregada por eles, com coletas sem réplicas realizadas durante um único ciclo de 24 horas, dificilmente pode testar a hipótese de migração vertical, mascarada pela distribuição reagrupada e movimentos ao a caso.

Um estudo das larvas de peixes Characiformes conduzido no paraná do Rei, Ilha do Careiro, mostrou uma distribuição homogênea tanto para os horários de coleta quanto para as profundidades amostradas (PETRY 1989). O autor explica esta homogeneidade de distribuição pela alta velocidade de corrente d'água do paraná do Rei, funcionando como meio de transporte para dispersão das larvas no lago de várzea, como também pela grande turbidez que prejudica a penetração da luz na coluna d'água.

Os resultados apresentados neste trabalho mostram nitidamente uma maior concentração das larvas de *Macrobrachium amazonicum* no epilímion do Lago do Rei às 22 horas, independentemente da época do ano ou do habitat amostrado. Mas a ausência de diferenças significativas entre a distribuição na superfície e a 2 m de profundidade, assim como a impossibilidade de realizar coletas mais profundas, evidenciando uma eventual concentração diurna dos organismos perto do substrato, enfraquecem a hipótese de migração vertical. Assim, a única alternativa para explicar o aumento significativo do número de indivíduos nas águas superficiais às 22 horas seria uma migração longitudinal! Porém, os três habitats amostrados evidenciam o mesmo fenômeno: as larvas eventualmente poderiam sair de dentro da cobertura de macrófitas ou das copas submersas para a periferia, mas elas não possuem nenhum esconderijo diurno em águas abertas, a não ser uma zona mais escura de profundidade maior.

Na Amazônia Central, vários autores relacionaram a distribuição vertical do zooplâncton nos lagos de várzea às condições físico-químicas da água (BRANDORFF 1977; BRANDORFF & ANDRADE 1978; FISHER et al. 1983). No meio lacustre, vários fatores físico-químicos apresentam variações nictemerais significativas, geralmente em relação com o ritmo das atividades biológicas (fotossíntese, respiração, decomposição...) dos organismos aquáticos. Análises realizadas no Lago do Rei (ODINETZ COLLART & MOREIRA 1989) mostraram um aumento importante do teor de oxigênio dissolvido durante o dia com valores máximos entre 14 e 18 horas, tanto na superfície enquanto a 2 m de profundidade (Fig. 4). O pH apresentou valores mínimos às 6 horas e valores máximos à tarde, sugerindo uma decomposição importante de material orgânico em relação à capacidade tampão da água. Entretanto, a amplitude dessa variação não ultrapassou 1.3 unidades. A concentração das larvas observada em águas superficiais no início da noite não pôde ser relacionada nem diretamente com um pico de oxigênio dissolvido nem com os valores de pH.

Segundo McLAREN (1963), quando não há limitação na oferta alimentar, o desenvolvimento dos crustáceos depende principalmente da temperatura. Nas águas com estratificação térmica bem marcada, ficar no fundo durante o dia, a uma temperatura mais baixa, oferece para o zooplâncton um ganho energético maior à possibilidade de se alimentar no fitoplâncton na superfície (ENRIGHT 1977; ENRIGHT & HONEGGER 1977). Apesar da sua localização subequatorial e da sua profundidade reduzida, que não ultrapassa 6 m nos habitats marginais amostrados, o Lago do Rei apresentou uma

estratificação térmica média de 0.5 °C entre 0 e 2 m, e de 0.6 °C entre 2 e 4 m durante um ciclo de 24 h. As variações diárias da temperatura da água ultrapassaram a variação anual, com uma amplitude média de 4 °C na superfície, 3 °C à 2 m e 2 °C a 4 m de profundidade (ODINETZ COLLART & MOREIRA 1989). Porém, o ganho energético ligado a uma descida diurna em águas de 0.5 °C a 0.6 °C mais frias é muito reduzido em comparação com um modelo metabólico estabelecido num lago com uma termoclina bem marcada.

No Panamá, ZARET e SUFFERN (1976) observaram uma migração vertical bem marcada do copépodo *Diaptomus gatunensis* no Gatun Lake, apesar de uma estratificação térmica da água de apenas 0.2 °C entre a superfície e o fundo a 16 m, o que invalida o modelo metabólico de McLAREN (1963). Investigando a estratégia alimentar do peixe planctívoro *Melaniris chaoresi*, eles interpretaram os movimentos migratórios nictemerais do zooplâncton como uma resposta adaptativa à predação, pois procura das presas pelos peixes planctófagos era feita visualmente de dia nas águas claras da superfície. Na Amazônia Central, várias espécies foram identificadas como fito e zooplânctófagas típicas, como *Hemiodopsis* spp., *Hemiodus unimaculatus*, *Leporinus fasciatus*, *Eigenmannia* sp., ou ocasionais, como *Auchenipterus nuchalis*, *Serrasalmus rhombeus* e *Tetragonopterus* sp. (FERREIRA 1984). No Lago do Rei, foram encontrados os planctófagos *Eigenmannina melapogon*, *Hemiodopsis microlepis*, *Hemiodus immaculatus*, *Hypophthalmus marginatus* e *H. edentatus*, e os pequenos predadores *Auchenipterus nuchalis* e *Acestrorhynchus falcirostris* (MERONA 1988). No gráfico 5, todos os peixes capturados durante o período 1986-1988 foram reagrupados por horário de coleta e por condição de estômago (vazio a cheio: 1 = 0-25 %; 2 = 25-50 %; 3 = 50-75 %; 4 = 75-100 %). Os planctófagos típicos, *Eigenmannina*, *Hemiodopsis* e *Hemiodus*, foram encontrados com estômagos cheios mais frequentemente durante o dia, nas coletas das 12 h e 17 h. *Hypophthalmus* spp. parece apresentar nenhum padrão nictemeral de alimentação, porém o número pequeno das amostras (*H. edentatus*: N = 10 e *H. marginatus*: N = 12) limita a discussão sobre essas duas espécies. Os pequenos predadores, *Auchenipterus* e *Acestrorhynchus*, mostram nitidamente uma atividade alimentar noturna.

Um modelo simples com uma única hipótese de significado adaptativo não parece adequado para explicar um comportamento tão elaborado como a migração vertical de zooplâncton. Nos lagos sub-equatoriais de pouca profundidade, sem termoclina bem marcada, o ganho energético ligado a uma descida diurna em águas profundas é reduzido. Os organismos sobem para superfície depois do pôr-do-sol provavelmente tanto para evitar os predadores planctófagos diurnos, quanto para aproveitar o aumento diurno da biomassa do fitoplâncton, enquanto as condições de oxigênio ainda não estão prejudicadas pela respiração noturna.

## Resumo

Foram coletadas as larvas do camarão *Macrobrachium amazonicum* durante seis ciclos de 24 horas no Lago do Rei, Ilha do Careiro, na superfície e a 2 m de profundidade, em três habitats diferentes. A distribuição das larvas mostrou um aumento significativo da densidade às 22 horas, independentemente do período do ano e do tipo de habitat, sugerindo um padrão de migração vertical nictemeral.

Este comportamento não pode ser relacionado nem diretamente com as variações do oxigênio dissolvido, nem com as do pH. Porém, a estratificação térmica da água (diferença média de 0.5 °C entre a superfície e 2 m, e de 0.6 °C entre 2 m e 4 m) sugere uma relação entre essa migração e uma eficiência metabólica resultando da descida diurna em águas mais frias. Entretanto, em águas lacustres tropicais, predação por planctívoros visualmente dependente aparece com um factor mais importante no significado adaptativo da distribuição nictemeral do macrozooplâncton que uma estratificação térmica pouco marcada. O ritmo diurno de atividade alimentar evidenciado para as espécies predominantes de peixes planctívoros do Lago do Rei reforça esta hipótese.

## Agradecimentos

Este trabalho foi realizado no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) no quadro do projeto Careiro (ORSTOM/INPA/MAX PLANK Institut), financiado pela Comunidade Europeia. Os autores agradecem ao Departamento de Biologia Aquática pelo apoio técnico; aos pescadores Alcides Guedes dos Santos e Jurandir Pina do Nascimento pela colaboração no campo; ao Carlos Palacio pela realização dos desenhos, ao Dr. William Magnusson pelas sugestões e apoio em informática, e ao referece anônimo pela correção do texto em português.

## Referências bibliográficas

- ARCIFA-ZAGO, M.S. (1978): Vertical migration of *Daphnia gessneri* HERBST (1967) in American Reservoir, State of São Paulo, Brazil. - Verh. Internat. Verein. Limnol. **20**: 1720-1726.
- BEGG, G.W. (1976): The relationship between the diurnal movements of some zooplankton and the sardine *Limnothrissa miodon* in Lake Kariba, Rhodesia. - Limnol. Oceanogr. **21**: 529-539.
- BRANDORFF, G.O. (1977): Untersuchungen zur Populationsdynamik des Crustaceenplanktons im tropischen Lago Castanho (Amazonas, Brasilien). - Ph.D.-thesis, Univ. Kiel, 108 S.
- BRANDORFF, G.O. & E.R. DE ANDRADE (1978): The relationship between the water level of the Amazon river and the fate of the zooplankton populations in Lago Jacaretinga, a várzea lake in Central Amazon. - Studies on Neotropical Fauna and Environment **13**: 63-70.
- CLARKE, G.L. (1934): Further observations on the diurnal migration of copepods in the Gulf of Maine. - Bio. Bull. **67**: 432-455.
- DEEVEY, E.S., DEEVEY, G.B. & M. BRENNER (1980): Structure of zooplankton communities in the Peten lake district, Guatemala. - In: KERFOOT, W.D. (ed.): Evolution and ecology of zooplankton communities. New England, Univ. Press: 669-678.
- DINDLE, H. (1980): Ecology and evolution of migration. - In: GAUTHREAUX, S.A. (ed.): Animal migration, orientation and navigation. Academic Press: 1-101.
- ENRIGHT, J.T. (1977): Diurnal vertical migration: adaptive significance and timing. Part 1. Selective advantage: a metabolic model. - Limnol. Oceanogr. **22**: 856-872.
- ENRIGHT, J.T. & H.W. HONEGGER (1977): Diurnal vertical migration: adaptive significance and timing. Part 2. Test of the model: details of timing. - Limnol. Oceanogr. **22**: 873-886.
- FERREIRA, E.J.G. (1984): The fish fauna of Curua-Una reservoir, Santarém, Para. II - Food and feeding habits of the main species. - Amazoniana **9**(1): 1-16.
- FISHER, T.R., MELACK, J.M., ROBERTSON, B., HARDY, E.R. & L.F. ALVES (1983): Vertical distribution of zooplankton and physico-chemical conditions during a 24 hour period in an amazon floodplain lake - Lago Calado, Brazil. - Acta Amazonica **13**(3-4): 475-487.
- GAUTHREAUX, S.A., Jr. (1980): The influence of long term and short term climatic changes on the dispersal and migration of organisms. - In: GAUTHREAUX, S.A. (ed.): Animal migration, orientation and navigation. Academic Press: 103-174.

- HARDY, A.C. (1956): The Open Sea. Its natural history: the world of plankton. - Houghton, Boston, Massachusetts.
- HOLTHUIS, L.B. (1952): A general revision of the Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Americas. II The subfamily Palaemoninae. - Occ. Pap. Allan Hancock Found. 12, 396 pp., 55 pls.
- UTCHINSON, G.E. (1967): A treatise on limnology. - In: WILEY, J. (ed.) Introduction to Lake biology and the Limnoplankton, New York, Vol. 2: 725-788.
- LEWIS, W., Jr. (1979): Zooplankton community analysis. - New York, Springer Verlag. 163 p.
- LONGHURST, A.R. (1976): Migration. - In: CUSHING, D.H. & J.J. WALSH (eds.): The ecology of the Seas: 116-137.
- MAGALHÃES, C. (1985): Desenvolvimento larval obtido em laboratório de palaemonídeos da região amazônica. I. *Macrobrachium amazonicum* (HELLER, 1862) (Crustacea, Decapoda). - Amazoniana 9(2): 247-274.
- McLAREN, I.A. (1963): Effects of temperatures on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration. - J. Fish Res. Bd. Can. 20: 685-727.
- McLAREN, I.A. (1974): Demographic strategy of vertical migration by a marine copepod. - Am. Nat. 108: 91-102.
- MERONA DE, B. (1988): Description et dynamique des peuplements de poissons du lac. In: Conditions écologiques et économiques de la production d'une île de várzea: Careiro. - Rapport terminal, ORSTOM, Paris: 122-155.
- ODINETZ COLLART, O. (1987): La pêche crevetteière de *Macrobrachium amazonicum* (Palaemonidae) dans le Bas-Tocantins, après la fermeture du barrage de Tucuruí (Brésil). - Rev. Hydrobiol. trop. 20(2): 131-144.
- ODINETZ COLLART, O. & L. MOREIRA (1989): Quelques caractéristiques physicochimiques d'un lac de várzea en Amazonie Centrale (Lago do Rei, Ilha do Careira). - Rev. Hydrobiol. Trop. 22(3): 191-199.
- PETRY, P. (1989): Deriva de ictioplankton no Parana do Rei, várzea do Careiro, Amazônia Central, Brasil. - Tese de Mestrado, INPA/FUA, Manaus, Brasil.
- RUTTNER, F. (1943): Beobachtung über die tägliche Vertikalwanderung des Planktons in tropischen Seen. - Arch. Hydrobiol. 40: 474-492.
- WORTHINGTON, E.B. & C.K. RICARDO (1936): Scientific results of the Cambridge Expedition to the East African lakes 1930-31. (vol. 17): The vertical distribution and movements of the plankton in Lakes Rudolf, Naivasha, Edward and Buyoni. - J. Limnol. Soc. Zool. 40:33-69.
- ZARET, T.M. & J.S. SUFFERN (1976): Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. - Limnol. Oceanogr. 21: 804-813.



Tabela 1: Teste de Freedmann para distribuição das larvas de *M. amazonicum* em relação ao horário de coleta, nas águas periciais superficiais e a 2 m de profundidade, nos três habitats estudados, considerando as seis (cinco) coletas nictemerais.

| Habitat e profundidade   | Abundância máxima | $\chi^2$ | P     |
|--------------------------|-------------------|----------|-------|
| <b>Águas abertas</b>     |                   |          |       |
| superfície               | 22 h - 02 h       | 14.69    | 0.025 |
| 2 m                      | 22 h - 02 h       | 11.07    | 0.05  |
| <b>Margem macrófitas</b> |                   |          |       |
| superfície               | 22 h - 02 h       | 11.60    | 0.05  |
| 2 m                      | 22 h              | 13.14    | 0.025 |
| <b>Árvores submersas</b> |                   |          |       |
| superfície               | 22 h              | 12.19    | 0.05  |
| 2 m                      | 22 h e 06 h       | 1.43     | 0.01  |

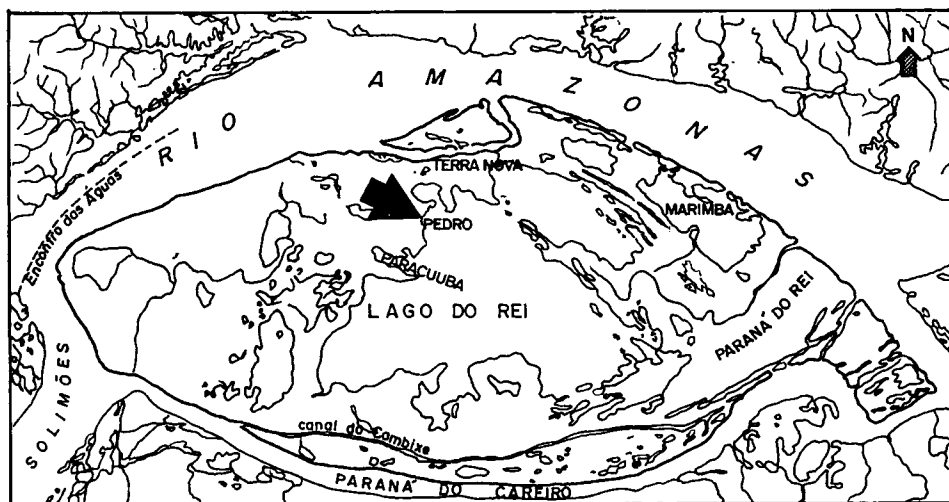
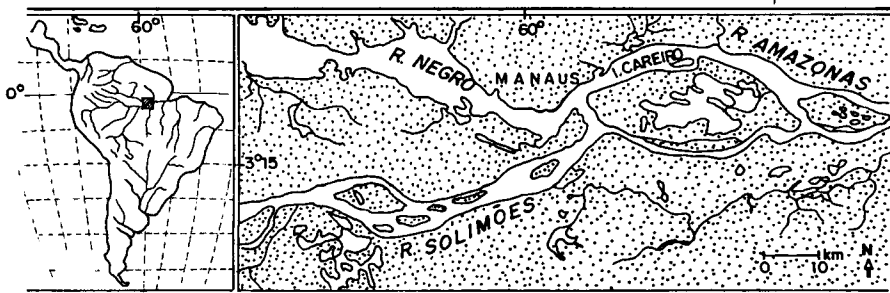


Figura 1:  
Localização geográfica do local de estudo: Lago do Rei, Ilha do Careiro.

Figure 1:  
Situation of the Careiro Island and of the sampling sites.

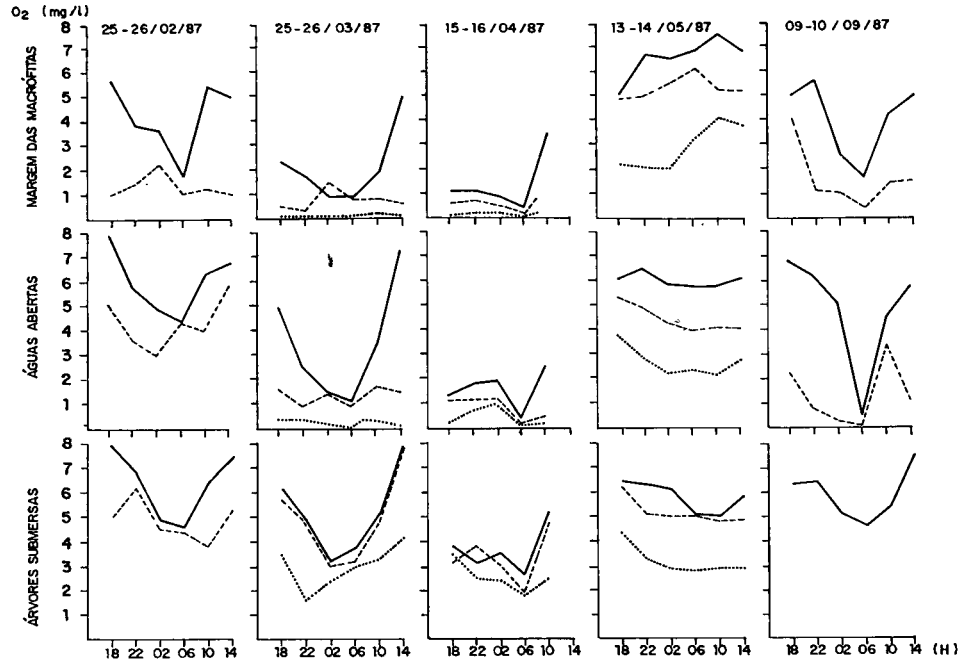


Figura 4:  
 Variações nictemerais do teor de oxigênio dissolvido (mg/l) no Lago do Rei, na superfície (—), a 2 m (---) e a 4 m de profundidade (...), na margem das macrófitas, em águas abertas e na copa das árvores submersas.

Figure 4:  
 Diel variations of dissolved oxygen (mg/l) at the surface (—), at depths of 2 m (---) and 4 m (...) from the edge of the floating meadows, of the inundated forest and in open water.

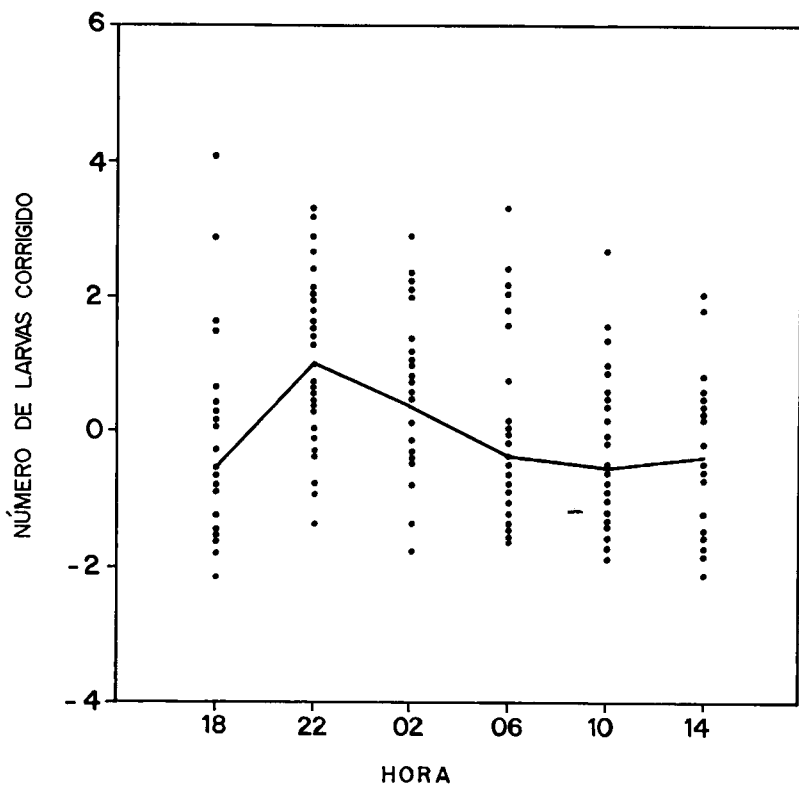


Figura 3:  
Padrão de variação nictemeral do número (corrigido) de larvas de *M. amazonicum* independentemente da profundidade e do tipo de habitat amostrado.

Figure 3:  
Diel variations of the corrected number of *M. amazonicum* larvae in Lago do Rei, independent of depth and habitat.

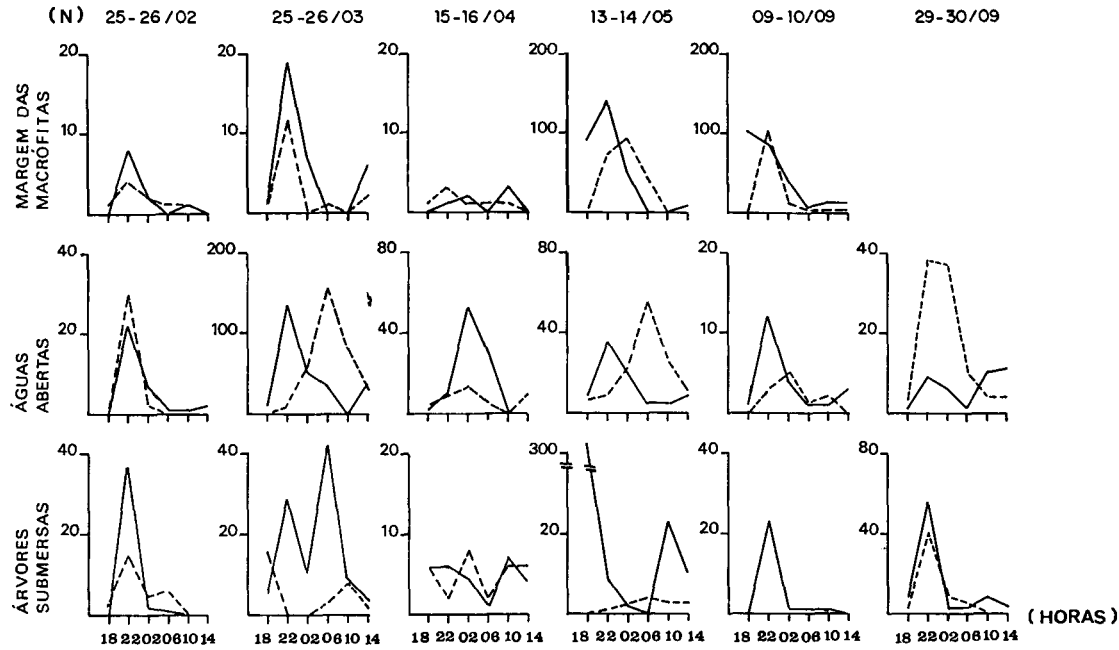


Figura 2:  
 Variação do número de larvas de *Macrobrachium amazonicum* ( $N/50\text{ m}^3$ ) coletadas durante seis ciclos nictemerais em 1987 no Lago do Rei, na superfície (—) e a 2 m de profundidade (---), na margem das macrófitas, em águas abertas e na copa das árvores submersas.

Figure 2:  
 Variations of larval density ( $N/50\text{ m}^3$ ) of *Macrobrachium amazonicum* collected in 1987 during six diel cycles from surface waters (—), of Lago do Rei at depths of 2 m (---) from the edge of the floating meadows, of the inundated forest and in open water.

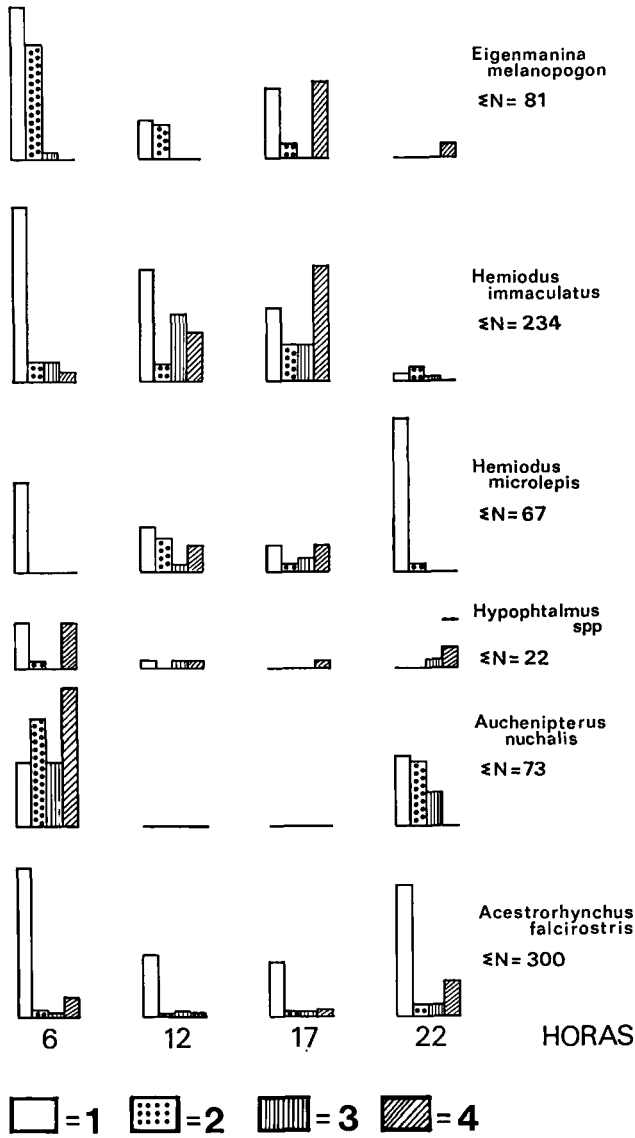


Figura 5:  
 Padrão nictemeral de alimentação de seis espécies predominantes de peixes planctívoros (típicas e ocasionais) coletados em 1986-1988 no Lago do Rei: variação do volume do conteúdo estomacal (1 = 0-25 %; 2 = 25-50 %; 3 = 50-75 % e 4 = 75-100 %) em relação ao horário de coleta.

Figure 5:  
 Diel feeding patterns of the six predominant planktivorous fish species (obligatory and occasional) collected in 1966-1988 in Lago do Rei: stomach contents frequency (1 = 0-25 %; 2 = 25-50 %; 3 = 50-75 % e 4 = 75-100 %) in relation to capture time.