

Biotupé: Meio Físico,
Diversidade Biológica e Sociocultural do Baixo Rio Negro, Amazônia Central
Edinaldo Nelson SANTOS-SILVA, Fábio Marques APRILE, Veridiana Vizoni SCUDELLER,
Sérgio MELO (Orgs.),
Editora INPA, Manaus, 2005



Capítulo 7

Diversidade Biológica

Distribuição vertical do zooplâncton e sua relação com as variáveis ambientais

Daniel PREVIATTELLI¹

¹Mestrado em Biologia de Água Doce e Pesca Interior do Programa Integrado de Pós-Graduação em Biologia Tropical e Recursos Naturais INPA/UFAM
Bolsista CNPq
e-mail: dpreviattelli@gmail.com

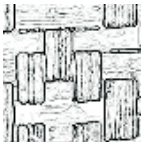
Edinaldo Nelson dos SANTOS-SILVA²

e-mail: nelson@inpa.gov.br

& Assad José DARWICH²

²Coodenação de Pesquisas em Biologia Aquática, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia.
e-mail: ajdarwich@yahoo.com.br

RESUMO - A flutuação vertical da densidade zooplanctônica na coluna d'água foi estudada durante um ciclo nictemeral, no período de seca (novembro de 2001), no Lago Tupé. Dos grupos considerados, somente os adultos e os copepoditos de *Aspinus acicularis* (Copepoda, Calanoida), *Bosmina longirostris* (Cladocera) e *Bosminopsis deitersi* (Cladocera) apresentaram um padrão de migração vertical noturna. Os outros grupos não apresentaram padrão de migração vertical, tendo no entanto, apresentado distribuição heterogênea, com densidade maior de indivíduos nas camadas mais profundas durante todo o período. A distribuição dos organismos, de uma maneira geral, está de acordo com a hipótese da mudança na luminosidade solar induzir a migração. Porém há organismos que possuem um comportamento diferente do esperado e que provavelmente estão sob a influência de outros fatores como a distribuição do alimento e a estratificação térmica e de



oxigênio, que são discutidos.

PALAVRAS-CHAVE: migração vertical nictemeral, zooplâncton, águas pretas, Amazônia Central.

Introdução

A heterogeneidade na distribuição vertical, e em especial a migração, é um fenômeno observado em diferentes organismos zooplanctônicos. Segundo Hutchinson (1967), os primeiros registros desse fenômeno foram feitos por Weissmann (1877), Forel (1877), e posteriormente por Pavesi (1882) e Francé (1894). Trabalhos como os de Clarke (1934), Wells (1960), Ferrato (1967) e Green (1967) também trazem descrições sobre a distribuição heterogênea de populações zooplanctônicas, incluindo movimentos ativos diurnos na coluna d'água (migração vertical nictemeral), com destaque às possíveis implicações ecológicas relacionadas à predação por peixes e ciclagem de nutrientes entre diferentes estratos da coluna d'água.

São reconhecidos diferentes tipos de migração vertical nictemeral. A classificação mais usual leva em conta o horário do dia em que há deslocamento dos indivíduos de uma profundidade para outra na coluna d'água: quando há o deslocamento para camadas mais superficiais e oxigenadas da água durante a noite, dá-se o nome de *migração noturna*, que por ser a mais freqüente é também chamada de *migração normal*; quando este deslocamento ocorre durante o dia, dá-se o nome de *migração reversa* (Lampert & Sommer, 1997).

A ocorrência de migração vertical é mais facilmente observada em lagos estratificados, onde existem diferenças marcantes entre o epilímnio e o hipolímnio (Margalef, 1983; Wetzel, 1983), sendo que a migração noturna tem uma relação direta com a profundidade, transparência e produtividade do lago (Hutchinson, 1967). A migração vertical é também diretamente associada à respostas fisiológicas desencadeadas por estímulos ambientais como luz e temperatura. As hipóteses elaboradas para explicar a migração relacionam esse comportamento à vantagens metabólicas, em especial para organismos filtradores (Lampert & Sommer, 1997; Lampert *et al.*, 1988), ou

como uma forma de evitar predadores que se guiam pela visão (Zaret & Kerfoot, 1975; Zaret & Stuffer, 1976; Arcifa-Zago, 1978), ambas conferindo vantagem adaptativa.

Estudos recentes procuraram compreender a ação desses fatores em conjunto. Dodson (1990) e Han & Straškraba (2001) elaboraram modelos matemáticos que prevêem seu comportamento em função de determinadas variáveis ambientais (luz, temperatura, etc.) e biológicas (presença de predadores, movimento vertical de algas, etc.). Autores como Lampert (1989) e Dini & Carpenter (1991), realizaram experimentos para verificar as hipóteses citadas anteriormente. Gaudy & Verriopoulos (2004) usaram esses comportamentos para descrever as espécies. Hays (2003) fez uma revisão a respeito do significado adaptativo do deslocamento vertical do zooplâncton e das conseqüências deste fenômeno para o ecossistema. Seu trabalho aponta grandes diferenças no conhecimento em diferentes regiões do globo e faz duas colocações importantes: que a razão verdadeira para a migração é a fuga de predadores e, devido aos recentes avanços tecnológicos, agora podemos investigar com maior precisão padrões específicos de migração de determinadas espécies, especialmente dos vertebrados.

Mas apesar desse nível elevado de conhecimento, a desigualdade entre as regiões faz com que nas áreas onde há poucos estudos, trabalhos descritivos sejam necessários. O registro da ocorrência desse fenômeno



no Brasil até o momento está restrito à poucos ambientes (Arcifa-Zago, 1978; Nogueira & Panarelli, 1997; Peticarrari *et al.*, 2003; Peticarrari *et al.*, 2004). Na região amazônica em especial, Fisher *et al.* (1983) descreveram o fenômeno em águas brancas. Brandorff (1978a) fez um estudo com o objetivo de comparar o zooplâncton em águas brancas e águas pretas. Hardy (1980) também fez essa comparação entre os lagos Cristalino e Tarumã-Mirim (água preta) e os lagos Redondo, Jacaretinga e Castanho (água branca). Portanto, poucos trabalhos enfocaram a distribuição vertical do zooplâncton em águas pretas.

Este estudo teve como objetivo verificar a distribuição vertical do zooplâncton, a ocorrência de migração vertical em lagos de águas pretas na Amazônia e apontar algumas de suas implicações para a dinâmica desses ecossistemas, bem como discutir a interferência da migração na metodologia de amostragem usada nos estudos sobre zooplâncton na região.

Por possuir diferentes graus tróficos, em função do pulso de inundação, o lago Tupé é caracterizado como um lago distrófico, oligotrófico, momentaneamente meso-oligotrófico, chegando a ser, durante o período de águas baixas (seca), meso-eutrófico (Rai & Hill, 1982). Durante a seca, há um aumento da concentração de nutrientes, especialmente fósforo, devido ao menor volume de água no sistema, alterando assim seu estado trófico (Rai & Hill, 1980; 1981a; 1981b). Portanto, neste trabalho, inferências são feitas a respeito da distribuição vertical do zooplâncton durante o período de águas baixas. Futuros estudos deverão ser realizados

para verificar possíveis diferenças entre os outros períodos do ciclo hidrológico.

Materiais e Métodos

O período de seca de 2001 (novembro), na estação ET10 (fig. 1b, Aprile *et al.*, 2005, neste volume), foi coletado um volume de 36l de água, em intervalos de 3 horas, a cada metro de profundidade, da sub-superfície até o fundo do lago (4,5m), utilizando um coletor Schindler/Patalas de 12l. As amostras foram filtradas através de uma rede com abertura de malha de 55 μ m e fixadas em formol neutralizado com tetraborato de sódio, com uma concentração final de 6%. Os indivíduos foram identificados com o auxílio de literatura especializada (Goulden, 1968; Koste, 1978; Negrea, 1983; Reid, 1985; Korovchinsky, 1992; Dussart & Defaye, 1995; Nogrady *et al.*, 1995; Segers, 1995; Elmoor-Loureiro, 1997) e contados utilizando-se microscópio estereoscópico. Foram considerados os seguintes grupos: Cladocera, Copepoda e Rotifera, assumindo que cada subgrupo possui um comportamento diferente e, conseqüentemente, uma distribuição diferente na coluna d'água.

Simultaneamente foram medidos *in situ*, a temperatura, o oxigênio dissolvido, o potencial hidrogeniônico e a condutividade elétrica da água, como descrito no capítulo de Darwich *et al.* (2005).

Resultados e Discussão

Os parâmetros físicos e químicos revelaram uma estratificação térmica e de oxigênio dissolvido, com um metalímnio bastante marcado entre 2,5 e 3,0m (Figs. 1 e 2).

Os valores de oxigênio dissolvido e condutividade (Fig. 3) mostraram diferenças entre as profundidades. O oxigênio dissolvido mostra números semelhantes entre a sub-superfície e 2m (zona rica em oxigênio), declínio acentuado entre 2 e 3 m (oxiclina) e entre 3 metros de profundidade e o fundo do lago uma nova semelhança de valores próximos a zero (zona anóxica). Essa configuração assemelha-se com a de um lago meromítico, como observado por Darwich *et al.* (2005,

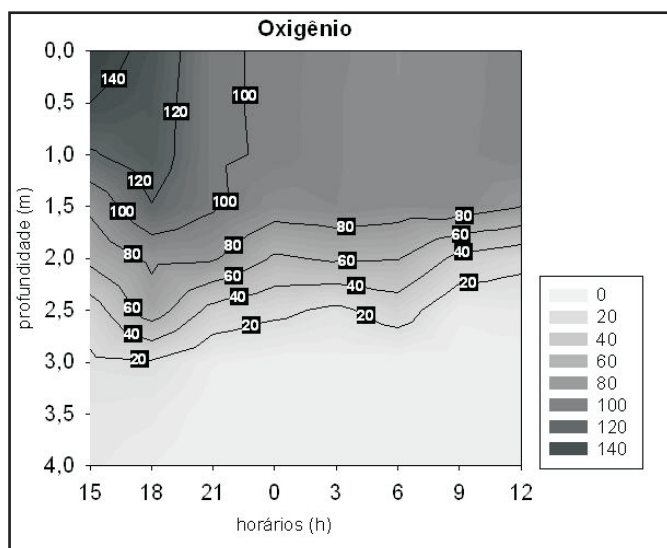


Figura 1. Variação vertical nictemeral da saturação do Oxigênio (%), representada por isopletas a intervalos de 20%, em novembro de 2001.

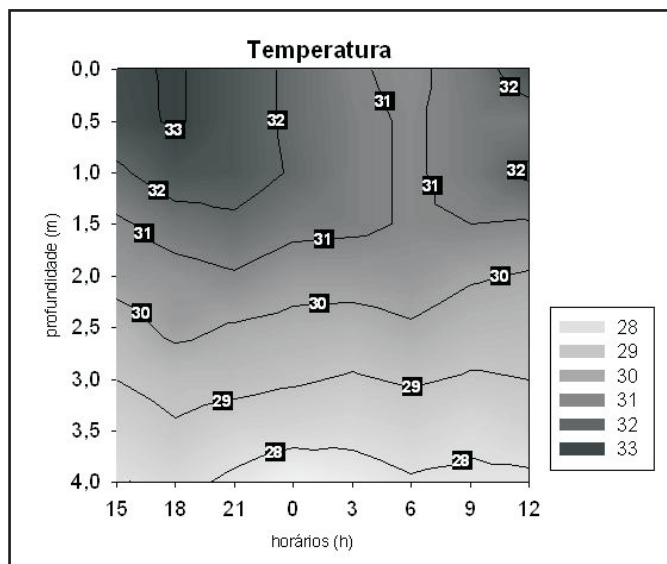


Figura 2. Variação vertical nictemeral da Temperatura (°C), representada por isopletas a intervalos de 1°C, em novembro de 2001.

neste volume). Ao longo do ciclo nictemeral estudado, flutuações mais acentuadas aparecem entre os horários diurnos e nas camadas superficiais da coluna d'água (até 2m).

A concentração hidrogeniônica mostrou pequena alteração entre os horários e entre as profundidades (Fig. 4). No entanto, há uma discreta alteração a 2m de profundidade, diminuindo de 5,0 para 4,5 entre 1 e 4 metros, com pico de alteração a 2,5m.

A distribuição das populações na coluna d'água mostrou-se heterogênea, porém, foi observado um padrão geral. Durante o dia os indivíduos tendem a se concentrar nas regiões mais profundas (abaixo de 2m), e durante a noite distribuem-se mais homogeneamente em toda a coluna d'água. Esse comportamento se assemelha com a descrição da migração conhecida como *noturna* ou normal (Hutchinson, 1967). Esse comportamento é mais claramente constatado entre os adultos e copepoditos de *Aspinus acicularis* (Copepoda, Calanoida), apresentado nas figuras 5 e 6 e *Bosmina longirostris* (Cladocera) sendo menos notável em *Bosminopsis deitersi* (Cladocera), como apresentado nas figuras 11 e 12. O fato destas três espécies serem filtradoras ajuda a explicar o seu deslocamento, que pode estar relacionado com a otimização metabólica citada por Lampert & Sommer (1997).

A distribuição de *Holopedium amazonicum* também apresentou uma distribuição heterogênea, com um número maior de indivíduos entre três e quatro metros, durante todos os horários (Fig. 13). Náuplios de Copepoda (Fig. 7) e os Rotifera encontrados aparentemente não



apresentam migração, apesar de terem apresentado uma distribuição vertical heterogênea (Fig. 14).

Lass *et al.* (2000) realizaram experimentos com “plankton tower” para verificar a capacidade dos cladóceros de ficar em ambiente anóxico, encontrando respostas diferentes no padrão de migração em diferentes níveis de concentração de oxigênio no hipolímnio, o que pode explicar a presença de uma migração diferente encontrada em ambiente com pouco oxigênio.

Han & Straškraba (2001) afirmam que o principal fator que induz a migração é a mudança relativa na intensidade luminosa. Mas a foto-resposta é modificada por outras variáveis ambientais: pressão de predação, alimento e a própria temperatura.

Winder *et al.* (2003) também discutiram a relação das condições de alimentação e as grandes profundidades. Kessler (2004) trabalhou com a otimização do “fitness” balanceando alimento e temperatura em *Daphnia*, encontrando um menor gasto de energia nos indivíduos em regiões mais frias da coluna d’água em relação aos que permaneciam em temperatura mais alta.

O fato de não haver mistura das camadas mais profundas também pode influenciar na distribuição, uma vez que se não há mistura de água, não há deslocamento de matéria ou energia para os extratos mais superficiais. Isso influencia na distribuição do alimento na coluna d’água, fazendo com que boa parte da matéria fique em extratos mais profundos e, conseqüentemente, aqueles organismos que utilizam esse material. Espécies como *H. amazonicum* tem um comportamento que parece seguir essa distribuição.

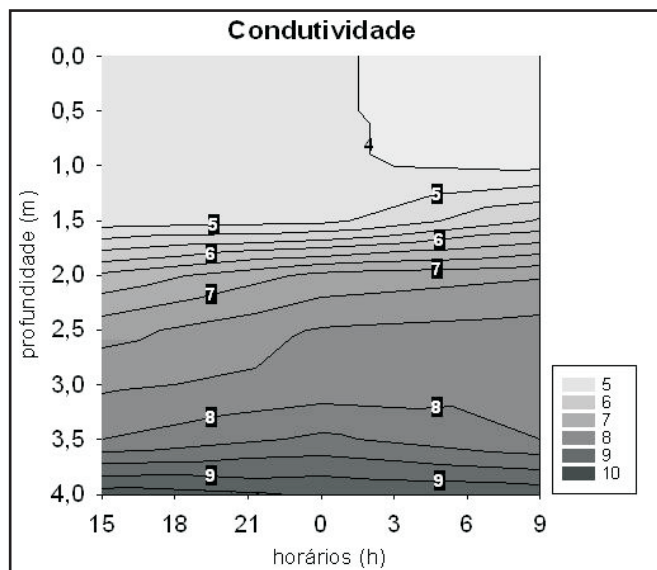


Figura 3. Variação vertical nictemeral da Condutividade ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), representada por isopletas a intervalos $1\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, em novembro de 2001.

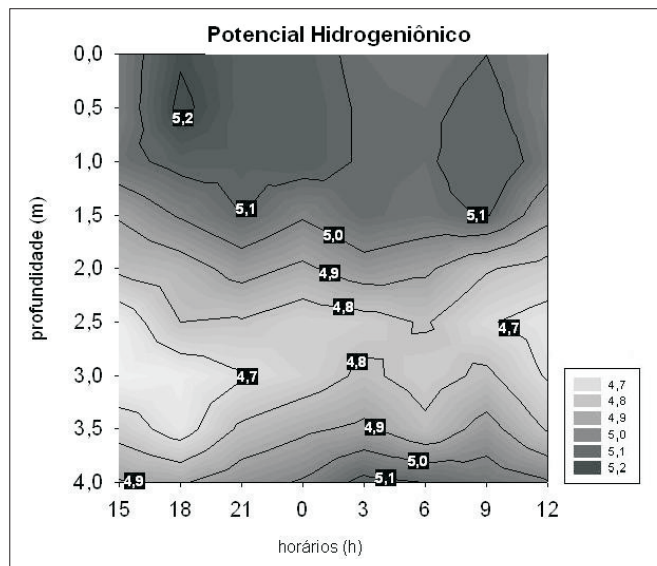


Figura 4. Variação vertical nictemeral do Potencial Hidrogeniônico, representada por isopletas a intervalos de 0,1, em novembro de 2001.

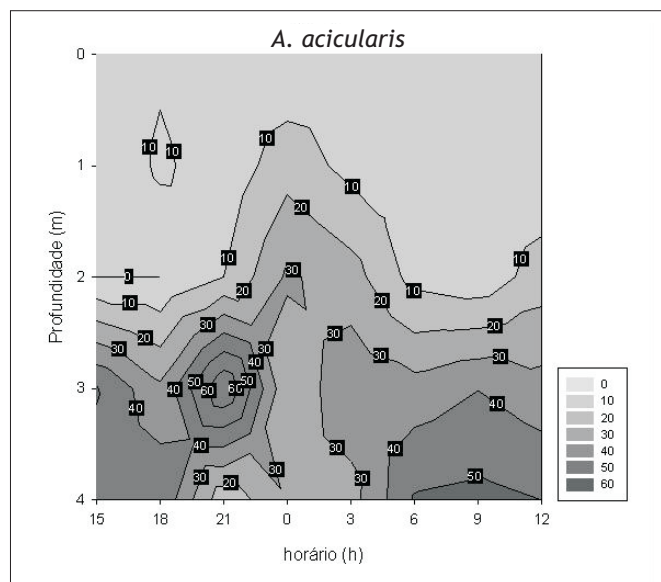


Figura 5. Distribuição vertical nictemeral de adultos de *Aspinus acicularis*, representada por isopletas, em novembro de 2001.

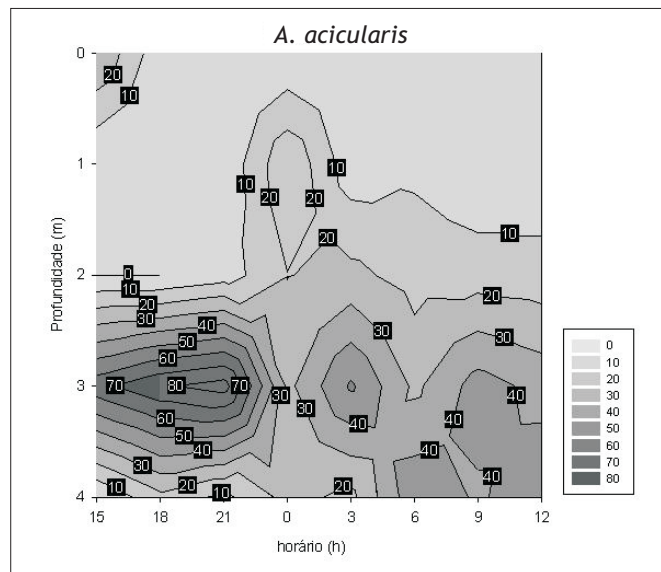


Figura 6. Distribuição vertical nictemeral de copepoditos de *Aspinus acicularis*, representada por isopletas, em novembro de 2001.

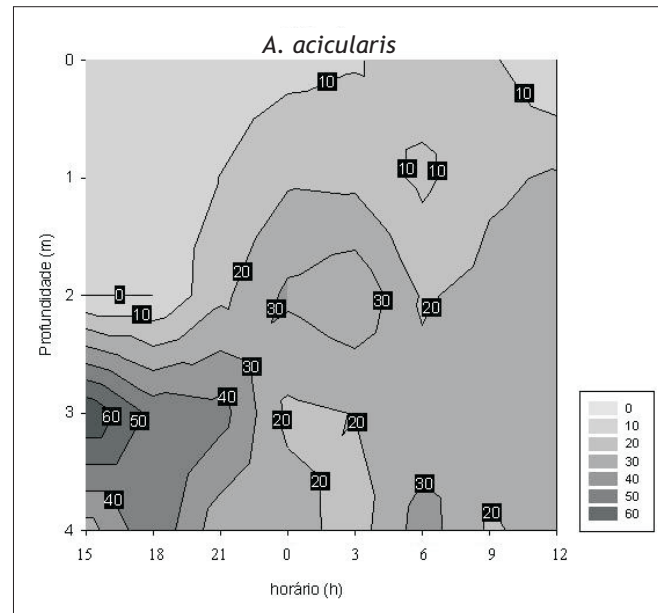


Figura 7. Distribuição vertical nictemeral de nauplius de *Aspinus acicularis*, representada por isopletas, em novembro de 2001.

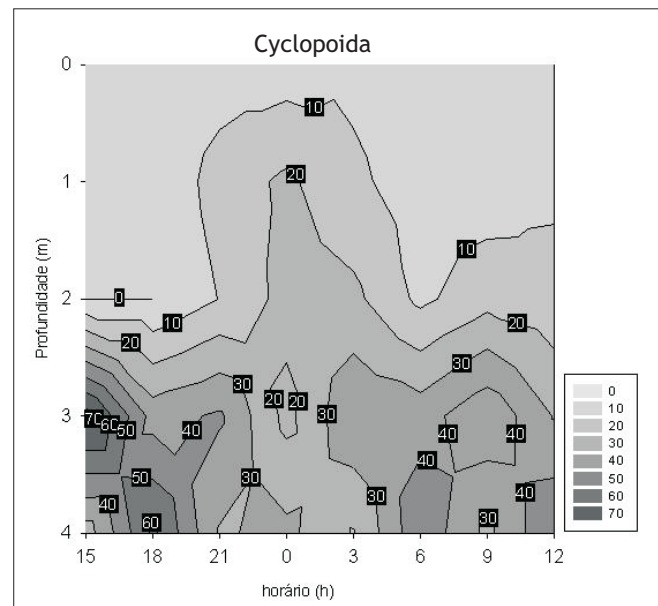


Figura 8. Distribuição vertical nictemeral de adultos Cyclopoida, representada por isopletas, em novembro de 2001.

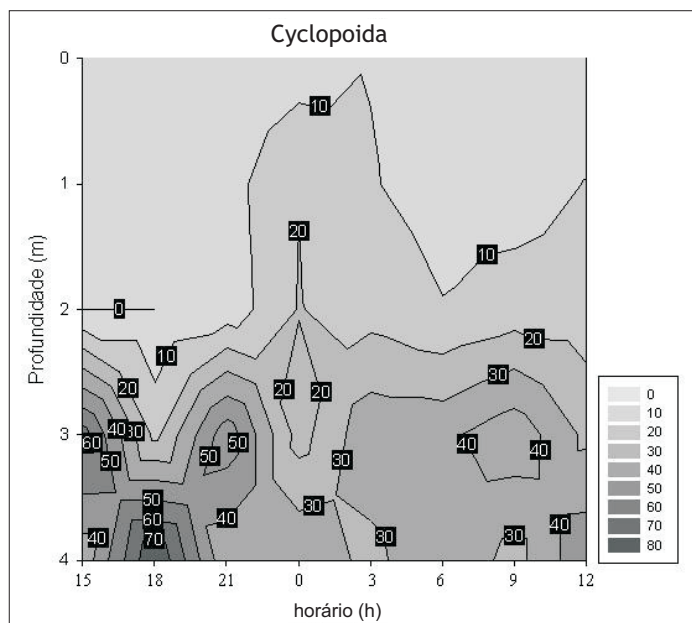


Figura 9. Distribuição vertical nictemeral de copepoditos Cyclopoida, representada por isopletas, em novembro de 2001.

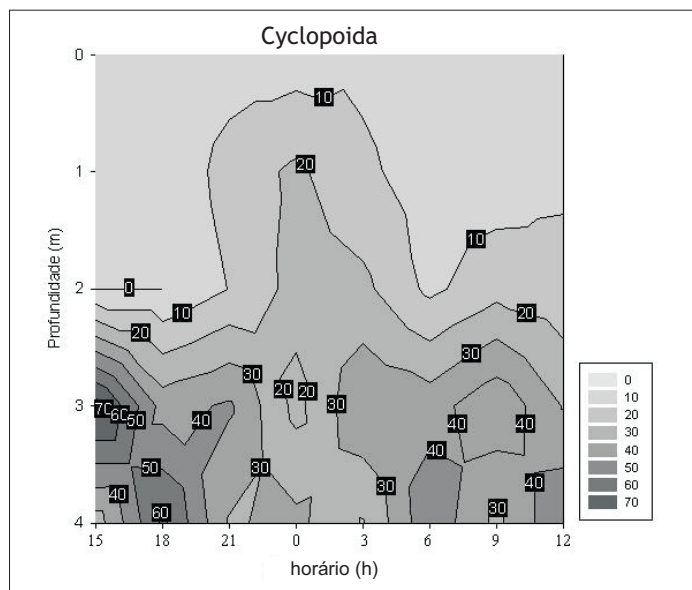


Figura 10. Distribuição vertical nictemeral de nauplius de Cyclopoida, representada por isopletas, em novembro de 2001.

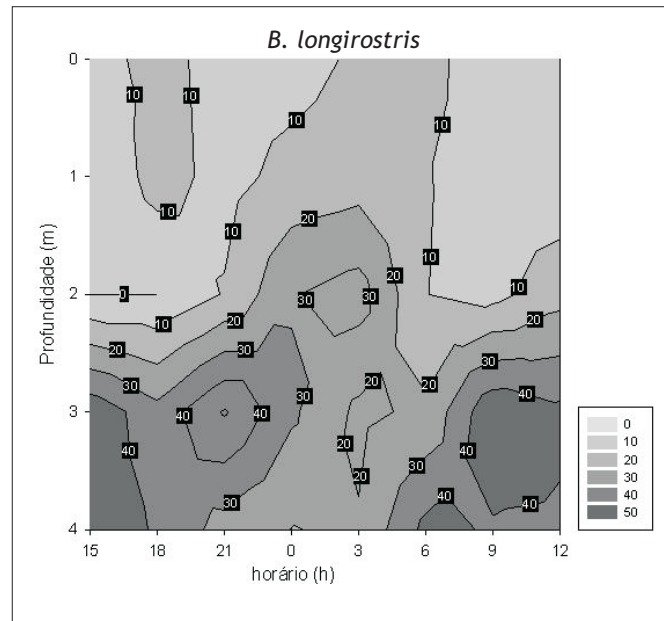


Figura 11. Distribuição vertical nictemeral de *Bosmina longirostris*, representada por isopletas, em novembro de 2001.

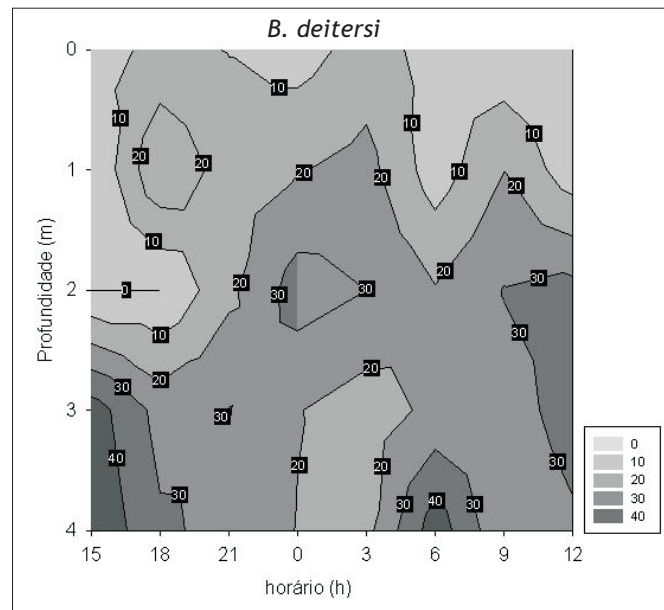


Figura 12. Distribuição vertical nictemeral de *Bosminopsis deitersi*, representada por isopletas, em novembro de 2001.

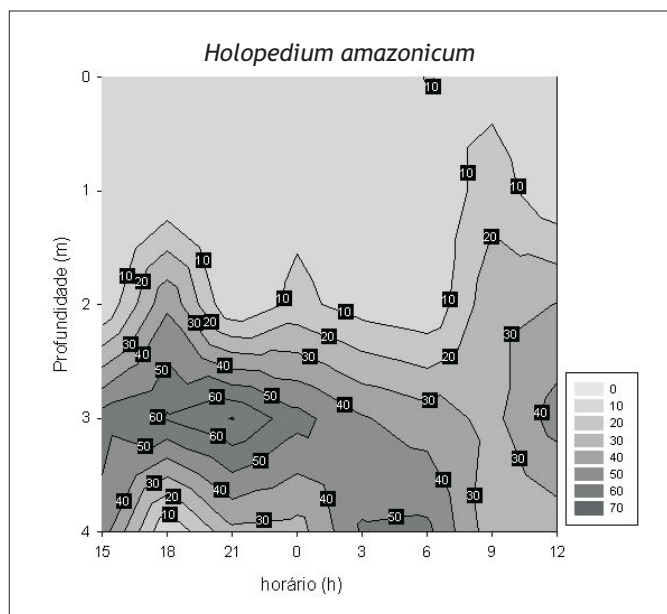


Figura 13. Distribuição vertical nictemeral de *Holopedium amazonicum*, representada por isopletas, em novembro de 2001.

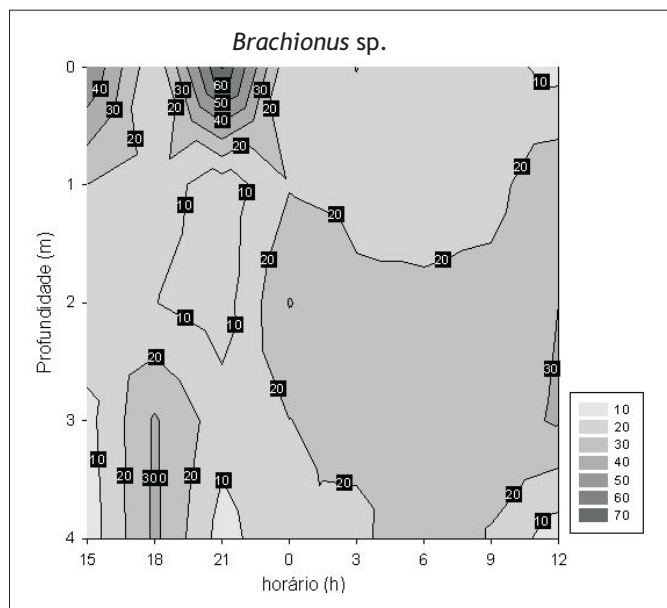


Figura 14. Distribuição vertical nictemeral de *Brachionus sp.*, representada por isopletas, em novembro de 2001.

Conclusão

Foi observada migração vertical nictemeral de alguns taxa componentes do zooplâncton, no Lago Tupé, no período da seca. Adultos e copepoditos do copépodo calanóide *Aspinus acicularis* e os cladóceros *Bosmina longirostris* e *Bosminopsis deitersi* apresentaram um padrão de migração vertical noturna. Os outros grupos não apresentaram padrão de migração vertical, tendo apresentado distribuição heterogênea, com densidade maior de indivíduos nas camadas mais profundas durante todo o período diurno.

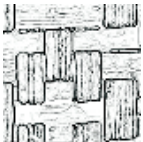
A distribuição dos organismos que apresentam migração vertical, de uma maneira geral está de acordo com a hipótese da mudança na luminosidade solar induzir a migração. Os organismos que possuem um comportamento diferente do esperado provavelmente estão sob a influência de outros fatores como a distribuição do alimento e a estratificação térmica e de oxigênio.

Quanto às estratégias de amostragem, a constatação da presença deste fenômeno implica em uma mudança na metodologia de coleta de zooplâncton. No lago Tupé, em virtude dos organismos planctônicos analisados se concentrarem abaixo dos 2m de profundidade, a estratégia usual de amostragem próximo à superfície resulta numa subestimativa da diversidade e da abundância do zooplâncton. Mesmo que esse padrão não se repita nos outros lagos de água preta da região, estes resultados indicam fortemente que, a partir de agora, em estudos desta natureza, se passe a amostrar toda a coluna d'água e não apenas determinadas profundidades.



Bibliografia Citada

- Arcifa-Zago, M. S. 1978. Vertical Migration of *Daphnia gessneri* Herbst, 1967, in Americana Reservoir, State of São Paulo, Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20: 1720-1726.
- Brandorff, G. O. 1978. Preliminary comparison of the crustacean plankton of a wite water and black water lake in Central Amazonia. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20: 1198-1202.
- Clarke, G. 1934. Factors Affecting the vertical distribution of copepods. *Ecological Monographs*, 4 (4): 530-540.
- Darwich, A. J.; Aprile, F. M.; Robertson, B. A. & Alves, L. F. 2005. Limnologia do lago Tupé: dinâmica espaço-temporal do oxigênio dissolvido. In: Santos-Silva, E. N.; Aprile, F. M.; Schudeller, V. V. & Melo, S. (Eds.). *BioTupé: meio físico, diversidade biológica e sociocultural do baixo rio Negro, Amazônia central*. Ed. Inpa, AM.
- Dini, M. L. & Carpenter, S. R. 1991. The effect of whole-lake fish community manipulations on *Daphnia* migratory behavior. *Limnol. Oceanogr.*, 36, (2): 370-377.
- Dodson, S. 1990. Predicting diel vertical migration of zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 35: 1195-1200.
- Dussart, B. H. & Defaye, D. 1995. Copepoda: Introduction to the Copepoda. SPB *Academic Publishing* - III - Guides to the identification of the microinvertebrates of continetal waters of the world editor: H. J. F. Dumont, SPB Academic Publishing, The Hague, 7: 277pp.
- Elmoor-Loureiro, L. M. A. 1997. Manual de identificação de cladóceros límnicos do Brasil. *Universa. Brasília*, 156pp.
- Ferrato, A. M. 1967. Notas preliminares sobre migraciones del zooplancton en cuencas isleñas del Parana Medio. *Acta Zool. Lilloana*, 23: 173-188.
- Fisher, T. R., Melack, J. M., Robertson, B. A., Hardy, E. R. & Alves, L. F. 1983. Vertical distribution of zooplankton and physico-chemical conditions during a 24-hour period in a amazon floodplain lake Lago Calado, Brasil. *Acta Amazonica*, 13 (3-4): 475-487.
- Forel, E. A. 1877. Faune profonde du Léman xxxii. Faune pélagique. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.*, 14: 210-223.
- Francé, R. H. 1894. Zur Biologie des Planktons. *Biol. Zbl.*, 14: 33-38.
- Gaudy, R. & Verriopoulos, G. 2004. Spatial and seasonal variations in size, body volume and body proportion (prosome:urosome ratio) of the copepod *Acartia tonsa* in a semi-closed ecosystem (Berre lagoon, western Mediterranean). *Hydrobiologia*, 513: 219-229.
- Goulden, C. E. 1968. The sistematic and evolution of the Moinidae. *The American Philosophical Society*, v.58, part 6, 101pp.
- Green, J. 1967. The distribution and variation of *Daphnia lumholtzi* (Crustacea: Cladocera) in relation to fish predation in Lake Albert, East Africa. *J. Zool.*, 151: 181-189.
- Han, B. P. & Straškraba, M. 2001. Control mechanisms of diel vertical migration: theoretical assumptions. *J. Theor. Biol.*, 210: 305-318.
- Hardy, E. 1980. Composição do zooplâncton em cinco lagos da Amazônia. *Acta Amazonica*, 10 (03): 577-609.
- Hays, G. C. 2003. A review of adaptative significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia*, 503: 163-170.
- Hutchinson, G. E. 1967. A treatise on limnology. New York, John Wiley, v. 2, Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton, John Wiley & Sons, New York. 1115pp.
- Kessler, K. & Lampert, W. 2004. Fitness optimization of *Daphnia* in a trade-off between food and



- temperature. *Oecologia*, 140: 381-387.
- Korovchinsky, N. M. 1992. Sididae & Holopediidae (Crustacea: Daphniiformes). *SPB Academic Publishing III Guides to the identification of the microinvertebrates of continental waters of the world*. editor: H. J. F. Dumont, Academic Publishing, The Hague, n.3, 82pp.
- Koste, W. 1978. Rotatoria Die Rädertiere Mitteleuropas Ein Bestimmungswerk, begründet von Max Voigt Überordnung Monogononta. II. Tafelband, *Gebrüder Borntraeger*, Gebrüder Borntraeger, Berlin, 234pp.
- Lampert, W.; Schwitt, R. D.; Ruick, P. 1988. *Vertical imigration of freshwater zooplankton-test of some hypotheses predicting a metabolic advantage*. *Bull. Mar. Sci.* 43(3): 620-640.
- Lampert, W. 1989. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology*, 3: 21-27.
- Lampert, W. & Sommer, U. 1997. *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. Oxford University Press. New York, Oxford. 382pp.
- Lass, S., Boersma, M. & Spaak, P. 2000. How do migrating daphnids cope with fish predation risk in the epilimnion under anoxic conditions in the hypolimnion? *Journal of Plankton Research*, 22 (7): 1411-1418.
- Margalef, R. 1983. *Limnología*. Edit. Omega. Barcelona. 1010pp.
- Negrea, S. 1983. Fauna Republicii Socialiste România Crustacea Cladocera, v.IV, fasc. 12. *Editura Academiei Republicii Socialiste România*, Bucureste. 380pp.
- Nogrady, T., Pourriot, R. & Segers, H. 1995. Rotifera, v. 3: The Notomatidae and: The Scardiidae. *SPB Academic Publishing Guides to the identification of the microinvertebrates of continental waters of the world* editor: H. J. F. Dumont, Academic Publishing, The Hague, n.8, 248pp.
- Nogueira, M. G. & Panarelli, E. 1997. Estudo da migração vertical das populações zooplanctônicas na represa de Jurumirim (rio Paranapanema São Paulo, Brasil). *Acta Limnol. Brasil.*, 9: 55-81.
- Pavesi, P. 1882. Altra serie di ricerche e studi sulla fauna pelágica dei laghi italiani. *Att. Soc. Veneto-Torentina Sci. Nat.*, 8: 340-403.
- Perticarrari, A., Arcifa, M. S. & Rodrigues, R. A. 2003. Diel vertical migration of cladocerans in a tropical lake. *Nauplius*, 11 (1): 15-25.
- Perticarrari, A., Arcifa, M. S. & Rodrigues, R. A. 2004. Diel vertical migration of copepods in a Brazilian lake: a mechanism for decreasing risk of *Chaoborus* predation? *Brazilian Journal of Biology*, 64 (2): 289-298.
- Rai, H. & Hill, G. 1980. Classification of Central Amazon lakes on the basis of their microbiological and physico-chemical characteristics. *Hydrobiologia*, 72: 85-99.
- Rai, H. & Hill, G. 1981a. Physical and chemical studies of Lago Tupé; a Central Amazonian black water "Ria Lake". *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 66 (1): 37-82.
- Rai, H. & Hill, G. 1981b. Bacterial biodynamics in Lago Tupé, a Central Amazonian black water "Ria Lake". *Arch. Hydrobiol.*, 58 (4): 420-468.
- Rai, H. & Hill, G. 1982. Distribution of carbon, chlorophylla and pheopigments in the black water lake ecosystem of Central Amazon region. *Arch. Hydrobiol.*, 82 (1/4): 74-87.
- Reid, W. J. 1985. Chave de identificação para as espécies continentais sulamericanas de vida livre da ordem Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Bolm. Zool. Univ. S. Paulo*, 9: 17-143.
- Segers, H. 1995. Rotifera, v. 2: The Lecanidae (Monogononta). *SPB Academic Publishing Guides to the identification of the microinvertebrates of continental waters of the world* editor: H. J. F. Dumont, Academic Publishing, The Hague, n.6. 226pp.
- Weissmann, A. 1877. Das Tierleben im Bodensee. *Schr. Gesch. Bodensees*



- Umgebund*, 7: 1-31.
- Wells, L. 1960. Seasonal abundance and vertical movements of planktonic crustacea in Lake Michigan. *Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service*, 60: 342-369.
- Wetzel, R. G. 1983. *Limnology*. Saunders. Philadelphia, 743pp.
- Winder, M., Boersma, M. & Spaak, P. 2003. On the cost of vertical migration: are feeding conditions really worse at greater depths? *Freshwater Biology*, 48: 383-393.
- Zaret, T. M. & Kerfoot, W. C. 1975. Fish predation on *Bosmina longirostris*: body size selection versus visibility selection. *Ecology*, 56 (1): 232-237.
- Zaret, T. M. & Stuffern, J. S. 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnol Oceanogr.*, 21, (6): 804-813.

