

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

BRUNO RENALY SOUZA FIGUEIREDO

**Como a complexidade estrutural e a turbidez afetam o consumo de
diferentes tipos de presas?**

Maringá
2013

BRUNO RENALY SOUZA FIGUEIREDO

Como a complexidade estrutural e a turbidez afetam o consumo de diferentes tipos de presas?

Dissertação apresentada ao Programa de Pós -
Graduação em Ecologia de Ambientes
Aquáticos Continentais do Departamento de
Biologia, Centro de Ciências Biológicas da
Universidade Estadual de Maringá, como
requisito parcial para obtenção do título de
Mestre em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Evanilde Benedito

Coorientador: Dr. Roger Paulo Mormul

Maringá
2013

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM, Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

F475c Figueiredo, Bruno Renaly Souza, 1989-
Como a complexidade estrutural e a turbidez afetam o consumo de diferentes tipos de presas? / Bruno Renaly Souza Figueiredo. -- Maringá, 2013.
22 f. : il.

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2013.
Orientadora: Prof.^a Dr.^a Evanilde Benedito.
Coorientador: Dr. Roger Paulo Mormul.

1. Characiformes, Characidae (Pisces) – Interações tróficas – Complexidade estrutural e turbidez. 2. Peixes – Interação presa-predador. 3. Ecossistemas aquáticos – Lagos - Estabilidade. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -597.48153
NBR/CIP - 12899 AACR/2

BRUNO RENALY SOUZA FIGUEIREDO

Como a complexidade estrutural e a turbidez afetam o consumo de diferentes tipos de presas?

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.^a Dr.^a Evanilde Benedito
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM) (Presidente)

Prof. Dr. Sidinei Magela Thomaz
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. André Andrian Padial
Universidade Federal do Paraná (UFPR)

Prof. Dr. José Luiz Attayde
Universidade Federal do Rio Grande do Norte (UFRN) (Suplente)

Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (UEM) (Suplente)

Aprovada em: 26 de fevereiro de 2013.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani” , Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico este trabalho aos meus queridos pais (Nivaldo e Luciene) e aos meus irmãos (Wennia e Lucas), bem como aos demais familiares e aos grandes amigos. Todos eles, mesmo distantes, sempre estiveram comigo!

AGRADECIMENTOS

Em especial aos meus Pais e meus irmãos, sempre presentes na minha vida e fundamentais na minha existência;

De forma especial, também, aos amigos Vivian Cionek, Lucas Lolis, Patrícia Sacramento, Roger Mormul e José Victor Fasoli que auxiliaram o desenvolvimento dessa pesquisa, seja no delineamento, na montagem para a amostragem, na coleta dos indivíduos ou na preparação dos tratamentos;

A minha orientadora, pelo conhecimento e incentivo. Sempre auxiliando a pensar objetivamente no problema e em como solucioná-lo;

Ao meu coorientador, pelas discussões sobre o delineamento experimental e as relevantes sugestões para o manuscrito;

Aos membros da banca, Dr. Sidinei Magela (UEM), Dr. André Padial (UFPR) por aceitarem prontamente o convite para avaliação deste trabalho e pelas valiosas sugestões “pré e pós - banca”;

Aos amigos do laboratório de Ecologia Energética da UEM, Gih, Aninha, Xuxa, Day, Gustavo, Paty, Nai, Carol, Ju, Leandro, Lucas (Milani e Lolis) e Lary, pela amizade, força, incentivo, confraternização, discussões sobre o tema, e por aceitarem um paraibano como amigo;

Ao programa de Ecologia de ambientes aquáticos continentais, desde os meus mestres, que ao difundir o conhecimento embasaram todo o meu pensamento teórico e prático desta pesquisa, aos funcionários e aos amigos discentes;

Ao amigo Luiz Tencatt, pela amizade e identificação dos espécimes de peixe;

Ao Núcleo de pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupelia), pelo apoio logístico;

A CAPES, pela concessão da bolsa de estudos;

Ao PROEX / CAPES, pelo financiamento da pesquisa como um todo.

Muito Obrigado!

Como a complexidade estrutural e a turbidez afetam o consumo de diferentes tipos de presas?

RESUMO

Compreender o potencial efeito da complexidade estrutural do hábitat e da turbidez sobre a interação predador-presa, tem se tornado importante objetivo de ecólogos, pois a ação humana tem impactado os ecossistemas e alterado o seu estado de estabilidade. Por exemplo, em ambientes aquáticos, uma condição de alta transparência com dominância de macrófitas aquáticas submersas pode ser alterada para um estado de elevada turbidez, com limitação ao crescimento de plantas. Isso afeta diretamente a dinâmica trófica nos ecossistemas, pois complexidade estrutural e turbidez podem reduzir a eficiência de captura de presas por predadores visuais. Além disso, características inerentes às presas podem facilitar sua detecção, como, por exemplo, o tamanho corpóreo, sugerindo que o tipo da presa pode afetar a captura. Dessa forma, realizou-se um experimento em mesocosmos para testar a hipótese de que a interação entre hábitat complexo e turbidez aumenta a sobrevivência de presas de acordo com seu tipo. A predição é que a predação atinge o ponto máximo no tratamento sem planta, em água clara, e sobre o quironomídeo. No experimento, manipulou-se a complexidade estrutural do habitat (presença/ausência de vegetação submersa), a turbidez da água (água clara e água túrbida), e o tipo de presa (Chironomidae e Cyprididae). Uma espécie de peixe de pequeno porte foi utilizada como predador (*Moenkhausia forestii*) e a variável resposta foi a porcentagem de presas consumidas. A análise de variância fatorial evidenciou que, a interação entre complexidade estrutural e turbidez independe do tipo de presa, por outro lado, a magnitude do efeito da complexidade estrutural sobre a predação é dependente das condições de transparência da água e varia conforme o tipo de presa. O referido efeito foi mais conspícuo em água clara e para presas de menor porte. Por outro lado, a turbidez reduziu similarmente a predação de ambos os tipos de presa. O consumo de presa foi semelhante em ambientes túrbidos não vegetados e claros vegetados, indicando que o refúgio visual e físico podem ter a mesma eficiência, mesmo em estados estáveis alternativos.

Palavras-chave: Peixe. Predação visual. Interação predador-presa. Sobrevivência de presa. Estados estáveis alternativos.

How structural complexity and turbidity affect the consumption of different prey types?

ABSTRACT

Understanding the potential effects of habitat structural complexity and turbidity on prey survivorship is becoming increasingly important, because the human activity has altered the system by modifying the whole trophic dynamic, which has forced changes in the water state, from clear water dominated by submersed macrophytes to turbid waters without plants. Furthermore factors like turbidity and structural complexity should affect the capture efficiency of visual predators, and thereby influence the predator – prey interaction. On the other hand, inherent characteristics of the prey may facilitate the detection of them by predators, such as body size, and thus also influence the effect of environmental variables. For example, larger prey can be more easily detected than smaller ones. In this context, we performed a factorial experiment using mesocosms to manipulate the habitat structural complexity (presence / absence of submersed vegetation), water turbidity (clear water and turbid water) and prey type (Chironomidae e Cyprididae). In the experiment, it was tested the hypothesis that the interaction between habitat complexity and turbidity decreases the predation depending on prey type. The prediction is that predation becomes maximum in the treatment without plant in clear water, and on the chironomids. A native small fish was used as predator (*Moenkhausia forestii*) and the dependent variable was the percentage of individuals consumed at the end of the experiment. A factorial analysis of variance showed that the interaction between structural complexity and turbidity was not dependent of the type of prey. On the other hand, the strength of the effect of structural complexity was most conspicuous on smaller preys, and in clear water. Turbidity similarly affects both preys, and in turbid water, the presence of submersed macrophytes did not increase the consumption of prey. Finally, predation may be similar in turbid water without vegetation, and in clear water dominated by aquatic plants, indicating that visual and physical refuge may have the same efficiency as shelter for preys in alternative stable states.

Keywords: Fish. Predator – prey. Visual predation. Inorganic turbidity. Consumption of prey. Alternative stable states.

Dissertação elaborada e formatada
conforme as normas da publicação
científica *Hydrobiologia* Disponível em:
<[http://www.springer.com/life+sciences/
ecology/journal/10750](http://www.springer.com/life+sciences/
ecology/journal/10750)>

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	10
2	MÉTODOS	12
2.1	DELINEAMENTO EXPERIMENTAL.....	12
2.2	ANÁLISE DOS DADOS.....	14
3	RESULTADOS	14
4	DISCUSSÃO	16
	REFERÊNCIAS	18

1 INTRODUÇÃO

A interação predador-presa pode ser considerada uma das principais forças estruturadoras de ambientes aquáticos, principalmente por afetar a dinâmica de populações e a estrutura de comunidades (Kerfoot & Sih, 1987; Carpenter & Kitchell, 1993). A magnitude dos efeitos da predação pode ser influenciada tanto por propriedades individuais de predadores e presas (Persson *et al.*, 1997), quanto por fatores abióticos inerentes ao ecossistema (Miner & Stein, 1996). Por exemplo, em lagos rasos, duas condições estáveis distintas são largamente conhecidas: uma em que há dominância de macrófitas aquáticas submersas e manutenção da transparência da água, e outra em que há altos níveis de turbidez da água (May, 1977; Scheffer *et al.*, 1993; Mormul *et al.*, 2012). Nessas condições, espera-se que o consumo de presas seja modificado, porém faz-se necessário também compreender como a condição instável, em que há a transição entre estados estáveis alternativos, afeta a predação.

As macrófitas aquáticas submersas proveem habitats estruturalmente complexos (Jeppesen *et al.* 1997a), nos quais o risco de predação é reduzido devido a grande disponibilidade de refúgios para invertebrados (Jeppesen *et al.*, 1997b; Humphries *et al.*, 2011), por dificultar os movimentos de perseguição do predador, e reduzir a habilidade destes na detecção da presa (Diehl, 1988). Dessa forma, nesses ambientes, é esperado deplecionamento na mortalidade das presas (Savino & Stein, 1989; Warfe & Barmuta, 2004). Por outro lado, a pressão de predação exercida por piscívoros também restringe peixes de pequeno porte a habitats vegetados (Savino & Stein, 1982). Assim, determinadas espécies de invertebrados podem evitar ambientes vegetados (Meerhoff *et al.*, 2007; Tavşanoğlu *et al.*, 2012).

Muitos ecossistemas aquáticos são afetados por altas concentrações de partículas inorgânicas suspensas, que elevam a turbidez (Davies-Colley *et al.* 1993). Essas alterações na transparência da água afetam a maioria dos peixes, uma vez que eles utilizam a visão como fonte primária de informação do ambiente, inclusive na detecção de suas presas (Engström-Öst *et al.*, 2005; Ranåker *et al.*, 2012a). Assim, ocorre um acentuado decréscimo na distância de reação dos predadores (Miner & Stein, 1996), que afeta negativamente o seu forrageamento (De Robertis *et al.*, 2003; Shoup & Wahl, 2009). Dessa forma, ambientes com condições de alta turbidez oferecem refúgio visual para presas, as quais o utilizam como estratégia de fuga de seus predadores (Pekcan-Hekim *et al.*, 2010).

Entre as presas que podem ser favorecidas com refúgio estrutural, provido pela presença de macrófitas submersas, e com refúgio visual, originado de partículas inorgânicas em suspensão, estão os invertebrados que nadam ativamente nos interstícios das macrófitas, como os ostracodas (Higuti *et al.*, 2007), e os que permanecem aderidos a raízes e folhas de plantas aquáticas, como os quironomídeos (Mormul *et al.*, 2006). Assim, o esperado efeito da complexidade estrutural e da turbidez, pode diferir entre esses grupos de invertebrados, devido às diferenças no modo de exploração do habitat, bem como no tamanho e na coloração do corpo da presa (Stein *et al.*, 1988; Nurminen *et al.*, 2010). Além disso, chironomidae e ostracoda, estão entre os invertebrados mais abundantes associados a planta submersa nativa *Egeria najas*, na planície de inundação do alto rio Paraná (Thomaz *et al.*, 2008).

Em ambientes aquáticos neotropicais, há alta diversidade de peixes de pequeno porte (Agostinho *et al.*, 2007), os quais, em sua maioria, utilizam invertebrados como principal recurso alimentar especialmente, quironomídeos e ostracodes (Cripa *et al.* 2009), que em geral, coabitam em hábitat litorâneo estruturado com peixes de menor porte. Entretanto, alterações nas condições abióticas, refletem-se no comportamento do predador. Por exemplo, peixes, que exploram habitats com macrófitas, apresentam baixa atividade de natação e alta exploração dos interstícios entre as raízes das plantas (Priyadarshana *et al.*, 2001). Da mesma forma, em ambientes túrbidos, como forma de atenuar a diminuição na taxa de encontro com a presa, predadores aumentam sua movimentação e assim reduzem seu comportamento para evitar predadores (Miner & Stein, 1996; Abrahams & Kattenfeld, 1997).

Estudos experimentais que analisem a interação entre complexidade do hábitat, turbidez e o tipo de presa sobre a predação, poderiam facilitar a interpretação de fenômenos ecossistêmicos e responder questões como: (1) A porcentagem de presas consumidas é dependente da estabilidade do ambiente? (2) Como condições transitórias de estabilidade atuam sobre a interação predador - presa? Nesse contexto, foi delineado um experimento para testar a hipótese de que a interação entre complexidade estrutural e turbidez reduz a predação dependendo do tipo da presa. Como predição admite-se que a predação atinge o ponto máximo no tratamento sem estruturação, em água clara, e sobre os quironomídeos.

2 MÉTODOS

2.1 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

O experimento foi realizado na base de pesquisas avançadas do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura – Nupélia (Paraná, Brasil, 22°45'S; 53°15'O). Duas presas distintas (Chironomidae e Cyprididae) foram submetidas à predação pela espécie invertívora de pequeno porte *Moenkhausia forestii* (Benine, Mariguela & Oliveira, 2009), combinando a presença e ausência de vegetação submersa (*Egeria najas*), com o ambiente de água clara e turbida (Fig. 1). Dessa forma, o delineamento resultou em oito tratamentos replicados seis vezes, totalizando 48 unidades experimentais, as quais foram preparadas em tanques de polietileno de 50 litros.

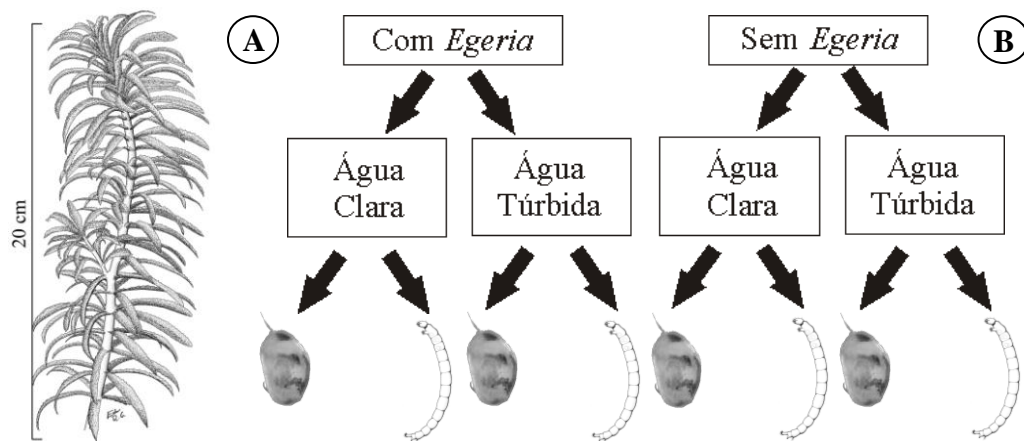


Figura 1 - A – Comprimento dos fragmentos utilizados na preparação dos tratamentos com habitat estruturado (por Eduardo R. Cunha), e B – esquema do delineamento experimental.

A coleta dos peixes ocorreu com rede de arrasto (10 m de comprimento e malha de 5 mm) e as presas foram obtidas após triagem de material associado à macrófitas aquáticas (*Eichhornia azurea* e *E. crassipes*) na planície de inundação do alto rio Paraná (22°46'55"S; 53°20'59" O). Fragmentos apicais (20 cm) da planta submersa e sedimento argiloso também foram coletados no mesmo local, para serem utilizados na preparação dos tratamentos. Os predadores (CP = $31,1 \pm 3,5$ mm) passaram por 48 h de aclimação em um tanque de 1000 l contendo água do rio, sem alimentação. As presas (Chironomidae – $5,6 \pm 1,1$ mm; Cyprididae – $0,8 \pm 0,3$ mm) foram acondicionadas em frascos de 600 ml (25 indivíduos por frasco por tipo de presa) com água do rio e todos os fragmentos da planta submersa, que foram selecionados, passaram por um processo de lavagem, para remoção do material aderido.

Aos tanques foram adicionados 50 litros de água do rio Paraná, com turbidez média de $20,1 \pm 2,3$ NTU, contendo apenas microrganismos menores que $500 \mu\text{m}$. Em seguida, as unidades amostrais do tratamento com água túrbida receberam 50 g de argila, proporcionando ao tratamento turbidez média de $139,1 \pm 15,4$ NTU, valor considerado como alta turbidez em ambientes aquáticos (Jeppesen *et al.*, 1997). A argila foi seca ao sol, e utilizada para simular a turbidez inorgânica, típica dos ambientes de planície de inundação. Além disso, ao tratamento com presença de vegetação foram adicionados 32 fragmentos da espécie de macrófita submersa coletada, os quais permaneceram aderidos a um seixo no fundo do tanque.

Para a manipulação das presas, a abundância foi controlada e 25 larvas de Chironomidae (Diptera, Insecta) ou 25 indivíduos de Cyprididae (Podocopida, Ostracoda) foram adicionados aos respectivos tratamentos. Optou-se por utilizar densidades iniciais iguais para ambos os tipos de presas como forma de comparar diretamente esses dois tratamentos, uma vez que a maior densidade de indivíduos facilitaria a visualização de tais presas por seus predadores (Ioannou *et al.*, 2009; Allen–Ankins *et al.*, 2012) e dessa forma poderia interferir nos resultados. A escolha de quironomídeos e ostracodes, como presas, ocorreu devido a sua importante contribuição como item alimentar da dieta de *Moenkhausia forestii* (Peretti & Andrian, 2004; Silva & Hahn, 2009).

Finalmente, quatro indivíduos da espécie predadora foram adicionados em cada unidade amostral. O número de predadores por unidade amostral foi assim definido no intuito de reduzir o efeito de diferenças individuais na alimentação (Padial *et al.*, 2009). A exposição de presas aos predadores teve duração de quatro horas, enquadradas no período crepuscular, o qual é considerado como período de maior atividade do predador (Silva & Mourgués-Schurter, 2004). Ao término do período de interação, os predadores foram removidos e as plantas, quando presentes, foram lavadas para impedir que alguma presa permanecesse aderida. A água de cada tanque foi filtrada em rede de plâncton ($65\mu\text{m}$) e o filtrado acondicionado em frascos plásticos e fixados em álcool 70%, para posterior contagem das presas remanescentes (Padial *et al.*, 2009).

Para caracterização das unidades experimentais, antes do início do experimento, foram mensuradas as variáveis abióticas pH, condutividade, oxigênio dissolvido e temperatura de cada tratamento. Por meio de uma análise de variância, observou-se que o tratamento com água túrbida, diferiu significativamente da condição de água clara ($F_{3,47} = 475,9$; $p < 0,05$). E que nesses tratamentos em que houve adição de argila,

constatou-se ainda uma leve redução da condutividade ($F_{3,47} = 3,9$, $p < 0,05$), e do oxigênio dissolvido ($F_{3,47} = 8,3$, $p < 0,05$) (Tabela 1).

Tab. 1 – Caracterização das condições abióticas nas unidades experimentais por meio da média das variáveis mensuradas em cada tratamento, para ambos os tipos de presa disponibilizada à predação de *M. forestii*. Média (\pm DP)

Tratamentos	Chironomidae					Ostracoda				
	O.D (mg/L)	pH	T (°C)	Turb. (NTU)	Cond. (μ S/cm)	O.D (mg/L)	pH	T (°C)	Turb. (NTU)	Cond. (μ S/cm)
Sem <i>Egeria</i> em água clara	9,33 ($\pm 0,24$)	7,04 ($\pm 0,08$)	14,92 ($\pm 1,49$)	21,82 ($\pm 2,12$)	65,12 ($\pm 0,51$)	9,13 ($\pm 0,26$)	7,02 ($\pm 0,27$)	16,32 ($\pm 1,61$)	19,82 ($\pm 1,75$)	64,40 ($\pm 1,05$)
Sem <i>Egeria</i> em água turbida	8,98 ($\pm 0,27$)	7,00 ($\pm 0,09$)	15,52 ($\pm 1,71$)	151,33 ($\pm 16,69$)	63,62 ($\pm 0,54$)	8,78 ($\pm 0,17$)	6,98 ($\pm 0,11$)	15,80 ($\pm 1,35$)	134,05 ($\pm 18,13$)	63,23 ($\pm 0,34$)
Com <i>Egeria</i> em água clara	9,16 ($\pm 0,26$)	6,83 ($\pm 0,30$)	15,83 ($\pm 1,28$)	18,62 ($\pm 1,68$)	63,82 ($\pm 2,22$)	9,27 ($\pm 0,26$)	6,98 ($\pm 0,15$)	15,32 ($\pm 1,63$)	20,28 ($\pm 2,86$)	64,52 ($\pm 0,69$)
Com <i>Egeria</i> em água turbida	8,76 ($\pm 0,25$)	7,00 ($\pm 0,15$)	16,05 ($\pm 0,21$)	129,17 ($\pm 6,46$)	63,67 ($\pm 0,87$)	8,83 ($\pm 0,39$)	7,07 ($\pm 0,07$)	15,40 ($\pm 1,73$)	141,67 ($\pm 10,15$)	63,93 ($\pm 0,31$)

2.2 ANÁLISE DOS DADOS

O teste de hipótese foi realizado no *software Statistica* (Statsoft, 2005), por meio de uma análise de variância multifatorial, na qual o número de presas remanescentes, em cada unidade amostral, foi subtraído da abundância inicial e convertido em porcentagem de presas consumidas. Considerando-o como variável resposta. Além disso, como variáveis independentes foram utilizadas a complexidade estrutural, a turbidez e o tipo de presa. A verificação dos pressupostos e o teste de Tukey *a posteriori* também foram realizados no mesmo *software*. Baseados nos resultados das análises, a hipótese não deve ser rejeitada quando ocorrer interação significativa entre presença de vegetação, turbidez e o tipo de presa.

3 RESULTADOS

Embora complexidade estrutural, turbidez e o tipo de presa, de forma independente, tenham efeito significativo sobre a predação, não houve interação entre esses três fatores, indicando que o efeito da interação entre complexidade estrutural do habitat e turbidez sobre o consumo de presas independe do tipo de presa disponível (Tabela 2).

Tab. 2 – Resultado da ANOVA multifatorial, evidenciando o efeito de cada variável isolada sobre a predação (%) de invertebrados pelo peixe *M. forestii*, bem como as interações entre os tratamentos analisados. SQ (soma dos quadrados), GL (grau de liberdade), QM (soma dos quadrados médios).

Tratamentos	SQ	GL	QM	F	P
Complexidade	2821,3	1	0,000119	18,1943	< 0.001
Tipo de presa	18565,3	1	1,35 ⁻¹³	119,7248	< 0.001
Turbidez	2133,3	1	0,000631	13,7575	< 0.001
Complexidade:Presa	705,3	1	0,039135	4,5486	< 0.05
Complexidade:Turbidez	1121,3	1	0,010396	7,2313	< 0.05
Presa:Turbidez	1,3	1	0,926583	0,0086	> 0.1
Complexidade:Presa:Turbidez	0	1	1	0	> 0.1
Resíduo	6202,7	40			

Verificou-se que a influência do provimento de complexidade estrutural ao habitat sobre a sobrevivência de presas, foi significativamente influenciada pelo nível de turbidez da água (Tabela 2). Em água clara, a presença da planta aquática reduziu o consumo de presas, entretanto, em condições de elevada turbidez, a complexidade estrutural não alterou significativamente a predação (Figura 2). Além disso, foi possível observar que a condição de água clara com a presença da macrófita aquática e a condição em que há elevada turbidez sem estruturação, influenciam similarmente a sobrevivência de presas.

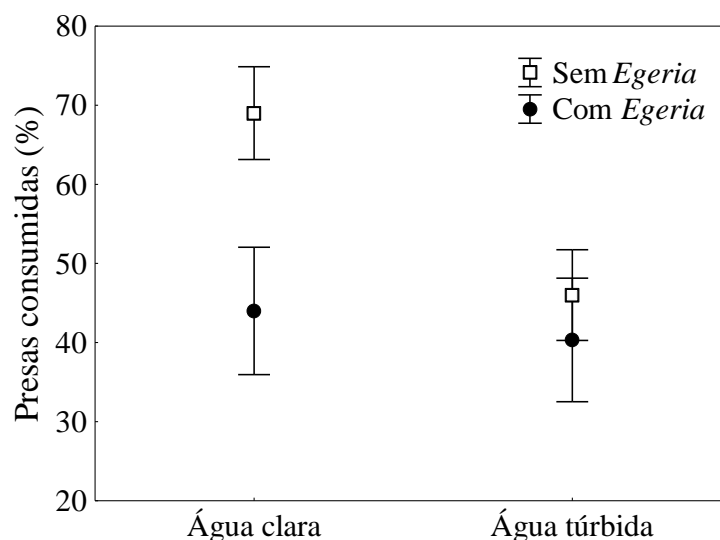


Fig. 2 – Efeito da presença de complexidade estrutural provida por *Egeria najas* sobre o consumo de presas, variando conforme a turbidez da água. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

O tipo de presa influenciou significativamente o efeito da complexidade do habitat sobre o consumo de presas ($F_{1, 40} = 4,6$; $p < 0,05$), pois houve acentuada redução no consumo de ostracodes, fato que não foi observado para quironomídeos, dessa forma, o efeito da presença de complexidade estrutural do ambiente, sobre a

sobrevivência dos ostracodes, foi mais conspícuo (Figura 3). Por outro lado, o refúgio visual, proporcionado pela elevação dos níveis de turbidez, aumentou similarmente a sobrevivência de ambos os tipos de presas. Logo, foi independente do tipo de presa ($F_{1,40} = 0,1; p > 0,5$).

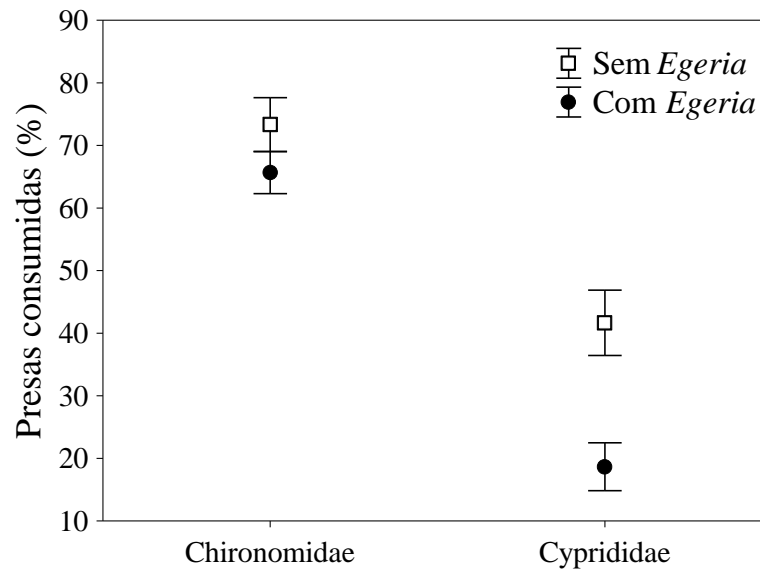


Fig. 3 – Efeito da presença de complexidade estrutural provida por *Egeria najas* sobre a predação de *Moenkhausia forestii* variando conforme o tipo de presa. As barras verticais indicam o erro padrão da média.

4 DISCUSSÃO

A interação entre a complexidade do habitat e a turbidez da água afetou, similarmente, a sobrevivência de ambos os tipos de presas estudados. Indicando que essa interação independe do tipo de presa. A partir desse resultado, pode-se esperar que, em habitats complexos e túrbidos, peixes de pequeno porte consumam suas presas independentemente de estímulos visuais e, nesses ambientes, a probabilidade do consumo está relacionada à estímulos químicos ou físicos e à aleatoriedade de encontro do predador com sua presa (Smith, 1992). Por outro lado, observou-se que, nos tratamentos que simulam momentos instáveis e transitórios, no processo de desenvolvimento do ecossistema (Holling, 1973; Scheffer *et al.*, 2009), ou seja, na ausência de complexidade e de turbidez, e na presença das duas variáveis, há respectivamente, (1) um pico na predação, e dessa forma, redução acentuada na abundância de presas, e (2) uma condição em que houve a menor predação média, entre todas as combinações analisadas, o que sugere um provável limar do efeito do refúgio estrutural e visual às presas contra a predação.

Apesar de a menor predação ter ocorrido nos tratamentos com hábitat complexo e turbido, essas variáveis não apresentaram efeito aditivo. Deste modo, verificou-se que a importância da complexidade estrutural da vegetação aquática, para o consumo de presas, decresce em água turbida (Carter *et al.*, 2010; Pekcan-Hekim *et al.*, 2010). Uma provável explicação para esse fato é que, em ambientes com elevada turbidez, o habitat estruturado é evitado por invertebrados, pois a transparência da água mantida pelas macrófitas, através da estabilização das correntes, torna essas presas mais visíveis e susceptíveis a predadores, dentro dos bancos, quando em comparação ao ambiente aberto de elevada turbidez (Carpenter, 1981; Gregg & Rose, 1982; Scheffer *et al.* 1993). Os resultados apresentados indicam que o consumo de presas por predadores é similar em estados estáveis alternativos. Sugerindo que, tanto ambientes complexos, quanto turbidos afetam a interação predador – presa, pois diminuem a susceptibilidade das presas, e o sucesso no forrageamento do predador.

Apesar da interação entre complexidade e turbidez ser independente de características das presas, o que rejeitou a hipótese, observou-se que a maior eficiência de predação de *M. forestii* foi observada nos tratamentos em que os quironomídeos estiveram presentes, mesmo em habitats mais complexos ou com alta turbidez, o que pode ser decorrente de uma correlação positiva entre tamanho do corpo e predação (Olson, 1996; Dörner & Wagner, 2003). Entretanto, a coloração avermelhada do quironomídeo, que aumenta o contraste entre a presa e o ambiente ao seu entorno, seria uma outra explicação aceitável, pois facilita sua detecção, possibilitando, desta forma, o maior consumo desta presa (Ostrowski, 1989; Jönsson *et al.* 2011). Outro importante fator para a eficiência na predação é a atividade da presa, que está positivamente correlacionada com a distância de reação do predador (Utne-Palm, 1999; Ranåker *et al.* 2012b). Dessa forma, apesar do quironomídeo possuir um comportamento mais sedentário, se comparado ao ostracoda (Padial *et al.*, 2009), sua locomoção serpentiforme cria ondulações na água que auxiliam o predador na detecção visual da presa (Utne-Palm, 2002).

Com o incremento de complexidade estrutural ao habitat, houve menor consumo de presa. Entretanto, essa redução no consumo foi mais conspícua para presas menores. Esse resultado se deve, provavelmente, ao fato de que habitats estruturalmente complexos apresentam maior número de micro-habitats disponíveis à colonização, os quais podem ser explorados apenas por organismos de pequeno porte, que utilizam esse habitat como refúgio contra predadores. Logo, há relação positiva entre complexidade

estrutural do hábitat e abundância de indivíduos de menor tamanho corpóreo (Morse *et al.* 1985; McAbendroth *et al.*, 2005).

Similarmente, o aumento na turbidez também afetou negativamente o consumo de presas, possivelmente por diminuir a taxa de encontro do predador com sua presa, e dificultar a visualização da presa, devido ao refúgio visual proporcionado pela alteração na transparência (Turesson & Brönmark, 2007; Nurminen *et al.* 2010). Entretanto, o referido efeito da turbidez, sobre a predação, independe do tipo de presa. Este fato indica que, em águas com elevada turbidez inorgânica, as partículas em suspensão absorvem grande parte da luz e atenuam o contraste da presa com o ambiente em seu entorno, independentemente de sua pigmentação (Jönsson *et al.* 2011), o que diminui a habilidade na detecção das presas. Dessa forma, a segunda hipótese é parcialmente rejeitada, uma vez que o efeito da complexidade do hábitat sobre o consumo de presas é dependente do tipo de presa, no entanto, o efeito da turbidez é similar para as diferentes presas analisadas.

Conclui-se então, que a predação é similarmente afetada em ambientes complexos, e em ambientes túrbidos. Por outro lado, esse efeito da complexidade, depende das condições de transparência da água e de características da presa. Além disso, sugere-se que as diferentes condições de estabilidade do ecossistema influenciam diretamente a sobrevivência de presas, e assim, a diversidade alfa de organismos. Entretanto, investigações sobre o comportamento da presa e do predador fazem-se necessárias para a total compreensão de como alterações naturais ou biomanipulações afetam a predação e a estabilidade do ambiente. Tais informações possibilitarão que ações de manejo e conservação possam ser implementadas em ambientes naturais submetidos a impactos antrópicos, como poluição, introdução de espécies de plantas e animais.

REFERÊNCIAS

- Abrahams, M. V. & M. G. Kattenfeld, 1997. The role of turbidity as a constraint on predator-prey interactions in aquatic environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40:169 – 174.
- Agostinho, A. A., S. M. Thomaz, L. C. Gomes, & S. L. S. M. A. Baltar, 2007. Influence of the macrophytes *Eichhornia azurea* on fish assemblage of the upper Paraná River floodplain (Brazil). *Aquatic Ecology* 41: 611–619.

- Allen-Ankins, S., R. J. Stoffels, P. A. Pridmore, & M. T. Vogel, 2012. The effects of turbidity, prey density and environmental complexity on the feeding of juvenile Murray cod *Maccullochella peelii*. *Journal of Fish Biology* 80:195 – 206.
- Carpenter, S. R., 1981. Submersed vegetation: an internal factor in lake ecosystem succession. *American Naturalist* 118:372-383.
- Carpenter, S. R. & L. E. Kitchell, 1993. *The trophic cascade in lakes*. Cambridge University Press.
- Cripa, V. E. L., N. S. Hahn, R. Fugli, 2009. Food resource used by small-sized fish in macrophyte patches in ponds of the upper Paraná River. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 31: 119-125.
- Davies-Colley, R. J.; W. N. Vant & D. G. Smith, 1993. *Colour and Clarity of Natural Waters: Science and Management of Optical Water Quality*. The Blackburn Press, New Jersey.
- De Robertis, A., C. H. Ryer, A. Veloza & R. D. Brodeur, 2003. Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences* 60:1517 – 1526.
- Declerck, S., J. Vandekerckhove, L. Jöhansson, K. Muylaert, J. M. Conde - Porcuna, K. Van Der Gucht, C. Perez - Martinez, T. Lauridsen, K. Schwenk, G. Zwart, W. Rommens, J. Lopez - Ramos, E. Jeppesen, W. Vyverman, L. Brendonck & L. de Meester, 2005. Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology* 86:1905 – 1915.
- Diehl, S., 1988 Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. *Oikos* 53:207-214.
- Dörner, H. & A. Wagner, 2003. Size dependent predator – prey relationships between perch and their fish prey. *Journal of Fish Biology* 62:1021 – 1032.
- Engström-Öst J, M. Lehtiniemi, S. H. Jónasdóttir & M. Viitasalo, 2005. Growth of pike larvae (*Esox lucius*) under different conditions of food quality and salinity. *Ecology of Freshwater Fish* 14:385–393.
- Estes, J. A., J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. T. Paine, E. K. Pikitch, W. J. Ripple, S. A. Sandin, M. Scheffer, T. W. Schoener, J. B. Shurin, A. R. E. Sinclair, M. E. Soulé, R. Virtanen & D. A. Wardle, 2011. Trophic Downgrading of Planet Earth. *Science* 333:301-306.
- Gregg, W. W. & F. L. Rose, 1982. The effects of aquatic macrophytes on the stream microenvironment. *Aquatic Botany* 14:309 – 324.
- Higuti, J., L. F. M. Velho, F. A. Lansac-Tôha & K. Martens, 2007. Pleuston communities are buffered from regional flood pulses: the example of ostracods in the Paraná River floodplain, Brazil. *Freshwater Biology* 52:1930–1943.

- Holling, C. S., 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:1-23.
- Humphries, A. T., M. K. La Peyre & G. A. Decossas, 2011. The effect of structural complexity, prey density, and “predator-free space” on prey survivorship at created oyster reef mesocosms, *PLoS ONE* 12:e2833
- Ioannou, C. C., L. J. Morrell, G. D. Ruxton & J. Krause, 2009. The effects of prey density on predators: conspicuousness and attack success are sensitive to spatial scale. *The American Naturalist* 173:499 – 506.
- Jeppesen, E.; J. P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen, L. J. Pedersen & L. Jensen, 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and depth. *Hydrobiologia*. 342/343:151 – 164.
- Jönsson, M., S. Hylander, L. Ranåker, P. A. Nilsson & C. Brönmark, 2011. Foraging success of juvenile pike *Esox lucius* depends on visual conditions and prey pigmentation. *Journal of Fish Biology* 79:290-297.
- Kerfoot, W. C. & A. Sih, 1987. Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities. University Press of New England, Hanover.
- Kruk, C., L. Rodríguez-Gallego, M. Meerhoff, F. Quintans, G. Lacerot, N. Mazzeo, F. Scasso, J. C. Paggi, E. T. H. M. Peeters & M. Scheffer, 2009. Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshwater Biology* 54:2628 - 2641.
- McAbendroth, L., P. M. Ramsay, A. Foggo, S. D. Rundle & D. T. Bilton, 2005. Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions?. *Oikos* 111:279 – 290.
- Meerhoff, M, C. Iglesias, F. T. De Mello, J. M. Clemente, E. Jensen, T. L. Lauridsen & E. Jeppesen, 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behavior of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology*. 52:1009-1021.
- Miner, J. G. & R. A. Stein, 1996. Detection of predators and habitat choice by small bluegills: effects of turbidity and alternative prey. *Transactions of the American Fisheries Society* 125: 97–103.
- Mormul, R. P., L. A. Vieira, S. P. Júnior, A. Monkolski & A. M. dos Santos, 2006. Sucessão de invertebrados durante o processo de decomposição de duas plantas aquáticas (*Eichhornia azurea* e *Polygonum ferrugineum*). *Acta Scientiarum: Biological Sciences* 28:109–115.
- Mormul, R. P., S. M. Thomaz, A. A. Agostinho, C. C. Bonecker & N. Mazzeo, 2012. Migratory benthic fishes may induce regime shifts in a tropical floodplain pond. *Freshwater Biology* 57:1592-1602.

- Morse, D. R., J. H. Lawton, M. M. Dodson & M. H. Williamson, 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature* 314: 731-733.
- Nurminen, L., Z. Pekcan-hekim, S. Repka & J. Horppila, 2010. Effect of prey type and inorganic turbidity on littoral predator–prey interactions in a shallow lake: an experimental approach. *Hydrobiologia* 646:209–214.
- Olson, M. H., 1996. Predator–prey interactions in size-structured fish communities: implications of prey growth. *Oecologia* 108:757–763.
- Ostrowski, A. C., 1989. Effect of rearing tank background color on early survival of dolphin larvae. *The progressive fish-culturists* 51:161-163.
- Padial, A. A., S. M. Thomaz & A. A. Agostinho, 2009. Effects of structural heterogeneity provided by the floating macrophyte *Eichhornia azurea* on the predation efficiency and habitat use of the small Neotropical fish *Moenkhausia sanctaefilomena*. *Hydrobiologia* 624:161–170.
- Pekcan-Hekim, Z., L. Nurminen, T. Ojala, M. Olin, J. Ruuhijärvi & J. Horppila, 2010. Reversed diel horizontal migration of fish: turbidity versus structural complexity as refuge. *Journal of Freshwater Ecology* 25:649 - 656.
- Peretti, D. & I. F. Andrian, 2004. Trophic structure of fish assemblages in five permanent lagoons of the high Paraná River floodplain, Brazil. *Environmental Biology of Fishes* 71:95–103.
- Persson L., S. Diehl, P. Eklöv & B. Christensen, 1997. Flexibility in fish behavior: consequences at the population and community levels. In: *Behavioral Ecology of Teleost Fishes*. (Ed J.G. Godin), Oxford University Press, Oxford: 316-343.
- Priyadarshana, T.; T. Asaeda & J. Manatunge, J., 2001. Foraging behaviour of planktivorous fish in artificial vegetation: the effects on swimming and feeding. *Hydrobiologia* 442:231-239.
- Ranåker L., P. A. Nilsson & C. Brönmark, 2012a. Effects of degraded optical conditions on behavioural responses to alarm cues in a freshwater fish. *PLoS ONE* 7:e38411.
- Ranåker, L, M. Jönsson, P. A. Nilsson & C. Bronmark, 2012b. Effects of brown and turbid water on piscivore –prey fish interactions along a visibility gradient. *Freshwater Biology* 57:1761 – 1768.
- Ripple, W. J. & R. L. Beschta, 2006. Linking a cougar decline, trophic cascade, and catastrophic regime shift in Zion National Park. *Biological Conservation*, 133:394-408.
- Savino, J. & R. A. Stein, 1982. Predator-prey interaction between largemouth bass and bluegills as influenced by simulated, submerged vegetation. *Transactions of the American Fisheries Society* 111:255-266.
- Scheffer, M., S. H. Hosper, M. L. Meijer & B. Moss, 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution* 8:275 – 279.

- Scheffer, M., J. Bascompte, W. A. Brock, V. Brovkin, S. R. Carpenter, V. Dakos, H. Held, E. H van Nes, M. Rietkerk & G. Sugihara, 2009. Early-warning signals for critical transitions. *Nature* 461:53-59.
- Shoup, D. E. & D. H. Wahl, 2009. The effect of turbidity on prey selection by piscivorous largemouth bass. *Transactions of the American Fisheries Society* 138:1018-1027.
- Silva, M. R. & N. S. Hahn, 2009. Influência da dieta sobre a abundância de *Moenkhausia dichroua* (Characiformes, Characidae) no reservatório de Manso, Estado de Mato Grosso. *Iheringia Série Zoologia* 99:324-328.
- Silva, Z. & L. R. Mourgués-Schurter, 2004. Alimentação natural relacionada a aspectos biológicos e ambientais de *Iheringichthys labrosus* (Kroyer, 1874) (Osteichthyes, Siluriformes, Pimelodidae) na represa de Camargos, M.G. *Revista Brasileira de Zoologia* 1:1 – 15.
- Smith, R. J. F., 1992. Alarm signals in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 2:33-63.
- Tavşanoğlu, Ü. N., A. I. Çakiroğlu, S. Erdoğan, M. Meerhoff, E. Jeppesen & M. Beklioglu, 2012. Sediments, not plants, offer the preferred refuge for *Daphnia* against fish predation in Mediterranean shallow lakes: an experimental demonstration. *Freshwater Biology* 57:795–802.
- Thomaz, S. M.; E. D. Dibble, L. R. Evangelista, J. Higuti & L. M. Bini, 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biology* 53:358 – 367.
- Turesson H. & C. Brönmark, 2007. Predator-prey encounter rate in freshwater piscivores: effects of prey density and water transparency. *Oecologia* 153:281–291.
- Utne-Palm, A. C, 1999. The effect of prey mobility, prey contrast, turbidity and spectral composition on the reaction distance of *Gobiomorus dormitor* to its planktonic prey. *Journal of Fish Biology* 54:1244-1258.
- Utne-Palm, A. C, 2002. Visual feeding of fish in a turbid environment: physical and behavioural aspects. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 35:111–128.
- Warfe, D. M. & L. A. Barmuta, 2004. Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141:171–178.