

Cascatas tróficas, interações fortes da fauna e as consequências para o funcionamento do ecossistema em riachos da Ilha Grande, RJ

Trophic cascades, strong interactions of the fauna, and the consequences for ecosystem functioning in streams of Ilha Grande, Rio de Janeiro

Timothy P. Moulton; Felipe A. M. Krsulović; Vinicius Neres-Lima; Gabriel Goulart de Oliveira; Cristiano Sasada-Sato; Roberto M. L. Silveira; Marcelo L. Souza; Eugenia Zandonà

Resumo

Fortes efeitos da ação da fauna sobre os produtores são geralmente bastante evidentes no perifíton que cresce nas rochas dos riachos. Nestes ambientes é também possível observar efeitos em cascata entre predadores, consumidores primários e produtores primários. Estudamos a dinâmica da teia alimentar e as consequências para o perifíton encontrado nos substratos estáveis de vários locais dos dois riachos da Vila Dois Rios, Ilha Grande, utilizando experimentos de exclusão e distribuição natural da fauna. Os estudos aqui descritos foram feitos entre 1997 e 2022 e apresentamos uma síntese dos trabalhos publicados. Foram identificadas três dinâmicas de comunidades em diferentes locais: 1. Camarões *Macrobrachium* atuando negativamente sobre insetos herbívoros (Ephemeroptera) e reduzindo, assim, a remoção de perifíton (cascata trófica) no local Mãe D'água, situado a 900 metros da foz no córrego da Andorinha; 2. Camarões *Potimirim* removendo diretamente o perifíton (forte interação) em um local logo a montante (1,1 km da foz); e 3. Peixes *Bryconamericus* agindo negativamente sobre camarões *Potimirim* e reduzindo, assim, a remoção de perifíton por estes crustáceos (cascata trófica) em locais com peixes em comparação com locais sem peixe. Essa diversidade de dinâmicas da teia alimentar em uma área relativamente pequena é notável. As diferenças na quantidade de perifíton com e sem a ocorrência de herbívoros são aproximadamente uma ordem de magnitude e facilmente observáveis *in situ*. As interações não são apenas tróficas: os herbívoros (camarões e insetos) removem uma grande proporção de material que não assimilam, ou seja, causam bioturbação. A inibição da ação das presas pelos seus potenciais predadores parece consistir em uma interação não trófica, mas comportamental, com base no "medo da predação".

Palavras-chave

Teia trófica. Camarões. Peixes. Insetos aquáticos. Microalgas.

Abstract

*Freshwater streams often show strong effects of the fauna on primary producers (periphyton attached to rocks) and may show cascading effects of predators, primary consumers and primary producers. We studied the food-web dynamics and consequences for periphyton on hard substrates in various sites of the two streams of Vila Dois Rios, Ilha Grande, using exclusion experiments and the natural distribution of fauna. The different studies were carried out from 1997 to 2022 and we present a synthesis of the published work. We identified three dynamics of the food webs at different sites: 1. *Macrobrachium* shrimps acting negatively on insect grazers (Ephemeroptera) thus reducing removal of periphyton (trophic cascade) at the site Mãe D'água situated 0,9 km from the mouth of córrego da Andorinha; 2. *Potimirim* shrimps directly removing periphyton (strong interaction) at an upstream site (1,1 km from the mouth); and 3. *Bryconamericus* fish acting negatively on *Potimirim* shrimps thus reducing removal of periphyton (trophic cascade) at sites with fish compared to sites without fish. This diversity of food-web dynamics in a relatively small area is remarkable. The differences in quantity of periphyton with and without the occurrence of grazers are approximately an order of magnitude and easily visible to the naked eye. The interactions are not only trophic: the shrimp and insect grazers remove a large proportion of material that they do not assimilate, that is, they cause bioturbation or non-trophic loss. The negative interactions of the predators on their potential prey appear to be caused by prey-avoidance or "fear of predation".*

Keywords

Food web. Shrimp. Fish. Aquatic insects. Microalgae.

1. Introdução

A fauna muitas vezes tem efeitos importantes sobre o funcionamento do ecossistema em termos de produtividade, decomposição e ciclagem de nutrientes. Mais do que em ecossistemas terrestres, a fauna aquática frequentemente transforma a base produtiva do sistema pelo consumo das plantas e algas (herbivoria), consumo de matéria vegetal morta (detritivoria) e ações sem consumo que dispersam matéria (bioturbação) (Moulton, 2006).

Muitas vezes, a teia trófica também mostra o fenômeno da “cascata trófica”, em que interações do topo da cadeia, de predadores, influenciam o nível abaixo (de herbívoros ou detritívoros) e, em seguida, afetam os produtores primários (plantas e algas) e a quantidade de detritos. Isto é, carnívoros predadores diminuem a abundância de herbívoros, permitindo o aumento da produção primária. Sistemas aquáticos mostram este fenômeno mais frequentemente que sistemas terrestres (Strong, 1992).

Estudos em sistemas aquáticos de rios tropicais envolvendo peixes (Flecker, 1996) e camarões (Pringle, 1996; Covich; Crowl; Hein; Townsend *et al.*, 2009) têm mostrado o papel transformador destes “macroconsumidores”. Para estes estudos, o perifíton (mistura de microalgas, fungos, bactérias e matéria orgânica e inorgânica) crescendo nas pedras do leito do rio foi removido pela pastagem e bioturbação exercidas pelos macroconsumidores, causando mudanças grandes na quantidade de algas e outros materiais. Nestes casos, porém, não foram observadas cascatas tróficas entre os macroconsumidores, outros invertebrados menores e o perifíton. De fato, Pringle e Hamasaki (1998) postulam que quando o predador de topo atua também nos recursos basais (i.e. omnívoro), o potencial de uma cascata trófica ocorrer é reduzido em conformidade com a teoria de predação intraguilada (predação entre espécies de herbívoros ou detritívoros) (Polis; Myers; Holt, 1989).

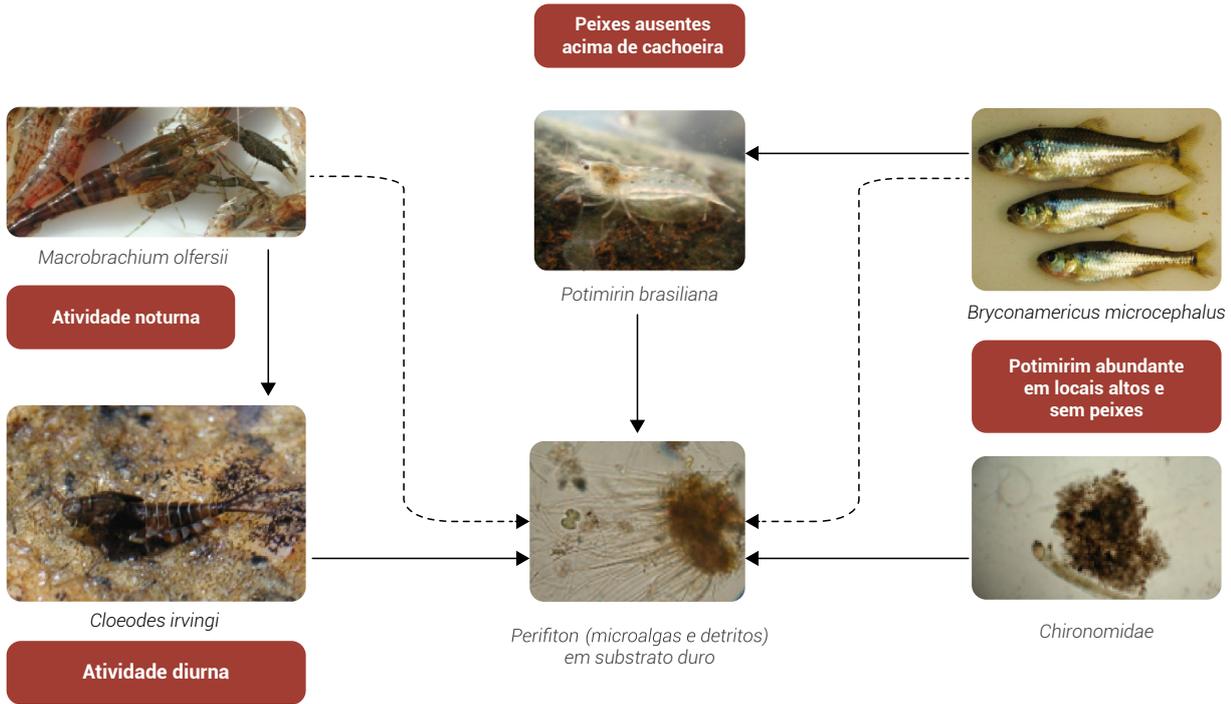
Apresentamos aqui uma síntese dos experimentos executados ao longo de 1997 até 2022, na Ilha Grande, RJ. Os resultados foram publicados em monografias, dissertações, teses e artigos científicos.

1.1 O sistema estudado

O objetivo de nossas pesquisas nos riachos da Ilha Grande foi descobrir as interações fortes e suas consequências para o funcionamento do ecossistema em lugares com diferentes assembleias de organismos na teia trófica. O córrego da Andorinha e o rio Barra Pequena, que desaguam na praia da Vila de Dois Rios, na Ilha Grande, RJ, oferecem condições adequadas para pesquisar as interações entre macroconsumidores (peixes e camarões), outros invertebrados menores e o perifíton. Camarões são abundantes, há trechos com e sem peixes e o perifíton é abundante, o que é um padrão para riachos tropicais costeiros bem preservados. As bacias estão dentro dos limites do Parque Estadual da Ilha Grande, criado a partir do Decreto Estadual nº15.273, de 26 de junho de 1971, sendo, portanto, protegidas e bem preservadas, o que as torna especialmente propícias para experimentos científicos. Além disso, os laboratórios do CEADS (Centro de Estudos Ambientais e de Desenvolvimento Sustentável da UERJ) oferecem uma boa infraestrutura para a realização das pesquisas.

Desenvolvemos um modelo conceitual das interações entre componentes da teia trófica a partir da observação dos locais de estudo, do conhecimento da biologia dos organismos e de informações da literatura (Figura 1). Para testar o modelo, usamos uma combinação de experimentos de exclusão em diferentes locais dos rios: a influência dos peixes foi inferida comparando locais com e sem peixes; e as influências dos camarões e insetos foram avaliadas por meio de experimentos utilizando cercas elétricas para a exclusão destes macroinvertebrados nas áreas experimentais, como descrito mais adiante.

Figura 1 – Interações entre fauna e perifíton



Setas indicam consumo ou outra influência negativa; linha sólida indica influência forte; linha pontilhada indica menor força
Fonte: Elaborada por Timothy Peter Moulton

2. Materiais e Métodos

2.1 Descrição do lugar

Os dois riachos desembocam nos extremos da praia da Vila de Dois Rios, localizada no lado oceânico da Ilha Grande. Ao norte de Dois Rios, fica a foz do riacho conhecido localmente como rio da Barra Pequena, cuja bacia hidrográfica possui aproximadamente 566 ha e a vazão medida durante os experimentos foi de cerca 150 Ls-1. Ao sul da praia, encontra-se a foz do córrego da Andorinha (também conhecido como rio Barra Grande), cuja bacia se estende por cerca de 1.260 ha e tem vazão observada de 275 Ls-1 (Figura 2).

Figura 2 – Mapa de localização dos rios estudados incluindo fotos de substrato rochoso



Fonte: Elaborada por Timothy P. Moulton

A água é típica de riachos da geologia cristalina das montanhas costeiras, com baixo teor de nutrientes (N total = 180 µg L⁻¹; P total = 10 µg L⁻¹; pH = 6.6) e baixa condutividade: 27 µScm⁻¹ no córrego da Andorinha e 33 µScm⁻¹ no rio Barra Pequena.

Tabela 1 – Coordenadas dos locais de amostragem e experimentos

Rio	Local	Coordenadas UTM		Altitude (msnm)
		Leste	Norte	
Córrego da Andorinha				
1	Jararaca	580991	7436747	228
2	Marcelo	581563	7436078	100
3	Silvia	581594	7436079	91
4	Characidium	581646	7436051	83
5	Mãe D'água	581747	7435982	70
6	Bagre	581809	7435945	56
7	Lambari	581811	7435813	43
8	Capivara	582000	7435602	36
9	Lontra	582343	7435805	13
Rio Barra Pequena				
10	Poço dos Soldados	583529	7437628	153
11	Vini alto	583368	7437001	47
12	Vini	583363	7436950	37
13	Ponte alto	583310	7436856	34
14	Ponte	583279	7436780	30

São mostrados do mais a montante para o mais a jusante para cada córrego; os nomes dos locais são de uso interno do laboratório

Fonte: Elaborada pelos autores a partir de dados obtidos por GPS

2.2 Fauna e flora

A fauna aquática estudada compreende organismos maiores, como peixes e camarões, e invertebrados menores (Figura1).

No córrego da Andorinha, a distribuição de peixes ao longo do curso é definida por uma barreira natural conhecida como cachoeira da Mãe D'água, que impede a subida da maioria das espécies para os trechos a montante. Somente *Characidium japyhybense* (Crenuchidae), vulgarmente chamado de mocinha ou canivete, é encontrado nos trechos a montante desta cachoeira nos locais 4 e 3. A jusante da Mãe D'água, as espécies de peixes predominantes são *Bryconamericus microcephalus* (Characidae) (uma espécie de lambari), *Rhamdioglanis transfasciatus* (Heptapteridae) (uma espécie de bagre), *Phalloceros anisophallos* (Poecillidae) (barrigudinho), *Awaous tajasica* (Gobiidae) (peixe de areia), *Eleotris pisonis* (Eleotridae) (amoré preto). Estas espécies não ocorrem no rio Barra Pequena, exceto *Characidium* que foi encontrado no trecho mais alto, local 10. Usamos o termo "sem peixes" para o rio Barra Pequena e as partes acima da Mãe D'água devido às baixas densidades do *Characidium japyhybense* e à ausência de outros peixes.

A amostragem dos peixes foi feita por visualização de fora da água e por mergulho. A distribuição das espécies foi também constatada por outras pesquisas usando pesca elétrica e redes (Marques, 2013; Rezende; Mazzoni, 2006b).

O camarão *Macrobrachium olfersii* (Palaemonidae) ("pitú") foi observado em todos os locais, exceto no local 1. Temos registros de outras quatro espécies de *Macrobrachium* (*M. heterochirus*, *M. carcinus*, *M. acanthurus* e *M. potiuna*) que ocorrem mais raramente e ficam restritas a lugares mais próximos do estuário.

O camarão *Potimirim brasiliiana* (Atyidae) foi observado em todas as localidades, exceto no local 1, mas é mais raro no trecho do córrego da Andorinha, a jusante da cachoeira da Mãe D'água. Todas as espécies, exceto *M. potiuna*, são anfídomas: o desenvolvimento larval ocorre no estuário em água salobra e os juvenis voltam para a água doce e sobem o rio para continuar a vida adulta. Os camarões *Macrobrachium* possuem o segundo par de pereiópodes (pernas torácicas) desenvolvido como quelas ou garras para repicar; já no *Potimirim*, os primeiros dois pares de pereiópodos formam estruturas de cerdas que filtram e varrem o substrato. Ambos os gêneros são aparentemente onívoros, comendo detritos, algas e presas animais.

A amostragem dos camarões foi realizada por visualização quantitativa de dia e à noite. Foi possível diferenciar visualmente os camarões *Macrobrachium* e *Potimirim*. Ambos os gêneros foram amostrados em rede Surber utilizada para amostragem de insetos, mas os indivíduos maiores tenderam a ficar em tocas, fora do alcance da rede. O *Macrobrachium* foi capturado em armadilha tipo cova com isca de ração; o *Potimirim* raramente entrava nas armadilhas. Ambos os camarões foram amostrados quantitativamente usando pesca elétrica (Moreira-Ferreira; Selhorst; Almeida; Amaral *et al.*, 2020).

A fauna de invertebrados menores é dominada por insetos aquáticos, especialmente os estágios larvais de insetos que vivem agarrados em substratos de pedra, areia e detritos (i.e. bentônicos). As muitas espécies incluem herbívoros, detritívoros e predadores, com estratégias de alimentação tais como filtragem de partículas presentes na água, coleta de matéria fina do fundo, raspagem de matéria aderida em substratos e rasgagem de folhas e outros detritos. Os raspadores da família Baetidae (Ephemeroptera) (*Cloeodes irvingi*, *Americabaetis* sp., *Baetodes* sp.) são considerados importantes consumidores da teia trófica. A fauna de larvas de Chironomidae (Diptera) é abundante como comumente observado em riachos.

A amostragem quantitativa dos invertebrados menores foi feita por rede Surber e visualmente, como no caso dos insetos maiores (Ephemeroptera). As amostras foram conservadas em etanol 80% para identificação e triagem sob microscópio estereoscópico.

A matéria que cresce sobre substratos rochosos e sobre substratos orgânicos contém algas (principalmente microalgas), outros micróbios e matéria orgânica e inorgânica não-viva é chamada de perifíton, biofilme ou epilíton (quando cresce sobre pedras). As algas do perifíton são comumente os produtores primários mais importantes nestes pequenos rios. A composição algal do perifíton inclui principalmente algas unicelulares diatomáceas (Bacillariophyceae), algas verdes unicelulares e filamentosas (e.g. *Oedogonium*, *Spirogyra*) e cianobactérias (incluindo tufas de *Rivularia*).

A amostragem foi feita por um equipamento composto de uma cúpula de borracha, que funciona como uma ventosa para se fixar ao substrato, com escova e seringa acopladas para raspar e extrair uma amostra de perifíton de uma área fixa (Moulton; Souza; Walter; Krsulović, 2009). O material foi filtrado em filtros de fibra de vidro pré-pesado. O material total foi quantificado a partir do peso do filtro após secagem; a parte orgânica do material foi quantificada após a queima do filtrado a 500°C e a partir da diferença de peso antes e após a queima (peso seco livre de cinzas, AFDM). A quantificação da parte algal foi feita com base na clorofila extraída dos filtros em álcool, a partir da absorvância medida por espectrofotometria. Alternativamente, a clorofila *in vivo* do material foi medida por meio de um fluorímetro portátil (Moulton; Souza; Walter; Krsulović, 2009).

2.3 Os experimentos

Escolhemos locais dos dois riachos que têm um poço natural associado à corredeira (Figura 2, Tabela 1). Repararamos que, nos locais a jusante da cachoeira Mãe D'água, no córrego da Andorinha, o substrato rochoso parecia ter mais sedimentos que o substrato nos locais a montante da Mãe D'água e no rio Barra Pequena (Figura 2).

Desenhemos, então, experimentos nos riachos da Vila Dois Rios para pesquisar as dinâmicas de fauna e perifíton em lugares diferentes com teias tróficas em três configurações diferentes:

1 Experimentos de exclusão na Mãe D'água, córrego da Andorinha (local 5, Tabela 1)

Estudamos as interações dos camarões *Macrobrachium*, Ephemeroptera *Cloeodes irvingi* (e outros Baetidae), Chironomidae e perifíton (Figura 1). Os camarões *Potimirim* eram presentes no lugar, mas não frequentes no local dos experimentos; os peixes eram ausentes no local. Montamos vários experimentos ao longo dos anos (Koblitz, 2003; Moulton; Lourenço-Amorim; Sasada-Sato; Neres-Lima *et al.*, 2015; Moulton; Souza; Silveira; Krsulović, 2004; Silveira, 2002; Souza; Moulton; Silveira; Krsulović *et al.*, 2007; Souza, 2002).

A "cerca" ou "quadrado" para exclusão elétrica é composta por fios de cobre fixados diretamente no substrato de rocha, formando o ânodo e cátodo, conectados a um eletrificador do tipo usado para contenção de gado bovino (Figura 3). A exclusão elétrica depende da força do pulso elétrico conduzido pela água na área de exclusão; quanto maior a força, menor o tamanho do organismo afetado. Este efeito pode ser modulado por meio de aparelhos de diferentes potências e das dimensões da cerca (comprimento dos eletrodos e distância entre eles).

Usamos um eletrificador mais potente (marca Speedrite, modelo SB5000, Tru-Test Ltd., Palmerston North, New Zealand, na intensidade maior que 5 J) para excluir camarões e insetos aquáticos, incluindo até Ephemeroptera. Larvas de Chironomidae, no entanto, não foram afetados por serem menores que os outros macroinvertebrados. Usamos um eletrificador menos potente para excluir somente camarões, sem afetar os insetos (marca Ballerup, Alfa S.A., São Paulo, São Paulo, Brasil, ou marca Stafix, modelo AN 90, Tru-Test Ltd., na intensidade 0,12 J). O número de quadrados e espaçamento dos eletrodos foram ajustados *in situ* para obter o efeito desejado, que foi detectado pela reação de contração ou pulso do animal alvo, que saía da área eletrificada sem aparentemente sofrer danos à sua integridade física. A eficácia da exclusão era sempre visível e a contagem dos insetos e camarões era feita visualmente de dia e à noite, durante os experimentos.

As cercas foram colocadas em uma faixa de pedra com baixa declividade entre o poço da Mãe D'água e a face inclinada (Figura 3). Conduzimos experimentos entre 1997 e 2020, usando uma variedade de desenhos e tamanhos de áreas eletrificadas (quadrados) com suas respectivas áreas de controle, isto é, sem eletrificação. A duração dos experimentos variou entre 15 e 40 dias. As propostas dos experimentos começaram com a análise das interações e suas consequências para o perifíton (Moulton; Souza; Silveira; Krsulović, 2004). Em anos mais recentes, usamos a técnica para quantificar produtividade primária (Moulton; Lourenço-Amorim; Sasada-Sato; Neres-Lima *et al.*, 2015) e limitação de nutrientes (Lourenço-Amorim; Neres-Lima; Moulton; Sasada-Sato *et al.*, 2014).

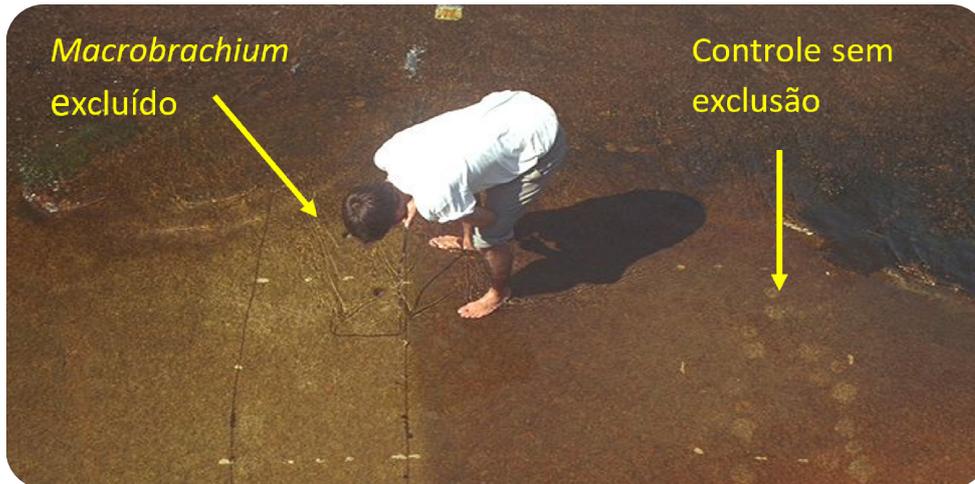
Figura 3 – Montagem e amostragem de uma "cerca elétrica" de alta intensidade na Mãe D'água



Imagens de alunos da disciplina de pós-graduação "Ecologia de Rios e Córregos", em outubro de 2010, trabalhando na "cerca elétrica". No quinto dia, a faixa eletrificada apresentou nitidamente mais perifíton (faixa mais escura) e a amostragem visual de Ephemeroptera foi realizada com um "AquaScope"

Fonte: Elaborada por Timothy P. Moulton

Figura 4 – Exclusão de camarão *Macrobrachium* usando intensidade baixa

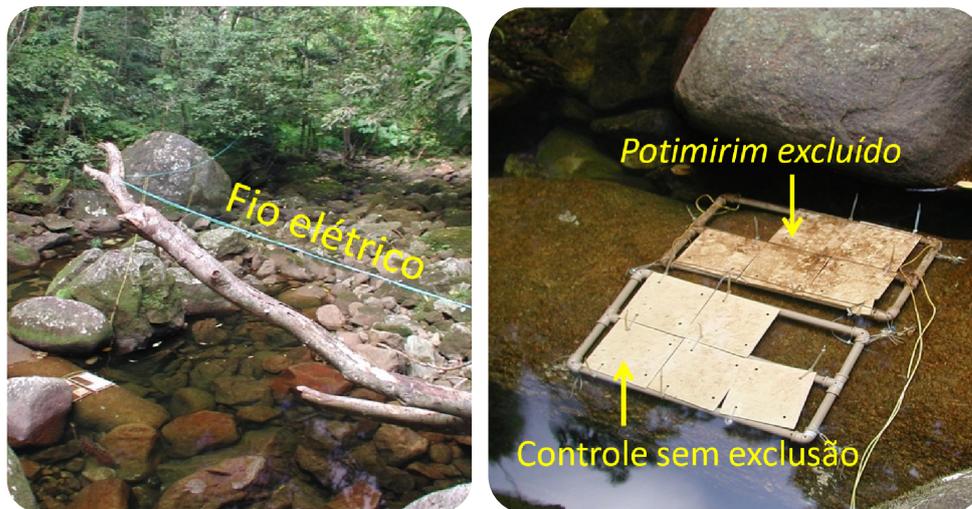


Felipe Krsulović visualmente quantificando Ephemeroptera. Após duas semanas, a zona de exclusão apresentou nitidamente menos perífiton (mancha mais clara). No tratamento de controle (lado direito da foto), as pequenas manchas mais claras são áreas de onde foram retiradas amostras do perífiton

Fonte: Elaborada por Timothy P. Moulton

2 Experimento de exclusão no alto do córrego da Andorinha (local 2 "Marcelo", Figura 5, Tabela 1)

Figura 5 – Experimento de exclusão elétrica no local 2, córrego da Andorinha, mostrando quadros com azulejos colonizados por perífiton



Fonte: Elaborada por Timothy P. Moulton

Neste local, o camarão *Potimirim* era mais atuante que *Macrobrachium*, e peixes eram ausentes. Excluímos *Potimirim* usando o eletrificador de baixa intensidade (marca Ballerup), que não excluía insetos aquáticos. As áreas de exclusão foram definidas por um quadro de PVC, com seis azulejos montados e ânodos e cátodos de fio de cobre. Montamos quatro pares de quadros eletrificados e seus respectivos controles (Figura 5). As amostragens foram realizadas com a retirada dos azulejos de cada quadro após 14, 21 e 34 dias. O experimento foi conduzido entre 17 abril e 21 maio de 2001 (Souza, 2008; Souza, 2002; Souza; Moulton, 2005).

3 "Experimento natural" em vários locais do córrego da Andorinha e rio Barra Pequena

Amostramos perífiton e fauna em locais com e sem peixes nos dois riachos. Quantificamos macroinvertebrados visualmente e por rede Surber (área de amostragem 30 x 30 cm; malha 200 μ m) (Figura 6). Amostramos perífiton usando nosso amostrador composto de ventosa e seringa descrito anteriormente (Figura 6).

Observamos os peixes e camarões e fizemos estimativa semiquantitativa de Potimirim (peixes eram rápidos demais para estimativa pontual; *Macrobrachium* era arisco e com atividade mais noturna).

Figura 6 – Amostrando pedras em sítios com e sem peixes



(A) Amostragem de insetos aquáticos usando rede Surber; (B) Amostrando perifiton usando ventosa e seringa; (C) Pedras no local 7 "Lambari" com peixe; (D) Pedra no local 14 "Ponte" sem peixe

Fotos: Timothy Peter Moulton

As pesquisas com este tipo de experimento foram conduzidas durante um longo período (de 1999 a 2019) e envolveram muitos alunos de várias disciplinas de graduação e pós-graduação. Foram publicadas formalmente (Moulton; Souza; Silveira; Krsulović *et al.*, 2010; Moulton; Souza; Walter; Krsulović, 2009) e em monografia (Oliveira, 2016).

3. Resultados

1 Experimentos de exclusão na Mãe D'água, córrego da Andorinha

Na área de exclusão do camarão *Macrobrachium*, a diminuição na quantidade de perifiton foi visualmente perceptível (Figura 3), o que foi confirmado com os resultados de clorofila e pela quantidade de matéria orgânica (AFDM) (Koblitz, 2003; Krsulović, 2004; Moulton; Lourenço-Amorim; Sasada-Sato; Neres-Lima *et al.*, 2015; Moulton; Souza; Silveira; Krsulović, 2004; Silveira, 2002; Silveira; Moulton, 2000). A diminuição de perifiton foi associada com o aumento da densidade de Ephemeroptera (*Cloeodes* e outros Baetidae) dentro da área de exclusão.

Nas áreas de exclusão de camarões e Ephemeroptera, a quantidade de perifiton aumentou até 20 vezes em comparação com os controles sem eletrificação (Figura 4) (Moulton; Souza; Silveira; Krsulović, 2004).

Observações realizadas nos períodos diurno e noturno constataram que os camarões *Macrobrachium* eram muito mais numerosos na área do experimento à noite. Por outro lado, os Ephemeroptera apresentavam hábitos predominantemente diurnos, em alternância com os camarões, aparentemente buscando refúgios durante a noite (fendas estreitas e abaixo de pedras) (Moulton; Souza; Silveira; Krsulović, 2004).

Deduzimos por estes resultados que os camarões *Macrobrachium* atuaram negativamente sobre Ephemeroptera, sendo estes herbívoros/pastadores ativos sobre o perifiton. Podemos classificar este padrão como uma "cascata trófica", apesar da interação negativa de *Macrobrachium* sobre Ephemeroptera aparentemente ser regida mais pelo comportamento dos camarões do que propriamente pela relação trófica de consumo da presa (efeito indireto da predação).

O efeito dos Ephemeroptera sobre o perifiton foi mais acentuado na matéria orgânica e inorgânica do que em relação à clorofila. A dieta de Ephemeroptera compreende principalmente microalgas, que sugere que eles removem material não associado diretamente à sua nutrição.

2 Experimento de exclusão no alto córrego da Andorinha

No experimento realizado no local 2, "Marcelo", a montante da Mãe D'água, observamos predominância de *Potimirim* nos substratos de controle. Apesar do camarão *Macrobrachium* ocorrer no trecho, sua atividade foi aparentemente bem menor. Quando excluímos os camarões, principalmente *Potimirim*, mas não os Ephemeroptera, o perifíton cresceu em densidade quatro vezes maior do que nos controles (Souza; Moulton, 2005). Este resultado implica em uma forte interação negativa de *Potimirim* sobre o perifíton. O efeito foi mais acentuado sobre a matéria orgânica total (AFDM) do que no estoque de clorofila. Como a dieta de *Potimirim* é mais seletiva, sendo composta principalmente de algas e não dos outros componentes do perifíton, isto sugere que ele remove muita matéria que não é consumida num mecanismo conhecido como "bioturbação".

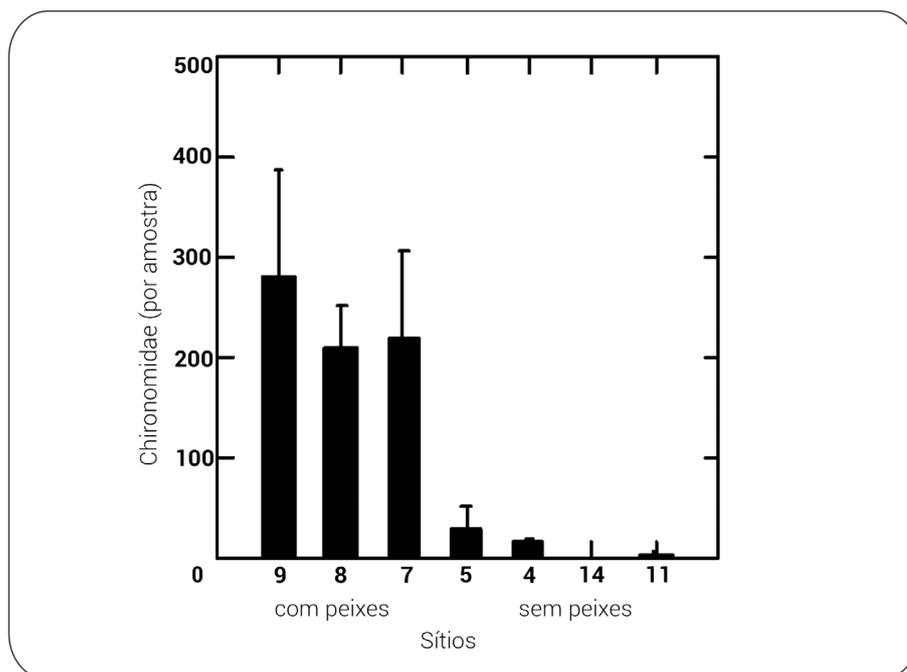
3 "Experimento natural" em vários locais do córrego da Andorinha e do rio Barra Pequena

As análises de material orgânico e clorofila do perifíton confirmaram os padrões visualmente aparentes: em locais com presença de peixes, o perifíton era mais denso (Figuras 2 e 6) (Moulton; Souza; Silveira; Krsulović *et al.*, 2010; Moulton; Souza; Walter; Krsulović, 2009; Oliveira, 2016). A massa-seca-sem-cinzas (AFDM) foi aproximadamente uma ordem de magnitude maior nos locais 7, 8 e 9 comparado com as dos locais a montante da cachoeira no córrego da Andorinha (locais 2, 3 e 4) e do rio Barra Pequena. O padrão de clorofila de perifíton não foi tão marcante e os locais no rio Barra Pequena tinham níveis relativamente altos de clorofila comparado com a massa de perifíton.

Os camarões *Potimirim* e Ephemeroptera foram aproximadamente dez vezes menos abundantes nos locais com peixes. Achamos provável que a presença de peixes tenha determinado a escassez de *Potimirim* e a conseqüente redução na remoção de perifíton. Aparentemente, esta interação foi mais determinada pela presença ameaçadora dos peixes do que pela efetiva predação sobre os camarões. Os camarões *Potimirim* eram dificilmente detectados em locais com presença de peixes. Estudos sobre a dieta de *Bryconamericus* não encontraram *Potimirim* no conteúdo estomacal dos peixes (Marques, 2013; Rezende; Mazzoni, 2006 a, b), mas sabemos que *Potimirim* precisa passar pelos trechos a jusante dominados por peixes durante sua migração do estuário para trechos a montante. A aparente escassez de *Potimirim* nos trechos com peixes parece mais um caso de forte interação, de natureza não-trófica, em que o comportamento da presa em potencial é modificado apenas pela presença ameaçadora do predador. Este tipo de interação foi descrito por Peckarsky e colaboradores e chamada de "efeito não-consuntivo" (Peckarsky; Abrams; Bolnick; Dill *et al.*, 2008). O fenômeno tem sido também chamado de "Ecologia do Medo".

Diferentemente dos Ephemeroptera, os Chironomidae foram mais abundantes em locais com presença de peixes (Gráfico 1) (Oliveira, 2016). Larvas de Chironomidae são comumente observadas como presas de peixes, sendo encontradas no conteúdo estomacal de *Bryconamericus* no córrego da Andorinha (Marques; Costa; Corrêa; Marinho *et al.*, 2014; Rezende; Mazzoni, 2006 a, b). Desta forma, parece contraintuitivo que estes camarões fossem mais comuns em lugares com peixes. Contudo, aparentemente o aumento de quantidade e espessura de perifíton beneficiou-os como fonte de alimento e refúgio, e o benefício superou a pressão de predação.

Gráfico 1 – Chironomidae amostrado por rede Surber na ausência e na presença de peixes



Média de cinco amostras por local; barras de erro são um Erro Padrão; para códigos dos locais (sítios) ver Tabela 1

Fonte: Dados não publicados de Oliveira (2016)

4. Discussão

Interações fortes da fauna sobre o perifíton foram observadas em todos os locais dos riachos estudados. Em duas situações, a interação com o perifíton foi mediada pela interação com um predador, formando uma cascata trófica. Na terceira situação, o camarão *Potimirim* atuou diretamente sobre o perifíton.

A diversidade de interações das teias tróficas em uma área relativamente pequena é impressionante e raramente encontrada na literatura. Os estudos realizados em riachos tropicais de Porto Rico e Costa Rica não encontraram cascatas tróficas de camarões e peixes, e sim interações fortes diretas sobre o perifíton (Pringle; Blake, 1994; Pringle; Hamazaki, 1998) do tipo que nós encontramos no local mais a montante do córrego da Andorinha (Souza; Moulton, 2005). March e colaboradores observaram diferenças de dinâmica associadas a mudanças da teia trófica ao longo do curso do rio estudado em Porto Rico, porém a ocorrência de uma cascata trófica não foi verificada (March; Pringle; Townsend; Wilson, 2002).

Podemos procurar razões para os padrões observados. A distribuição dos peixes é obviamente determinada pela barreira natural representada pela cachoeira da Mãe D'água, e os peixes com maiores interações tróficas ficam restritos a jusante desta barreira no córrego da Andorinha. A consequência, porém, em termos do efeito em cascata com os camarões *Potimirim* não era óbvia, especialmente quando admitimos que *Potimirim* não faz parte da dieta de *Bryconamericus* (Rezende; Mazzoni, 2006a,b). As diferenças de distribuição decorrente de atividade dos camarões *Macrobrachium* e *Potimirim* observadas no local 5, Mãe D'água, comparado com o local 2 a montante aparentemente tem a ver com preferências de micro-habitat, e que foi possível constatar, mas cuja causa não foi determinada. As consequências para dinâmica de perifíton eram grandes.

Mais curioso ainda é a diferença de comportamento de teias tróficas com componentes semelhantes. As teias tróficas estudadas em Porto Rico e na Costa Rica contêm camarões de ambas as famílias presentes nos riachos da Ilha Grande: *Atyidae* (*Atya lanipes*) e *Palaemonidae* (*Macrobrachium* spp.), além de Ephemeroptera pastadores (*Leptophlebiidae*, *Baetidae*), peixes e perifíton num arranjo similar

ao de nossos experimentos (Covich; Crowl; Hein; Townsend *et al.*, 2009; Cross; Ramírez; Santana; Silvestrini-Santiago, 2008; March; Pringle, 2003). No entanto, somente a dinâmica de interações diretas da fauna com o perifíton, principalmente *Atya* em Porto Rico e peixes e camarões na Costa Rica, foi observada.

Em contraste, teias tróficas dos nossos estudos mostraram o fenômeno da cascata trófica. Usando um modelo matemático, mostramos que a existência e estabilidade da cascata trófica depende da força relativa das interações do predador/onívoro de topo com a presa/herbívoros e com o recurso basal/perifíton (Figura 1) (Silveira, 2002; Silveira; Moulton, 2000). Se o predador/onívoro (*Macrobrachium* ou peixe) atua fortemente sobre o perifíton e menos sobre o herbívoro (Ephemeroptera ou *Potimirim*), a interação com o perifíton prevalece e a cascata trófica potencial não ocorre. Pela modelagem dos resultados de experimentos, no nosso caso, as interações *Macrobrachium*-Ephemeroptera e *Bryconamericus*-*Potimirim* são suficientemente fortes para gerar a cascata trófica, apesar de ambas as interações serem principalmente por mudanças de comportamento da presa em potencial (evitando predação) do que por uma interação trófica decorrente da predação. Do contrário, podemos supor que as interações dos macroconsumidores (camarões e peixes) em Porto Rico e na Costa Rica sobre o perifíton são relativamente mais fortes, não permitindo cascatas tróficas pela ação dos herbívoros (Ephemeroptera e outros insetos) em função da pressão exercida pelos predadores (Pringle; Hamazaki, 1998).

Como mencionado, as interações negativas entre *Macrobrachium* e Ephemeroptera e *Bryconamericus* e *Potimirim* são aparentemente causadas pelo comportamento das presas em potencial e não pela predação propriamente consumada. Os camarões *Macrobrachium* foram presentes na área do experimento principalmente à noite, o que parecia afugentar os Ephemeroptera, exceto nas áreas eletrificadas e livres destes camarões (Moulton; Souza; Silveira; Krsulović, 2004). Além disso, os camarões *Macrobrachium* apresentaram poucos Ephemeroptera nas análises de conteúdo estomacal (observação pessoal e Moulton; Souza; Silveira; Krsulović, 2004). Já os camarões *Potimirim* não eram observados em abundância nos trechos com peixes, em comparação com os trechos sem peixes, apesar de não constar no conteúdo estomacal de *Bryconamericus* (Rezende; Mazzoni, 2006a, b). A literatura relata muitos casos de comportamento de presas alterado pela presença de potenciais predadores (Peckarsky; Abrams; Bolnick; Dill *et al.*, 2008), e o fenômeno recebeu o nome "Ecologia de Medo". As implicações para a dinâmica do ecossistema podem ser grandes, como observamos em nossos estudos, além de sugerir cautela em conclusões baseadas somente em resultados da análise da dieta e do conteúdo estomacal dos potenciais predadores.

De outro modo, a distribuição dos Chironomidae não foi explicada diretamente pela distribuição nos predadores potenciais, os peixes. Apesar da presença na dieta de *Bryconamericus* (Marques, 2013; Rezende; Mazzoni, 2006a,b), os Chironomidae eram mais abundantes na presença dos peixes, aparentemente porque o crescimento de perifíton os beneficiou com alimento e abrigo. Larvas do gênero *Bryconamericus* pareceram alterar o comportamento de camarões *Potimirim*, sem os quais o biofilme perifítico com algas tem outra estrutura, favorecendo os dípteros Chironomidae.

A remoção de perifíton por organismos "raspadores", ninfas de Ephemeroptera e camarões *Potimirim* foi aparentemente por forrageamento, com foco principalmente sobre as microalgas do perifíton. No entanto, o material removido por estes organismos inclui muito mais componentes do perifíton além da biomassa de algas (Krsulović, 2004). Os raspadores aparentemente causaram muita perda não-trófica ou "bioturbação" (Pringle, 1996). De novo, a interação forte era apenas parcialmente trófica.

5. Considerações finais

As descobertas que estamos reportando aqui só foram possíveis porque tínhamos um ambiente preservado e seguro para trabalhar, onde poderíamos montar experimentos sem risco de interferência humana

e realizar um monitoramento intensivo da dinâmica do sistema. Sem a capacidade de excluir espécies experimentalmente e observar a transformação do sistema, não teríamos descoberto as relações entre os elementos da cadeia alimentar. O terceiro experimento não envolveu exclusão experimental, mas contou com o “experimento natural” da distribuição de peixes. Teríamos tido dificuldade em interpretar os resultados sem os *insights* obtidos com os dois primeiros experimentos.

As condições de infraestrutura para o desenvolvimento deste trabalho foram fornecidas pelo Centro de Estudos Ambientais e Desenvolvimento Sustentável (CEADS/UERJ), ou seja, pelo próprio centro de pesquisa com os laboratórios e acomodações e sua localização protegida, que permitiram a montagem dos experimentos no campo, a condução durante semanas, envolvendo amostragem e observação dia e noite, e as análises nos laboratórios. Os experimentos foram desenvolvidos ao longo de muitos anos e contaram com a participação de muitos alunos, colaboradores e pesquisadores nacionais e internacionais. Nossas descobertas são importantes para o entendimento do funcionamento do ecossistema de córrego e as interações da teia trófica, e são aplicáveis em manejo, conservação e recuperação de recursos hídricos.

Agradecimentos

Agradecemos a ajuda de muitas/os colegas e alunas/os de graduação e pós-graduação da disciplina “Ecologia de Rios e Córregos” da graduação da UERJ e dos programas de pós-graduação (PPGEE, PPGGB) – muito material veio de monografias de graduação, dissertações e teses de pós-graduação. E agradecemos pelas bolsas e apoio. O CEADS foi fundamental para o desenvolvimento da pesquisa, e agradecemos a todos os envolvidos, incluindo a comunidade da Vila Dois Rios. As pesquisas receberam apoio do CNPq e da FAPERJ.

Referências

- COVICH, A. P.; CROWL, T. A.; HEIN, C. L.; TOWNSEND, M. J.; MCDOWELL, W. H. Predator-prey interactions in river networks: comparing shrimp spatial refugia in two drainage basins. **Freshwater Biology**, v. 54, n. 3, p. 450-465, fev. 2009.
- CROSS, W. F.; RAMÍREZ, A.; SANTANA, A.; SILVESTRINI-SANTIAGO, L. Toward quantifying the relative importance of invertebrate consumption and bioturbation in Puerto Rican streams. **Biotropica**, v. 40, n. 4, p. 477-484, jul. 2008.
- FLECKER, A. S. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. **Ecology**, v. 77, n. 6, p. 1845-1854, set. 1996.
- KOBLITZ, R. V. **Cascata trófica e dinâmica de presas de comunidade bentônica em um trecho de córrego de Mata Atlântica**. 2003. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2003.
- KRSULOVIĆ, F. A. M. **Avaliação de mecanismos de remoção de perifiton por ninfas de ephemeroptera em um córrego, Ilha Grande, RJ, Brasil**. 2004. Dissertação (Mestrado em Biologia) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2004.
- LOURENÇO-AMORIM, C.; NERES-LIMA, V.; MOULTON, T. P.; SASADA-SATO, C. Y.; OLIVEIRA-CUNHA, P.; ZANDONÀ, E. Control of periphyton standing crop in an Atlantic Forest stream: the relative roles of nutrients, grazers and predators. **Freshwater Biology**, v. 59, n. 11, p. 2365-2373, set. 2014.
- MARCH, J. G.; PRINGLE, C. M. Food web structure and basal resource utilization along a tropical island stream continuum, Puerto Rico. **Biotropica**, v. 35, n. 1, p. 84-93, mar. 2003.

MARCH, J. G.; PRINGLE, C. M.; TOWNSEND, M. J.; WILSON, A. I. Effects of freshwater shrimp assemblages on benthic communities along an altitudinal gradient of a tropical island stream. **Freshwater Biology**, v. 47, n. 3, p. 377-390, fev. 2002.

MARQUES, P. S. **O papel do dossel na alimentação do lambari *Bryconamericus microcephalus* em um riacho de Mata Atlântica**. 2013. 93 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2013.

MARQUES, P. S.; COSTA, M. F.; CORRÊA, C. C. D.; MARINHO, M. M.; MAZZONI, R. Grazing behaviour of a non-herbivorous characin: revisiting plasticity. **Journal of Fish Biology**, v. 85, n. 2, p. 488-493, jun. 2014.

MOREIRA-FERREIRA, B.; SELHORST, Y.; ALMEIDA, L. C.; AMARAL, J. R.; SILVA, É. F.; Evaluating two sampling methodologies for shrimp density and biomass estimates in streams. **Nauplius**, v. 28, e2020042, 2020.

MOULTON, T. P. Why the world is green, the waters are blue and food webs in small streams in the Atlantic Rainforest are predominantly driven by microalgae? **Oecologia Brasiliensis**, v. 10, n. 1, p. 78-89, 2006.

MOULTON, T. P.; LOURENÇO-AMORIM, C.; SASADA-SATO, C. Y.; NERES-LIMA, V.; ZANDONÀ, E. Dynamics of algal production and ephemeropteran grazing of periphyton in a tropical stream. **International Review of Hydrobiology**, v. 100, n. 2, p. 61-68, fev. 2015.

MOULTON, T. P.; SOUZA, M. L.; SILVEIRA, R. M. L.; KRSULOVIC, F. A. M. Effects of ephemeropterans and shrimps on periphyton and sediments in a coastal stream (Atlantic forest, Rio de Janeiro, Brazil). **Journal of the North American Benthological Society**, v. 23, n. 4, p. 868-881, dez. 2004.

MOULTON, T. P.; SOUZA, M. L.; SILVEIRA, R. M. L.; KRSULOVIC, F. A. M.; SILVEIRA, M. P.; ASSIS, J. C. F.; FRANCISCHETTI, C. N. Patterns of periphyton are determined by cascading trophic relationships in two neotropical streams. **Marine and Freshwater Research**, v. 61, n. 1, p. 57-64, 2010.

MOULTON, T. P.; SOUZA, M. L.; WALTER, T. L.; KRSULOVIC, F. A. M. Patterns of periphyton chlorophyll and dry mass in a neotropical stream: a cheap and rapid analysis using a hand-held fluorometer. **Marine and Freshwater Research**, v. 60, n. 3, p. 224-233, abr. 2009.

OLIVEIRA, G. G. **Efeitos de macroconsumidores (camarões e peixes) na estruturação trófica e funcional da comunidade de macroinvertebrados em córregos da Mata Atlântica**. 2016. Monografia (Graduação em Ciências Biológicas) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2016.

PECKARSKY, B.; ABRAMS, P. A.; BOLNICK, D. I.; DILL, L. M.; GRABOWSKI, J. H.; LUTTBEG, B.; ORROCK, J. L.; PEACOR, S. D.; PREISSER, E. L.; SCHMITZ, O. J.; TRUSSELL, G. C. Revisiting the classics: considering nonconsumptive effects in textbook examples of predator-prey interactions. **Ecology**, v. 89, n. 9, p. 2416-2425, sep. 2008.

POLIS, G. A.; MYERS, C. A.; HOLT, R. D. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 20, p. 297-330, 1989.

PRINGLE, C. M. Atiid shrimps (Decapoda: Atyidae) influence the spatial heterogeneity of algal communities over different scales in tropical montane streams, Puerto Rico. **Freshwater Biology**, v. 35, n. 1 p. 125-140, fev. 1996.

PRINGLE, C. M.; BLAKE, G. A. Quantitative effects of atiid shrimp (Decapoda: Atyidae) on the depositional environment in a tropical stream: use of electricity for experimental exclusion. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 51, n. 6, p. 1443-1450, jun. 1994.

PRINGLE, C. M.; HAMAZAKI, T. The role of omnivory in a neotropical stream: separating diurnal and nocturnal effects. **Ecology**, v. 79, n. 1, p. 269-280, jan. 1998.

REZENDE, C. F.; MAZZONI, R. Contribuição da matéria autóctone e alóctone para a dieta de *Bryconamericus microcephalus* (Miranda-Ribeiro) (Actinopterygii-Characidae), em dois trechos de um riacho de Mata Atlântica, Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, n. 1, p. 58-63, mar. 2006a.

REZENDE, C. F.; MAZZONI, R. Disponibilidade e uso de recursos alóctones por *Bryconamericus microcephalus* (Miranda-Ribeiro) (Actinopterygii, Characidae), no córrego Andorinha, Ilha Grande, Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, n. 1, p. 218-222, mar. 2006b.

SILVEIRA, R. M. L. **Modelo de matriz de comunidade em um córrego de Mata Atlântica**. 2002. Tese (Doutorado em Biologia) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2002.

SILVEIRA, R. M. L.; MOULTON, T. P. Modelling the food web of a stream in Atlantic forest. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 12, p. 63-71, jan. 2000.

SOUZA, M. L. **Papel da macrofauna, principalmente de camarões atídeos, sobre o perifiton de córregos tropicais**. 2008. Tese de Doutorado – Program de Pós-graduação em Biologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

SOUZA, M. L.; MOULTON, T. P.; SILVEIRA, R. M. L.; KRSULOVIC, F. A. M.; BRITO, E. F. Responses of Chironomidae (Diptera: Insecta) to exclusion of shrimps and Ephemeroptera in a coastal forest stream, Rio de Janeiro, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 67, n. 1, p. 47-51, fev. 2007.

SOUZA, M. L. **Desenvolvimento de sistemas de exclusão elétrica e o papel funcional de camarão em um córrego da Mata Atlântica**. 2002. Dissertação (Mestrado em Biologia) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 2002.

SOUZA, M. L.; MOULTON, T. P. The effects of shrimps on benthic material in a Brazilian island stream. **Freshwater Biology**, v. 50, n. 4, p. 592-602, mar. 2005.

STRONG, D. R. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 747-757, jun. 1992.

Sobre os autores

Timothy P. Moulton

Doutor em Ciências Biológicas pela Macquarie University, Austrália. Professor Adjunto (aposentado), pesquisador Emérito da FAPERJ. Departamento de Ecologia (DECOL) do Instituto de Biologia Roberto Alcântara (IBRAG) da UERJ. Coordenador do Laboratório de Ecologia de Rios e Córregos (LERC), DECOL. <http://lattes.cnpq.br/4273126611498165>

Felipe A. M. Krsulović

Doutor em Ciências Biológicas com Menção em Ecología pela Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago do Chile. Professor visitante do DECOL/IBRAG/UERJ. <http://lattes.cnpq.br/9383250748297221>

Vinicius Neres-Lima

Doutor e mestre pelo PPGEE/UERJ. Professor Visitante do Instituto de Ciências Biológicas/UFPA. <http://lattes.cnpq.br/5854710296331792>

Gabriel Goulart de Oliveira

Bacharel em Ciências Biológicas pelo IBRAG/UERJ. Estagiário de Iniciação Científica. <http://lattes.cnpq.br/8296989284614046>

Cristiano Sasada-Sato

Doutor e mestre pelo PPGEE/UERJ. <http://lattes.cnpq.br/7776479595883315>

Roberto M. L. Silveira

Doutor pelo Programa de Pós-graduação em Biociências Nucleares do IBRAG/UERJ. Professor associado do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da UNIRIO. <http://lattes.cnpq.br/4102258946562747>

Marcelo L. Souza

Doutor e mestre pelo PPGEE/UERJ. Especialista em Recursos Hídricos e Saneamento Básico da Agência Nacional de Águas e Saneamento Básico. <http://lattes.cnpq.br/7483623747767692>

Eugenia Zandonà

Doutora em Ciências Ambientais pela Drexel University, EUA. Professora Associada do DECOL/IBRAG/UERJ. Coordenadora do Laboratório de Ecologia de Rios e Córregos (LERC) da UERJ. <http://lattes.cnpq.br/2826166359236157>