



Universidade do Estado do Rio de Janeiro
Centro Biomédico
Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes

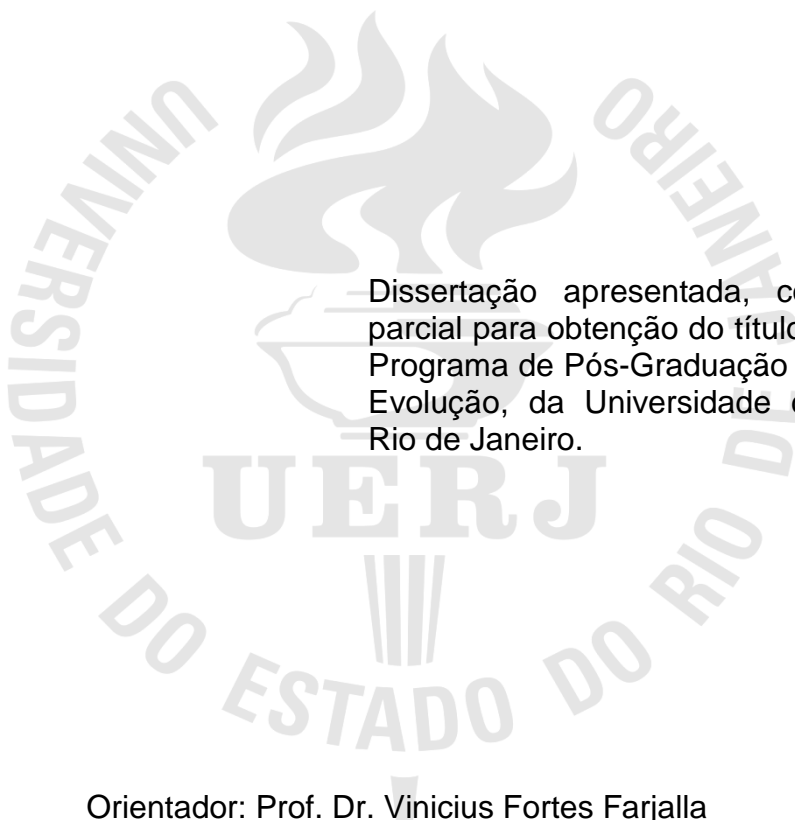
Raquel Mattos Gonçalves da Costa

**Efeitos e mecanismos relacionados à redução do tamanho do
habitat aquático sobre a interação predador-presa**

Rio de Janeiro
2021

Raquel Mattos Gonçalves da Costa

**Efeitos e mecanismos relacionados à redução do tamanho do habitat aquático
sobre a interação predador-presa**



Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Orientador: Prof. Dr. Vinicius Fortes Farjalla

Rio de Janeiro

2021

CATALOGAÇÃO NA FONTE
UERJ / REDE SIRIUS / BIBLIOTECA CTC-A

C837 Costa, Raquel Mattos Gonçalves da.
Efeitos e mecanismos relacionados à redução do tamanho do habitat aquático sobre a interação predador-presa / Raquel Mattos Gonçalves da Costa. – 2021.
44 f. : il.

Orientador: Vinicius Fortes Farjalla
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução) - Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes.

1. Ecologia aquática - Teses. 2. Predação (Biologia) - Teses. 3. Habitat (Ecologia) - Teses. I. Farjalla, Vinicius Fortes. II. Universidade do Estado do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes. III. Título.

CDU 574.5

Patricia Bello Meijinhos CRB-7/ 5217- Bibliotecária responsável pela elaboração da ficha catalográfica

Autorizo, apenas para fins acadêmicos e científicos, a reprodução total ou parcial desta dissertação, desde que citada a fonte.

Assinatura

Data

Raquel Mattos Gonçalves da Costa

**Efeitos e mecanismos relacionados à redução do tamanho do habitat aquático
sobre a interação predador-presa**

Dissertação apresentada, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre, ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade do Estado do Rio de Janeiro.

Aprovada em 05 de Março de 2021.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Vinicius Fortes Farjalla (Orientador)

Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof.^a Dra. Eugenia Zandonà

Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes — UERJ

Prof. Dr. Rafael DettogniGuariento

Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Rio de Janeiro

2021

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho à minha família, que sempre esteve comigo, me incentivando ao longo dos anos para que eu pudesse seguir minha paixão pela Ecologia. Em especial, dedico aos meus avós e à minha tia Márcia Pimentel, inspiarações fundamentais na minha educação e nas minhas escolhas acadêmicas.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço ao meu orientador Vinicius Fortes Farjalla por todo apoio e inspiração ao longo desses anos juntos. Obrigada pelo profissionalismo e pela seriedade, mas também pelas risadas e trocas nos vários momentos de descontração. Obrigada pela confiança e pelo amparo sempre que precisei; foram inúmeras conversas, discussões e aprendizados. De fato, um orientador exerce vários papéis e você desempenhou todos eles perfeitamente. Um dos aprendizados extra-acadêmicos fundamentais para mim foram as dicas de direção em Carajás (obrigada pelo incentivo). Sem dúvida, foi a minha escolha mais acertada ter participado da seleção de iniciação científica com você e termos seguidos juntos pelo mestrado. Nesta jornada difícil, você foi um amigo, um parceiro e um mestre! Obrigada por tanto!

Ao meu outro mestre nessa jornada, Joseph Luiz dos Santos Ferro, que me acolheu desde o começo, me ensinou, me instruiu e aceitou dividir comigo esse trabalho. Obrigada pela troca, pelas lições e por ter tornado esta pesquisa tão prazerosa! Obrigada pelos ensinamentos com as análises estatísticas e com os ensaios experimentais, mas principalmente por ter sido um verdadeiro amigo ao longo desses anos. Obrigada pela paciência, pelos conselhos e pelos incontáveis momentos marcantes que tivemos juntos, principalmente em Carajás! Sou muito grata por você ter me apresentado Carajás como casa, dividido seus amigos e por ter me ajudado a ter confiança em mim mesma enquanto profissional. Este último aprendizado só foi possível porque você tem uma luz imensurável, que me guiou em muitos momentos. Nosso encontro já estava destinado a acontecer.

Agradeço também a toda a equipe do Laboratório de Limnologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), por todo o incentivo e apoio. Em especial, à Claudia Andrade, à Ana Luiza Lima e à Letícia Azevedo, que desde o começo me ajudaram nas coletas de campo e nos experimentos, contribuindo para o meu aprendizado e deixando esta jornada mais divertida e memorável! Agradeço também à Juliana Leal e ao Bruno Eleres pelo apoio nesta reta final, pelas dicas importantes e pelo carinho que tiveram comigo e com este trabalho.

A todos os professores e alunos do PPGEE, que me acolheram ao longo desses anos, fazendo a UERJ se tornar uma segunda casa para mim, cercada de afeto e de bons momentos. Agradeço a reciprocidade e pelas muitas mãos que me ajudaram quando precisei, desde dúvidas a serem respondidas, a solicitações de documentos e os desabafos neste ano difícil. Agradeço também à VALE S.A. e ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pelo apoio e incentivo nesta pesquisa. Aos amigos de Carajás, em especial à Ana Teijma, ao Façanha e à Patricia Guimarães, obrigada pelo acolhimento! Descobrir uma nova casa em outro estado foi surpreendentemente incrível; obrigada por este pedacinho do Pará que vive em mim!

Aos meus amigos, obrigada pelo companheirismo de sempre, pela paciência com a minha ausência, pelas conversas, pelas risadas, pelas incontáveis chamadas de vídeo e principalmente pela criatividade em 2020! Foram vocês que me ajudaram a não perder a fé e a alegria, que ajudaram a me manter firme nesse ano de muitas perdas. Aos amigos de longa data, Emanuelle Craveiro, Camila Barcelos, Leonardo Rodrigues, Felipe Soares, Yuri Campos, Beatriz Fernandes e Yan Salema, obrigada pelos jogos, pelas piadas, pelas conversas e pelas notícias boas!!! Aos amigos da graduação, Leonardo Pacheco, Stella Mainardi, Luciana Torre, Louise Daudt, Juliana Nascimento e Maria Kelliane Dias, obrigada por estarem comigo desde o começo desta aventura acadêmica, pelas inúmeras trocas, que me ajudaram a seguir no mestrado e, principalmente, por estarmos juntos nesta mesma luta pela ciência, por não soltarmos as mãos e por nos apoiarmos. Ao casal, Camila Bahia e Carlos Baptista, obrigada por trazerem de volta nosso laço em 2020!

Por fim, agradeço a Deus por ter fortalecido minha fé de diferentes formas neste processo e a toda minha família de sangue e de coração, minha rocha e meu porto-seguro. Ao meu irmão Daniel Mattos e à minha cunhada Carolina Bastos, obrigada pelos momentos de conversa e de risadas que foram sempre acalentadores. Ao meu namorado Lucas Lima e a toda sua família que também foram essenciais ao longo desta jornada. Por fim, aos meus pais, Sônia e Carlos Augusto, por terem me amparado nos momentos de aflição e por sempre me incentivarem a seguir meus sonhos. Vocês são a base de toda esta aventura que foi este trabalho, me ensinando a ter coragem, responsabilidade e segurança nas minhas escolhas.

Eu não percebo onde tem alguma coisa que não seja a natureza. Tudo é natureza. O cosmos é natureza. Tudo em que eu consigo pensar é natureza.

Ailton Krenak

RESUMO

COSTA, R. M. G. *Efeitos e mecanismos relacionados à redução do tamanho do habitat aquático sobre a interação predador-presa*. 2021. 44f. Dissertação. (Mestrado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2021.

A redução do tamanho do habitat em ecossistemas aquáticos facilita o encontro entre predadores e presas através de dois mecanismos: a diminuição da altura da coluna d'água, diminuindo o espaço de deslocamento vertical dos organismos, e a redução do volume de água, que concentra as presas. Até o momento, nenhum estudo avaliou isoladamente os efeitos destes dois mecanismos sobre a interação predador-presa. O objetivo deste trabalho foi avaliar os efeitos isolados da redução da altura da coluna d'água e do volume d'água sobre as taxas de predação e as curvas de resposta funcional de predadores com diferentes modos de forrageio. Foram feitas interações entre predadores de busca ativa (*Buenoa* sp., Hemiptera) ou tocaieiros (*Pantala flavescens* e *Lestes* sp., Odonata) com presas de hábito pelágico (*Argyrodiaptomus paggi*, Copepoda) ou com menor mobilidade pela coluna d'água (*Culex* sp., Diptera). Cada interação predador-presa ocorreu em três tratamentos: altura e volume d'água altos (H+V+), altura d'água baixa e volume d'água alto (H-V+) e altura e volume d'água baixos (H-V-). No primeiro experimento, 1 predador interagiu por 24h com uma abundância fixa de presas da mesma espécie, sendo obtidas as taxas de predação. Já no segundo, 1 predador interagiu por 2h com diferentes abundâncias de presas da mesma espécie, sendo obtidas as curvas de resposta funcional. Foram feitas análises de contraste entre os tratamentos com diferentes alturas da coluna d'água (H+; H-) e volumes de água (V+; V-). As taxas de predação foram maiores em V- em relação a V+ para as interações de *Pantala* e *Buenoa* com a presa *Argyrodiaptomus*. Também foi observado o aumento das taxas de ataque e a diminuição do tempo de manuseio nas curvas de resposta funcional obtidas em V- em relação a V+ para os predadores *Pantala* e *Lestes* predando *Argyrodiaptomus*. Não houve nenhuma diferença significativa entre os tratamentos quando *Culex* foi utilizado como presa. Conclui-se que a redução do volume de água foi o principal mecanismo responsável pelas alterações nas interações entre predadores e presas. Além disso, os efeitos da redução do volume de água dependem do comportamento da presa e do modo de forrageio do predador, sendo os predadores tocaieiros mais beneficiados e as presas com alta mobilidade mais consumidas. Assim, a redução do tamanho do habitat aquático poderá causar alterações na estrutura trófica de ambientes aquáticos.

Palavras-chave: Predação. Resposta Funcional. Redução de Habitat. Taxa de Ataque. Predadores Tocaieiros. Macroinvertebrados.

ABSTRACT

COSTA, R. M. G. *Disentangling the mechanisms related to the reduction of aquatic habitat size on predator-prey interactions*. 2021. 44f. Dissertação. (Mestrado em Ecologia e Evolução) – Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2021.

A reduction in aquatic habitat size facilitates encounters between predators and prey by reducing the height of the water column, which reduces the vertical space of prey displacement, and by reducing the volume of water, which concentrates prey. However, no study has determined the effects of these mechanisms on predator-prey interactions. The goal of this study was to evaluate the effects of reducing these mechanisms on the predation rates and on the parameters of functional response curves of predators with different foraging modes. We paired active-search predators (*Buenoa* sp., Hemiptera) or ambush predators (*Pantala flavescens* and *Lestes* sp., Odonata) with prey of different mobility types in the water column (*Argyrodiaptomus paggi*, Copepoda; *Culex* sp., Diptera). Each predator-prey interaction occurred under three different treatments: high water-column height and high water volume (H+V+), low water-column height and high water volume (H-V+) and low water-column height and low water volume (H-V-). In the first experiment, 1 predator interacted for 24 hours with a fixed abundance of prey of the same species, and predation rates were obtained. In the second, 1 predator interacted for 2 hours with different abundances of prey of the same species, and functional response curves were obtained. We used contrast analysis to separate the effects of the water-column height (H+, H-) and water volume (V+; V-). Predation rates were higher in V- than in V+ for *Pantala* and *Buenoa* consuming *Argyrodiaptomus*. We observed an increase in attack rates and a decrease in handling time in the functional response curves in V- in relation to V+ for *Pantala* and *Lestes* consuming *Argyrodiaptomus*. There was no significant difference between H+ and H- or V+ and V- with *Culex*. We concluded that the reduction in the water volume was the primary mechanism responsible for the changes in the interactions between predators and prey and that the effects of the reduction in the water volume depended on the behaviour of the prey and predator foraging modes. Of the predators, ambush predators were the most benefited, and of the prey, highly mobile prey were the most consumed under low water volume conditions. Thus, the reduction in aquatic habitat size can cause changes in the trophic structure of aquatic environments.

Keywords: Predation. Functional Response. Habitat Size Reduction. Attack Rate. Ambush Predator. Macroinvertebrates.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 –	Desenho experimental dos três tratamentos estabelecidos (H+V+, H-V+, H-V-).....	19
Figura 2 –	Taxas de predação (ind/h) dos predadores testados interagindo com a presa <i>Argyrodiaptomus</i> em diferentes condições de volume e de altura da coluna d'água	21
Figura 3 –	Taxas de predação (ind/h) dos predadores testados interagindo com a presa <i>Culex</i> em diferentes condições de volume e de altura da coluna d'água	22
Figura 4 –	Curvas de resposta funcional do tipo II dos predadores testados interagindo com a presa <i>Argyrodiaptomus</i> em diferentes condições de volume d'água	24
Figura 5 –	Curvas de resposta funcional do tipo II dos predadores testados interagindo com a presa <i>Argyrodiaptomus</i> em diferentes condições de altura da coluna d'água	25
Figura 6 –	Curvas de resposta funcional do tipo II dos predadores testados interagindo com a presa <i>Culex</i> em diferentes condições de volume e de altura da coluna d'água	26
Figura 7 –	Taxa de ataque (a) e tempo de manuseio (h) dos predadores sobre a presa <i>Argyrodiaptomus</i> em diferentes condições de volume d'água	28
Figura 8 –	Taxa de ataque (a) e tempo de manuseio (h) dos predadores sobre a presa <i>Argyrodiaptomus</i> em diferentes condições de altura da coluna d'água	29
Figura 9 –	Taxa de ataque (a) e tempo de manuseio (h) dos predadores sobre a presa <i>Culex</i> em diferentes condições de volume d'água.....	30
Figura 10 –	Taxa de ataque (a) e tempo de manuseio (h) dos predadores sobre a presa <i>Culex</i> em diferentes condições de altura da coluna d'água.....	31

SUMÁRIO

	INTRODUÇÃO.....	11
1	MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
1.1	Área de estudo.....	15
1.2	Desenho experimental.....	15
1.3	Análise de dados.....	17
2	RESULTADOS.....	20
2.1	Taxa de predação	20
2.2	Resposta funcional.....	23
3	DISCUSSÃO.....	32
	CONCLUSÃO.....	38
	REFERÊNCIAS.....	40
	APÊNDICE– Seleção dos modelos de curvas de resposta funcional.....	44

INTRODUÇÃO

Secas e alterações nos padrões de precipitação são uma das principais conseqüências das mudanças climáticas globais. Essas alterações são fortes estressores para muitos ecossistemas aquáticos (ROLAND et al., 2012), principalmente os ecossistemas lênticos rasos, que são fortemente regulados pela relação precipitação-evapotranspiração (ROSSET et al., 2017). A diminuição na frequência e intensidade das chuvas alteram a hidrologia dos ecossistemas, provocando a redução do tamanho do habitat aquático (LOPEZ ET al., 2019). Esta redução é capaz de modificar o metabolismo do ecossistema e gerar alterações na estrutura da comunidade (LAKE, 2003; STEFANIDIS; PAPASTERGIADOU, 2013), afetando os organismos aquáticos e suas interações (LEDGER ET al., 2013; ROSSET ET al., 2017), e causando uma simplificação das comunidades de organismos aquáticos (MCMEANS; MCCANN; HUMPHRIES, 2015; HUMPHRIES et al., 2017).

A diminuição do tamanho do habitat em ecossistemas aquáticos resulta na redução da altura da coluna d'água e/ou redução do volume de água. Apesar da redução da coluna d'água e da diminuição do volume ocorrerem de forma simultânea, em muitos casos, um dos principais efeitos da redução da altura da coluna d'água é a diminuição do espaço para a fuga das presas (VARSHINI; KANAGAPPAN, 2014), enquanto que, com a redução do volume de água, observa-se a concentração de organismos, provocando um aumento da densidade de presas (MCHUGH et al., 2015). Assim, a redução do habitat aquático facilita principalmente o encontro predador-presa, podendo levar a um aumento do consumo dos predadores (MCHUGH et al., 2015; LEDGER et al., 2013). O controle top-down exercido pelos predadores pode aumentar devido à facilitação do encontro com presas inacessíveis em um habitat maior (AMUNDRUD et al., 2019). Desta forma, a diminuição do tamanho do habitat pode gerar alterações nos papéis tróficos dos organismos e na composição da cadeia alimentar (MCMEANS; MCCANN; HUMPHRIES, 2015), afetando diretamente a estrutura trófica do ecossistema. No entanto, poucos estudos avaliaram os efeitos da redução do habitat aquático sobre a dinâmica entre predadores e presas (ver AMUNDRUD et al., 2019).

A resposta funcional do predador é uma maneira de compreender a interação predador-presa e prever seus impactos no ecossistema, entendendo as variáveis que afetam o consumo do predador (DICK et al., 2014). A resposta funcional é a taxa de consumo de presas por um predador em função da quantidade de presas disponíveis, determinando sua eficiência de captura (SOLOMON, 1949; HOLLING, 1959). Na resposta do tipo I (linear), o número de presas consumidas aumenta linearmente com o número de presas disponíveis, independente da abundância de presas. Nas respostas tipo II (hiperbólica) e tipo III (sigmóide), o consumo dos predadores depende da abundância de presas, atingindo um platô em altas abundâncias de presas, indicando a saciedade do predador (HOLLING, 1959). A diferença entre essas respostas está no consumo em baixas abundâncias. Na resposta tipo II, o consumo inicial das presas pelo predador é alto, indicando preferência do predador pela presa e/ou facilidade de detecção da presa pelo predador. Na resposta tipo III, o consumo inicial é menor devido a fraca motivação de caça em baixas abundâncias de presas ou devido a um aprendizado ou treinamento do predador, que começa a caçar tais presas quando estas se tornam mais abundantes, podendo indicar também uma mudança no tipo de presa consumida (MURDOCH, 1969; JESCHKE; KOPP; TOLLRIAN, 2002). Devido a isso, a resposta tipo III indica um menor risco de extinção de espécies, já que o consumo é baixo em baixas abundâncias, ao contrário da resposta tipo II, que sugere um maior risco de extinção devido ao alto consumo em baixas abundâncias de presas (SARNELLE; WILSON, 2008). Apesar do conceito de resposta funcional ser utilizado para indicar alterações no consumo dos predadores (FRANCES; MCCAULEY, 2018; DAUGAARD; PETCHEY; PENNEKAMP, 2019), nenhum trabalho investigou o efeito dos mecanismos relacionados à redução do habitat aquático (redução da altura da coluna d'água e/ou redução do volume de água) sobre os parâmetros da resposta funcional dos predadores.

Os parâmetros principais da resposta funcional são a taxa de ataque a e o tempo de manuseio h . A taxa de ataque inclui o encontro predador-presa e a captura do predador, determinando o sucesso de captura. O tempo de manuseio é o tempo que o predador utiliza para subjugar, ingerir e digerir a presa, e está relacionado com o número máximo de presas que o predador consegue consumir (ponto de saciedade do predador) (JESCHKE; KOPP; TOLLRIAN, 2002). Esses parâmetros

são influenciados pelas condições ambientais (LAVERTY et al., 2015), variam entre espécies de predadores e presas (SUNDELL et al., 2003) e também estão relacionados aos traços comportamentais, como o modo de forrageamento do predador (FRANCES; MCCAULEY, 2018) e as estratégias de defesa das presas (KLECKA; BOUKAL, 2013). Por exemplo, as taxas de ataque dos predadores são baixas em presas que possuem baixa atividade na coluna d'água, pois estas presas dificultam sua detecção tanto por predadores de busca ativa quanto os tocaieiros (GREENE, 1986; BROOKS; GASKELL; MALTBY, 2009). Já presas que realizam fugas rápidas como estratégia de defesa dificultam o ataque por predadores que realizam busca ativa (KLECKA; BOUKAL, 2013).

Nesse contexto, se torna fundamental entender a relação entre os comportamentos dos predadores e das presas e as respostas destes organismos às alterações ambientais. Presas e predadores reagem de modo diferente a estas alterações. Os predadores apresentam um ciclo de vida mais longo e tamanhos de corpo maiores do que suas presas, se tornam mais suscetíveis à estas alterações, como a seca e a redução do tamanho do habitat aquático (SRIVASTAVA et al., 2008; AMUNDRUD; SRIVASTAVA, 2016). Dessa forma, predadores desempenham um papel mediando as respostas das presas às alterações, conseguindo amenizar os efeitos desses eventos na dinâmica de população das presas (WILMERS; POST; HASTINGS, 2007). No entanto, o predador também atua como uma força seletiva capaz de regular a população de presas (HAMMIL et al., 2015). Predadores de topo, como os macroinvertebrados em ambientes aquáticos sem peixes, exercem uma forte pressão sobre suas presas. Eles regulam a abundância e a diversidade de presas, podendo alterar a estrutura e a dinâmica de toda a teia trófica desses ecossistemas (COBBAERT; BAYLEY; GRETER, 2010). Com o aumento da taxa de ataque/ou a redução do tempo de manuseio destes predadores, podem ocorrer alterações mais graves no ecossistema.

O objetivo deste trabalho foi analisar os efeitos da redução da altura da coluna d'água e do volume de água, ambos mecanismos relacionados à redução do habitat aquático, sobre a taxa de predação e sobre a resposta funcional de macroinvertebrados predadores com diferentes modos de forrageamento sobre presas com diferentes estratégias de defesa. A redução na altura da coluna d'água promove uma diminuição do espaço de fuga para as presas que se movimentam

verticalmente, aproximando predadores e presas e indicando que o predador gastará menos tempo na busca e na captura delas. A redução do volume d'água resulta no aumento da concentração de presas, indicando que mais presas estarão próximas do predador. Assim, hipotetizou-se que, com a redução da altura da coluna d'água e com a redução do volume de água, haverá (i) aumento das taxas de predação, (ii) aumento das taxas de ataque dos predadores, (iii) diminuição dos tempos de manuseio das presas pelos predadores e (iv) alteração no tipo de resposta funcional de curvas do tipo III para tipo II. Adicionalmente, hipotetizou-se que as mudanças acima descritas serão mais evidentes para predadores tocaieiros em relação aos predadores que realizam busca ativa, pois devido à concentração de presas, as presas estarão mais expostas e o encontro entre eles será facilitado.

1 MATERIAIS E MÉTODOS

1.1 Área de estudo

Os predadores e as presas foram coletados na Lagoa da Mata (6°2'25.689" S / 50°5'18.404" W), uma lagoa rasa localizada na Serra Norte da Floresta Nacional de Carajás (FLONA de Carajás, Parauapebas – PA, Brasil). A Lagoa da Mata é um lago temporário que não possui peixes, sendo dominado por macrófitas aquáticas submersas e apresentando uma comunidade diversificada de zooplâncton e de macroinvertebrados. Larvas de odonatas são consideradas os principais predadores desse ecossistema. Além disso, a Lagoa da Mata é regulada exclusivamente pelo regime de chuvas, atingindo no máximo 2 m de profundidade e ficando totalmente seca nos períodos de estiagem. Portanto, os organismos dessa lagoa convivem com um sistema aquático cuja profundidade varia ao longo do seu ciclo de vida, o que favorece o aumento das interações entre os organismos à medida em que a lagoa seca.

1.2 Desenho experimental

Foram escolhidos predadores com hábitos de forrageio diferentes: *Buenoa* sp. (Notonectidae), daqui em diante *Buenoa*, um hemiptera que realiza busca ativa na coluna d'água, *Pantalaflavescens* (Libellulidae, Anisoptera), daqui em diante *Pantala*, e *Lestes* sp. (Lestidae, Zygoptera), daqui em diante *Lestes*, duas odonatas com hábito tocaireiro. Após a coleta, os predadores foram mantidos em restrição alimentar por 24 h em um béquer com água filtrada da lagoa e, após esse período, as presas foram coletadas. As presas escolhidas apresentam diferentes comportamento frente à ameaça de predação: *Argyrodiaptomus paggi*, daqui em diante *Argyrodiaptomus*, um copépode (Zooplâncton) (PREVIATTELLI; SANTOS-

SILVA, 2007), com mobilidade por toda a coluna d'água, e uma larva de díptera *Culex* sp. (Culicidae), daqui em diante *Culex*, com menor mobilidade. Foram feitos no total 6 diferentes pares de interação entre os três predadores e as duas presas, sendo previamente evidenciado o consumo dessas presas por todos os predadores escolhidos.

As interações entre predadores e presas ocorreram em microcosmos em laboratório. O consumo desses predadores foi testado em duas condições diferentes de altura de coluna d'água (alta e baixa) e duas condições diferentes de volume de água (alta e baixa). Assim, foram estabelecidos três tratamentos (Figura 1A): tratamento caracterizado por coluna d'água alta e volume de água alto (H+V+), tratamento caracterizado por coluna d'água baixa e volume de água alto (H-V+), simulando a redução apenas do espaço vertical de deslocamento para o predador e de fuga para presas, como ocorre nas margens da Lagoa da Mata, e tratamento caracterizado por coluna d'água baixa e volume de água baixo (H-V-), simulando a redução na altura e no volume da coluna d'água. Para o tratamento H+V+, foram colocados 400 mL de água filtrada da lagoa em um béquer de 500 mL, sendo formada uma coluna d'água com 10 cm de altura. Para o tratamento H-V+, foram colocados os mesmos 400 mL de água filtrada porém em um béquer de 3000 mL, formando uma coluna d'água de 2,5 cm. Finalmente, para o tratamento H-V-, foram colocados 100 mL de água em um béquer de 500 mL, também formando uma coluna d'água de 2,5 cm, porém provocando o aumento da densidade de presas.

Foram feitos dois tipos de experimentos de interação, cada qual composto pelos três tratamentos descritos acima. O primeiro experimento consistiu em avaliar as taxas de predação, onde cada predador interagiu por 24 h com uma abundância fixa de presas da mesma espécie. Foram feitas 5 réplicas para cada par predador-presa, somando 30 unidades experimentais. Para os experimentos com a presa *Argyrodiaptomus*, foram utilizados 60 indivíduos, para os experimentos com *Culex*, foram utilizados 25 indivíduos. Após o período de interação entre predadores e presas, os predadores foram removidos e as presas restantes contabilizadas. O segundo experimento consistiu na construção de curvas de resposta funcional, onde cada predador interagiu por 2h com diferentes abundâncias de presas (*Argyrodiaptomus* ou *Culex*). Foi testado o consumo do predador em 9 abundâncias de presas diferentes, com 7 réplicas para cada abundância, sendo feitos no total

1.134 ensaios de interação (Figura 1B). As abundâncias de presas usadas foram 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128 e 256 *Argyrodiaptomus* e 1, 3, 5, 10, 12, 15, 20, 25 e 30 *Culex* (Figura 1B). O intervalo de abundância foi determinado de acordo com experimentos prévios sobre a saciedade dos predadores e, no caso da presa *Argyrodiaptomus*, as abundâncias utilizadas abrangiam adensidade real na Lagoa da Mata (50 ind/L a 2,970 ind/L, dados já coletados). Após o período de interação entre predadores e presas, os predadores foram removidos e as presas restantes contabilizadas. Cada organismo foi utilizado em apenas um experimento. Os predadores e as presas não consumidas foram devolvidos à lagoa após o experimento.

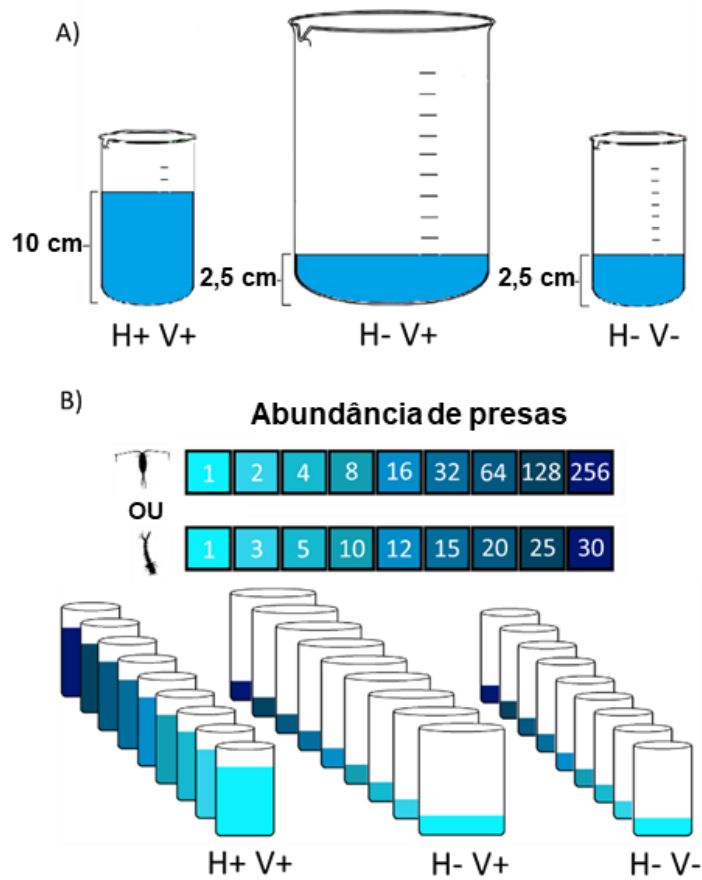
1.3 Análise de dados

No primeiro experimento, para avaliar se houve diferença entre as condições de altura da coluna d'água (H+ H-) e de volume de água (V+ V-) foram feitas análises de contraste não ortogonais com tamanhos amostrais diferentes. Esta análise é indicada para desenhos experimentais não-ortogonais quando se busca analisar mais de um fator que compõem os tratamentos. Essas análises de contraste foram feitas inicialmente contruindo um modelo linear considerando o consumo de presas como a variável dependente e a interação de altura da coluna d'água e volume d'água como os preditores categóricos (H+V+, H-V+, H-V-). O intercepto do modelo foi estabelecido em 0. Então, foi feito separadamente o contraste entre H+ e H-, e entre V+ e V-, usando a função `glht` do pacote `multcomp` (HOTHORN; BRETZ; WESTFALL, 2008). A hipótese alternativa postula que o consumo de presas é maior com a redução da altura da coluna d'água (H+V+ vs H-V+ e H-V-) e com a redução do volume d'água (H+V+ e H-V+ vs H-V-). Foi usado um nível de significância de 0,05.

Para o segundo experimento, as curvas de resposta funcional foram analisadas utilizando o Pacote Frail (PRITCHARD et al., 2017). Primeiramente, foi realizado um teste fenomenológico para o formato da curva, testando a evidência do tipo II ou tipo III. Este teste foi corroborado por um teste de seleção de modelos.

Dentre os tipos de modelos de resposta funcional disponíveis no pacote utilizado, o mais adequado às condições do experimento foi o *flexpnr*, que considera uma resposta com um expoente de escala flexível (q) sobre a taxa de captura (a) e não assume a reposição de presas que foram consumidas. A partir disso, os modelos foram selecionados com base nos critérios de informação de Akaike (AIC), sendo o melhor modelo o que apresentasse o menor valor de AIC. Foram considerados apenas modelos com $\Delta AIC > 2$. Em seguida, os modelos foram ajustados para a obtenção dos parâmetros taxa de ataque a (volume por tempo) e tempo de manuseio h (tempo), nas condições de alta e baixa coluna d'água (H+ e H-) e de alto e baixo volume d'água (V+ e V-). Foi feito um teste de diferença utilizando a estimativa de máxima verossimilhança entre os parâmetros ajustados (Δa e Δh) para coluna d'água alta (H+) e coluna d'água baixa (H-), e para volume de água alto (V+) e volume baixo (V-). Para esse teste, a hipótese nula é de que não há diferença entre os parâmetros. O tempo do experimento (T) é apresentado em dias e o tempo de manuseio da presa pelo predador (h) foi transformado para minutos. Todas as análises foram realizadas em ambiente R versão 3.6.0 (R CORE TEAM, 2019).

Figura 1 - Desenho experimental dos três tratamentos estabelecidos (H+V+, H-V+, H-V-).



Legenda: A) Três tratamentos estabelecidos, cada um composto por duas diferentes condições de altura da coluna d'água (alta: H+ ou baixa: H-) e de volume d'água (alto: V+ ou baixo: V-). B) Desenho do segundo experimento realizado. Para a construção da curva de resposta funcional do predador, foram utilizadas 9 abundâncias de presas

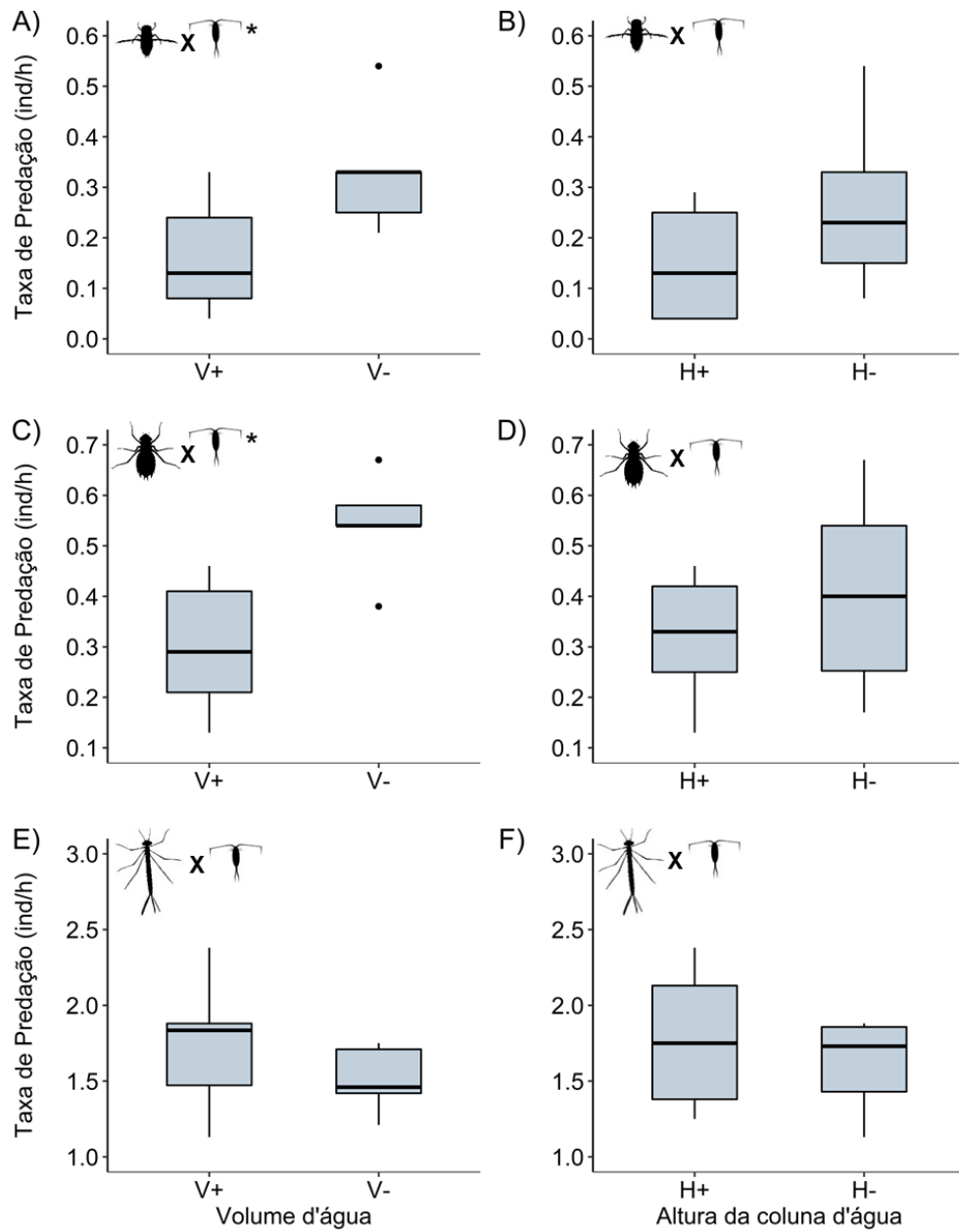
Fonte: A autora, 2020.

2 RESULTADOS

2.1 Taxa de Predação

Foram observados aumentos significativos das taxas de predação de *Buenoa*(*glht*, $t = -2,72$, $p = 0,009$) e *Pantala*(*glht*, $t = -3,78$, $p = 0,001$) sobre a presa *Argyrodiaptomus* na condição de baixo volume d'água (V-) em relação à condição de alto volume d'água (V+) (Figura 2 A e C, respectivamente). O mesmo padrão não foi observado para a predação de *Lestes* sobre *Argyrodiaptomus*(*glht*, $t = 1,19$, $p = 0,87$) (Figura 2 E). A menor altura da coluna d'água (H-) não influenciou as taxas de predação sobre *Argyrodiaptomus* por nenhum dos predadores testados (*Buenoa* (*glht*, $t = -1,55$, $p = 0,07$; *Pantala*(*glht*, $t = -1,43$, $p = 0,09$ e *Lestes* (*glht*, $t = 0,85$, $p = 0,79$)) (Figura 2 B, D e F, respectivamente). Menores volumes e alturas da coluna d'água não alteraram as taxas de predação sobre *Culex* pelos três predadores testados (Volume: *Buenoa*(*glht*, $t = 0,78$, $p = 0,78$), *Pantala* (*glht*, $t = -0,58$, $p = 0,29$), *Lestes* (*glht*, $t = 1,66$, $p = 0,94$); Coluna d'água: *Buenoa*(*glht*, $t = -1,69$, $p = 0,06$), *Pantala*(*glht*, $t = -1,28$, $p = 0,11$), *Lestes* (*glht*, $t = 0,96$, $p = 0,82$)) (Figura 3).

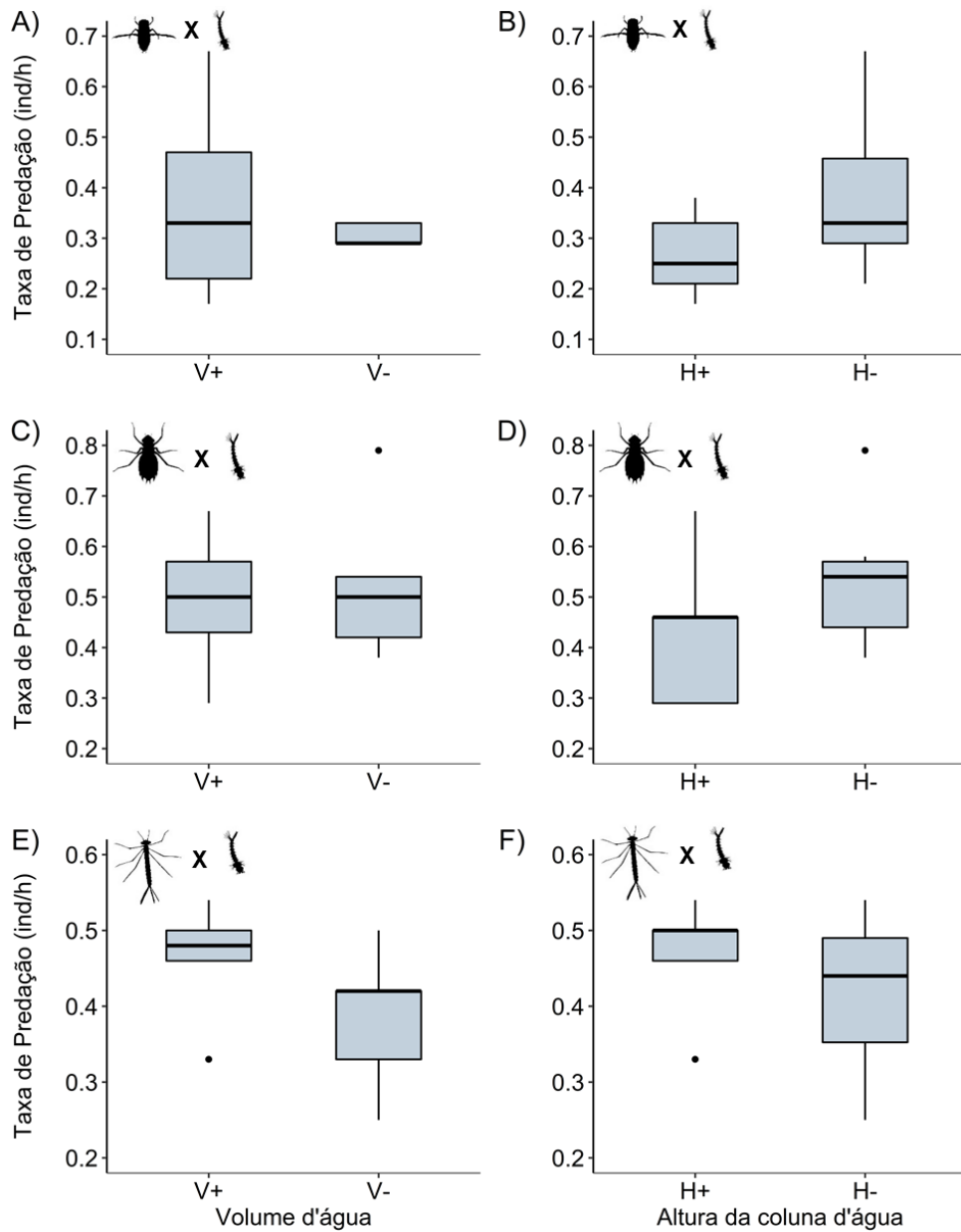
Figura 2 - Taxas de predação (ind/h) dos predadores testados interagindo com a presa *Argyrodiaptomus* em diferentes condições de volume e de altura da coluna d'água.



Legenda: Taxas de predação dos predadores Buena (A), Pantala (C) e Lestes (E) obtidas em alto (V+) e em baixo (V-) volume d'água. Taxas de predação dos predadores Buena (B), Pantala (D) e Lestes (F) obtidas em alta (H+) e baixa (H-) coluna d'água. O * indica as condições com diferença significativa na taxa de predação.

Fonte: A autora, 2020.

Figura 3 - Taxas de predação (ind/h) dos três predadores testados interagindo com a presa *Culex* em diferentes condições de volume e de altura da coluna d'água.



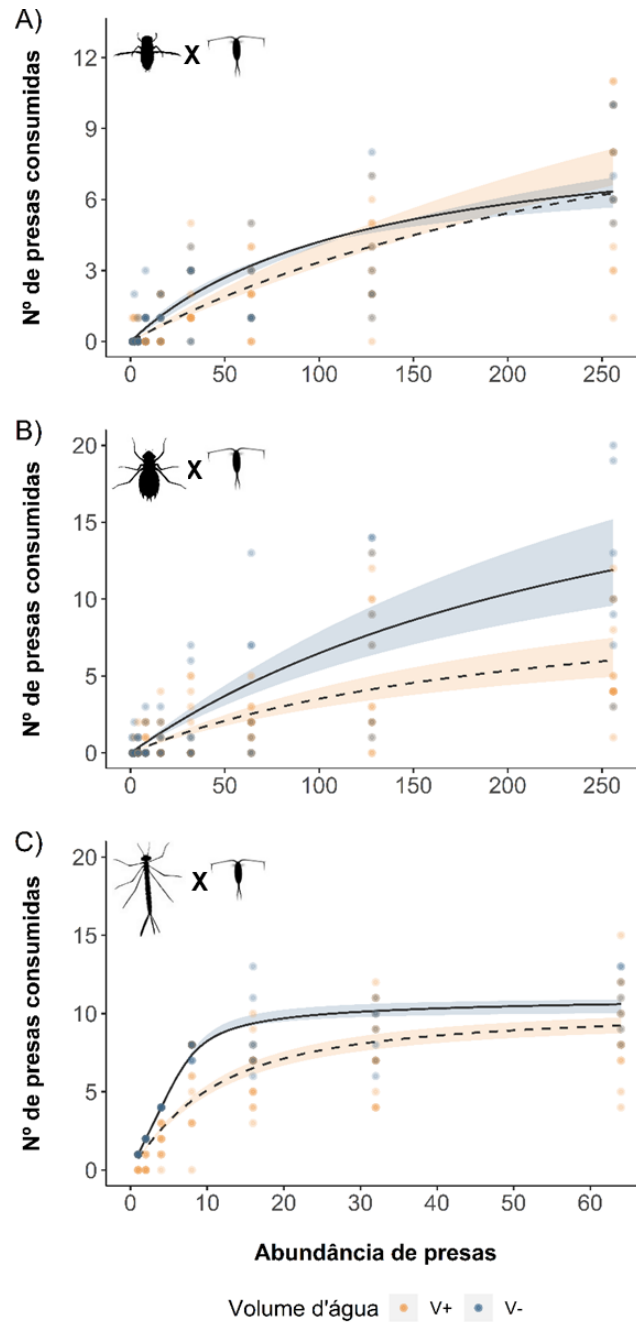
Legenda: Taxas de predação dos predadores Buena (A), Pantala (C) e Lestes (E) obtidas em alto (V+) e em baixo (V-) volume d'água. Taxas de predação dos predadores Buena (B), Pantala (D) e Lestes (F) obtidas em alta (H+) e baixa (H-) coluna d'água.

Fonte: A autora, 2020.

2.2 Resposta Funcional

O consumo dos três predadores (*Buenoa*, *Pantala* e *Lestes*) em função do aumento da abundância de *Argyrodiaptomus* ou *Culex* apresentou resposta funcional do tipo II, independente da condição, isto é, não observamos diferenças nos tipos de repostas funcionais entre as diferentes condições de altura e volume d'água (Figuras 4-6; APÊNDICE, Tabela 1). No entanto, foram observadas algumas diferenças entre os parâmetros do modelo de resposta funcional do tipo II para alguns pares predadores-presas, principalmente na condição de menor volume de água em relação à condição de maior volume d'água (Figura7).

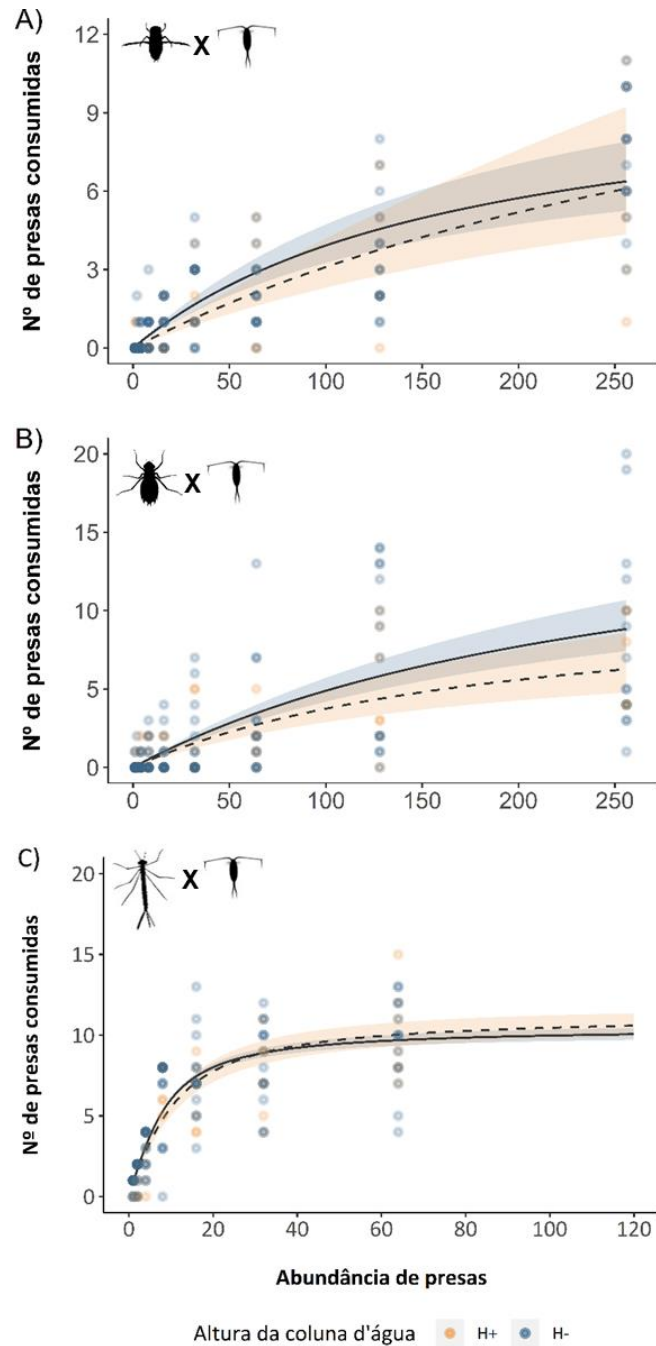
Figura 4 - Curvas de resposta funcional do tipo II dos predadores testados interagindo com a presa *Argyrodiaptomus* em diferentes condições de volume d'água.



Legenda: Curvas obtidas em condições de volume d' água alto (V+, ---- laranja) e em volume d' água baixo (V-, — azul) a partir da interação da presa *Argyrodiaptomus* com os predadores A) *Buceona*, B) *Pantalae* C) *Lestes*. Os pontos representam as réplicas para cada abundância de presa utilizada e o polígono formado inclui o erro-padrão associado aos parâmetros das curvas.

Fonte: A autora, 2020.

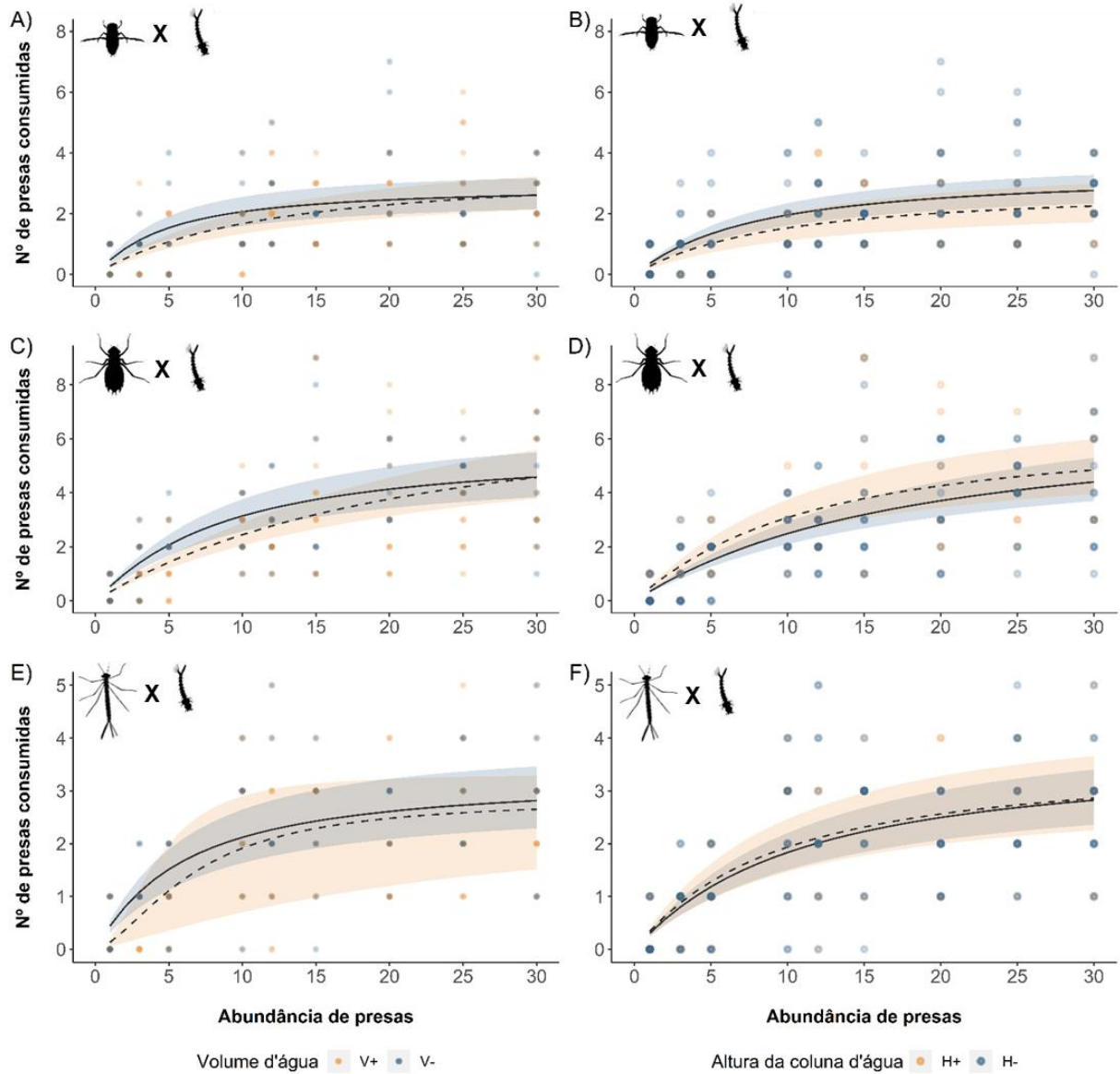
Figura 5 - Curvas de resposta funcional do tipo II dos predadores testados interagindo com a presa *Argyrodiaptomus* em diferentes condições de altura da coluna d'água.



Legenda: Curvas obtidas em condições de coluna d' água alta (H+, ---- laranja) e em colunad' água baixa (H-, — azul) a partir da interação da presa *Argyrodiaptomus* com os predadores A) *Buceona*, B) *Pantala* e C) *Lestes*. Os pontos representam as réplicas para cada abundância de presa utilizada e o polígono formado inclui o erro-padrão associado aos parâmetros das curvas.

Fonte: A autora, 2020.

Figura 6 - Curvas de resposta funcional do tipo II dos predadores testados interagindo com a presa *Culex* em diferentes condições de volume e de altura da coluna d'água.

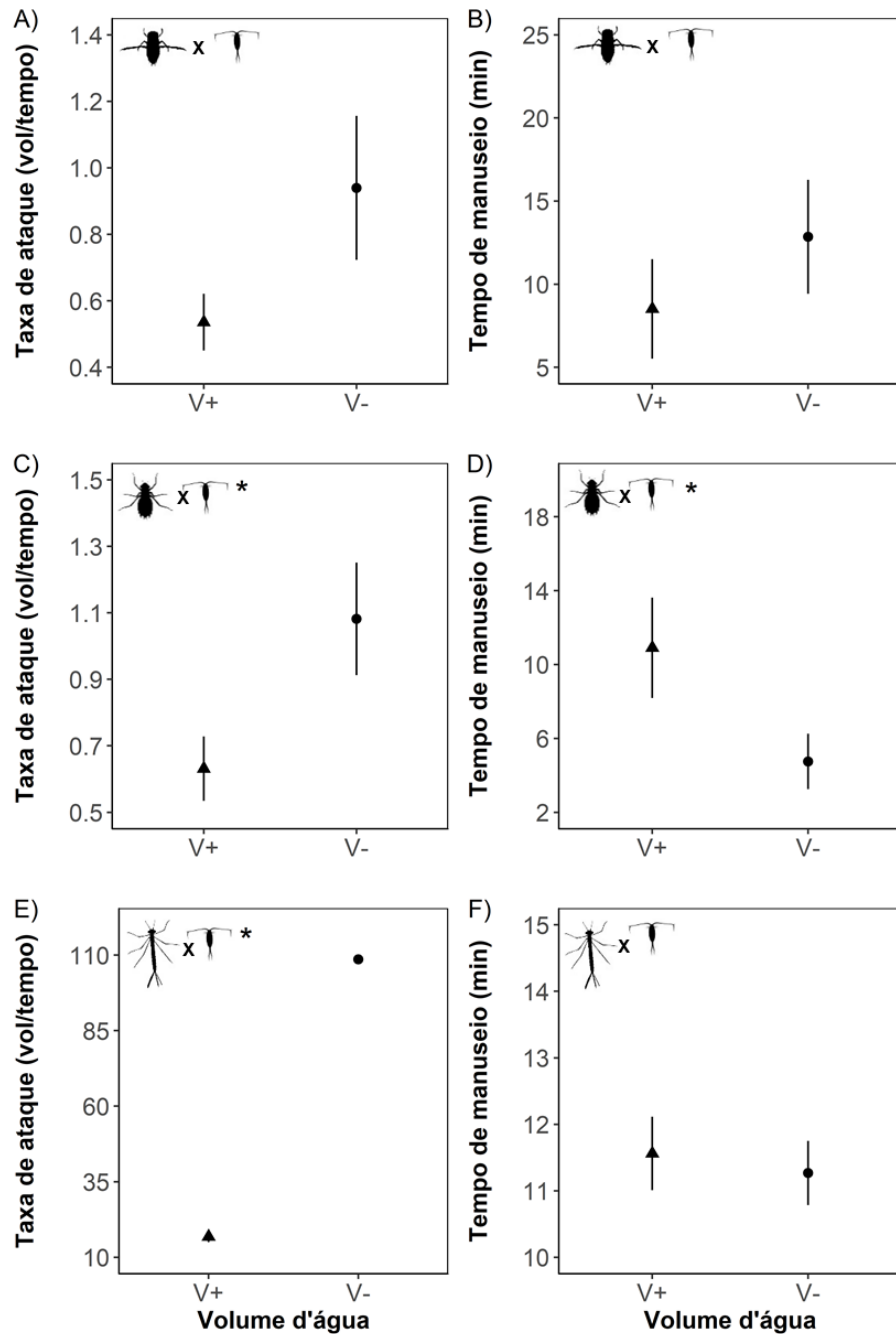


Legenda: Curvas obtidas a partir da interação da presa *Culex* com os predadores A-B) *Bueona*, C) *Pantala* e E-F) *Lestesem* em condições de volume d'água alto (V+, ---- laranja) e volume d'água baixo (V-, — azul) e em condições de coluna d'água alta (H+, ---- laranja) e coluna d'água baixa (H-, — azul). Os pontos representam as réplicas para cada abundância de presa utilizada e o polígono formado inclui o erro-padrão associado aos parâmetros das curvas.

Fonte: A autora, 2020.

A taxa de ataque foi significativamente maior e o tempo de manuseio foi menor da presa *Argyrodiaptomus* por *Pantala* em V- em relação a V+, ou seja, o consumo deste predador foi aumentado pela redução do volume d'água (frair compare; $\Delta a = 0,45$, $Z = 2,31$, $p = 0,02$; $\Delta h = -0,004$, $Z = -1,98$, $p = 0,05$) (Figura 7 C e D). Em relação à predação por *Lestes* sobre *Argyrodiaptomus*, a taxa de ataque foi significativamente maior em V- em relação à V+ (frair compare; $\Delta a = 84,49$, $Z = 90,88$, $p < 0,001$) (Figura 7 E), enquanto que o tempo de manuseio foi similar entre V- e V+ (frair compare, $\Delta h = -0,0003$, $Z = -0,51$, $p = 0,61$) (Figura 7 F). Não foram encontradas diferenças significativas nos parâmetros taxa de ataque e tempo de manuseio de *Argyrodiaptomus* por *Bueona* entre V- e V+ (frair compare; $\Delta a = 0,40$, $Z = 1,73$, $p = 0,08$; $\Delta h = 0,003$, $Z = 0,95$, $p = 0,34$) (Figura 7 A e B). Apenas o predador *Lestes* apresentou diferenças significativas entre H- e H+ na taxa de ataque sobre *Argyrodiaptomus* (frair compare, $\Delta a = -7,02$, $Z = -2,70e8$, $p < 0,001$; $\Delta h = -0,00054$, $Z = -1,02$, $p = 0,31$). No entanto, o aumento da taxa de ataque com a redução da altura da coluna d'água foi bem menor comparado ao aumento da taxa de ataque com a redução do volume de água (Figura 8). Não foram observadas alterações nos parâmetros das curvas nos ensaios com *Culex*, interagindo com qualquer predador testado (Figuras 9-10; APÊNDICE, Tabela 1).

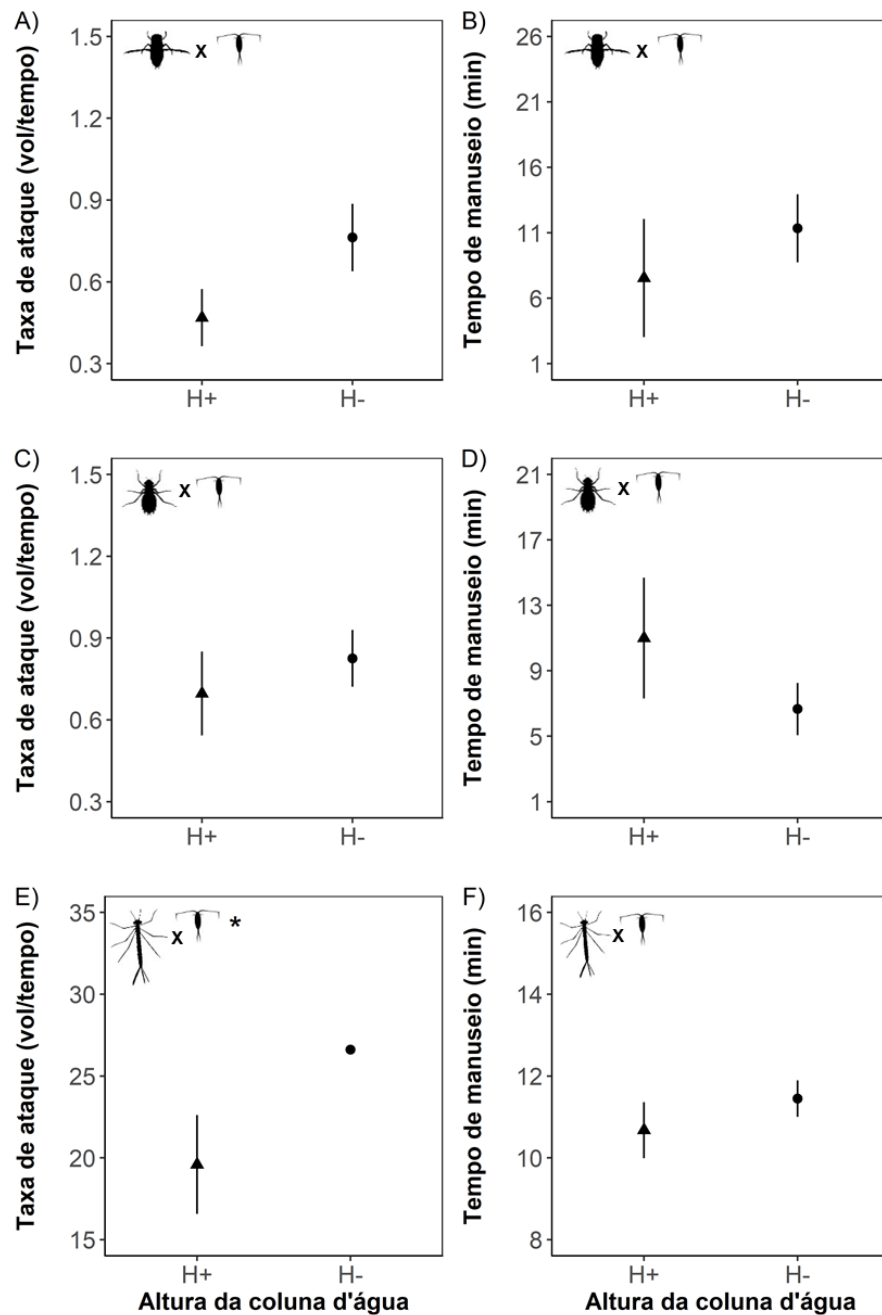
Figura 7 - Taxa de ataque (a) e tempo de manuseio (h) dos predadores sobre a presa *Argyrodiaptomus* em diferentes condições de volume d'água.



Legenda: Taxa de ataque (A) e tempo de manuseio (B) do predador *Buceona* em alto (V+) e baixo (V-) volume d'água. Taxa de ataque (C) e tempo de manuseio (D) do predador *Pantala* em alto (V+) e baixo (V-) volume d'água. Taxa de ataque (E) e tempo de manuseio (F) do predador *Lestes* em alto (V+) e baixo (V-) volume d'água. O * indica as condições com diferença significativa na taxa de ataque ou no tempo de manuseio. As barras indicam o erro padrão associado ao valor obtido.

Fonte: A autora, 2020.

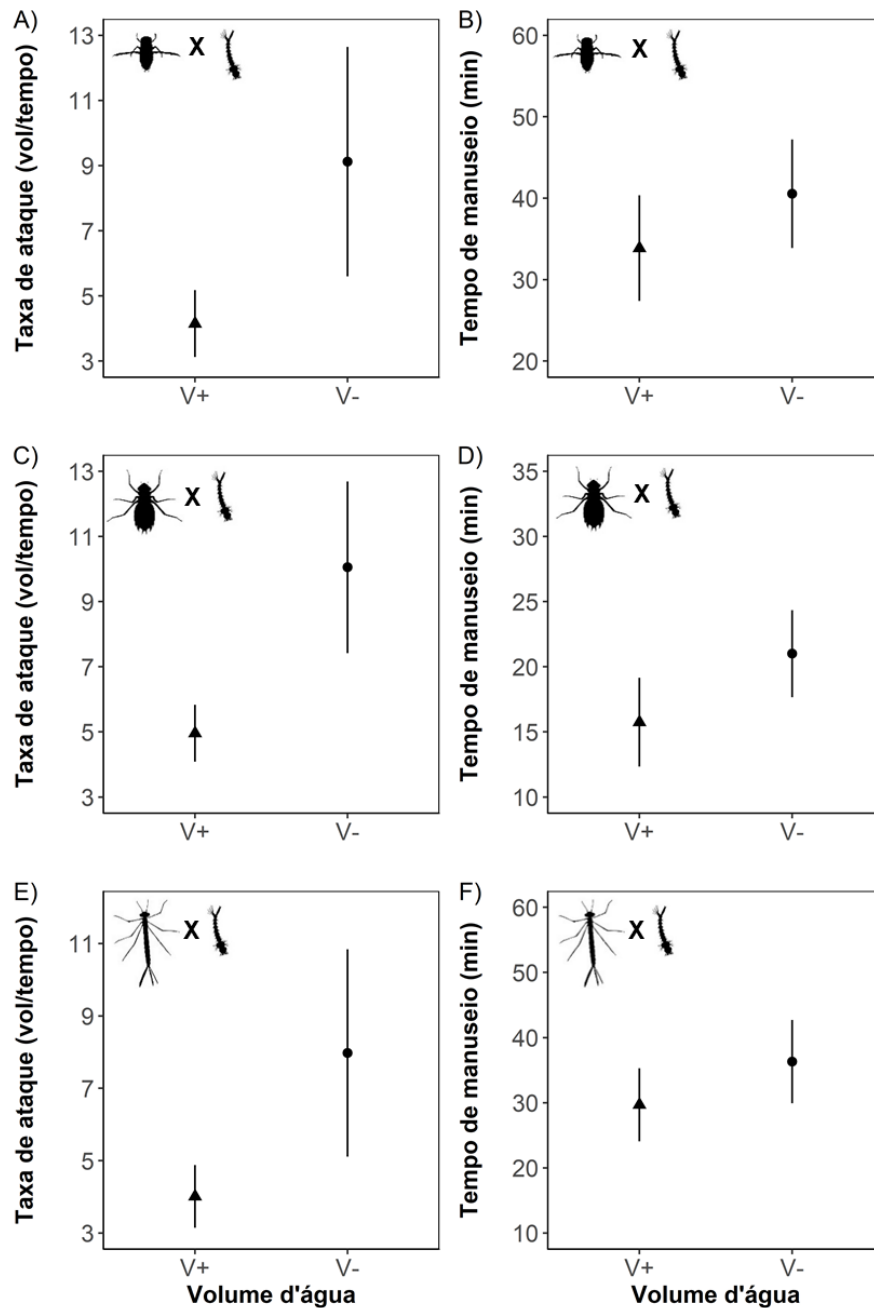
Figura 8 - Taxa de ataque (a) e tempo de manuseio (h) dos predadores sobre a presa *Argyrodiaptomus* em diferentes condições de altura da coluna d'água.



Legenda: Taxa de ataque (A) e tempo de manuseio (B) do predador *Buceona* em alta (H+) e baixa (H-) coluna d'água. Taxa de ataque (C) e tempo de manuseio (D) do predador *Pantala* em alta (H+) e baixa (H-) coluna d'água. Taxa de ataque (E) e tempo de manuseio (F) do predador *Lestes* em alta (H+) e baixa (H-) coluna d'água. O * indica as condições com diferença significativa na taxa de ataque ou no tempo de manuseio. As barras indicam o erro padrão associado ao valor obtido.

Fonte: A autora, 2020.

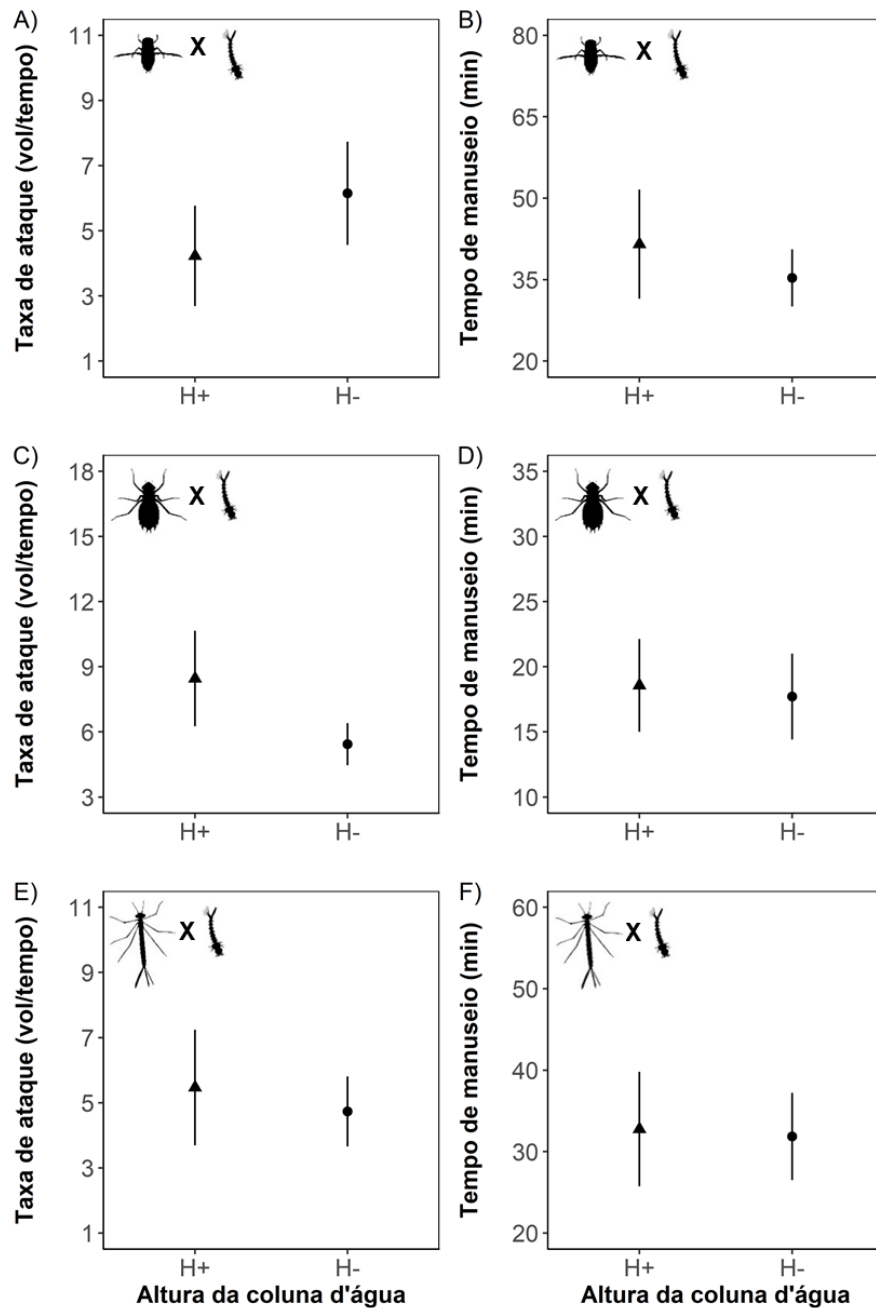
Figura 9 - Taxa de ataque (a) e tempo de manuseio (h) dos predadores sobre a presa *Culex* em diferentes condições de volume d'água.



Legenda: Taxa de ataque (A) e tempo de manuseio (B) do predador *Bueona* em alto (V+) e baixo (V-) volume d'água. Taxa de ataque (C) e tempo de manuseio (D) do predador *Pantala* em alto (V+) e baixo (V-) volume d'água. Taxa de ataque (E) e tempo de manuseio (F) do predador *Lestes* em alto (V+) e baixo (V-) volume d'água. As barras indicam o erro padrão associado ao valor obtido.

Fonte: A autora, 2020.

Figura 10 - Taxa de ataque (a) e tempo de manuseio (h) dos predadores sobre a presa *Culex* em diferentes condições de altura da coluna d'água.



Legenda: Taxa de ataque (A) e tempo de manuseio (B) do predador *Bueona* em alta (H+) e baixa (H-) coluna d'água. Taxa de ataque (C) e tempo de manuseio (D) do predador *Pantala* em alta (H+) e baixa (H-) coluna d'água. Taxa de ataque (E) e tempo de manuseio (F) do predador *Lestes* em alta (H+) e baixa (H-) coluna d'água. As barras indicam o erro padrão associado ao valor obtido.

Fonte: A autora, 2020.

3 DISCUSSÃO

Neste estudo, foram investigados experimentalmente dois mecanismos relacionados à redução do habitat aquático – diminuição da altura da coluna d'água e diminuição do volume d'água – sobre a taxa de predação e a resposta funcional de predadores aquáticos. Foram usados três predadores com diferentes estratégias de forrageamento e duas presas com comportamentos diferentes frente a presença de um predador. Pela hipótese inicial, esperava-se que os dois mecanismos provocassem um aumento na taxa de predação e uma alteração na resposta funcional, principalmente de predadores tocaieiros. No entanto, a taxa de predação foi maior para *Buenoa* e *Pantala* sobre *Argyrodiaptomus* em baixo volume de água. Apesar de não haver mudança no tipo de resposta funcional, a redução do volume de água provocou um aumento da taxa de ataque dos predadores tocaieiros (*Pantala* e *Lestes*) e uma diminuição do tempo de manuseio de *Pantala* sobre *Argyrodiaptomus*. Assim, os efeitos na taxa de predação e na resposta funcional dos predadores ocorreram principalmente devido à diminuição do volume de água relacionada à diminuição do habitat aquático.

Assim como nos experimentos realizados, a redução do volume de água provoca o aumento da concentração de organismos em muitos ecossistemas aquáticos, o que facilita a detecção, o reconhecimento e a captura das presas pelos predadores testados. Por exemplo, ecossistemas aquáticos amazônicos sujeitos a mudanças temporais no volume de água apresentam maiores concentrações de organismos no período de águas baixas (DEWSON; JAMES; DEATH, 2007; ROLAND et al., 2012). A concentração dos organismos na coluna d'água e principalmente o aumento da densidade de presas favorece o aumento na predação, pois os encontros entre predadores e presas se tornam mais comuns (SAHA et al., 2012). Assim, a redução do volume de água, que resulta no aumento da concentração das presas no espaço de captura dos predadores, foi o principal mecanismo responsável pelos efeitos da redução do tamanho do habitat aquático sobre as interações predador-presa. Por outro lado, mostrou-se que a redução da altura da coluna d'água, sem uma correspondente perda de volume, não aumenta significativamente o consumo (Figura 2) ou o ataque dos predadores

(Figura 8). A fuga lateral das presas, que se espalharam no espaço horizontal da coluna d'água é possivelmente o principal fator responsável por este resultado.

Neste estudo, o consumo foi maior apenas nas interações com *Argyrodiaptomus*, um copépode pelágico cujas locomoção e estratégias de fuga de predadores são traços comportamentais importantes (SODRÉ; BOZELLI, 2019). Copépodes pelágicos são eficientes em detectar ameaças na água através de suas antênulas sensoriais, percebendo remotamente a aproximação de predadores (KIØRBOE, 2011). Copépodes pelágicos são também capazes de nadar rapidamente para escapar da predação e realizar *scapejumps*, saltos de fuga impulsionados pelas patas que empurramo copépode para frente (KIØRBOE, 2011). No entanto, essas estratégias de defesas indutivas não foram suficientes para evitar a predação em condições de redução de volume de água (H-V-). Quando as estratégias de defesa não são efetivas na redução ao risco de predação, já foram evidenciados aumentos da taxa de predação e alterações nos parâmetros da resposta funcional, como o aumento da taxa de ataque e a diminuição do tempo de manuseio pelos predadores (JESCHKE; KOPP; TOLLRIAN, 2002; HAMMIL; PETCHEY; ANHOLT, 2010). Já na condição H-V+, onde houve apenas a redução de espaço vertical para fugas, as estratégias de fuga de *Argyrodiaptomus* foram provavelmente eficientes, pois este copépode tinha espaço para o deslocamento horizontal.

Enquanto a presa *Argyrodiaptomus* apresentou mobilidade ativa por toda a coluna d'água, *Culex* apresentou baixa mobilidade na coluna d'água. Além da baixa mobilidade, a mudança da posição na coluna d'água é outra possível estratégia de defesa (HAMMIL et al., 2015), sendo ambas reportadas como capazes de reduzir o encontro predador-presa e dificultar a predação (VAN UITREGT; HURST; WILSON, 2013; JULIANO; GRAVEL, 2002). Neste sentido, mesmo com a redução do volume de água, o consumo dessa presa não foi aumentado, indicando que a baixa mobilidade observada pode ter dificultado o encontro predador-presa. Este resultado foi inesperado, pois larvas de odonatas e besouros consomem mais larvas de mosquito a medida que o volume de água diminui (CHANDRA et al., 2008; VARSHINI; KANAGAPPAN, 2014). No entanto, algumas presas que reduzem sua atividade, podem dificultar a detecção tanto por predadores de busca ativa quanto por predadores tocaieiros, reduzindo sua taxa de ataque (BROOKS; GASKELL;

MALTBY, 2009; KLECKA; BOUKAL, 2013). Assim, num cenário de redução de tamanho do habitat aquático, o aumento da taxa de ataque de odonatas apenas sobre a presa *Argyrodiaptomus* pode indicar que esta presa sofrerá mais pressão dos predadores.

O aumento da densidade de presas, decorrente da redução do volume de água, garantiu uma maior possibilidade das presas entrarem no campo de percepção e no campo de reação dos predadores tocaieiros (HOLLING, 1965), permitindo que tivessem mais chance de sucesso no seu ataque. O campo de percepção indica as distâncias mínima e máxima na qual o predador é capaz de notar a presença da presa, enquanto o campo de reação indica as distâncias nas quais o predador reagirá atacando a presa (HOLLING, 1965). As odonatas podem reconhecer as presas pelo seu movimento devido as suas habilidades visuais (SHAALAN; CANYON, 2009) e os campos de percepção e de reação são relevantes para determinar o sucesso de ataque e de captura desses predadores. Com a concentração de presas, portanto, a eficiência de predação é favorecida.

Além disso, por *Pantala* apresentar uma mandíbula maior, há uma grande chance de erro na direção e na precisão do ataque sobre presas pequenas (PRITCHARD, 1965), dificultando o consumo sobre o copépode. Em contrapartida, a mandíbula mais fina do predador *Lestes* garante mais facilidade na captura de presas pequenas, comprovando a maior taxa de ataque deste predador sobre a presa *Argyrodiaptomus* (Figura7). Além disso, há influência da saciedade do predador no tempo de manuseio (LI; RALL; KALINKAT, 2018), parâmetro que limita o número máximo de presas consumidas (PATERSON et al., 2015; HAMMIL; PETCHEY; ANHOLT, 2010). O ponto de saciedade de *Pantala* não ocorreu dentro das condições do experimento, mas para *Lestes* foi atingido ainda em baixas abundâncias de presa (Figura4). Com a redução do volume de água, há portanto uma forte pressão de predação sobre a presa *Argyrodiaptomus*: aumenta o consumo de *Pantala* sobre uma presa que não é sua preferência alimentar e *Lestes* se torna um predador mais feroz, devido a maior taxa de ataque e ao maior consumo em baixas abundâncias de presa.

Ao contrário das Odonatas, os parâmetros da resposta funcional de *Buenoa* não foram alterados com o aumento da densidade de presas proporcionado pela redução do volume de água (Figura7). Apenas a taxa de predação deste predador

foi aumentada com a redução do volume de água (Figura 2). Isso indica que a redução do volume de água afeta ambos os predadores, mas os predadores tocaieiros podem ser mais favorecidos que os predadores de busca ativa. *Buenoa* é um organismo nectônico, realizando busca ativa por toda a coluna d'água independentemente da quantidade de água disponível ou da presa. Além disso, esse predador suga o fluido corporal (hemolinfa) da presa, ao contrário das odonatas que comem suas presas por inteiro (“engulfers”). O modo de alimentação de predadores como *Buenoa* aumenta o tempo de manuseio da presa pelo predador (SHAALAN; CANYON, 2009). Em condições laboratoriais, por exemplo, predadores que realizam busca ativa foram menos eficientes capturando presas que escapam rapidamente em relação aos predadores de tocaia (KLECKA; BOUKAL, 2013). Dessa forma, é possível que o tempo experimental de 2h tenha sido insuficiente para avaliar a resposta funcional desse predador, sendo necessários outros estudos envolvendo esse predador.

Adicionalmente, há limitações relacionadas a estudos laboratoriais de interação entre predadores e presas, como a redução da escala espaço-temporal, a temperatura e a luminosidade, que podem interferir na taxa de ataque, no tempo de manuseio e no comportamento de predadores e presas (CROWLEY, 1979; LI; RALL; KALINKAT, 2018). A taxa de ataque diminui com o aumento do tempo do experimento e o tempo de manuseio de predadores famintos é menor que o de predadores saciados (LI; RALL; KALINKAT, 2018). Também não foi considerado o efeito da complexidade do habitat natural (KOLAR; BOUKAL; SENTIS, 2019). A cobertura de macrófitas, por exemplo, pode variar em um ecossistema aquático, fornecendo refúgios para as presas ou poleiros para os predadores, interferindo no comportamento desses organismos e alterando a relação predador-presa (FULAN; DOS ANJOS, 2015; KLECKA; BOUKAL, 2014).

Uma das propostas deste trabalho é apresentar um modelo experimental inicial, replicável para outros organismos e ambientes aquáticos. Este trabalho, em conjunto com outros, fortalece os estudos que investigam o efeito da redução do tamanho do hábitat aquático sobre a interação predador-presa, um dos principais distúrbios que afeta os organismos aquáticos e suas interações (LEIGH; DATRY, 2016; ROSSET et al., 2017). No entanto, apenas uma redução da altura da coluna d'água, como pode ocorrer em trechos de rios ou na margem de lagos, não

provocaria o aumento do consumo de presas. No caso da Lagoa da Mata, um ambiente temporário raso, foi observado pelas coletas que uma grande população de Notonectídeos ocupava a margem mais rasa da Lagoa. À medida que a Lagoa vai esvaziando, é possível que ocorra apenas uma redução da altura da coluna d'água nas margens, sentida por esses organismos, mas que não provocaria o aumento do consumo ou da taxa de ataque destes predadores, visto que as presas teriam espaço horizontal para deslocamento. No caso das Odonatas, muitas delas encontravam-se associadas a macrófitas, no meio da Lagoa. Quando o meio da lagoa começa a esvaziar, além da redução da altura da coluna d'água, ocorre a redução de volume e, com isso, há alterações na dinâmica predador-presa.

No cenário onde há redução do volume d'água, podem ocorrer alterações na cadeia alimentar. Com o aumento da densidade de presas e mais presas disponíveis, incluindo presas que estavam inacessíveis devido a alta coluna d'água (AMUNDRUD et al., 2019), o predador consegue reconhecercapturar as presas mais rapidamente. É possível também que um predador como *Pantala*, que não tem preferência alimentar por *Argyrodiaptomus*, consuma mais esta presa, diminuindo sua disponibilidade para outros predadores, como *Lestes* e *Buenoa*. Como os predadores podem regular a população de presas (HAMMIL et al., 2015), o alto consumo de *Argyrodiaptomus* em baixas abundâncias, tanto por *Pantala*, que mudou sua preferência alimentar, quanto por *Lestes*, que se tornou mais veroz, sugere um maior risco de extinção deste grupo em alguns pontos, principalmente considerando que a distribuição desta presa ocorre em manchas ao longo da Lagoa. À medida que a predação sobre *Argyrodiapomus* aumenta, reduzindo drasticamente a abundância dessa presa, novas fontes de alimento podem surgir e a competição pode se intensificar. É possível que outras presas com mobilidade ativa se tornem novas fontes de alimento e, em alguns casos, as larvas de mosquito se tornem outra fonte de alimento a longo prazo. Assim, as fontes, a oferta de alimento e a dieta dos predadores podem sofrer alterações, provocando mudanças na riqueza, na abundância e na composição de espécies desses ambientes (ABELHA; AGOSTINHO; GOULART, 2001), afetando diretamente a estrutura trófica do ecossistema (COBLENTZ; DELONG, 2020).

Além de uma mudança na dieta e da introdução de novas fontes de alimento, é possível imaginar uma forte competição, inclusive a introdução de novos

predadores. Com a redução do volume d'água, *Lestes* se torna um predador mais voraz sobre *Argyrodiaptomus*, por ser uma preferência alimentar ou por haver uma facilidade na detecção e na captura, porém, *Pantala* é um predador bastante voraz na Lagoa, capaz de consumir outras odonatas, inclusive *Lestes*. Como a eficiência de predação será maior devido ao aumento da taxa de ataque de *Pantala* e de *Lestes*, menos predadores serão necessários para assegurar o controle da população de presas (HOLLING, 1959), portanto, neste cenário de redução do volume, pode haver uma maior competição entre os predadores. Com o aumento da competição e a diminuição ou mudança dos recursos alimentares, a própria abundância dos predadores pode se alterar. A desestruturação no ecossistema provocada pela redução do tamanho do habitat pode ser ainda mais drástica, levando a introdução de novos predadores ou até a extinção local de alguns grupos.

CONCLUSÃO

Os resultados deste trabalho apontam que a redução do volume de água é o principal mecanismo que altera a interação predador-presa, possibilitando principalmente que o consumo de predadores tocaieiros seja aumentado sobre presas com hábitos pelágicos. O efeito de concentração das presas, devido a redução do volume d'água, facilitou o encontro entre predadores e presas, provocando tanto o aumento da taxa de predação como alterações nos parâmetros das curvas de resposta funcional. Mesmo não havendo alteração no tipo de resposta funcional, como hipotetizado inicialmente, estas alterações nos parâmetros indicam que o consumo desses predadores foi aumentado. O aumento da taxa de ataque e a diminuição do tempo de manuseio, principalmente em baixas abundâncias de presas, indica uma forte pressão de predação.

Nesse contexto, é fundamental compreender o comportamento de diferentes organismos frente às alterações em ecossistemas aquáticos e como se comportam frente à predação, discutindo as consequências sobre a estrutura trófica, sobre as dinâmicas populacionais predador-presa e sobre a permanência de espécies. Predadores podem ser mais suscetíveis a estas alterações devido ao seu maior tamanho corporal e ao seu ciclo de vida mais longo que o das presas, no entanto, a quantidade de presas disponíveis afeta a predação e o consumo dos predadores. Com o aumento da densidade de presas, os predadores terão alguns recursos alimentares mais disponíveis, como as presas com mobilidade ativa, que terão menos espaço de fuga, ou presas cujas estratégias de defesa à predação não sejam tão eficientes. Além da disponibilidade, o reconhecimento da presa pelo predador será facilitado e, com isso, o consumo do predador também aumentará.

O aumento do consumo de determinado predador vai interferir nas dinâmicas populacionais, tanto dos predadores quanto das presas. Os predadores podem se tornar mais eficientes devido ao aumento da densidade de presas, podem ocorrer mudanças na dieta do predador, inclusive em relação à preferência alimentar, alterando a composição da comunidade e as relações tróficas, podendo desestabilizar o ecossistema aquático e, em alguns casos, causar extinções locais. Algumas espécies serão mais consumidas que outras, dificultando sua coexistência

com o predador e alterando a distribuição geral das espécies. Presas com estratégias mais eficientes a curto prazo, terão mais chances de sobreviver e de ocupar habitats com melhor qualidade, já que diminuem seu risco de predação mesmo em condições de redução do tamanho do habitat aquático. Em outra escala, podem ocorrer mudanças nas estratégias de forrageamento e no comportamento dos predadores e das presas.

Assim, considerar um *trade-off* entre os diferentes comportamentos dos predadores e das presas e as respostas desses organismos à redução do tamanho do habitat aquático, permite imaginar um gradiente de risco de predação e sua potencial consequência para estrutura trófica do ecossistema aquático. Isto é um importante caminho para entender como a interação predador-presa é afetada por alterações no ambiente. Em um cenário onde a seca e as alterações no regime de chuvas têm se tornado cada vez mais frequentes, principalmente em regiões tropicais como a Amazônia, isso se torna mais relevante. Essas regiões apresentam muitos ambientes lânticos rasos, nos quais os organismos estão sujeitos à sazonalidade, sendo fundamental compreender os mecanismos que afetam a estruturação da comunidade aquática e a permanência desses ecossistemas.

REFERÊNCIAS

- ABELHA, M. C. F.; AGOSTINHO, A. A.; GOULART, E. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Sci.*, v. 2, n. 23, p. 425-434, Maio 2001.
- AMUNDRUD, S. L.; SRIVASTAVA, D. S. Trophic interactions determine the effects of drought on an aquatic ecosystem. *Ecology*, v. 97, n. 6, p. 1475–1483, Jun. 2016.
- AMUNDRUD, S. L. et al. Drought alters the trophic role of an opportunistic generalist in an aquatic ecosystem. *Oecologia*, v. 189, p. 733–744, Jan. 2019.
- BROOKS, A. C.; GASKELL, P. N.; MALTBY, L. L. Sublethal effects and predator-prey interactions: Implications for ecological risk assessment. *Environ. Toxicol. Chem.*, v. 28, n. 11, p. 2449-2457, Nov. 2009.
- CHANDRA, G. et al. Biocontrol of larval mosquitoes by *Aciliussulcatus* (Coleoptera: Dytiscidae). *BMC Infect. Dis.*, v. 8, n. 138, Out. 2008.
- COBBAERT, D.; BAYLEY, S. E.; GRETER, J. Effects of a top invertebrate predator (Dytiscus alaskanus; Coleoptera: Dytiscidae) on fishless pond ecosystems. *Hydrobiologia*, v. 644, n. 1, p. 103–114, Fev. 2010.
- COBLENTZ, K. E.; DELONG, J. P. Predator-dependent functional responses alter the coexistence and indirect effects among prey that share a predator. *Oikos*, v. 129, n. 9, p. 1404-1414, Set. 2020.
- CROWLEY, P. H. 1979. Behaviour of zygopteran nymphs in a simulated weed bed. *Odonatologica*, v. 8, n. 2, p. 91-101, Jun. 1979.
- DAUGAARD, U.; PETCHEY, O.L.; PENNEKAMP, F. Warming can destabilize predator–prey interactions by shifting the functional response from Type III to Type II. *J. Anim. Ecol.*, v. 88, n. 10, p. 1575-1586, Out. 2019.
- DEWSON, Z. S.; JAMES, A. B.; DEATH, R. G. A review of the consequences of decreased flow for instream habitat and macroinvertebrates. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, v. 26, n. 3, p. 401–415, Set. 2007.
- DICK, J. T. A. et al. Advancing impact prediction and hypothesis testing in invasion ecology using a comparative functional response approach. *Biol. Invasions*, v. 16, n. 4, p. 735–753, Abr. 2014.
- FRANCES, D. N.; MCCAULEY, S. J. 2018. Warming drives higher rates of prey consumption and increases rates of intraguild predation. *Oecologia*, v. 187, n. 3, p. 585–596, Abr. 2018.

- FULAN, J. A.; DOS ANJOS, M. R. Predation by *Erythemis* nymphs (Odonata) on Chironomidae (Diptera) and Elmidae (Coleoptera) in different conditions of habitat complexity. *Acta Limnol. Bras.*, v.27, n. 4, p. 454-458, Dec. 2015.
- GREENE, C. H. Patterns of prey selection: Implications of predator foraging tactics. *Am. Nat.*, v. 128, n. 6, p. 824–839, Dec. 1986.
- HAMMILL, E.; PETCHEY, O. L.; ANHOLT, B. R. Predator functional response changed by induced defenses in prey. *Am. Nat.*, v.176, n. 6, p. 723–731, Dec. 2010.
- HAMMILL, E. et al. Behavioural responses to predation may explain shifts in community structure. *Freshw. Biol.*, v. 60, n. 1, p. 125–135, Jan. 2015.
- HOLLING, C. S. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Can. Entomol.*, v. 91, n. 7, p. 385–398, Jul. 1959.
- HOLLING, C. S. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *Mem. Entomol. Soc. Can.*, v. 97, n. S45, p. 5-60, Jan. 1965.
- HOTHORN, T.; BRETZ, F.; WESTFALL, P. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biom. J.*, v. 50, n. 3, p. 346–363, Jun. 2008.
- HUMPHRIES, M. M. et al. To everything there is a season: summer-to-winter food webs and the functional traits of keystone species. *Integr. Comp. Biol.*, v. 57, n. 5, p. 961–976, Oct. 2017.
- JESCHKE, J. M.; KOPP, M.; TOLLRIAN, R. Predator functional responses: Discriminating between handling and digesting prey. *Ecol. Monogr.*, v. 72, n. 1, p. 95–112, Feb. 2002.
- JULIANO, S. A.; GRAVEL, M. E. Predation and the evolution of prey behavior: an experiment with tree hole mosquitoes. *Behav. Ecol.*, v. 13, n. 3, p. 301-311, Maio 2002.
- KIØRBOE, T. What makes pelagic copepods so successful? *J. Plank. Res.*, v. 33, n. 5, p. 677–685, Maio 2011.
- KLECKA, J.; BOUKAL, D. S. Foraging and vulnerability traits modify predator–prey body mass allometry: freshwater macroinvertebrates as a case study. *J. Anim. Ecol.*, v. 82, n. 5, p. 1031–1041, Set. 2013.
- KLECKA, J.; BOUKAL, D. S. The effect of habitat structure on prey mortality depends on predator and prey microhabitat use. *Oecologia*, v.176, n. 1, p. 183–191, Ago. 2014.
- KOLAR, V.; BOUKAL, D. S.; SENTIS, A. Predation risk and habitat complexity modify intermediate predator feeding rates and energetic efficiencies in a tri-trophic system. *Freshw. Biol.*, v. 64, n. 8, p. 1480–1491, Ago. 2019.

LAKE, P. S. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshw. Biol.*, v. 48, n. 7, p. 1161–1172, Jul. 2003.

LAVERTY, C. et al. Differential ecological impacts of invader and native predatory freshwater amphipods under environmental change are revealed by comparative functional responses. *Biol. Invasions*, v. 17, n. 6, p. 1761–1770, Jun 2015.

LEDGER, M. E. et al. Drought impacts on the structure and functioning of complex food webs. *Nat. Clim. Chang.*, v. 3, n. 3, p. 223–227, Mar. 2013.

LEIGH, C.; DATRY, T. Drying as a primary hydrological determinant of biodiversity in river systems: a broad-scale analysis. *Ecography*, v. 40, n. 4, p. 487–499, Abr. 2016.

LI, Y.; RALL, B. C.; KALINKAT, G. Experimental duration and predator satiation levels systematically affect functional response parameters. *Oikos*, v. 127, n. 4, p. 590–598, Abr. 2018.

LOPEZ, V. M. et al. (2019). Effects of Abiotic Factors and Ecogeographic Patterns on the Ecology, Distribution, and Behavior of Aquatic Insects. In: DEL-CLARO, K.; GUILLERMO, R. (Ed.) *Aquatic Insects*, Springer, Cham, 2019. p. 75–94.

MCHUGH, P. A. et al. Habitat size influences food web structure in drying streams. *Ecography*, v. 38, n. 7, p. 700–712, Jul. 2015.

MCMEANS, B. C.; MCCANN, K. S.; HUMPHRIES, M. Food web structure in temporally-forced ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, v. 30, n. 11, p. 662–672, Nov. 2015.

MURDOCH, W. W. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecol. Monogr.*, v. 39, n. 4, p. 335–354, Autumn. 1969.

PATERSON, R. A. et al. Predicting invasive species impacts: a community module functional response approach reveals context dependencies. *J. Anim. Ecol.*, v. 84, n. 2, p. 453–463, Mar. 2015.

PREVIATELLI, D.; SANTOS-SILVA, E. N. A new *Argyrodiaptomus* (Copepoda: Calanoida: Diaptomidae) from the southwestern Brazilian Amazon. *Zootaxa*, v. 1518, n. 1, p. 1–29, Dez. 2007.

PRITCHARD, G. Prey Capture by Dragonfly Larvae (Odonata, Anisoptera). *Can. J. Zool.*, v. 43, n. 2, p. 271–289, Mar. 1965.

PRITCHARD, D. W. et al. FRAIR: An R package for fitting and comparing consumer functional responses. *Methods Ecol. Evol.*, v. 8, n. 11, p. 1528–1534, Nov. 2017.

R CORE TEAM. R: *A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2019. Disponível em: <<https://www.R-project.org/>>. Acesso em: 20 out. 2019.

ROLAND, F. et al. Climate change in Brazil: perspective on the biogeochemistry of inland waters. *Braz. J. Biol.*, v. 72, n. 3, p. 709–722, Ago. 2012.

ROSSET, V. et al. Do lentic and lotic communities respond similarly to drying? *Ecosphere*, v. 8, n. 7, p. 1-14, Jul. 2017.

SAHA, N. et al. Predation potential of odonates on mosquito larvae: implications for biological control. *Biol. Control*, v. 63, n. 1, p. 1–8, Out. 2012.

SARNELLE, O.; WILSON, A. E. Type III functional response in *Daphnia*. *Ecology*, v. 89, n. 6, p. 1723–1732, Jun. 2008.

SHAALAN, E. A.; CANYON, D. V. Aquatic insect predators and mosquito control. *Trop. Biomed.*, v. 26, n. 3, p. 223-261, Dec. 2009.

SODRÉ, E. D. O.; BOZELLI, R. L. How planktonic microcrustaceans respond to environment and affect ecosystem: a functional trait perspective. *Int. Aquat. Res.*, v. 11, p. 207–223, Jul. 2019.

SOLOMON, M. E. The natural control of animal populations. *J. Anim. Ecol.*, v. 18, n. 1, p. 1–35., Maio 1949.

SRIVASTAVA, D. S. et al. Why are predators more sensitive to habitat size than their prey? Insights from bromeliad insect food webs. *Am. Nat.*, v. 172, n. 6, p. 761–771, Dez. 2008.

STEFANIDIS, K.; PAPASTERGIADOU, E. Effects of long term water level reduction on the ecology and water quality in an eastern Mediterranean lake. *Know. Manag. Aquat. Ecosyst.*, v. 411, n. 5., p. 1-14, Set. 2013.

SUNDELL, J. et al. Predation rate, prey preference and predator switching: experiments on voles and weasels. *Oikos*, v. 101, n. 3, p. 615–623, Jun 2003.

VAN UITREGT, V. O.; HURST, T. P.; WILSON, R. S. Greater costs of inducible behavioural defences at cooler temperatures in larvae of the mosquito, *Aedes notoscriptus*. *Evol. Ecol.*, v. 27, n. 1, p. 13–26, Jan. 2013.

VARSHINI, R. A.; KANAGAPPAN, M. Effect of quantity of water on the feeding efficiency of dragonfly Nymph - *Bradytrichia geminata* (Rambur). *J. Entomol. Zool. Stud.*, v.2, n. 6, p. 249-252, Nov. 2014.

WILMERS, C. C.; POST, E.; HASTINGS, A. The anatomy of predator–prey dynamics in a changing climate. *J. Anim. Ecol.*, v. 76, n. 6, p. 1037–1044, Nov. 2007.

APÊNDICE –Seleção dos modelos de curvas de resposta funcional

Tabela 1 – Modelos de resposta funcional para todas as interações predador-presa testadas nas diferentes condições de volume e de altura da coluna d'água.

Presas: <i>Argyrodiaptomus paggi</i>						
<i>Bueona</i>	Curva	$Z_{\text{Tipo II}}$	p	AIC _{Tipo II}	AIC _{Tipo III}	ΔAIC
V+	Tipo II	-2,71	0,007	317	361	43,8
V-	Tipo II	-3,52	< 0,001	179	197	18,6
H+	Tipo II	X	X	158	176	17,3
H-	Tipo II	-4,07	< 0,001	338	420	81,4
Presas: <i>Pantala</i>						
<i>Pantala</i>	Curva	$Z_{\text{Tipo II}}$	p	AIC _{Tipo II}	AIC _{Tipo III}	ΔAIC
V+	Tipo II	-4,17	< 0,001	384	386	2
V-	Tipo II	-3,20	0,001	275	276	1,2
H+	Tipo II	-2,98	0,003	192	193	1,1
H-	Tipo II	-4,30	< 0,001	502	504	2
Presas: <i>Lestes</i>						
<i>Lestes</i>	Curva	$Z_{\text{Tipo II}}$	p	AIC _{Tipo II}	AIC _{Tipo III}	ΔAIC
V+	Tipo II	-22,40	< 0,001	558	571	12,9
V-	Tipo II	-18,56	< 0,001	180	180	0,2
H+	Tipo II	-16,29	< 0,001	286	285	0,9
H-	Tipo II	-24,11	< 0,001	518	517	0,3
Presas: <i>Culex sp.</i>						
<i>Bueona</i>	Curva	$Z_{\text{Tipo II}}$	p	AIC _{Tipo II}	AIC _{Tipo III}	ΔAIC
V+	Tipo II	-4,78	< 0,001	354	355	2,0
V-	Tipo II	-5,37	< 0,001	194	196	1,9
H+	Tipo II	-3,92	< 0,001	164	166	17,3
H-	Tipo II	-5,88	< 0,001	384	385	1,4
Presas: <i>Pantala</i>						
<i>Pantala</i>	Curva	$Z_{\text{Tipo II}}$	p	AIC _{Tipo II}	AIC _{Tipo III}	ΔAIC
V+	Tipo II	-4,19	< 0,001	432	434	2
V-	Tipo II	-5,43	< 0,001	219	221	1,9
H+	Tipo II	-4,50	< 0,001	228	229	1,5
H-	Tipo II	-4,90	< 0,001	426	427	1,3
Presas: <i>Lestes</i>						
<i>Lestes</i>	Curva	$Z_{\text{Tipo II}}$	p	AIC _{Tipo II}	AIC _{Tipo III}	ΔAIC
V+	Tipo II	-5,07	< 0,001	343	342	1
V-	Tipo II	-4,83	< 0,001	182	184	2,0
H+	Tipo II	-4,33	< 0,001	176	178	1,9
H-	Tipo II	-5,46	< 0,001	352	353	0,7

Legenda: Modelos de resposta funcional obtidos com base na forma geral da curva e nos valores de AIC. $Z_{\text{Tipo II}}$ equivale ao valor Z obtido na seleção do modelo pelo formato geral da curva, junto com o valor de significância (p). Em negrito, os menores valores de AIC. Caso o valor de AIC Tipo III fosse menor do que o valor de AIC Tipo II, a alteração da resposta para Tipo III só seria considerada se $\Delta\text{AIC} > 2$. Para o par *Buenoa* x *Argyrodiaptomus*, em coluna d'água alta, não foram obtidas evidências para o tipo II ou tipo III, sendo calculado o valor de $\text{AIC}_{\text{Tipo I}} = 159$, $\Delta\text{AIC}_{\text{Tipo II} - \text{Tipo I}} = 0,7$ (ver Métodos para detalhes).

Fonte: A autora, 2020.