

Universidade Federal do Rio de Janeiro
Programa de Pós Graduação em Ecologia (PPGE)

Efeito da adição de recursos e da configuração da teia trófica na biomassa e estequiometria (C:N:P) da comunidade perifítica de uma lagoa costeira tropical, Lagoa Cabiúnas – Macaé, RJ.

Rafael Dettogni Guariento

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Ecologia

Orientador: Francisco de Assis Esteves

Rio de Janeiro – RJ

Fevereiro de 2008

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Efeito da adição de recursos e da configuração da teia trófica na biomassa e estequiometria (C:N:P) da comunidade perifítica de uma lagoa costeira tropical, Lagoa Cabiúnas – Macaé, RJ.

Rafael Dettogni Guariento

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Ecologia.

Dr. Francisco de Assis Esteves

Dr. João José Fonseca Leal

Dr. Sidinei Magela Thomaz

Rio de Janeiro – RJ
Fevereiro de 2008

Ficha Catalográfica:

Guariento, R. D.

Efeito da adição de recursos e da configuração da teia trófica na biomassa e estequiometria (C:N:P) da comunidade perifítica de uma lagoa costeira tropical, Lagoa Cabiúnas – Macaé, RJ.

Dissertação de Mestrado – Departamento de Ecologia, UFRJ, 2008. 46p

Palavras-chave: perifíton, algas bentônicas, limitação por nutrientes, Limitação por luz, onívoria, cascata trófica

“...as coisas boas estão dentro de nós, onde os sentimentos não precisam de motivos nem os desejos de razão.” (Gabriel Garcia Marques)

“A world of simple direct effects is safe and knowable. Things get scary when the levers are connected with hidden wires.” (Erik Sala e George Sugihara)

Resumo

Neste trabalho a disponibilidade de nutrientes e de luz bem como a presença de um peixe onívoro (*Hyphessobrycon bifasciatus*) foi manipulada através de um experimento manipulativo em campo (Lagoa Cabiúnas, Macaé – RJ), com o uso de mesocosmos experimentais, com o objetivo de se avaliar: (1) Os efeitos individuais e interativos da disponibilidade de diferentes recursos (luz e nutrientes) na biomassa e estequiometria da comunidade perifítica; (2) o efeito da configuração da teia trófica através da adição de um peixe onívoro na biomassa e estequiometria da comunidade perifítica; (3) a interação dos mecanismos ascendentes e descendentes na regulação da comunidade perifítica e na força da cascata trófica. Os mesocosmos experimentais consistiam de cilindros de plásticos de 2 metros de diâmetro e 2,4 metros de altura instalados na própria lagoa. Foi observado um efeito positivo da disponibilidade de nutrientes na biomassa perifítica bem como um redução nas razões C:N:P da biomassa da comunidade. No entanto, estes efeitos se manifestaram de forma interativa com a disponibilidade de luz. De forma geral, foi observado que a limitação por luz restringe a propagação dos efeitos da disponibilidade de nutrientes. A presença do peixe onívoro também afetou positivamente a biomassa da comunidade perifítica e levou a redução nas razões C:P e N:P da comunidade. Mesmo funcionando como uma fonte de nutrientes para o perifíton é provável que o efeito positivo do peixe na biomassa perifítica tenha se dado pelo mecanismo de cascata trófica, uma vez que a presença dos peixes promoveu uma redução drástica na densidade de herbívoros bentônicos associados à comunidade perifítica. Também foi observado um efeito negativo da presença do peixe na biomassa autotrófica perifítica. Este padrão pode ser explicado por mecanismos distintos que envolvem a disponibilidade de recursos e do modo de forrageamento dos predadores, que podem alterar a expressão do comportamento onívoro e mediar complexas interações entre o compartimento pelágico e bentônico do ecossistema aquático. De forma geral o efeito da presença de peixes teve maior intensidade em condições de alta disponibilidade de recursos, evidenciando a interação entre os mecanismos de controle ascendente e descendente nas cadeias tróficas, podendo alterar a expressão dos efeitos indiretos de predadores em níveis tróficos basais. Estes resultados contribuem para o avanço crescente do entendimento das relações tróficas na região litorânea de ecossistemas aquáticos continentais. Conclui-se que a disponibilidade tanto de luz como de nutrientes bem como da presença de um peixe onívoro são fatores capazes de influenciar de forma individual e interativa a biomassa e estequiometria de comunidades bentônicas através de complexas interações que podem envolver diferentes compartimentos dentro do

ecossistema aquático, com potenciais implicações para o funcionamento global do sistema.

Abstract

In this work the availability of nutrients, light as well as the presence of an omnivorous fish (*Hyphessobrycon bifasciatus*) was manipulated through a field manipulative experiment (Lagoa Cabiúans, Macaé – RJ), using experimental mesocosms, with the aim to evaluate: (1) The individual and interactive effects of the availability of different resources (nutrients and light) on the biomass and stoichiometry of periphytic communities; (2) the effect of the food web configuration, addition of a omnivorous fish, on the biomass and stoichiometry of periphytic communities; (3) the interaction of the bottom-up and top-down controls on the regulation of periphytic communities and on the strength of trophic cascades. Experimental mesocosms consisted of plastic cylinders of 2 meter in diameter and 2.4 meter of height settled inside the lagoon. Was observed a positive effect of the availability of nutrients on periphytic biomass as well as a reduction on periphytic C:N:P ratios. However, these effects were interactive with light availability. In general, was observed that light limitation constrains the propagation of nutrient effects. The presence of the omnivorous fish positively affected periphyton biomass and promoted a reduction on periphytic C:P and N:P ratios. Even working as a source of nutrients to the periphytic community, its possible that fish positive effects on periphytic biomass was due to trophic cascade effects, once fish presence promoted a drastic reduction on herbivores density associated to the periphytic community. Was also observed a negative effect of fish presence on periphytic autotrophic biomass. This pattern may be explained by distinct mechanisms that comprises the availability of resource and the foraging mode of predators, that can alter the expression of the omnivorous behavior and mediate complex interactions between benthic and pelagic compartments within the aquatic ecosystem. In general, the effect of fish presence were greater in high resource conditions, highlighting the interaction between the bottom-up and top-down controls in food webs, that can alter the expression of the indirect effects of predators on lower trophic levels. These results contribute to the growing advance on the understanding of trophic relations in the littoral region of inland aquatic ecosystems. I conclude that both nutrients and light as well as the presence of an omnivorous fish influence the biomass and stoichiometry of periphytic communities individually or in an interactive way through complex interaction that can comprise different compartments within the lake ecosystem, with potential implications for the whole ecosystem functioning.

ÍNDICE

1. Introdução	1
1.1 <i>O que são e por quê as cadeias tróficas são importantes?</i>	1
1.2 <i>O efeito de recursos e consumidores nas cadeias alimentares</i>	2
1.3 <i>Contextualização da presente pesquisa</i>	4
2. Objetivos	7
3. Materiais e Métodos	8
3.1 <i>Área de Estudo</i>	8
3.2 <i>Descrição dos Mesocosmos</i>	9
3.3 <i>Desenho Experimental</i>	9
3.4 <i>Procedimento Experimental</i>	9
3.5 <i>Amostragem e Análises</i>	11
3.6 <i>Análise dos Dados</i>	12
4. Resultados	15
4.1 <i>Variáveis bióticas e abióticas da coluna d'água</i>	15
4.2 <i>Densidade de macroinvertebrados bentônicos</i>	16
4.3 <i>Biomassa total perifítica</i>	17
4.4 <i>Biomassa autotrófica perifítica</i>	19
4.5 <i>Intensidade do Efeito</i>	21
4.6 <i>Estequiometria Perifítica</i>	23
4.7 <i>Nutrientes limitantes</i>	26
4.8 <i>Proporção C autotrófico/C total do perifíton</i>	27
5. Discussão	29

5.1 Procedimento experimental.....	29
5.2 O Impacto dos recursos na biomassa e estequiometria perifítica.....	30
5.3 O efeito do peixe onívoro na biomassa e estequiometria perifítica.....	33
5.4 Efeitos interativos da regulação ascendente e descendente.....	36
6. Conclusão.....	39
7. Referências.....	41

1. INTRODUÇÃO:

1.1 O que são e por que as cadeias tróficas são importantes?

Naturalistas desde muito tempo observaram que a distribuição, abundância e comportamento dos organismos eram influenciados por interações com outras espécies. A dinâmica de populações de predadores e presas que interagem entre si é difícil de ser predita e é de conhecimento comum entre ecólogos que muitos ecossistemas possuem centenas ou milhares destas interações organizadas em uma rede complexa de conexões diretas e indiretas. Desta forma, as cadeias tróficas possuem grande valor heurístico para a teoria ecológica e têm sido assunto de considerável interesse desde o início do século XX (Elton 1927; Hrbacek 1962; Brooks & Dodson 1965). Cadeias tróficas são representações de comunidades biológicas que focam as interações tróficas (de consumo) entre consumidores e recursos. Basicamente, cadeias tróficas se configuram como a unidade fundamental para a descrição da estrutura e funcionamento de comunidades e ecossistemas. Elas fornecem a base para integrar a dinâmica de populações, a estrutura e a estabilidade de comunidades, a interação entre espécies, a biodiversidade e mesmo processos que atuam no nível de ecossistemas, como a produtividade. Adicionalmente, as cadeias tróficas fornecem bases para o manejo de recursos naturais. Por exemplo, estratégias integradas para o controle de pestes, vetores de doenças, tratamento de efluentes e conservação da vida selvagem poderiam ser desenvolvidas com maior eficácia se as conseqüências da modificação da cadeia trófica pela adição ou deleção de espécies pudesse ser prevista (Cohen *et al.* 1993).

E por que estudar cadeias tróficas em lagos? A partir da perspectiva de pesquisa básica, estudos ecológicos de cadeias tróficas aquáticas fornecem vantagens distintas quando comparadas a muitos estudos terrestres (Lampert 1987). Comunidades aquáticas são compostas por organismos de ciclo de vida geralmente curto que interagem em um sistema relativamente fechado. Estas características permitem que se possa manipular experimentalmente as cadeias tróficas e avaliar de forma relativamente rápida a resposta do sistema (Crowder *et al.* 1988). Uma segunda

razão para se estudar cadeias tróficas em lagos é fornecer subsídios para seu manejo e conservação. Lagos são fontes de água extremamente valiosas para o uso humano ou como habitat natural para diversos organismos. Em linhas gerais, procurar compreender as complexas relações entre os indivíduos que compõem as cadeias tróficas representa a busca do entendimento de processos ecológicos básicos e da estrutura das comunidades nos ecossistemas (Lodge *et al.* 1997) .

1. 2 O efeito de recursos e consumidores nas cadeias alimentares

Determinar a hierarquia das forças que estruturam as comunidades e os ecossistemas se caracterizou como um objetivo fundamental dentro da ecologia. Uma visão influenciada principalmente pelas perspectivas de Elton (1927) e Lindeman (1942) assumia que as características dos ecossistemas eram reguladas principalmente por ‘mecanismos ascendentes’. Este ponto de vista sugere que a biomassa de qualquer nível trófico é função da disponibilidade de seus recursos. Fazendo referência à limnologia, a flutuação na concentração de nutrientes (mecanismo ascendente) era vista como o principal mecanismo estruturador de ecossistemas aquáticos (Hansson 1992). Uma visão alternativa, que adquiriu força após trabalhos clássicos publicados na década de 60 (Hairston *et al.* 1960), sugeria que a biomassa e a produtividade de determinados níveis tróficos era regulada pela predação/herbivoria exercida pelo nível trófico superior, ‘mecanismo descendente’. Nos anos seguintes ambos os mecanismos ascendentes e descendentes foram considerados importantes na estruturação de teias tróficas. Entretanto, o reconhecimento da interação entre recursos e predadores influenciando a estrutura e funcionamento de comunidades aquáticas é uma perspectiva recente dentro da ecologia e ainda pouco compreendida (McCollum *et al.* 1998). Tradicionalmente, estes dois processos eram avaliados isoladamente (Dillon & Rigler 1974; Elwood *et al.* 1981; Lamberti & Resh 1983; Northcote 1988). Todavia, outros estudos já mostravam que ambos predadores e recursos poderiam atuar simultaneamente (Vanni 1987; Leibold 1989; Hansson 1992; Rosemond 1993; Rosemond *et al.* 1993). Dentro deste

contexto, a interação entre consumidores, produtores e nutrientes foi bastante explorada e se tornou tema central em um grande número de estudos principalmente em ambientes aquáticos (McQueen *et al.* 1989; Hansson 1992; Power 1992; Rosemond *et al.* 1993). Interações compreendendo apenas dois níveis tróficos, como herbívoros e produtores, podem ir além da simples relação de consumo entre consumidores e presas. A mudança na disponibilidade de recursos disponíveis para presa é um importante efeito indireto de consumidores, que pode se dar diretamente via excreção (Vanni 2002) ou indiretamente, alterando a acessibilidade dos recursos (Hillebrand & Kahlert 2001).

No entanto, determinados níveis tróficos podem ser influenciados não apenas por interações diretas mas também por interações tróficas indiretas (Carpenter *et al.* 1985). O efeito indireto de predadores em níveis tróficos basais atuando diretamente em consumidores intermediários, também conhecido como 'cascata trófica', mostrou influenciar a estrutura e o funcionamento de diversas comunidades (Paine 1980; Carpenter *et al.* 1987; Vanni & Findlay 1990). Muitas tentativas foram feitas para se construir e testar modelos de cadeias tróficas (Hairston *et al.* 1960; Oksanen *et al.* 1981; Leibold 1989). A visão tradicional de controle ascendente se baseia no fato do nível trófico topo de cadeia (i.e. carnívoro) controlar a abundância do nível trófico intermediário (i.e. herbívoro), por conseguinte, diminuindo a pressão de predação nos níveis tróficos basais (i.e. produtores). Estes predadores de topo também podem influenciar níveis tróficos basais através da reciclagem de nutrientes, alterando sua disponibilidade e até mesmo a proporção relativa destes (mecanismo ascendente) (Vanni 2002).

Apesar do consenso a respeito da interação entre mecanismos ascendente e descendente na regulação de níveis tróficos basais, pouco se sabe a respeito da importância relativa destes dois mecanismos em condições ambientais distintas (Power 1992). De fato, nem sempre o efeito de predadores se propaga até níveis tróficos basais. Diversos estudos mostraram que a limitação dos produtores primários por herbivoria aumenta à medida que aumenta o status trófico do ecossistema,

atingindo seu máximo em lagos de produtividade intermediária (Elser & Goldman 1991; Darcy-Hall 2006). Portanto, nestas condições o predador de topo exerceria maior efeito nos produtores, em outras palavras, nestas condições a força da cascata trófica seria maior. Em contraste com o pressuposto histórico da teoria de cadeias tróficas de que os consumidores se alimentariam apenas em um nível trófico, a presença de onívoros (organismos que se alimentam em mais de um nível trófico - (Pimm & Lawton 1978)) pode ser determinante para a estrutura da comunidade (Dorn & Wojdak 2004) e pode também exercer papel decisivo em enfraquecer ou mesmo eliminar a cascata trófica (Pace *et al.* 1999). No entanto, a ocorrência da onivoria também é contexto-dependente e está intimamente relacionada às bases do comportamento de seleção e variação da dieta (Singer & Bernays 2003). A ocorrência de restrições nutricionais como disponibilidade e qualidade do alimento, pode ser crucial para mediar a ocorrência do comportamento onívoro e conseqüentemente a estrutura e funcionamento da teia trófica.

1.3 Contextualização da presente pesquisa

A importância relativa das influências opostas exercidas por consumidores e recursos nos produtores primários se tornou especialmente notória em comunidades bentônicas (Lamberti 1996). O perifíton reveste a maioria dos substratos em ecossistemas aquáticos e domina a produção primária na região litorânea em muitos lagos (Vadeboncoeur *et al.* 2003), sendo o principal produtor primário juntamente com as macrófitas aquáticas em lagos rasos (Wetzel 1990). Herbívoros aquáticos podem ser extremamente eficientes em remover a biomassa perifítica, alterar a estrutura da comunidade ou mesmo sua estequiometria, uma vez que os nutrientes que eles reciclam podem se tornar uma importante fonte para o perifíton (Feminella & Hawkins 1995; Liess & Hillebrand 2006). A manipulação da disponibilidade de luz e nutrientes também mostrou afetar a biomassa, composição e estequiometria de comunidades perifíticas (Rosemond 1993; Rosemond *et al.* 1993). Nutrientes como nitrogênio (N) e

fósforo (P) ganharam muita atenção neste contexto pois sua disponibilidade leva à razões C:N:P bastante variáveis nos produtores primários (Fink & Von Elert 2006). Altas razões C:N e C:P nos produtores primários pode ser resultado da baixa disponibilidade de N e P, que pode limitar a eficiência na transferência de energia ao longo da cadeia trófica (Elser *et al.* 2000). Liess & Hillebrand (2006) mostraram que a relação entre herbívoros e perífiton pode ser bastante complexa, sendo possível observar influências recíprocas na estequiometria destes dois componentes. Neste contexto, o papel da luz como recurso limitante recebeu menos atenção que os nutrientes. A limitação por luz pode ser particularmente importante para a comunidade perifítica devido à absorção da radiação fotossinteticamente ativa na coluna d'água, competição assimétrica com o fitoplâncton e sombreamento propiciado pela vegetação litorânea (Liess & Kahlert 2007). Uma meta-análise recente mostrou que o aumento da disponibilidade de luz aumenta o controle da biomassa de produtores bentônicos pelos consumidores, resultando em uma forte interação entre luz e herbivoria (Hillebrand 2005). A interação entre luz e nutrientes também se mostrou importante na expressão da biomassa de comunidades perifíticas, onde o efeito da adição de nutrientes só era evidente quando a luz não era limitante (Eriksson *et al.* 2006a, b).

Apesar da importância da região litorânea e do perífiton para o metabolismo e funcionamento de muitos ecossistemas aquáticos, historicamente a zona pelágica e o fitoplâncton foram o foco da maioria dos estudos sobre o efeito cascata de predadores (McCollum *et al.* 1998). Segundo Lodge *et al.* (1997), apesar da grande produção de trabalhos focando a região pelágica de lagos e as muitas questões atuais ainda não respondidas, que vão manter esta produtividade, a ênfase restrita na zona pelágica limitará as contribuições que a Limnologia pode fazer ao avanço da ecologia de comunidades, e se faz necessário contemplar a região litorânea e os organismos que nela habitam. Poucos estudos avaliaram a hipótese da cascata trófica em teias tróficas da região litorânea de lagos (Bronmark *et al.* 1992; Martin *et al.* 1992; Bronmark 1994; McCollum *et al.* 1998). Estes estudos mostraram que a predação por peixes diminuía a densidade de herbívoros resultando num efeito positivo indireto na biomassa perifítica.

No entanto, estes estudos são limitados quanto a sua abrangência uma vez que não contemplam de que forma a força da cascata trófica (mecanismo descendente) pode variar em função de gradientes ambientais, como a disponibilidade de recursos (mecanismos ascendentes). Adicionalmente, embora as interações entre espécies planctônicas possam se dar isoladamente de outros compartimentos aquáticos em determinados períodos ou ecossistemas, certamente a ação de peixes promove o acoplamento de habitats dentro do ecossistema. Devido ao fato de peixes serem organismos de grande mobilidade, eles podem participar efetivamente de cadeias tróficas tanto bentônicas quanto pelágicas e portanto, conectar estes dois compartimentos (Schindler & Scheuerell 2002). Este conceito ficou popularizado como *multi-chain omnivory* e se mostrou bastante importante em influenciar a expressão do controle descendente e assim, de que forma o efeito de predadores se propaga até níveis tróficos basais (Fig. 1) (Vadeboncoeur et al. 2005).

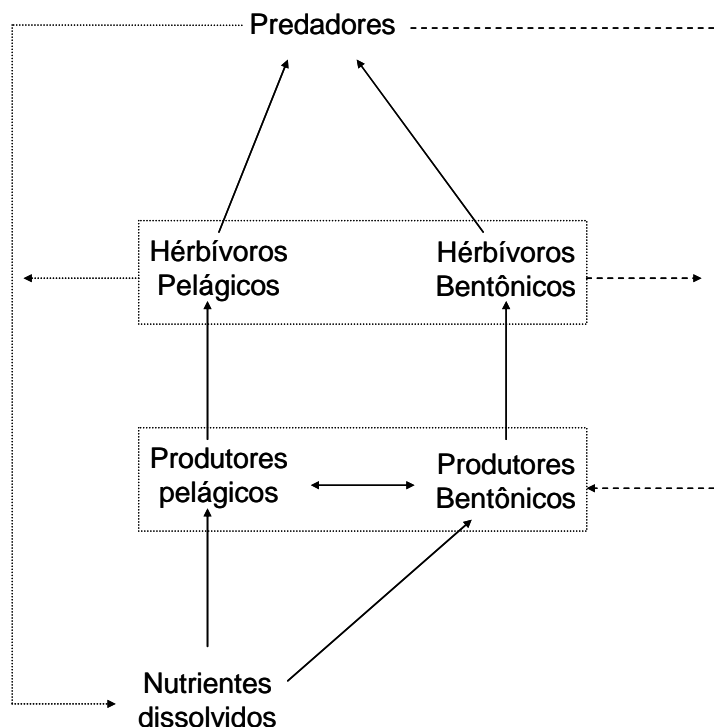


Fig. 1 - Interações em uma cadeia trófica complexa. As setas sólidas representam interações diretas entre os componentes e as setas tracejadas efeitos indiretos. As setas pontilhadas representam os efeitos mediados pela reciclagem de nutrientes.

Desta forma, estudos que contemplem as conseqüências da interação de mecanismos ascendentes e descendentes na regulação de comunidades bentônicas

são escassos na literatura. Os trabalhos existentes negligenciam a influência de múltiplas variáveis ambientais e em geral possuem como modelo de estudo cadeias tróficas simples e lineares (Bronmark et al. 1992; McCollum et al. 1998), pouco comuns nos ambientes naturais. Além disso, a maioria das conclusões geradas até o momento é baseada em pesquisas desenvolvidas na região temperada (McIntyre et al. 2006), e poucas comparações diretas foram feitas a respeito dos mecanismos ascendentes e descendentes em ecossistemas aquáticos tropicais (Power 1990; Flecker et al. 2002; McIntyre et al. 2006).

Neste trabalho é proposto avaliar experimentalmente, através do uso de mesocosmos experimentais, os efeitos individuais e interativos de diferentes recursos (luz e nutrientes) bem como de um peixe onívoro na comunidade perifítica de uma lagoa costeira tropical. Como variáveis dependentes foram consideradas: (1) a biomassa total e autotrófica da comunidade perifítica; (2) a densidade de *Biomphalaria tanagofila* (GASTROPODA), principal herbívoro observado no experimento; (3) a estequiometria em termos de carbono, nitrogênio e fósforo da comunidade perifítica.

2. Objetivos

Verificar experimentalmente em mesocosmos:

- Os efeitos individuais e interativos da disponibilidade de diferentes recursos (luz e nutrientes) na biomassa e estequiometria da comunidade perifítica
- O efeito da configuração da teia trófica através da adição de um peixe onívoro na biomassa e estequiometria da comunidade perifítica
- A interação dos mecanismos ascendentes e descendentes na regulação da comunidade perifítica e na força da cascata trófica.

3. Materiais e Métodos:

3.1 Área de Estudo:



Fig. 2 – Imagem aérea da Lagoa Cabiúnas. A seta indica o local onde foi realizado o experimento.

Este trabalho foi realizado na lagoa Cabiúnas, localizada no Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro – Brasil ($22^{\circ} 15' S$, $41^{\circ} 40' O$) (Fig. 2). Seus limites físicos estão contidos no domínio geomorfológico da planície de sedimentação aluvial estando sua gênese referente ao período terciário. A lagoa Cabiúnas é uma típica lagoa costeira permanecendo separada do oceano por uma barra de areia, e possui uma área de aproximadamente 0.35 km^2 e profundidade média de 2.0 m . Suas águas se caracterizam por serem húmicas e pouco ácidas ($\text{pH } 6,3$) com temperatura média anual de 23.6° . A biomassa média de fitoplâncton, estimada a partir da concentração de clorofila-a, observada nesta lagoa é de $30 \mu\text{g/L}$, com transparência medida a partir do disco de Secchi de aproximadamente $0,5 \text{ m}$. Pode ser classificada como oligo-mesotrófica, com as concentrações médias de fósforo total (PT) e nitrogênio total (NT) de 15 e $50 \mu\text{mol/L}$ respectivamente (Relatório-Ecolagoas 2007)

3.2 Descrição dos Mesocosmos

Os mesocosmos utilizados neste experimento consistiam de cilindros de plástico transparentes de 2,0 m de diâmetro e 2,4 m de altura, equipados com anéis de ferro tanto na parte superior quanto inferior para permitir estabilidade estrutural e o acoplamento de bóias e âncoras. Para evitar que os peixes escapassem, mas ao mesmo tempo pudessem acessar o sedimento, os mesocosmos foram enterrados no sedimento aproximadamente 10 cm. Todos os mesocosmos foram colocados em profundidades de aproximadamente 2 m, de maneira que a parte superior permanecesse 30 cm para fora d'água e protegido de ondas (Fig. 3). A esta profundidade o volume dos mesocosmos era de aproximadamente 6300 L.

3.3. Desenho experimental

O experimento seguiu um desenho fatorial do tipo 2x2 (+/- nutrientes e +/- peixes) com dois níveis (alta e baixa disponibilidade) de um sub-fator (luz), representado por duas profundidades. Caracterizando portanto, um típico desenho experimental do tipo split-plot. Todos os tratamentos da combinação fatorial (4 tratamentos - peixe (apenas adição de peixes); nutrientes (apenas adição de nutrientes); Peixe + Nut (adição conjunta de peixes e nutrientes); e controle (sem adição de peixes ou nutrientes)) foram replicados 4 vezes resultando em 16 mesocosmos. Para avaliar a possível influência da heterogeneidade espacial na variância entre as réplicas de um mesmo tratamento, todos os tratamentos foram distribuídos em 4 blocos experimentais (Fig. 3).

3.4 Procedimento Experimental

Semanalmente, durante 7 semanas, 200 μM de nitrogênio (NH_4NO_3) e 40 μM de fósforo (KH_2PO_4 e K_2HPO_4), foram adicionados aos tratamentos que recebiam adição de nutrientes. Esta quantidade e esta proporção de nutrientes (N:P = 5:1) foram escolhidas com base em um experimento piloto onde que se verificou que diferentes variáveis resposta (fitoplâncton, zooplâncton, perifíton, etc....) apresentavam respostas

mais claras quando submetidas a estas concentrações de nutrientes. A densidade de peixes foi manipulada através da adição de 40 indivíduos adultos do tetra amarelo, *Hyphessobrycon bifasciatus* Ellis, 1911 (Characidae). A densidade final de peixes nos mesocosmos era de 13 ind/m² que é similar ao encontrado na região litorânea da lagoa Cabiúnas (Botero 2005). Os indivíduos de *H. bifasciatus* foram coletados próximos ao local do experimento com uma rede e depois acondicionados por um dia em tanque de peixes na própria lagoa para a recuperação de qualquer “stress” provocado pelo procedimento de coleta. Apenas indivíduos ativos e aparentemente saudáveis foram utilizados nos experimentos. Todos os indivíduos variaram de 3 a 3,5 cm de tamanho e 0,3 a 0,5 g/ind de biomassa. A espécie *H. bifasciatus* é um peixe onívoro e foi escolhido devido sua ocorrência comum em ecossistemas de água doce na América do Sul (Carvalho & Bertaco 2006) e sua ampla área de forrageamento na coluna d’água (Botero 2005). A mortalidade de peixes foi baixa durante o experimento (< 10%), que pôde ser verificada através de inspeções diárias. Os indivíduos mortos eram imediatamente substituídos, assim a densidade de peixes foi similar durante todo o experimento. A manipulação da luz foi feita incubando-se substratos para a colonização perifítica (retângulos de plástico de 0,04 m²) em duas diferentes profundidades (0,4 m – alta disponibilidade luminosa e 1,4 m – baixa disponibilidade luminosa). A estratificação média de luz entre estas duas profundidades era de 20 a 400 $\mu\text{W}/\text{cm}^2$ e foi estabelecida como significativa no início do experimento. Para contemplar a heterogeneidade espacial da colonização perifítica, em ambas as profundidades cada substrato era colocado a 1 m de distância do outro radialmente, ao longo de toda a parede dos mesocosmos (Fig. 2). Um substrato de cada mesocosmo era retirado semanalmente de ambas as profundidades.

A coluna d’água dos mesocosmos era misturada duas vezes por semana para permitir a homogeneização dos nutrientes adicionados e minimizar a decantação do séston e estratificação de oxigênio e temperatura (Stephen *et al.* 2004). O experimento foi realizado por sete semanas (5 maio – 27 de junho 2005).

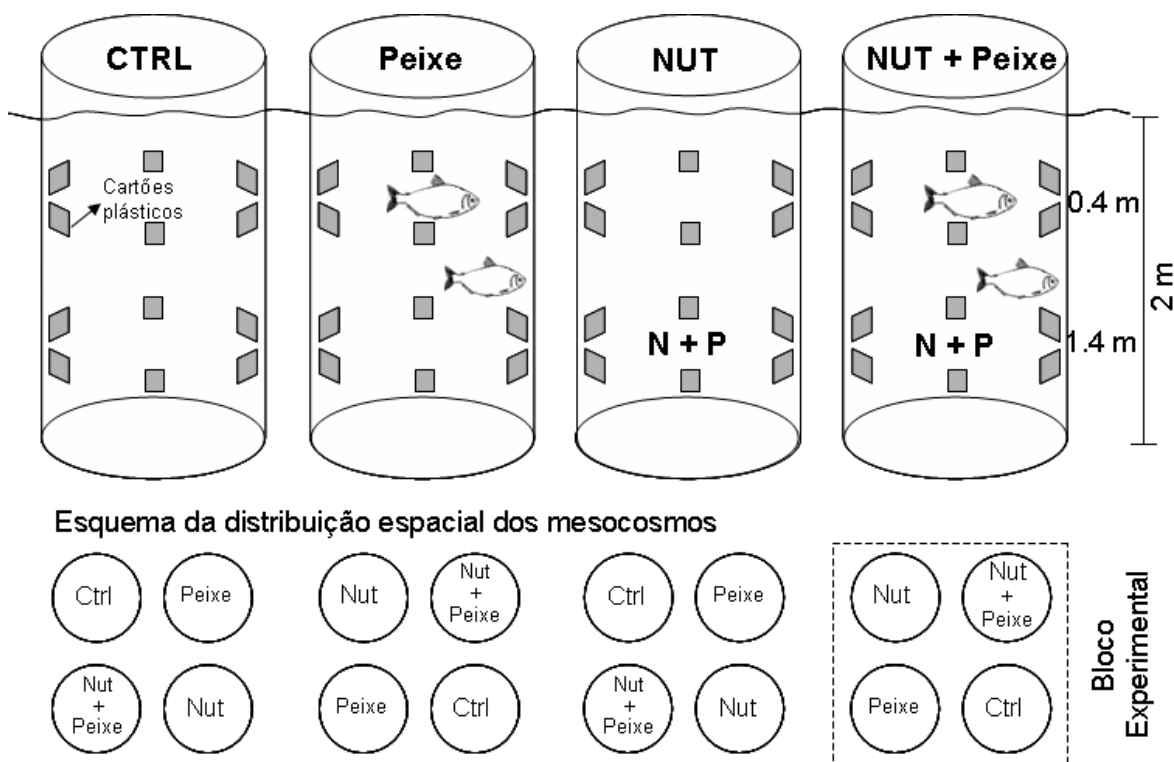


Fig. 3 – representação esquemática do desenho experimental adotado e de detalhes estruturais dos mesocosmos experimentais.

3.5 Amostragem e Análises

Amostras de água integradas da coluna d'água de cada mesocosmo eram coletadas semanalmente para a aferição das concentrações pelágicas de clorofila a (chl a - um estimativa de biomassa fitoplanctônica), nitrogênio total (NT), fósforo total (PT) e a transparência da coluna d'água. A concentração de oxigênio e a temperatura da água também foram quantificadas em ambas as profundidades onde estavam situados os substratos para a colonização perifítica.

Os substratos eram coletados semanalmente de cada mesocosmo, de cada profundidade (dois substratos por mesocosmo). Eles eram acondicionados em frascos de plástico previamente preenchidos com água deionizada e imediatamente transferidos para o laboratório. No laboratório os substratos eram raspados com auxílio de uma lâmina, e o material extraído era ajustado a um volume definido. Desta solução eram retiradas alíquotas para a determinação da biomassa perifítica total, concentração de chl a, carbono (C), nitrogênio (N) e fósforo (P). O conteúdo de

nutrientes do perífíton foi estimado apenas na 3^a, 5^a e 7^a semanas. A biomassa perifítica total foi estimada como o peso seco livre de cinzas (PSLC). As amostras eram filtradas em filtro de fibra de vidro de 0,75 µm previamente calcinados (550° C) e o PSLC era determinado após a secagem dos filtros a 70° C para obtenção do peso seco e posterior calcinação a 550° C por 2 horas em mufla para a determinação do peso de cinzas. A concentração de chla perifítica foi determinada por espectrofluorimetria com auxílio de um espectrofluorímetro portátil (Turner® 3A). A concentração de carbono perifítico foi determinada através de um analisador de carbono (Shimadzu TOC 5000). A concentração de carbono da porção autotrófica do perífíton foi estimada convertendo a concentração de clorofila perifítica para biomassa de carbono algal assumindo uma razão C:chla de 27 (Gosselain *et al.* 2000). Ambas as concentrações de N e P foram determinadas após digestão com persulfato de potássio e posterior análise em um sistema de injeção por fluxo (FIA).

Ao final da sétima semana de experimento foram coletados, com auxílio de um puçá de malhagem de 300 µm, os macroinvertebrados bentônicos que estavam associados às paredes dos mesocosmos. Estes indivíduos compreendiam basicamente moluscos planorbídeos da espécie *Biomphalaria tanagophyla d'Orbigny* 1835. Todos os indivíduos, independente do tratamento aplicado, se concentraram na porção superior da parede dos mesocosmos (observação pessoal). Todos os organismos coletados desta espécie foram levados ao laboratório onde foi determinada sua densidade.

3.6 Análises dos Dados

Foram utilizadas análises de variância com medidas repetidas (RM-ANOVA) independentes para avaliar as diferenças entre os tratamentos para as concentrações pelágicas de chla, NT, PT e transparência da água. Nutrientes e peixes foram tratados como variáveis categóricas e o tempo como fator repetido. Para analisar as diferenças quanto a densidade e macroinvertebrados bentônicos uma Two-Way ANOVA foi

utilizada, nesta análise peixe e nutrientes foram tratados como variáveis categóricas e como pós-teste foi utilizado o teste de Tukey.

Foi utilizada um Análise de Variância com medidas Repetidas (RM-ANOVA) para avaliar os efeitos individuais e interativos do tempo, peixes, nutrientes e luz na biomassa total e autotrófica da comunidade perifítica bem como nas razões C:N, C:P e N:P da comunidade. Biomassa e estequiometria foram analisadas em modelos independentes. As medidas de biomassa e estequiometria perifítica ao longo das semanas foram tratadas como variáveis dependentes múltiplas correspondentes a diferentes níveis do fator repetido tempo ($n = 6$). Os níveis do tratamento luz ($n = 2$) também foram tratados como fatores repetidos devido a dependência espacial (Hargrave 2006). Os fatores independentes para a análise dos efeitos dos demais tratamentos compreenderam peixe ($n = 2$, presente e ausente) e nutrientes ($n = 2$, com e sem adição de nutrientes). Uma análise prévia foi realizada com e sem os blocos experimentais ($n = 4$) como outra variável categórica no modelo. Uma vez que os blocos experimentais não apresentaram efeito significativo, eles foram retirados do modelo. A retirada dos blocos experimentais como uma variável categórica se deve a dois fatores principais. Primeiro, a interpretação do efeito dos blocos experimentais se restringiria apenas em avaliar diferenças espaciais na dinâmica do perifíton entre mesocosmos e portanto não seria assumida qualquer interação desta variável com outras variáveis independentes do modelo. Segundo, a retirada desta variável tem pouco efeito para explicabilidade do modelo e aumenta o número do graus de liberdade para a estimativa do erro, portanto reduzindo seu valor final. Assim, ficam reduzidas as chances do erro do tipo II, principalmente após as correções quanto a circularidade do modelo.

Correções quanto a violação da premissa de circularidade (apenas para os termos “within-subjects” no modelo) foram feitas a partir do ajuste de Huyn-Feldt (Scheiner 1993) Para reduzir a heterogeneidade das variâncias, as variáveis foram transformadas utilizando o logaritmo na base 10. Para distinguir diferenças significativas entre os níveis dos tratamentos (teste post hoc) foram efetuadas análises

de contratos do modelo da ANOVA. Todos os testes realizados foram feitos utilizando o programa STATISTICA 7.0.

A razão C:N:P também foi utilizada para se determinar que nutrientes eram limitantes a comunidade perifítica. Um teste- t “one-tail” foi utilizado para se testar diferenças significativas entre os valores mensurados de razão estequiométrica com valores ‘ótimos’, indicativos de ausência de limitação, determinados para a comunidade perifítica (Kahlert 1998). Para esta análise os valores das razões C:N:P nas três semanas em que foram obtidos foram agrupados como réplicas. A limitação por nitrogênio seria evidenciada quando, C:N > 10 e N:P < 13, e fósforo quando, C:P > 180 e N:P > 22.

Também foi calculada a diferença padronizada entre as médias (D), como medida de intensidade de efeito (Gurevich & Hedges 1993), como uma outra medida para se avaliar os efeitos da adição de peixes e nutrientes no PSCL e Chla perifítica em diferentes condições ambientais. Uma vez que a variância geralmente aumenta com o aumento da média, é vantajoso contemplar a variação das réplicas no cálculo da intensidade do efeito. A diferença entre duas médias, portanto, é padronizada pelo desvio conjunto de ambos os tratamentos.

D é calculado de acordo com a equação abaixo:

$$D = \frac{\hat{\chi}_T - \hat{\chi}_C}{S} J$$

Onde X_c é a média do controle e X_t é a média do tratamento para cada fator manipulado. S é o desvio padrão agrupado e J corrige os desvios gerados pela diferença de tamanho amostral. O desvio padrão agrupado é calculado da seguinte maneira:

$$S = \sqrt{\frac{(n_T - 1)(SD_T)^2 + (n_C - 1)(SD_C)^2}{(n_T + n_C - 2)}}$$

Onde n é o número de réplicas e SD o desvio padrão dos tratamentos. J é calculado como:

$$J = 1 - \frac{3}{4(n_T + n_C - 2) - 1}$$

O tamanho do efeito da presença de peixes (D_{peixes}) foi calculada semanalmente para cada combinação dos tratamentos nutrientes e luz. O tamanho do efeito dos nutrientes ($D_{\text{nutrientes}}$) foi calculada para cada combinação dos tratamentos peixe e luz. O tamanho do efeito médio foi calculado a partir da média do tamanho do efeito de todas as semanas. Os valores médios de D foram comparados dentro de cada condição de recurso utilizando-se um teste-t simples.

4. Resultados:

4.1 Variáveis bióticas e abióticas da coluna d'água

A temperatura da água bem como a concentração de oxigênio dissolvido foram relativamente similares e constantes comparando-se a superfície e o fundo dos mesocosmos durante todo o experimento. Em média os valores de temperatura foram de 20,2° e 22,7° e os de concentração de oxigênio variaram de 7,2 a 8,5 mg/l no fundo e na superfície respectivamente. Kishi *et al.* (2005) observaram que a temperatura pode ser determinante para a força da cascata trófica em ecossistemas aquáticos, adicionalmente a disponibilidade de oxigênio pode restringir a distribuição dos organismos ao longo da coluna d'água. Apesar dos valores de oxigênio e temperatura entre a superfície e o fundo dos mesocosmos serem significativamente diferentes (teste t, $P < 0,05$), eles não significam grandes diferenças do ponto de vista biológico. Portanto, a luz seria a principal variável abiótica a covariar com a profundidade neste experimento e que poderia influenciar direta ou indiretamente a produtividade e o desenvolvimento da comunidade perifítica.

O tratamento com adição conjunta de peixes e nutrientes apresentou os maiores valores de concentração de $chl a$ pelágica e também os menores valores de

transparência da água (Tabela 1). Valores médios de chla durante o período de estudo foram 7,9, 11,1, 19,7 e 64,9 ug/l para os tratamentos controle, peixe, nutriente e peixe + nutriente respectivamente. Valores médios de transparência da água medida através da profundidade do disco de Secchi foram 1,0, 1,0, 0,95 e 0,74 m para os tratamentos controle, peixe, nutriente e nutriente + peixe respectivamente. Tanto a concentração de NT quanto de PT foram significativamente maiores nos tratamentos que receberam adição de nutrientes (Tabela 1). Valores médios para a concentração de NT variaram de 60 a 260 $\mu\text{mol/L}$ enquanto que as concentrações de PT variaram de 0.9 a 35 $\mu\text{mol/L}$ nos tratamentos sem e com adição de nutrientes respectivamente. Adicionalmente, a adição de nutrientes foi efetiva em tornar a razão N:P da coluna d'água próximo a razão de 5:1.

Tabela 1 – Comparações gerais das variáveis bióticas e abióticas da coluna d'água entre tratamentos ao longo de 7 semanas de experimento . Os resultados são a média (e DP) ao longo das semanas (segunda a sétima semana, $n = 24$). Resultados marcados com a mesma letra não são estatisticamente diferentes (RM-ANOVA, Análise de Contrastes como teste post hoc).

Fonte de Variação	Controle	Peixe	Nutriente	Peixe + Nut	<i>P</i>
Chla pelágica (mg/m^2)	7,9 ^a (1.2)	11,1 ^a (2.0)	19,7 ^a (7.5)	64,9 ^b (37.3)	0,002
Disco de Secchi (<i>m</i>)	1,0 ^a (0.3)	1,0 ^a (0.1)	0,96 ^a (0.1)	0,74 ^b (0.05)	0,040
Nitrogênio Total (NT) ($\mu\text{mol/L}$)	55,8 ^a (6.8)	59,0 ^a (15.8)	197,3 ^b (42.5)	203,5 ^b (40.71)	0,003
Fósforo Total (PT) ($\mu\text{mol/L}$)	0,8 ^a (0.2)	0,8 ^a (0.2)	34,6 ^b (3.9)	37,6 ^b (2.6)	0,001
NT:PT	71,9 ^a (12.7)	72,0 ^a (24.4)	5,7 ^b (1.3)	5,4 ^b (0.9)	0,002

4.2 Densidade de Macroinvertebrados Bentônicos

Uma interação significativa entre os tratamentos peixe e nutriente foi encontrada para a densidade de gastrópodes associados a parede dos mesocosmos (g.l. = 1, $F = 20,49$, $P < 0,0001$, Two-way ANOVA). Os maiores valores foram observados no tratamento com apenas adição de nutrientes, já o tratamento com

adição conjunta de peixes e nutrientes não diferiu significativamente dos demais tratamentos ($P > 0,05$, Tukey – Fig. 4, 5).

Tabela 2 – Resultado da ANOVA factorial Two-way para a densidade de gastrópodes. A tabela mostra os graus de liberdade (gl), a média dos quadrados (MS), os valores de F e P para todos os fatores principais e suas interações. Valores de P em negrito ressaltam efeitos significativos ($P < 0.05$).

Fonte de Variação	gl	MS	F	P
Nutriente (N)	1	41600	26,12	0,0002
Peixe (P)	1	15430	9,094	0,0489
P x N	1	37480	23,51	0,0032

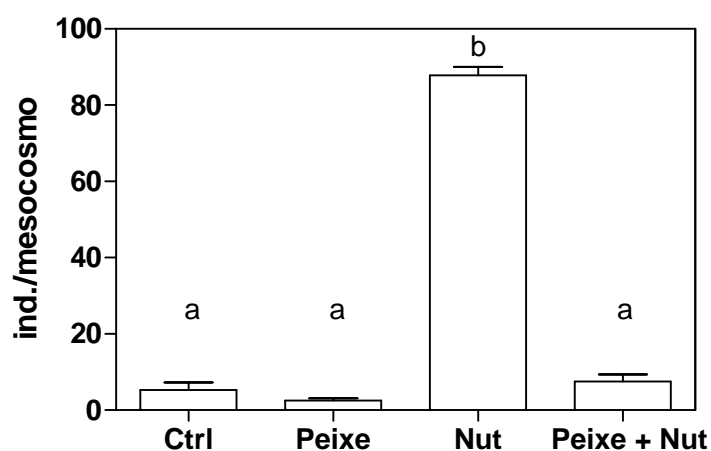


Fig. 4 - Densidade de indivíduos de *Biomphalaria tanagophyla* (GASTROPODA) associada à parede dos mesocosmos para os diferentes tratamentos realizados. Os tratamentos foram designados por diferentes nomenclaturas (Ctrl (sem adição de peixes ou nutrientes); Peixe (apenas adição de peixes); Nut (apenas adição de nutrientes [N and P]); Peixe + Nut (ambos peixe e nutrientes foram adicionados). Cada barra representa os valores médios +1EP. Letras diferentes sobre as barras indicam diferença significativa, $P < 0,05$, Tukey.

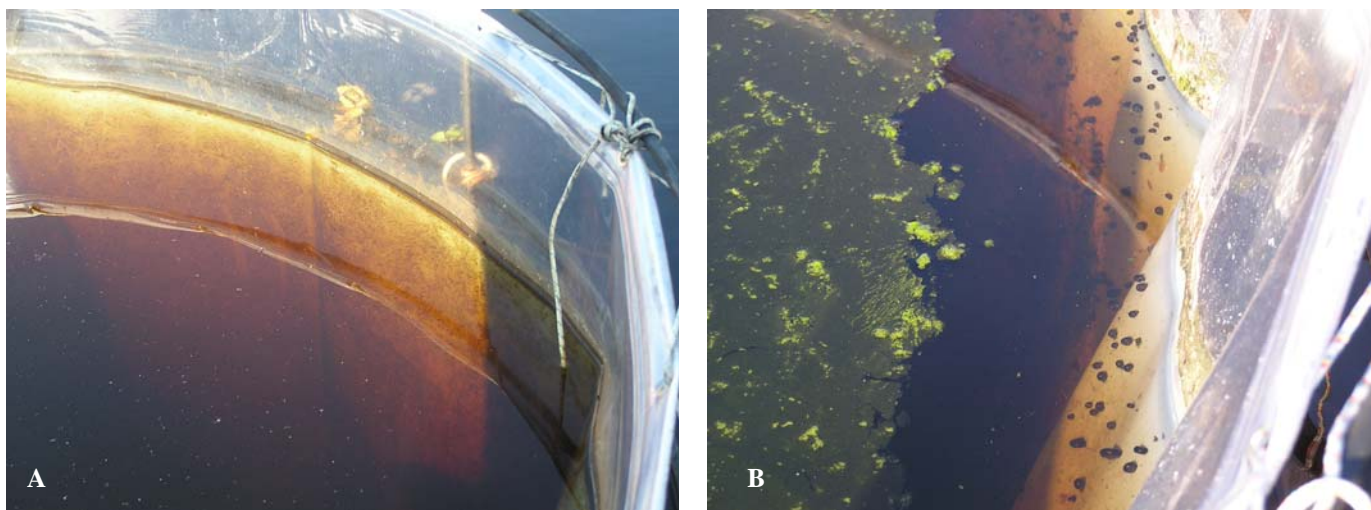


Fig. 5 – Fotos dos tratamentos com (A) e sem (B) a adição de peixes com 5 semanas de experimento. É possível notar a grande densidade de herbívoros (*Biomphalaria tanagophyla* - GASTROPODA) associados à parede dos mesocosmos no tratamento que não recebeu adição de peixes.

4.3 Biomassa Perifítica

Biomassa total – Tanto a adição de peixes como a adição de nutrientes tiveram efeito significativo na biomassa total perifítica (Tabela 3 e Fig. 6). A interação entre os tratamentos peixe e nutrientes foi significativa e também apresentou interação com o tempo (Tabela 3). Este resultado pode ser explicado pelo alto valor de biomassa observado na quarta semana de experimento no tratamento Peixe + Nut (Fig. 6, $g. = 1$, $F = 5,8022$, $P = 0,00329$, Análise de Contraste). Apesar do ligeiro aumento ao longo das semanas, a biomassa perifítica foi significativamente menor em baixa disponibilidade de luz (Tabela 3 e Fig. 6), atingindo valor máximo de $3,7 \text{ g/m}^2$ (PSLC) no tratamento com adição apenas de nutrientes ao final do experimento (Fig. 5). É importante ressaltar que o fator luz apresentou interação significativa com o fator nutriente (Tabela 3). De forma geral, a adição de nutrientes não teve o efeito positivo na biomassa total perifítica observado na superfície; apenas na última semana pode-se observar um efeito significativo (Fig. 6, $P = 0,0372$, $g.l. = 1$, $F = 5,4836$, Análise de Contraste), ainda que de baixa magnitude.

Tabela 3 – Resultado da ANOVA fatorial com medidas repetidas para a biomassa total (PSLC) perifítica. A tabela mostra os graus de liberdade (g), a media dos quadrados

(MS), os valores de *F* e *P* para todos os fatores principais e suas interações. Os valores de *gl*, *MS*, *F* e *P* para as comparações com “Within-Subjects” foram corrigidos pelo ajuste de Huynh-Feldt. Valores de *P* em negrito ressaltam efeitos significativos ($P < 0.05$).

Fonte de Variação	<i>gl</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Nutriente (N)	1	0,301	27,306	0,0002
Peixe (P)	1	0,064	5,848	0,0324
P x N	1	1	0,00062	0,0489
Luz (L)	1	0,825	79,646	0,0000
L x N	1	0,103	10,021	0,0081
L x P	1	0,008	0,813	0,3851
L x N x P	1	0,003	0,352	0,5640
Tempo (T)	5	1,222	272,622	<0,0001
T x N	5	0,015	3,409	0,0089
T x P	5	0,018	4,062	0,0030
T x N x P	5	0,018	4,125	0,0027
L x T	5	0,021	6,459	<0,0001
L x T x N	5	0,012	3,703	0,0054
L x T x P	5	0,001	0,469	0,7979
L x T x N x P	5	0,002	0,890	0,4934

4. 4 Biomassa Autotrófica Perifítica

Luz e nutrientes tiveram efeitos significativos na biomassa autotrófica perifítica (Tabela 4 e Fig. 6). Os valores de chl_a perifítica foram significativamente superiores nos tratamentos que receberam adição de nutrientes e em condições de alta disponibilidade de luz. Os valores de Chl_a perifítica variaram de 0,65 a 80,0 mg/m² em alta disponibilidade de luz, já em condições de baixa disponibilidade de luz os valores variaram apenas de 0,06 a 3,0 mg/m². A ausência de efeito da adição de nutrientes em condições da baixa disponibilidade de luz evidencia novamente o papel da luz em limitar o efeito da adição de nutrientes. Apesar da forte tendência a interação entre Peixe e Luz, não foi significativa (Tabela 4, $P = 0,08$), mas é fácil perceber que a presença de peixes teve um efeito negativo na biomassa autotrófica perifítica (Fig. 6) em condições de alta disponibilidade de luz. Este padrão é reforçado pela interação significativa entre luz, tempo e peixes (Tabela 4, $P = 0,0135$). Na 6ª semana de experimento a biomassa autotrófica perifítica no tratamento Nutriente + Peixe é

significativamente menor que no tratamento com apenas adição de nutrientes ($g.l. = 1$, $F = 4,340$, $P < 0,0492$, Análise de Contraste). Mesmo no tratamento onde não foi adicionado nutrientes é possível observar uma tendência, apesar de não significativa ($g.l. = 1$, $F = 3,1888$, $P < 0,0994$), de efeito negativo do peixe na biomassa autotrófica periférica na última semana.

Tabela 4 – Resultado da ANOVA factorial com medidas repetidas para a biomassa autotrófica (Chla) periférica. A tabela mostra os graus de liberdade (gl), a média dos quadrados (MS), os valores de F e P para todos os fatores principais e suas interações. Os valores de gl , MS , F e P para as comparações com “Within-Subjects” foram corrigidos pelo ajuste de Huynh-Feldt. Valores de P em negrito ressaltam efeitos significativos ($P < 0.05$).

Fonte de Variação	gl	MS	F	P
Nutriente (N)	1	15,35	49,61	0,0001
Peixe (P)	1	0,05	0,16	0,6879
P x N	1	0,00	0,02	0,8745
Luz (L)	1	51,01	529,99	<0,0001
L x N	1	2,95	30,70	0,0001
L x P	1	0,34	3,53	0,0844
L x N x P	1	0,01	0,06	0,8065
Tempo (T)	5	4,99	126,19	<0,0001
T x N	5	0,32	8,31	<0,0001
T x P	5	0,03	0,94	0,4578
T x N x P	5	0,03	0,80	0,5524
L x T	5	0,02	1,08	0,3762
L x T x N	5	0,07	3,53	0,0072
L x T x P	5	0,06	3,15	0,0135
L x T x N x P	5	0,03	1,52	0,1955

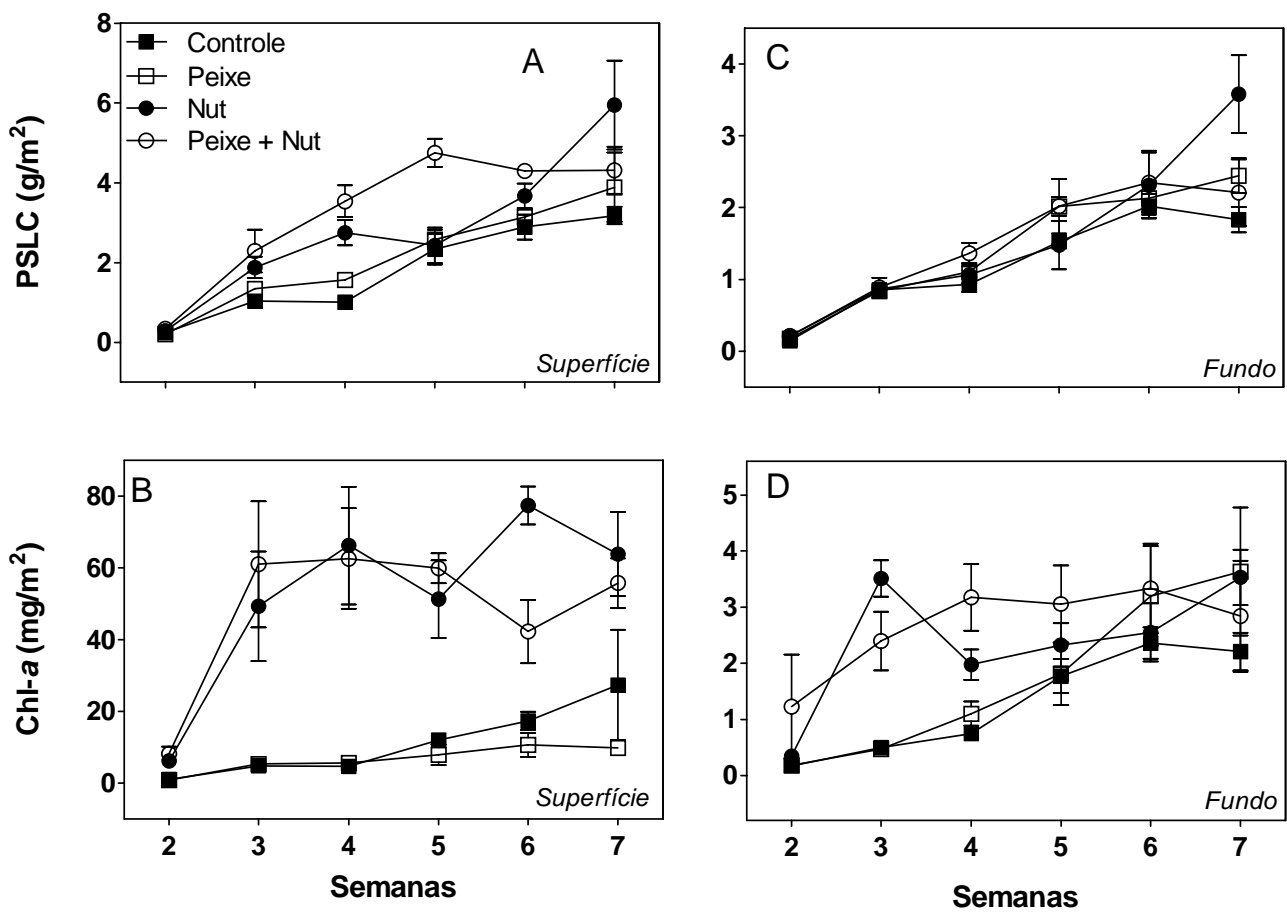


Fig. 6 – Biomassa total perifítica (PSLC) (topo – A e C) e biomassa autotrófica (base – B e D) ao longo do tempo e diferentes condições de disponibilidade luminosa (superfície (alta) – A e B; fundo (baixa) – C e D) . Os tratamentos foram designados por diferentes nomeclaturas (Controle (sem adição de peixes ou nutrientes); Peixe (apenas adição de peixes); Nut (apenas adição de nutrientes [N and P]); Peixe + Nut (ambos peixe e nutrientes foram adicionados). Os círculos indicam tratamentos que receberam adição de nutrientes e os símbolos vazios indicam presença de peixe. Os resultados são as médias \pm EP.

4.5 Intensidade do Efeito

A adição de peixes teve um forte efeito na biomassa perifítica, mas a magnitude e direção destes efeitos foram dependentes da disponibilidade de recursos. Para a biomassa total perifítica, os valores de D_{peixe} foram maiores em condições de alta disponibilidade tanto de luz quanto de nutrientes (Fig. 7 A). Entretanto os valores

de D_{peixe} foram negativos para a biomassa autotrófica perifítica em condições de alta luminosidade, evidenciando a efeito negativo dos peixes na biomassa autotrófica perifítica (Fig. 7 A). Já o efeito dos nutrientes foi positivo tanto para biomassa total quanto para a biomassa autotrófica (Fig. 7 B e 8 B). Maiores valores de $D_{\text{nutrientes}}$ foram observados em condições de alta luminosidade e a diferença entre superfície e fundo foram maiores nos tratamentos que receberam adição de peixes (Fig. 7 e 8). Em geral os valores de $D_{\text{nutrientes}}$ foram maiores que os observados para D_{peixes} , o que indica uma importância relativa maior do mecanismo ascendente na biomassa perifítica.

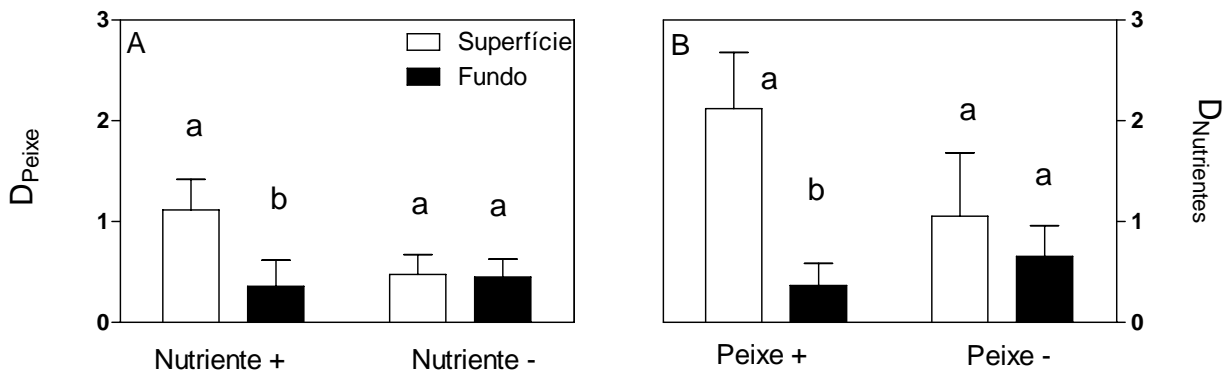


Fig. 7 – Resposta da biomassa total (PSLC) da comunidade perifítica aos efeitos da adição de peixes (D_{peixe} - A) e nutrientes ($D_{\text{nutrientes}}$ - B). *Nutriente +* e *Nutriente -* representam os tratamentos com e sem adição de nutrientes respectivamente. *Peixe +* e *Peixe -* representam os tratamentos com e sem adição de peixes respectivamente. A intensidade dos efeitos foram calculadas a partir da diferença padronizada entre as médias (D). As barras representam a média da intensidade do efeito +1EP ao longo de seis semanas. Letras diferentes sobre cada barra representam diferenças estatísticas significativas ($P < 0,05$, Teste-t)

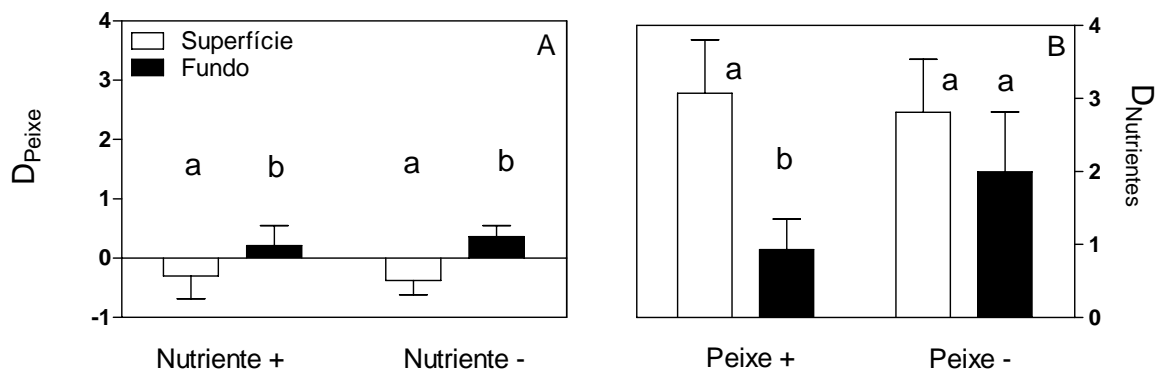


Fig. 8 - Resposta da biomassa autotrófica (Chla) da comunidade perifítica aos efeitos da adição de peixes (D_{peixe} - A) e nutrientes ($D_{Nutrientes}$ - B). *Nutriente +* e *Nutriente -* representam os tratamentos com e sem adição de nutrientes respectivamente. *Peixe +* e *Peixe -* representam os tratamentos com e sem adição de peixes respectivamente. A intensidade dos efeitos foram calculadas a partir da diferença padronizada entre as médias (D). As barras representam a média da intensidade do efeito +1EP ao longo de seis semanas. Letras diferentes sobre cada barra representam diferenças estatísticas significativas ($P < 0,05$, Teste-t)

4.6 Estequiometria Perifítica

Ambos nutrientes e luz afetaram significativamente as razões estequiométricas perifíticas (Tabela 5, Fig. 9). A Razão C:P diminuiu drasticamente nos tratamentos que receberam adição de nutrientes. Apesar da razão C:N também ter diminuído significativamente na presença de nutrientes, a intensidade do efeito foi menor quando comparado com a razão C:P. Desta forma, é possível dizer que a adição de nutrientes foi efetiva em reduzir a deficiência de nutrientes da comunidade perifítica (Fig. 9). O efeito da adição de peixes se mostrou significativo na estequiometria da comunidade perifítica, resultando na diminuição tanto da razão C:P quanto da razão N:P da comunidade especialmente em condições de baixa luminosidade. A luz também apresentou efeito significativo na estequiometria (Tabela 5). As razões C:N e C:P se mostraram maiores em condições de baixa disponibilidade luminosa enquanto que a razão N:P foi ligeiramente menor nesta condição (Fig. 9).

Tabela 5 – Resultado da ANOVA fatorial com medidas repetidas para a proporção C autotrófico/C total e estequiometria C:N:P da comunidade perifítica. A tabela mostra os graus de liberdade (*gl*), a média dos quadrados (*MS*), os valores de *F* e *P* para todos os fatores principais e suas interações. Os valores de *gl*, *MS*, *F* e *P* para as comparações com “Within-Subjects” foram corrigidos pelo ajuste de Huynh-Feldt. Valores de *P* em negrito ressaltam efeitos significativos ($P < 0.05$).

Fonte de Variação	C autotrófico/C total		C:N		C:P		N:P	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Peixe (P)	0,450	0,5148	0,011	0,9162	0,001	0,9612	0,836	0,3784
Nutriente (N)	35,143	0,0000	8,281	0,0138	494,47	<0,0001	751,58	0,0000
P x N	0,073	0,7906	2,842	0,1176	5,12	0,0429	0,849	0,3749
Luz (L)	77,731	0,0000	47,499	0,0000	10,42	0,0072	13,010	0,0036
L x P	0,478	0,5023	2,521	0,1383	1,05	0,3246	0,042	0,8416
L x N	33,948	0,0000	0,361	0,5588	1,15	0,3036	0,002	0,9654
L x P x N	0,203	0,6597	3,100	0,1036	3,47	0,0870	0,705	0,4175
Tempo (T)	4,087	0,0296	42,585	0,0000	1,96	0,1634	37,062	0,0000
T x P	1,494	0,2446	0,208	0,8135	6,28	0,0064	5,861	0,0084
T x N	1,195	0,3200	0,206	0,8148	2,17	0,1356	1,451	0,2542
T x P x N	0,880	0,4273	1,370	0,2730	6,07	0,0073	5,181	0,0134
L x T	3,038	0,0666	4,490	0,0220	4,28	0,0257	1,673	0,2089
L x T x P	3,802	0,0489	0,126	0,8814	0,35	0,7083	0,249	0,7812
L x T x N	0,731	0,4914	3,478	0,0471	1,96	0,1626	1,878	0,1747
L x T x P x N	1,348	0,2786	0,177	0,8384	1,84	0,1809	0,941	0,4041

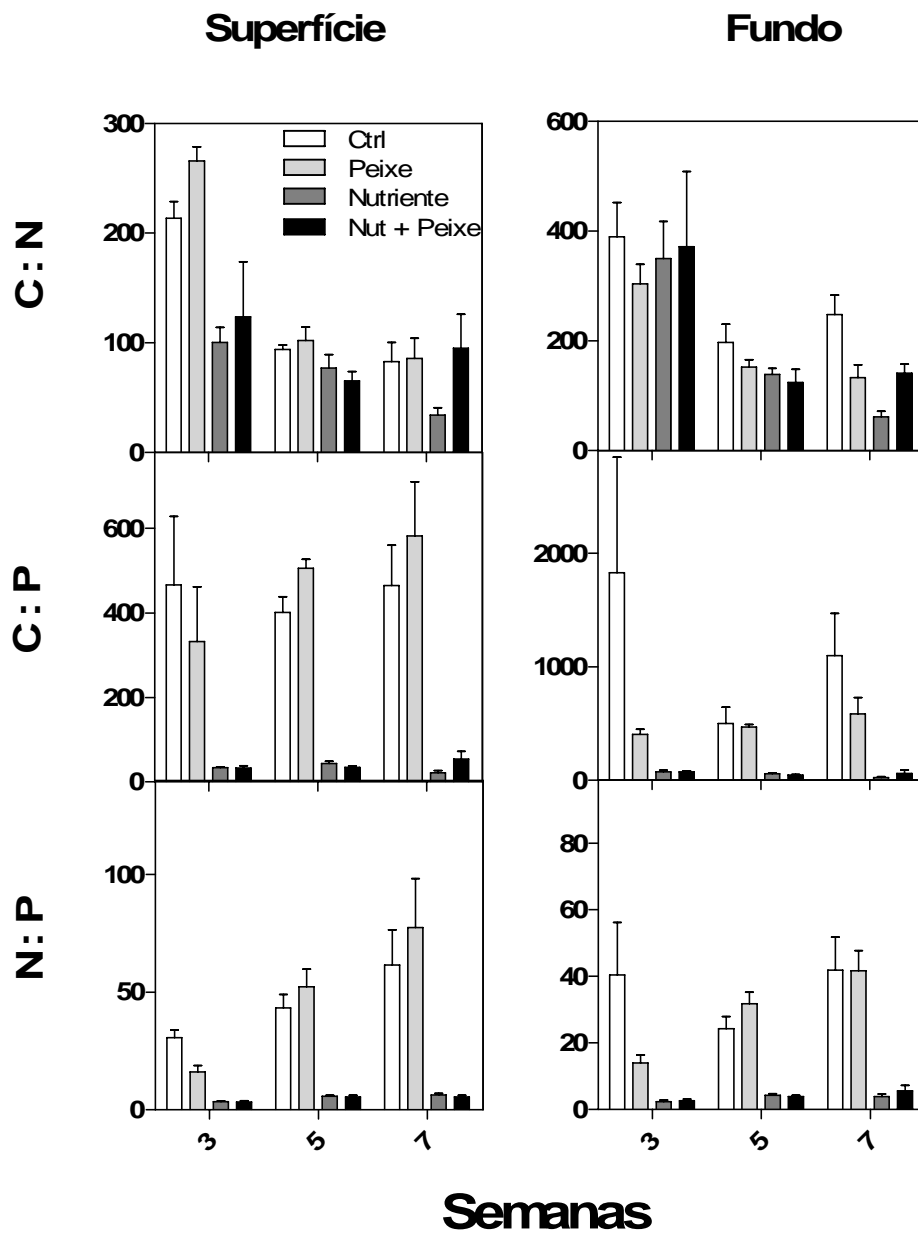


Fig. 9 – Resposta das razões estequiométricas em termos de C:N:P na biomassa perifítica em diferentes condições de luminosidade (superfície [alta]; fundo [baixa]) e em diferentes tratamentos. Os tratamentos foram designados por diferentes nomeclaturas (Controle - sem adição de peixes ou nutrientes); Peixe (apenas adição de peixes); Nut (apenas adição de nutrientes [N and P]); Peixe + Nut (ambos peixe e nutrientes foram adicionados). Cada barra representa os valores médios ao longo de três semanas ($n = 12$) +1EP.

4.7 Nutrientes Limitantes

A comparação do conteúdo de nutrientes da comunidade perifítica com índices de limitação desenvolvidos para o perifíton (Kahlert 1998) indicou que o fósforo parece ser o principal nutriente limitante para a comunidade perifítica na Lagoa Cabiúnas (Fig. 10). Altos valores de razão C:P (>180) associados a altos valores de razão C:N (>22) foram encontrados nos tratamentos que não receberam adição de nutrientes, indicando a limitação por fósforo. Os tratamentos que receberam adição de nutrientes mostraram uma tendência à limitação por nitrogênio, embora não significativa (Tabela 6). Embora observados efeitos significativos nas razões estequiométricas (ver tópico acima), não foram observados efeitos significativos da adição de peixes nos “status” nutricional da comunidade.

Tabela 6 – Resultados do teste-t “one-tail” para os valores de razão C:N:P nos diferentes tratamentos comparados com diferentes valores de referência para cada razão, nas duas condições de disponibilidade de luz. Os valores de referência foram C:N =10; C:P = 180; N:P = 22 e 13 (Kahlert 1998). Os valores de *P* e os *t-value* correspondentes a razão N:P = 13 estão assinalados com um asterisco*. Valores de *P* em negrito indicam diferenças significativas ($P < 0,05$).

Tratamentos	C:N		C:P		N:P			
	<i>t-value</i>	<i>P</i>	<i>t-value</i>	<i>P</i>	<i>t-value</i>		<i>P</i>	
<i>Superfície</i>								
Controle	1,053	0,314	2,503	0,031	1,68	0,87*	0,046	0,18*
Peixe	1,606	0,136	2,864	0,016	1,80	1,01*	0,041	0,16*
Nutrente	-3,889	0,002	-96,3	<0,001	-2,25	-1,46*	0,234	0,32*
NUT + Peixe	0,181	0,859	-49,83	<0,001	-2,38	-1,81*	0,194	0,27*
<i>Fundo</i>								
Controle	4,9198	0,001	2,799	0,0188	2,44	4,02*	0,034	0,002*
Peixe	3,2344	0,007	2,327	0,0400	2,21	3,91*	0,048	0,002*
Nutrente	1,7289	0,111	-38,58	<0,001	-42,1	-24,20*	<0,01	<0,01*
NUT + Peixe	1,85514	0,093	-30,47	<0,001	-27,8	-15,70	<0,01	<0,01*

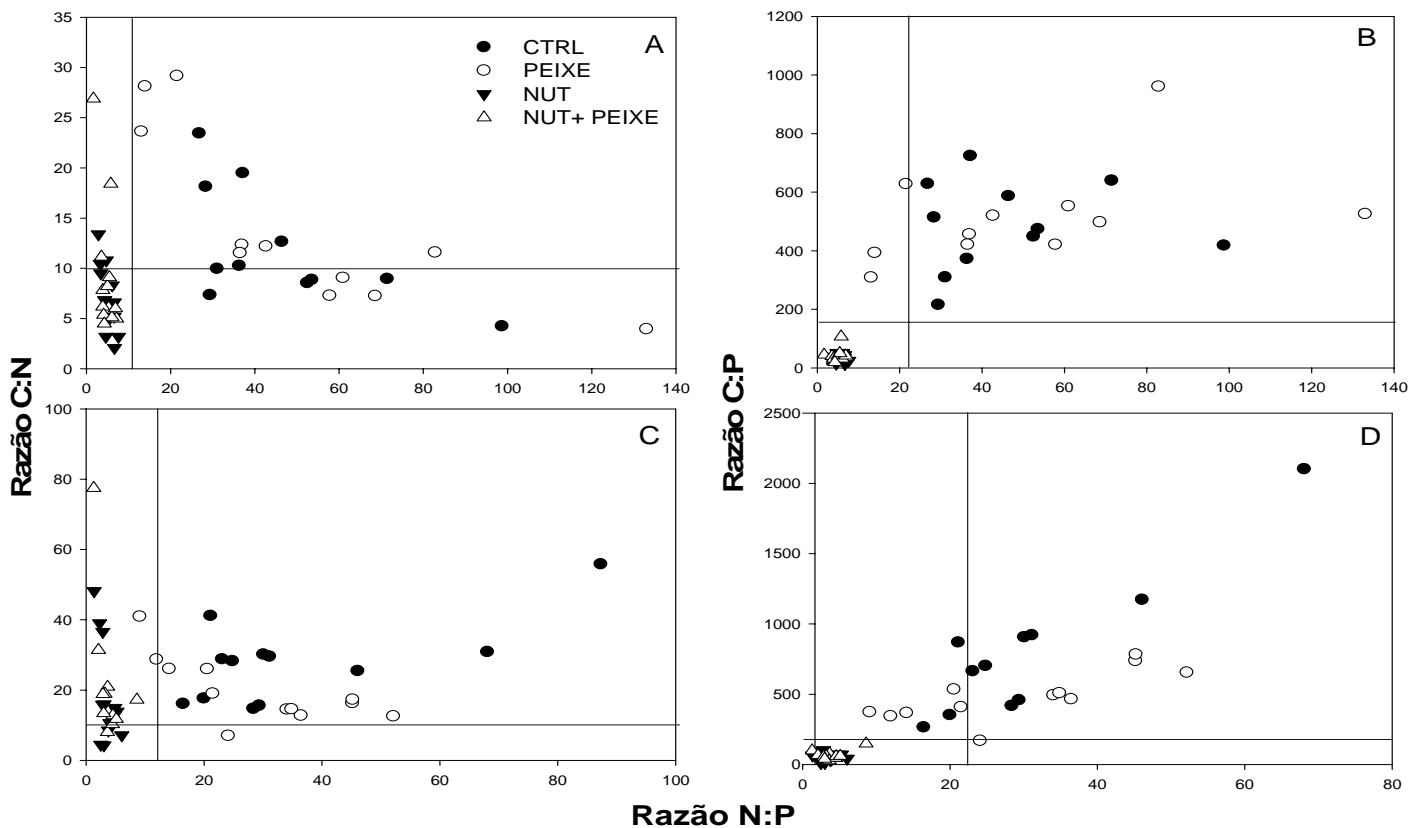


Fig. 10 – Razão estequiométrica em termos de C:N:P da comunidade perifítica. (A) Razão C:N e N:P da comunidade com alta disponibilidade de luz, (B) Razão C:N e N:P da comunidade com baixa disponibilidade de luz, (C) Razão C:P e N:P da comunidade com alta disponibilidade de luz, and (D) Razão C:P e N:P da comunidade com baixa disponibilidade de luz. Símbolos triangulares indicam os tratamentos que recebem adição de nutrientes. Símbolos não preenchidos indicam presença de peixe. As linhas representam o limite da razão ótima para o perífiton obtido de Khalert (1998). Altos valores de C:N associados a baixos valores de N:P indicam limitação por nitrogênio (quadrante superior esquerdo), Já altos valores de C:P associados a altos valores de N:P indicam limitação por fósforo (quadrante superior direito).

4.8 Proporção C autotrófico/C total do perífiton

Ambos nutrientes e luz afetaram significativamente a contribuição relativa de carbono autotrófico na comunidade perifítica (Tabela 5, Fig. 11). A proporção máxima de carbono autotrófico observado em condições de baixa disponibilidade de luz foi de

5%, enquanto que na superfície a proporção de carbono autotrófico variou de 11% a 60% do pool total de carbono da comunidade. Entretanto, no que tange à direção dos efeitos, a luz interagiu de forma divergente com a adição de nutrientes e com a adição de peixes. Enquanto que a adição de nutrientes teve efeito positivo na contribuição autotrófica do perifíton, a adição de peixes teve efeito negativo, especialmente em condições de alta disponibilidade luminosa. Estes resultados reforçam a grande influência da luz na biomassa de produtores primários e sua interação com outras variáveis bióticas e abióticas.

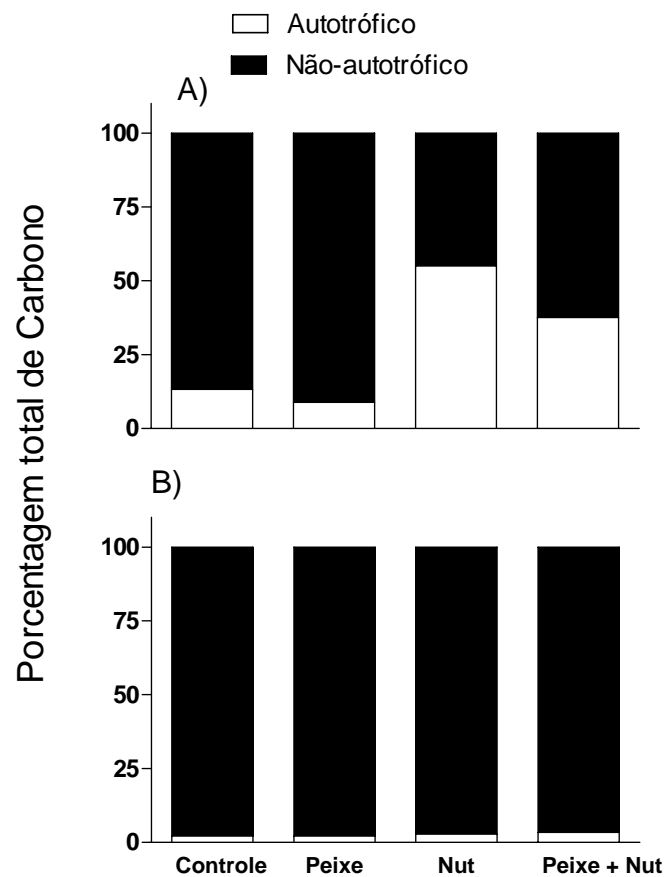


Fig. 11 – Porcentagem de carbono autotrófico e não-autotrófico para o pool total de carbono da comunidade perifítica em alta disponibilidade luminosa (A) e baixa disponibilidade luminosa (B). Os tratamentos foram designados por diferentes nomenclaturas (Controle (sem adição de peixes ou nutrientes); Peixe (apenas adição de peixes); Nut (apenas adição de nutrientes [N and P]); Peixe + Nut (ambos peixe e nutrientes foram adicionados)). Cada barra representa os valores médios ao longo de três semanas ($n = 12$).

5. Discussão

5.1 Procedimento Experimental

Experimentos que buscaram avaliar os efeitos de consumidores e nutrientes em comunidades bentônicas, em geral se focaram em analisar o efeito líquido final das manipulações experimentais nas variáveis resposta, isto é, fazendo apenas uma única amostragem depois um determinado período de tempo, interpretando os resultados como resultados integradores da dinâmica da comunidade ao longo do experimento (Power 1990; Rosemond *et al.* 1993; Hillebrand & Kahlert 2001). Este tipo de abordagem apesar de muito comum carece em fornecer informações da dinâmica da comunidade que está sendo avaliada em termos de curta-duração e é imprecisa quanto aos reais efeitos das variáveis categóricas manipuladas nas variáveis dependentes.

Os resultados obtidos no presente estudo apontam que o efeito da maioria das variáveis categóricas, seja na biomassa ou estequiometria do perifíton, foi dependente do tempo de experimento (Tabela 3, 4, 5). Em geral, foi observado também que a expressão dos efeitos tanto da disponibilidade de nutrientes como da presença do peixe onívoro não é linear ao longo do tempo e é mais evidente passadas algumas semanas após o início do experimento, provavelmente devido ao tempo de resposta da comunidade perifítica aos fatores manipulados. A resposta da comunidade perifítica não é imediata após a adição de nutrientes, uma vez que envolve mecanismos de assimilação e posterior resposta em nível celular para o crescimento (Hillebrand 2002). Adicionalmente, é necessário um tempo até que a população de herbívoros atinja altas densidades. Em geral as comunidades utilizadas neste tipo de abordagem experimental apresentam populações que respondem aos fatores manipulados em diferentes escalas temporais, e portanto é de se esperar uma dinâmica transiente (Hastings 2004), que por sua vez pode ser determinante para a dinâmica final da comunidade (White *et al.* 1996). Desta forma, levar em consideração o tempo neste

tipo de experimento é de extrema relevância e permite avaliar o tempo de respostas das comunidades envolvidas aos fatores que foram manipulados e assim obter maior acurácia na interpretação do efeito da adição de recursos e de predadores na estrutura e dinâmica da cadeia trófica.

A manipulação tanto da concentração de nutrientes quanto da adição de peixes foi efetiva. De forma geral a concentração de nutrientes nos tratamentos que receberam adição conjunta de N e P foi significativamente maior que nos demais tratamentos e na razão estequiométrica estipulada (Tabela1). A mortalidade dos peixes adicionados aos mesocosmos foi relativamente baixo (< 10%) e a densidade inicial de peixes foi mantida até o fim do experimento. Adicionalmente, a análise dos blocos experimentais mostrou que não houve qualquer influência da distribuição espacial dos mesocosmos nas variáveis mensuradas. Assim, é possível dizer que este estudo fornece estimativas confiáveis tanto do efeito de predadores como da manipulação de recursos na comunidade perifítica.

5.2 O impacto dos recursos na biomassa e estequiometria perifítica

Similar a outros estudos que verificaram o efeito da disponibilidade de recursos, ou o mecanismos ascendente nas cadeias tróficas, na biomassa de comunidades perifíticas (Power 1992; Rosemond 1993; Rosemond *et al.* 1993; Hillebrand & Kahlert 2001; Hillebrand 2005) o presente estudo mostrou que tanto a disponibilidade de nutrientes quanto a disponibilidade de luz exercem efeito positivo tanto na biomassa total quanto na biomassa autotrófica da comunidade. Adicionalmente, foi possível observar que o fósforo é o principal nutriente limitante para a comunidade perifítica e que a disponibilidade de luz pode restringir a propagação dos efeitos da adição de recursos.

O fósforo é considerado um elemento chave, sendo responsável por limitar grande parte dos processos biogeoquímicos em regiões costeiras (Sundareshwar *et*

al. 2003), e é considerado como o principal nutriente limitante ao desenvolvimento da comunidade perifítica em regiões alagáveis (McCormick *et al.* 2001). Embora outros trabalhos tenham mostrado que tanto a disponibilidade de P quanto de N possam co-limitar a biomassa da comunidade perifítica em alguns ecossistemas (McDougal *et al.* 1997; Havens *et al.* 1999), Kahlert (1998) aponta que sob condições não-ótimas de disponibilidade de nutrientes (em condições onde estes nutrientes são limitantes) o conteúdo nutricional da comunidade perifítica deve ser diferente daquela observada em condições ótimas. No presente estudo é possível observar que a estequiometria da comunidade perifítica está bastante desviada daquela esperada para condições ideais de disponibilidade de nutrientes. Padrão este observado nos tratamentos que não receberam adição de nutrientes, especialmente com relação ao conteúdo de fósforo da biomassa (Fig. 9, Tabela 5). Os resultados sugerem portanto, que a comunidade perifítica da lagoa Cabiúnas está sendo limitada pela disponibilidade de fósforo, corroborando o que foi observado em estudos prévios a respeito do principal nutriente limitante da comunidade microbiana pelágica da lagoa Cabiúnas (Farjalla 2002) e de comunidades perifíticas em ecossistemas lênticos (McCormick *et al.* 2001).

Alguns estudos experimentais observaram um aumento da biomassa perifítica com o aumento a disponibilidade de luz (Hill 1996), padrão este mediado principalmente pelo aumento da taxa fotossintética e conseqüente fixação de carbono na comunidade. Foi possível observar neste experimento que o aumento da disponibilidade de luz também teve um efeito positivo na biomassa perifítica, além de influenciar positivamente a contribuição de carbono autotrófico para o *pool* de carbono total da comunidade (Fig. 11 – Tabela 5). Este resultado reforça a importância da luz como um fator limitante do desenvolvimento da comunidade perifítica mesmo em lagos rasos, além de sugerir que a luz pode ser um importante fator mediador da proporção auto-heterotrófica de biofilmes perifíticos. Embora tanto o efeito da adição de nutrientes como da disponibilidade de luz tenham se manifestado de forma individual, uma forte interação entre estes dois componentes foi observada ao longo do experimento. Em condições de baixa de disponibilidade de luz a adição de nutrientes

teve pouco efeito na biomassa perifítica, padrão este observado tanto para a biomassa total quanto para a biomassa autotrófica da comunidade. Alguns trabalhos ressaltaram o papel, negligenciado na maioria das vezes, da limitação por luz propiciada pelo sombreamento da copa de vegetações ripárias ou mesmo de macro-algas, restringindo a propagação do efeito dos nutrientes na biomassa autotrófica bentônica (Eriksson *et al.* 2006a). No presente estudo, a atenuação da radiação luminosa ao longo da coluna d'água, foi suficiente para limitar o crescimento perifítico mesmo nos tratamentos que receberam adição de nutrientes. No entanto, o componente não-autotrófico da comunidade perifítica, que teoricamente não é afetado diretamente pela disponibilidade de luz, também não foi influenciado pela adição de nutrientes em condições de baixa disponibilidade luminosa. Biofilmes perifíticos dominados principalmente por organismos heterotróficos em geral são limitados pela qualidade da matéria orgânica (Koetsier *et al.* 1997; Leff 2000; Ardon & Pringle 2007). Desta forma, a limitação por luz da biomassa autotrófica poderia indiretamente afetar a biomassa heterotrófica. Por outro lado, é possível que parte do pool de carbono da comunidade perifítica, que foi atribuído como não-autotrófico, seja composto por “detrito” (células mortas) de origem autotrófica e assim a limitação por luz influenciaria diretamente a quantidade de detrito formado.

Também foi observado um efeito significativo da luz na estequiometria da comunidade perifítica (Fig. 9, Tabela 5). Entretanto, o efeito da luz na proporção relativa de C para N e P na biomassa perifítica divergiu daquela esperada pela *light-nutrient hypothesis* (Sterner *et al.* 1997). Esta hipótese sugere que, para condições de mesma disponibilidade de nutrientes, a razão C:nutrientes será maior onde houver maior disponibilidade de luz, principalmente devido ao aumento nas taxas de fixação de carbono. Entretanto, foi observado neste experimento que as razões molares C:nutrientes foram significativamente maiores em condições de baixa disponibilidade de luz (Fig. 6, Tabela 5). Este resultado pode ser atribuído às diferenças na contribuição de biomassa autotrófica para a biomassa total perifítica entre as duas condições distintas de luminosidade. A grande contribuição de matéria orgânica não-

autotrófica para a biomassa total perifítica observada em condições de baixa luminosidade (Fig. 11) foi responsável por determinar a razão estequiométrica da comunidade e portanto “tamponar” qualquer alteração na estequiometria do componente autotrófico (Frost *et al.* 2005). As diferenças na contribuição do componente autotrófico para a biomassa perifítica também pode ser responsável por explicar as menores razões N:P em condições de baixa luminosidade. A contribuição de matéria orgânica não-autotrófica foi predominante nesta condição e a razão molar N:P típica para bactérias, possivelmente abundante nesta fração do pool de carbono, é em torno de 10:1 enquanto que a razão molar típica para algas bentônicas é de 18:1 (Kahlet 1998).

De forma geral, foi possível observar que tanto a luz quanto a disponibilidade de nutrientes afetaram significativamente a biomassa e estequiometria de comunidades perifíticas além de atuarem de forma interativa. Esta característica é particularmente importante para ambientes aquáticos costeiros uma vez que a influência das atividades humanas neste tipo de ecossistema vem crescendo nas últimas décadas (Esteves *et al.* 2008). Bacias de drenagem sujeitas à utilização da terra por atividades agrícolas são significativamente afetadas com o aumento da concentração de nutrientes ou alteração na estequiometria destes (Vanni *et al.* 2005). Da mesma forma, a disponibilidade de luz nestes ecossistemas pode ser afetada por eventos de erosão ao longo da bacia de drenagem além de ser influenciada pela entrada de carbono alóctone dissolvido em períodos chuvosos (Farjalla 2002).

5.3 O efeito do peixe onívoro na biomassa perifítica

A adição de peixes teve efeito positivo na biomassa total perifítica embora tenha exercido efeito negativo na biomassa autotrófica da comunidade. É conhecido que os efeitos mediados por peixes onívoros na biomassa de níveis tróficos basais, neste caso o perifíton, possa se dar por três mecanismos distintos, não mutuamente excludentes. Peixes onívoros podem exercer efeitos na biomassa perifítica através da

reciclagem de nutrientes e também por meio da diminuição das taxas de mortalidade induzidas por herbivoria (Vanni & Layne 1997, Geddes & Trexler 2003). Por outro lado, peixes onívoros também podem afetar a biomassa perifítica negativamente, através do consumo direto da biomassa (De Mazancourt *et al.* 1998).

A adição de peixes teve efeito significativo na estequiometria perifítica (Tabela 4). De forma geral a presença do peixe causou um aumento na proporção de P na biomassa perifítica. Peixes podem exercer um importante papel na ciclagem de nutrientes em ambientes oligotróficos translocando e reciclando nutrientes dentro da teia trófica (Vanni & Findlay 1990; Carpenter *et al.* 1992; Vanni *et al.* 1997; Schaus & Vanni 2000). No entanto o papel de peixes onívoros na ciclagem dos nutrientes nas cadeias tróficas ainda é pouco apreciado (Geddes & Trexler 2003). De Mazancourt *et al.* (1998) apontam que onívoros se configuram como um caso bastante interessante na teoria de cadeias tróficas uma vez que a reciclagem de nutrientes para níveis tróficos basais pode ser tão importante que compensaria seu consumo direto sobre este nível trófico. No entanto, a reciclagem de nutrientes mediada por peixes talvez tenha exercido pouca influência para o efeito positivo de peixes observado na biomassa perifítica deste estudo. O efeito da reciclagem de nutrientes neste experimento se mostrou inconsistente ao longo do tempo e foi de baixa magnitude, uma vez que não foi suficiente para alterar o status nutricional da comunidade (Fig. 7, Tabela 6). Geddes & Trexler (2003) ressaltam que o efeito de peixes onívoros em subsidiar produtores primários com nutrientes é transiente e vai depender da habilidade destes organismos em reciclar os nutrientes mais eficientemente que herbívoros estritos, que por sua vez são predados por estes peixes. Em contrapartida, a adição de peixes teve efeito significativo em reduzir a densidade de herbívoros associados a comunidade perifítica (Fig. 3), e portanto é provável que a maior parte do efeito positivo observado na biomassa perifítica com a adição de peixes seja função da ocorrência de cascata trófica. Trabalhos anteriores já apontavam o efeito positivo na biomassa perifítica mediada pela remoção de gastrópodes, experimentalmente ou através da predação por peixes (Rosemond *et al.* 1993; Lodge *et al.* 1994; McCollum

et al. 1998). Neste trabalho, o tratamento com apenas adição de nutrientes apresentou altas densidades de *B. tanagophyla*, principal herbívoro observado no experimento, já o tratamento com adição conjunta de peixes e nutrientes apresentou densidades de herbívoros significativamente menores (Fig. 3, Tabela 2; Fig. 11). O presente estudo corrobora a premissa de que predadores de topo podem exercer importantes efeitos indiretos em níveis tróficos basais, podendo reverberar-se positivamente na biomassa de comunidades perifíticas.

No entanto, a expressão do efeito da adição de peixes na biomassa autotrófica perifítica foi diferente daquela observada para a biomassa total, o que pode ser explicado por dois mecanismos distintos. A onivoria baseada na exploração de múltiplos recursos dentro do ecossistema foi apontada como um importante fator que afeta a expressão do controle descendente (Schindler 1996). Neste estudo a presença de indivíduos de *H. bifasciatus* também teve efeito positivo na biomassa fitoplanctônica, efeito este ocasionado pela redução da densidade de zooplâncton e conseqüente liberação do fitoplâncton da pressão de herbivoria (Luciana Carneiro, comunicação pessoal). De acordo com Vadeboncoeur *et al.* (2005) o hábito de forrageamento em cadeias tróficas baseadas em diferentes produtores primários, também conhecido como *multi-chain omnivory*, pode levar a uma competição assimétrica entre produtores pelágicos e bentônicos, com grandes implicações para a estrutura e funcionamento da teia trófica. Tanto o perifíton como o fitoplâncton competem diretamente por recursos (luz e nutrientes) e o aumento em densidade de um destes componentes geralmente ocasiona um efeito deletério no outro (Hansson 1990). A biomassa fitoplanctônica cresceu desproporcionalmente no tratamento com adição conjunta de peixes e nutrientes (Tabela 1) o que se refletiu em uma diminuição da disponibilidade de luz para o perifíton e portanto, afetando suas taxas de fixação de carbono (Fig. 13).



Fig. 13 – Representação esquemática da cadeia trófica nos tratamentos que receberam adição de peixes. As setas sólidas de orientação única representam o fluxo de matéria e energia ao longo da cadeia. A seta sólida de orientação dupla representa a competição entre dois componentes. Setas tracejadas representam efeitos indiretos. Nesta ilustração fica fácil observar como o peixe pode mediar uma competição aparente com o perifíton.

Adicionalmente, indivíduos de *H. bifasciatus* podem consumir diretamente a biomassa autotrófica perifítica, atuando de forma seletiva, explicando em parte seu efeito negativo observado. O forrageamento seletivo em comunidades perifíticas foi constatado em alguns trabalhos experimentais (Geddes & Trexler 2003). Algumas populações de algas que compõem o perifíton são mais susceptíveis a predação seja devido sua composição molecular ou mesmo devido sua morfologia. No presente estudo foi possível observar que a ação de herbivoria por parte dos peixes se concentrava na algas filamentosas do perifíton e portanto restrita a porção mais externa do biofilme.

É provável que ambos os mecanismos atuem simultaneamente. No entanto, a importância relativa destes mecanismos deve variar de acordo com a disponibilidade de recursos em cada tratamento. No tratamento com apenas adição de peixes os valores de biomassa fitoplanctônica não foram muito diferentes dos observados para o tratamento controle (Tabela 1) e, portanto, é provável que o efeito do peixe tenha se dado pelo consumo direto da biomassa autotrófica perifítica. Já no tratamento com adição conjunta de peixe e nutrientes, a oferta de presas preferenciais (zooplâncton e gastrópodes) foi maior, o que pode resultar em uma diminuição do acesso dos peixes

ao perifíton e portanto o efeito negativo na biomassa autotrófica seria primariamente mediada pela competição com o fitoplancton.

Tratamentos teóricos prévios de cadeias tróficas aquáticas assumem uma única fonte de produção primária (i.e. fitoplâncton) para o sistema. Esta simples premissa pode ocultar dinâmicas fundamentais das cadeias tróficas que conectam energeticamente a zona pelágica e a zona litorânea (Schindler & Scheuerell 2002; Vadeboncoeur *et al.* 2002). Peixes em geral podem apresentar mudanças ontogenéticas quanto a sua dieta e mesmo quando adultos explorarem simultaneamente diferentes recursos com potenciais implicações para a expressão do controle ascendente (Persson *et al.* 1991; Schindler *et al.* 1996). Desta forma, peixes onívoros podem atuar negativamente na biomassa de produtores primários bentônicos não apenas através do consumo direto mas também através de uma competição por exploração aparente, uma vez que é mediada pelo fitoplancton.

5.4 Efeitos interativos da regulação ascendente e descendente

Os efeitos dos nutrientes, da luz e da adição de peixes se manifestaram de forma interativa na biomassa da comunidade perifítica. A intensidade do efeito dos nutrientes ($D_{\text{nutrientes}}$) foi maior nos tratamentos com alta disponibilidade de luz e na presença de peixes (Fig. 7, 8 B), Da mesma forma, a intensidade do efeito de peixes foi maior em condições de alta disponibilidade de luz e com alta disponibilidade de nutrientes (Fig. 7 A). Foi possível observar que a intensidade do efeito de nutrientes foi maior que as observadas para a adição de peixes, ressaltando uma assimetria entre os controles ascendentes e descendentes na comunidade perifítica. Em ambientes oligotróficos a importância relativa da limitação por peixes é maior que da limitação por herbivoria quando comparada com ambientes eutróficos (Darcy-Hall 2006). Assim, a predação de herbívoros teria menor importância uma vez que a Lagoa Cabiúnas é um ecossistema pobre em fósforo e a limitação por herbivoria assumiria uma menor importância na regulação da biomassa perifítica. Adicionalmente, peixes onívoros

podem em algum grau, consumir diretamente a biomassa perifítica, reduzindo portanto seu efeito positivo.

A pesquisa em cadeias tróficas tem devotado um grande esforço em entender em que condições as cascatas tróficas são importantes (Hansson 1992; Benndorf 1995; Shurin *et al.* 2002; Borer *et al.* 2005). Neste estudo, a interação da regulação ascendente e descendente na biomassa perifítica, resultando na ocorrência de cascata trófica em condições de alta disponibilidade de recursos (luz e nutrientes) pode ser explicada pelas seguintes razões:

(1) – Herbivoria diferencial – Herbívoros são mais capazes de controlar a biomassa perifítica em condições de alta disponibilidade de recursos, o que pode ser explicado por alguns mecanismos que permeiam o comportamento de forrageamento ótimo. Primeiro, herbívoros em geral aumentam a taxa de herbivoria (resposta funcional) em condições de alta disponibilidade de alimento (Sommer 1999). Segundo, a alta disponibilidade de nutrientes pode aumentar a qualidade do alimento (diminuindo C:N:P) para os consumidores primários, aumentando assim a remoção da biomassa (Elser *et al.* 2000). Terceiro, presas constantemente alteram sua estratégia de forrageamento para minimizar o risco de predação ou maximizar a aquisição de recursos. Portanto, herbívoros podem aumentar sua densidade local, através de uma resposta numérica preferencialmente por dispersão a reprodução, selecionando ativamente manchas de alimento que correspondam a melhor disponibilidade de recursos com menor risco de predação (Cruz-Rivera & Hay 2000). Uma vez que o risco de predação imposto tanto aos gastrópodes quanto demais herbívoros era o mesmo ao longo da coluna d'água (Botero 2005), a única força seletiva ditando o comportamento de forrageamento dos herbívoros era a qualidade da mancha. Uma vez que nosso desenho experimental permitia a movimentação vertical dos herbívoros, nós acreditamos que a maior disponibilidade de recursos na superfície (luz e nutrientes) tenha influenciado a resposta numérica dos herbívoros nesta região por propiciar maior quantidade e qualidade de alimento. Conseqüentemente, o controle

descendente (limitação por herbivoria) deve ter sido maior na superfície e a liberação da herbivoria mediada pela predação dos peixes teria maior importância.

(2) Restrição ascendente – Em condições de baixa disponibilidade de recursos, uma vez liberado da herbivoria, o perifíton não poderia crescer pois estaria sendo limitado pela disponibilidade de luz ou nutrientes. Assim os efeitos indiretos dos predadores teriam menor importância pois o perifíton estaria sendo regulado primariamente por mecanismos ascendentes. O balanço entre luz e nutrientes é crítico para as comunidades bentônicas e essenciais para a produtividade dos ecossistemas. Mudanças nas concentrações destes elementos podem ter grandes efeitos no funcionamento dos ecossistemas, alterando sua produtividade e conseqüentemente a força da cascata trófica. Chase (2003) avaliou como a força da cascata trófica varia ao longo de um gradiente de produtividade. Em sistemas com produtividade baixa a intermediária a cascata trófica era forte, já em sistemas com produtividade intermediária a alta a cascata trófica era fraca. Entretanto, este padrão foi extremamente dependente da mudança concomitante ao longo do gradiente de produtividade de herbívoros pequenos e susceptíveis à predação para herbívoros grandes invulneráveis à predação. Portanto, nossas premissas são plausíveis quando a susceptibilidade à predação não mudar com o aumento da disponibilidade de recursos.

(3) – Comportamento onívoro – Finalmente, é preciso se ater à expressão da onivoria em diferentes contextos ambientais que foram gerados neste experimento. Uma das explicações vigentes para a ocorrência de onivoria é que itens alimentares de alta qualidade existem em disponibilidade limitada (ex. gastrópodes ou zooplâncton), necessitando a inclusão de itens sub-ótimos (ex. perifíton) na dieta (Singer & Bernays 2003). Em condições de alta disponibilidade de recursos, maior biomassa de itens alimentares qualitativamente superiores poderiam ser suportados, aumentando a carnivoria por parte dos peixes o que diminuiria a conectância da teia trófica, permitindo a ocorrência de cascatas tróficas mais intensas (Polis & Strong 1996; Leibold *et al.* 1997; Bascompte *et al.* 2005).

6. Conclusão

Neste trabalho foi avaliado o papel da disponibilidade de recursos e da presença de um peixe onívoro na biomassa e estequiometria da comunidade perifítica de uma lagoa costeira do Norte Fluminense. Em particular, o objetivo deste trabalho visava não apenas identificar os efeitos individuais destes fatores, mas também determinar sua interação na expressão do controle ascendente e descendente nas cadeias tróficas.

De forma geral, tanto a biomassa quanto a estequiometria em termos de C:N:P da comunidade perifítica foram afetadas pela disponibilidade de recursos, corroborando um padrão observado em outros estudos (Power 1992; Rosemond *et al.* 1993; Havens *et al.* 1999; Hillebrand & Kahlert 2001). No entanto, o presente estudo fornece evidências experimentais de que a luz é um importante fator limitante para a comunidade perifítica e que diferentes recursos, luz e nutrientes, podem interagir e afetar diferentemente o perifíton (Eriksson *et al.* 2006b, a), além de modularem a resposta desta comunidade ao mecanismo descendente da cadeia trófica.

Adicionalmente, foi possível observar a importância do efeito indireto dos predadores em níveis tróficos basais, influenciando positivamente e negativamente a comunidade perifítica. Apesar de exercer um efeito positivo na biomassa total do perifíton a presença de peixes teve um efeito negativo na biomassa autotrófica. Os padrões observados neste experimento se devem a complexas interações entre a disponibilidade de recursos, a configuração da teia trófica e do modo de forrageamento dos predadores, que podem alterar a estrutura da comunidade e influenciar a magnitude e direção de seus efeitos indiretos na cadeia trófica (McCollum *et al.* 1998). Modelos lineares entre produtores-consumidores-predadores carecem de interações complexas como a competição com outros componentes do ecossistema e portanto negligenciam importantes características do ecossistemas naturais. Este trabalho evidencia esta fragilidade revelando que teias tróficas complexas (presença de onivoria) podem levar a interação, não exclusivamente trófica, entre componentes

pelágicos e bentônicos, podendo reduzir os efeitos da cascata trófica em comunidades bentônicas .

Estudos sobre a dinâmica de comunidades podem ser conduzidos em escalas variando de microcosmos até a manipulação em nível de ecossistemas. A primeira abordagem permite um grande número de replicações e um maior controle sobre as características do sistema de estudo, mas é restrito quanto à extrapolação dos resultados obtidos para os ecossistemas naturais e suas complexas dinâmicas (Forrest & Arnott 2007). Ao contrário, experimentos de lago inteiro preterem o número de replicações em função de um maior realismo. Mesocosmos estabelecidos dentro dos ecossistemas se configuram em uma abordagem que permite uma investigação em uma escala razoavelmente grande, com populações de grande tamanho, e maior verossemelhança com a complexidade de ecossistemas naturais que os obtidos em experimentos em microcosmos, e mesmo assim permitindo uma maior replicação que experimentos em lagos inteiros. Desta forma, aumentando o poder de generalização dos resultados obtidos (Carneiro *et al.* 2005). Embora nossa abordagem tenha sido local, utilizando um pequeno número de espécies, a ocorrência de onivoria é uma característica bastante comum em uma grande variedade de ecossistemas (Shurin *et al.* 2002) mas ver (Strong 1992). Em uma revisão de cadeias tróficas publicadas na literatura Arim & Marquet (2004) encontraram que entre 58% e 87% dos taxa se alimentam em mais de um nível trófico. Williams & Martinez (2004) analisando quatro teias tróficas encontraram uma porcentagem um pouco menor, mais ainda expressiva, de 54%. Assim, é de se esperar que a estrutura e o funcionamento de cadeias tróficas bem como seus efeitos (i.e. cascata trófica) na maioria dos ecossistemas aquáticos não possam ser previstos a partir de modelos tróficos lineares ou que negligenciem outros compartimentos do ecossistema.

Os resultados deste experimento vêm contribuir ao crescente conhecimento a respeito do funcionamento de cadeias tróficas e dos fatores que influenciam a força da cascata trófica na região litorânea de ambientes aquáticos. Em particular, estes resultados contribuem para o conhecimento ainda escasso deste tipo de abordagem

em ecossistemas continentais costeiros na região tropical (McIntyre *et al.* 2006). Estes ecossistemas estão sob intensa pressão antrópica, incluindo perda de habitat, introdução de espécies exóticas (Sala *et al.* 2000) e eutrofização (Jickells 1998). Os resultados demonstram que o aporte de nutrientes ou mesmo a perda de espécies (predadores) exerce um importante papel na estrutura da comunidade periférica e conseqüentemente no funcionamento do sistema uma vez esta comunidade assume grande importância nestes ambientes (Wetzel 1990). Estes efeitos são especialmente importantes em ambientes costeiros onde a alta produtividade (Kjerfve 1994) permite a reprodução e desenvolvimento de peixes comerciais e aves migratórias, contribuindo assim para a manutenção dos serviços do ecossistema. As Interações em cadeias tróficas aquáticas geralmente se apresentam de forma complexa e representam um grande desafio para ecólogos em geral. Entretanto as potencialidades de manejo destas dinâmicas para o benefício do homem (biomanipulação) é bastante elevado. De forma semelhante, o tradicional controle do aporte de nutrientes como estratégia de manejo da qualidade da água, sem considerar modificações passadas ou presentes na estrutura da teia trófica, pode levar a resultados inesperados. Pesquisas futuras e propostas de manejo devem se enquadrar na perspectiva de ecossistemas e também da paisagem em que estes ecossistemas se inserem, para tanto é importante que as interações, entre as espécies ou mesmo entre ecossistemas, não sejam negligenciadas.

7. Referências

- Ardon M. & Pringle C.M. (2007) The quality of organic matter mediates the response of heterotrophic biofilms to phosphorus enrichment of the water column and substratum. *Freshwater Biology*, 52, 1762-1772
- Arim M. & Marquet P.A. (2004) Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters*, 7, 557-564
- Bascompte J., Melian C.J. & Sala E. (2005) Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 5443-5447
- Benndorf J. (1995) Possibilities and limits for controlling eutrophication by biomanipulation. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie*, 80, 519-534
- Borer E.T., Seabloom E.W., Shurin J.B., Anderson K.E., Blanchette C.A., Broitman B., Cooper S.D. & Halpern B.S. (2005) What determines the strength of a trophic cascade? *Ecology*, 86, 528-537

- Botero J.I.S. (2005) Efeitos dos Distúrbios Naturais e Antrópicos sobre a Fauna Íctica com Lagoas Costeiras na Região de Macaé, RJ. In: *Ecology*, p. 111. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro
- Bronmark C. (1994) EFFECTS OF TENCH AND PERCH ON INTERACTIONS IN A FRESH-WATER, BENTHIC FOOD-CHAIN. *Ecology*, 75, 1818-1828
- Bronmark C., Klosiewski S.P. & Stein R.A. (1992) INDIRECT EFFECTS OF PREDATION IN A FRESH-WATER, BENTHIC FOOD-CHAIN. *Ecology*, 73, 1662-1674
- Brooks J.L. & Dodson S.I. (1965) Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150, 28-35
- Carneiro L.S., Attayde J.L. & Bozelli R.L. (2005) Experimentos em Mesocosmos: O Caminho do Meio. *Boletim da Sociedade Brasileira de Limnologia*, 34, 4-6
- Carpenter S.R., Kitchell J.F. & Hodgson J.R. (1985) CASCADING TROPHIC INTERACTIONS AND LAKE PRODUCTIVITY. *Bioscience*, 35, 634-639
- Carpenter S.R., Kitchell J.F., Hodgson J.R., Cochran P.A., Elser J.J., Elser M.M., Lodge D.M., Kretchmer D., He X. & Vonende C.N. (1987) REGULATION OF LAKE PRIMARY PRODUCTIVITY BY FOOD WEB STRUCTURE. *Ecology*, 68, 1863-1876
- Carpenter S.R., Kraft C.E., Wright R., Xi H., Soranno P.A. & Hodgson J.R. (1992) RESILIENCE AND RESISTANCE OF A LAKE PHOSPHORUS CYCLE BEFORE AND AFTER FOOD WEB MANIPULATION. *American Naturalist*, 140, 781-798
- Carvalho T.P. & Bertaco V.A. (2006) Two new species of Hyphessobrycon (Teleostei: Characidae) from the upper rio Tapajos basin on Chapada dos Percis, Central Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 3, 301-308
- Chase J.M. (2003) Strong and weak trophic cascades along a productivity gradient. *Oikos*, 101, 187-195
- Cohen J.E., Beaver R.A., Cousins S.H., Deangelis D.L., Goldwasser L., Heong K.L., Holt R.D., Kohn A.J., Lawton J.H., Martinez N., Omalley R., Page L.M., Patten B.C., Pimm S.L., Polis G.A., Rejmanek M., Schoener T.W., Schoenly K., Sprules W.G., Teal J.M., Ulanowicz R.E., Warren P.H., Wilbur H.M. & Yodzis P. (1993) IMPROVING FOOD WEBS. *Ecology*, 74, 252-258
- Crowder L.B., Rapporteur, Drenner R.W., Chair, Kerfoot W.C., McQueen D.J., Mills E.L., Sommer U., Spencer C.N. & Vanni M.J. (1988) Food Web Interactions in Lakes. In: *Complex Interactions in Lake Communities*, pp. 141-160. Springer-Verlag, New York
- Cruz-Rivera E. & Hay M.E. (2000) Can quantity replace quality? Food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. *Ecology*, 81, 201-219
- Darcy-Hall T.L. (2006) Relative strengths of benthic algal nutrient and grazer limitation along a lake productivity gradient. *Oecologia*, 148, 660-671
- De Mazancourt C., Loreau M. & Abbadie L. (1998) Grazing optimization and nutrient cycling: When do herbivores enhance plant production? *Ecology*, 79, 2242-2252
- Dillon P.J. & Rigler F.H. (1974) PHOSPHORUS-CHLOROPHYLL RELATIONSHIP IN LAKES. *Limnology and Oceanography*, 19, 767-773
- Dorn N.J. & Wojdak J.M. (2004) The role of omnivorous crayfish in littoral communities. *Oecologia*, 140, 150-159
- Elser J.J. & Goldman C.R. (1991) ZOOPLANKTON EFFECTS ON PHYTOPLANKTON IN LAKES OF CONTRASTING TROPHIC STATUS. *Limnology and Oceanography*, 36, 64-90
- Elser J.J., Sterner R.W., Gorokhova E., Fagan W.F., Markow T.A., Cotner J.B., Harrison J.F., Hobbie S.E., Odell G.M. & Weider L.J. (2000) Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3, 540-550
- Elton C. (1927) *Animal Ecology*. Sidwick & Jackson, London.
- Elwood J.W., Newbold J.D., Trimble A.F. & Stark R.W. (1981) THE LIMITING ROLE OF PHOSPHORUS IN A WOODLAND STREAM ECOSYSTEM - EFFECTS OF P-ENRICHMENT ON LEAF DECOMPOSITION AND PRIMARY PRODUCERS. *Ecology*, 62, 146-158
- Eriksson B.K., Rubach A. & Hillebrand H. (2006a) Biotic habitat complexity controls species diversity and nutrient effects on net biomass production. *Ecology*, 87, 246-254
- Eriksson B.K., Rubach A. & Hillebrand H. (2006b) Community dominance by a canopy species controls the relationship between macroalgal production and species richness. *Limnology and Oceanography*, 51, 1813-1818
- Esteves F.A., Caliman A., Santangelo J.M., Guariento R.D., Farjalla V.F. & Bozelli R.L. (2008) Neotropical Coastal Lagoons: An appraisal of their Biodiversity, Functioning, Threats and Conservation Management. *Brazilian Journal of Biology*, 68
- Feminella J.W. & Hawkins C.P. (1995) Interactions between stream herbivores and periphyton: A quantitative analysis of past experiments. *Journal of the North American Benthological Society*, 14, 465-509
- Fink P. & Von Elert E. (2006) Physiological responses to stoichiometric constraints: nutrient limitation and compensatory feeding in a freshwater snail. *Oikos*, 115, 484-494

- Flecker A.S., Taylor B.W., Bernhardt E.S., Hood J.M., Cornwell W.K., Cassatt S.R., Vanni M.J. & Altman N.S. (2002) Interactions between herbivorous fishes and limiting nutrients in a tropical stream ecosystem. *Ecology*, 83, 1831-1844
- Forrest J. & Arnott S.E. (2007) Variability and predictability in a zooplankton community: The roles of disturbance and dispersal. *Ecoscience*, 14, 137-145
- Frost P.C., Hillebrand H. & Kahlert M. (2005) Low algal carbon content and its effect on the C : P stoichiometry of periphyton. *Freshwater Biology*, 50, 1800-1807
- Geddes P. & Trexler J.C. (2003) Uncoupling of omnivore-mediated positive and negative effects on periphyton mats. *Oecologia*, 136, 585-595
- Gosselain V., Hamilton P.B. & Descy J.P. (2000) Estimating phytoplankton carbon from microscopic counts: an application for riverine systems. *Hydrobiologia*, 438, 75-90
- Gurevich J. & Hedges L.V. (1993) Meta-Analysis: combining the results of independent experiments. . In: *Design and Analysis of Ecological Experiments* (eds. M. SS & J. G), pp. 378-398. CRC Press, Boca Raton, FL
- Hairton N.G., Smith F.E. & Slobodkin L.B. (1960) COMMUNITY STRUCTURE, POPULATION CONTROL, AND COMPETITION. *American Naturalist*, 94, 421-425
- Hansson L.A. (1990) QUANTIFYING THE IMPACT OF PERIPHYTIC ALGAE ON NUTRIENT AVAILABILITY FOR PHYTOPLANKTON. *Freshwater Biology*, 24, 265-273
- Hansson L.A. (1992) THE ROLE OF FOOD-CHAIN COMPOSITION AND NUTRIENT AVAILABILITY IN SHAPING ALGAL BIOMASS DEVELOPMENT. *Ecology*, 73, 241-247
- Hargrave C.W. (2006) A test of three alternative pathways for consumer regulation of primary productivity. *Oecologia*, 149, 123-132
- Hastings A. (2004) Transients: the key to long-term ecological understanding? *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 39-45
- Havens K.E., East T.L., Rodusky A.J. & Sharfstein B. (1999) Littoral periphyton responses to nitrogen and phosphorus: an experimental study in a subtropical lake. *Aquatic Botany*, 63, 267-290
- Hill W.R. (1996) Effects of Light. In: *Algal Ecology - Freshwater Benthic Ecosystems* (eds. Stevenson RJ, L. BM & Lowe RL), pp. 121-148. Academic Press, San Diego
- Hillebrand H. (2002) Top-down versus bottom-up control of autotrophic biomass - a meta-analysis on experiments with periphyton. *Journal of the North American Benthological Society*, 21, 349-369
- Hillebrand H. (2005) Light regime and consumer control of autotrophic biomass. *Journal of Ecology*, 93, 758-769
- Hillebrand H. & Kahlert M. (2001) Effect of grazing and nutrient supply on periphyton biomass and nutrient stoichiometry in habitats of different productivity. *Limnology and Oceanography*, 46, 1881-1898
- Hrbacek J. (1962) Species composition and the amount of zooplankton in relation to fish stock. *Rozpr. Cesk. Akad. Ved Rada Mat. Prir. Ved*, 72, 1-116
- Jickells T.D. (1998) Nutrient biogeochemistry of the coastal zone. *Science*, 281, 217-222
- Kahlert M. (1998) C:N:P ratios of freshwater benthic algae. . *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.*, 51, 105-114
- Kishi D., Murakami M., Nakano S. & Maekawa K. (2005) Water temperature determines strength of top-down control in a stream food web. *Freshwater Biology*, 50, 1315-1322
- Kjerfve B. (1994) Coastal lagoon processes. In: *Coastal lagoon processes* (ed. Kjerfve B). Elsevier Oceanographic Series, New York
- Koetsier P., McArthur J.V. & Leff L.G. (1997) Spatial and temporal response of stream bacteria to sources of dissolved organic carbon in a blackwater stream system. *Freshwater Biology*, 37, 79-89
- Lamberti G.A. (1996) The role of periphyton in benthic food webs. In: *Algal ecology: freshwater benthic systems* (eds. Stevenson RJ, Bothwell ML & Lowe RL). Academic Press, San Diego
- Lamberti G.A. & Resh V.H. (1983) STREAM PERIPHYTON AND INSECT HERBIVORES - AN EXPERIMENTAL-STUDY OF GRAZING BY A CADDISFLY POPULATION. *Ecology*, 64, 1124-1135
- Lampert W. (1987) Predictability in lake ecosystems: The role of biotic interactions. In: *Ecological Studies* (eds. Schulze ED & Zwolfer H), pp. 333-346. Springer-Verlag, Berlin
- Leff L.G. (2000) Longitudinal changes in microbial assemblages of the Ogeechee River. *Freshwater Biology*, 43, 605-615
- Leibold M.A. (1989) RESOURCE EDIBILITY AND THE EFFECTS OF PREDATORS AND PRODUCTIVITY ON THE OUTCOME OF TROPHIC INTERACTIONS. *American Naturalist*, 134, 922-949
- Leibold M.A., Chase J.M., Shurin J.B. & Downing A.L. (1997) Species turnover and the regulation of trophic structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 467-494

- Liess A. & Hillebrand H. (2006) Role of nutrient supply in grazer-periphyton interactions: reciprocal influences of periphyton and grazer nutrient stoichiometry. *Journal of the North American Benthological Society*, 25, 632-642
- Liess A. & Kahlert M. (2007) Gastropod grazers and nutrients, but not light, interact in determining periphytic algal diversity. *Oecologia*, 152, 101-111
- Lindeman R.L. (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23, 399-418
- Lodge D.M., Kershner M.W., Aloï J.E. & Covich A.P. (1994) EFFECTS OF AN OMNIVOROUS CRAYFISH (*ORCONECTES RUSTICUS*) ON A FRESH-WATER LITTORAL FOOD-WEB. *Ecology*, 75, 1265-1281
- Lodge D.M., Rapporteur, Barko J.W., Chair, Strayer D., Melack J.M., Mittelbach G.G., Howarth R.W., Menge B. & Titus J.E. (1997) Spatial Heterogeneity and Habitat Interactions in Lake Communities. In: *Complex Interactions in Lake Communities* (ed. Carpenter SR), pp. 181-208. Springer-Verlag, New York
- Martin T.H., Crowder L.B., Dumas C.F. & Burkholder J.M. (1992) INDIRECT EFFECTS OF FISH ON MACROPHYTES IN BAYS MOUNTAIN LAKE - EVIDENCE FOR A LITTORAL TROPHIC CASCADE. *Oecologia*, 89, 476-481
- McCollum E.W., Crowder L.B. & McCollum S.A. (1998) Complex interactions of fish, snails, and littoral zone periphyton. *Ecology*, 79, 1980-1994
- McCormick P.V., O'Dell M.B., Shuford R.B.E., Backus J.G. & Kennedy W.C. (2001) Periphyton responses to experimental phosphorus enrichment in a subtropical wetland. *Aquatic Botany*, 71, 119-139
- McDougal R.L., Goldsborough L.G. & Hann B.J. (1997) Responses of a prairie wetland to press and pulse additions of inorganic nitrogen and phosphorus: production by planktonic and benthic algae. *Archiv Fur Hydrobiologie*, 140, 145-167
- McIntyre P.B., Michel E. & Olsgard M. (2006) Top-down and bottom-up controls on periphyton biomass and productivity in Lake Tanganyika. *Limnology and Oceanography*, 51, 1514-1523
- McQueen D.J., Johannes M.R.S., Post J.R., Stewart T.J. & Lean D.R.S. (1989) BOTTOM-UP AND TOP-DOWN IMPACTS ON FRESH-WATER PELAGIC COMMUNITY STRUCTURE. *Ecological Monographs*, 59, 289-309
- Northcote T.G. (1988) FISH IN THE STRUCTURE AND FUNCTION OF FRESH-WATER ECOSYSTEMS - A TOP-DOWN VIEW. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45, 361-379
- Oksanen L., Fretwell S.D., Arruda J. & Niemela P. (1981) EXPLOITATION ECOSYSTEMS IN GRADIENTS OF PRIMARY PRODUCTIVITY. *American Naturalist*, 118, 240-261
- Pace M.L., Cole J.J., Carpenter S.R. & Kitchell J.F. (1999) Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 483-488
- Paine R.T. (1980) FOOD WEBS - LINKAGE, INTERACTION STRENGTH AND COMMUNITY INFRASTRUCTURE - THE 3RD TANSLEY LECTURE. *Journal of Animal Ecology*, 49, 667-685
- Persson L., Diehl S., Johansson L., Andersson G. & Hamrin S.F. (1991) SHIFTS IN FISH COMMUNITIES ALONG THE PRODUCTIVITY GRADIENT OF TEMPERATE LAKES - PATTERNS AND THE IMPORTANCE OF SIZE-STRUCTURED INTERACTIONS. *Journal of Fish Biology*, 38, 281-293
- Pimm S.L. & Lawton J.H. (1978) FEEDING ON MORE THAN ONE TROPHIC LEVEL. *Nature*, 275, 542-544
- Polis G.A. & Strong D.R. (1996) Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, 147, 813-846
- Power M.E. (1990) RESOURCE ENHANCEMENT BY INDIRECT EFFECTS OF GRAZERS - ARMORED CATFISH, ALGAE, AND SEDIMENT. *Ecology*, 71, 897-904
- Power M.E. (1992) TOP-DOWN AND BOTTOM-UP FORCES IN FOOD WEBS - DO PLANTS HAVE PRIMACY. *Ecology*, 73, 733-746
- Relatório-Ecolagoas (2007) Relatório Anual do Monitoramento Ecológico das Lagoas Costeiras da Região Norte Fluminense. *Rio de Janeiro - Laboratório de Limnologia, UFRJ*
- Rosemond A.D. (1993) INTERACTIONS AMONG IRRADIANCE, NUTRIENTS, AND HERBIVORES CONSTRAIN A STREAM ALGAL COMMUNITY. *Oecologia*, 94, 585-594
- Rosemond A.D., Mulholland P.J. & Elwood J.W. (1993) TOP-DOWN AND BOTTOM-UP CONTROL OF STREAM PERIPHYTON - EFFECTS OF NUTRIENTS AND HERBIVORES. *Ecology*, 74, 1264-1280
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld M., Poff N.L., Sykes M.T., Walker B.H., Walker M. & Wall D.H. (2000) Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774

- Schaus M.H. & Vanni M.J. (2000) Effects of gizzard shad on phytoplankton and nutrient dynamics: Role of sediment feeding and fish size. *Ecology*, 81, 1701-1719
- Scheiner S.M. (1993) *Design and Analysis of Ecological Experiments*. CRC Press.
- Schindler D.E., Carpenter S.R., Cottingham K.L., He H., Hodgson J.R., Kitchell J.F. & Soranno P.A. (1996) Food Web Structure and littoral zone coupling to pelagic trophic cascades. In: *Food Webs: integration of patterns and dynamics* (eds. Polis GA & Winemiller KO). Chapman and Hall, New York
- Schindler D.E. & Scheuerell M.D. (2002) Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos*, 98, 177-189
- Shurin J.B., Borer E.T., Seabloom E.W., Anderson K., Blanchette C.A., Broitman B., Cooper S.D. & Halpern B.S. (2002) A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters*, 5, 785-791
- Singer M.S. & Bernays E.A. (2003) Understanding omnivory needs a behavioral perspective. *Ecology*, 84, 2532-2537
- Sommer U. (1999) The impact of herbivore type and grazing pressure on benthic microalgal diversity. *Ecology Letters*, 2, 65-69
- Stephen D., Balayla D.M., Becares E., Collings S.E., Fernandez-Alaez C., Fernandez-Alaez M., Ferriol C., Garcia P., Goma J., Gyllstrom M., Hansson L.A., Hietala J., Kairesalo T., Miracle M.R., Romo S., Rueda J., Stahl-Delbanco A., Svensson M., Vakkilainen K., Valentin M., Van de Bund W.J., Van Donk E., Vicente E., Villena M.J. & Moss B. (2004) Continental-scale patterns of nutrient and fish effects on shallow lakes: introduction to a pan-European mesocosm experiment. *Freshwater Biology*, 49, 1517-1524
- Sterner R.W., Elser J.J., Fee E.J., Guildford S.J. & Chrzanowski T.H. (1997) The light:nutrient ratio in lakes: The balance of energy and materials affects ecosystem structure and process. *American Naturalist*, 150, 663-684
- Strong D.R. (1992) ARE TROPHIC CASCADES ALL WET - DIFFERENTIATION AND DONOR-CONTROL IN SPECIOSE ECOSYSTEMS. *Ecology*, 73, 747-754
- Sundareshwar P.V., Morris J.T., Koepfler E.K. & Fornwalt B. (2003) Phosphorus limitation of coastal ecosystem processes. *Science*, 299, 563-565
- Vadeboncoeur Y., Jeppesen E., Vander Zanden M.J., Schierup H.H., Christoffersen K. & Lodge D.M. (2003) From Greenland to green lakes: Cultural eutrophication and the loss of benthic pathways in lakes. *Limnology and Oceanography*, 48, 1408-1418
- Vadeboncoeur Y., McCann K.S., Vander Zanden M.J. & Rasmussen J.B. (2005) Effects of multi-chain omnivory on the strength of trophic control in lakes. *Ecosystems*, 8, 682-693
- Vadeboncoeur Y., Vander Zanden M.J. & Lodge D.M. (2002) Putting the lake back together: Reintegrating benthic pathways into lake food web models. *Bioscience*, 52, 44-54
- Vanni M.J. (1987) EFFECTS OF FOOD AVAILABILITY AND FISH PREDATION ON A ZOOPLANKTON COMMUNITY. *Ecological Monographs*, 57, 61-88
- Vanni M.J. (2002) Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 341-370
- Vanni M.J., Arend K.K., Bremigan M.T., Bunnell D.B., Garvey J.E., Gonzalez M.J., Renwick W.H., Soranno P.A. & Stein R.A. (2005) Linking landscapes and food webs: Effects of omnivorous fish and watersheds on reservoir ecosystems. *Bioscience*, 55, 155-167
- Vanni M.J. & Findlay D.L. (1990) TROPHIC CASCADES AND PHYTOPLANKTON COMMUNITY STRUCTURE. *Ecology*, 71, 921-937
- Vanni M.J., Layne C.D. & Arnett S.E. (1997) "Top-down" trophic interactions in lakes: Effects of fish on nutrient dynamics. *Ecology*, 78, 1-20
- Wetzel R.G. (1990) Land-Water interfaces: metabolic and limnological indicators. . *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 24, 6-24
- White A., Begon M. & Bowers R.G. (1996) Host-pathogen systems in a spatially patchy environment. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 263, 325-332
- Williams R.J. & Martinez N.D. (2004) Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: Theory and data. *American Naturalist*, 163, 458-468

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)