

EXPERIMENTOS DE MANIPULAÇÃO DE ORGANISMOS AQUÁTICOS EM RIACHOS

UIEDA, V. S.

Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, UNESP
Rubião Júnior s/nº, Botucatu, SP, 18618-000

RESUMO: Experimentos de manipulação de organismos aquáticos em riachos. Os organismos podem exercer um importante papel na estruturação do ecossistema, agindo direta ou indiretamente sobre a estrutura do habitat. O impacto que estes organismos, denominados de "engenheiros do ecossistema", exercem sobre as comunidades naturais pode ser quantificado através de estudos de manipulação experimental de campo. Uma revisão das técnicas mais comumente utilizadas e de suas limitações é aqui apresentada.

Palavras-chave: Experimentos de manipulação; riachos; engenheiros do ecossistema.

ABSTRACT: Stream organisms manipulative experiments. The organisms can be important in determining the ecosystem structure, causing direct or indirect habitat changes. The impact of those organisms, named Ecosystem engineers, upon natural communities can be quantified by field manipulative experiments. A review of the most used types of experiments and of their limitations is presented here.

Key-words: Experimental manipulation, stream, ecosystem engineers.

INTERAÇÃO DAS ESPÉCIES EM COMUNIDADES NATURAIS: Engenheiros do Ecossistema

A interação entre organismos constitui o mais importante fator atuante sobre a distribuição e abundância das espécies, como competição intra e interespecífica por recursos abióticos e bióticos, predação, parasitismo e mutualismo (Jones et al., 1994). Porém, existe uma total falta de menção nos livros texto de ecologia sobre o papel que muitos organismos exercem ao criar, modificar ou manter habitats, papel importante apesar de não envolver interações tróficas diretas (Jones et al., 1994).

Esses autores chamaram esse processo de Engenharia do Ecossistema ("Ecosystem Engineering") e os organismos responsáveis como Engenheiros do Ecossistema ("Ecosystem Engineers"). Estes organismos modulam direta ou indiretamente a disponibilidade de recursos a outras espécies por causarem mudanças no estado físico de materiais bióticos e abióticos. Com isto podem criar, modificar ou manter a estrutura do habitat (Jones et al., 1994; Lawton & Jones, 1995). Quando sua interação com o ambiente é forte, estas espécies podem exercer uma grande influência sobre a estrutura da comunidade.

Porém, poucos estudos de manipulação experimental de campo foram desenvolvidos com o objetivo de quantificar o impacto destes engenheiros do ecossistema através da adição ou remoção de espécies (Lawton & Jones, 1995). Devido ao impacto que podem causar sobre a estrutura do habitat e sobre a disponibilidade de recursos, os organismos que modificam o habitat podem potencialmente ter uma forte interação em comunidades naturais (Flecker, 1996).

Até recentemente, a modificação do habitat por consumidores não tinha sido reconhecida como um importante mecanismo na estruturação de comunidades de águas correntes (Lake, 1990). Em especial, a perturbação biológica dos sedimentos é uma atividade ampla, com uma série de organismos atuando como processadores de sedimento em áreas geográficas distintas (Flecker, 1996). Porém, estudos experimentais testando como estes organismos alteram a distribuição dos sedimentos em riachos são escassos. Alguns estudos desenvolvidos em riachos tropicais, com enfoque na organização das comunidades, têm demonstrado o importante papel da perturbação biológica dos sedimentos, seja por peixes (Power, 1984; 1990; Flecker, 1992; 1996; 1997) ou por camarões (Pringle et al., 1993; Pringle & Blake, 1994). Sedimento é tratado como detritos em geral, acumulados sobre o substrato, sem distinção entre sua natureza orgânica ou inorgânica.

A influência da fauna de riachos sobre a distribuição de sedimentos não está limitada aos trópicos. Na região central dos Estados Unidos, uma espécie de peixe da família Cyprinidae, *Camptostoma anomalum*, exerce um forte efeito sobre a estrutura da comunidade devido a sua ação como um processador de sedimentos (veja Power et al., 1985; Matthews et al., 1987; Gelwick & Matthews, 1992). Além desta espécie, outros como *Hypentelium nigricans* (Catostomidae) podem limpar sedimento depositado sobre o substrato (observação pessoal). Além de peixes, invertebrados também podem alterar significativamente os padrões de deposição e resuspensão dos sedimentos, como caramujos (Harvey & Hill, 1991), larvas de Ephemeroptera (Hill & Knight, 1987) e crustáceos (Hart, 1992; Pringle et al., 1993; Creed, 1994).

Em riachos, engenheiros do ecossistema podem ter um importante papel como fonte de heterogeneidade ambiental, influenciando na estrutura do habitat e na distribuição dos recursos. Nestes ambientes, as espécies de peixes detritívoras podem reduzir a quantidade de sedimento depositada sobre o substrato rochoso e, com isto, gerar heterogeneidade ambiental. O principal efeito desta perturbação é a modificação na qualidade do habitat, podendo simultaneamente limitar algumas espécies que se desenvolvem em ambientes ricos em sedimentos e facilitar outras que dependem de um substrato rochoso livre de sedimento fino (Flecker, 1992). Num estudo experimental sobre a atividade do peixe detritívoro *Prochilodus mariae* em um riacho dos Andes, Flecker (1996) sugeriu que a perturbação biológica dos sedimentos poderia ser considerada uma forma de engenharia do ecossistema, pois esta espécie, ao processar o sedimento, influenciava nos padrões de abundância e distribuição de outras espécies (algas e invertebrados). Posteriormente, Flecker (1997) encontrou uma variação espacial na força de interação envolvendo esta espécie de peixe, um Characidae que constitui um componente dominante da biomassa de peixes da região. A força de interação de *P. mariae* era forte nos poções e fraca nas corredeiras, onde outras espécies de peixes compensavam funcionalmente sua ausência (Flecker, 1997). Variação espacial na força de interação de peixes pastadores também foi demonstrada por outros autores (Power, 1984; 1987; Power et al., 1985; Gelwick & Matthews, 1992). Hart (1992) e Creed (1994) mostraram que um crustáceo de água doce ("crayfish") exercia uma forte interação sobre a estrutura das comunidades de riachos no estado de Michigan (Estados Unidos) e que este efeito variava com a profundidade da água e a velocidade da corrente, sendo sua ação como engenheiro do ecossistema limitada somente a regiões específicas do riacho.

Uma visão ampla e ao mesmo tempo detalhada da estrutura do ecossistema em estudo constitui o ponto de partida para o reconhecimento das espécies que podem exercer um efeito forte no funcionamento deste ecossistema e, portanto, serem consideradas como potenciais "Engenheiros do ecossistema". A comprovação de seu papel como moduladora do ecossistema pode ser realizada através de estudos experimentais, onde a espécie é manipulada de tal modo a fornecer informações sobre relações de causa-efeito.

MANIPULAÇÃO EXPERIMENTAL DE COMUNIDADES NATURAIS: Tipos de experimentos e suas limitações

A ecologia tem sido dominada por estudos descritivos e correlativos acerca da organização das comunidades. No entanto, nos últimos anos, a manipulação experimental de comunidades naturais tem crescido em popularidade e tem gerado importantes contribuições para a compreensão do estabelecimento, manutenção e persistência das comunidades (Hulberg & Oliver, 1980).

Uma das técnicas mais comumente utilizada em manipulação experimental é o emprego de gaiolas com a finalidade de excluir competidores ou predadores potenciais de áreas particulares (Hulberg & Oliver, 1980). Porém, estas armadilhas têm o inconveniente de não somente excluir ou incluir o animal-alvo, mas também alterar as condições naturais do ambiente, como diminuir o fluxo d'água e assim modificar o ambiente hidrográfico em seu interior (Hulberg & Oliver, 1980; Peckarsky & Penton, 1990; Pringle et al., 1993).

Dois tipos diferentes de modelos tem sido empregados em experimentos manipulativos de campo, produzindo às vezes resultados aparentemente contraditórios (Walde & Davies, 1984). No primeiro tipo, denominado de experimentos de inclusão e exclusão, são realizados dois tratamentos utilizando gaiolas iguais, sendo em um incluído determinado predador numa densidade conhecida e no outro excluídos todos os tipos de predadores. Num segundo tipo, denominado de experimentos de somente exclusão, áreas excluindo totalmente o predador são comparadas com áreas controle, não isoladas, ou seja, abertas à visitação das populações naturais. Os dois tipos de experimentos podem ocasionar certas distorções nos resultados. O uso de inclusões pode aumentar o efeito da predação por modificar o comportamento da presa e do predador, restringir a atividade do predador a um espaço limitado por um período de tempo que não corresponde às condições naturais e modificar os parâmetros físicos no interior das inclusões. No segundo tipo de experimento, as áreas utilizadas como controle (abertas, não manipuladas) não são adequadas para comparação com áreas manipuladas (gaiolas teladas para exclusão) pela total ausência de barreiras físicas em comparação às exclusões.

Walde & Davies (1984), em um estudo para verificar a influência de um predador invertebrado (Plecoptera) sobre a densidade de suas presas em um pequeno riacho no Canadá, utilizou inclusão/exclusão e somente exclusão, com o objetivo de determinar se os resultados obtidos a partir de experimentos manipulativos de campo eram dependentes do tipo de modelo experimental utilizado. No experimento de inclusão/exclusão, como foram utilizadas gaiolas iguais nos dois tratamentos, incluindo ou excluindo o predador, os autores concluíram que as diferenças na densidade das presas podiam claramente ser atribuídas ao predador e não a um efeito decorrente do uso de compartimentos isolados. No experimento de somente exclusão não encontraram diferenças no efeito do predador entre os dois tratamentos. Assim, segundo Walde & Davies (1984), apesar do experimento de inclusão/exclusão não permitir a interpretação dos resultados em termos da comunidade como um todo (por ser desenvolvido num espaço simples e restrito), seus resultados são mais confiáveis do que os obtidos a partir de experimentos só de exclusão, onde fica difícil determinar se os resultados observados são válidos em si, pois os dois tratamentos não utilizaram estruturas comparáveis, gerando problemas de artefato diferentes.

A amplitude das alterações ambientais causadas pela utilização de ambientes artificiais como gaiolas depende das características do ambiente em estudo. Para o ambiente marinho, Hulberg & Oliver (1980) comparam a amplitude do efeito de deposição de sedimentos entre um ambiente rochoso intertidal e habitats de fundo não consolidado. Segundo estes autores, no primeiro tipo de ambiente, o substrato primário é raramente alterado pela presença da gaiola devido a sua natureza rochosa, de tal modo que os efeitos da estrutura artificial são mínimos. Por outro lado, em ambientes de fundo lodoso ou arenoso, modificações no regime hidrográfico devem causar efeitos pronunciados na erosão e deposição de sedimentos e, portanto, na composição e estabilidade do substrato. Hulberg & Oliver (1980) conduziram um experimento numa baía da Califórnia (Estados Unidos), testando gaiolas de diferentes tamanhos e formatos. Os autores verificaram que as mudanças observadas na comunidade de poliquetas (composição e abundância) deste ambiente de fundo arenoso eram causadas pela resposta dos animais às modificações do habitat induzidas pelas gaiolas, especialmente deposição de sedimento e erosão. Ao final do trabalho, estes autores chamaram a atenção para o fato de que a maior parte dos experimentos realizados com comunidades marinhas de fundo não consolidado não tem considerado as mudanças potenciais no habitat causadas pelas gaiolas, podendo assim a interpretação de seus resultados ser um tanto irreal.

Apesar destas limitações, segundo Peckarsky & Penton (1990) a inclusão e/ou exclusão tem sido uma técnica comumente utilizada em manipulação experimental para analisar os efeitos de vários processos (como predação, nível de recursos, fatores abióticos) sobre a estrutura das comunidades em ecossistemas terrestres, marinhos e de água doce. Em contraste com métodos descritivos, a manipulação experimental pode fornecer dados acerca das relações causa-efeito entre as variáveis manipuladas (Peckarsky & Penton, 1990).

Porém, como já salientado, uma desvantagem das estruturas utilizadas para manipulação é que podem modificar o habitat, tornando difícil distinguir entre os efeitos pretendidos nos tratamentos realizados e os efeitos decorrentes de alterações não intencionais no habitat. Segundo Peckarsky & Penton (1990), este tipo de artefato pode causar problemas na experimentação se: (1) as modificações no habitat são diferentes entre o tratamento experimental e o controle; (2) as inclusões não minimizam a variabilidade entre tratamentos; (3) as condições dentro das inclusões se tornam de tal modo modificadas que caem fora da amplitude de variação das condições encontradas fora das inclusões. No primeiro caso, os artefatos da inclusão se tornam uma hipótese alternativa explicando os efeitos do tratamento. Quando as condições do controle e dos tratamentos são o mais próximo possíveis, a variância entre tratamentos devido a fatores do habitat é minimizada, reduzindo as chances de que os artefatos da inclusão causem diferenças entre os tratamentos e o controle (Peckarsky, 1985). No segundo caso, a incapacidade em distinguir entre um efeito da experimentação e uma variação natural indica que são necessárias mais réplicas para detectar os efeitos do tratamento ou que o fator manipulado não é uma importante fonte da variabilidade (Peckarsky & Penton, 1990). Também é possível que a variabilidade entre tratamentos seja uma consequência de um defeito na estrutura do experimento. Peckarsky & Penton (1990) enfatizam a necessidade de tentar manter na montagem do experimento os fatores que não serão manipulados o mais constante possível entre os diferentes tratamentos. No terceiro caso, se o habitat é severamente alterado pela inclusão, os efeitos do tratamento tem pouco valor e não podem ser extrapolados para o ambiente natural.

Para assegurar uma interpretação segura dos dados obtidos a partir de experimentos de manipulação, o pesquisador deve tentar determinar até que ponto o habitat dentro das inclusões difere do habitat ao redor, ou ainda se as diferenças encontradas afetam o fator ou a interação que está sendo analisada (Peckarsky & Penton, 1990). Outros dois fatores que devem ser levados em conta são o período de tempo que o experimento pode ser utilizado sem se distanciar demais das condições naturais do habitat e os efeitos causados por fatores ambientais (como, por exemplo, enchentes, queda de folhas) sobre as diferenças obtidas entre tratamentos e controle (Peckarsky & Penton, 1990).

Em trabalhos realizados anteriormente, Peckarsky (1980; 1985; 1986) sempre se preocupou em utilizar os mesmos tipos de estruturas e em manter condições semelhantes entre e dentro dos tratamentos para minimizar os efeitos destes artefatos sobre a interpretação dos resultados. Num trabalho mais recente, Peckarsky & Penton (1990) tentam analisar os efeitos de um terceiro tipo de artefato, comparando as condições físicas, o nível de recursos e a estrutura da comunidade de invertebrados e avaliando se as inclusões representam as condições naturais do riacho. A mais importante observação verificada por Peckarsky & Penton (1990) foi que a taxa de fluxo dentro das inclusões foi significativamente menor em comparação a dos substratos adjacentes. Esta redução do fluxo pode ser em parte responsável pelo aumento de deposição de detritos dentro das inclusões, o qual entope a malha levando a posteriores reduções do fluxo. Estas mudanças do ambiente foram acompanhadas por modificações na composição das comunidades de invertebrados, correspondendo a um aumento na porcentagem de fragmentadores e decréscimo na de pastadores dentro das inclusões ao longo do tempo, embora não tenham sido observadas mudanças significativas no perifiton (densidade e clorofila *a*). Peckarsky & Penton (1990) sugerem que o uso destes experimentos de inclusão é apropriado em experimentos de curta duração (menos de uma semana) os quais reduzem a probabilidade de deposição de material orgânico e inorgânico, mudanças na comunidade perifítica devido ao sombreamento do substrato e ao preenchimento dos espaços intersticiais por sedimento fino. Em experimentos de curta duração as condições físicas e de recursos dentro das inclusões permanecem semelhantes às do habitat adjacente. Porém, experimentos de curta duração não oferecem um período de tempo suficiente para as comunidades bentônicas colonizarem as inclusões (Peckarsky, 1986). Assim, questões envolvendo colonização, sucessão ou estabelecimento de comunidades bentônicas não podem ser respondidas utilizando estes tipos de inclusões. Uma solução para esse problema, utilizada efetivamente por Cooper et al. (1990), é estabelecer uma comunidade basal nas inclusões antes de testar o impacto da predação em experimentos de curta duração.

Porém, as seguintes limitações de experimentos de curta duração ainda podem ser apontadas: o tempo para recuperação após a perturbação no ambiente decorrente da manipulação e o tempo necessário para observar uma resposta da comunidade (Peckarsky & Penton, 1990). A última limitação depende da rapidez em que as condições mudam nas inclusões para causar sensíveis mudanças na comunidade em relação ao ambiente natural, fator este variável e dependente do ambiente em estudo, conforme salientado por Peckarsky & Penton (1990). Para evitar uma má interpretação dos resultados, devido a estas limitações dos experimentos de inclusão, seriam necessários testes preliminares para adequação dos experimentos ao ambiente, o que não necessariamente constitui uma solução pois depende maior tempo (as condições no ambiente podem mudar devido a mudanças sazonais).

Além disso, o emprego de diferentes modelos nos experimentos pode dificultar ou inviabilizar a comparação dos resultados. Cooper et al. (1990), ao reverem na literatura os resultados de experimentos de campo em predação, concluíram que as discrepâncias encontradas podem ser atribuídas a uma de duas possíveis causas: (1) a variação no modelo, análise e na interpretação dos experimentos afeta a confiança com a qual podemos aceitar a validade de suas conclusões, ou (2) os sistemas variam na força com que o predador atua sobre a comunidade de presas. Estes autores mostraram evidências de que algumas das discrepâncias dos resultados acerca do impacto potencial de um predador podem ser explicadas por diferenças nas taxas de imigração e emigração da presa, as quais podem ser afetadas pelo tamanho da malha das gaiolas utilizada para a inclusão das presas. Assim, o tamanho da malha pode ser considerado um importante artefato de experimentação, tendo o potencial de interferir nos resultados dos experimentos de predação (Cooper et al., 1990).

Qual o tamanho da malha que deve ser utilizado? O ideal é trabalhar com uma malha que permita as mesmas taxas de imigração e emigração da presa que são encontradas na natureza, enquanto, ao mesmo tempo, retenha ou exclua os predadores. Porém, mesmo assim, a extrapolação dos resultados para a situação natural deve ser feita com precaução, pois as gaiolas restringem o movimento do predador e o tamanho relativo das áreas de refúgio (Cooper et al., 1990).

Para tentar garantir o sucesso de experimentos manipulativos de campo é sugerido que se tente minimizar as perturbações, estabelecer controles adequados e replicar os tratamentos (Connell, 1974). Porém, nem sempre é possível abranger todas estas variáveis. Por exemplo, em um experimento comparando tratamentos com diferentes densidades do predador, Walde & Davies (1984) salientaram que, especialmente em ambientes lóticos, é difícil manter todos os outros parâmetros consistentes entre os tratamentos. Nesse tipo de ambiente, a velocidade da correnteza e o regime de deposição de detritos e sedimentos variam drasticamente, mesmo num trecho aparentemente uniforme como uma corredeira.

Além dessa variação espacial, numa escala de tempo relativamente pequena, podemos ter variações não somente nas condições abióticas mas também na composição da fauna. O tempo necessário para a condução de experimentos de colonização tem sido motivo de constantes debates. Mudanças rápidas na composição da comunidade devido a diferenças nos ciclos de vida das diferentes espécies dificulta determinar o tempo necessário para uma adequada colonização (Walde & Davies, 1984). Diferenças na influência do predador foram observadas por Walde & Davies (1984) através de experimentos conduzidos com um mês de intervalo, período em que variou o tipo de presa disponível no ambiente.

Para estudar a importância da perturbação biológica causada pelo peixe detritívoro *Prochilodus mariae*, em um riacho nos Andes venezuelanos, Flecker (1996; 1997) montou experimentos de campo para inclusão e exclusão dos peixes com gaiolas de grande porte (2 x 2 m) e com tela de malha relativamente grande (25 mm). A situação experimental utilizada pelo autor foi realmente muito vantajosa pois, com esse tamanho de malha pôde evitar problemas de retenção de sedimento e diminuição do fluxo d'água ao mesmo tempo em que foi capaz de excluir somente *Prochilodus* (os indivíduos que se deslocam neste rio na época em que foi montado o experimento são somente peixes adultos que estão realizando a migração reprodutiva, com diâmetro corporal maior do que a malha empregada), permitindo o acesso ao interior das gaiolas de todo o restante da comunidade de peixes bentônicos.

Porém, nem sempre o tamanho dos organismos que se deseja manipular permite o uso de malhas de maior tamanho. Pringle et al. (1993), ao examinar os efeitos que dois gêneros de camarões, dominantes na fauna de um riacho em Porto Rico, exerciam sobre a cobertura de sedimento, a biomassa e a composição de algas e sobre a densidade de insetos bentônicos, utilizaram para os experimentos de inclusão e exclusão gaiolas de plástico contendo apenas pequenas aberturas (1 x 10 cm em cada um dos quatro lados da gaiola) que permitissem a passagem da corrente de água mas não dos camarões. Apesar dos resultados terem claramente demonstrado que os camarões reduzem a quantidade de sedimento depositado sobre o substrato, os autores chamaram a atenção para o fato de que houve uma alta sedimentação no interior das gaiolas, em relação ao substrato exterior, atribuída à redução da velocidade da corrente de água em seu interior. Em um experimento conduzido posteriormente no mesmo local, Pringle & Blake (1994) testaram uma nova técnica, empregando eletricidade para excluir os camarões e tentar quantificar o efeito de densidades naturais de camarão na sedimentação, na ausência dos artefatos impostos pelas gaiolas. Áreas circulares eletrificadas com o uso de um gerador, utilizado comumente em cercas elétricas para contenção do gado através da emissão de pulsos contínuos de eletricidade capaz de excluir animais maiores que 1 cm dentro d'água, foram comparadas a áreas não eletrificadas de iguais dimensão e estrutura, as quais permitiam a visita livre dos camarões. Com o uso da eletricidade foi possível evitar os problemas relativos à redução da velocidade da correnteza, aumento da sedimentação e efeito de sombreamento, e ao mesmo tempo comprovar o importante papel desses crustáceos no processo de sedimentação (Pringle & Blake, 1994). Com esta mesma técnica, Pringle & Hamazaki (1997, 1998) também puderam analisar o papel de uma comunidade de peixes onívoros na estruturação das comunidades de algas e insetos bentônicos em um riacho na Costa Rica.

A utilização da eletricidade como técnica em experimentos de somente exclusão deve ser modificada para adequação às diferentes condições bióticas e abióticas dos sistemas aquáticos e os resultados devem ser interpretados de acordo com a resposta comportamental dos organismos nas condições ambientais analisadas (Pringle & Blake, 1994). O tamanho da área afetada pelo pulso elétrico e sua intensidade podem variar com as condições do habitat (substrato, topografia), a condutividade elétrica da água, o tipo de gerador utilizado e as dimensões da estrutura montada (Pringle & Blake, 1994). Por exemplo, em experimento realizado em riachos na região de Nova York, Estados Unidos, Uieda & Uieda (em preparação) verificaram que em águas com alta condutividade o pulso elétrico não era tão efetivo para excluir os animais. Uieda & Uieda (em preparação) puderam verificar que alterações físicas (como precipitação, levando a mudanças na profundidade, correnteza e quantidade de material em suspensão), bem como as respostas comportamentais da comunidade manipulada exerceram efeito sobre os resultados obtidos, introduzindo modificações nas condições experimentais durante o decorrer da manipulação. Apesar da necessidade de adequação da técnica de exclusão por eletricidade, seu uso tem a vantagem de reduzir os artefatos associados a técnicas manipulativas tradicionais e de facilitar a análise de fatores bióticos e abióticos ao mesmo tempo (Pringle & Hamazaki, 1997).

PERSPECTIVAS FUTURAS DE ESTUDOS EXPERIMENTAIS EM RIACHOS

A análise dos efeitos de processos biológicos sobre a estrutura e organização trófica das comunidades de riachos pode ser realizada através de estudos experimentais de campo. Os modelos experimentais em uso apresentam certas limitações, as quais são dependentes das características do ambiente em estudo, das características do organismo manipulado e da estrutura da comunidade analisada. Assim, a interpretação segura dos resultados obtidos nestes estudos experimentais depende do conhecimento prévio do objeto de manipulação, ou seja, organismo, comunidade e ambiente. As alterações encontradas nos tratamentos devem ser analisadas levando-se em conta as características biológicas do organismo manipulado, suas interações com outras espécies, as características físicas do ambiente onde estão inseridos os tratamentos e as alterações ambientais que possam vir a ocorrer ao longo do desenvolvimento do experimento.

O modelo de gaiolas teladas é o mais apropriado quando o objetivo é analisar o efeito da presença do organismo em diferentes densidades, com o uso de tratamentos de inclusão/exclusão. Porém, neste caso, é importante testar de início as alterações ambientais causadas pelo modelo de inclusão empregado, as quais dependem das características do ambiente em estudo. A distinção entre alterações nas inclusões decorrentes do efeito dos tratamentos e do artefato de experimentação é necessária para evitar uma interpretação errada dos resultados obtidos.

Quando o objetivo é analisar somente o efeito da exclusão dos organismos, o uso da eletricidade para isolar áreas tem se mostrado apropriado, com as vantagens de resistir a aumentos de fluxo, não aumentar a deposição de sedimento e não alterar muito as condições experimentais em relação ao ambiente natural. Porém, a eficiência desta técnica depende muito da condutividade elétrica da água. Em rios com alta condutividade o pulso elétrico não tem se mostrado efetivo em excluir os animais, principalmente os de pequeno porte.

Apesar das limitações, os experimentos de manipulação constituem uma importante ferramenta para o avanço dos estudos de ecologia de ecossistemas. Investigações futuras sob diferentes condições abióticas e bióticas poderão permitir uma melhor adequação das técnicas de exclusão, ou mesmo, permitir o desenvolvimento de novas técnicas que gerem importantes contribuições para a compreensão da estrutura das comunidades de riachos.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Wilson Uieda pelas discussões proveitosas acerca do assunto trabalhado e pelas críticas ao manuscrito, a Jelly Makoto Nakagaki pela leitura ao manuscrito e à Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de São Paulo pelo auxílio recebido (FAPESP Proc. 96/4994-3).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Connell, J.H., 1974. Ecology: field experiments in marine ecology. P. 21-54. In: R. Mariscal (ed.). *Experimental marine biology*. Academic Press, New York.
- Cooper, S.D.; Walde, S.J. & Peckarsky, B.L., 1990. Prey exchange rates and the impact of predators on prey populations in streams. *Ecology*, 71(4): 1503-1514.
- Creed Jr., R.P., 1994. Direct and indirect effects of crayfish grazing in a stream community. *Ecology*, 75(7): 2091-2103.
- Flecker, A.S., 1992. Fish trophic guilds and the structure of a tropical stream: weak direct vs. strong indirect effects. *Ecology*, 73(3): 927-940.
- Flecker, A. S., 1996. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology*, 77(6): 1845-1854.
- Flecker, A. S., 1997. Habitat modification by tropical fishes: environmental heterogeneity and the variability of interaction strength. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 16(1): 286-295.
- Gelwick, F.P. & Matthews, W.J., 1992. Effects of an algivorous minnow on temperate stream ecosystem properties. *Ecology*, 73: 1630-1645.
- Hart, D.D., 1992. Community organization in streams: the importance of species interactions, physical factors, and chance. *Oecologia*, 91: 220-228.
- Harvey, B.C. & Hill, W.R., 1991. Effects of snails and fish on benthic invertebrate assemblages in a headwater stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 10: 263-270.
- Hill, W.R. & Knight, A. W, 1987. Experimental analysis of the grazing interaction between a mayfly and stream algae. *Ecology*, 68: 1955-1965.
- Hulberg, L. W. & Oliver, J.S., 1980. Caging manipulations in marine soft-bottom communities: importance of animal interactions or sedimentary habitat modifications. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1130-1139.
- Jones, C.G.; Lawton, J.H. & Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.
- Lake, P. S., 1990. Disturbing hard and soft bottom communities: A comparison of marine and freshwater environments. *Australian J. Ecology*, 15: 477-488.
- Lawton, J.H. & Jones, C.G., 1995. Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. p. 141-140. In: C.G. Jones and J.H. Lawton (eds.). *Linking species and ecosystems*. Chapman & Hall, New York.
- Matthews, W.J.; Stewart, A.J. & Power, M.E., 1987. Grazing fishes as components of North American stream ecosystems: effects of *Camptostoma anomalum*. p.128-135. In: W.J. Matthews & D.C. Heins (eds.). *Community and evolutionary ecology of North American stream fishes*. University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Peckarsky, B.L., 1980. The influence of detritus upon colonization of stream invertebrates. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 957-963.
- Peckarsky, B.L., 1985. Do predaceous stoneflies and siltation affect the structure of stream insect communities colonizing enclosures?. *Can. J. Zoology*, 63: 1519-1530.
- Peckarsky, B.L., 1986. Colonization of natural substrates by stream benthos. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 700-709.
- Peckarsky, B.L. & Penton, M.A., 1990. Effects of enclosures on stream microhabitat and invertebrate community structure. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 9(3): 249-261.
- Power, M.E., 1984. The importance of sediment in the grazing ecology and size class interactions of an armored catfish, *Ancistrus spinosus*. *Env. Biol. Fish.*, 10: 173-181.

- Power, M.E., 1987. Predator avoidance by grazing fishes in temperate and tropical streams: importance of stream depth and prey size. p. 333-351. In: W.C. Kerfoot & A. Sih (eds.) *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.
- Power, M.E., 1990. Resource enhancement by indirect effects of grazers: armored catfish, algae, and sediment. *Ecology*, 71: 897-904.
- Power, M.E.; Matthews, W.J. & Stewart, A.J., 1985. Grazing minnows, piscivorous bass, and stream algae: dynamics of a strong interaction. *Ecology*, 66: 1448-1456.
- Pringle, C.M.; Blake, G.A.; Covich, A.P.; Buzby, K.M. & Finley, A., 1993. Effects of omnivorous shrimp in a montane tropical stream: sediment removal, disturbance of sessile invertebrates and enhancement of understory algal biomass. *Oecologia*, 93: 1-11.
- Pringle, C.M. & Blake, G.A., 1994. Quantitative effects of Atyidae shrimp (Decapoda: Atyidae) on the depositional environment in a tropical stream: use of electricity for experimental exclusion. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51: 1443-1450.
- Pringle, C.M. & Hamazaki, T., 1997. Effects of fishes on algal response to storms in a tropical stream. *Ecology*, 78(8): 2432-2442.
- Pringle, C.M. & Hamazaki, T., 1998. The role of large omnivores in a tropical stream: separating diurnal and nocturnal effects. *Ecology* (in press).
- Walde, S.J. & Davies, R. W., 1984. Invertebrate predation and lotic prey communities: evaluation of in situ enclosure/exclosure experiments. *Ecology*, 65(4): 1206-1213.