UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

LUCAS WALDIR ZORZETTI

CONSEQUÊNCIAS DO AUMENTO DA TEMPERATURA GLOBAL EM INSETOS PREDADORES DE ECOSSISTEMAS LÊNTICOS TROPICAIS

CAMPINAS

2020

LUCAS WALDIR ZORZETTI

Consequências do aumento da temperatura global em insetos predadores de ecossistemas lênticos tropicais

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia

Orientador: PROF DR GUSTAVO QUEVEDO ROMERO
Co-orientadora: DRA PAULA MUNHOZ DE OMENA

ESTE ARQUIVO DIGITAL CORRESPONDE À VERSÃO FINAL DA DISSERTAÇÃO DEFENDIDA PELO ALUNO LUCAS WALDIR ZORZETTI E ORIENTADA PELO GUSTAVO QUEVEDO ROMERO E PELA PAULA MUNHOZ DE OMENA.

CAMPINAS

2020

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Biologia
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

Z78c

Zorzetti, Lucas Waldir, 1994-
Consequências do aumento da temperatura global em insetos predadores de ecossistemas lênticos tropicais / Lucas Waldir Zorzetti. – Campinas, SP : [s.n.], 2020.

Orientador: Gustavo Quevedo Romero.
Coorientador: Paula Munhoz de Omena.
Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Mudanças climáticas. 2. Água doce. 3. Inseto aquático - Ecologia. 4. Predador-presa. 5. Microcosmos. I. Romero, Gustavo Quevedo, 1974-. II. Omena, Paula Munhoz, 1982-. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: Consequences of the increase in global temperature in insect predators of tropical lentic ecosystems
Palavras-chave em inglês:
Climate changes
Fresh water
Aquatic insects - Ecology
Predator-prey
Microcosms
Área de concentração: Ecologia
Titulação: Mestre em Ecologia
Banca examinadora:
Paula Munhoz de Omena [Coorientador]
Pablo Augusto Poleto de Antiqueira
Fernando Rodrigues da Silva
Data de defesa: 20-01-2020
Programa de Pós-Graduação: Ecologia

Identificação e informações acadêmicas do(a) aluno(a)
- ORCID do autor: https://orcid.org/0000-0002-8114-7949
- Currículo Lattes do autor: http://lattes.cnpq.br/8822226060530312

Campinas, 20 de Janeiro de 2020.

COMISSÃO EXAMINADORA

Dra. Paula Munhoz de Omena

Dr. Pablo Augusto Poleto de Antiqueira

Prof Dr. Fernando Rodrigues da Silva

Os membros da Comissão Examinadora acima assinaram a Ata de Defesa, que se encontra no processo de vida acadêmica do aluno.

A Ata da defesa com as respectivas assinaturas dos membros encontra-se no SIGA/Sistema de Fluxo de Dissertação/Tese e na Secretaria do Programa de Pós graduação em Ecologia do Instituto de Biologia da Unicamp.

Dedico essa dissertação ao meu avô **Antônio Roque de Godoy [In Memoriam]**, por ter nos deixado o legado de sabedoria e experiência de toda uma vida dedicada a ser o querido patriarca de nossa grande família. Que Nosso Senhor Jesus Cristo o tenha naqueles mesmos braços que se abriram à salvação do mundo.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Deus Eterno, Criador e Sustentador de todas as coisas, por ter me guiado em todos os momentos desse trabalho. À Nosso Senhor Jesus Cristo, cuja paixão, morte e ressurreição nos deu a salvação, sem a qual nada mais na vida faria sentido. Ao Divino Espírito Santo por sustentar a alma deste indigno servo no caminho da santidade. À Maria Santíssima, mãe de Deus e nossa, por amparar-me sempre com sua poderosa intercessão. Agradeço à toda minha família, sem a qual não teria superado as dificuldades da vida, à minha mãe Maria da Penha de Godoy Zorzetti por ser tão criativa e sempre me ajudar a resolver os problemas, inclusive criando o design das armadilhas de oviposição. Ao meu Pai Valdecir Antônio Zorzetti por sempre ter me incentivado no amor à pesquisa da natureza. À minha irmã Gabrielli Victoria Zorzetti pelas conversas divertidas e boas risadas. Às minhas avós Maria Domingas Lopes de Godoy e Dilma Theresinha Ferreira Zorzetti [in memoriam], por toda a sabedoria de vida passada a mim através das inúmeras histórias de suas vidas e seus vastos conhecimentos de plantas e animais, que superam o de muitos profissionais.

Agradeço ao meu orientador Prof Dr Gustavo Quevedo Romero por confiar e me dar a oportunidade de trabalhar nesse projeto, que tanto me ensinou profissional e humanamente. À minha co-orientadora Dra Paula Munhoz de Omena, que foi de suma importância no refinamento do projeto, no trabalho de campo e por sempre ter me norteado nas inúmeras questões que surgiram. Agradeço a todos os colegas do laboratório de Interações Multitróficas e Biodiversidade (LIMBIO) que me aconselharam e ajudaram a lapidar as ideias do projeto, especialmente à Sandra Benavides G., que fez uma importantíssima parceria no trabalho de campo, sem a qual o projeto não vingaria. Agradeço também à banca de análise prévia, Dra Camila Vieira, professora Simone Vieira e professor João Vasconcellos Neto, pelas ótimas sugestões e ajuda indispensável.

Agradeço aos amigos que me deram um apoio fundamental, sem os quais a vida não teria graça. A Anderson dos Santos Paschoalon pela amizade de longa data (um verdadeiro irmão), com nossas longas e divertidas conversas que geraram inúmeros insights incríveis. À Rubens Guellere, que sempre me trouxe questões extremamente estimulantes e conversas profundas e agradáveis. À Thalles Pereira, parceria frutuosa

tanto no trabalho como na vida com Deus. À Tiago H. de Oliveira, parceiro de longa data e das divertidas noites de observações astronômicas e trilhas nas montanhas de Amparo. Ao pessoal de minha casa na moradia estudantil, a grande Tetrarquia de Andorra P7, longa vida ao Império de Andorra! Às diversas pessoas que de alguma forma fizeram parte de minha história e jornada. Também quero agradecer profundamente todos do Centro Cultural do Castelo, pelas ricas formações e amizades, que me ensinaram o verdadeiro significado do trabalho.

Agradeço à Universidade Estadual de Campinas pela estrutura e o tradicional apoio à pesquisa científica de ponta no Brasil. Agradeço à prefeitura de Jundiaí, à base ecológica Miguel de Castarde Filho e à guarda Florestal de Jundiaí pela agradável estadia, infraestrutura e simpatia em meu período de campo no Parque Municipal da Serra do Japi. Em especial aos guardas florestais Deverlei e Oliveira, pelos jantares animados e dicas de pesca.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, processo CAPES – PROEX: 1688675 - 0487.

RESUMO

O aumento das temperaturas médias globais pode influenciar as interações ecológicas por meio de mudanças nas taxas metabólicas e comportamentais dos organismos. A resposta da interação predador-presa ao aumento de temperatura depende da resposta relativa das espécies envolvidas, que pode variar por diferentes sensibilidades termais, comportamentos, tamanho do predador e estratégias de predação. Os organismos ectotermos de ecossistemas lênticos tropicais, que regulam sua temperatura interna a partir de fontes externas, são especialmente vulneráveis às mudanças climáticas. Logo, é fundamental entender a influência do aumento das temperaturas globais sobre o comportamento e o crescimento de predadores nesses sistemas. Para analisar essa influência, comparamos o comportamento de predação, *i.e.*, o tempo de captura, o tempo de manipulação da presa, a taxa de consumo, e as taxas de crescimento de predadores em microcosmos sob temperatura ambiental e 4°C acima da temperatura ambiental, conforme previsto por modelos climáticos para 2100. Utilizamos quatro espécies de insetos predadores de ecossistemas lênticos, dois Hemiptera e dois Odonata: respectivamente, *Belostoma sp., Buenoa sp., Erythrodiplax sp. e Nehalennia sp.* Elas possuem diferentes peças bucais, estratégias de predação, dentre outras características. Utilizamos modelos lineares de efeito misto e análises de covariância para mensurar o efeito do aquecimento, com o tamanho corporal como covariável. O aquecimento influenciou principalmente o tempo de captura, a taxa de consumo e a taxa de crescimento, enquanto o tempo de manipulação da presa não foi significativamente alterado pelo aumento da temperatura. O tamanho corporal interagiu com o aquecimento em algumas medidas, mostrando ser importante sua consideração na resposta às mudanças climáticas. O aumento de temperatura levou a um menor tempo de captura em *Belostoma sp.*, interagiu com o tamanho em *Erythrodiplax sp.* e *Nehalennia sp.*, enquanto aumentou o tempo de captura em *Buenoa sp.* O tempo de manipulação foi influenciado apenas pelo tamanho em *Erythrodiplax sp.* As taxas de consumo aumentaram com o aquecimento em *Belostoma sp.*, e diminuíram em *Buenoa sp.* Já em *Erythrodiplax sp.* o consumo variou com o tamanho em cada tratamento, apresentando uma interação mais complexa. Quanto às taxas de crescimento, *Belostoma sp.* apresentou uma aceleração nos tamanhos menores por conta do aumento de temperatura, porém essa aceleração foi reduzida nos maiores. Nossos resultados sugerem que a resposta dos predadores aquáticos não é homogênea, e que pode variar dependendo de características como diferentes sensibilidades termais, faixas de tamanho, comportamentos, estratégias de predação e tipos de presa. O fato de o tamanho corporal influenciar diferencialmente a resposta comportamental e fisiológica dos predadores pode indicar que diferenças interespecíficas podem interferir na relação entre o tamanho e a resposta da predação ao aquecimento. A resposta dessa interação ao aquecimento mostrou não seguir um padrão único entre as diferentes espécies de predadores e isso deve ser levado em conta na conservação da biodiversidade dos ecossistemas de água doce frente às mudanças climáticas.

Palavras-chave: Mudanças climáticas; Água doce; Inseto Aquático - Ecologia; Predador-presa; Microcosmos;

ABSTRACT

The increase in mean global temperatures may affect the ecological interactions through its changes on the metabolic and behavioral rates of the organisms. The predator-prey interaction' response to the increase in temperature depending on the relative response of the involved species. This response can vary due to different thermal sensitivities, behaviors, predator's size, and predation strategies. The ectotherm organisms from tropical lentic ecosystems that regulate its body temperature from external sources are especially vulnerable to climate changes. Thus, it is fundamental to understand how warming affects the behavior and the growth of predators in these systems. To analyze this influence, we compare predation behavior, i.e., the capture time, prey handling time, and consumption rate, and the growth rates of predators in microcosms under room temperature and 4°C above the room temperature, according to the predicted by climate models for the year 2100. We used four species of predator insects from lentic ecosystems, two Hemiptera and two Odonata, respectively, Belostoma sp., Buenoa sp., Erythrodiplax sp., and Nehalennia sp. They have different mouth parts, predation strategies, among other features. We analyzed the effect of warming using linear mixed-effects models and analysis of covariance (ANCOVA), with the size as the covariable. Warming affects mainly the capture times, consumption rates, and growth rates, while the prey handling time was not significantly altered by it. Body size interacts with the warming in some measures, proving to be important in response to climate changes. The higher temperature led to less capture time in Belostoma sp., interacted with size in Erythrodiplax sp. and Nehalennia sp., while increased with the treatment in Buenoa sp. The prey handling time was only affected by size in Erythrodiplax sp. The consumption rates increased in the higher temperature in Belostoma sp. but decreased in Buenoa sp. In Erythrodiplax sp., the consumption varied with size in each treatment, showing a more complex interaction. Regarding growth rates, Belostoma sp. showed an acceleration in smaller sizes caused by warming, but this acceleration was weaker in the bigger ones. Our results suggest that the response of aquatic predators is not homogeneous. And that may vary depending on traits like different thermal sensitivities, size ranges, behaviors, predation strategies, and prey types. Also, as the size differentially affects the behavioral and physiological response of predators, interspecific differences might interfere with the body size effects on the predation response to increased temperatures. The response of this interaction to warming seems not to follow a unique pattern between the differnt species of predators. This must be considered in the conservation of the biodiversity of freshwater ecosystems in the face of the recent climate changes.

Keywords: Climate changes; Freshwater; Aquatic Insect - Ecology; Predator-prey; Microcosms;

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL 12

A TEMPERATURA NOS SISTEMAS ECOLÓGICOS 12
A INFLUÊNCIA DA TEMPERATURA NO TAMANHO CORPORAL DOS ORGANISMOS 16
AS INTERAÇÕES PREDADOR-PRESA E AS MUDANÇAS CLIMÁTICAS 18
O PAPEL DO TAMANHO CORPORAL NAS INTERAÇÕES PREDADOR-PRESA E AS MUDANÇAS CLIMÁTICAS 22
LITERATURA CITADA 24

ARTIGO 1 - MANUSCRITO NÃO PUBLICADO 33

RESUMO 35
INTRODUÇÃO 36
MATERIAL E MÉTODOS 40
LOCAL DE ESTUDO E ORGANISMOS 40
EXPERIMENTAL DESIGN 42
ANÁLISE DOS DADOS 47
RESULTADOS 48
DISCUSSÃO 58
AGRADECIMENTOS 62
REFERÊNCIAS 63

APÊNDICES 71

APÊNDICE I 72
DESIGN DA ARMADILHA DE OVIPOSIÇÃO RECICLÁVEL 72
APÊNDICE II 74
DETALHES DO FUNCIONAMENTO DO SISTEMA DE AQUECIMENTO 74

ANEXOS 78

DECLARAÇÃO DE NÃO NECESSIDADE DO CERTIFICADO DA COMISSÃO DE ÉTICA NO USO DE ANIMAIS (CEUA) DA UNICAMP 78
DECLARAÇÃO REFERENTE AOS DIREITOS AUTORAIS 79

"All nature is but art, unknown to thee;

All chance, direction, which thou canst not see;

All discord, harmony not understood;

All partial evil, universal good.

And, spite of pride, in erring reason's spite,

One truth is clear, 'Whatever is, is right."

Alexander Pope ("An Essay on Man")

A Temperatura nos Sistemas Ecológicos

Dentre os principais impactos das mudanças climáticas recentes na biosfera, destacam-se as alterações no ciclo do carbono, mudanças nos padrões de precipitações e o aumento das temperaturas médias globais (IPCC, 2014; Bradford *et al.*, 2016; Cleaveland, 2016; Sun *et al.*, 2018). Tais mudanças são muito provavelmente causadas por influências antrópicas, tais como a emissão de gases do efeito estufa por meio da queima de combustíveis fósseis e desmatamento (Mitchell and Jones, 2005; Flato *et al.*, 2013; Lawrence and Vandecar, 2015; Hansen and Stone, 2016). Para uma melhor compreensão dos efeitos do aquecimento sobre os sistemas ecológicos, muitos estudos tem utilizado experimentos baseados em previsões de modelos climáticos, os quais tem mostrado resultados robustos, sendo, portanto, ferramentas ecológicas muito úteis (Moss *et al.*, 2010). Utilizando as previsões dos modelos climáticas, é possível estimar os efeitos do aumento de temperatura do ambiente em diferentes níveis de complexidade estrutural. Estudos recentes testaram os efeitos das mudanças climáticas nas interações ecológicas em sistemas naturais com o uso de modelos múltiplos do Painel Internacional de Mudanças Climáticas (IPCC na sigla original) (Shurin *et al.*, 2012; Antiqueira, Owen L. Petchey and Romero, 2018). Segundo o IPCC (*Intergovernment Panel on Climate Change)* e PBMC (Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas), as temperaturas médias globais aumentarão em 1.8°C nos cenários mais otimistas de emissão de dióxido de carbono e 4°C nos pessimistas para o ano 2100, (PBMC, 2013; IPCC, 2014). Porém, a variabilidade dos sistemas naturais deve ser incorporada nos experimentos conduzidos, como as variações circadianas, a fim de alcançar uma melhor aproximação dos valores estimados em modelos naturais, como reportado em estudos recentes (Yvon-Durocher *et al.*, 2010; Antiqueira, Owen L. Petchey and Romero, 2018). Além disso, é necessário compreender como o aumento esperado da temperatura para as próximas décadas influencia os padrões e processos que atuam no nível dos organismos e de suas interações (Gilman *et al.*, 2010).

O metabolismo é o meio pelo qual os organismos trocam e transformam matéria e energia com o ambiente em que vivem, por meio de um conjunto de reações químicas que permite a manutenção da vida (Brown *et al.*, 2004; Sibly, Brown and Kodric-Brown, 2012). Dessa forma, os organismos interagem tanto com o ambiente quanto com outros organismos por meio das diversas relações ecológicas, de forma que não é possível estimar suas taxas fisiológicas e comportamentais fora de seu contexto biótico e abiótico (Levin *et al.*, 2009). Os elementos fundamentais dos processos fisiológicos e ecológicos são os fluxos de matéria e energia. A biomassa dos organismos e a temperatura (nível de energia térmica), são elementos que determinam em grande parte a velocidade de tais processos (Brown and Sibly, 2012). Assim, tanto o tamanho corporal dos organismos quanto a temperatura podem ser utilizados para modelar as taxas metabólicas e, como consequência, as taxas em que os indivíduos interagem entre si e com o ambiente, *i.e.*, as taxas ecológicas (Sibly, Brown and Kodric-Brown, 2012). Portanto, para se compreender as consequências do aumento de temperatura nos sistemas ecológicos é necessária uma abordagem metabólica da ecologia (Brown *et al.*, 2004). Os efeitos do tamanho corporal e temperatura que influenciam os organismos são equivalentes aos que ocorrem em níveis ecológicos hierarquicamente mais complexos, como populações e comunidades. Partindo desses princípios, James H. Brown e seus colaboradores desenvolveram a Teoria Metabólica da Ecologia (TME), que procura compreender como os processos fisiológicos, ecológicos e evolutivos influenciam e são influenciados pelas taxas metabólicas individuais (Brown *et al.*, 2004; Sibly, Brown and Kodric-Brown, 2012). A TME parte da premissa de que as taxas metabólicas são fundamentais à ecologia, porque é por meio delas que os organismos interagem com seu ambiente biótico e abiótico (Brown *et al.*, 2004; Marquet *et al.*, 2014). Partindo das relações fisiológicas conhecidas entre tamanho, temperatura e as taxas metabólicas individuais, a TME permite a modelagem de diversos processos ecológicos utilizando estas duas variáveis: tamanho corporal e temperatura (Brown and Sibly, 2012; Brown, Sibly and Kodric-Brown, 2012). Mesmo que a TME não consiga explicar toda a variação nos processos ecológicos, os desvios de suas predições podem servir de referência para avaliar a importância de outras variáveis que influenciam os processos biológicos (Tilman *et al.*, 2004; Enquist, West and Brown, 2009).

Max Kleber, ao longo do século XX (Kleiber, 1932, 1947, 1961), observou que a taxa metabólica total dos organismos é proporcional ao seu tamanho corporal elevado a um expoente

de ¾ (Equação 1Equação 1). A razão de ambos os lados da Equação 1, resulta na razão da taxa metabólica pela massa (Exemplo de unidade de medida comum: mm^3 O_2 / gr/ h), assim, o expoente muda para -1/4 (Equação 2). Como a taxa metabólica por massa corporal reflete melhor a velocidade do gasto energético dos tecidos do corpo que a taxa metabólica total, as taxas individuais (i.e., de consumo, crescimento, desenvolvimento), tendem a desacelerar com o tamanho corporal (Hildrew, Raffaelli and Edmonds-Brown, 2007; Brown and Sibly, 2012). Essa razão foi extensivamente encontrada ao longo dos anos em vários grupos de organismos (Savage *et al.*, 2004; Marquet, 2005), e é utilizada para modelar várias taxas ecológicas, como o consumo e o crescimento populacional (Sibly, Brown and Kodric-Brown, 2012). A temperatura, por outro lado, acarreta uma resposta complexa nos organismos, na forma de curvas termais (Angilletta, 2006; Schulte, Healy and Fangue, 2011). As taxas relacionadas ao metabolismo dos organismos começam a ser afetadas em uma temperatura mínima crítica, então, essas taxas metabólicas se elevam com a temperatura até um ótimo termal, e a partir deste ponto apresentam uma queda até o ponto das temperaturas máximas críticas (Figura 1). A equação mais utilizada para modelar essas respostas é a equação de Arrhenius (Equação 3), inicialmente desenvolvida na área de físico-química, mas que se mostrou útil na modelagem de efeitos termais nos organismos (Atkinson, 1994, 1996), já que o metabolismo é baseado em reações bioquímicas (Clarke, 2006; Brown and Sibly, 2012). Incorporando essas duas razões, de tamanho corporal e temperatura com o metabolismo, Brown *et al*. (Brown *et al.*, 2004; Brown and Sibly, 2012) propuseram uma equação central para a TME (Equação 4). Com esse modelo central, podemos inferir que as taxas ecológicas relacionadas ao metabolismo por massa (*i.e.*, consumo, crescimento, desenvolvimento) irão diminuir proporcionalmente ao tamanho corporal dos organismos. Por outro lado, as taxas ecológicas aumentam de forma acelerada com um aquecimento abaixo da temperatura ótima (Ver as predições do artigo). Com essas equações, a TME forneceu a base de modelos para vários níveis de complexidade ecológica (Duncan, Forsyth and Hone, 2007; Knies and Kingsolver, 2010; Anderson-Teixeira and Vitousek, 2012; Ohlberger, 2013). Contudo, o efeito do aumento da temperatura em parâmetros ecológicos específicos pode ser mais complexo, devido a muitos deles incorporarem processos com sensibilidades termais distintas (*e.g.*, tempo de manipulação da presa em predadores) (Sentis, Hemptinne and Brodeur, 2013). As taxas ecológicas podem ter sensibilidades distintas por conta das diferentes sensibilidades dos processos bioquímicos e fisiológicos subjacentes a elas (Pawar *et al.*, 2016).

Equação 1 Lei de Kleiber para taxa metabólica total. I é a taxa metabólica total, M é a biomassa do organismo, Io é uma constante de normalização e γ = ¾.

$$I = I_0 M^{\gamma}$$

Equação 2 Lei de Kleber para taxa metabólica por massa. B é a taxa metabólica por massa, M é a biomassa do organismo, Bo é uma constante de normalização e α = -¼.

$$B = B_0 M^{\alpha}$$

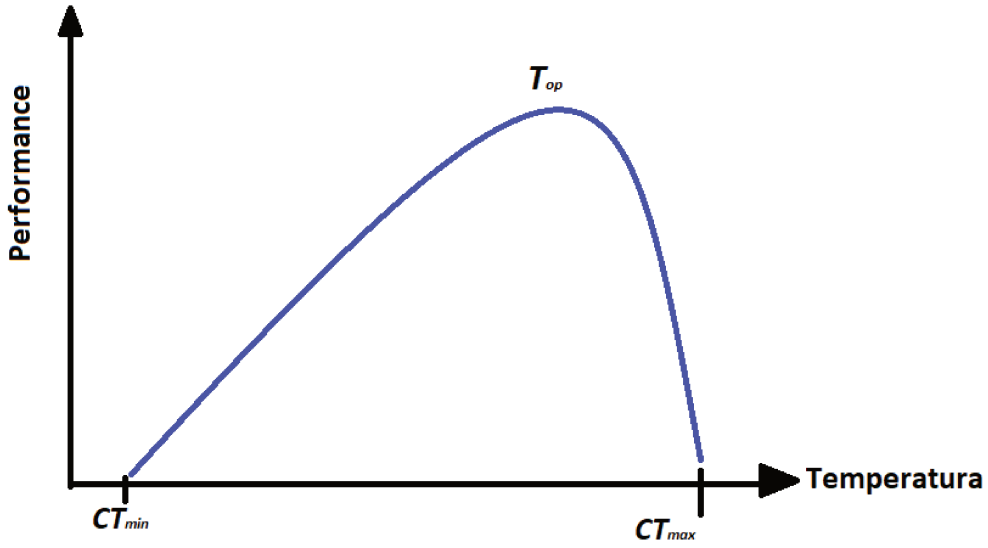

Figura 1. Exemplo de curva de performance termal, onde T_{op} é a Temperatura ótima para a performance de dado atributo (como crescimento, consumo, e.g.), CT_{min} é a capacidade térmica mínima (que possibilita tal atributo) e CT_{max} é a capacidade térmica máxima.

Equação 3 Lei de Arrhenius aplicada ao metabolismo. B é a taxa metabólica por massa, B_0 é uma constante de normalização, E é a energia de ativação, K é a constante de Boltzmann (K = $1{,}3806513.10^{-23}$ Joules / Kelvin) (Qu et al., 2017) e T a temperatura em Kelvin.

$$B = B_0 e^{-\frac{E}{KT}}$$

Equação 4 Equação central da teoria metabólica da Ecologia. B é a taxa metabólica por massa, B_0 é uma constante de normalização, M é a massa do organismo, α = -¼, E é a energia de ativação, K é a constante de Boltzmann (K = 1,3806513.10^{-23} Joules / Kelvin) (Qu et al., 2017) e T a temperatura em Kelvin.

$$B = B_0 M^{\alpha} e^{-\frac{E}{KT}}$$

A Influência da Temperatura no Tamanho Corporal dos Organismos

Como visto, as taxas metabólicas são dependentes do tamanho corporal e da temperatura e, por sua vez, podem determinar as taxas ecológicas. Porém, tem sido também demonstrado que o aumento da temperatura influencia o tamanho corporal dos organismos (Gardner *et al.*, 2011). De fato, já em 1847 Carl Bergmann observou que o tamanho das espécies tende a aumentar com a latitude, sugerindo uma relação direta entre grandes tamanhos à ambientes mais frios (Mayr, 1956). Frances C. James então, propôs uma versão intraespecífica da regra de Bergmann em 1970, onde afirmava que o tamanho médio das populações das espécies era menor em climas quentes (James, 1970). Durante o século XX, outras relações de tamanhos de partes do corpo como extremidades e coração foram observadas (Reiss, 1989; Müller *et al.*, 2014). Com o tempo, uma relação mais direta foi observada para organismos ectotermos, para os quais a temperatura em que se desenvolveram era inversamente proporcional ao seu tamanho na maturidade, ou seja, maiores em baixa temperatura e menores em altas (Atkinson, 1994). Essa relação ficou conhecida como Regra da Temperatura e Tamanho (*Temperature Size Rule* no original, TSR), e foi já testada e confirmada para a maioria dos grupos de organismos ectotermos (Atkinson, 1994; Atkinson, Morley and Hughes, 2006). A TSR foi verificada até mesmo em espécies fósseis, como relação inversa entre tamanho e temperatura (Hunt and Roy, 2006), e diminuição do tamanho médio de espécies em máximos termais (Smith *et al.*, 2009), mostrando ser uma relação universal nos ectotermos.

Como observado anteriormente, a temperatura tende a acelerar as taxas metabólicas e as taxas relacionadas ao metabolismo. Por exemplo, o crescimento dos indivíduos que se

desenvolvem sob altas temperaturas tende a ser acelerado. Porém, as taxas de desenvolvimento também aceleram, diminuindo o tempo de maturação, independentemente do crescimento, o que resulta em tamanhos menores na maturidade (Atkinson, Morley and Hughes, 2006; Ohlberger, 2013). Essa relação pode ser explicada fisiologicamente pela razão entre as diferentes sensibilidades termais dos processos de crescimento e divisão celulares. Se o crescimento for menos sensível que o desenvolvimento, as células atingirão seu limite de divisão celular antes de crescerem até tamanhos grandes, o que poderia resultar em células menores e em menor número. As exceções à regra apresentam o inverso: taxas de crescimento mais termalmente sensíveis que as de desenvolvimento (Walters and Hassall, 2006). Além disso, os maiores tamanhos podem ter certas desvantagens em relação aos menores, como o maior custo energético, maior stress térmico devido à menor relação superfície-volume e um tempo de desenvolvimento maior que aumenta o risco de não atingirem a maturidade (Blanckenhorn, 2000; Kruuk, 2017). Essas reduções no tamanho dos organismos são encontradas em todos os ambientes, porém nos ambientes aquáticos são significativamente maiores (Daufresne, Lengfellner and Sommer, 2009; Forster, Hirst and Atkinson, 2012). Devido à solubilidade do oxigênio ser menor em altas temperaturas, a disponibilidade do oxigênio nesses ambientes foi sugerida como um fator chave na explicação de tais padrões nesses ambientes (Hoefnagel and Verberk, 2015; Audzijonyte *et al.*, 2019). Dessa forma, os organismos de tamanhos menores possuiriam uma vantagem em ambientes quentes pois, por apresentarem maior razão entre superfície e volume, são mais eficientes no suprimento de oxigênio ligado à difusão (Forster, Hirst and Atkinson, 2012; Audzijonyte *et al.*, 2019). Uma vez que em águas mais quentes a biodisponibilidade do oxigênio diminui, a capacidade respiratória desses organismos limita suas tolerâncias térmicas (Verberk and Bilton, 2013). Essa redução no tamanho corporal individual pode também atingir os níveis ecológicos superiores, como (i) a diminuição do tamanho médio das populações, (ii) o aumento da proporção de espécies menores e (iii) a diminuição do tamanho médio das comunidades (Daufresne, Lengfellner and Sommer, 2009). Essas reduções induzidas pelo aumento das temperaturas globais podem influenciar não somente as populações mas também as interações entre as espécies que compõem as redes tróficas (Yvon-Durocher *et al.*, 2011; Lurgi, Lopez and Montoya, 2012; U. Brose *et al.*, 2012; O'Gorman *et al.*, 2017), Essas interações inter e intraespecíficas dependem das relações entre tamanho do consumidor e tamanho do recurso (Nakazawa, 2017).

As Interações Predador-Presa e as Mudanças Climáticas

As interações entre consumidores e recursos são fatores fundamentais à estrutura das comunidades (Ings *et al.*, 2009; Levin *et al.*, 2009). Essas interações geram redes de associações entre os organismos de uma comunidade (Levin *et al.*, 2009; McDonald-Madden *et al.*, 2016). Entre os consumidores, o predador é definido como um inimigo natural que mata sua vítima a fim de utilizar os recursos contidos nela (Figura 2), diferenciando-se na forma de consumo portanto, de outros grupos tais como (i) pastadores, (ii) parasitas (Levin *et al.*, 2009). As interações entre predadores e presas se destacam por influenciar indiretamente os níveis tróficos inferiores e auxiliar na promoção da estabilidade das redes tróficas por meio de controle *top-down* (Estes *et al.*, 2011). Esse controle constitui-se de um efeito indireto de predadores de níveis tróficos superiores nos níveis abaixo do recurso em que se alimentam. Por exemplo, em uma cadeia tritrófica, constituída de uma espécie de planta, um herbívoro e um carnívoro, o carnívoro pode influenciar indiretamente a abundância da planta ao se alimentar do herbívoro. Contudo, a influência dinâmica que uma espécie exerce sobre outras é denomida de força de interação (Berlow *et al.*, 2004). Essa influência dinâmica pode variar devido alguns atributos das espécies como, por exemplo, a razão de tamanho entre o predador e a presa (O'Gorman *et al.*, 2010; Petchey and Dunne, 2012). Entretanto, na literatura científica encontramos variadas formas de medir a força de interação (Berlow *et al.*, 2004), as quais podem ser classificadas em (i) medidas diretas, que estimam diretamente a força com que as espécies interagem, e (ii) medidas indiretas, que procuram estimar a influência indireta das mudanças em uma espécie sobre a densidade das demais em uma rede trófica (Berlow *et al.*, 2004; Nilsson and McCann, 2016). O fluxo de biomassa de uma espécie de presa que é transferida como consumo para seu predador é um exemplo de medida direta (Nilsson and McCann, 2016). Já os experimentos de exclusão de espécies em redes tróficas constituem exemplos de medidas indiretas (Zimmer *et al.*, 2017).

O conceito de força de interação foi desenvolvido a fim de se mensurar a influência dinâmica que uma espécie pode exercer em outras (Berlow *et al.*, 2004). Há dois tipos de medidas comumente utilizadas, as (i) relacionadas a *links* individuais entre as espécies, e (ii) as relacionadas aos efeitos de uma espécie nas propriedades da rede trófica (Berlow *et al.*, 2004, 2009). A dinâmica das redes tróficas determina como as comunidades se estruturam e se organizam (EMMERSON; YEARSLEY, 2004). Desse modo, é necessário combinar o conhecimento da estrutura de redes com o das forças de interação presentes, para entender como

as comunidades ecológicas funcionam (Neutel, Heesterbeek and de Ruiter, 2002; Emmerson and Yearsley, 2004; Wootton and Stouffer, 2016). Estudos reportam análises de redes com poucas interações fortes e muitas interações fracas, ou seja, poucas espécies que influenciam fortemente a dinâmica e estabilidade das redes tróficas e muitas que possuem uma contribuição individual mais fraca (Wootton and Stouffer, 2016). Essas poucas interações fortes, que se tornaram conhecidas como "espécies-chaves", sinalizaram que arranjos não aleatórios de forças de interação são críticos para a estabilidade e persistência das redes tróficas (Harley, 2011; Zimmer *et al.*, 2017).

Figura 2 Evento de predação, onde o predador mata sua vítima para consumir seus recursos. Crédito da foto: Lucas Waldir Zorzetti, todos os direitos reservados.

Com a necessidade de prever as consequências das mudanças climáticas, compreender os efeitos do aquecimento sobre as forças de interação está entre as metas importantes da ecologia contemporânea. Logo, os efeitos da temperatura devem ser analisados tanto em suas influências diretas sobre as taxas de predação quanto em sua interação com o tamanho dos organismos que interagem (Osmond *et al.*, 2017; Lindmark *et al.*, 2019). As taxas de consumo, que são

associadas a medidas diretas das forças de interação, e por usa vez, respondem à densidade de presas nos predadores, é denominada resposta funcional do predador (Holling, 1959). A resposta funcional pode ser categorizada em três tipos (Figura 3): (i) Resposta funcional do Tipo I, que origina uma relação linear positiva, assumindo que o tempo de manipulação do recurso é negligível em relação ao de captura, (ii) Resposta funcional do Tipo II, no qual as taxas de consumo desaceleram com o aumento da densidade das presas até atingir um valor máximo, que se estabiliza, pressupondo que o tempo de manuseio e tempo de busca da presa são comportamentos mutuamente exclusivos, e a (iii) Resposta Funcional do Tipo III, que é uma resposta semelhante ao tipo I em grandes densidades, porém com um período de aprendizado no reconhecimento da presa, o que gera uma aceleração no consumo em baixas densidades (Holling, 1959; Levin *et al.*, 2009). Em todos os tipos de resposta, o consumo é limitado pela saciedade do predador.

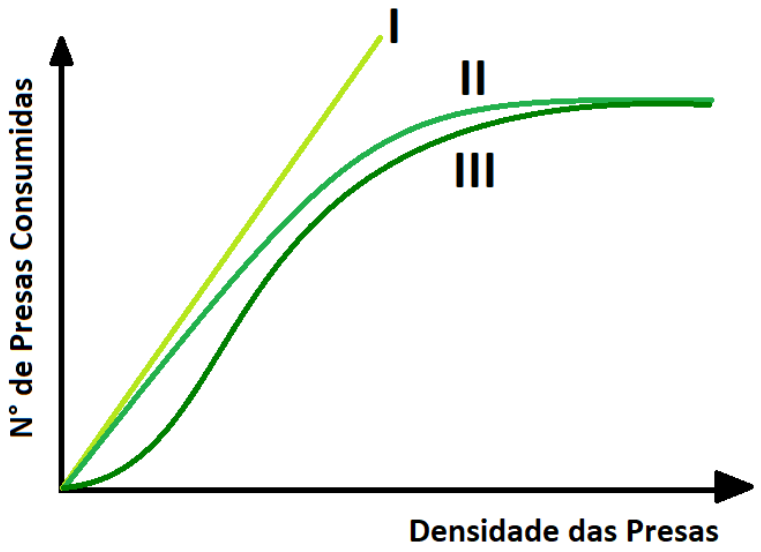

Figura 3 Os três tipos de respostas funcionais exibidas pelos predadores, segundo Holling (1959).

As variáveis importantes que determinam a resposta funcional do consumo dos predadores e, por conseguinte, as forças de interações diretas, incluem as taxas de ataque e os tempos de manuseio da presa (Kalinoski and DeLong, 2016). A taxa de ataque é comumente decomposta em medidas como distância de reação à presa, taxa de captura, e atributos dos predadores e presas como as velocidades de captura e de fuga (Sentis, Hemptinne and Brodeur,

2013; Allan *et al.*, 2017). A taxa de captura é definido como o a quantidade de presas capturadas em um dado tempo transcorrido por Por sua vez, o tempo de manuseio da presa inclui os processos de manuseio em si e processos digestivos, de processamento da presa (Sentis, Hemptinne and Brodeur, 2013). Como processos fisiológicos distintos podem variar em suas sensibilidades térmicas, é importante distingui-los a fim de não confundir os efeitos do aumento de temperatura nos componentes da interação de predação (Sentis, Hemptinne and Brodeur, 2013; Bideault, Loreau and Gravel, 2019). Considerando a resposta funcional dos predadores, é observada uma tendência das respostas do tipo II assemelharem-se às do tipo III sob o aquecimento (Uszko *et al.*, 2017). Isso pode ser devido a ser mais custoso a busca de presas em baixas densidades do que o retorno energético que elas poderiam oferecer (Uszko *et al.*, 2017). Essa explicação é corroborada por estudos que demonstram que o aquecimento pode aumentar o consumo dos predadores, mas com uma menor eficiência energética (Vucic-Pestic *et al.*, 2011). Isso pode acarretar num aumento do risco de extinção devido à fome, principalmente em predadores maiores, onde a demanda energética é maior (Hoppeler and Weibel, 2005). Consequentemente, as redes tróficas podem apresentar uma redução na diversidade pelo aumento de risco de extinção (Fussmann *et al.*, 2014). Esse aumento nas taxas de consumo pode ser causado pelas maiores taxas de ataque e menores tempos de manipulação das presas encontrado em experimentos de aquecimento em predadores (Allan *et al.*, 2017).

É importante atentar também para a resposta relativa, ou seja, a diferença entre a resposta do predador e da presa ao aquecimento, *i.e.*, se existem assimetrias em atributos relacionados à predação como a velocidade de movimento (Dell, Pawar and Savage, 2014; Ohlund *et al.*, 2014). O evento de predação só pode ocorrer nesse último exemplo se a velocidade de captura do predador for maior que a de fuga da presa (Ohlund *et al.*, 2014). A resposta da interação pode depender, então, de diferenças na resposta termal desses atributos (Figura 4), que podem ser provenientes de (i) valores máximos em temperaturas distintas, (ii) diferentes magnitudes dos ótimos termais e de (iii) diferentes formas de respostas termais (ectotermia ou endotermia) (Dell, Pawar and Savage, 2014). Além disso, a importância de certos parâmetros da predação pode variar dependendo do modo de predação (Dell, Pawar and Savage, 2014; Schmitz, 2017). Um predador do tipo senta-e-espera *e.g.*, não captura a presa por busca ativa, no entanto, o tempo de manuseio da presa é importante. O papel dos predadores é fundamental nos ecossistemas sob

efeito de aquecimento, pois podem modificar a vantagem competitiva das presas e o aumento da sua aptidão em resposta ao aquecimento (Tseng, Tseng and Connor, 2016; Thakur *et al.*, 2017).

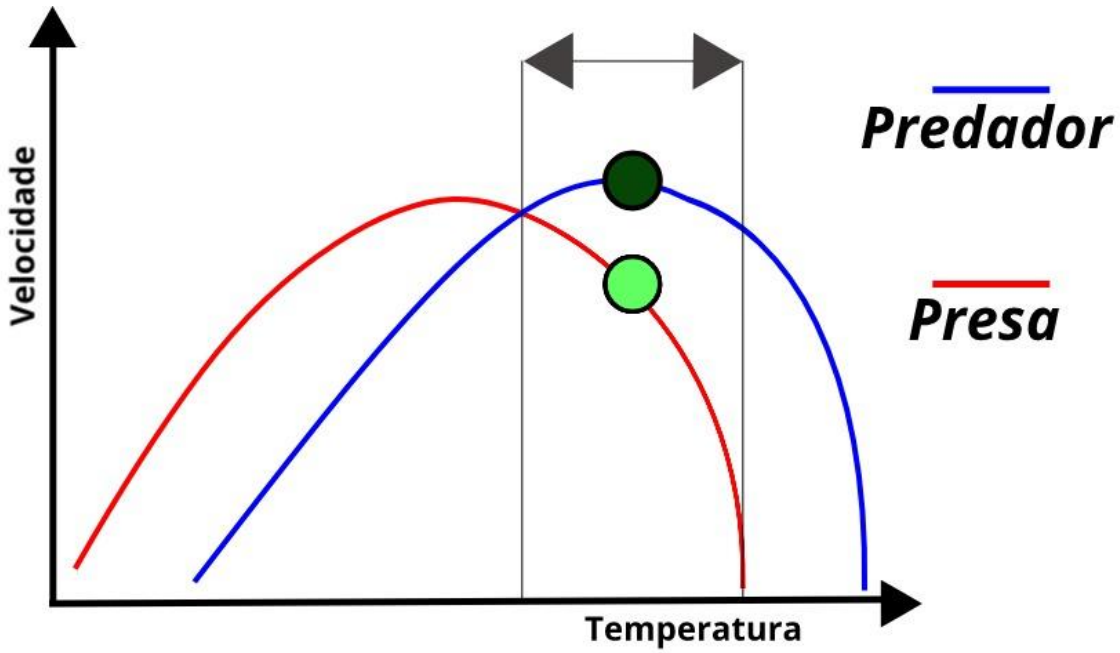

Figura 4 Curvas termais em relação à velocidade (de perseguição no predador e de escape na presa) demonstrando espécies com diferentes picos de temperatura a título de exemplo. No intervalo de temperatura indicado, o predador é mais rápido que a presa, e o sucesso de captura passa a ser possível.

O papel do tamanho corporal nas interações predador-presa e as mudanças climáticas

Como descrito na seção anterior, a temperatura em que um organismo se desenvolve influencia em seu tamanho corporal em estágios mais tardios. E, por sua vez, o tamanho corporal também influencia as taxas ecológicas associadas ao metabolismo (Hildrew, Raffaelli and Edmonds-Brown, 2007). Consequentemente, como as interações tróficas são fortemente dependentes da razão de tamanho predador:presa (Conhecida como *Predator-Prey Size Ratio*, PPSR), o aumento das temperaturas pode influenciar as forças de interação (Lindmark *et al.*, 2019). De fato, a PPSR pode determinar os parâmetros das respostas funcionais, como a taxa de ataque e o tempo de manuseio das presas (Brose, 2010; Nakazawa, 2017). Por exemplo, quando o predador é muito grande em relação à presa, sua detecção é dificultada, quando é menor, seu movimento é mais restrito (Brose, 2010). Dessa forma, existem valores ótimos da razão de tamanho entre predadores e presas, onde o consumo é maior e, consequentemente, também forças

de interação diretas são maiores, por serem medidas proporcionais (Nakazawa, 2017). Portanto, o consumo e as taxas de ataque são alometricamente associadas ao tamanho corporal do predador e pela PPSR, como previsto pela TME (Petchey and Dunne, 2012). A PPSR deve ser incorporada não apenas como média das espécies que interagem, mas como um valor proveniente da dinâmica entre os indivíduos, pois nos ambientes naturais os tamanhos corporais variam devido às fases de vida dos organismos (Nakazawa, 2017). Em ambientes aquáticos, é necessária uma melhor compreensão dos mecanismos pelos quais o tamanho corporal influencia a predação, pois nesses ambientes as reduções de tamanho ocasionadas pelo aquecimento são maiores (Daufresne, Lengfellner and Sommer, 2009; Forster, Hirst and Atkinson, 2012). Nesses ambientes, as respostas da predação à PPSR foram estudadas comumente em predadores que deglutem suas presas por inteiro, devido ao tamanho de suas bocas. Por outro lado, os predadores que não possuem essa restrição de tamanho de boca, como as baratas d'água (Hemiptera: Belostomatidae) conseguem capturar animais cada vez maiores conforme atingem a maturidade (Nakazawa, Ohba and Ushio, 2013). Assim, fatores limitantes como (i) a habilidade limitada se dispersarem a locais com melhores condições ambientais (Shurin, Cottenie and Hillebrand, 2009), (ii) as limitações provenientes da hipóxia (Audzijonyte *et al.*, 2019) (iii) o metabolismo acelerado devido ao aquecimento (Sibly, Brown and Kodric-Brown, 2012), que reforçam as (iv) limitações aeróbicas (Atkinson, Morley and Hughes, 2006), fazem dos ecossistemas aquáticos especialmente vulneráveis às mudanças climáticas.

Para entender as consequências ecológicas das mudanças climáticas, é preciso uma abordagem metabólica da ecologia. O aumento das temperaturas médias globais tende a acelerar o metabolismo na forma de curvas termais com pontos ótimos termais e máximos e mínimos críticos. Com a aceleração das taxas fisiológicas ligadas ao metabolismo, como o crescimento e o desenvolvimento, o aquecimento leva a uma redução no tamanho dos organismos, com consequências para vários níveis ecológicos. A interação predador-presa sofre influências tanto da temperatura quanto da alteração nos tamanhos corporais. O aquecimento aumenta o consumo, porém afeta a sobrevivência dos predadores reduzindo suas eficiências energéticas. A predação também é fortemente dependente do tamanho dos predadores e da sua razão com o tamanho das presas. Essa razão de tamanho ocorre entre os indivíduos que interagem, pois, as espécies possuem uma variação de tamanho devido ao desenvolvimento. Por fim, os ambientes aquáticos

são especialmente vulneráveis tanto no contexto dos efeitos da temperatura quanto em sua relação com o tamanho corporal dos organismos.

Dessa forma, para obter insights de como o aumento de temperaturas previsto pelos modelos climáticos podem influenciar a interação predador-presa, investigamos a resposta do comportamento de predação e da taxa de crescimento de quatro espécies de insetos predadores aquáticos de ecossistemas lênticos tropicais. Através da comparação da resposta desses predadores, investigamos se a resposta da predação ao aquecimento varia conforme as diferentes estratégias de predação, grupo taxonômico e demais características funcionais dos predadores. Esperamos contribuir nas predições de como as mudanças climáticas poderão influenciar as interações entre predadores e presas de ecossistemas lênticos tropicais e em como os predadores podem responder ao aumento de temperatura, aumentando o conhecimento empregado em estratégias de mitigação de ecossistemas vulneráveis como esses.

Literatura Citada

ALLAN, B. J. M. et al. Warming has a greater effect than elevated CO2 on predator–prey interactions in coral reef fish. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 284, n. 1857, 2017.

ANDERSON-TEIXEIRA, K. J.; VITOUSEK, P. M. Ecosystems. **Metabolic Ecology: A Scaling Approach**, p. 99–111, 2012.

ANGILLETTA, M. J. Estimating and comparing thermal performance curves. **Journal of Thermal Biology**, v. 31, n. 7, p. 541–545, 2006.

ANTIQUEIRA, P. A. P.; PETCHEY, O. L.; ROMERO, G. Q. Warming and top predator loss drive ecosystem multifunctionality. **Ecology Letters**, v. 21, n. 1, p. 72–82, 2018.

ATKINSON, D. Temperature and Organism Size—A Biological Law for Ectotherms? **Advances in Ecological Research**, v. 25, n. 1, 1994.

ATKINSON, D. Ectotherm life-history responses to developmental temperature. In: **Animals and Temperature**. [s.l.] Cambridge University Press, 1996. p. 183–204.

ATKINSON, D.; MORLEY, S. A.; HUGHES, R. N. From cells to colonies: At what levels of body organization does the “temperature-size rule” apply? **Evolution and Development**, v. 8, n.

2, p. 202–214, 2006.

AUDZIJONYTE, A. et al. Is oxygen limitation in warming waters a valid mechanism to explain decreased body sizes in aquatic ectotherms? **Global Ecology and Biogeography**, v. 28, n. 2, p. 64–77, 2019.

BEAL, J. M. The allometry of growth and reproduction. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology**, v. 96, n. 1, p. 242, jan. 1990.

BERLOW, E. L. et al. Interaction strengths in food webs: Issues and opportunities. **Journal of Animal Ecology**, v. 73, n. 3, p. 585–598, 2004.

BERLOW, E. L. et al. Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 1, p. 187–91, 2009.

BIDEAULT, A.; LOREAU, M.; GRAVEL, D. Temperature modifies consumer-resource interaction strength through its effects on biological rates and body mass. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 7, n. FEB, p. 1–11, 2019.

BLANCKENHORN, W. U. The Evolution of Body Size: What Keeps Organisms Small? **The Quarterly Review of Biology**, v. 75, n. 4, p. 385–407, 2000.

BRADFORD, M. A. et al. Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change. **Nature Climate Change**, v. 6, n. 8, p. 751–758, 27 ago. 2016.

BROSE, U. Body-mass constraints on foraging behaviour determine population and food-web dynamics. **Functional Ecology**, v. 24, n. 1, p. 28–34, 2010.

BROSE, U. et al. Climate change in size-structured ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1605, p. 2903–2912, 2012.

BROWN, J. H. et al. Toward a metabolic theory of ecology. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1771–1789, 2004.

BROWN, J. H.; SIBLY, R. M. The Metabolic Theory of Ecology and Its Central Equation. **Metabolic Ecology: A Scaling Approach**, p. 21–33, 2012.

BROWN, J. H.; SIBLY, R. M.; KODRIC-BROWN, A. Introduction: Metabolism as the Basis for a Theoretical Unification of Ecology. In: **Metabolic Ecology**. Chichester, UK: John Wiley &

Sons, Ltd, 2012. p. 1–6.

CLARKE, A. Temperature and the metabolic theory of ecology. **Functional Ecology**, v. 20, n. 2, p. 405–412, 2006.

CLEAVELAND, M. Plain Facts About Anthropogenic Global Climate Change and Warming: A Review. **Journal of the Arkansas Academy of Science**, v. 70, n. 1, p. 64–76, 2016.

DAUFRESNE, M.; LENGFELLNER, K.; SOMMER, U. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 106, n. 31, p. 12788–93, 2009.

DELL, A. I.; PAWAR, S.; SAVAGE, V. M. Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy. **Journal of Animal Ecology**, v. 83, n. 1, p. 70–84, 2014.

DUNCAN, R. P.; FORSYTH, D. M.; HONE, J. Testing the metabolic theory of ecology: allometric scaling exponenets in mammals. **Ecology**, v. 88, n. 2, p. 324–333, 2007.

EMMERSON, M.; YEARSLEY, J. M. Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties. **Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences**, v. 271, n. 1537, p. 397–405, 2004.

ENQUIST, B. J.; WEST, G. B.; BROWN, J. H. Extensions and evaluations of a general quantitative theory of forest structure and dynamics. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. 17, p. 7046–7051, 28 abr. 2009.

ESTES, J. A. et al. Trophic Downgrading of Planet Earth. **Science**, v. 333, n. 6040, p. 301–306, 15 jul. 2011.

FLATO, G. et al. Evaluation of Climate Models. In: STOCKER, T. F. et al. (Eds.). . **Climate Change 2013 - The Physical Science Basis**. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. p. 741–866.

FORSTER, J.; HIRST, A. G.; ATKINSON, D. Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 109, n. 47, p. 19310–4, 2012.

FUSSMANN, K. E. et al. Ecological stability in response to warming. **Nature Climate Change**, v. 4, n. 3, p. 206–210, 2014.

GARDNER, J. L. et al. Declining body size: a third universal response to warming? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 6, p. 285–291, jun. 2011.

GILMAN, S. E. et al. A framework for community interactions under climate change. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 25, n. 6, p. 325–331, 2010.

HANSEN, G.; STONE, D. Assessing the observed impact of anthropogenic climate change. **Nature Climate Change**, v. 6, n. 5, p. 532–537, 21 maio 2016.

HARLEY, C. D. G. Climate change, keystone predation, and biodiversity loss. **Science**, v. 334, n. 6059, p. 1124–1127, 2011.

HEUSNER, A. A. Body Size and Energy Metabolism. **Annual Review of Nutrition**, v. 5, n. 1, p. 267–293, jul. 1985.

HILDREW, A. G.; RAFFAELLI, D.; EDMONDS-BROWN, R. **Body Size: The Structure and Function of the Aquatic Ecosystems**. New York: Cambridge University Press, 2007. v. 1

HOEFNAGEL, K. N.; VERBERK, W. C. E. P. Is the temperature-size rule mediated by oxygen in aquatic ectotherms? **Journal of Thermal Biology**, v. 54, p. 56–65, 2015.

HOLLING, C. S. The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly. **The Canadian Entomologist**, v. 91, n. 5, p. 293–320, 1959.

HOPPELER, H.; WEIBEL, E. R. Scaling functions to body size: Theories and facts. **Journal of Experimental Biology**, v. 208, n. 9, p. 1573–1574, 2005.

HUNT, G.; ROY, K. Climate change, body size evolution, and Cope's Rule deep-sea ostracodes. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, n. 5, p. 1347–1352, 2006.

INGS, T. C. et al. Review: Ecological networks - beyond food webs. **Journal of Animal Ecology**, v. 78, n. 1, p. 253–269, jan. 2009.

JAMES, F. C. Geographic Size Variation in Birds and Its Relationship to Climate. **Ecology**, v.

51, n. 3, p. 365–390, maio 1970.

KALINOSKI, R. M.; DELONG, J. P. Beyond body mass: how prey traits improve predictions of functional response parameters. **Oecologia**, v. 180, n. 2, p. 543–550, 2016.

KLEIBER, M. Body size and metabolic rate. **Physiological Reviews**, v. 27, n. 4, p. 511–541, 1 out. 1947.

KNIES, J. L.; KINGSOLVER, J. G. Erroneous Arrhenius: Modified Arrhenius Model Best Explains the Temperature Dependence of Ectotherm Fitness. **The American Naturalist**, v. 176, n. 2, p. 227–233, ago. 2010.

KRUUK, L. E. B. A new explanation for unexpected evolution in body size. **PLOS Biology**, v. 15, n. 2, p. e2001832, 22 fev. 2017.

LAWRENCE, D.; VANDECAR, K. Effects of tropical deforestation on climate and agriculture. **Nature Climate Change**, v. 5, n. 1, p. 27–36, 18 jan. 2015.

LEAKE, C. D. The Fire of Life. An introduction to animal energetics. Max Kleiber. Wiley, New York, 1961. xxii + 454 pp. Illus. **Science**, v. 134, n. 3495, p. 2033–2033, 22 dez. 1961.

LEVIN, S. A. et al. **A Princeton Guide to Ecology**. New Jersey: Princeton University Press, 2009.

LINDMARK, M. et al. Size-based ecological interactions drive food web responses to climate warming. **Ecology Letters**, v. 22, n. 5, p. 778–786, 28 maio 2019.

LURGI, M.; LOPEZ, B. C.; MONTOYA, J. M. Novel communities from climate change. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1605, p. 2913–2922, 2012.

MARQUET, P. A. Scaling and power-laws in ecological systems. **Journal of Experimental Biology**, v. 208, n. 9, p. 1749–1769, 1 maio 2005.

MARQUET, P. A. et al. On theory in ecology. **BioScience**, v. 64, n. 8, p. 701–710, 2014.

MAYR, E. Geographical Character Gradients and Climatic Adaptation. **Evolution**, v. 10, n. 1, p. 105, mar. 1956.

MCDONALD-MADDEN, E. et al. Using food-web theory to conserve ecosystems. **Nature Communications**, v. 7, n. 1, p. 10245, 18 abr. 2016.

MITCHELL, T. D.; JONES, P. D. An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. **International Journal of Climatology**, v. 25, n. 6, p. 693–712, maio 2005.

MOSS, R. H. et al. The next generation of scenarios for climate change research and assessment. **Nature**, v. 463, n. 7282, p. 747–56, 2010.

MÜLLER, J. et al. Relative heart size in two rodent species increases with elevation: reviving Hesse's rule. **Journal of Biogeography**, v. 41, n. 12, p. 2211–2220, dez. 2014.

NAKAZAWA, T. Individual interaction data are required in community ecology: a conceptual review of the predator–prey mass ratio and more. **Ecological Research**, v. 32, n. 1, p. 5–12, 2017.

NAKAZAWA, T.; OHBA, S. Y.; USHIO, M. Predator-prey body size relationships when predators can consume prey larger than themselves. **Biology Letters**, v. 9, n. 3, 2013.

NEUTEL, A. M.; HEESTERBEEK, J. A. P.; DE RUITER, P. C. Stability in real food webs: Weak links in long loops. **Science**, v. 296, n. 5570, p. 1120–1123, 2002.

NILSSON, K. A.; MCCANN, K. S. Interaction strength revisited—clarifying the role of energy flux for food web stability. **Theoretical Ecology**, v. 9, n. 1, p. 59–71, 2016.

O'GORMAN, E. J. et al. Interaction strength, food web topology and the relative importance of species in food webs. **Journal of Animal Ecology**, v. 79, n. 3, p. 682–692, 2010.

O'GORMAN, E. J. et al. Unexpected changes in community size structure in a natural warming experiment. **Nature Climate Change**, v. 7, n. 9, p. 659–663, 2017.

OHLBERGER, J. Climate warming and ectotherm body size - from individual physiology to community ecology. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 991–1001, 2013.

ÖHLUND, G. et al. Temperature dependence of predation depends on the relative performance of predators and prey. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 282, n. 1799, p. 2014–2254, 22 jan. 2015.

OSMOND, M. M. et al. Warming-Induced Changes to Body Size Stabilize Consumer-Resource Dynamics. **The American Naturalist**, v. 189, n. 6, p. 718–725, 2017.

PAWAR, S. et al. Real versus artificial variation in the thermal sensitivity of biological traits. **American Naturalist**, 2016.

PBMC. Executive summary: impact, vulnerability and adaptation to climate change. In: ASSAD, E. D.; MAGALHÃES, A. R. (Eds.). . **Primeiro Relatório de Avaliação Nacional Sobre Mudanças Climáticas (RAN1) of the Painel Brasileiro de Mudanças Climáticas (PBMC)**. Brasília, DF - Brazil: PBMC, 2013. p. 1–31.

PETCHEY, O. L.; DUNNE, J. A. Predator-Prey Relations and Food Webs. **Metabolic Ecology: A Scaling Approach**, p. 86–98, 2012.

QU, J. et al. An improved electronic determination of the Boltzmann constant by Johnson noise thermometry. **Metrologia**, v. 54, n. 4, p. 549–558, 1 ago. 2017.

SAVAGE, V. M. et al. The predominance of quarter-power scaling in biology. **Functional Ecology**, v. 18, n. 2, p. 257–282, abr. 2004.

SCHMITZ, O. Predator and prey functional traits: understanding the adaptive machinery driving predator–prey interactions. **F1000Research**, v. 6, p. 1767, 27 set. 2017.

SCHULTE, P. M.; HEALY, T. M.; FANGUE, N. A. Thermal performance curves, phenotypic plasticity, and the time scales of temperature exposure. **Integrative and Comparative Biology**, v. 51, n. 5, p. 691–702, 2011.

SENTIS, A.; HEMPTINNE, J. L.; BRODEUR, J. Parsing handling time into its components: Implications for responses to a temperature gradient. **Ecology**, v. 94, n. 8, p. 1675–1680, 2013.

SHURIN, J. B. et al. Warming shifts top-down and bottom-up control of pond food web structure and function. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1605, p. 3008–3017, 2012.

SHURIN, J. B.; COTTENIE, K.; HILLEBRAND, H. Spatial autocorrelation and dispersal limitation in freshwater organisms. **Oecologia**, v. 159, n. 1, p. 151–159, 22 fev. 2009.

SIBLY, R. M.; BROWN, J. H.; KODRIC-BROWN, A. **Metabolic Ecology**. Chichester, UK:

John Wiley & Sons, Ltd, 2012.

SMITH, J. J. et al. Transient dwarfism of soil fauna during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 106, n. 42, p. 17655–17660, 2009.

SUN, Q. et al. A Review of Global Precipitation Data Sets: Data Sources, Estimation, and Intercomparisons. **Reviews of Geophysics**, v. 56, n. 1, p. 79–107, 5 mar. 2018.

THAKUR, M. P. et al. Warming magnifies predation and reduces prey coexistence in a model litter arthropod system. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 284, n. 1851, 2017.

TILMAN, D. et al. Does Metabolic Theory Apply to Community Ecology ? It ' s a Matter of Scale. v. 85, n. 7, p. 1797–1799, 2004.

TSENG, M.; TSENG, M.; CONNOR, M. I. O. Predators modify the evolutionary response of prey to temperature change Predators modify the evolutionary response of prey to temperature change. n. May, p. 2015–2018, 2016.

USZKO, W. et al. Effects of warming on predator–prey interactions – a resource-based approach and a theoretical synthesis. **Ecology Letters**, v. 20, n. 4, p. 513–523, 2017.

VERBERK, W. C. E. P.; BILTON, D. T. Respiratory control in aquatic insects dictates their vulnerability to global warming. **Biology Letters**, v. 9, n. 5, p. 0–3, 2013.

VINET, L.; ZHEDANOV, A. A 'missing' family of classical orthogonal polynomials. **Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical**, v. 44, n. 8, p. 085201, 25 fev. 2011.

VUCIC-PESTIC, O. et al. Warming up the system: Higher predator feeding rates but lower energetic efficiencies. **Global Change Biology**, v. 17, n. 3, p. 1301–1310, 2011.

WALTERS, R. J.; HASSALL, M. The Temperature-Size Rule in Ectotherms: May a General Explanation Exist after All? **The American Naturalist**, v. 167, n. 4, p. 510–523, 2006.

WOOTTON, K. L.; STOUFFER, D. B. Many weak interactions and few strong; food-web feasibility depends on the combination of the strength of species' interactions and their correct arrangement. **Theoretical Ecology**, v. 9, n. 2, p. 185–195, 20 jun. 2016.

YVON-DUROCHER, G. et al. Warming alters the metabolic balance of ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 365, n. 1549, p. 2117–2126, 12 jul. 2010.

YVON-DUROCHER, G. et al. Warming alters the size spectrum and shifts the distribution of biomass in freshwater ecosystems. **Global Change Biology**, v. 17, n. 4, p. 1681–1694, 2011.

ZIMMER, R. K. et al. Keystone predation and molecules of keystone significance. **Ecology**, v. 98, n. 6, p. 1710–1721, jun. 2017.

Artigo 1 - Manuscrito não publicado

RESPOSTA DO COMPORTAMENTO DE PREDAÇÃO E CRESCIMENTO DE INSETOS AQUÁTICOS AO AUMENTO DA TEMPERATURA GLOBAL

Zorzetti, L.W[1], de Omena, P.M.[2]., Romero, G.Q[2].

[1]Pós-graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), CP 6109, CEP 13083-970, Campinas-SP, Brazil.

[2]Departamento de Biologia Animal, IB, Universidade Estadual de Campinas, CP 6109, CEP 13083-970, Campinas-SP, Brazil

Resumo

O aumento das temperaturas médias globais pode influenciar as interações ecológicas por meio de mudanças nas taxas metabólicas e comportamentais dos organismos. A resposta da interação predador-presa ao aumento de temperatura depende da resposta relativa das espécies envolvidas, que pode variar por diferentes sensibilidades termais, comportamentos, tamanho do predador e estratégias de predação. Os organismos ectotermos de ecossistemas lênticos tropicais, que regulam sua temperatura interna a partir de fontes externas, são especialmente vulneráveis às mudanças climáticas. Logo, é fundamental entender a influência do aumento das temperaturas globais sobre o comportamento e o crescimento de predadores nesses sistemas. Para analisar essa influência, comparamos o comportamento de predação, *i.e.*, o tempo de captura, o tempo de manipulação da presa, a taxa de consumo, e as taxas de crescimento de predadores em microcosmos sob temperatura ambiental e 4°C acima da temperatura ambiental, conforme previsto por modelos climáticos para 2100. Utilizamos quatro espécies de insetos predadores de ecossistemas lênticos, dois Hemiptera e dois Odonata: respectivamente, *Belostoma sp., Buenoa sp., Erythrodiplax sp. e Nehalennia sp.* Elas possuem diferentes peças bucais, estratégias de predação, dentre outras características. Utilizamos modelos lineares de efeito misto e análises de covariância para mensurar o efeito do aquecimento, com o tamanho corporal como covariável. O aquecimento influenciou principalmente o tempo de captura, a taxa de consumo e a taxa de crescimento, enquanto o tempo de manipulação da presa não foi significativamente alterado pelo aumento da temperatura. O tamanho corporal interagiu com o aquecimento em algumas medidas, mostrando ser importante sua consideração na resposta às mudanças climáticas. O aumento de temperatura levou a um menor tempo de captura em *Belostoma sp.*, interagiu com o tamanho em *Erythrodiplax sp.* e *Nehalennia sp.*, enquanto aumentou o tempo de captura em *Buenoa sp.* O tempo de manipulação foi influenciado apenas pelo tamanho em *Erythrodiplax sp.* As taxas de consumo aumentaram com o aquecimento em *Belostoma sp.*, e diminuíram em *Buenoa sp.* Já em *Erythrodiplax sp.* o consumo variou com o tamanho em cada tratamento, apresentando uma interação mais complexa. Quanto às taxas de crescimento, *Belostoma sp.* apresentou uma aceleração nos tamanhos menores por conta do aumento de temperatura, porém essa aceleração foi reduzida nos maiores. Nossos resultados sugerem que a resposta dos predadores aquáticos não é homogênea, e que pode variar dependendo de características como diferentes sensibilidades termais, faixas de tamanho, comportamentos, estratégias de predação e tipos de presa. O fato de o tamanho corporal influenciar diferencialmente a resposta comportamental e fisiológica dos predadores pode indicar que diferenças interespecíficas podem interferir na relação entre o tamanho e a resposta da predação ao aquecimento. A resposta dessa interação ao aquecimento mostrou não seguir um padrão único entre as diferentes espécies de predadores e isso deve ser levado em conta na conservação da biodiversidade dos ecossistemas de água doce frente às mudanças climáticas.

Palavras-chave: Mudanças climáticas; Água doce; Inseto Aquático - Ecologia; Predador-presa; Microcosmos;

Introdução

Interações entre consumidores e recursos tem sido reportadas como uma dos principais influências na estrutura de comunidades e funcionamento dos ecossistemas (Allen and Wesner, 2016). Dentre os consumidores, os predadores podem exercer uma forte influência nas dinâmicas populacionais, estrutura de comunidades e propriedades dos ecossistemas, através de efeitos diretos e indiretos sobre as populações de níveis tróficos inferiores (Ings *et al.*, 2009; Terborgh and Estes, 2010; Estes *et al.*, 2011). A influência dos predadores depende de vários fatores bióticos, como as características morfológicas e comportamentais das espécies que interagem (tamanho corporal e modo de forrageamento *e.g.*), assim como condições abióticas, como a heterogeneidade do habitat e a temperatura (Nakazawa, 2017; Osmond *et al.*, 2017; Salt *et al.*, 2017; Schmitz, 2017). Os efeitos ecológicos da temperatura constituem um tópico importante à ecologia contemporânea, dado a urgente necessidade de predizer as possíveis consequências das mudanças climáticas em curso sobre os ecossistemas e as redes de interação biológicas (Heller and Zavaleta, 2009; Kingsolver, 2009; Bellard *et al.*, 2012; Rosenblatt and Schmitz, 2016). Na interação predador-presa, o aumento de temperatura pode influenciar as forças de interação através de mudanças nas taxas metabólicas e no comportamento dos organismos, o que pode resultar em alterações no consumo e na estabilidade das redes tróficas (Vucic-Pestic *et al.*, 2011; Fussmann *et al.*, 2017; Uszko *et al.*, 2017). Porém, tais predições são complexas, visto que a resposta à esse aumento na temperatura global pode ser influenciada por diferentes traços funcionais dos predadores e suas presas, sensibilidades termais, grupos taxonômicos e estratégias de predação (Petchey and Dunne, 2012; Dell, Pawar and Savage, 2014; Kalinoski and DeLong, 2016; Pawar *et al.*, 2016). Dentre os grupos animais, os que apresentam uma estratégia de termorregulação ectotérmica, ou seja, regulam sua temperatura interna a partir de fontes ambientais, são particularmente vulneráveis às mudanças na temperatura (Paaijmans *et al.*, 2013), especialmente em zonas tropicais (Kingsolver, 2009).

A resposta da interação entre predadores e presas ao aumento de temperatura depende da sensibilidade termal de características importantes a essa interação, como a velocidade de ataque e fuga. Como pode haver diferentes sensibilidades termais entre o predador e sua presa, a resposta da interação é dependente da performance relativa entre os dois (Dell, Pawar and Savage, 2014). Dessa forma, podem ocorrer em faixas específicas de temperatura, onde a velocidade do predador excede a da presa, por exemplo (Ohlund *et al.*, 2014). Essa dependência

ocorre porque a temperatura influencia diretamente as taxas metabólicas dos organismos através de mudanças na velocidade dos processos bioquímicos, alterando a maioria das atividades biológicas (Brown *et al.*, 2004; Brown, Sibly and Kodric-Brown, 2012; Waters and Harrison, 2012). Por exemplo, foi observado que o aquecimento muda os tamanhos corporais individuais de ectotermos acelerando as taxas de crescimento e desenvolvimento (Ohlberger, 2013). Como ambos crescimento e desenvolvimento são acelerados, os organismos crescem mais rápido, porém chegam à maturidade mais cedo, o que por sua vez resulta em populações com adultos de menores tamanhos (Gardner *et al.*, 2011; Ohlberger, 2013). Essa influência da temperatura nos tamanhos dos organismos ectotermos é conhecida como *Temperature-Size rule* (Atkinson, Morley and Hughes, 2006; Walters and Hassall, 2006). O tamanho corporal de predadores e presas pode alterar as taxas relacionadas ao consumo, como a taxa de ataque e o tempo de manipulação da presa (Brown, Sibly and Kodric-Brown, 2012; Kalinkat *et al.*, 2013). A razão de tamanho entre os predadores e presas também são fundamentais na determinação da força de suas interações (Brose, 2010; Ulrich Brose, Jennifer A Dunne, *et al.*, 2012; Nakazawa, 2017). Dessa forma, alterações na velocidade de crescimento, mudando as relações de tamanho de predadores e presas, podem influenciar a estrutura de redes tróficas (Ulrich Brose, Jennifer A. Dunne, *et al.*, 2012; Gibert and DeLong, 2014; Lindmark *et al.*, 2019).

Em conjunto com o tamanho, características relacionadas à estratégia de predação podem determinar o nível trófico de uma espécie de predador e, dessa forma, seu impacto na rede trófica (Brose *et al.*, 2006; Nakazawa, Ohba and Ushio, 2013). Isso ocorre, pois, alguns predadores são limitados a capturar presas que se encaixem em seus aparelhos bucais, pois a engolem por inteiro, enquanto outros não possuem essa limitação (Nakazawa, 2017). É o caso, por exemplo, dos hemípteros predadores, como as baratas d'água (família Belostomatidae), que por terem um aparelho bucal picador-sugador, conseguem capturar presas maiores que si (Nakazawa, Ohba and Ushio, 2013). Além disso, as estratégias de predação e relações de tamanho podem variar conforme o tipo de ambiente em que vivem, se terrestre ou aquático (Brose *et al.*, 2006). A forma como a temperatura influencia o tamanho dos organismos também difere quanto ao tipo de ambiente, com o ambiente aquático sendo especialmente vulnerável ao aquecimento (Daufresne, Lengfellner and Sommer, 2009; Forster, Hirst and Atkinson, 2012). Os ectotermos aquáticos enfrentam maiores dificuldades metabólicas em águas aquecidas, pois maiores temperaturas limitam a disponibilidade de oxigênio dissolvido no ambiente, causando maiores restrições ao

metabolismo aeróbio (Verberk and Bilton, 2013; Hoefnagel and Verberk, 2015). Combinado com a aceleração do metabolismo, a hipóxia reforça ainda mais as restrições no suprimento de oxigênio por difusão nos maiores predadores, que possuem uma menor área superficial por volume corporal (Blanckenhorn, 2000; Verberk and Bilton, 2013). Porém, outros fatores ainda não tão bem compreendidos podem influenciar a resposta dos ectotermos aquáticos ao aumento da temperatura, como alterações comportamentais e nos processos de predação e mortalidade (Abram *et al.*, 2017; Audzijonyte *et al.*, 2019). A necessidade de estudar a resposta ao aumento de temperatura em organismos aquáticos é reforçada nos ecossistemas de água doce por seu histórico de impactos antrópicos, como a poluição, e sua importância econômica (Woodward, Perkins and Brown, 2010; Yanik and Aslan, 2018; Simon *et al.*, 2019).

O aquecimento pode acelerar as taxas de predação nos predadores aquáticos, aumentando os efeitos diretos e indiretos da predação (Allan *et al.*, 2017). Entretanto, apesar de aumentar o consumo dos predadores, o aquecimento pode diminuir a eficiência energética dos predadores, aumentando o risco de extinção por fome (Vucic-Pestic *et al.*, 2011; Rall *et al.*, 2012; Fussmann *et al.*, 2014). Nos ecossistemas aquáticos do tipo lênticos, como poças e pequenos lagos, os insetos predadores possuem um importante papel em sua estabilidade, por regularem as populações dos herbívoros e detritívoros (Murakami and Nakano, 2002; Peckarsky, 2006; Shaalan and Canyon, 2009). Esses ecossistemas são especialmente vulneráveis às mudanças climáticas, por serem fisicamente fragmentados pelo ecossistema terrestre (Woodward, Perkins and Brown, 2010). Os modelos climáticos recentes sugerem que haverá um aumento em torno de 4°C por volta do ano 2100 nos cenários com poucos esforços de mitigação das emissões de gases de efeito estufa (IPCC, 2014). É importante testar tais cenários nos sistemas ecológicos, para obtermos uma base dos efeitos que podemos esperar e prepararmos estratégias no campo de conservação para mitigar possíveis prejuízos nos ecossistemas lênticos. Por isso, neste estudo, investigamos os efeitos do aumento de temperatura previsto (4°C) no comportamento de predação (tempos de captura, tempos de manipulação da presa e consumo) e na taxa de crescimento de quatro espécies de insetos predadores de ecossistemas lênticos tropicais. Foram utilizadas duas espécies de ninfas de libélula, *Erythrodiplax sp.* (Odonata: Anisoptera) e de donzelinha, *Nehalennia sp.* (Odonata: Zygoptera), e dois hemípteros, a barata d'água *Belostoma sp.* (Hemiptera: Belostomatidae) e o notonecto *Buenoa sp.* (Hemiptera: Notonectidae). Dessa forma, esperamos contribuir para prever como as mudanças climáticas podem influenciar as

interações predador-presa em ecossistemas lênticos tropicais e como predadores com diferentes estratégias e comportamentos respondem a elevações na temperatura, acrescentando o conhecimento empregado em estratégias de mitigação das mudanças climáticas. Como o tamanho corporal é importante na determinação dos comportamentos de predação, bem como do crescimento dos organismos, mensuramos o tamanho dos organismos utilizados como uma covariável importante, incluindo-o nas predições (Brown *et al.*, 2004; Brown and Sibly, 2012).

Como o aquecimento aumenta a atividade dos organismos ectotermos (Brown, Sibly and Kodric-Brown, 2012; Hayward, Gillooly and Kodric-Brown, 2012; Waters and Harrison, 2012), esperamos (Figura 5) que a probabilidade dos encontros aumentará, tanto dos predadores de busca ativa quanto os de estratégia "senta-e-espera", diminuindo o tempo de captura (Petchey and Dunne, 2012). Porém, como essa resposta é contexto dependente, dependerá da resposta relativa da presa e do predador (Ohlund *et al.*, 2014). Esperamos também que os predadores manipulem de forma mais rápida suas presas devido à aceleração das taxas digestivas (Sentis, Hemptinne and Brodeur, 2013). Como o aumento de temperatura pode acelerar as taxas fisiológicas e reforçar as restrições energéticas dos organismos aquáticos, esperamos que aumente o consumo dos predadores (Atkinson, Morley and Hughes, 2006; Vucic-Pestic *et al.*, 2011; Ohlberger, 2013). Com o maior consumo e metabolismo acelerado, o crescimento desses organismos também será acelerado (Atkinson, Morley and Hughes, 2006; Suhling, Suhling and Richter, 2015). O tamanho dos predadores pode tanto não ter influência no tempo de captura e manipulação em predadores que não possuem grandes restrições ao tamanho da presa, como os hemípteros, como facilitar a deglutição das mesmas nos que dependem do tamanho relativo da presa em relação ao aparelho bucal, como nas ninfas de Odonata (Nakazawa, Ohba and Ushio, 2013). O tamanho pode levar a diferente respostas do consumo: por um lado, organismos maiores possuem uma maior demanda energética para manterem seus corpos, mas, por outro lado, conforme os organismos chegam à maturidade, as taxas de crescimento podem diminuir, gerando uma menor necessidade de consumo (Ohlberger, 2013). Por fim, esperamos que as taxas de crescimento sejam desaceleradas nos organismos maiores, porque o desenvolvimento e a maturidade naturalmente as reduzem (Mirth and Riddiford, 2007).

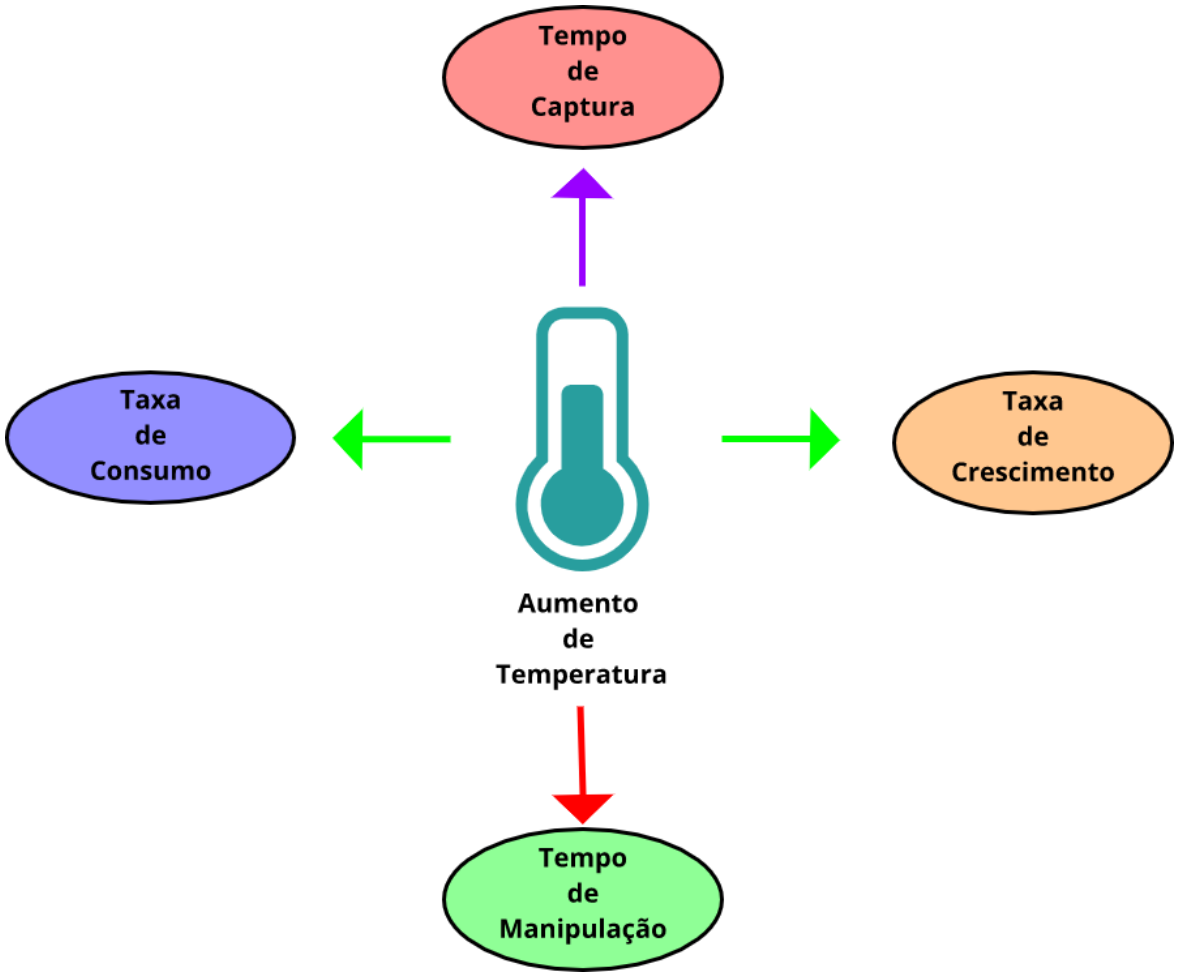

Figura 5 Predições do efeito do aumento de temperatura de 4°C sobre as medidas relacionadas ao comportamento dos predadores e ao seu crescimento. A seta roxa indica que pode ocorrer tanto um aumento como uma diminuição. As setas verdes indicam um aumento na medida e as setas vermelhas indicam uma diminuição.

Material e Métodos

Local de Estudo e Organismos

Nós conduzimos o experimento no laboratório da Reserva Biológica Municipal da Serra do Japi (23° 11' S, 46° 52' W), na cidade de Jundiaí, São Paulo, Brasil. A reserva biológica possui uma área de 352 km² e sua altitude varia de 700 a 1300 m. A temperatura média anual varia de 15.7 a 19.2 °C, e a precipitação média anual, de 1367 a 1900 mm (Morellato, 1992). A vegetação é caracterizada por uma floresta semidecídua de altitude no bioma mata atlântica (Leitão-Filho, 1992; Morellato, 1992). A reserva também apresenta ambientes de água doce

naturais e antrópicos como poças, riachos e pequenos lagos. A macrofauna aquática que habita os ambientes de água doce da reserva é principalmente composta de insetos aquáticos, pequenos peixes e anfíbios (Observações pessoais).

Realizamos um levantamento prévio das espécies de macroinvertebrados dos lagos e poças do local de estudo, classificando-as no menor nível taxonômico possível. A partir desse levantamento, escolhemos quatro espécies de macroinvertebrados predadores que eram abundantes no local de estudo, a saber, Erythrodiplax sp. (Odonata: Anisoptera), Nehalennia sp. (Odonata: Zygoptera), Buenoa sp. (Hemiptera: Notonectidae) e Belostoma sp. (Hemiptera: Belostomatidae). Essas espécies representam predadores ectotermos de diferentes grupos taxonômicos e estratégias de predação. Após isso, realizamos ensaios de consumo, oferecendo presas abundantes no local de estudo e que fizessem parte da dieta dos predadores escolhidos. Esse teste nos permitiu confirmar se os predadores capturariam as presas, para que pudéssemos formar pares de predador e presa (Tabela 1).

As baratas d'água (*Belostoma sp*, Hemiptera: Belostomatidae) são predadores do tipo "senta e espera" e se alimentam principalmente de peixes e girinos. Ficam imóveis na vegetação aquática e, com suas pernas dianteiras raptoriais, tentam capturar as presas que passam próximas, em alguns casos as perseguindo. Habitam a vegetação aquática próxima à superfície, pois apresentam respiração aérea através de sifão respiratório abdominal, necessitando ir à superfície ocasionalmente (Ohba, 2018). Os notonectos (*Buenoa sp.*, Hemiptera: Notonectidae) vivem na coluna d'água e caçam ativamente suas presas, que consistem principalmente em larvas de Diptera e pequenos invertebrados (Giller, 1986; Kawanabe *et al.*, 2012; Hamada, Nessimian and Querino, 2014; Knight, 2015). Ninfas de libélulas (*Erythrodiplax sp*., Odonata: Anisoptera) e donzelinhas (*Nehalennia sp.,* Odonata: Zygoptera) possuem peças bucais extensíveis, adaptadas a capturar presas com uma estratégia do tipo "senta e espera". Ambas possuem respiração branquial e se alimentam de pequenos invertebrados. Além disso, as ninfas de libélula se alimentam de pequenos vertebrados como peixes e girinos quando alcançam tamanhos maiores (Kawanabe *et al.*, 2012; Hamada, Nessimian and Querino, 2014). Para as baratas d'água, utilizamos guarus como presa (*Poecillia vivipara*, Actinopterygii: Poecillidae), por serem parte da dieta das mesmas e serem abundantes nos lagos em que ocorriam (Ohba, 2018). Para as ninfas de libélulas e donzelinhas, utilizamos larvas de quironomídeos (Diptera: Chironomidae), muito abundantes nas regiões bentônicas e em meio às raízes das plantas aquáticas (observações

pessoais) e que fazem parte de suas dietas naturais (Klecka and Boukal, 2012; Hamada, Nessimian and Querino, 2014). Para os notonectos também utilizamos os quironomídeos. Os quironomídeos fazem parte de sua dieta (Giller, 1986) ainda que em menor grau, e estão presentes nas raízes das plantas aquáticas dos locais onde forrageiam (observações pessoais). Os quironomídeos foram coletados através de triagem de detritos das poças e lagos, bem como de armadilhas espalhadas ao redor da base ecológica (Apêndice 1).

Tabela 1. Grupo taxonômico dos insetos aquáticos utilizados no experimento como predadores, seu comprimento e as respectivas presas utilizadas para cada um.

Ordem	Subordem	Família	Gênero	Comprimento	Grupo da Presa
Hemiptera	Heteroptera	Belostomatidae	*Belostoma*	0.864 ± 0.126 cm	*Poecillia vivipara*
Odonata	Anisoptera	Libellulidae	*Erythrodiplax*	1.12 ± 0.403 cm	Chironomidae
Odonata	Zygoptera	Coenagrionidae	*Nehalennia*	1.11 ± 0.194 cm	Chironomidae
Hemiptera	Heteroptera	Notonectidae	*Buenoa*	0.627 ± 0.124 cm	Chironomidae

Experimental Design

O experimento foi realizado em microcosmos artificiais no interior de uma sala de laboratório bem ventilada, com janela aberta durante o dia (7:00 até o poente). Mantivemos os predadores em tubos de centrífuga de 50 mL preenchidos com 40 mL de água mineral, e estes em banho maria dentro de cristalizadores. Os tubos, com o auxílio de arames, eram dispostos nas bordas internas dos cristalizadores em grupos de oito, aproximadamente equidistantes entre si (Figura 6). Cobrimos os tubos com um tecido com malha de 3 mm para impedir a fuga dos predadores e permitir a passagem de ar. Além disso, colocamos um palito de madeira com 10 cm de comprimento e 4 mm de diâmetro, para que os predadores pudessem se ancorar. Os cristalizadores eram dispostos em lados diferentes da mesa de acordo com o tratamento (Figura 6).

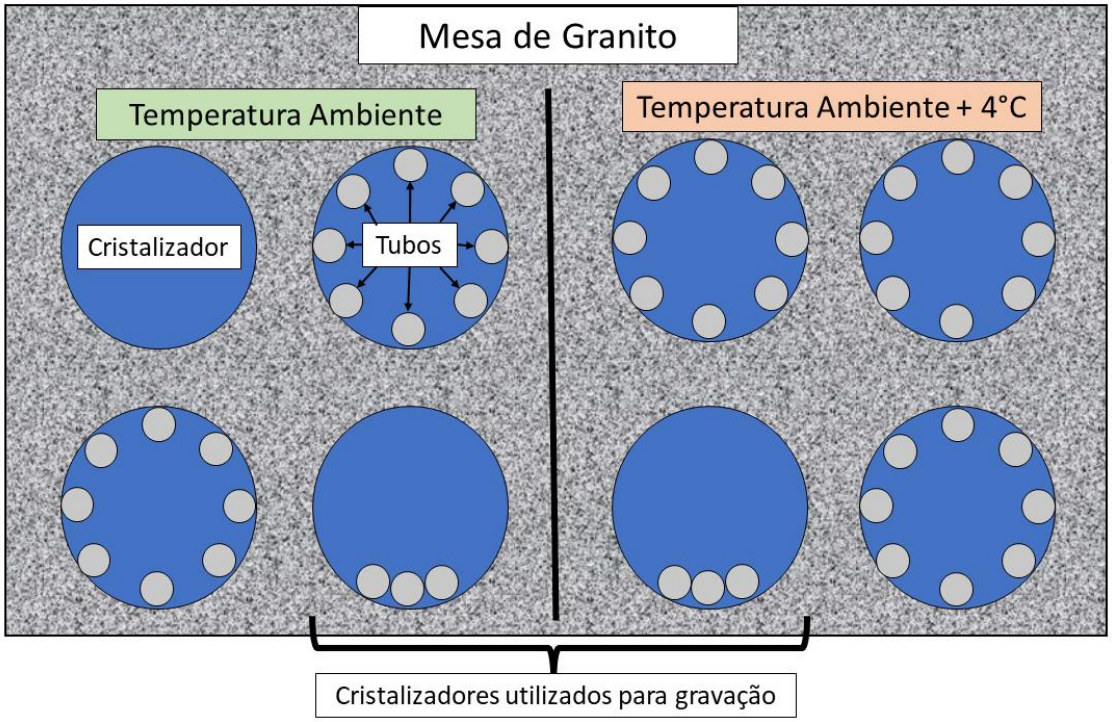

Figura 6. Vista superior da disposição espacial dos cristalizadores e dos tubos que continham os predadores. Os dois grupos de tratamento eram separados: Com a temperatura ambiental à esquerda e com 4°C acima da temperatura ambiental à direita. No primeiro cristalizador, foram omitidos os tubos a título de demonstração, e o segundo foi utilizado para indicar os tubos na imagem. Os dois cristalizadores localizados no centro inferior da imagem eram utilizados no registro em vídeo dos eventos de predação e, após o fim das gravações, os predadores eram transferidos aos cristalizadores vagos adjacentes, onde permaneciam até o final do experimento. Os aquecedores e receptores de temperatura foram omitidos nessa imagem.

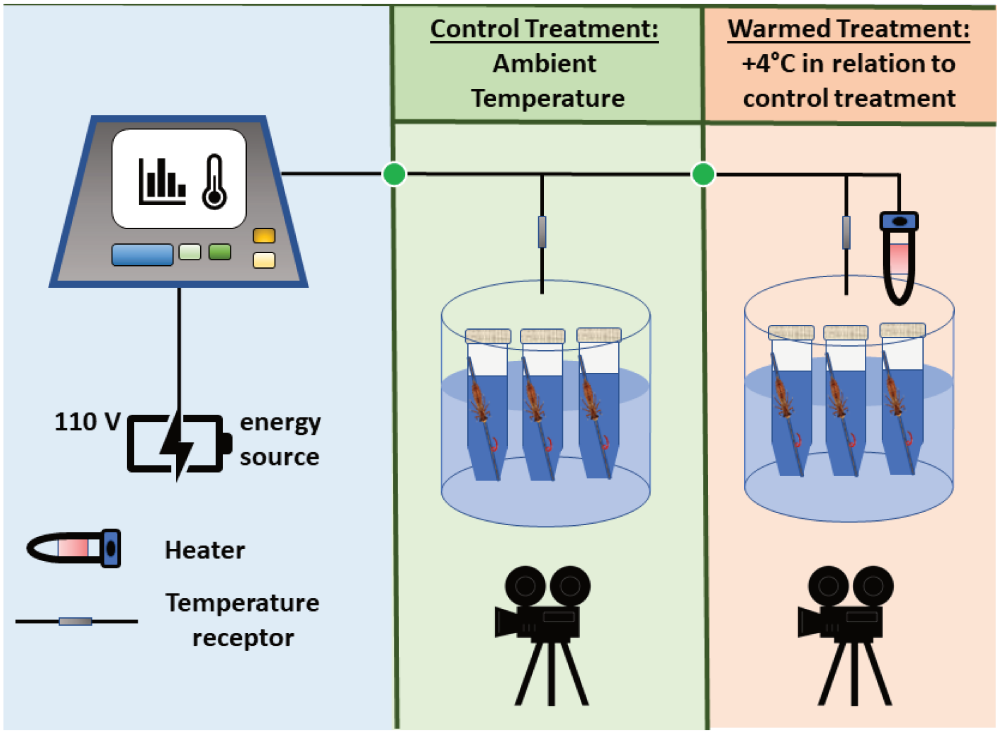

Figura 7 Desenho experimental representando os cristalizadores utilizados na gravação em vista perspectiva lateral. O sistema de controle de temperatura é ligado a uma fonte de energia de 110 V e controla, através de receptores de temperatura e aquecedores, dois tratamentos de temperatura. O primeiro tratamento (verde à esquerda) utiliza somente o receptor de temperatura, constituindo a referência controle da temperatura ambiental. O tratamento aquecido (laranja à direita) utiliza um aquecedor, além do receptor de temperatura, a fim de manter a temperatura sempre 4°C em relação ao controle. As filmadoras indicam o registro em vídeo, que foi realizado de forma paralela nos dois tratamentos (utilizamos duas filmadoras).

Para simular o aquecimento utilizamos um sistema de controle de temperatura, que consiste em uma unidade de controle com monitor digital, a qual recebe informações de receptores de temperatura e controla aquecedores (Antiqueira et al. 2017). Os tratamentos de temperatura consistiram em dois níveis: (1) temperatura ambiental (controle), e (2) 4°C acima da temperatura ambiental (tratamento experimental), seguindo as projeções dos modelos climáticos do IPCC para o ano de 2100 (IPCC, 2014). No tratamento controle, um sensor mantido submerso na porção central do cristalizador transmitia a referência de temperatura para a unidade de

controle. Esta, por sua vez, controlava a potência de aquecedores presentes em outro cristalizador, pertencente ao tratamento experimental, de forma que sua temperatura se mantivesse sempre 4°C acima de seu par do tratamento controle. O software *Total Control* © (Rio de Janeiro, Brasil) controlava esse processo e registrava todas as temperaturas, de 30 em 30 minutos, durante os 36 dias de experimento. Como os ajustes de temperatura eram contínuos, isso nos permitiu simular o aumento de temperatura respeitando as variações circadianas naturais de temperatura.

Medidas comportamentais: tempo de captura, tempo de manipulação da presa e saciedade

Para montar o experimento, coletamos predadores de lagos localizados na Reserva Biológica Municipal da Serra do Japi, de Outubro a Novembro de 2017. Utilizamos quatro espécies de predadores que habitavam esses lagos: ninfas de *Erythrodiplax sp.,* ninfas de *Nehalenia sp.,* ninfas de *Belostoma sp.*, e adultos de *Buenoa sp.* Das coletas ativas e triagem de detritos diárias, selecionávamos seis a oito indivíduos de entre as espécies mencionadas, para iniciar o experimento com essas amostras no dia seguinte, metade para cada tratamento. Repetimos isso até o final do experimento, para aumentar a amostragem. Todas as amostras eram pesadas em balança analítica (precisão de 0.0001 g) antes de entrarem no experimento. No total realizamos 15 réplicas pareadas para cada espécie (n = 30, 15 por tratamento). Para iniciar o experimento, colocamos os predadores individualmente nos microcosmos um dia antes do início das medições, para aclimatarem em seus respectivos tratamentos. Depois da aclimatação, oferecemos três presas a cada predador. Oferecemos larvas de quironomídeos (Diptera: Chironomidae) para as ninfas de libélula (*Erythrodiplax sp*.), donzelinha (*Nehalenia sp*.) e aos notonectos (*Buenoa sp*.), e guarus (*Poecillia vivipara*) às baratas d'água (*Belostoma sp*.). Então, depois de oferecermos as presas, registramos em vídeo a atividade dos predadores por 1 hora e 30

minutos. Para reduzir a variação de temperatura, conduzimos as gravações das 11:00 ao 12:30 e 12:30 às 14:00.

Com os registros em vídeo, mensuramos (i) o tempo de primeira captura, (ii) a diferença entre o segundo e o primeiro tempo de captura, para estimar a saciedade e (iii) tempo de manipulação. O tempo de primeira captura é o tempo passado entre a colocação das presas no microcosmo e a captura da primeira (1° tempo de captura – TC1). O tempo entre a deglutição da primeira presa e a captura da segunda é o tempo de segunda captura (2° tempo de captura – TC2). A diferença entre CT2 e CT1 representa uma estimativa da saciedade depois da primeira refeição (Equação 1). O tempo de manipulação da presa é o tempo dispendido pelos predadores para a deglutição completa da presa após a captura.

Medidas fisiológicas: Taxa de Consumo e Taxa de Crescimento

Após as gravações, mantivemos cada espécime de predador no sistema experimental por seis dias com a presença de uma presa até o fim do experimento. Vistoriávamos quatro vezes ao dia (6:00, 11:00, 15:00 e 18:00) e, se não houvesse presa, substituíamos com outra. Também removíamos os detritos e fezes, para prevenir a proliferação de microrganismos, completando a água até os 40 mL sempre que estivesse abaixo desse nível. Por fim, oxigenávamos a água produzindo bolhas com a pipeta cinco vezes, utilizando uma pipeta estéril para cada predador. Removemos as ninfas dos predadores que emergiam em adultos do experimento, para não enviesar os resultados. Passados seis dias de experimento, pesamos todos os predadores novamente para estimar a taxa de crescimento. Como não havia lugar para fazer o experimento com todas as 120 amostras juntas, repetimos o experimento com novas amostras a cada dois dias, originando o padrão temporal visto na figura 3. A taxa de consumo é o número de presas consumidas (n_p) dividido pelo número de dias sobrevividos (S) (Equação 1**Erro! Fonte de r**

eferência não encontrada.). Finalmente, a taxa de crescimento é a médio do ganho de biomassa por dia (Equação 2).

Equação 1 Taxa de Consumo

$$C_r = \frac{n_p}{S}$$

Equação 2 Taxa de crescimento, W = peso.

$$G_r = \sqrt[S]{\frac{W_{after}}{W_{before}}}$$

Análise dos Dados

Para cada *taxon*, nós testamos os efeitos principais e interativos do aumento de temperatura (temperatura ambiente e temperatura ambiente + 4°C) em quatro variáveis resposta (tempo de captura, tempo de manipulação da presa, taxa de consumo e taxa de crescimento), com o tamanho corporal (em mg) como covariável. Para isso utilizamos modelos lineares de efeito misto (LME – *Linear Mixed Effects Model*), que controlou o dia de início da amostra como efeito aleatório em todos os modelos. Para ajustar os modelos, utilizamos a função "lme" do pacote "nlme", desenvolvido para a linguagem de programação R (Pinheiro *et al.*, 2020). Ajustamos o modelo através do método de Máxima Verossimilhança (ML – *Maximum Likelihood*) (Bates, 2013; Bates *et al.*, 2014). Em primeiro lugar, testamos os modelos de interação entre o tratamento e a covariável com uma Análise de Covariância (ANCOVA) do tipo III (apenas $p < 0.05$ foram

considerados). Se não houvesse interação, testávamos os modelos simples com ANCOVA tipo II. Utilizamos a função Anova do pacote "car" para as ANCOVAs (Firth *et al.*, 2009). Caso não houvessem efeitos significativos ($p<0.05$) nos modelos simples, comparávamos os valores de AICc (Critério de Informação de Akaike para amostras reduzidas) dos modelos simples e interativos, considerando o peso maior do AICc e a diferença entre os AICc maior que 2 (Hurvich and Tsai, 1993).

Para verificar a normalidade dos resíduos dos modelos, utilizamos análise visual de quantile-quantile plots, em conjunto com o teste de normalidade de Shapiro-Wilk. A homocedasticidade dos resíduos foi verificada graficamente com gráfico de resíduos e através do teste de Levene. Quando necessário (não normalidade dos resíduos), utilizamos transformações do tipo log nas variáveis resposta e na covariável. Utilizamos o parâmetro "varIdent" da função "lme" para controlar a heterocedasticidade, quando necessário. Esse parâmetro permite ajustar um modelo com variação diferente em cada nível de um fator fornecido à função, como o tratamento (Militino, 2010; Pinheiro et al., 2020). Como um índice de qualidade dos modelos, utilizamos o r^2 marginal, que indica a proporção de variação explicada apenas pelos fatores fixos (Militino, 2010).

Resultados

De forma geral, o aumento da temperatura influenciou principalmente o tempo de captura, a taxa de consumo e a taxa de crescimento (Tabelas 2, 4 e 5). O tempo de manipulação da presa, por outro lado, não foi influenciado pelo aquecimento (Tabela 3), apesar de ter um efeito marginalmente significativo ($p = 0.09$) em *Buenoa sp.*, sugerindo levar a uma manipulação mais rápida neles. Além disso, os efeitos do aumento de temperatura interagiram com a covariável biomassa em algumas das medidas, sugerindo a importância do tamanho em tais respostas. Os

tempos de captura diminuíram nos *Belostoma sp.* com o aquecimento (Figura 9), porém *Nehalennia sp.* e *Buenoa sp.* apresentaram efeitos diferentes conforme o tratamento experimental que foram expostos (Figura 9). Em *Nehalennia sp.,* o tamanho dos indivíduos expostos à temperatura ambiental diminuiu o tempo para capturar sua primeira presa, enquanto os expostos ao aumento de 4°C apresentaram a resposta inversa, ou seja, o tempo de captura aumentou com o tamanho (Figura 9). Já em *Buenoa sp.*, o tamanho não influenciou pronunciadamente o tempo de captura nos indivíduos sob temperatura ambiente, porém o aumentou significativamente sob aquecimento (Figura 9). O tempo de manipulação não foi influenciado significativamente pelo aumento da temperatura, apenas pelo tamanho em *Erythrodiplax sp* (Figura 10).

As taxas de consumo de *Belostoma sp., Erythrodiplax sp. e Buenoa sp.* foram influenciadas pelo aumento de temperatura (Tabela 4), enquanto *Nehalennia sp.* não apresentou efeitos estatisticamente claros (Tabela 4). O consumo de *Belostoma sp.* elevou-se significativamente sob o aumento de temperatura (Figura 11), porém o inverso ocorreu com *Buenoa sp.*, onde o aquecimento levou à diminuição do consumo (Figura 11), apesar dessa diminuição ser menor que no primeiro. *Erythrodiplax sp.* apresentou respostas diferentes nos dois tratamentos experimentais (Figura 11), onde o consumo aumentou com o tamanho sob temperatura ambiente, e diminui com o tamanho sob o aquecimento. O aumento de temperatura alterou as taxas de crescimento apenas em *Belostoma sp.* (Tabela 5), e nos demais, apenas a covariável tamanho foi importante na determinação do crescimento. O crescimento de *Belostoma sp.* foi acelerado em todos os tamanhos, porém de forma mais pronunciada nos menores indivíduos, de forma que, sob o aquecimento, o crescimento foi gradualmente diminuindo com o tamanho (Figura 12).

Tabela 2 Resultados da Análise de Covariância do efeito do aumento de temperatura (+4°C em relação ao ambiente) sobre o tempo de 1ª captura, com a biomassa dos predadores como covariável. Nos modelos com interação foi utilizada ANCOVA tipo III e nos modelos simples, ANCOVA tipo II. X^2 é o valor de qui quadrado, GL os graus de liberdade dos resíduos, p-valor a probabilidade da hipótese nula, R^2_m o coeficiente de determinação marginal (variação explicada pelos efeitos fixos), e N o número amostral utilizado.

Tempo de 1ª captura		***X²***	***GL***	***p-valor***	***R^2_m***	***N***
Belostoma	Biomassa	0.0055	15	0.941	0.092	22
	Aquecimento	4.2029	15	0.040*		
Erythrodiplax	Biomassa	6.079	25	0.014*	0.140	30
	Aquecimento	0.561	25	0.454		
Nehalennia	$Biomass^{-1}$	2.981	18	0.084	0.172	26
	Aquecimento	5.133	18	0.023*		
	Interação	4.3076	18	0.038*		
Buenoa	Biomassa	0.235	21	0.627	0.247	29
	Aquecimento	8.819	21	0.003**		
	Interação	9.077	21	0.002**		

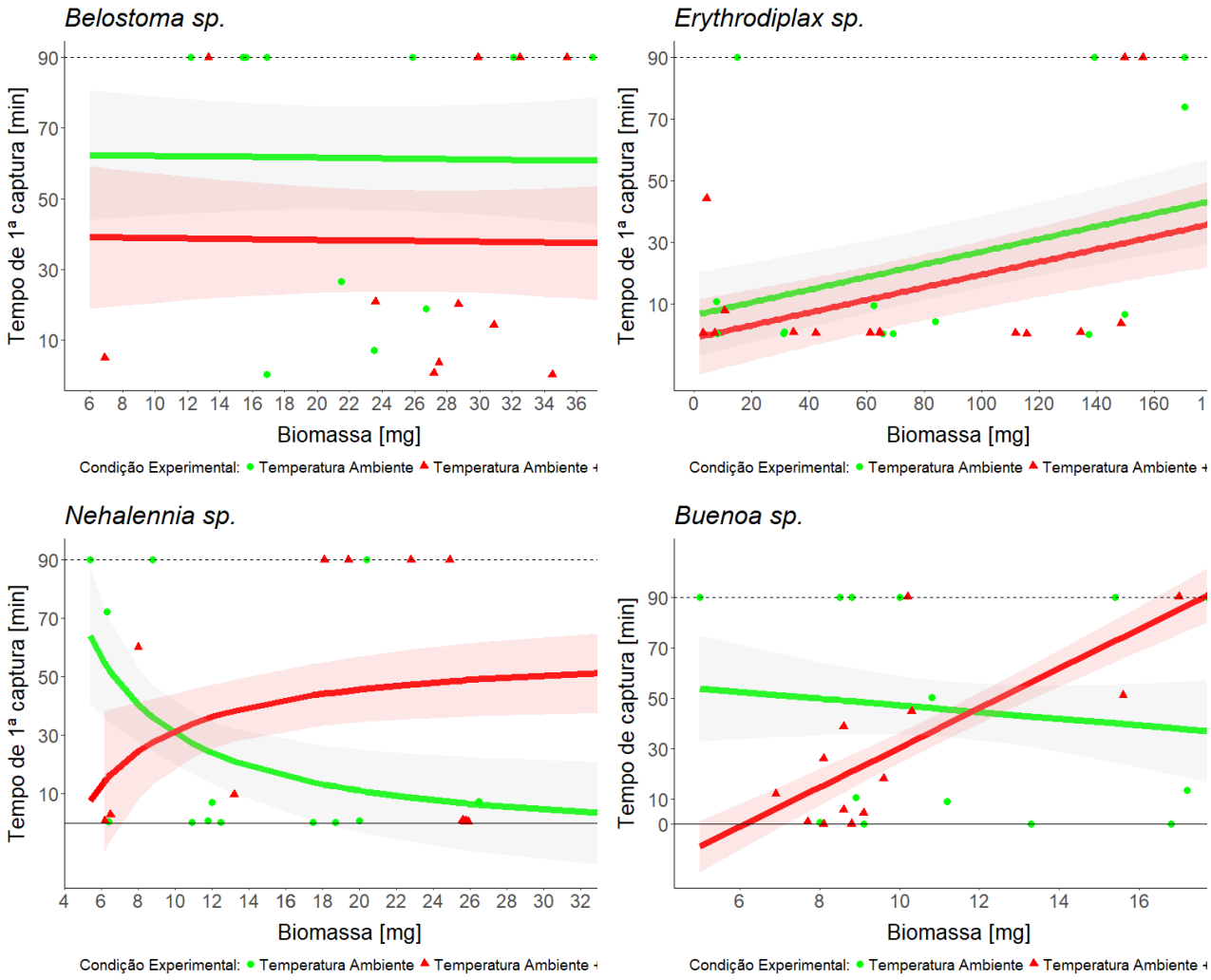

Figura 8 Tempo de 1ª captura das quatro espécies de predadores utilizadas (nomes no canto esquerdo superior de cada gráfico). Os pontos representam as medições, e as linhas os modelos de ANCOVA ajustados. Os pontos circulares verdes representam as medições sob temperatura ambiental, e os vermelhos triangulares sob 4°C acima da temperatura ambiental. As linhas e áreas verdes representam, respectivamente, o modelo e o intervalo de confiança (95%) sob temperatura ambiente e as vermelhas, com um aumento de 4°C acima da temperatura ambiental (ver tabela acima). Os modelos diferem significativamente onde não há sobreposição dos intervalos de confiança. A linha pontilhada aos 90 minutos é o limite da gravação em vídeo que registramos. OBS: Em Nehalennia sp., a covariável foi transformada invertendo-a (cov^{-1}).

Tabela 3 Resultados da Análise de Covariância do efeito do aumento de temperatura (+4°C em relação ao ambiente) sobre o tempo de manipulação da presa, com a biomassa dos predadores como covariável. Nos modelos com interação foi utilizada ANCOVA tipo III e nos modelos simples, ANCOVA tipo II. X^2 é o valor de qui quadrado, GL os graus de liberdade dos resíduos, p-valor a probabilidade da hipótese nula, R^2_m o coeficiente de determinação marginal (variação explicada pelos efeitos fixos), e N o número amostral utilizado. OBS: Em Erythrodiplax sp. e Nehalennia sp., a variável independente foi transformada com logaritmo de base 10.

Tempo de Manipulação da Presa		***X²***	***GL***	***p-valor***	***R^2_m***	***N***
Erythrodiplax	Biomassa	5.124	20	0.023*	0.153	25
	Aquecimento	1.349	20	0.245		
Nehalennia	Biomassa	2.242	9	0.134	0.153	16
	Aquecimento	0.577	9	0.447		
Buenoa	Biomassa	2.445	13	0.118	0.138	19
	Aquecimento	2.831	13	0.092		

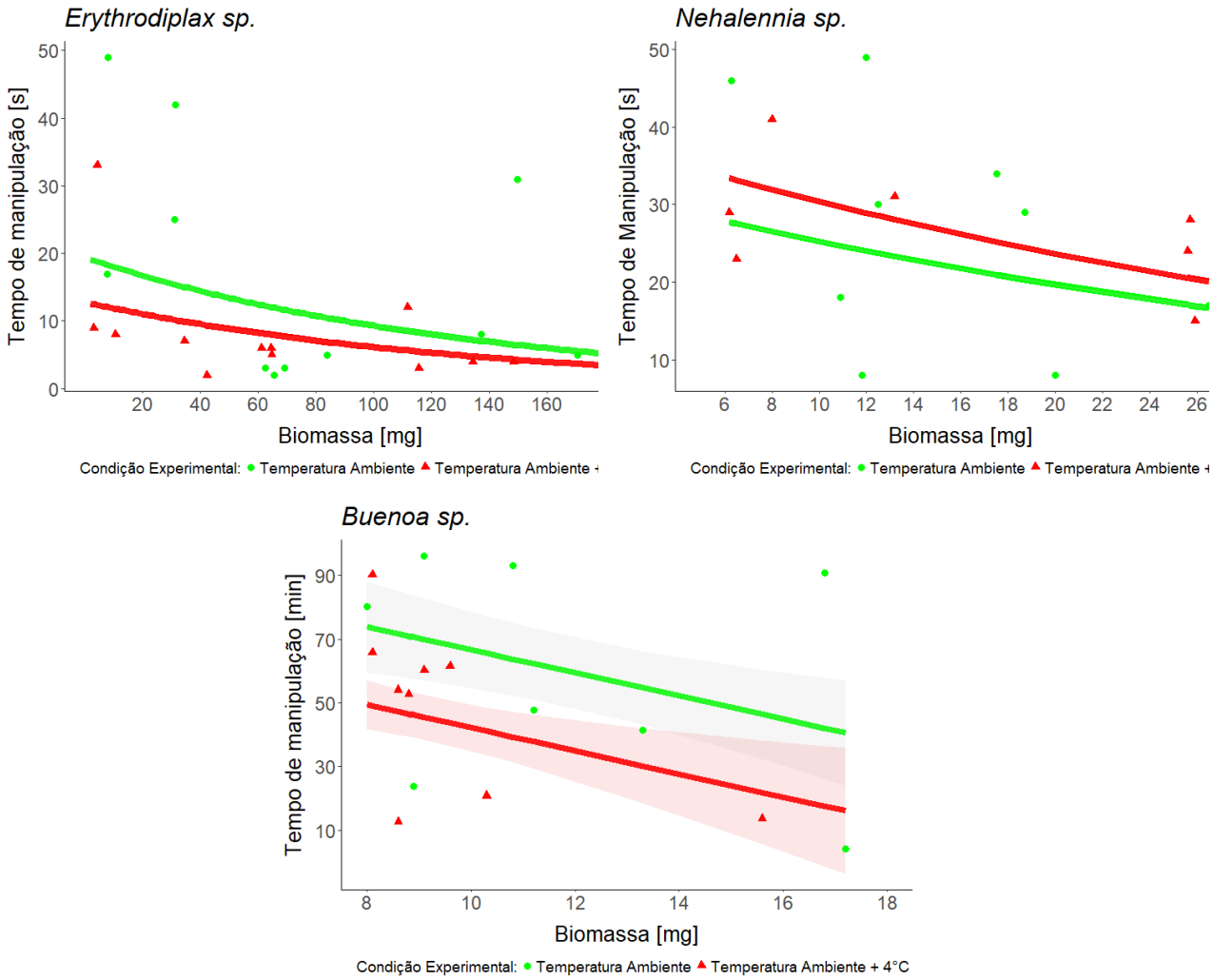

Figura 9 Tempo de manipulação da presa das quatro espécies de predadores utilizadas (nomes no canto esquerdo superior de cada gráfico). Os pontos representam as medições, e as linhas os modelos de ANCOVA ajustados. Os pontos circulares verdes representam as medições sob temperatura ambiental, e os vermelhos triangulares sob 4°C acima da temperatura ambiental. As linhas e áreas verdes representam, respectivamente, o modelo e o intervalo de confiança (95%) sob temperatura ambiente e as vermelhas, com um aumento de 4°C acima da temperatura ambiental (ver tabela acima). Os modelos diferem significativamente onde não há sobreposição dos intervalos de confiança. OBS: Em Erythrodiplax sp. e Nehalennia sp., a variável independente foi transformada com logaritmo de base 10.

Tabela 4 Resultados da Análise de Covariância do efeito do aumento de temperatura (+4°C em relação ao ambiente) sobre a taxa de consumo, em presas/dia, com a biomassa dos predadores como covariável. Nos modelos com interação foi utilizada ANCOVA tipo III e nos modelos simples, ANCOVA tipo II. X^2 é o valor de qui quadrado, GL os graus de liberdade dos resíduos, p-valor a probabilidade da hipótese nula, R^2_m o coeficiente de determinação marginal (variação explicada pelos efeitos fixos), e N o número amostral utilizado.

Taxa de consumo		***X²***	***GL***	***p-valor***	***R^2_m***	***N***
Belostoma	Biomassa	0.001	15	0.9767	0.604	22
	Aquecimento	15.934	15	$6.5\ 10^{-5}$***		
Erythrodiplax	Log(Biomassa)	1.240	23	0.265	0.085	29
	Aquecimento	4.069	23	0.044*		
	Interação	5.509	23	0.019*		
Nehalennia	Biomass	0.621	18	0.431	0.134	26
	Aquecimento	2.482	18	0.115		
	Interação	3.224	18	0.072		
Buenoa	Biomassa	0.235	21	0.350	0.162	28
	Aquecimento	9.077	21	0.043*		

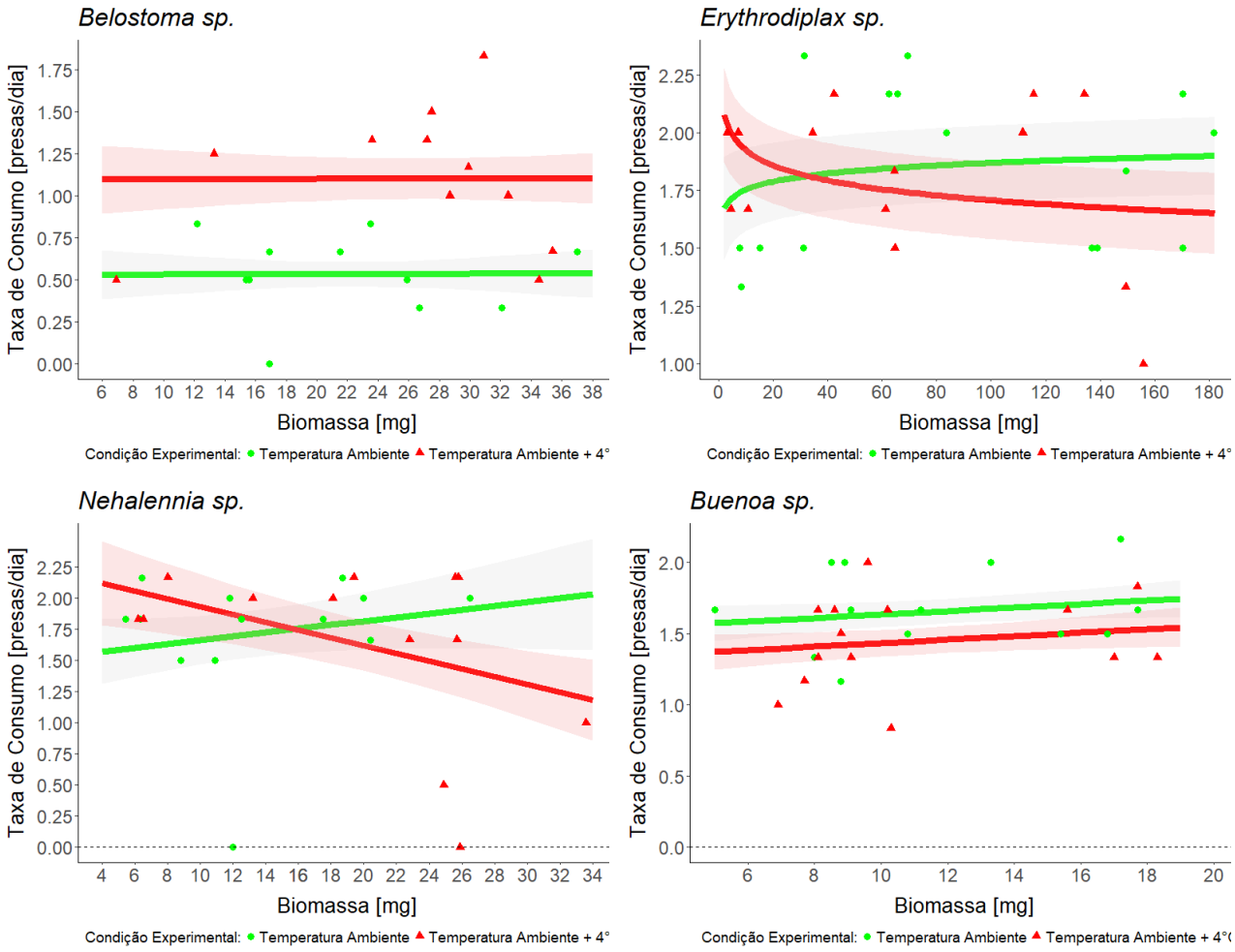

Figura 10 Taxa de consumo, em presas/dia, das quatro espécies de predadores utilizadas (nomes no canto esquerdo superior de cada gráfico). Os pontos representam as medições, e as linhas os modelos de ANCOVA ajustados. Os pontos circulares verdes representam as medições sob temperatura ambiental, e os vermelhos triangulares sob 4°C acima da temperatura ambiental. As linhas e áreas verdes representam, respectivamente, o modelo e o intervalo de confiança (95%) sob temperatura ambiente e as vermelhas, com um aumento de 4°C acima da temperatura ambiental (ver tabela acima). Os modelos diferem significativamente onde não há sobreposição dos intervalos de confiança. A linha pontilhada indica quando não houve consumo. OBS: Em Erythrodiplax sp. a variável independente foi transformada com logaritmo de base 10.

Tabela 5 Resultados da Análise de Covariância do efeito do aumento de temperatura (+4°C em relação ao ambiente) sobre a taxa de crescimento, em presas/dia, com a biomassa dos predadores como covariável. Nos modelos com interação foi utilizada ANCOVA tipo III e nos modelos simples, ANCOVA tipo II. X^2 é o valor de qui quadrado, GL os graus de liberdade dos resíduos, p-valor a probabilidade da hipótese nula, R^2_m o coeficiente de determinação marginal (variação explicada pelos efeitos fixos), e N o número amostral utilizado.

Taxa de crescimento		***X²***	***GL***	***p-valor***	***R^2_m***	***N***
Belostoma	Biomassa	0.859	14	0.354	0.731	22
	Aquecimento	11.302	14	0.001***		
	Interação	4.607	14	0.032*		
Erythrodiplax	Biomassa	6.308	23	0.012*	0.188	28
	Aquecimento	0.008	23	0.928		
Nehalennia	$Biomass^{-1}$	30.336	18	$3.6\ 10^{-8***}$	0.454	25
	Aquecimento	1.130	18	0.288		
Buenoa	Biomassa	6.052	22	0.014*	0.236	29
	Aquecimento	0.949	22	0.330		

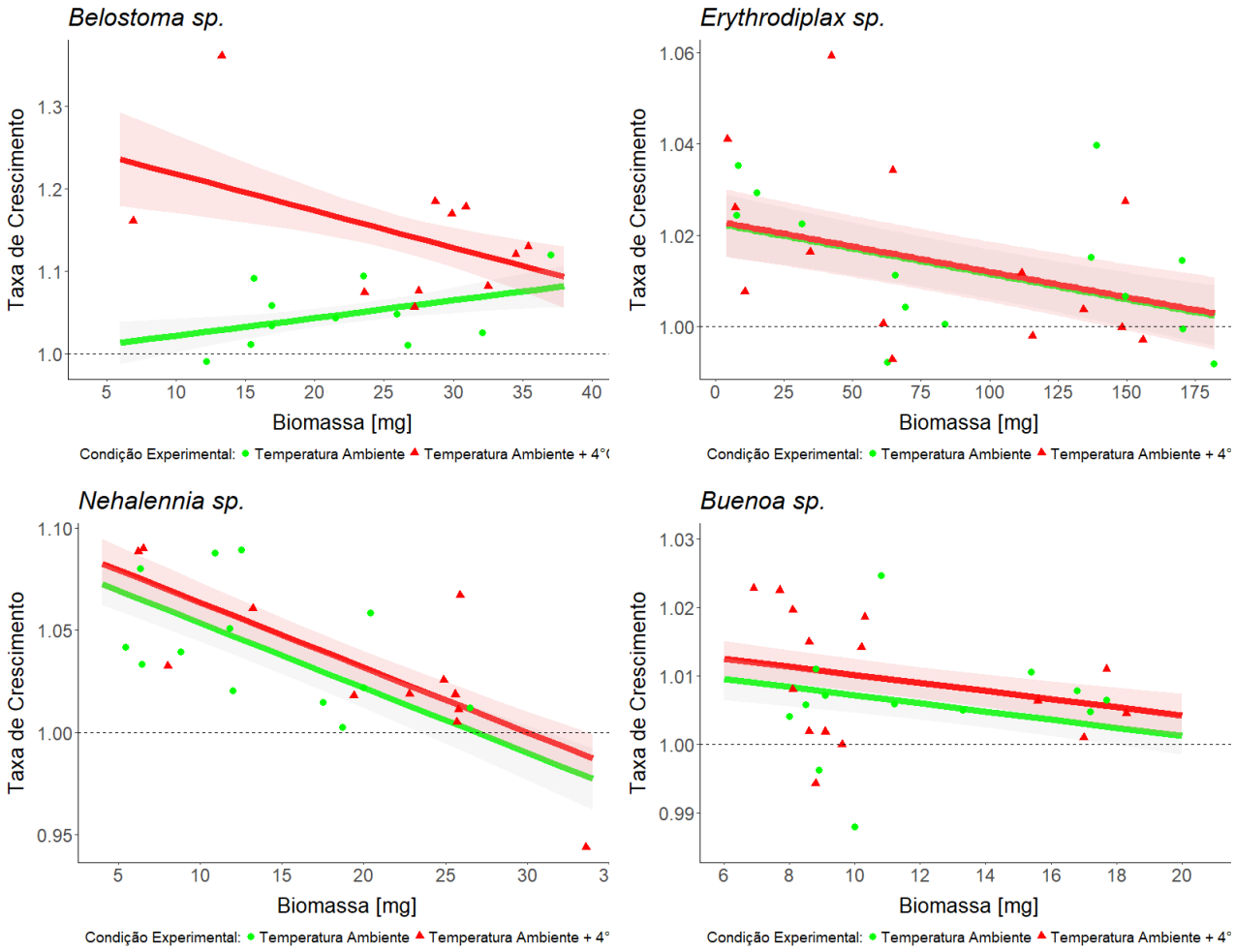

Figura 11 Taxa de crescimento, em proporção, das quatro espécies de predadores utilizadas (nomes no canto esquerdo superior de cada gráfico). Os pontos representam as medições, e as linhas os modelos de ANCOVA ajustados. Os pontos circulares verdes representam as medições sob temperatura ambiental, e os vermelhos triangulares sob 4°C acima da temperatura ambiental. As linhas e áreas verdes representam, respectivamente, o modelo e o intervalo de confiança (95%) sob temperatura ambiente e as vermelhas, com um aumento de 4°C acima da temperatura ambiental (ver tabela acima). Os modelos diferem significativamente onde não há sobreposição dos intervalos de confiança. A linha pontilhada indica quando não houve consumo. A linha pontilhada indica o ponto onde a biomassa inicial é idêntica à final (1), acima dela houve crescimento e abaixo, perda de massa.

Discussão

Nosso estudo demonstrou que o aumento da temperatura pode influenciar diferencialmente espécies de predadores aquáticos com características funcionais e comportamentais distintas. O efeito desse aumento parece depender, no entanto, não apenas dessas características, mas da sensibilidade termal diferente de cada componente da predação. O tempo de manipulação da presa, por exemplo, não foi influenciado pelo tratamento experimental em nenhuma das quatro espécies (Tabela 3). Por outro lado, algumas espécies foram mais sensíveis que outras, indicando que fatores como a faixa de tamanho da espécie, modo de predação e comportamento podem ser determinantes para a resposta da interação predador-presa às mudanças climáticas. Os *Belostoma sp.*, *e.g.*, hemípteros que predam no modo "senta e espera", foram influenciados pelo aquecimento, que acelerou seus comportamentos de captura, consumo, e seu crescimento (Tabelas 2, 4 e 5). Já os *Buenoa sp.*, outro hemíptero, mas que preda na coluna d'água, tiveram efeitos contrários aos *Belostoma sp.* no consumo (Figura 11), desacelerado com o aquecimento. Além disso, mostrou interações com o tamanho e o tratamento na captura (Figura 9) e uma aparente diminuição no tempo de manipulação (marginalmente significativa, ver tabela 3 e figura 10). As ninfas de Odonata analisadas, que possuem modo de predação semelhante e diferenças morfológicas e funcionais aparentes, diferiram quanto aos comportamentos que responderam ao aumento de temperatura (Tabelas 2, 3, 4 e 5). A captura de *Nehalennia sp.* foi influenciada pela temperatura através de uma interação (Figura 9), enquanto *Erythrodiplax sp.* não demonstrou ser influenciada (Figura 9 e tabela 2). Já com o consumo ocorreu o contrário, com *Erythrodiplax sp.* apresentando uma interação com o aquecimento e o tamanho (Figura 11), enquanto *Nehalennia sp.* não respondeu significativamente ao tratamento (Tabela 4). Por fim, considerando as interações que os comportamentos e o crescimento apresentaram, os resultados também sugerem que o aquecimento pode alterar o efeito que o tamanho corporal pode ter em alguns comportamentos de predação e no crescimento. Em conjunto, esses resultados podem indicar a complexidade dos padrões que podem emergir nas interações predador-presa nos trópicos se as mudanças climáticas mantiverem seu curso sem mitigação.

Os resultados sugerem que o aquecimento pode levar a uma aceleração da captura em algumas espécies de predador, mas esse efeito depende do tamanho em outras. *Belostoma sp.* capturou suas presas mais rápido sob o aumento de temperatura, e esse aumento ocorreu por

todos os tamanhos corporais (Figura 9). Por outro lado, tanto em *Nehalennia sp.* quanto *Buenoa sp.* parece que o tratamento leva a uma captura mais rápida apenas nos menores tamanhos, apesar de em *Buenoa sp.* a redução ser mais evidente (Figura 9), enquanto nos maiores leva a uma captura mais lenta. Como nesse caso as presas diferem, sendo o peixe *Poecillia vivipara* para *Belostoma sp.* e larvas de quironomídeos (Diptera: Chironomidae) para os outros dois (Tabela 1), pode ser que a atividade da presa também seja importante nessa resposta. Os peixes são capturados pelas *Belostoma sp.* ao nadarem próximo dos locais onde elas estão ancoradas, onde aguardam as presas com suas pernas dianteiras raptoriais estendidas (Ohba, 2018). Como a atividade de nado dos peixes pode aumentar com o aumento da temperatura (Brown *et al.*, 2004; Brown and Sibly, 2012; Petchey and Dunne, 2012), eles passariam com mais frequência próximos à esses predadores, aumentando as chances de capturas (Portalier *et al.*, 2019). Além disso, outros estudos mostram que o ataque e o sucesso de captura de predadores aquáticos pode aumentar em maiores temperaturas, mesmo com o aumento de comportamentos de fuga das presas (Allan *et al.*, 2017). Por outro lado, os quironomídeos são em grande parte, bentônicos, e vivem em folhas e/ou raízes de plantas aquáticas (Oliver, 1971; Huryn, 2009), por isso, o aumento na movimentação e atividade destes não influenciaria substancialmente em sua detecção e captura. Dessa forma, outros processos podem ser mais determinantes para a resposta mais complexa de *Buenoa sp.* e *Nehalennia sp.*, como as vias sensitivas usadas tanto pelos predadores e presas para se detectarem, que são sensíveis às mudanças climáticas (Draper and Weissburg, 2019). Também a estratificação do oxigênio na água causada pela mudança de temperatura pode ter levado os predadores maiores, que possuem maiores demandas energéticas para se manterem (Blanckenhorn, 2000; Brown and Sibly, 2006), a ficarem mais próximos da superfície, evitando o encontro com a presa bentônica.

O comportamento de manipulação da presa observado sugere que o aquecimento pode influenciar de forma distinta características funcionais como os diferentes modos de alimentação ligados às peças bucais do predador. O hemíptero *Buenoa sp.* exibiu uma redução no tempo de manipulação marginalmente significativa (Tabela 3), indicando que o aquecimento pode influenciar esse comportamento em predadores picadores-sugadores. Os notonectos, como *Buenoa sp.*, são predadores com aparelho picador-sugador, capturando suas presas e a digerindo-as externamente para sugar o conteúdo digerido, em uma atividade que dura vários minutos (Figura 10) (Papacek, 2001; Hershey *et al.*, 2010). Como o tempo de manipulação da presa

combina processos da manipulação em si com processos digestivos, os predadores são limitados por características distintas, como a capacidade do trato digestivo e a velocidade de manipulação (Jeschke, Kopp and Tollrian, 2002), que podem responder de forma diferente ao aumento de temperatura (Sentis, Hemptinne and Brodeur, 2013). A teoria metabólica da ecologia prevê que a manipulação da presa ficaria mais rápida com o aumento da temperatura (Petchey and Dunne, 2012), o que corrobora com alguns estudos (Sentis, Hemptinne and Brodeur, 2012). Entretanto, estudos como (Sentis, Hemptinne and Brodeur, 2013) indicam que a dependência da temperatura é mais restrita aos processos digestivos, o que pode sugerir que alguns modos de alimentação podem ser mais sensíveis ao aquecimento que outros. De fato, os picadores-sugadores como os notonectos podem manipular suas presas mais rápido sob o aumento das temperaturas, pois seu modo de alimentação depende mais fortemente da capacidade digestiva (Giller, 1980). Por outro lado, comportamentos de manipulação que não dependem tanto das taxas digestivas, como de mastigadores como as ninfas de Odonata, parecem não ser tão sensíveis ao aumento de temperatura (Tabela 3). Portanto, parece que a velocidade de manipulação das presas pode depender de como características funcionais respondem ao aumento de temperatura. Isso pode ser importante, pois pode levar a interações mais fortes em predadores, como os picadores-sugadores, que podem predar presas maiores que si (Nakazawa, Ohba and Ushio, 2013), auxiliando na estabilização das redes tróficas sob aumento das temperaturas (Emmerson, Raffaelli and Raffaellit, 2004).

A resposta das taxas de consumo em nosso estudo sugere que o aumento das temperaturas globais pode não seguir um sentido único. Em primeiro lugar, de acordo com o que esperávamos, as taxas de consumo de *Belostoma sp.* foram significativamente mais altas sob o aquecimento (Figura 11), indicando que, nessa espécie, as demandas energéticas aumentam com a temperatura. Outros resultados corroboram com um maior consumo em maiores temperaturas (Vucic-Pestic *et al.*, 2011; Frances and Mccauley, 2018), sugerindo que, com o metabolismo acelerado, a necessidade de consumo é maior (Brown *et al.*, 2004). Esse resultado pode estar relacionado aos menores tempos de captura de *Belostoma sp.* (Figura 9), indicando que houve uma facilitação na captura com o aquecimento, possivelmente pelo aumento dos encontros com as presas (Portalier *et al.*, 2019). As taxas de consumo dos predadores dependem dos componentes da predação, como a captura e o tempo de manipulação (Sentis, Hemptinne and Brodeur, 2012) e, como tais componentes podem apresentar sensibilidades termais distintas em

diferentes predadores (Dell, Pawar and Savage, 2014), a resposta do consumo pode variar entre as espécies. Por isso, *Erythrodiplax sp.* e *Buenoa sp.*, apresentaram uma diminuição no consumo sob aquecimento, uma resposta contrária ao esperado inicialmente (Figura 11). Além disso, diferenças na sensibilidade termal nos componentes do consumo em diferentes espécies podem gerar picos diferentes nas curvas termais desses processos (Dell, Pawar and Savage, 2014), e o aquecimento pode ultrapassar esses picos, gerando efeitos desaceleradores do consumo (Sentis, Hemptinne and Brodeur, 2012), como observado. Em *Erythrodiplax sp.* o tamanho corporal interagiu com o efeito do aquecimento no consumo, indicando que sua sensibilidade termal pode mudar intraespecificamente (Figura 11), possivelmente pelos sucessivos estágios de vida.

A aceleração das taxas de crescimento causadas pelo aquecimento parecem ser mais intensas nos menores em algumas espécies, mas não parece ocorrer em outras. Excluindo-se *Belostoma sp.*, todas as outras espécies analisadas não mostraram efeitos do aquecimento em seu crescimento, apenas do tamanho corporal (Figura 12). Como esperado a partir do padrão fisiológico de crescimento em insetos, as taxas de crescimento foram se desacelerando conforme o tamanho fosse maior nessas espécies. Isso ocorre pois o crescimento vai progressivamente desacelerando próximo à maturidade do animal (Atkinson, Morley and Hughes, 2006; Ohlberger, 2013). Em *Belostoma sp.*, houve uma interação entre o tamanho e o tratamento (Figura 12), que mostra que o aumento da temperatura acelerou o crescimento em todos os tamanhos, porém essa aceleração foi mais intensa nos menores. Como esperávamos, o crescimento foi acelerado nessa espécie por maiores temperaturas, sugerindo que o maior consumo (Figura 11) e metabolismo mais acelerado podem ter levado a um maior crescimento. Isso significa que, em algumas espécies mais sensíveis, se os recursos não forem limitados (Dell, Pawar and Savage, 2014), o tamanho corporal pode aumentar. Por outro lado, as taxas de desenvolvimento podem compensar o maior crescimento, acelerando o tempo de maturidade desses organismos (Atkinson, Morley and Hughes, 2006; Ohlberger, 2013). Organismos como *Belostoma sp.* são importantes para a estabilidade de ecossistemas como poças e pequenos lagos por capturarem presas maiores que seus tamanhos, controlando assim, as populações de herbívoros e detritívoros desses locais (Ohba, 2018). A captura mais rápida, o maior consumo e crescimento sugerem, portanto, que o aumento das temperaturas globais pode aumentar a faixa de tamanhos de presas de predadores como os belostomatídeos e intensificar seus papéis ecológicos na estabilidade desses sistemas (Shurin *et al.*, 2012; Antiqueira, Owen L Petchey and Romero, 2018). Portanto, as estratégias de

conservação desses ecossistemas devem levar em conta que os predadores podem exercer papeis ecológicos distintos em cenários de mudanças climáticas.

As respostas de variados processos ecológicos à temperatura vêm sendo estudadas há bastante tempo, com especial ênfase nos últimos anos às mudanças climáticas (Walther *et al.*, 2002; Van Der Putten *et al.*, 2004). Porém, a previsão das interações predador-presa em face à essas mudanças ambientais permanecem desafiantes, devido a muitos fatores ainda não terem sido suficientemente considerados (Kingsolver, 2009). Nossos resultados, através de um aumento de temperatura com base na variação natural e na comparação dos comportamentos de predação e o crescimento de espécies com características funcionais distintas, permite uma nova luz sobre a resposta dessa interação tão importante na conservação dos ecossistemas (Finke and Snyder, 2010; Antiqueira, Owen L Petchey and Romero, 2018). Predadores com distintas estratégias de forrageio, peças bucais e características eco fisiológicas podem responder ao aumento de temperatura de formas variadas. Dessa forma, como esses predadores podem possuir importantes papéis ecológicos nos ecossistemas lênticos tropicais, as mudanças climáticas em curso podem reforçar alguns enquanto enfraquece a outros. Isso poderá causar alterações nas relações tróficas e forças de interação entre as espécies desses sistemas. As diferentes estratégias de predação podem se tornar importantes na adaptação desses organismos a tais mudanças, o que pode favorecer os que são mais generalistas ou selecionar determinadas estratégias de forma diferencial. As mudanças no crescimento e tamanho de algumas espécies de predadores também pode alterar as relações de tamanho entre predador e presa (Gibert and DeLong, 2014), influenciando as forças de interação e possivelmente alterando a estrutura das redes tróficas (Petchey and Dunne, 2012; Nakazawa, 2017). Por fim, sugerimos que investigações sobre a influência de características funcionais dos predadores sejam realizadas, em conjunto com os padrões em diferentes grupos taxonômicos, a fim de melhorar as predições ecológicas das mudanças no clima da Terra que estão em curso.

Agradecimentos

Os autores agradecem S. B. Godillo pela assistência no campo e a equipe da Reserva Biológica Municipal da Serra do Japi pelo suporte logístico. L.W. Zorzetti recebeu bolsa de estudos da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES – PROEX: 1688675 – 0487). P.M. de Omena foi auxiliada pela Programa Nacional de Pós Doutorado da CAPES (PNPD – CAPES; 2014/0603-4). Agradecemos a nossos colegas do laboratório de Interações Multitróficas e Biodiversidade (LIMBIO) que deram muitos *insights* e ajuda que grandemente auxiliaram essa pesquisa.

Referências

ABRAM, P. K. et al. Behavioural effects of temperature on ectothermic animals: unifying thermal physiology and behavioural plasticity. **Biological Reviews**, v. 92, n. 4, p. 1859–1876, 2017.

ALLAN, B. J. M. et al. Warming has a greater effect than elevated CO2 on predator–prey interactions in coral reef fish. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 284, n. 1857, 2017.

ALLEN, D. C.; WESNER, J. S. Synthesis: comparing effects of resource and consumer fluxes into recipient food webs using meta-analysis. **Ecology**, v. 97, n. 3, p. 594-, 21 set. 2015.

ANTIQUEIRA, P. A. P.; PETCHEY, O. L.; ROMERO, G. Q. Warming and top predator loss drive ecosystem multifunctionality. **Ecology Letters**, v. 21, n. 1, p. 72–82, 2018.

ATKINSON, D.; MORLEY, S. A.; HUGHES, R. N. From cells to colonies: At what levels of body organization does the "temperature-size rule" apply? **Evolution and Development**, v. 8, n. 2, p. 202–214, 2006.

AUDZIJONYTE, A. et al. Is oxygen limitation in warming waters a valid mechanism to explain decreased body sizes in aquatic ectotherms? **Global Ecology and Biogeography**, v. 28, n. 2, p. 64–77, 2019.

BATES, D. et al. **Package "lme4"Comprehensive R Archive Network (CRAN)**, 2014a.

BATES, D. et al. Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 20, n. 8, p. 425–426, 23 jun. 2014b.

BELLARD, C. et al. Impacts of climate change on the future of biodiversity. **Ecology Letters**, v. 15, n. 4, p. 365–377, 2012.

BLANCKENHORN, W. U. The Evolution of Body Size: What Keeps Organisms Small? **The Quarterly Review of Biology**, v. 75, n. 4, p. 385–407, 2000.

BROSE, U. et al. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. **Ecology**, v. 87, n. 10, p. 2411–7, out. 2006.

BROSE, U. Body-mass constraints on foraging behaviour determine population and food-web

dynamics. **Functional Ecology**, v. 24, n. 1, p. 28–34, 2010.

BROSE, U. et al. Climate change in size-structured ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1605, p. 2903–2912, 2012a.

BROSE, U. et al. Climate change in size-structured ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1605, p. 2903–2912, 2012b.

BROWN, J. H. et al. Toward a metabolic theory of ecology. **Ecology**, v. 85, n. 7, p. 1771–1789, 2004.

BROWN, J. H.; SIBLY, R. M. Life-history evolution under a production constraint. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103, n. 47, p. 17595–17599, 2006.

BROWN, J. H.; SIBLY, R. M. The Metabolic Theory of Ecology and Its Central Equation. **Metabolic Ecology: A Scaling Approach**, p. 21–33, 2012.

BROWN, J. H.; SIBLY, R. M.; KODRIC-BROWN, A. Introduction: Metabolism as the Basis for a Theoretical Unification of Ecology. In: **Metabolic Ecology**. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd, 2012. p. 1–6.

DAUFRESNE, M.; LENGFELLNER, K.; SOMMER, U. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 106, n. 31, p. 12788–93, 2009.

DELL, A. I.; PAWAR, S.; SAVAGE, V. M. Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy. **Journal of Animal Ecology**, v. 83, n. 1, p. 70–84, 2014.

DRAPER, A. M.; WEISSBURG, M. J. Impacts of Global Warming and Elevated CO 2 on Sensory Behavior in Predator-Prey Interactions : A Review and Synthesis. v. 7, n. March, 2019.

EMMERSON, M. C.; RAFFAELLI, D.; RAFFAELLIT, D. Predator-Prey Body Size, Interaction Strength and the Stability of a Real Food Web. **Source: Journal of Animal Ecology Journal of Animal Ecology Journal of Animal Ecology**, v. 73, n. 73, p. 399–409, 2004.

ESTES, J. A. et al. Trophic Downgrading of Planet Earth. **Science**, v. 333, n. 6040, p. 301–306,

15 jul. 2011.

FINKE, D. L.; SNYDER, W. E. Conserving the benefits of predator biodiversity. **Biological Conservation**, v. 143, n. 10, p. 2260–2269, 2010.

FIRTH, D. et al. Package 'car'. **October**, 2009.

FORSTER, J.; HIRST, A. G.; ATKINSON, D. Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 109, n. 47, p. 19310–4, 2012.

FRANCES, D. N.; MCCAULEY, S. J. Warming drives higher rates of prey consumption and increases rates of intraguild predation. **Oecologia**, v. 187, n. 3, p. 585–596, 2018.

FUSSMANN, K. E. et al. Ecological stability in response to warming. **Nature Climate Change**, v. 4, n. 3, p. 206–210, 2014.

FUSSMANN, K. E. et al. Interactive effects of shifting body size and feeding adaptation drive interaction strengths of protist predators under warming. **bioRxiv**, 2017.

GARDNER, J. L. et al. Declining body size: a third universal response to warming? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 26, n. 6, p. 285–291, jun. 2011.

GIBERT, J. P.; DELONG, J. P. Temperature alters food web body-size structure. **Biology letters**, v. 10, n. August, p. 20140573, 2014.

GILLER, P. S. The Control of Handling Time and its Effects on the Foraging Strategy of a Heteropteran Predator. v. 49, n. 3, p. 699–712, 1980.

GILLER, P. S. The natural diet of the Notonectidae: field trials using electrophoresis. **Ecological Entomology**, v. 11, n. 2, p. 163–172, 1986.

HAMADA, N.; NESSIMIAN, J. L.; QUERINO, R. B. **Insetos Aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia**. [s.l: s.n.].

HAYWARD, A.; GILLOOLY, J. F.; KODRIC-BROWN, A. Behavior. In: **Metabolic Ecology**. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd, 2012. p. 67–76.

HELLER, N. E.; ZAVALETA, E. S. **Biodiversity management in the face of climate change:**

A review of 22 years of recommendationsBiological Conservation, 2009.

HERSHEY, A. E. et al. Aquatic Insect Ecology. In: **Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates**. [s.l: s.n.].

HOEFNAGEL, K. N.; VERBERK, W. C. E. P. Is the temperature-size rule mediated by oxygen in aquatic ectotherms? **Journal of Thermal Biology**, v. 54, p. 56–65, 2015.

HURVICH, C. M.; TSAI, C. -L. A CORRECTED AKAIKE INFORMATION CRITERION FOR VECTOR AUTOREGRESSIVE MODEL SELECTION. **Journal of Time Series Analysis**, 1993.

HURYN, A. D. Aquatic Insects - Ecology, Feeding, and Life History. In: **Encyclopedia of Inland Waters**. [s.l: s.n.].

INGS, T. C. et al. Review: Ecological networks - beyond food webs. **Journal of Animal Ecology**, v. 78, n. 1, p. 253–269, jan. 2009.

JESCHKE, J. M.; KOPP, M.; TOLLRIAN, R. Predator functional responses: Discriminating between handling and digesting prey. **Ecological Monographs**, 2002.

KALINKAT, G. et al. Body masses, functional responses and predator-prey stability. **Ecology Letters**, v. 16, n. 9, p. 1126–1134, 2013.

KALINOSKI, R. M.; DELONG, J. P. Beyond body mass: how prey traits improve predictions of functional response parameters. **Oecologia**, v. 180, n. 2, p. 543–550, 2016.

KAWANABE, H. et al. **Lake Biwa: Interactions between nature and people**. [s.l: s.n.].

KINGSOLVER, J. G. The Well-Temperatured Biologist. **The American Naturalist**, v. 174, n. 6, p. 755–768, 2009.

KLECKA, J.; BOUKAL, D. S. Who eats whom in a pool? a comparative study of prey selectivity by predatory aquatic insects. **PLoS ONE**, v. 7, n. 6, 2012.

KNIGHT, K. Backswimmers use buoyancy aid like a gill. **Journal of Experimental Biology**, 2015.

LEITÃO-FILHO, H. F. A flora arbórea da Serra do Japi. In: **História natural da Serra do Japi**.

[s.l: s.n.].

LINDMARK, M. et al. Size-based ecological interactions drive food web responses to climate warming. **Ecology Letters**, v. 22, n. 5, p. 778–786, 28 maio 2019.

MIRTH, C. K.; RIDDIFORD, L. M. Size assessment and growth control : how adult size is determined in insects. p. 344–355, 2007.

MORELLATO, L. P. C. (ORG. . **História natural da Serra do Japi**. 1ª ed. Campinas: Editora da UNICAMP, FAPESP, 1992.

MURAKAMI, M.; NAKANO, S. Indirect effect of aquatic insect emergence on a terrestrial insect population through by birds predation. **Ecology Letters**, 2002.

NAKAZAWA, T. Individual interaction data are required in community ecology: a conceptual review of the predator–prey mass ratio and more. **Ecological Research**, v. 32, n. 1, p. 5–12, 2017.

NAKAZAWA, T.; OHBA, S. Y.; USHIO, M. Predator-prey body size relationships when predators can consume prey larger than themselves. **Biology Letters**, v. 9, n. 3, 2013.

OHBA, S. Ecology of giant water bugs (Hemiptera : Heteroptera : Belostomatidae). p. 1–15, 2018.

OHLBERGER, J. Climate warming and ectotherm body size - from individual physiology to community ecology. **Functional Ecology**, v. 27, n. 4, p. 991–1001, 2013.

ÖHLUND, G. et al. Temperature dependence of predation depends on the relative performance of predators and prey. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 282, n. 1799, p. 2014–2254, 22 jan. 2015.

OLIVER, D. R. Life History of the Chironomidae. **Annual Review of Entomology**, 1971.

OSMOND, M. M. et al. Warming-Induced Changes to Body Size Stabilize Consumer-Resource Dynamics. **The American Naturalist**, v. 189, n. 6, p. 718–725, 2017.

PAAIJMANS, K. P. et al. Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. **Global Change Biology**, v. 19, n. 8, p. 2373–2380, 2013.

PAPACEK, M. Small aquatic and ripicolous bugs (Heteroptera: Nepomorpha) as predators and prey: The question of economic importance. **European Journal of Entomology**, v. 98, n. 1, p. 1–12, 2001.

PAWAR, S. et al. Real versus Artificial Variation in the Thermal Sensitivity of Biological Traits. **The American Naturalist**, v. 187, n. 2, p. E41–E52, fev. 2016.

PECKARSKY, B. L. Aquatic Insect Predator-Prey Relations. **BioScience**, v. 32, n. 4, p. 261–266, abr. 1982.

PETCHEY, O. L.; DUNNE, J. A. Predator-Prey Relations and Food Webs. **Metabolic Ecology: A Scaling Approach**, p. 86–98, 2012.

PINHEIRO, J. et al. **{nlme}: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models**, 2020. Disponível em: <https://cran.r-project.org/package=nlme>

PORTALIER, S. M. J. et al. The mechanics of predator–prey interactions: First principles of physics predict predator–prey size ratios. **Functional Ecology**, v. 33, n. 2, p. 323–334, 2019.

RALL, B. C. et al. Universal temperature and body-mass scaling of feeding rates. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1605, p. 2923–2934, 2012.

ROSENBLATT, A. E.; SCHMITZ, O. J. Climate Change, Nutrition, and Bottom-Up and Top-Down Food Web Processes. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 31, n. 12, p. 965–975, 2016.

SALT, J. L. et al. Spatial extinction or persistence: landscape-temperature interactions perturb predator-prey dynamics. **Ecography**, v. 40, n. 10, p. 1177–1186, out. 2017.

SCHMITZ, O. Predator and prey functional traits: understanding the adaptive machinery driving predator–prey interactions. **F1000Research**, v. 6, p. 1767, 27 set. 2017.

SENTIS, A.; HEMPTINNE, J.-L.; BRODEUR, J. Using functional response modeling to investigate the effect of temperature on predator feeding rate and energetic efficiency. **Oecologia**, v. 169, n. 4, p. 1117–1125, 2012.

SENTIS, A.; HEMPTINNE, J. L.; BRODEUR, J. Parsing handling time into its components: Implications for responses to a temperature gradient. **Ecology**, v. 94, n. 8, p. 1675–1680, 2013.

SHAALAN, E. A. S.; CANYON, D. V. Aquatic insect predators and mosquito control. **Tropical**

Biomedicine, v. 26, n. 3, p. 223–261, 2009.

SHURIN, J. B. et al. Warming shifts top-down and bottom-up control of pond food web structure and function. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1605, p. 3008–3017, 2012.

SIMON, B. et al. **Climate change and freshwater ecosystems: Impacts on water quality and ecological status**. Bern, Switzerland.: [s.n.]. Disponível em: <https://www.zora.uzh.ch/id/eprint/169641/7/Climate_change_and_freshwater_ecosystems.pdf>.

SUHLING, F.; SUHLING, I.; RICHTER, O. Temperature response of growth of larval dragonflies – an overview. **International Journal of Odonatology**, v. 18, n. 1, p. 15–30, 2015.

USZKO, W. et al. Effects of warming on predator–prey interactions – a resource-based approach and a theoretical synthesis. **Ecology Letters**, v. 20, n. 4, p. 513–523, 2017.

VAN DER PUTTEN, W. H. et al. Trophic interactions in a changing world. **Basic and Applied Ecology**, v. 5, n. 6, p. 487–494, 2004.

VERBERK, W. C. E. P.; BILTON, D. T. Respiratory control in aquatic insects dictates their vulnerability to global warming. **Biology Letters**, v. 9, n. 5, p. 0–3, 2013.

VINET, L.; ZHEDANOV, A. A 'missing' family of classical orthogonal polynomials. **Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical**, v. 44, n. 8, p. 085201, 25 fev. 2011.

VUCIC-PESTIC, O. et al. Warming up the system: Higher predator feeding rates but lower energetic efficiencies. **Global Change Biology**, v. 17, n. 3, p. 1301–1310, 2011.

WALTERS, R. J.; HASSALL, M. The Temperature-Size Rule in Ectotherms: May a General Explanation Exist after All? **The American Naturalist**, v. 167, n. 4, p. 510–523, 2006.

WALTHER, G. R. et al. Ecological responses to recent climate change. **Nature**, v. 416, n. 6879, p. 389–395, 2002.

WATERS, J. S.; HARRISON, J. F. Insect Metabolic Rates. **Metabolic Ecology: A Scaling Approach**, p. 198–211, 2012.

WOODWARD, G.; PERKINS, D. M.; BROWN, L. E. Climate change and freshwater ecosystems: Impacts across multiple levels of organization. **Philosophical Transactions of the**

Royal Society B: Biological Sciences, v. 365, n. 1549, p. 2093–2106, 2010.

YANIK, T.; ASLAN, I. Impact of global warming on aquatic animals. **Pakistan Journal of Zoology**, v. 50, n. 1, p. 353–363, 2018.

ZDILLA, K. M. **Trophic Cascades: Predators, Prey, and the Changing Dynamics of Nature**. Washington, DC: Island Press, 2011. v. 70

Apêndices

Apêndice I

Design da armadilha de oviposição reciclável

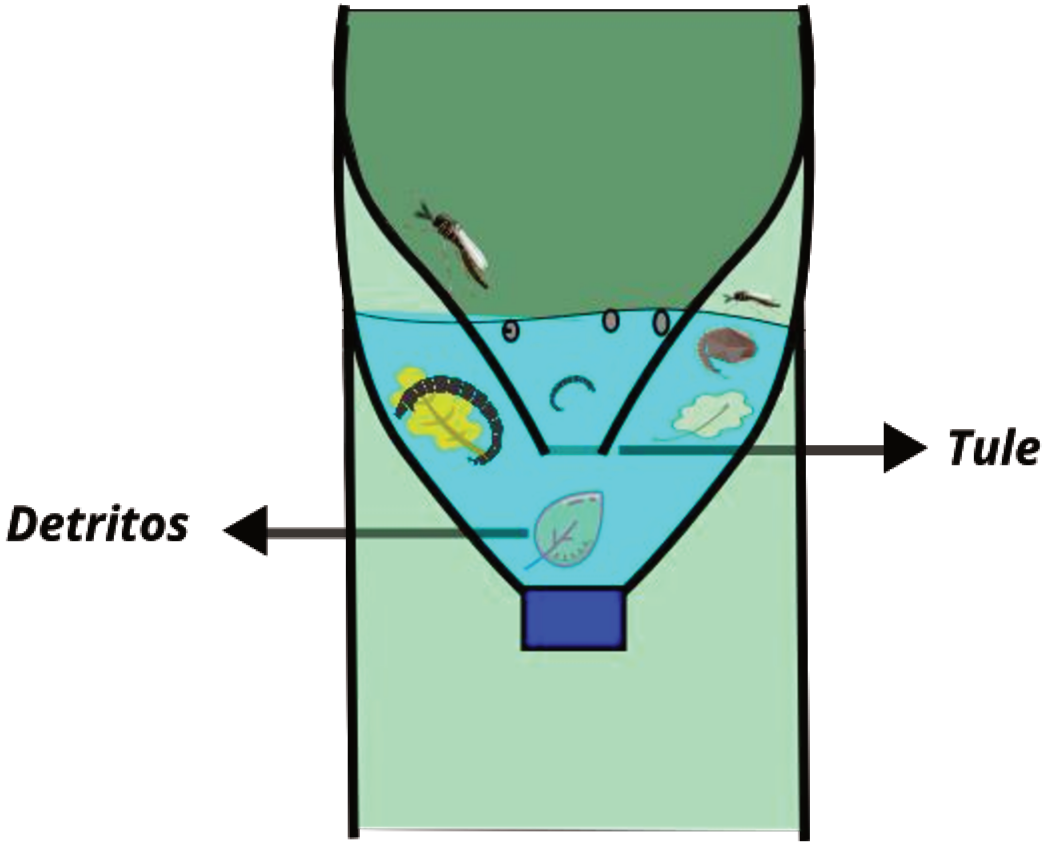

Figura A 1 Armadilha de oviposição desenvolvida durante o projeto para auxiliar na captura de blood worms (Diptera: Chironomidae). As setas indicam o tecido tule e o compartimento onde se localizam os detritos. Toda a armadilha foi feita com garrafas PET.

Para montar a armadilha, utilizamos duas garrafas PET, cortamos dois funis e um cilindro (que servirá de base). No primeiro funil, prendemos com o próprio aro da tampa um pedaço de tecido do tipo tule (que possui furos) e encaixamos em série com o outro funil com tampa. Encaixamos os dois, finalmente, no cilindro e prendemos os dois encaixes com fita *Silver Tape*.

O funcionamento é simples: Para atrair a oviposição dos quironomídeos, coloca-se um pouco de detritos no funil de baixo e tampa-se. Então, coloca-se água até um nível que suba ao funil de cima, para que o adulto consiga ovipor. Após a oviposição, as larvas de primeiro estágio, procurando por alimento, deslocam-se ao funil inferior, passando pelos orifícios do tule, porém,

ao se alimentarem, crescem e não conseguem retornar ao funil superior, ficando presas no inferior. Dessa forma, não há risco de fuga dos adultos.

Esperando em média por uma semana ou mais, abre-se a tampa e despeja-se o conteúdo em uma bandeja branca para triagem. Recomendamos fazer uma cobertura por cima da armadilha, ou colocá-las em locais cobertos, pois há risco de o funil superior ficar entupido com detritos acumulados do ambiente, não permitindo a passagem das larvas para o funil inferior ou até mesmo cobrindo a água e impedindo a oviposição.

Essa armadilha pode ser utilizada e adaptada para conseguir larvas de insetos aquáticos para diversos fins como aquarismo, controle sanitário de vetores, pragas e para pesquisa científica (levantamentos, experimentos ecológicos etc.). Ela possui as vantagens de ser de baixo custo, provir da reciclagem de resíduos plásticos e poder ser usada em larga escala facilmente, como em pesquisas para de esforço amostral grande.

Credito à minha querida mãe Maria da Penha de Godoy Zorzetti a ideia original do design dessa armadilha

Apêndice II

Detalhes do Funcionamento do Sistema de Aquecimento

O sistema de aquecimento que utilizamos é composto por um centro de controle com monitor e cinco módulos para ligação dos receptores de temperatura e aquecedores. É a adaptação da estrutura de um sistema industrial de controle de temperaturas para experimentos de mudanças climáticas. Pelo seu controle em tempo real da temperatura, ele auxilia na simulação mais realística das mudanças climáticas futuras, respeitando a variação natural diuturna e sazonal da temperatura ambiental, sempre mantendo a diferença entre os tratamentos (Figura A2). Os dados do sistema de aquecimento acompanhando um código para explorá-los estão disponíveis em https://github.com/lucaswzorzetti/temperature.

Como ilustrado na Figura A3, a central de controle possui um monitor para acompanhamento das temperaturas e uma entrada usb para salvar os dados durante o funcionamento do sistema. Da central, que é ligada na rede elétrica, saem cabos de energia (os módulos são ligados em série) e de informação. Os cabos de informação levam as informações dos receptores de temperatura de todos os módulos para o processamento central, que reforça ou suprime os aquecedores para manter a temperatura sempre 4°C em relação ao ambiente nos tratamentos aquecidos (Figura A3).

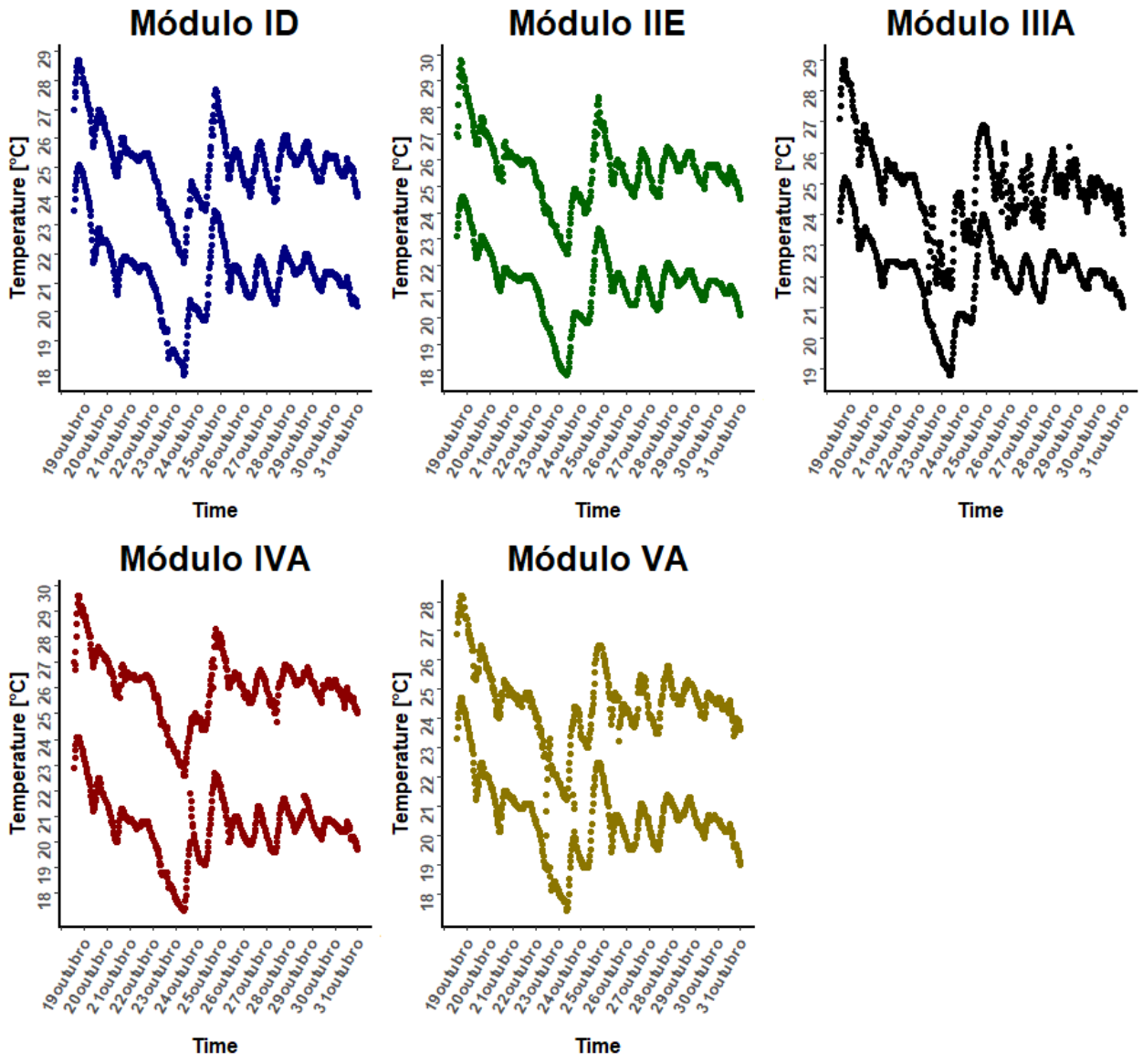

Figura A 2 Temperaturas dos módulos que utilizamos no experimento, mostrando que a diferença de 4°C é alcançada em relação à temperatura ambiente. As duas séries formadas são provenientes dos dois tratamentos: temperatura ambiente e temperatura ambiente + 4°C.

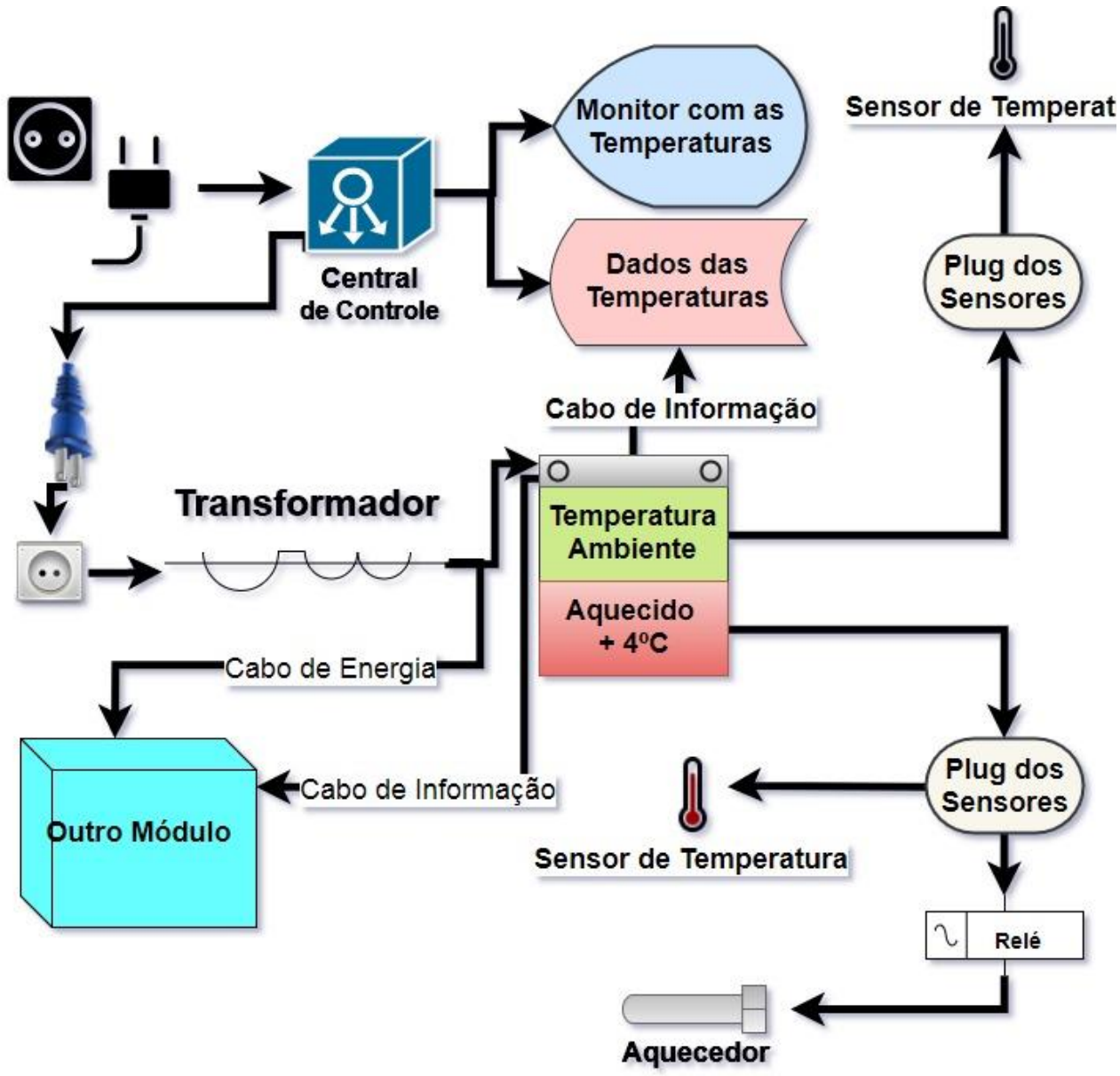

Figura A 3 Estrutura do sistema de controle de temperatura. As linhas indicam conexões, tanto elétricas como dos cabos de informação.

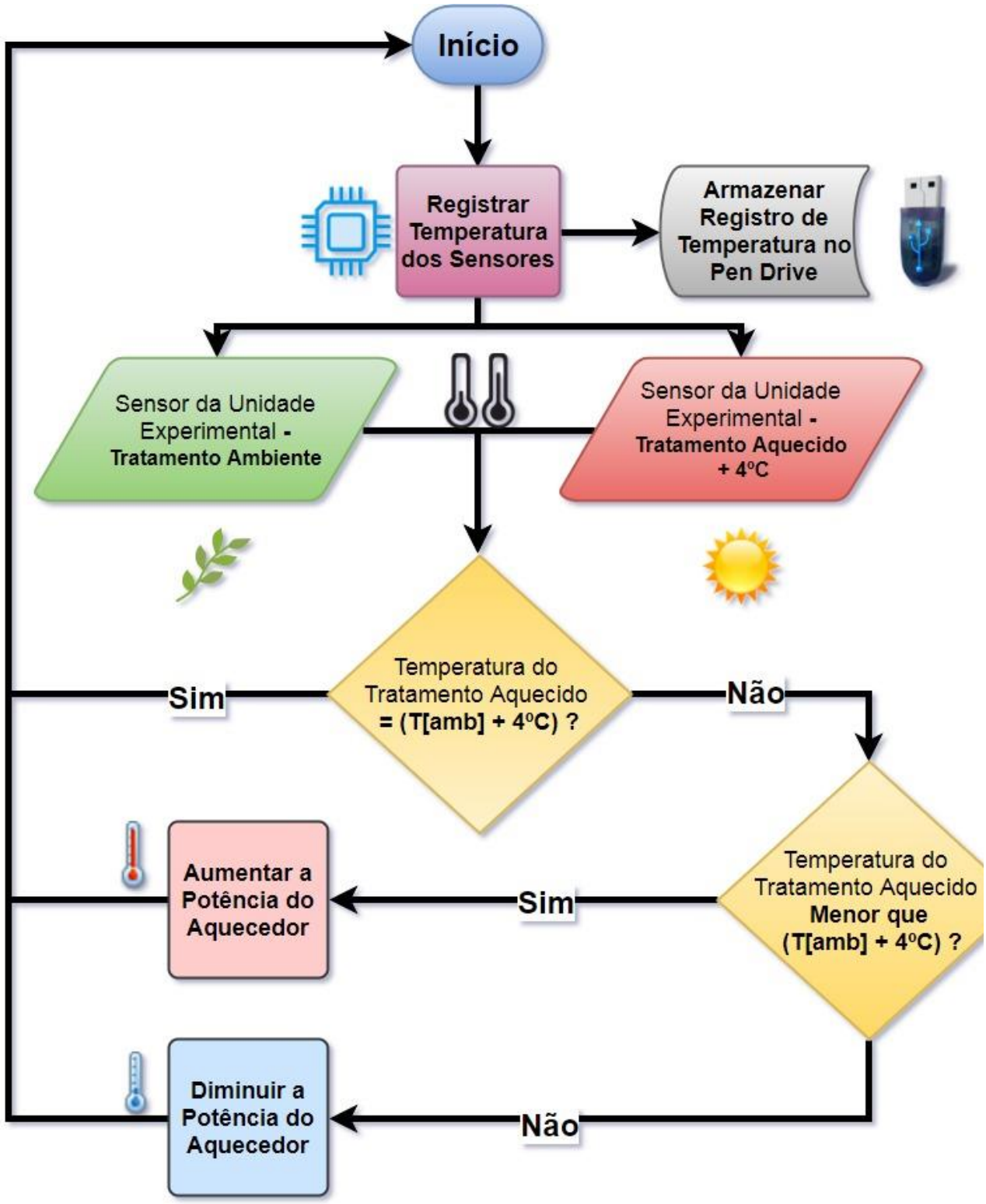

Figura A 4 Fluxograma básico de funcionamento do software do sistema de controle de temperatura. Os paralelogramos indicam os sensores de temperatura, os losangos, decisões do sistema, e as demais formas indicam armazenamento de informações e ações a serem tomadas.

ANEXOS

Declaração de não necessidade do certificado da Comissão de Ética no Uso de Animais (CEUA) da UNICAMP

UNICAMP CEUA/UNICAMP

INFORMAÇÃO

A Comissão de Ética no Uso de Animais da UNICAMP - CEUA/UNICAMP - esclarece que não há necessidade de submeter o projeto de pesquisa "**Predadores maiores são mais sensíveis ao aquecimento em ecossistemas lênticos**" de responsabilidade do Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero e do pós-graduando **Lucas Waldir Zorzetti**, para análise desta comissão.

Justifica-se por se tratar de análise dos bancos de dados obtidos junto a outra instituição – laboratório da base ecológica Miguel de Castarde Filho (reserva ecológica municipal Serra do Japi) -, bem como de autorização junto ao IBAMA (SISBIO) (emissão: 05/09/2017; validade: 27/07/2018) e à Prefeitura Municipal de Jundiaí (emissão: 20/10/2017; data de revalidação: 19/11/2018) para a realização das atividades, não havendo, na UNICAMP, manipulação *in vivo* para execução do projeto.

Campinas, 08 de novembro de 2019.

Prof. Dr. Wagner José Fávaro
Presidente da CEUA/UNICAMP

Declaração referente aos direitos autorais

Declaração

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha coautoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação de Mestrado, intitulada **Consequências do aumento da temperatura global em insetos predadores de ecossistemas lênticos tropicais**, não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 27 de Março de 2020

Assinatura: Lucas Waldir Zorzetti

Nome do autor: Lucas Waldir Zorzetti

RG n.º 48.653.038-38

Assinatura:

Nome do orientador: Gustavo Quevedo Romero

RG n.º 23.985.512-7