

UNIVERSIDADE VILA VELHA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS

**EFEITO DE DIFERENTES DETRITOS FOLIARES NO
COMPORTAMENTO ALIMENTAR DE LARVAS DE *Triplectides* sp.
(TRICHOPTERA, LEPTOCERIDAE) E NA DISPONIBILIDADE DE
RECURSOS EM UM RIACHO DE MATA ATLÂNTICA**

WALACE PANDOLPHO KIFFER JUNIOR

VILA VELHA

JUNHO / 2015

UNIVERSIDADE VILA VELHA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS

**EFEITO DE DIFERENTES DETRITOS FOLIARES NO
COMPORTAMENTO ALIMENTAR DE LARVAS DE *Triplectides* sp.
(TRICHOPTERA, LEPTOCERIDAE) E NA DISPONIBILIDADE DE
RECURSOS EM UM RIACHO DE MATA ATLÂNTICA**

Tese apresentada à Universidade Vila Velha,
como pré-requisito do Programa de Pós-
graduação em Ecologia de Ecossistemas,
para a obtenção do título de Doutor em
Ecologia.

WALACE PANDOLPHO KIFFER JUNIOR

VILA VELHA

JUNHO / 2015

Catálogo na publicação elaborada pela Biblioteca Central / UVV-ES

K47e Kiffer Junior, Wallace Pandolpho.

Efeito de diferentes detritos foliares no comportamento alimentar de larvas de *Triplectides* sp. (Trichoptera, Leptoceridae) e na disponibilidade de recursos em um riacho de Mata Atlântica / Wallace Pandolpho Kiffer Junior. – 2015.

93 f.: il.

Orientador: Marcelo da Silva Moretti.

Tese (Doutorado) – Área de concentração: Ecologia de Ecossistemas, Universidade Vila Velha, 2015.

Inclui bibliografias.

1. Ecologia aquática. 2. Plantas - Nutrição. 3. Biodegradação. 4. Invertebrado marinho. I. Moretti, Marcelo da Silva. II. Universidade Vila Velha. III. Título.

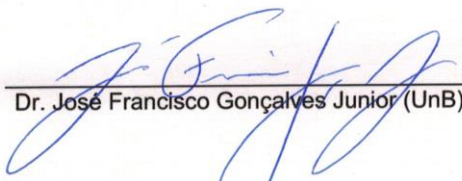
CDD 577.6

WALACE PANDOLPHO KIFFER JUNIOR

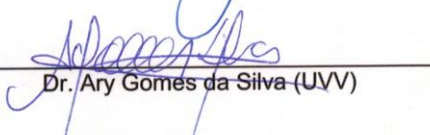
**EFEITO DE DIFERENTES DETRITOS FOLIARES NO
COMPORTAMENTO ALIMENTAR DE LARVAS DE *Triplectides*
sp. (TRICHOPTERA, LEPTOCERIDAE) E NA DISPONIBILIDADE
DE RECURSOS EM UM RIACHO DE MATA ATLÂNTICA**

Tese apresentada à Universidade Vila Velha, como pré-requisito do Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ecossistemas, para a obtenção do título de Doutor em Ecologia.

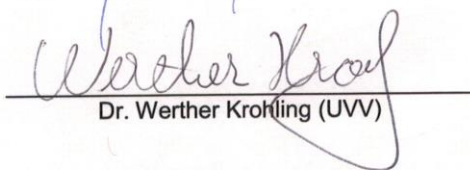
Aprovada em 26 de junho de 2015



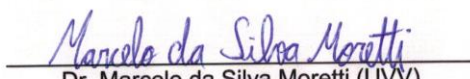
Dr. José Francisco Gonçalves Junior (UnB)



Dr. Ary Gomes da Silva (UVV)



Dr. Werther Krohling (UVV)



Dr. Marcelo da Silva Moretti (UVV)
Orientador

AGRADECIMENTOS

Quatro anos representam muito mais do que seis letras. Durante esse período eu conheci pessoas e fiz amigos que irei levar pra sempre nos pensamentos e na minha vida profissional e muitos estarão comigo por muitos e muitos anos. Esse é o momento de agradecer a todos que de alguma maneira me incentivaram e me ajudaram a tornar essa tese em uma realidade!

Ao meu orientador

Ao Prof. Marcelo da Silva Moretti, obrigado por todos esses anos de ensinamentos, paciência e por acreditar em mim. Você me proporcionou todas as possibilidades para que eu pudesse chegar até aqui, sempre serei grato pela sua colaboração, lembrando que ainda vamos conviver por “alguns” três anos.

Aos amigos de laboratório

Ao longo dessa jornada, duas pessoas foram mais do que especiais. Flávio Mendes e Cinthia Casotti são dois dos meus melhores amigos, vou sempre lembrar de vocês quando eu precisar de conselhos ou no momento de discutir nossos futuros trabalhos! Obrigado por todos esses dias de convivência. Agradeço também aos amigos Larissa Corteletti, Juliana Rangel, Karoline Serpa, Pâmela Barbosa, Lyandra Oliveira, Ana Carla Silva e Lorena Casagrande que me acompanharam durante o doutorado me ajudando nas coletas e em todos os experimentos, trocando ideias entre almoços e lanches. Obrigado por poder contar com vocês. Aos amigos Diogo Viana e Thais Zanotti que conviveram comigo e foram mais do que especiais.

À equipe do LEMO coordenada pelo Prof. Leonardo Dobbss, pela parceria, auxílio nas análises e amizade! À todos os amigos no Lab. Peixe que sempre foram prestativos em qualquer momento. Ao Prof. José Francisco Gonçalves Jr. e toda sua equipe da UNB, obrigado pela parceria. Ao Prof. Ary Gomes por toda ajuda na identificação das espécies vegetais.

Ao amigo Carlos Burke que sede sua residência para ser utilizada como nossa “área de estudo”. Aos professores da pós-graduação da UVV pelos ensinamentos. À FAPES pelo financiamento da bolsa de doutorado.

Aos meus familiares

Aos meus familiares que mesmo sem compreender muito sobre o tema desta Tese, sempre me incentivaram a continuar meus estudos e me desenvolver como pessoa. Ao meu pai e minha mãe, que nunca deixaram de apoiar e de me ajudar em todas as fases na minha vida. Às minhas irmãs que comemoraram junto as minhas conquistas. À Thais Alves que sempre me apoiou e me aguentou nessa reta final. Te amo!

Gostaria de agradecer a todos os amigos que eu possa ter esquecido ou que eu não citei o nome, mas que de alguma forma me incentivaram e me motivaram a completar essa etapa. OBRIGADO!!!

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	3
INTRODUÇÃO GERAL	5
OBJETIVO	9
CAPÍTULO 1 Relações comprimento-biomassa, consumo e comportamento de seleção de abrigos por larvas de <i>Triplectides</i> sp. (Kolenati), 1859 (Trichoptera: Leptoceridae)	10
CAPÍTULO 2 A qualidade dos detritos foliares determina o comportamento alimentar de um invertebrado fragmentador Neotropical?	31
CAPÍTULO 3 Efeito da qualidade foliar nas taxas de decomposição e a estrutura trófica das assembleias de invertebrados em um riacho Neotropical	56
CONCLUSÃO GERAL	88
REFERÊNCIAS	90

RESUMO

KIFFER, Wallace Pandolpho Jr, Dr., Universidade Vila Velha – ES, Junho de 2015. **Efeito de diferentes detritos foliares no comportamento alimentar de larvas de *Triplectides* sp. (Trichoptera, Leptoceridae) e na disponibilidade de recursos em um riacho de Mata Atlântica.** Orientador: Dr. Marcelo da Silva Moretti

Esta tese tem como objetivo avaliar o efeito da qualidade de cinco detritos foliares comuns nos riachos de Mata Atlântica no comportamento alimentar de uma população de larvas de *Triplectides* sp. e na composição e estrutura trófica das assembleias de invertebrados associados a esses detritos. Cinco hipóteses direcionaram os experimentos conduzidos: 1) As dimensões corporais e as dimensões dos abrigos são bons preditores da biomassa das larvas de *Triplectides* sp; 2) As larvas maiores e mais pesadas processam maiores quantidades de detritos foliares; 3) As larvas de *Triplectides* sp. preferem os detritos com melhor qualidade física e química; 4) Os componentes físicos dos detritos são mais importantes que os componentes químicos, sendo que as larvas consomem mais os detritos com menores durezas e teores de lignina e celulose e 5) Os detritos de melhor qualidade apresentam assembleias de invertebrados associados com maior abundância e biomassa de invertebrados fragmentadores. Esta tese é composta por três capítulos, resultados de experimentos laboratoriais e de campo realizados com organismos fragmentadores e os demais invertebrados associados aos detritos foliares em decomposição coletados em riachos de Mata Atlântica no sudeste do Brasil. No Capítulo 1 foi descrita as relações entre as variáveis corporais das larvas de *Triplectides* sp. mais apropriadas para estimar a biomassa das mesmas e se as taxas de consumo são influenciadas pelo peso e comprimento das larvas. O comprimento do corpo apresentou os melhores ajustes com a biomassa das larvas, no modelo Power, seguido do comprimento da tíbia no modelo Exponencial. Nenhuma das variáveis dos abrigos apresentou bons coeficientes de determinação, não devendo ser utilizadas para estimar a biomassa desta população. Larvas mais pesadas apresentaram uma correlação fraca, porém positiva com as taxas de consumo, sugerindo que larvas mais pesadas processam maiores quantidades de detritos foliares. Desta forma, concluiu-se que o comprimento da tíbia foi a variável mais adequada de ser utilizada, pois as larvas projetam as pernas para fora dos abrigos, facilitando a medição e evitando os estresses causados pela manipulação das larvas, e deve ser utilizada em experimentos que avaliem as taxas de consumo

e produção além das taxas de crescimento da população estudada. No Capítulo 2 foi avaliada a preferência alimentar e as taxas de consumo, produção, crescimento e sobrevivência das larvas de *Triplectides* sp., em experimentos laboratoriais, quando expostas a detritos foliares de diferentes qualidades. Os detritos de *H. dusenii* foram preferidos em todas as combinações seguido por *M. chartacea* e *E. globulus*. As maiores taxas de consumo foram observadas nos dois detritos mais macios (*H. dusenii* = $2,34 \pm 0,11 \text{ mg.mg}^{-1}.\text{dia}^{-1}$ e *M. lineata* = $2,12 \pm 0,16 \text{ mg.mg}^{-1}.\text{dia}^{-1}$). As larvas demonstraram crescimento apenas ao se alimentarem dos detritos de *H. dusenii* e *M. chartacea* ($0,59 \pm 0,08 \text{ mg.semana}^{-1}$ em ambos os detritos). Quando expostas aos detritos de *E. globulus* as larvas demonstraram uma tendência de crescimento negativo, perdendo peso durante após 35 dias ($0,03 \pm 0,02 \text{ mg.semana}^{-1}$) e exibindo a menor taxa de sobrevivência (35%). Concluiu-se que a qualidade dos detritos influenciou o comportamento alimentar das larvas, sendo que os componentes estruturais, principalmente a dureza, apresentaram maior influência do que os componentes químicos. No Capítulo 3 foi avaliado o efeito da qualidade dos detritos foliares sobre as taxas de decomposição e na composição e estrutura trófica das assembleias de invertebrados associados a cinco detritos foliares, sendo quatro nativos e um exótico, durante o processo de decomposição dos detritos. Os detritos mais macios decompueram de forma mais acelerada (*H. dusenii*: $k = -0,032 \text{ dia}^{-1}$; *M. chartacea*: $k = -0,017 \text{ dia}^{-1}$; *E. globulus*: $k = -0,009 \text{ dia}^{-1}$) com maior participação de invertebrados fragmentadores (entre 24 e 98% da biomassa), enquanto os detritos duros (>250g) decompueram lentamente (*S. pohlii*: $k = -0,003 \text{ dia}^{-1}$; *M. lineata*: $k = -0,002 \text{ dia}^{-1}$) com baixa participação de fragmentadores (< 16%). Concluiu-se que tanto as taxas de decomposição quando a estrutura trófica das assembleias foram afetadas pelos componentes estruturais dos detritos, principalmente pela dureza, mas não pelos componentes químicos, ao dificultar a colonização dos detritos por fragmentadores. No entanto, a composição das assembleias de invertebrados associados não foi influenciada. Os resultados aqui apresentados reforçam a influencia da qualidade dos detritos foliares no comportamento de invertebrados fragmentadores. Além disso, os componentes estruturais dos detritos, principalmente a dureza, influenciaram a estrutura trófica das assembleias associadas aos detritos em decomposição de forma mais acentuada do que os componentes químicos.

Palavras-chave: Decomposição, Consumo, Fragmentador, Invertebrados aquáticos

ABSTRACT

KIFFER, Wallace Pandolpho Jr, Dr., Vila Velha University – ES, June of 2015. **Effect of different leaf litter on the feeding behavior of *Triplectides* sp. larvae (Trichoptera, Leptoceridae) and the availability of resources in an Atlantic rainforest stream.** Supervisor: Dr. Marcelo da Silva Moretti

This thesis aims to evaluate the effect of quality of five common leaf species in the Atlantic Forest streams on feeding behavior of a population of *Triplectides* sp. larvae and composition and trophic structure of invertebrate assemblages associated with such litter. Five hypotheses directed the experiments conducted: 1) Body and case dimensions are good predictors of the biomass of *Triplectides* sp. larvae; 2) Larger and heavier larvae process greater amounts of leaf litter; 3) *Triplectides* sp. larvae prefer litter with better physical and chemical quality; 4) Physical components are more important than the chemical, and the larvae consume more litter with lower toughness, lignin and cellulose and 5) Litter with better quality present invertebrate assemblages associated with higher abundance and biomass of shredders invertebrates. This thesis consists of three chapters, results of laboratory and field experiments conducted with shredder and other invertebrates associated with leaf litter breakdown collected in Atlantic Forest streams in southeastern Brazil. In Chapter 1 has been described the relationship between the body variables of *Triplectides* sp. larvae more suitable to estimate the larvae biomass and if there is difference in the consumption rates dependent on the weight and length of the larvae. The body length presented the best fit with the biomass, on Power model, followed by the tibia length in the Exponential model. None of the variables of cases exhibited good coefficients of determination and should not be used to estimate the biomass of the studied population. Heavier larvae showed a weak, but positive correlation with consumption rates, and suggest that heavier larvae process larger quantities of leaf litter. Thus, it is concluded that the length of the tibia was easier to use, because the larvae design legs out of the cases, thus facilitating the measurement and avoids stress caused by manipulation of the larvae and should be used in experiments to assess rates of consumption and production in addition to growth rates of the study population. In Chapter 2 were evaluated food preference and consumption rates, production, growth and survival of *Triplectides* sp. larvae in laboratory experiments, when exposed to leaf litter with different qualities. *H. duseinii*

was preferred in all combinations followed by *M. chartacea* and *E. globulus*. Higher consumption rates were observed in both softer litter (*H. duseinii* = 2.34 ± 0.11 mg.mg⁻¹.dia⁻¹ and *M. lineata* = 2.12 ± 0.16 mg.mg⁻¹. day⁻¹). The larvae showed growth only with *H. duseinii* and *M. chartacea* (0.59 ± 0.08 mg.week⁻¹ in both litter). When exposed to *E. globulus* larvae showed a negative growth trend, losing weight during 35 days (0.03 ± 0.02 mg.week⁻¹) and exhibited lower survival rate (35%). It was concluded that litter quality affected the feeding behavior of the larvae, and that structural components, especially leaf toughness, has greater influence than the chemical components. In Chapter 3, the effects of litter quality on breakdown rates and composition and trophic structure of invertebrate assemblages associated to five leaf litter, four native and one exotic, during the process of litter breakdown. The softer debris decomposed more rapidly (*H. duseinii* $k = -0.032$ day⁻¹; *M. chartacea* $k = -0.017$ day⁻¹, *E. globulus* $k = -0.009$ day⁻¹) with a higher participation of shredders (between 24 and 98% of the biomass), while the tough litter (> 250g) decomposed slowly (*S. pohlii* $k = -0.003$ day⁻¹; *M. lineata* $k = -0.002$ day⁻¹) with a low participation of shredders (<16 %). It was concluded that both breakdown rates and the trophic structure of associated invertebrates was affected by litter structural components, especially leaf toughness, but not chemical components, that impede colonization by shredders. However, taxonomic composition of associated invertebrates was not influenced. These results emphasize the influence of the leaf quality on feeding behavior of shredders invertebrate larvae. Moreover, the structural components of the detritus, particularly leaf toughness, influence the trophic structure of assemblages associated with decomposing detritus, more intensively than the chemical components.

Keywords: Breakdown, Consumption, Shredder, Aquatic invertebrates.

INTRODUÇÃO GERAL

Os detritos alóctones produzidos pela vegetação ripária são considerados a principal fonte de energia e carbono disponíveis para as comunidades aquáticas nos riachos de pequena ordem (ABELHO, 2001; FISHER; LIKENS, 1973). Nesses ambientes a vegetação ripária sombreia o leito dos riachos, dificultando a entrada de luz solar e, por consequência, restringindo a produção primária (VANNOTE et al., 1980; WALLACE; WEBSTER, 1996). Entre os diversos constituintes da matéria orgânica alóctone, as folhas são consideradas o principal recurso para os invertebrados aquáticos (BAÑUELOS et al., 2004; GONÇALVES; FRANÇA; CALLISTO, 2006). Ao entrarem no sistema aquático as folhas são retidas e formam acúmulos nos leitos dos riachos que fornecem um substrato bastante atrativo para as assembleias de invertebrados, sendo considerados “*hotspots*” de densidade e riqueza destes organismos (KOBAYASHI; KAGAYA, 2004, 2005; LIGEIRO et al., 2010).

Para a melhor compreensão da estrutura trófica dos invertebrados aquáticos associados a detritos orgânicos, estes organismos são classificados em grupos tróficos funcionais, de acordo com suas adaptações para a aquisição de alimento (CUMMINS; KLUG, 1979). Os principais grupos tróficos são os coletores-catadores, coletores-filtradores, predadores, raspadores e os fragmentadores (CUFFNEY; WALLACE; LUGTHART, 1990). Fragmentadores são os organismos capazes de utilizar a matéria orgânica particulada grossa (MOPG) produzida pela vegetação ripária e a transformar, pela sua atividade alimentar, em biomassa, fezes e matéria orgânica particulada fina (MOPF) (GRAÇA, 2001). Devido ao tamanho reduzido da MOPF, essa fração da matéria orgânica é mais facilmente transportada ao longo dos corpos d’água, além de ser utilizada por uma gama maior de outros grupos tróficos de invertebrados e vertebrados que assim aceleram a mineralização dos compostos orgânicos (CRENSHAW; VALETT, 2002; HALVORSON et al., 2015).

As florestas tropicais são ambientes que abrigam uma grande diversidade de espécies que produzem detritos foliares com uma elevada variação dos componentes estruturais e químicos, reflexo da diversidade florística (ARDÓN; PRINGLE, 2008). De acordo com (COLEY; AIDE, 1991) muitas espécies vegetais tropicais possuem a tendência de apresentarem melhores defesas contra herbivoria do que as espécies temperadas. Neste contexto, tanto a quantidade quanto a

qualidade da matéria orgânica alóctone produzida são importantes para a manutenção das relações ecológicas entre os organismos que compõem as assembleias de invertebrados aquáticos (GRAÇA et al., 2015; GRAÇA, 2001). Normalmente os invertebrados fragmentadores exibem preferência por detritos de melhor qualidade e rejeitam detritos ruins (LI; DUDGEON, 2009; RINCÓN; MARTÍNEZ, 2006) o que pode gerar diferenças nos padrões de colonização e assim suportar diferentes composições e estruturas tróficas nos acúmulos de folhas nos riachos (JONSSON; MALMQVIST, 2003; MCKIE et al., 2008).

A qualidade dos detritos foliares é constituída pelo conjunto dos componentes estruturais e químicos que compõem os tecidos foliares das espécies vegetais (ver. GRAÇA; BÄRLOCHER; GESSNER, 2005). Os principais componentes estruturais são os teores de celulose (SINSABAUGH; LINKINS; BENFIELD, 1985) e lignina (GESSNER; CHAUVET, 1994), responsáveis pelo suporte e estruturação dos tecidos vegetais (MELILLO; ABER; MURATORE, 1982; MELILLO et al., 1983) e promovem a dureza dos detritos (GONÇALVES; GRAÇA; CALLISTO, 2007b; RATNARAJAH; BARMUTA, 2009). Os principais componentes químicos são os teores nutricionais (principalmente N e P) (ARDÓN; STALLCUP; PRINGLE, 2006) que são macros nutrientes envolvidos no metabolismo vegetal (SINCLAIR; VADEZ, 2002) e os teores de compostos secundários (DRIEBE; WHITHAM, 2000; OSTROFSKY, 1997), que são substâncias envolvidas na defesa das plantas contra patógenos e herbívoros (ARDÓN; PRINGLE, 2008; COLEY; AIDE, 1991).

A participação dos invertebrados fragmentadores nos trópicos vem sendo amplamente discutida na comunidade científica, isso porque em algumas regiões tropicais do planeta a participação de fragmentadores nos processos ecológicos é considerada baixa ou nula (BOYERO et al., 2012; GONÇALVES; GRAÇA; CALLISTO, 2007a; LI; DUDGEON, 2009), enquanto em outros a participação desses organismos é alta (CHESHIRE; BOYERO; PEARSON, 2005; FERREIRA; ENCALADA; GRAÇA, 2012; TONIN et al., 2014). Apesar do processo de decomposição da MOPG nos ecossistemas lóticos tropicais ter sido relativamente pouco estudado, alguns destes estudos propõem que a baixa qualidade da matéria orgânica produzida pelas vegetações ripárias de regiões tropicais seria responsável tanto pela grande variação na abundância de invertebrados fragmentadores quanto pelas lentas taxas de decomposição dos detritos (em comparação com detritos de

regiões temperadas) encontrados nos riachos de diferentes regiões tropicais (BOYERO et al., 2015; GRAÇA et al., 2015; GRAÇA, 2001).

O principal táxon de invertebrado fragmentador encontrado nos riachos de Mata Atlântica são larvas de *Triplectides* sp, que chegam a atingir 20% da abundância e 50% da biomassa dos invertebrados associados aos bancos de detritos foliares (MENDES, 2013; TONIN et al., 2014) e são normalmente encontradas em acúmulos de folhas formados sobre o leito dos riachos em áreas de remanso (BUSS et al., 2004; OLIVEIRA; NESSIMIAN, 2010). Essas larvas utilizam pequenos gravetos como abrigo (CAMARGOS; PES, 2011), que além de oferecer proteção, também auxiliam na camuflagem e nas trocas gasosas, ao direcionar um fluxo de água para as brânquias abdominais (WILLIAMS; TAVARES; BRYANT, 1987). Estes organismos demonstraram, em experimentos laboratoriais, apresentar o mesmo comportamento de preferência exibido por outros invertebrados fragmentadores, ao consumir maiores quantidades de matéria orgânica independente da origem do detrito, mas dependente da qualidade do mesmo (CASOTTI; KIFFER; MORETTI, 2015).

Os experimentos realizados nesta tese avaliaram o comportamento alimentar de larvas de uma população de *Triplectides* sp. do riacho Banana, sudeste do Brasil, e a colonização de detritos de diferentes qualidades durante o processo de decomposição e estão divididos em 3 capítulos. No Capítulo 1 foram descritas as equações comprimento-biomassa para três medidas corporais e quatro medidas do abrigo das larvas da população estudada, utilizando-se três modelos matemáticos. No Capítulo 2 foram avaliados a preferência alimentar, as taxas de consumo, de produção de MOPF, de crescimento e de sobrevivência das larvas de *Triplectides* quando expostas a detritos foliares com diferentes componentes estruturais e químicos. No Capítulo 3 foi avaliada a composição e a estrutura trófica das assembleias de invertebrados associados a detritos foliares em decomposição com diferentes componentes estruturais e químicos.

Os experimentos aqui apresentados são essenciais na avaliação dos efeitos da qualidade dos detritos foliares alóctones no comportamento alimentar de uma população de fragmentadores característicos de riachos de Mata Atlântica, mas que possui poucas informações sobre a sua importância na decomposição de detritos alóctones. Além disso, esta Tese apresenta informações a respeito dos efeitos dos

componentes estruturais e químicos dos detritos sobre a composição e a estrutura trófica das assembleias de invertebrados que colonizam detritos foliares, auxiliando na compreensão da importância destes fatores no fluxo de energia e na ciclagem de nutrientes.

OBJETIVO

Objetivo Geral

Determinar os efeitos de detritos foliares com diferentes qualidades físicas e químicas na composição e estrutura trófica dos invertebrados associados aos detritos em decomposição e no comportamento alimentar de larvas de *Triplectides* sp. (Trichoptera, Leptoceridae) um fragmentador típico de riachos de Mata Atlântica.

CAPÍTULO 1

Relações comprimento-biomassa, consumo e comportamento de seleção de abrigos por larvas de *Triplectides* sp. (Kolenati), 1859 (Trichoptera: Leptoceridae)

Walace Pandolpho Kiffer Junior, Flávio Mendes, Juliana Vieira Rangel, Pâmela Barbosa, Karoline Serpa e Marcelo da Silva Moretti

Relações comprimento-biomassa, consumo e comportamento de seleção de abrigos por larvas de *Triplectides* sp. (Kolenati), 1859 (Trichoptera: Leptoceridae)

W P Jr Kiffer¹, F Mendes¹, J V Rangel¹, P Barbosa¹, K V Serpa¹, M S Moretti^{1*}

Laboratory of Aquatic Insect Ecology, University of Vila Velha, ES, Brazil.

*Corresponding author. Marcelo da Silva Moretti, Rua Mercúrio, s/n, 29.102-623 Vila Velha, ES, Brasil. Email: marcelo.moretti@uvv.br, Fax: +55 27 3421-2137.

Running title: Relações comprimento-biomassa e comportamento de seleção

Capítulo apresentado nas normas do periódico *Fundamental and applied limnology*

RESUMO

As relações entre variáveis corporais e a biomassa de invertebrados aquáticos fornecem informações importantes para diversas questões ecológicas como as relações entre grupos tróficos funcionais, produção secundária e o fluxo de energia entre as teias tróficas. Neste contexto, o objetivo deste estudo foi determinar as relações entre três variáveis corporais e quatro variáveis dos abrigos com a biomassa de uma população de larvas de *Triplectides* sp. utilizando três modelos matemáticos. Também foi avaliado se existe relação entre a taxa de consumo de detritos orgânicos com as variáveis analisadas. Um total de 51 larvas foram coletadas, retiradas dos abrigos e individualmente fotografadas em um estereomicroscópio com uma câmera digital acoplada. Num segundo experimento, 38 larvas foram expostas individualmente a detritos condicionados de *Miconia chartacea*. Todas as variáveis corporais apresentaram um alto nível de significância, principalmente no modelo Power. Nenhuma das variáveis dos abrigos apresentou bons coeficientes de determinação ($R^2 < 0.60$). Uma relação positiva fraca foi observada entre a taxa de consumo e a biomassa das larvas, sugerindo que indivíduos mais pesados processam maiores quantidades de detritos foliares. O comprimento da tíbia demonstrou ser o mais apropriado para estimar a biomassa das larvas, pois apresentou elevado coeficiente de determinação ($R^2 = 0.80$) e facilidade de medição, evitando estresses causados pela manipulação dos indivíduos. Além disso, as variáveis dos abrigos não devem ser utilizadas para estimar a biomassa das larvas da população estudada, devido ao baixo poder preditivo que provavelmente resulta do comportamento mais generalista de seleção dos abrigos.

Palavras-Chave: Consumo, Mata Atlântica, Invertebrado aquático, riacho de pequena ordem.

ABSTRACT

Relations between body variables and biomass of aquatic invertebrates provides important information for various ecological issues as the relationship between functional feeding groups, secondary production and the flow of energy between trophic webs. In this context, the aim of this study was to determine the relationship between three body variables and four variables of shredder cases with the biomass of a population of *Triplectides* sp. larvae, using three mathematical models. It was also evaluated whether there is a relationship between the consumption rate of leaf litter with the variables analyzed. 51 larvae were collected, taken from cases and individually photographed in a stereoscope with an attached digital camera. In a second experiment, 38 larvae were individually exposed to conditioned litter of *Miconia chartacea*. All body variables showed a high level of significance, especially in the Power model. None of the variables of the cases showed good determination coefficients ($R^2 < 0.60$). A weak positive correlation was observed between the consumption rate and biomass larvae and suggests that heavier individuals process larger quantities of leaf detritus. The length of the tibia showed to be most suitable for estimating biomass of the larvae, because it showed high coefficient of determination ($R^2 = 0.80$), measuring ease and prevents stress caused by the manipulation of individuals. Moreover, the variables of the cases should not be used to estimate the biomass of the larvae of the study population due to low predictive power probably due to the more general behavior of selecting case.

Keywords: Consumption, Atlantic Forest, Water invertebrate, Small order streams.

INTRODUÇÃO

A biomassa de invertebrados aquáticos detritívoros é frequentemente utilizada para a determinação das taxas de colonização e avaliação do papel destes organismos no processo de decomposição de detritos foliares (Cressa 1999a). Desta forma, a interpretação desta variável se faz necessária em estudos que avaliem, por exemplo, a história de vida, os padrões sazonais e as relações tróficas entre os diferentes grupos taxonômicos (Burgherr & Meyer 1997). Além disso, os dados de biomassa são também utilizados em experimentos laboratoriais que avaliam a preferência alimentar, as taxas de crescimento e a produção secundária destes organismos (Rincón & Martínez 2006, López-Rodríguez et al. 2009, Benke & Hury 2010).

Nas últimas décadas, diferentes métodos têm sido utilizados para mensurar a biomassa de insetos aquáticos. Os mais comumente utilizados são a medida direta do peso seco (Smock 1980, Méthot et al. 2012, Morante et al. 2012), o biovolume (Morin & Nadon 1991) e as relações comprimento-biomassa (Burgherr & Meyer 1997, Benke et al. 1999, Cressa 1999a). Todas estas metodologias apresentam pontos favoráveis e contrários à sua utilização. No entanto, as relações comprimento-biomassa têm sido amplamente utilizadas por apresentarem algumas vantagens importantes, como: (i) maior precisão ao evitar erros causados pela variação da biomassa em espécimes preservados (Cressa 1999b, Johnston & Cunjak 1999, Edwards et al. 2009); (ii) permitir a análise de material biológico preservado por longos períodos (Towers et al. 1994, Von Schiller & Solimini 2005, Méthot et al. 2012); (iii) maior rapidez e agilidade, favorecendo a análise de organismos pequenos e o processamento de um maior número de amostras (Burgherr & Meyer 1997) e (iv) não causar a perda dos espécimes analisados, permitindo a manutenção dos mesmos para fins taxonômicos (Genkai-Kato & Miyasaka 2007).

As relações comprimento-biomassa vêm sendo determinadas para populações de insetos aquáticos encontradas em diversas regiões, entretanto a maioria dos estudos se concentra na América do Norte e na Europa (Smock 1980, Meyer 1989, Burgherr & Meyer 1997, Benke et al. 1999, Johnston & Cunjak 1999, Giustini et al. 2008, de Figueroa et al. 2009). Até o momento, poucos estudos foram realizados nas regiões tropicais, sendo que os táxons pertencentes às ordens Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera são os que apresentam o maior número

de relações comprimento-biomassa descritas (Towers et al. 1994, Cressa 1999a, 1999b, Becker et al. 2009, Martins et al. 2014).

O gênero *Triplectides* (Kolenati), 1859 (Trichoptera: Leptoceridae) apresenta uma ampla distribuição, sendo encontrado na Ásia, Oceania e nas Américas Central e do Sul (Holzenthal 1988). No Brasil, foram registradas 6 espécies deste gênero (Paprocki et al. 2004, Dumas & Nessimian 2010). As larvas de *Triplectides* sp. pertencem ao grupo trófico dos fragmentadores, sendo normalmente encontradas em acúmulos de folhas formados sobre o leito dos riachos em áreas de remanso (Buss et al. 2004, Oliveira & Nessimian 2010). Estas larvas caracterizam-se por utilizar pedaços de gravetos de diferentes tamanhos como abrigo. Além de oferecer proteção, a utilização dos abrigos também auxilia na camuflagem do organismo e nas trocas gasosas, ao direcionar um fluxo de água para as brânquias abdominais (Williams et al. 1987). Por se alimentarem de detritos foliares, as larvas de *Triplectides* sp. podem influenciar o processo de decomposição de matéria orgânica em riachos tropicais (Landeiro et al. 2008). Além disso, Casotti et al. (2015) observaram que a preferência alimentar destas larvas é determinada pelas características intrínsecas dos detritos foliares, independentemente de sua origem. As larvas de *Triplectides* sp. tem sido encontradas em elevada abundância em riachos de Mata Atlântica localizados na região sudeste do Brasil (Buss et al. 2004, Oliveira & Nessimian 2010), chegando a representar aproximadamente 20% da abundância e até 50% da biomassa total das assembleias de invertebrados encontradas associadas a acúmulos de folhas (F. Mendes, *dados não publicados*).

O objetivo deste estudo foi determinar as relações comprimento-biomassa para as larvas de uma população de *Triplectides* sp. utilizando os modelos Linear, Exponencial e Power. Para isto, três variáveis corporais (comprimento total, largura da cápsula cefálica e comprimento da tíbia) e quatro do abrigo (comprimento, largura, diâmetro do orifício e o peso seco) foram utilizadas para obter a equação com o melhor poder preditivo. Algumas destas variáveis também foram utilizadas para avaliar se a seleção dos abrigos pelas larvas é feita de forma aleatória ou não, i.e, se existe relação entre o comprimento corporal e a biomassa das larvas com o peso seco dos abrigos, e se estas variáveis influenciam as taxas de consumo destes fragmentadores.

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de estudo

As larvas de *Triplectides* sp. foram coletadas com redes de mão no córrego Macuco (20°01'23,8" S - 40°33'00,5" W), em um trecho de remanso onde elas são normalmente visualizadas em grande número sobre diferentes acúmulos de folhas. O trecho estudado é de 2ª ordem e está localizado a uma altitude de 593 m, em um fragmento de Mata Atlântica distante 50 km da costa do estado do Espírito Santo, sudeste do Brasil. A vegetação ripária é bem desenvolvida, sombreando aproximadamente 80% do leito do córrego, e a influência antrópica é pequena, de forma que o trecho estudado apresenta condições praticamente pristinas. Maiores informações sobre a área de estudo e os parâmetros abióticos do córrego Macuco podem ser encontradas em Casotti et al. (2015).

Medições das larvas e dos abrigos

Para a determinação das relações comprimento-biomassa, 51 larvas de uma espécie não identificada do gênero *Triplectides* foram coletadas em uma única ocasião. As larvas foram acondicionadas em uma caixa de isopor contendo água do córrego e levadas para o laboratório, onde as medições das larvas e dos abrigos foram feitas. As variáveis corporais utilizadas como preditores da biomassa foram: o comprimento corporal (BL), a largura da cápsula cefálica (HW) e o comprimento da tibia (TL). A medida do comprimento corporal foi determinada a partir da distância entre a parte anterior da cápsula cefálica e a parte posterior do último segmento abdominal enquanto a largura da cápsula cefálica foi determinada a partir da seção mais larga da cabeça (Becker *et al* 2009). O comprimento da tibia foi determinado pelo comprimento total dos dois segmentos da tibia da perna posterior esquerda, uma vez que as espécies do gênero estudado apresentam a tibia dividida em duas partes (Pes *et al* 2014). Para a determinação das variáveis corporais, as larvas foram cuidadosamente retiradas dos abrigos e individualmente fotografadas em um estereomicroscópio (Bel Photonics STMPPro, Osasco, Brasil; BL e TL: 7x, HW: 20x) com uma câmera digital acoplada (SONY Steady-Shot DSC-W610 14.1 MP). As medições foram feitas utilizando-se o software ImageJ (U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA; 0,1 mm). Posteriormente, as larvas foram colocadas individualmente em cadinhos de alumínio, que haviam sido previamente pesados, e secas a 60° C por 72 h. Os cadinhos foram então esfriados em um dessecador por 1 h e pesados em uma balança analítica (0,01mg).

Quatro variáveis dos abrigos também foram determinadas: o comprimento (CL), a largura (CW), o diâmetro do orifício (COD) e o peso seco (CDM). O comprimento e a largura dos abrigos foram determinados com um paquímetro digital (0,1 mm). Os abrigos foram individualmente fotografados (20x) e diâmetro do orifício foi determinado utilizando o software ImageJ. Após as medições, os abrigos tiveram o seu peso seco determinado, conforme descrito anteriormente.

Seleção de abrigos e taxas de consumo

Para a análise da seleção de abrigos e determinação das taxas de consumo, 38 larvas da população estudada foram coletadas no córrego Macuco e levadas para o laboratório, onde foram mantidas sem poder se alimentar (24 h, 21° C), sob aeração constante e fotoperíodo de 12:12 h. As larvas foram colocadas individualmente em copos plásticos contendo 400 ml de água filtrada do próprio riacho e cascalho fino livre de cinzas (500° C, 4 h). Para a determinação das taxas de consumo, foram ofertados 05 discos foliares (1,4 cm de diâmetro) cortados de folhas de *Miconia chartacea* Triana, que haviam sido previamente condicionadas em *litter bags* de malha fina (0.05 mm) por 15 dias no córrego estudado. Esta espécie foi escolhida por ser a segunda espécie mais abundante na vegetação ripária do córrego Macuco e por suas folhas serem consumidas pelas larvas de *Triplectides* sp. (W. Kiffer, *pers. obs.*). Cinco copos plásticos, que não continham larvas, foram utilizados como controle para se determinar a perda de peso dos discos na ausência de fragmentadores durante o experimento. As larvas puderam se alimentar por 7 dias. Após este período, o comprimento corporal das larvas foi determinado conforme descrito anteriormente. As larvas, os abrigos e os discos foram então colocados individualmente em cadinhos de alumínio, secos (60° C, 72 h) e pesados (0,01 mg). As taxas de consumo foram expressas em termos de mg de peso seco de folha ingerido por biomassa de indivíduo (mg) por dia.

Análise de dados

Para a determinação do melhor ajuste entre as variáveis corporais e dos abrigos com a biomassa das larvas de *Triplectides* sp., foram utilizados os modelos de regressão Linear (1), Exponencial (2) e Power (3) ou os seus equivalentes logaritmos:

$$DM = a + b \cdot L \quad (1)$$

$$DM = a \cdot e^{bL} \text{ (no formato linear: } \ln DM = \ln a + b \cdot L \text{)} \quad (2)$$

$$DM = a \cdot L^b \text{ (no formato linear: } \ln DM = \ln a + b \cdot \ln L \text{)} \quad (3)$$

onde a/b são constantes da regressão, DM é a massa seca, L é a dimensão corporal (BL, HW, TL) ou dos abrigos (CL, CW, COD, CDM) e e é uma constante matemática (número de Euler: 2,718).

O ajuste das equações de regressão foi analisado pelo coeficiente de determinação (R^2), nível de significância (p , obtido pela ANOVA da regressão) e análise de resíduos. Para a análise da seleção de abrigos, as variáveis das larvas (comprimento corporal, biomassa e taxas de consumo) e dos abrigos (peso seco) tiveram sua normalidade testada e suas correlações foram exploradas por análises de correlação de Pearson. Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R i386 v.2.15.2 e baseadas em Zar (2010).

RESULTADOS

Relações comprimento-biomassa

Os valores de biomassa das larvas variaram de 0,30 a 8,60 mg e apresentaram um elevado coeficiente de variação (74%). Entre as variáveis corporais, o comprimento da tibia e a largura da cabeça foram as dimensões que apresentaram as maiores e as menores variações, respectivamente (CV: 37,2% e 26,0 %; Tabela 1). Os valores de peso seco dos abrigos apresentaram as maiores variações (121,2%), seguidos pelos valores da largura (42,2%) e comprimento (37,9%).

Tabela 1. Variação, média, desvio padrão (SD) e coeficiente de variação (CV, em porcentagem) das variáveis corporais e dos abrigos e dos valores de biomassa das larvas de *Triplectides* sp. n = 51. CV = (SD/média)*100.

	Variação	Média	SD	CV
<i>Variáveis corporais</i>				
Comprimento corporal (mm)	4.23 - 15.03	9.85	3.09	31.3
Largura da cabeça (mm)	0.37 - 1.20	0.82	0.21	26.0
Comprimento da tibia (mm)	0.11 - 2.16	1.35	0.50	37.2
<i>Variáveis do abrigo</i>				
Comprimento (mm)	13.24 - 62.11	29.54	1.56	37.9
Largura (mm)	1.31 - 6.35	3.37	0.19	42.4
Diâmetro do orifício (mm)	0.76 - 3.71	2.03	0.69	33.1
Peso seco (mg)	54.03 - 5817.17	887.70	1075.54	121.2
Biomassa das larvas (mg)	0.30 - 8.60	3.10	2.31	74.5

Todas as variáveis utilizadas como preditores nas relações comprimento-biomassa apresentaram um alto nível de significância nos três modelos matemáticos ($p < 0,01$). No entanto, apenas as variáveis corporais apresentaram coeficientes de determinação fortes ($0,70 < R^2 < 0,83$). O comprimento das larvas foi a variável que apresentou as melhores relações para se estimar a biomassa, seguido pelo comprimento da tibia e pela largura da cápsula cefálica (Tabela 2). O comprimento corporal e a largura da cápsula cefálica determinaram as equações com os melhores ajustes no modelo Power ($R^2 = 0,83$ e $0,74$, respectivamente), enquanto o comprimento da tibia obteve o melhor ajuste no modelo Exponencial ($R^2 = 0,80$). As variáveis dos abrigos apresentaram coeficientes de determinação médios ($0,30 < R^2 < 0,60$) ou fracos ($R^2 < 0,30$), sendo que a largura e o diâmetro do orifício

apresentaram os melhores ajustes nos três modelos (Tabela 2). A Figura 1 apresenta as relações da biomassa das larvas de *Triplectides* sp. em função do comprimento corporal e do comprimento da tíbia.

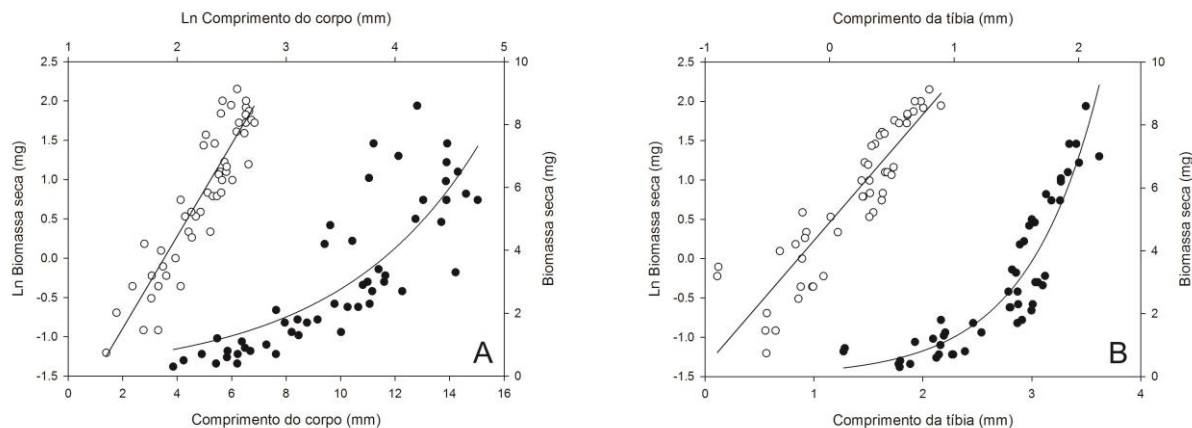


Figura 1. Diagramas de dispersão entre a biomassa das larvas e o comprimento corporal (A) e o comprimento da tíbia (B) nas coordenadas normais (●) e logarítmicas (○) para a população de *Triplectides* sp. estudada. As equações de regressão são $DM = a \cdot L^b$ (no formato linear: $\text{Ln DM} = \text{Ln } a + b \cdot \text{Ln } L$) para o comprimento corporal e $DM = a \cdot e^{bL}$ (no formato linear: $\text{Ln DM} = \text{Ln } a + b \cdot L$) para o comprimento da tíbia.

Tabela 2. Parâmetros (com intervalos de confiança de 95%) dos modelos Linear, Exponencial e Power para a relação entre as variáveis corporais (comprimento corporal [BL], largura da cápsula cefálica [HW] e comprimento da tíbia [TL], em mm), e dos abrigos (comprimento [CL], largura [CW] e o diâmetro do orifício [COD], em mm, e peso do abrigo [CDM], em mg), com a biomassa seca (DM, em mg) das larvas de *Triplectides* sp. a/b = coeficientes da regressão, R^2 = coeficiente de determinação ($*p < 0,001$). $n = 51$.

Função	Conversão	a	Ln a	b	R ²
Linear DM = a + b . L	BM → BL	-3.01 ± 0.61		0.62 ± 0.05	0.69*
	BM → HW	-3.86 ± 0.81		8.49 ± 0.95	0.61*
	BM → TL	-2.11 ± 0.50		3.84 ± 0.35	0.70*
	BM → CL	0.63 ± 0.84		0.83 ± 0.26	0.16**
	BM → CW	-1.04 ± 0.55		12.27 ± 1.51	0.57*
	BM → COD	-1.84 ± 0.70		2.43 ± 0.32	0.52*
	BM → CDM	2.14 ± 0.36		0.00 ± 0.00	0.25*
Exponencial MS = a . e ^{bL} (Ln DM = Ln a + b . L)	ln(BM) → BL		-1.81 ± 0.18	0.26 ± 0.01	0.82*
	ln(BM) → HW		-2.20 ± 0.25	3.65 ± 0.30	0.74*
	ln(BM) → TL		-1.38 ± 0.16	1.60 ± 0.11	0.80*
	ln(BM) → CL		-0.28 ± 0.32	0.36 ± 0.10	0.20*
	ln(BM) → CW		-0.78 ± 0.22	4.66 ± 0.61	0.54*
	ln(BM) → COD		-1.23 ± 0.25	0.99 ± 0.12	0.58*
	ln(BM) → CDM		-0.42 ± 0.14	0.00 ± 0.00	0.24*
Power MS = a . L ^b (Ln DM = Ln a + b . Ln L)	ln(BM) → ln(BL)		-4.45 ± 0.33	2.35 ± 0.14	0.83*
	ln(BM) → ln(HW)		1.43 ± 0.08	2.71 ± 0.22	0.74*
	ln(BM) → ln(TL)		0.59 ± 0.09	1.09 ± 0.14	0.52*
	ln(BM) → ln(CL)		-6.19 ± 1.76	1.24 ± 0.31	0.24*
	ln(BM) → ln(CW)		-4.39 ± 0.68	1.51 ± 0.19	0.54*
	ln(BM) → ln(COD)		-0.43 ± 0.16	1.90 ± 0.22	0.60*
	ln(BM) → ln(CDM)		-2.49 ± 0.51	0.53 ± 0.08	0.46*

Seleção de abrigos e taxas de consumo

A biomassa das larvas utilizadas neste experimento variou de 0,18 a 9,98 mg (Tabela 3). Entre as variáveis mensuradas, o comprimento das larvas apresentou o menor coeficiente de variação (27,6 %) enquanto a peso seco dos abrigos apresentou a maior variação (132,4%). Durante o experimento de consumo, todas as larvas se mantiveram vivas e consumiram os detritos de *M. chartacea* ($8,46 \pm 8,22 \text{ mg.mg}^{-1}.\text{dia}^{-1}$). As correlações entre o comprimento corporal e a biomassa das larvas com o peso seco dos abrigos não foram significativas (Tabela 4). No entanto, foi observada uma correlação positiva fraca ($r = 0,35$) entre os valores de biomassa

das larvas e as taxas de consumo. As correlações entre o comprimento corporal e o peso dos abrigos com as taxas de consumo também não foram significativas.

Tabela 3. Variação, média, desvio padrão (SD) e coeficiente de variação (CV, em porcentagem) das variáveis das larvas de *Triplectides* sp. (comprimento corporal, biomassa e taxas de consumo) e dos abrigos (peso seco) medidas neste estudo. n = 38. CV = (SD/média)*100.

	Variação	Média	SD	CV
Comprimento das larvas (mm)	5.83 – 17.48	11.57	3.20	27.2
Biomassa das larvas (mg)	0.18 – 9.98	2.80	2.93	104.7
Taxas de consumo (mg.mg ⁻¹ .dia ⁻¹)	1.62 – 41.21	8.46	8.22	97.2
Peso do abrigo (mg)	0.56 – 45.41	5.85	7.75	132.4

Tabela 4. Matriz de correlações de Pearson para as variáveis das larvas de *Triplectides* sp. (comprimento corporal, biomassa e taxas de consumo) e dos abrigos (peso seco) medidas neste estudo. * p < 0,05.

	Comprimento corporal (mm)	Biomassa das larvas (mg)	Taxas de consumo (mg.mg ⁻¹ .dia ⁻¹)	Peso do abrigo (mg)
Comprimento corporal (mm)	-			
Biomassa das larvas (mg)	0.04	-		
Taxas de consumo (mg.mg ⁻¹ .dia ⁻¹)	0.14	0.35*	-	
Peso do abrigo (mg)	0.12	0.09	-0.01	-

DISCUSSÃO

As variáveis corporais foram bons preditores da biomassa das larvas de *Triplectides* sp., explicando de 74 a 83% da distribuição dos dados. Para Wenzel et al. (1990) uma diferença em torno de 20% pode ser esperada entre a biomassa real e a estimada através de relações comprimento-biomassa. O comprimento corporal e a largura da cápsula cefálica têm sido amplamente utilizados como preditores da biomassa de invertebrados aquáticos e terrestres (Benke et al. 1999, Becker et al. 2009, Morante et al. 2012). Entretanto, alguns autores propuseram a utilização de outras variáveis (e.g., largura do pronoto, comprimento do tarso e comprimento do abrigo) em populações onde os indivíduos utilizam abrigos, uma vez que estes podem impedir a medição das variáveis corporais mais utilizadas (ver González et al. 2002, Becker 2005).

Normalmente, as equações comprimento-biomassa obtidas a partir do comprimento corporal apresentam os melhores ajustes quando comparadas às obtidas por outras variáveis corporais (Smock 1980, Meyer 1989, Johnston & Cunjak 1999). No entanto, Méthot et al. (2012) obtiveram o melhor coeficiente de determinação utilizando a largura da cápsula cefálica como preditor da biomassa de larvas de Leptoceridae. A utilização de diferentes variáveis corporais se faz necessária para a determinação da biomassa de organismos que apresentam diferenças em sua morfologia externa e utilização de abrigos (Benke et al. 1999, Méthot et al. 2012). Por exemplo, para as larvas de *Triplectides* sp. o comprimento da tíbia, que proporcionou as equações com o segundo melhor ajuste, pode ser considerado a variável mais adequada, uma vez que ao se locomoverem estas larvas projetam apenas as pernas para fora do abrigo, o que permite a sua mensuração, enquanto a cabeça e o corpo permanecem o tempo todo protegidos pelo abrigo. Além disso, a utilização desta variável não requer a remoção dos abrigos, evitando assim o estresse ou o sacrifício das larvas durante a determinação da biomassa.

As quatro variáveis do abrigo utilizadas não foram bons preditores da biomassa das larvas, resultando em baixos coeficientes de determinação. Estes resultados podem estar relacionados ao fato das larvas de *Triplectides* sp. utilizarem estruturas prontas como abrigo, o que as tornaria mais generalistas em relação a seleção dos abrigos (Holzenthal 1988). Segundo Camargos & Pes (2011), estas larvas podem utilizar gravetos já perfurados ou parcialmente perfurados e até

mesmo abrigos construídos por outros gêneros de Trichoptera e partes do exoesqueleto de decápodos. Por outro lado, alguns estudos realizados com larvas que constroem os seus próprios abrigos encontraram relações com bons ajustes utilizando variáveis dos abrigos como preditores da biomassa (ver Graça et al. 2001).

A maioria das relações comprimento-biomassa disponíveis na literatura foram melhor descritas pelo modelo Power (Smock 1980, Towers et al. 1994, Johnston & Cunjak 1999). No presente estudo, esta mesma tendência foi observada para duas das variáveis corporais utilizadas, sendo que o modelo Exponencial determinou equações com coeficientes de determinação muito próximos. Segundo Wenzel et al. (1990), as diferenças apresentadas por diferentes modelos matemáticos nas relações comprimento-biomassa são normalmente pequenas e tendem a diminuir com o aumento do número de indivíduos utilizados. No entanto, não se deve descartar a utilização de diferentes modelos para a determinação da melhor equação (Wenzel et al. 1990, González et al. 2002), dado que um mesmo modelo nem sempre proporciona os melhores ajustes para variáveis diferentes.

A elevada amplitude dos valores de biomassa das larvas de *Triplectides* sp. utilizadas indica que a maioria dos “instars” deste gênero foi amostrada para a determinação das relações comprimento-biomassa apresentadas. Esta variação de tamanho é importante na determinação destas relações por garantir uma maior representatividade da curva logística da população (Begon et al. 1996). Em estudos deste tipo, o esforço de amostragem deve ser suficiente para que não sejam utilizados apenas os organismos maiores, que são mais facilmente encontrados. Além disso, Nakagawa & Takemon (2015) sugeriram que certa precaução deve ser tomada se o táxon estudado pertencer a mais de um grupo trófico funcional ou apresentar preferência por diferentes tipos de habitat, o que pode resultar em elevadas variações nos coeficientes *a* e *b* das equações. Martins et al. (2014) concluíram que as relações comprimento-biomassa só devem ser utilizadas nas populações para as quais os modelos foram gerados, pois os valores da biomassa das larvas de *Phylloicus elektoros* (Prather), 2003 (Trichoptera, Calamoceratidae) previstos com os modelos gerados para uma população de *Phylloicus* sp. de uma outra região foram 75% menores que os valores reais.

Nos modelos lineares, o valor do coeficiente b das equações comprimento-biomassa representa a taxa de aumento da biomassa em relação à dimensão corporal (Becker et al. 2009). De acordo com Benke et al. (1999), quando o valor do coeficiente b é igual a 3, todas as dimensões do organismo crescem na mesma proporção. Entretanto, entre as populações de invertebrados aquáticos é comum encontrar valores de b menores que 3 (ver Smock 1980, Burgherr & Meyer 1997). Wenzel et al. (1990) e Towers et al. (1994) sugeriram que nas populações onde os valores de b são próximos a 2, a biomassa dos indivíduos seria mais influenciada pela superfície e pelo desenho corporal do que pelo volume. Além disso, Benke et al. (1999) afirmaram que tal situação somente seria possível se a altura do indivíduo variasse pouco durante o crescimento, enquanto o comprimento e a largura aumentassem. Desta forma, os valores do coeficiente b encontrados no presente estudo provavelmente estão associados a utilização de gravetos pelas larvas de *Triplectides*. Este tipo de abrigo pode influenciar o padrão de crescimento das larvas, i.e, mesmo que o abrigo limite o aumento da largura e da altura das larvas, o comprimento não seria limitado durante o crescimento.

Apesar das larvas de *Triplectides* serem consideradas importantes fragmentadores dos riachos da Mata Atlântica e da Amazônia (Crisci-Bispo et al. 2007, Oliveira & Nessimian 2010, Landeiro et al. 2008, 2010), as informações sobre o seu comportamento ainda são escassas (mas veja (Huamantincó & Nessimian 2000, Paprocki et al. 2004, Camargos & Pes 2011), Casotti et al. 2015). A ausência de correlação entre o tamanho dos indivíduos e dos abrigos observada neste estudo corrobora o comportamento mais generalista destas larvas em relação à escolha dos abrigos. Considerando a importância do abrigo para a sobrevivência das larvas, a utilização de gravetos resultaria em um menor gasto energético em relação aos táxons que necessitam construir seus abrigos com materiais orgânicos ou inorgânicos. Boyero (2011) ao estudar o comportamento das larvas de *Calamoceras marsupus* (Brauer), 1865 (Trichoptera, Calamoceratidae) observou que a construção dos abrigos pode ser dependente do predador e que os abrigos construídos com gravetos promovem melhor proteção que os construídos com material foliar.

Contrariando o que era esperado, não houve correlação entre as taxas de consumo de detritos foliares e a biomassa dos abrigos. Apesar de terem sido observadas larvas pequenas em abrigos maiores e mais pesados, os resultados obtidos sugerem que os abrigos não influenciam o tempo de forrageio e as taxas de

crescimento das larvas. Esta hipótese, caso venha a ser corroborada em experimentos futuros, pode ser um fator importante para sobrevivência das populações de *Triplectides*, dado que larvas menores selecionam mais rapidamente o abrigo, independente do tamanho, por estarem sujeitas a uma maior pressão de predação ((Warren & Lawton 1987, Neubert et al. 2000, Akin & Winemiller 2008). Por outro lado, as taxas de consumo apresentaram uma correlação positiva fraca com a biomassa das larvas, i.e., a taxa de consumo por unidade de massa aumenta com o crescimento das larvas. Estes resultados podem estar relacionados ao fato de que larvas de “instars” mais avançados necessitam acumular mais energia para empulpar (Barrigossi et al. 2002). Além disso, com crescimento das larvas ocorre também o aumento das peças bucais, resultando na maior eficiência das taxas de consumo (Nijhout 1981, Hutchinson et al. 1997).

As relações comprimento-biomassa determinadas neste estudo corroboram a utilização do comprimento da tíbia como uma variável alternativa importante para a determinação da biomassa de larvas que utilizam abrigos. Ao mesmo tempo, os resultados obtidos sugerem que as variáveis dos abrigos não são bons preditores da biomassa das larvas de *Triplectides* sp., e isto provavelmente está associado a um comportamento mais generalista de seleção dos abrigos. Considerando a importância destas larvas para o processamento de matéria orgânica, espera-se que as informações aqui apresentadas possam ser úteis em experimentos de campo e laboratório que objetivem determinar a real importância destas larvas, em termos de biomassa, para o fluxo de energia e, conseqüentemente, para o funcionamento dos ecossistemas lóticos tropicais.

AGRADECIMENTOS

Os autores gostariam de agradecer a Carlos Burke pelas facilidades logísticas, e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Espírito Santo (FAPES) pelo apoio financeiro a Marcelo Moretti (Proc. N° 61861480/2013) e pelas bolsas de pós-graduação concedidas a Wallace Kiffer e Flávio Mendes.

REFERÊNCIAS

- Akin, S. & Winemiller, K. O., 2008: Body size and trophic position in a temperate estuarine food web. – *Acta Oecologica* **33**: 144–153.
- Barrigossi, J. A. F., Zimmermann, F. J. P. & Lima, P. S. da C., 2002: Consumption rates and performance of *Erinnyis ello* L. on four cassava varieties. – *Neotrop. Entomol.* **31**: 429–433.
- Becker, B., Moretti, M. & Callisto, M., 2009: Length-dry mass relationships for a typical shredder in Brazilian streams (Trichoptera: Calamoceratidae). – *Aquat. Insects* **31**: 227–234.
- Becker, G., 2005: Life cycle of *Agapetus fuscipes* (Trichoptera, Glossosomatidae) in a first-order upland stream in central Germany. – *Limnologia* **35**: 52–60.
- Begon, M., Mortimer, M. & Thompson, D. J., 1996: *Population Ecology: A unified study of animals and plants*. 3rd ed. – Blackwell Publishing Ltd.: Oxford, UK.
- Benke, A. C. & Huryn, A. D., 2010: Benthic invertebrate production - facilitating answers to ecological riddles in freshwater ecosystems. – *J. North Am. Benthol. Soc.* **29**: 264–285.
- Benke, A. C., Huryn, A. D., Smock, L. A. & Wallace, J. B., 1999: Length-mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeastern United States. – *J. North Am. Benthol. Soc.* **18**: 308–343.
- Boyero, L., 2011: Expression of a behaviourally mediated morphology in response to different predators. – *Ecol. Res.* **26**: 1065–1070.
- Burgherr, P. & Meyer, E. I., 1997: Regression analysis of linear body dimensions vs. dry mass in stream macroinvertebrates. – *Arch. für Hydrobiol.* **139**: 101–112.
- Buss, D. F., Baptista, D. F., Nessimian, J. L. & Egler, M., 2004: Substrate specificity, environmental degradation and disturbance structuring macroinvertebrate assemblages in neotropical streams. – *Hydrobiologia* **518**: 179–188.
- Camargos, L. M. De & Pes, A. M. O., 2011: The grass is always greener on the other side: *Triplectides Kolenati*, 1859 (Leptoceridae) and *Marilia Müller*, 1880 (Odontoceridae) occupying cases of other Trichoptera species. – *Acta Limnol. Bras.* **23**: 353–356.
- Casotti, C. G., Kiffer, W. P. J. & Moretti, M. S., 2015: Leaf traits induce the feeding preference of a shredder of the genus *Triplectides Kolenati*, 1859 (Trichoptera) in an Atlantic Forest stream, Brazil: a test with native and exotic leaves. – *Aquat. Insects* **1–10**.
- Cressa, C., 1999a: Dry mass estimates of some tropical aquatic insects. – *Rev. Biol. Trop.* **47**: 133–141.

- Cressa, C., 1999b: Dry mass estimation of tropical aquatic insects using different short-term preservation methods. – *Rev. Biol. Trop.* **47**: 143–149.
- Crisci-Bispo, V. L., Bispo, P. C. & Froehlich, C. G., 2007: Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages in litter in a mountain stream of the Atlantic Rainforest from Southeastern Brazil. – *Rev. Bras. Zool.* **24**: 545–551.
- De Figueroa, J. M. T., López-Rodríguez, J., Bo, T. & Fenoglio, S., 2009: Allometric Versus Isometric Growth in European Stoneflies (Plecoptera). – *J. Freshw. Ecol.* **24**: 581–585.
- Dumas, L. L. & Nessimian, J. L., 2010: A New Long-Horned Caddisfly in the Genus *Triplectides Kolenati* (Trichoptera: Leptoceridae) from the Itatiaia Massif, Southeastern Brazil. – *Neotrop. Entomol.* **39**: 949–951.
- Edwards, F. K., Lauridsen, R. B., Armand, L., Vincent, H. M. & Jones, J. I., 2009: The relationship between length, mass and preservation time for three species of freshwater leeches (Hirudinea). – *Fundam. Appl. Limnol. / Arch. für Hydrobiol.* **173**: 321–327.
- Genkai-Kato, M. & Miyasaka, H., 2007: Length–weight relationships of four predatory stonefly species in Japan. – *Limnology* **8**: 171–174.
- Giustini, M., Miccoli, F. P., Luca, G. & Cicolani, B., 2008: Length–weight relationships for some plecoptera and ephemeroptera from a carbonate stream in central Apennine (Italy). – *Hydrobiologia* **605**: 183–191.
- González, J. M., Basaguren, A. & Pozo, J., 2002: Size-mass relationships of stream invertebrates in a northern Spain stream. – *Hydrobiologia* **489**: 131–137.
- Graça, M. A. S., Cressa, C., Gessner, M. O., Feio, M. J., Callies, K. A. & Barrios, C., 2001: Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. – *Freshw. Biol.* **46**: 947–957.
- Holzenthal, R. W., 1988: Systematics of Neotropical *Triplectides* (Trichoptera: Leptoceridae). – *Ann. Entomol. Soc. Am.* **81**: 187–208.
- Huamantínco, A. A. & Nessimian, J. L., 2000: Variation and life strategies of the trichoptera (insecta) larvae community in a first order tributary of the Paquequer River, southeastern Brazil. – *Rev. Bras. Biol.* **60**: 73–82.
- Hutchinson, J. M. C., McNamara, J. M., Houston, A. I. & Vollrath, F., 1997: Dyar's Rule and the Investment Principle: optimal moulting strategies if feeding rate is size-dependent and growth is discontinuous. – *Philos. Trans. R. Soc. Ser. B* **352**: 113–138.
- Johnston, T. A. & Cunjak, R. A., 1999: Dry mass-length relationships for benthic insects: a review with new data from Catamaran Brook, New Brunswick, Canada. – *Freshw. Biol.* **41**: 653–674.

- Landeiro, V. L., Hamada, N., Godoy, B. S. & Melo, A. S., 2010: Effects of litter patch area on macroinvertebrate assemblage structure and leaf breakdown in Central Amazonian streams. – *Hydrobiologia* **649**: 355–363.
- Landeiro, V. L., Hamada, N. & Melo, A. S., 2008: Responses of aquatic invertebrate assemblages and leaf breakdown to macroconsumer exclusion in Amazonian “terra firme” streams. – *Fundam. Appl. Limnol. / Arch. für Hydrobiol.* **172**: 49–58.
- López-Rodríguez, M. J., Tierno de Figueroa, J. M. & Alba-Tercedor, J., 2009: Life history, feeding and secondary production of two Nemouroidea species (Plecoptera, Insecta) in a temporary stream of the Southern Iberian Peninsula. – *Fundam. Appl. Limnol. / Arch. für Hydrobiol.* **175**: 161–170.
- Martins, R. T., Melo, A. S., Gonçalves Jr, J. F. & Hamada, N., 2014: Estimation of dry mass of caddisflies *Phylloicus elektoros* (Trichoptera: Calamoceratidae) in a Central Amazon stream. – *Zoologia* **31**: 337–342.
- Méthot, G., Hudon, C., Gagnon, P., Pinel-Alloul, B., Armellin, A. & Poirier, A.-M. T., 2012: Macroinvertebrate size–mass relationships: how specific should they be? – *Freshw. Sci.* **31**: 750–764.
- Meyer, E., 1989: The relationship between body length parameters and dry mass in running water invertebrates. – *Arch. für Hydrobiol.* **117**: 191–203.
- Morante, T., García-Arberas, L., Antón, A. & Rallo, A., 2012: Macroinvertebrate biomass estimates in Cantabrian streams and relationship with brown trout (*Salmo trutta*) populations. – *Limnetica* **31**: 85–94.
- Morin, A. & Nadon, D., 1991: Size distribution of epilithic lotic invertebrates and implications for community metabolism. – *J. North Am. Benthol. Soc.* **10**: 300–308.
- Nakagawa, H. & Takemon, Y., 2015: Length-mass relationships of macroinvertebrates in a freshwater stream in Japan. – *Aquat. Insects* **36**: 53–61.
- Neubert, M. G., Blumenshine, S. C., Duplisea, D. E., Jonsson, T. & Rashleigh, B., 2000: Body size and food web structure: testing the equiprobability assumption of the cascade model. – *Oecologia* **123**: 241–251.
- Nijhout, H. F., 1981: Physiological control of molting in insects. – *Integr. Comp. Biol.* **21**: 631–640.
- Oliveira, A. L. H. De & Nessimian, J. L., 2010: Spatial distribution and functional feeding groups of aquatic insect communities in Serra da Bocaina streams, southeastern Brazil. – *Acta Limnol. Bras.* **22**: 424–441.
- Paprocki, H., Holzenthal, R. W. & Blahnik, R. J., 2004: Checklist of the Trichoptera (Insecta) of Brazil I. – *Biota Neotrop.* **4**: 1–22.
- Pes, A. M., Santos, A. P. M., Barcelos-Silva, P. & Camargos, L. M. De, 2014: Ordem Trichoptera. 1 ed– in: Hamada, Nessimian & Querino (Hrsg.), *Insetos aquáticos na Amaz. Bras. Taxon. Biol. e Ecol.* – Editora INPA: Manaus, 724 pp.

- Rincón, J. & Martínez, I., 2006: Food quality and feeding preferences of *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae). – *J. North Am. Benthol. Soc.* **25**: 209–215.
- Smock, L. A., 1980: Relationships between body size and biomass of aquatic insects. – *Freshw. Biol.* **10**: 375–383.
- Towers, D. J., Henderson, I. M. & Veltman, C. J., 1994: Predicting dry weight of New Zealand aquatic macroinvertebrates from linear dimensions. – *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.* **28**: 159–166.
- Von Schiller, D. & Solimini, A. G., 2005: Differential effects of preservation on the estimation of biomass of two common mayfly species. – *Arch. für Hydrobiol.* **164**: 325–334.
- Warren, P. H. & Lawton, J. H., 1987: Invertebrate predator-prey body size relationships: an explanation for upper triangular food webs and patterns in food web structure? – *Oecologia* **74**: 231–235.
- Wenzel, F., Meyer, E. & Schwoerbel, J., 1990: Morphometry and biomass determination of dominant mayfly larvae (Ephemeroptera) in running waters. – *Arch. für Hydrobiol.* **118**: 31–46.
- Williams, D. D., Tavares, A. F. & Bryant, E., 1987: Respiratory device or camouflage? - A case for the caddisfly. – *Oikos* **50**: 42–52.
- Zar, J. H., 2010: *Biostatistical Analysis*. 5th ed. – Pearson Prentice-Hall: Upper Saddle River, NJ.

CAPÍTULO 2

A qualidade dos detritos foliares determina o comportamento alimentar de um fragmentador Neotropical?

Walace Pandolpho Kiffer Junior, Cinthia Gabriela Casotti de Medeiros, Flávio Mendes e Marcelo da Silva Moretti

A qualidade dos detritos foliares determina o comportamento alimentar de um invertebrado fragmentador Neotropical?

Kiffer, W. P. Jr^{1,2}; Casotti, C. G. M¹; Mendes, Flávio¹; Moretti, M. S.¹

¹ Universidade Vila Velha, Complexo Biopráticas, Laboratório de Ecologia de Insetos Aquáticos, Boa Vista, Vila Velha, ES, Brasil.

² Corresponding author: Email: aicepk@hotmail.com

Capítulo apresentado nas normas do periódico *Freshwater Biology*.

RESUMO

Invertebrados fragmentadores possuem um papel fundamental em pequenos riachos florestados, pois consomem os detritos orgânicos alóctones produzidos pela vegetação ripária e os transformam em matéria orgânica particulada fina, que pode ser consumida por outros invertebrados e vertebrados, facilitando a mineralização e o transporte das moléculas orgânicas. A preferência alimentar e as taxas de consumo, produção, crescimento e sobrevivência das larvas de *Triplectides* sp. foram avaliadas em experimentos laboratoriais, quando expostas a detritos orgânicos de quatro espécies vegetais nativas da Mata Atlântica (*Hoffmannia dusenii*, *Miconia chartacea*, *Myrcia lineata* e *Styrax pohlii*) e uma espécie exótica (*Eucalyptus globulus*). Os detritos de *H. dusenii* foram preferidos em todas as combinações seguidos por *M. chartacea* e *E. globulus*. As maiores taxas de consumo foram observadas nos dois detritos mais macios (*H. dusenii* = $2,34 \pm 0,11$ mg.mg⁻¹.dia⁻¹ e *M. lineata* = $2,12 \pm 0,16$ mg.mg⁻¹.dia⁻¹). As larvas demonstraram crescimento apenas com os detritos de *H. dusenii* e *M. chartacea* ($0,59 \pm 0,08$ mg.semana⁻¹ em ambos os detritos). Nos tratamentos que continham os detritos de *M. lineata* e *S. pohlii* as larvas mantiveram o peso inicial, enquanto que quando expostas aos detritos de *E. globulus* as larvas demonstraram uma tendência de crescimento negativo, perdendo peso durante após 35 dias ($0,03 \pm 0,02$ mg.semana⁻¹) e exibindo a menor taxa de sobrevivência (35%). A qualidade dos detritos influenciou o comportamento alimentar das larvas, com os componentes estruturais, principalmente a dureza, apresentando maior influência do que os componentes químicos. Foram apresentadas evidências de que a presença de detritos de *E. globulus* altera o crescimento e a sobrevivência de larvas de um fragmentador e pode causar sérias alterações no ambiente aquático afetando a ciclagem de nutrientes e o fluxo de energia quando introduzido nas zonas ripárias de Mata Atlântica.

Palavras-chave: Dureza foliar, nutrientes, *Triplectides*, crescimento, sobrevivência.

ABSTRACT

Shredders play a key role in small forested streams because they consume coarse allochthonous organic matter produced by riparian vegetation and transformed into fine particulate organic matter which can be consumed by other invertebrates and vertebrates, facilitating mineralization and the downstream transport of organic molecules. The feeding preference and consumption rates, production, growth and survival of *Triplectides* sp larvae were evaluated in laboratory experiments, when exposed to organic litter of four native plant species of the Atlantic Forest (*Hoffmannia dusenii*, *Miconia chartacea*, *Myrcia lineata* and *Styrax pohlii*) and an exotic species (*Eucalyptus globulus*). *H. dusenii* was preferred in all combinations followed by *M. chartacea* and *E. globulus*. Higher consumption rates were observed in both softer debris (*H. dusenii* = $2.34 \pm 0.11 \text{ mg.mg}^{-1}.\text{day}^{-1}$ and *M. lineata* = $2.12 \pm 0.16 \text{ mg.mg}^{-1}.\text{day}^{-1}$). The larvae showed growth only with *H. dusenii* and *M. chartacea* ($0.59 \pm 0.08 \text{ mg.week}^{-1}$ in both litter). With *M. lineata* and *S. pohlii*, larvae maintained their starting weight, whereas when exposed *E. globulus*, larvae showed negative growth trend, losing weight during 35 days ($0.03 \pm 0, 02 \text{ mg.week}^{-1}$) and exhibited lower survival rate (35%). Litter quality affected the feeding behavior of the larvae with structural components, especially leaf toughness, having greater influence than the chemical components. It was presented evidence that the presence of *Eucalyptus globulus* changes the growth and survival of a shredder larvae and can cause serious changes in the aquatic environment affecting nutrient cycling and energy flow if introduced into the riparian zone of Atlantic forests.

Keywords: Leaf toughness, nutrients, *Triplectides*, growth, survival.

INTRODUÇÃO

Em pequenos riachos, onde a produção autóctone é limitada pelo sombreamento causado pela vegetação ripária, os detritos foliares constituem a principal fonte de energia e carbono para os organismos heterotróficos (Fisher & Likens 1973; Abelho & Graça 1998). Nestes ecossistemas, os invertebrados fragmentadores possuem um papel fundamental no processamento de detritos foliares (Jonsson & Malmqvist 2005), por serem capazes de consumir a matéria orgânica particulada grossa (MOPG) e transformá-la em biomassa, fezes e matéria orgânica particulada fina (MOPF) que poderá ser utilizada por outros organismos consumidores (Halvorson *et al.* 2015). Desta forma, os fragmentadores facilitam a mineralização e a ciclagem de carbono e outros nutrientes (Cuffney, Wallace & Lughart 1990).

A qualidade dos detritos foliares é um dos principais fatores que influencia o comportamento alimentar dos invertebrados fragmentadores. De acordo com Graça *et al.* (2015) a qualidade foliar reflete as características ambientais locais, sendo que estas resultam da interação entre o clima, a hidrologia e a geologia do ambiente. Vários estudos demonstraram que os fragmentadores exibem preferência por detritos de maior qualidade (Rincón & Martínez 2006; Bastian *et al.* 2007; Casotti, Kiffer & Moretti 2015). Além disso, as taxas de consumo são geralmente maiores quando estes organismos são alimentados com detritos de melhor qualidade, resultando em maiores taxas de crescimento e sobrevivência (Canhoto & Graça 1995).

Por qualidade foliar, entende-se o conjunto das características físicas e químicas dos tecidos das folhas das espécies vegetais (ver Graça, Bärlocher & Gessner 2005). Assim, a qualidade é influenciada tanto por componentes estruturais, como os teores de lignina e celulose (Gessner, Chauvet & Dobson 1999; Ardón & Pringle 2008) que contribuem para a dureza foliar (Li, Ng & Dudgeon 2008; Graça & Cressa 2010), quanto por componentes químicos, como os teores de compostos secundários (Ostrofsky 1997; Wantzen *et al.* 2002; Hepp, Delanora & Trevisan 2009) e de nutrientes (Ardón, Stallcup & Pringle 2006; Casotti *et al.* 2015). Normalmente, os detritos foliares de maior qualidade, i.e. os que apresentam as menores razões C:N e dureza foliar, são utilizados mais rapidamente por microrganismos e invertebrados detritívoros.

Os efeitos da qualidade dos detritos foliares no comportamento alimentar de invertebrados fragmentadores têm sido avaliados em riachos da região temperada

(Royer & Minshall 2001; Abelho & Graça 2006; Fernandes *et al.* 2012) e, mais recentemente, na região tropical (Motomori, Mitsuhashi & Nakano 2001; Graça & Cressa 2010; Connolly & Pearson 2013). Enquanto nas altas latitudes a composição química dos detritos foliares tem sido considerada um dos principais fatores que influenciam a atividade dos fragmentadores, na região tropical os componentes estruturais dos detritos parecem ser os mais importantes (Gonçalves, Graça & Callisto 2007b; Marques *et al.* 2012). Por exemplo, Ardón, Pringle & Eggert (2009) encontraram evidências de que o efeito inibidor dos compostos fenólicos nas taxas de decomposição e consumo de detritos foliares por invertebrados seria maior nos ecossistemas temperados, conforme havia sido sugerido em estudos anteriores (Gessner & Chauvet 1994; Canhoto & Graça 1995; Ostrofsky 1997). Além disso, estudos recentes revelaram que os teores de compostos secundários não são necessariamente maiores dos detritos provenientes das zonas ripárias tropicais (Ardón *et al.* 2006; Ardón & Pringle 2008; Graça & Cressa 2010).

De maneira similar, a influência do teor de nutrientes dos detritos foliares no comportamento alimentar de invertebrados fragmentadores ainda não está clara, uma vez que as relações diretas entre a qualidade nutricional dos detritos e as taxas de consumo foram observadas em alguns estudos (Elwood *et al.* 1981; Greenwood *et al.* 2007) mas não em outros (Royer & Minshall 2001; Güsewell & Verhoeven 2006). Casotti *et al.* (2015) demonstraram que as larvas de *Triplectides* sp. não apresentam preferência por detritos enriquecidos com NPK de espécies nativa (*Hoffmannia duseinii*) e exótica (*Eucalyptus globulus*) quanto estes foram oferecidos simultaneamente com detritos não enriquecidos das mesmas espécies, sugerindo que o teor nutricional não foi responsável pelo comportamento alimentar exibido pelas larvas.

A influência dos componentes estruturais dos detritos foliares nas taxas de consumo apresentadas pelos fragmentadores tem sido observada com maior frequência em experimentos realizados em riachos tropicais. Gonçalves, Graça & Callisto (2007a), Bruder *et al.* (2014) e Graça & Cressa (2010) sugeriram que as lentas taxas de decomposição observadas em riachos da América do Sul provavelmente se devem à elevada dureza dos detritos, que apresentam valores até 15x maiores que os observados na região temperada (Rincón & Martínez 2006). Além disso, detritos que apresentam elevados teores de lignina e celulose são consumidos em menores taxas (Gessner & Chauvet 1994), corroborando a forte

relação existente entre os componentes estruturais e o comportamento dos fragmentadores.

O objetivo deste estudo foi avaliar o comportamento e a atividade de um invertebrado fragmentador característico de riachos de Mata Atlântica quando exposto a detritos de espécies que apresentam diferentes qualidades. Desta forma, a preferência alimentar, o consumo, a produção de MOPF, o crescimento e a sobrevivência das larvas de *Triplectides* sp. (Kolenati), 1859 (Trichoptera, Leptoceridae) foram determinados quando os fragmentadores estavam expostos aos detritos foliares de cinco espécies previamente selecionadas. A nossa hipótese é que os componentes estruturais seriam mais importantes que a composição química dos detritos no comportamento dos fragmentadores, de forma que as larvas de *Triplectides* sp. apresentariam maiores taxas de consumo, crescimento e sobrevivência quando alimentadas com os detritos mais macios e com menores teores de lignina e celulose, independente da sua composição química.

MATERIAIS E MÉTODOS

Detritos foliares

Detritos foliares de 5 espécies que apresentam diferentes qualidades foram utilizadas neste estudo. Quatro destas espécies foram escolhidas por estarem entre as 12 espécies mais representativas no aporte vertical de detritos foliares no trecho estudado (W. Kiffer, *dados não publicados*). *Myrcia lineata* (Otto Berg) Niedenzu, 1893 (Myrtaceae) e *Miconia chartacea* Triana, 1872 (Melastomataceae) foram escolhidas por serem muito abundantes nos acúmulos de folhas formados sobre o leito do riacho. *Hoffmannia dusenii* (Standley), 1931 (Rubiaceae) foi escolhida por ser muito consumida por invertebrados fragmentadores (Casotti et al., 2015) enquanto *Styrax pohlii* (A. DC.) Miers, 1844 (Styracaceae) foi escolhida por apresentar elevada dureza foliar. *Eucalyptus globulus* (Labillardière), 1799 (Myrtaceae) foi utilizada nos experimentos pelo fato dos detritos desta espécie exótica ter sido encontrado no substrato de alguns riachos da região estudada.

Os detritos foliares de cada espécie foram condicionados separadamente em sacos de detritos de malha fina (0,5 mm) que foram incubados por 15 dias no riacho Banana (20°02'22.10" S - 40°31'53.93" O), localizado no município de Santa Leopoldina (ES), sudeste do Brasil. Após o período de condicionamento, discos de 14 mm de diâmetro foram cortados para a determinação da dureza foliar (Graça & Zimmer 2005). Para a realização das demais análises, os detritos foram secos em

estufa (60° C, 72 h), triturados em um moedor elétrico e homogeneizados. O teor de compostos fenólicos (método Folin & Ciocalteu) foi determinado de acordo com Graça et al. (2005), enquanto os teores de nitrogênio e fósforo foram determinados de acordo com Flindt & Lillebø (2005). Os teores de lignina e celulose foram determinados pelo método de gravimetria, de acordo com Gessner (2005).

Coleta das larvas

As larvas de *Triplectides* sp., comumente visualizadas sobre os acúmulos de folhas formados em áreas de remanso, foram coletadas manualmente no mesmo riacho onde os detritos foliares foram condicionados, utilizando redes de mão. Estas larvas foram acondicionadas em caixas de isopor contendo água do próprio riacho e transportadas para o laboratório. As larvas foram mantidas sem alimentação durante 48 h, sob condições constantes de temperatura (21° C), fotoperíodo (12 h : 12 h) e aeração.

Preferência alimentar

O experimento de preferência alimentar foi realizado de acordo com o desenho experimental proposto por Graça et al. (2001). Discos de 14 mm de diâmetro foram cortados das cinco espécies vegetais e ofertados de forma pareada (combinações de 2 espécies) às larvas, em todas as combinações possíveis (10 tratamentos). As larvas de *Triplectides* sp. (biomassa inicial: 2.52 ± 0.35 mg) foram colocadas individualmente em recipientes plásticos (12 cm de diâmetro e 8 cm de altura) contendo 400 ml de água mineral. As réplicas foram mantidas sob as mesmas condições acima descritas. Pares de discos foram cortados de áreas contíguas das folhas, evitando-se a nervura central. Desta forma foi assumido que os discos de cada par apresentavam peso similar. Um disco de cada par foi exposto às larvas (disco exposto) enquanto o outro foi colocado em pequenos sacos de detritos (0,5 mm) que foram presos na borda dos recipientes, de forma a permanecerem submersos e inacessíveis aos animais (disco controle). O experimento foi interrompido quando aproximadamente dois terços do material foliar haviam sido consumidos, ou até o período máximo de 10 dias. Três baterias (blocos) foram realizadas, de forma que cada bateria continha 10 réplicas de cada tratamento.

O material foliar remanescente (discos expostos e controle) e as larvas foram secos (60° C, 72 h) e pesados (0,1 mg). O consumo foi expresso em termos de mg

de material foliar ingerido durante os experimentos e medido como a diferença entre massa dos discos expostos aos fragmentadores e dos controles (mg), dividido pela biomassa das larvas (mg) e o tempo de alimentação (dias).

Consumo, produção de MOPF, crescimento e sobrevivência

Um total de 100 larvas de *Triplectides* sp. (biomassa inicial: 2.12 ± 0.21 mg) foi utilizado neste experimento. As larvas foram colocadas individualmente nos recipientes descritos acima, contendo o fundo revestido por malha fina (0,5 mm), de forma que os invertebrados não tiveram acesso à matéria orgânica particulada fina que era produzida. Três discos de uma mesma espécie tiveram a seu peso úmido inicial determinado e foram ofertados semanalmente em cada recipiente, de forma que as larvas puderam se alimentar *ad libitum* durante todo o experimento. Vinte réplicas de cada uma das cinco espécies foram montadas. Cinco réplicas controle, que não continham larvas, foram montadas para cada espécie para corrigir a perda de peso dos discos por decomposição durante o experimento. O experimento teve duração de 5 semanas, sendo que os discos e a água de cada recipiente foram trocados semanalmente. Após a exposição às larvas, os discos remanescentes foram secos em estufa (60° C, 72 h) e pesados (0,01 mg). O peso seco inicial dos discos foi corrigido por um fator de correção peso húmido/peso seco. A taxa de consumo foi expressa em mg de detrito consumido (diferença entre o peso inicial e o peso final dos discos) dividida pela biomassa estimada das larvas (mg) e pelo tempo de alimentação (dias).

Para a determinação das taxas de produção de MOPF, a água dos recipientes foi filtrada semanalmente em filtros de microfibras de vidro (GF/F, 0,45 µm) previamente pesados. Os filtros foram secos e pesados conforme descrito anteriormente. Ao final do experimento, as taxas de produção de MOPF observadas nas réplicas de cada espécie vegetal foram expressas em mg de MOPF produzida (diferença entre o peso final e inicial dos filtros) dividida pela biomassa das larvas (mg) e pelo tempo de alimentação (dias). A razão entre a taxa de consumo e a taxa de produção de MOPF foi utilizada para verificar se existiu mudanças no comportamento alimentar das larvas ao longo das semanas.

As taxas de crescimento foram determinadas pelo incremento da biomassa das larvas de cada tratamento. Para isso, as larvas foram fotografadas individualmente a cada semana para a determinação do comprimento da tibia, conforme a metodologia descrita no Capítulo 1. A biomassa inicial das larvas, e a

observada a cada semana, foi estimada através de uma equação comprimento-biomassa determinada para esta população de *Triplectides* sp. utilizando os valores de comprimento da tibia como preditores da biomassa ($\ln B = 1,6073C - \ln 1,3856$; Capítulo 1). O crescimento das larvas foi expresso pelo incremento semanal de biomassa (mg), medido pela diferença entre o peso estimado das larvas e o peso da semana anterior.

Durante os experimentos, o número de larvas vivas em cada tratamento foi determinado diariamente para a determinação das taxas de sobrevivência, que foram expressas pelas porcentagens do número inicial de larvas que estavam vivas a cada dia do experimento. As réplicas em que as larvas empuparam foram excluídas das análises (aproximadamente 3 réplicas por tratamento).

Análise dos dados

Todos os componentes estruturais e químicos dos detritos foram comparadas por Análise de Variância (ANOVA). A análise do experimento de preferência alimentar foi realizada em duas etapas. Primeiramente, foi avaliado se as larvas haviam consumido uma quantidade significativa dos discos expostos durante o experimento (Peterson & Renaud 1989). Em um determinado tratamento, uma espécie foi consumida quando o peso médio dos discos expostos foi significativamente menor que o dos discos controle (Teste-*t* pareado; Zar, 2010). Em um segundo momento, o consumo das espécies de cada tratamento foi também comparado por Teste-*t* pareado, para determinar se a larva preferiu, i.e. apresentou maior consumo, alguma das duas espécies oferecidas.

As taxas de consumo, produção de MOPF, a razão entre o consumo e a produção e as taxas de crescimento foram comparados por Análise de Variância (ANOVA), seguida pelo teste *Tukey*, utilizando as espécies vegetais e o tempo de alimentação como fatores. As taxas de sobrevivência das larvas foram comparadas pelo teste Log-rank (Hutchings, Booth & Waite 1991). Todos os dados tiveram a sua normalidade e homogeneidade de variâncias testados e as análises foram realizadas no software Statística 7 (StatSoft Inc., Tulsa, USA).

RESULTADOS

Detritos foliares

Os detritos de *H. dusenii* apresentaram os menores valores de dureza ($60,91 \pm 16,04$ g) e os maiores teores de nitrogênio ($3,04 \pm 0,12\%$). *M. chartacea* apresentou baixos valores de dureza ($142,68 \pm 10,74$ g) e os maiores teores de compostos fenólicos ($0,91 \pm 0,01$). Os detritos de *E. globulus* apresentaram baixos teores de nutrientes ($0,90 \pm 0,05\%$ de N) e valores intermediários de dureza foliar ($201,62 \pm 41,35$ g) enquanto os detritos de *S. pohlii* e *M. lineata* apresentaram elevados teores de lignina (57 ± 05 %) e celulose ($33 \pm 0,5$ %). Com exceção dos teores de fósforo, todas as características dos detritos foliares apresentaram diferenças entre as espécies utilizadas (Tabela 1).

Tabela 1. Componentes estruturais e químicos dos detritos foliares das espécies utilizadas nos experimentos, após 15 dias de condicionamento no riacho Banana, Santa Leopoldina (ES). A dureza foliar foi expressa como o peso necessário para romper um disco de folha. *F* e *P* indicam os resultados das ANOVAs. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas entre as espécies vegetais. N.D. = valores abaixo do limite de detecção das análises. Média \pm EP, n = 4.

Espécies de folhas	Fenóis (%)	N (%)	P (%)	Celulose (%)	Lignina (%)	Dureza (g)
<i>Hoffmannia dusenii</i>	N.D.	$3,04 \pm 0,12^a$	$0,023 \pm 0,001^a$	$24,55 \pm 0,45^a$	$11,89 \pm 0,24^a$	$60,91 \pm 16,04^a$
<i>Miconia chartacea</i>	$0,91 \pm 0,01^a$	$1,58 \pm 0,18^b$	$0,020 \pm 0,000^a$	$21,29 \pm 3,05^a$	$24,81 \pm 4,83^b$	$142,68 \pm 10,74^a$
<i>Eucalyptus globulus</i>	$0,43 \pm 0,21^b$	$0,90 \pm 0,05^d$	$0,020 \pm 0,000^a$	$33,34 \pm 0,78^b$	$24,10 \pm 4,06^b$	$201,62 \pm 41,35^b$
<i>Myrcia lineata</i>	$0,19 \pm 0,00^b$	$1,35 \pm 0,15^c$	$0,020 \pm 0,000^a$	$33,62 \pm 0,55^b$	$28,57 \pm 4,52^b$	$512,13 \pm 33,48^c$
<i>Styrax pohlii</i>	$0,75 \pm 0,01^a$	$1,31 \pm 0,28^c$	$0,027 \pm 0,002^a$	$6,57 \pm 0,20^c$	$57,77 \pm 5,94^d$	$633,20 \pm 47,27^c$
<i>F</i>	15,51	1579,50	1,19	58,69	60,73	64,74
<i>P</i>	< 0,001	< 0,001	0,37	< 0,001	< 0,001	< 0,001

Preferência alimentar

Os discos de *H. dusenii* foram preferidos em todos os tratamentos em que foram ofertados ($0,76$ a $0,99$ mg.mg⁻¹.dia⁻¹) sendo que nenhuma das outras espécies foi consumida na sua presença (Figura 1). Os discos de *M. chartacea* também foram preferidos nos demais tratamentos ($0,72$ a $1,30$ mg.mg⁻¹.dia⁻¹). Apesar da larvas também terem consumido os discos de *E. globulus* na presença de *M. chartacea*, a espécie nativa foi preferida ($t = -2,02$, $p = 0,04$). Nos tratamentos onde estas duas espécies estavam ausentes, as larvas exibiram preferência por *E. globulus* ($0,32$ a $0,71$ mg.mg⁻¹.dia⁻¹), não consumindo os discos de *M. lineata* e *S. pohlii*. No tratamento que continha discos de *M. lineata* e *S. pohlii*, as larvas consumiram apenas os discos de *S. pohlii* ($0,20 \pm 0,07$ mg mg⁻¹ dia⁻¹).

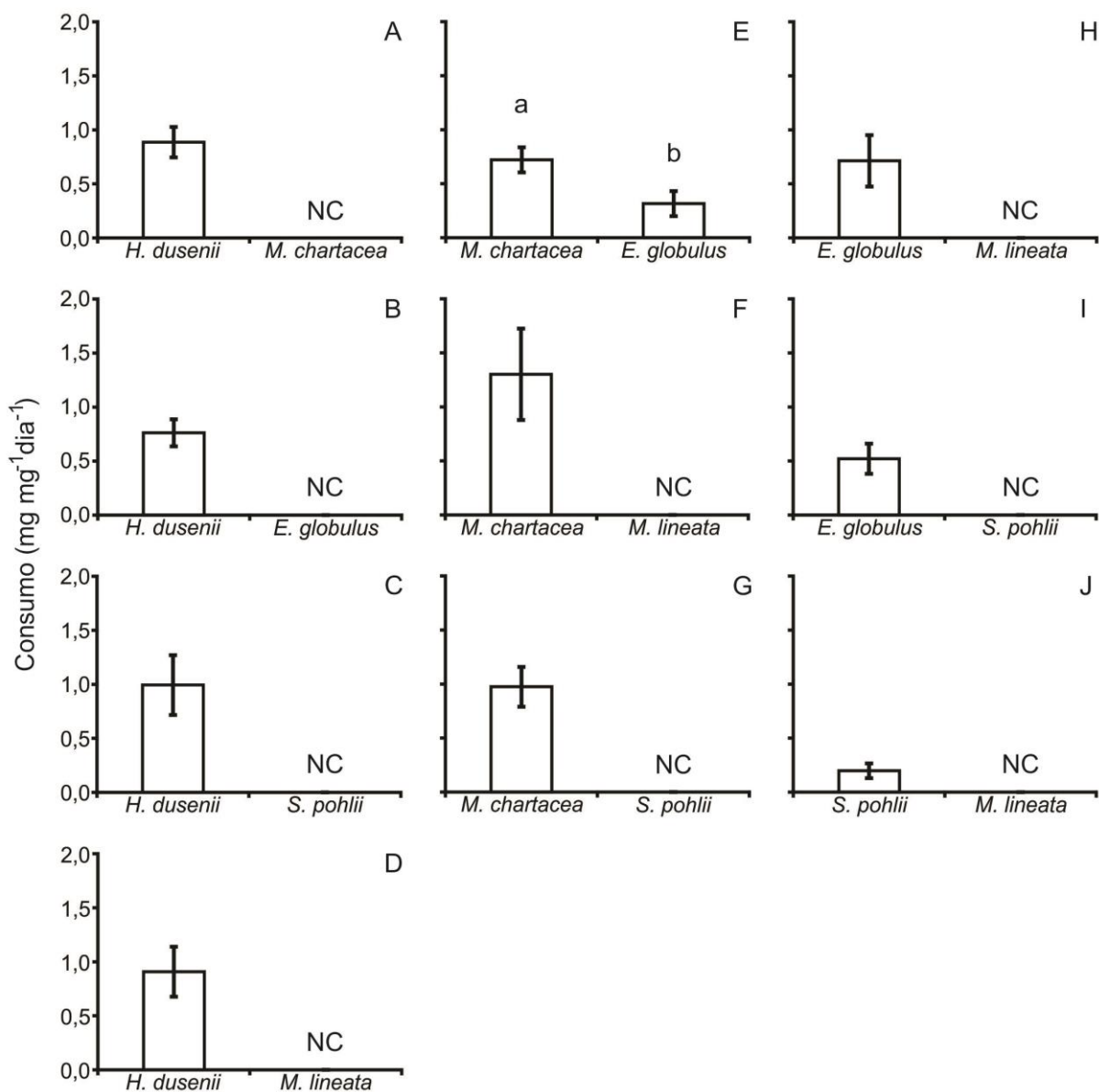


Figura 1. Taxas de consumo (Média \pm EP) das larvas de *Triplectides* sp. quando expostas a combinações pareadas dos detritos foliares das espécies utilizadas nos experimentos de preferência alimentar (*Hoffmannia duseinii*, *Miconia chartacea*, *Eucalyptus globulus*, *Myrcia lineata* e *Styrax pohlii*). NC = Não consumido. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas entre as taxas de consumo.

No experimento de dieta mono específica, as maiores taxas de consumo foram observadas nos tratamentos onde os discos de *H. duseinii* ($2,34 \pm 0,11 \text{ mg} \cdot \text{dia}^{-1}$) e *M. chartacea* ($2,12 \pm 0,16 \text{ mg} \cdot \text{dia}^{-1}$) foram oferecidos às larvas (Figura 2). As maiores taxas de produção de FPOM também foram observadas quando as larvas se alimentaram destas espécies (*H. duseinii*: $0,97 \pm 0,05 \text{ mg} \cdot \text{dia}^{-1}$; *M. chartacea*: $1,06 \pm 0,07 \text{ mg} \cdot \text{dia}^{-1}$), sendo que estes valores foram de 2 a 5x maiores que os observados nos demais tratamentos. As larvas expostas aos discos de *E. globulus* exibiram taxas de consumo e de produção de MOPF intermediárias ($1,00 \pm 0,06$ e

0,79 ± 0,06 mg.dia⁻¹, respectivamente) enquanto as menores taxas foram observadas nos tratamentos que continham os discos de *S. pohlii* e *M. lineata* (consumo: 0,75 ± 0,03 e 0,47 ± 0,03 mg.dia⁻¹; produção de MOPF: 0,41 ± 0,03 e 0,36 ± 0,02 mg.dia⁻¹). As taxas de consumo e produção diferiram entre os detritos, mas não variaram ao longo do tempo. Também não foram observadas diferenças entre a razão consumo/produção entre os detritos das espécies utilizadas ao longo do tempo (Tabela 2).

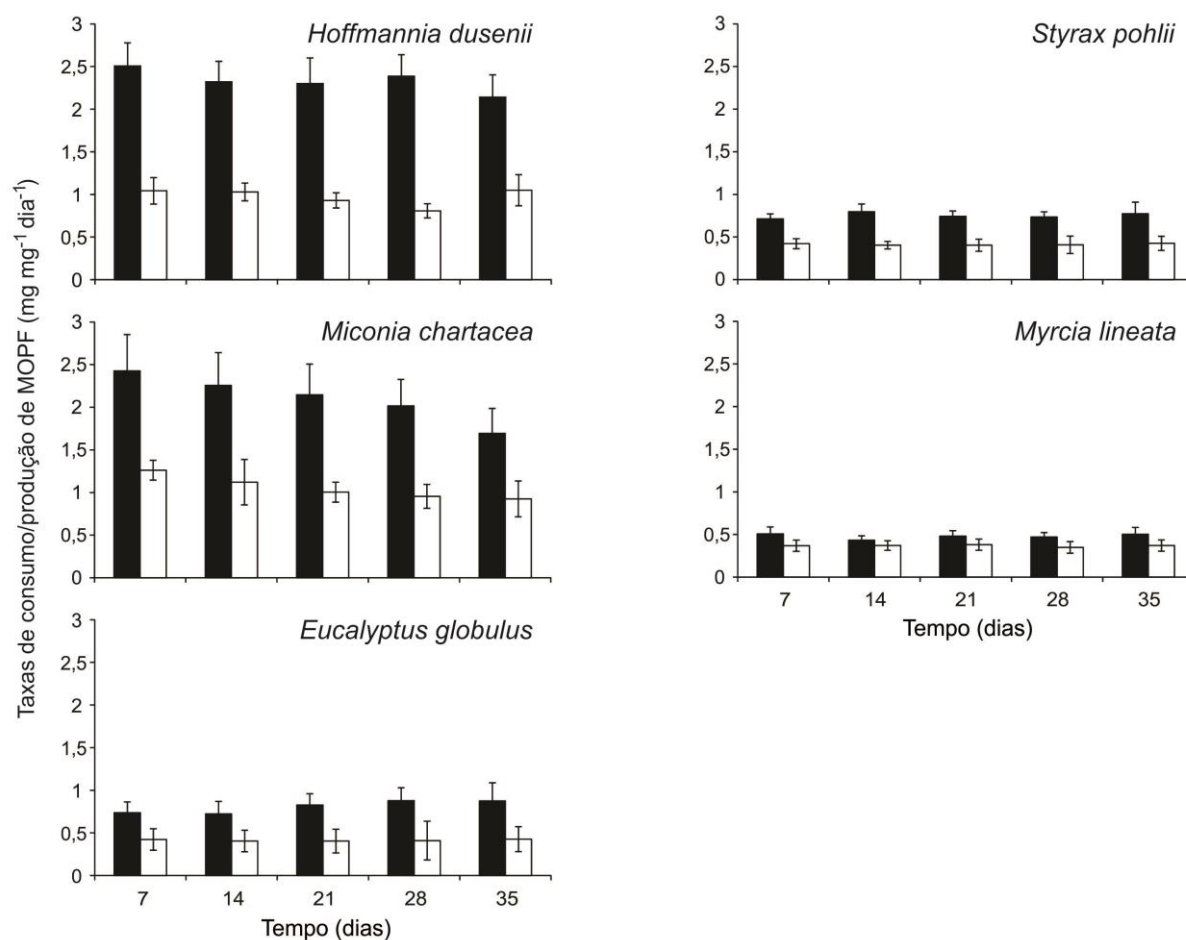


Figura 2. Taxas de consumo (barras pretas, Média ± EP) e produção de matéria orgânica particulada fina (barras brancas, Média ± EP) apresentadas pelas larvas de *Triplectides* sp. expostas aos detritos das espécies utilizadas no experimento de dieta monoespecífica.

Tabela 2. Resultados das Análises de Variância comparando as taxas de consumo ($\text{mg.mg}^{-1}.\text{dia}^{-1}$), produção de matéria orgânica particulada fina (em $\text{mg.mg}^{-1}.\text{dia}^{-1}$) e a razão entre as taxas de consumo e produção, das larvas de *Triplectides* sp. quando expostas à detritos foliares de cinco espécies vegetais durante cinco semanas. SS = soma dos quadrados e df = graus de liberdade.

	SS	df	F	p
Taxa de consumo				
<i>Detrito</i>	232,283	4	71,486	<0,001
<i>Tempo</i>	2,154	4	0,662	0,618
<i>Detrito*Tempo</i>	4,396	16	0,338	0,992
<i>Error</i>	309,500	381		
Taxa de produção				
<i>Detrito</i>	33,498	4	31,691	<0,001
<i>Tempo</i>	0,370	4	0,350	0,843
<i>Detrito*Tempo</i>	2,004	16	0,474	0,958
<i>Error</i>	100,681	381		
Razão consumo/produção				
<i>Detrito</i>	269,771	4	0,972	0,422
<i>Tempo</i>	151,012	4	0,544	0,703
<i>Detrito*Tempo</i>	774,155	16	0,697	0,796
<i>Error</i>	26426,735	381		

As maiores taxas de crescimento foram observadas quando as larvas foram expostas aos detritos de *M. chartacea* ($0,59 \pm 0,08 \text{ mg.semana}^{-1}$) e *H. dusenii* ($0,59 \pm 0,08 \text{ mg.semana}^{-1}$), sendo que após 35 dias as larvas apresentavam aproximadamente o dobro do seu peso inicial (Figura 3). As larvas que se alimentaram das demais espécies apresentaram pequenas variações na sua biomassa (*S. pohlii*: $0,16 \pm 0,07 \text{ mg.semana}^{-1}$; *M. lineata*: $0,07 \pm 0,03 \text{ mg.semana}^{-1}$), sendo que no tratamento contendo discos de *E. globulus* as larvas apresentaram diminuição da sua biomassa ($-0,06 \pm 0,02 \text{ mg.semana}^{-1}$). As taxas de crescimento apresentadas pelas larvas que se alimentaram de *M. chartacea* e *H. dusenii* foram maiores que os das demais espécies e variaram ao longo das semanas (Tabela 3).

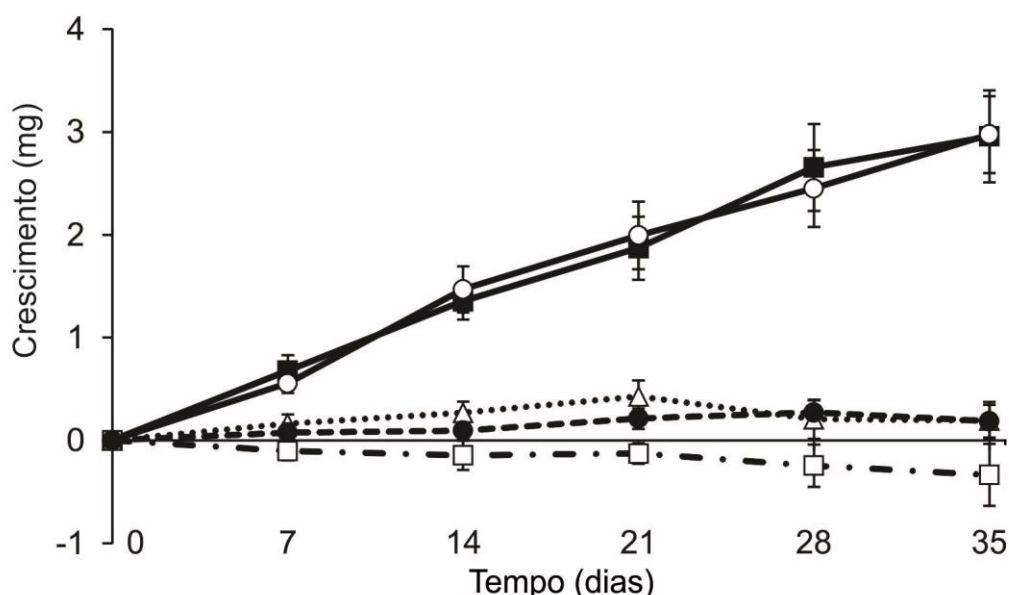


Figura 3. Taxas de crescimento semanal (média \pm EP) apresentadas pelas larvas de *Triplectides* sp. expostas aos detritos das espécies utilizadas no experimento de dieta monoespecífica. (○) *Hoffmannia dusenii*, (■) *Miconia chartacea*, (□) *Eucalyptus globulus*, (△) *Styrax pohlii*, e (●) *Myrcia lineata*.

Tabela 3. Resultado da Análise de Variância comparando a taxa de crescimento ($\text{mg}\cdot\text{semana}^{-1}$) das larvas de *Triplectides* sp. quando expostas à detritos foliares de cinco espécies vegetais durante cinco semanas. SS = soma dos quadrados e df = graus de liberdade.

	SS	df	F	p
Taxa de crescimento				
<i>Detrito</i>	286,080	4	91,93	<0,001
<i>Semana</i>	52,839	4	16,979	<0,001
<i>Detrito*Semana</i>	68,318	16	5,488	<0,001
<i>Error</i>	297,190	382		

Após os 35 dias do experimento, a taxa de sobrevivência das larvas de todos os tratamentos foi de 66%. Entre os tratamentos, as larvas expostas aos discos de *E. globulus* e *M. lineata* apresentaram baixas taxas de sobrevivência (35 e 52%, respectivamente), sendo que a taxa de sobrevivência das larvas do tratamento que continha *E. globulus* foi menor (log-rank test = -3,00, $p < 0,01$; Figura 4). Por outro lado, as taxas de sobrevivência das larvas expostas aos discos de *H. dusenii*, *M. chartacea* e *S. pohlii* foram mais elevadas (88, 88 e 72% após 35 dias, respectivamente) e não apresentaram diferenças (log-rank test, $p > 0,25$).

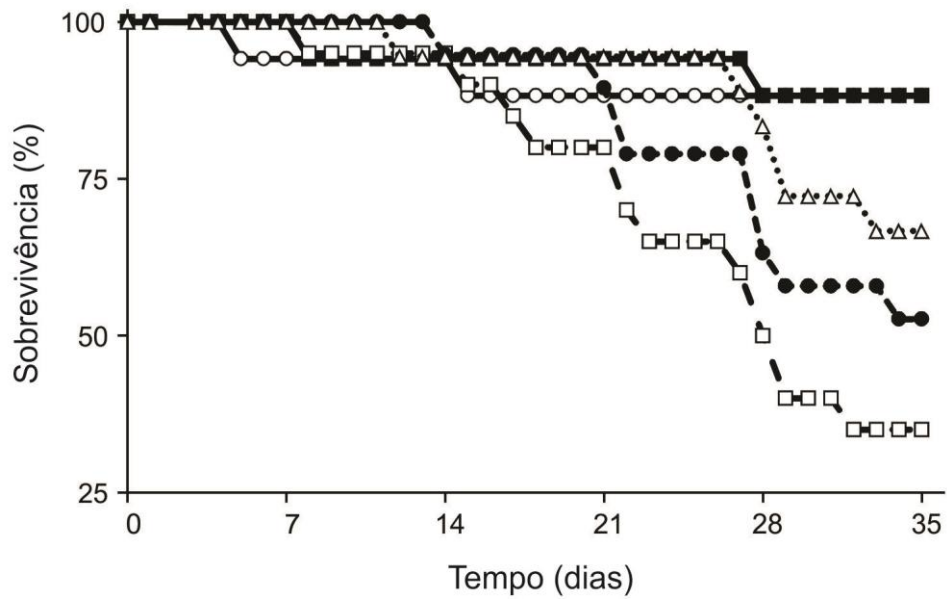


Figura 4. Taxas de sobrevivência (%) apresentadas pelas larvas de *Triplectides* sp. expostas aos detritos das espécies utilizadas no experimento de dieta monoespecífica. (○) *Hoffmannia dusenii*, (■) *Miconia chartacea*, (□) *Eucalyptus globulus*, (△) *Styrax pohlii* e (●) *Myrcia lineata*.

DISCUSSÃO

A qualidade dos detritos influenciou as taxas de consumo, a produção, o crescimento, a sobrevivência e, principalmente, a preferência alimentar das larvas de *Triplectides* sp. No entanto, razão entre as taxas de consumo e produção de MOPF não diferiram entre os detritos. As larvas consumiram maiores quantidades de *H. duseinii* e *M. chartacea*, as espécies que apresentaram os menores valores de dureza, e os componentes químicos dos detritos tiveram menor influência no comportamento das larvas. Estes resultados sugerem que os componentes estruturais dos detritos das zonas ripárias tropicais são mais importantes para a atividade dos invertebrados fragmentadores do que a sua composição química.

Trabalhos realizados em regiões tropicais observaram maior influência dos componentes estruturais dos detritos tanto nas taxas de decomposição (Ligeiro *et al.* 2010; Marques *et al.* 2012) quanto nas taxas de consumo e preferência alimentar de invertebrados fragmentadores (Graça *et al.* 2001; Motomori *et al.* 2001). Gonçalves *et al.* (2007a) e Moretti *et al.* (2007) sugeriram que a elevada dureza dos detritos foi responsável pelas lentas taxas de decomposição e pela ausência de fragmentadores em riachos do Cerrado. Li *et al.* (2008) não encontraram diferenças entre as taxas de decomposição de detritos que apresentaram diferentes teores de nitrogênio, porém os detritos macios decompuseram mais rapidamente em relação aos detritos de maior dureza. De forma similar, Ardón & Pringle (2008) observaram que as taxas de decomposição foram correlacionadas negativamente com a dureza dos detritos e com os teores de celulose em um riacho da Costa Rica.

No presente estudo, a dureza dos detritos foliares demonstrou ser uma barreira física que dificultou a atividade dos fragmentadores, de forma que o aparelho bucal das larvas de *Triplectides* sp. não foi capaz de cortar os tecidos mais rígidos. Além disso, detritos foliares que apresentam elevadas taxas de lignina e celulose são difíceis de serem digeridos, pois estes compostos são recalcitrantes à atividade enzimática (Gessner & Chauvet 1994). Desta forma, estes detritos ao serem consumidos não fornecem toda a energia necessária para a manutenção do metabolismo dos invertebrados fragmentadores.

Os detritos de *H. duseinii* exibiram teores de nitrogênio relativamente altos e similares aos encontrados em espécies das regiões temperadas (Abelho & Graça 1996; Ostrofsky 1997; Perez-Harguindeguy *et al.* 2000). Entretanto, os detritos de todas as espécies utilizadas apresentaram baixos teores de fósforo, estando entre os menores valores relatados na literatura para detritos tropicais (Hättenschwiler *et*

al. 2011a). Os resultados obtidos sugerem que os teores nutricionais dos detritos utilizados não limitaram o consumo, o crescimento e a sobrevivência das larvas. Apesar disso, as larvas demonstraram preferência pelos detritos que apresentaram os maiores valores de nitrogênio (*H. duseonii* e *M. chartacea*.) e as taxas de crescimento foram similares nos tratamentos que continham estas espécies. No geral, os detritos foliares de regiões tropicais são de baixa qualidade, apresentando elevadas razões C:N e baixos teores nutricionais. De acordo com Hättenschwiler, Fromin & Barantal (2011b), os solos das florestas tropicais, por serem mais antigos, tendem a ser pobres em nutrientes, de forma que a maioria das espécies vegetais que se desenvolveram nessas condições apresenta um eficiente mecanismo de reabsorção de nutrientes antes da senescência das folhas (Aerts 1996). Apesar disso, a presença de nutrientes pode promover o maior consumo de determinados detritos ao favorecer a colonização microbiana (Graça 2001) que contribui para a diminuição da dureza dos detritos (Chadwick & Huryn 2005).

Segundo Stout (1989), as espécies vegetais tropicais possuem importantes defesas químicas na forma de compostos secundários. No presente estudo, os efeitos dos compostos fenólicos não influenciaram o comportamento alimentar das larvas de *Triplectides* sp. Apesar de Wantzen *et al.* (2002) terem sugerido que os compostos secundários exercem maiores efeitos no processamento de espécies tropicais, os detritos utilizados não apresentaram elevados teores desses compostos (< 3%). De acordo com Short & Ward (1980), a lixiviação de compostos solúveis é mais acelerada em ambientes com maiores temperaturas. Isto pode ter contribuído para os baixos teores de compostos fenólicos encontrados nos detritos após o condicionamento. Alguns trabalhos que compararam os teores de compostos secundários em detritos de espécies tropicais e temperadas também não encontraram influências desses compostos nas taxas de decomposição dos detritos tropicais ou no consumo destes por invertebrados fragmentadores (Ardón & Pringle 2007, 2008), sugerindo uma menor influência destes compostos no processamento dos detritos alóctones em riachos tropicais.

Os baixos teores nutricionais de determinados detritos foliares podem exercer efeitos diretos e indiretos na estrutura e composição das comunidades e no funcionamento dos ecossistemas (Cruz-Rivera & Hay 2000). Por exemplo, Simpson & Simpson (1990) argumentaram que os consumidores podem conseguir obter quantidades suficientes de nutrientes, mesmo quando as condições ambientais restringem a qualidade da dieta disponível, através do consumo compensatório, i.e.,

o aumento das taxas de consumo para compensar a dieta de menor qualidade. Os resultados obtidos no presente experimento sugerem que as larvas de *Triplectides* sp. não exibiram consumo compensatório em nenhum dos tratamentos, dado que as maiores taxas de consumo foram observadas nos tratamentos que continham os detritos de maior qualidade.

Apesar das larvas terem apresentado taxas de consumo intermediárias quando expostas aos detritos de *E. globulus*, este detrito foi o único que proporcionou valores negativos de crescimento às larvas, além das menores taxas de sobrevivência. No entanto, alguns estudos realizados em regiões tropicais não encontraram efeitos negativos dos detritos de *Eucalyptus* nas taxas de decomposição e assembleias de invertebrados detritívoros, sugerindo que estes detritos poderiam ter qualidade superior aos detritos de algumas espécies nativas, principalmente pela menor dureza foliar (Abelho *et al.* 2010; Gonçalves *et al.* 2012).

Nossos resultados indicam que os detritos de *E. globulus* afetam o crescimento e a sobrevivência das larvas de *Triplectides* sp. quando são utilizados como recurso alimentar. Possivelmente, os detritos de *E. globulus* afetaram a capacidade de absorção de nutrientes das larvas, uma vez que os valores de consumo semanais foram constantes no decorrer do experimento. Os efeitos dos detritos de *Eucalyptus* sobre invertebrados fragmentadores foram avaliados por Canhoto & Graça (2006). Estes autores relataram dados nos apêndices bucais e alterações na microbiota intestinal das larvas de *Tipula lateralis*. Além disso, os óleos presentes nos detritos de *Eucalyptus* foram responsáveis pela redução de 25% da capacidade enzimática e de absorção do intestino destes fragmentadores. Os óleos também influenciam a atividade enzimática degradativa dos fungos decompositores (Canhoto & Graça 1999), podendo interferir no condicionamento dos detritos (Graça *et al.* 2002) e na degradação dos polímeros foliares (McGrath & Matthews 2000; Zimmer & Bartholmé 2003).

Apesar das baixas taxas de crescimento e sobrevivência, as taxas de consumo das larvas quando expostas aos detritos de *E. globulus* não diferiram ao longo do experimento. Possivelmente os efeitos negativos causados pelos detritos desta espécie após a ingestão não influenciam a palatabilidade dos mesmos. Alguns insetos terrestres não conseguem perceber a presença de substâncias tóxicas em sua dieta, mesmo quando estas substâncias causam a diminuição das suas taxas de sobrevivência (Kessler *et al.* 2015). No entanto, novas investigações a respeito dos efeitos de *Eucalyptus* são necessários para avaliar a real influência destes detritos

exóticos no processamento de matéria orgânica em riachos tropicais, principalmente sobre o consumo e comportamento dos invertebrados fragmentadores.

Concluindo, os resultados aqui apresentados corroboram outros estudos reportados na literatura nos quais as larvas de *Triplectides* sp. demonstraram preferência por detritos de melhor qualidade. Além disso, a qualidade dos detritos afetou o comportamento alimentar das larvas, principalmente em relação aos componentes estruturais dos detritos, que dificultaram a atividade dos fragmentadores de forma mais acentuada que os componentes químicos. Foram apresentadas evidências de que a introdução ou a substituição de espécies nativas por plantios de *Eucalyptus* afeta o crescimento e a sobrevivência das larvas de *Triplectides* sp. Dessa forma, o processamento da matéria orgânica e a ciclagem dos nutrientes poderiam ser influenciados pela presença dessa espécie exótica mesmo em riachos que preservem parte da sua vegetação ripária original.

REFERÊNCIAS

- Abelho M. & Graça M. a S. (1998) Litter in a first-order stream of a temperate deciduous forest (Margaraça Forest, central Portugal). *Hydrobiologia* **386**, 147–152.
- Abelho M. & Graça M.A.S. (1996) Effects of eucalyptus afforestation on leaf litter dynamics and macroinvertebrate community structure of streams in Central Portugal. *Hydrobiologia* **234**, 195–204.
- Abelho M. & Graça M.A.S. (2006) Effects of Nutrient Enrichment on Decomposition and Fungal Colonization of Sweet Chestnut Leaves in an Iberian Stream (Central Portugal). *Hydrobiologia* **560**, 239–247.
- Abelho M., Moretti M., França J. & Callisto M. (2010) Nutrient addition does not enhance leaf decomposition in a Southeastern Brazilian stream (Espinhaço mountain range). *Brazilian journal of biology = Revista brasleira de biologia* **70**, 747–54.
- Aerts R. (1996) Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology* **84**, 597–608.
- Ardón M. & Pringle C.M. (2008) Do secondary compounds inhibit microbial- and insect-mediated leaf breakdown in a tropical rainforest stream, Costa Rica? *Oecologia* **155**, 311–323.
- Ardón M. & Pringle C.M. (2007) The quality of organic matter mediates the response of heterotrophic biofilms to phosphorus enrichment of the water column and substratum. *Freshwater Biology* **52**, 1762–1772.
- Ardón M., Pringle C.M. & Eggert S.L. (2009) Does leaf chemistry differentially affect breakdown in tropical vs temperate streams? Importance of standardized analytical techniques to measure leaf chemistry. *Journal of the North American Benthological Society* **28**, 440–453.
- Ardón M., Stallcup L. a. & Pringle C.M. (2006) Does leaf quality mediate the stimulation of leaf breakdown by phosphorus in Neotropical streams? *Freshwater Biology* **51**, 618–633.
- Bastian M., Boyero L., Jackes B.R. & Pearson R.G. (2007) Leaf litter diversity and shredder preferences in an Australian tropical rain-forest stream. *Journal of Tropical Ecology* **23**, 219.
- Bruder A., Schindler M.H., Moretti M.S. & Gessner M.O. (2014) Litter decomposition in a temperate and a tropical stream: the effects of species mixing, litter quality and shredders. *Freshwater Biology* **59**, 438–449.
- Canhoto C. & Graça M. a S. (2006) Digestive tract and leaf processing capacity of the stream invertebrate *Tipula lateralis*. *Canadian Journal of Zoology* **84**, 1087–1095.

- Canhoto C. & Graça M.A.S. (1995) Food value of introduced eucalypt leaves for a Mediterranean stream detritivore: *Tipula lateralis*. *Freshwater Biology* **34**, 209–214.
- Canhoto C. & Graça M.A.S. (1999) Leaf barriers to fungal colonization and shredders (*Tipula lateralis*) consumption of decomposing *Eucalyptus globulus*. *Microbial Ecology* **37**, 163–172.
- Casotti C.G., Kiffer W.P.J. & Moretti M.S. (2015) Leaf traits induce the feeding preference of a shredder of the genus *Triplectides* Kolenati, 1859 (Trichoptera) in an Atlantic Forest stream, Brazil: a test with native and exotic leaves. *Aquatic Insects*, 1–10.
- Chadwick M.A. & Huryn A.D. (2005) Effects of atmospheric N deposition on coarse organic matter in a headwater stream. *Hydrobiologia* **532**, 167–179.
- Connolly N.M. & Pearson R.G. (2013) Nutrient enrichment of a heterotrophic stream alters leaf litter nutritional quality and shredder physiological condition via the microbial pathway. *Hydrobiologia* **718**, 85–92.
- Cruz-Rivera E. & Hay M.E. (2000) Can quantity replace quality? Food choice, compensatory feeding, and fitness of marine mesograzers. *Ecology* **81**, 201–219.
- Cuffney T.F., Wallace B.J. & Lugthart J.G. (1990) Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biology* **23**, 281–299.
- Elwood J.W., Newbold J.D., Trimble A.F. & Stark R.W. (1981) The limiting role of phosphorus in a woodland stream ecosystem: Effects of P enrichment on leaf decomposition and primary producers. *Ecology* **62**, 146–158.
- Fernandes I., Pascoal C., Guimarães H., Pinto R., Sousa I. & Cássio F. (2012) Higher temperature reduces the effects of litter quality on decomposition by aquatic fungi. *Freshwater Biology* **57**, 2306–2317.
- Fisher S.G. & Likens G.E. (1973) Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: An integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecological Monographs* **43**, 421–439.
- Flindt M.R. & Lillebø A.I. (2005) Determination of total nitrogen and phosphorus in leaf litter. In: *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*, 1st edn. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 53–59. Springer, Dordrecht.
- Folin O. & Ciocalteu V. (1927) On tyrosine and tryptophane determinations in proteins. *The Journal of Biological Chemistry* **73**, 627–648.
- Gessner M.O. (2005) Proximate lignin and cellulose. In: *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 115 – 120. Springer.

- Gessner M.O. & Chauvet E. (1994) Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology* **75**, 1807–1817.
- Gessner M.O., Chauvet E. & Dobson M. (1999) A Perspective on Leaf Litter Breakdown in Streams. *Oikos* **85**, 377–384.
- Gonçalves J.F., Graça M.A.S. & Callisto M. (2007a) Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology* **52**, 1440–1451.
- Gonçalves J.F.J., Graça M.A.S. & Callisto M. (2007b) Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology* **52**, 1440–1451.
- Gonçalves J.F.J., Rezende R.D.S., França J.S. & Callisto M. (2012) Invertebrate colonisation during leaf processing of native, exotic and artificial detritus in a tropical stream. *Marine And Freshwater Research* **63**, 428–439.
- Graça M.A.S. (2001) The Role of Invertebrates on Leaf Litter Decomposition in Streams – a Review of Organic Matter. *International Review of Hydrobiology* **86**, 383–394.
- Graça M.A.S., Bärlocher F. & Gessner M.O. (2005) *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer.
- Graça M.A.S. & Cressa C. (2010) Leaf Quality of Some Tropical and Temperate Tree Species as Food Resource for Stream Shredders. *International Review of Hydrobiology* **95**, 27–41.
- Graça M.A.S., Cressa C., Gessner M.O., Feio M.J., Callies K.A. & Barrios C. (2001) Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. *Freshwater Biology* **46**, 947–957.
- Graça M.A.S., Pozo J., Canhoto C. & Elosegí A. (2002) Effects of Eucalyptus plantations on detritus, decomposers, and detritivores in streams. *TheScientificWorldJournal* **2**, 1173–85.
- Graça M.A.S. & Zimmer M. (2005) Leaf toughness. In: *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*, 1st edn. (Eds M.A.S. Graça, F. Barlocher & M.O. Gessner), pp. 121–125. Springer, Dordrecht.
- Greenwood J.L., Rosemond A.D., Wallace J.B., Cross W.F. & Weyers H.S. (2007) Nutrients stimulate leaf breakdown rates and detritivore biomass: bottom-up effects via heterotrophic pathways. *Oecologia* **151**, 637–649.
- Güsewell S. & Verhoeven J.T. a. (2006) Litter N:P ratios indicate whether N or P limits the decomposability of graminoid leaf litter. *Plant and Soil* **287**, 131–143.
- Halvorson H.M., Fuller C., Entekin S.A. & Evans-White M.A. (2015) Dietary influences on production, stoichiometry and decomposition of particulate wastes from shredders. *Freshwater Biology* **60**, 466–478.

- Hättenschwiler S., Coq S., Barantal S. & Handa I.T. (2011a) Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. *New Phytologist* **189**, 950–965.
- Hättenschwiler S., Fromin N. & Barantal S. (2011b) Functional diversity of terrestrial microbial decomposers and their substrates. *Comptes Rendus - Biologies* **334**, 393–402.
- Hepp L.U., Delanora R. & Trevisan A. (2009) Compostos secundários durante a decomposição foliar de espécies arbóreas em um riacho do sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **23**, 407–413.
- Hutchings M.J., Booth K.D. & Waite S. (1991) Comparison of survivorship by the Logrank Test: Criticisms and alternatives. *Ecology* **72**, 2290–2293.
- Jonsson M. & Malmqvist B. (2005) Species richness and composition effects in a detrital processing chain. *Journal of North American Benthological Society* **24**, 798–806.
- Kessler S.C., Tiedeken E.J., Simcock K.L., Derveau S., Mitchell J., Softley S., *et al.* (2015) Bees prefer foods containing neonicotinoid pesticides. *Nature* **521**, 74–78.
- Li A.O.Y., Ng L.C.Y. & Dudgeon D. (2008) Effects of leaf toughness and nitrogen content on litter breakdown and macroinvertebrates in a tropical stream. *Aquatic Sciences* **71**, 80–93.
- Ligeiro R., Moretti M.S., Gonçalves J.F. & Callisto M. (2010) What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality litter inputs: exposure time or leaf species? *Hydrobiologia* **654**, 125–136.
- Marques J.F., Mendes F., Kiffer W.P.J., Casotti C.G., Costa L.C., Rangel J. V., *et al.* (2012) Decomposition of leaves of *Myrcia lineata* (O. Berg) Nied. in reaches with different levels of riparian canopy cover of an Atlantic Forest stream in southeast Brazil. *Natureza on line* **10**, 200–207.
- McGrath C.C. & Matthews R.A. (2000) Cellulase activity in the freshwater amphipod *Gammarus lacustris*. *Journal of the North American Benthological Society* **19**, 298–307.
- Moretti M.S., Gonçalves J.F., Ligeiro R. & Callisto M. (2007) Invertebrates Colonization on Native Tree Leaves in a Neotropical Stream (Brazil). *International Review of Hydrobiology* **92**, 199–210.
- Motomori K., Mitsuhashi H. & Nakano S. (2001) Influence of leaf litter quality on the colonization and consumption of stream invertebrate shredders. *Ecological Research* **16**, 173–182.
- Ostrofsky M.L. (1997) Relationship between chemical characteristics of autumn-shed leaves and aquatic processing rates. *Journal of the North American Benthological Society* **16**, 750–759.

- Perez-Harguindeguy N., Diaz S., Cornelissen J.H.C., Vendramini F., Cabido M. & Castellanos A. (2000) Chemistry and toughness predict leaf litter decomposition rates over a wide spectrum of functional types and taxa in central Argentina. *Plant and Soil* **218**, 21–30.
- Peterson C.H. & Renaud P.E. (1989) Analysis of feeding preference experiments. *Oecologia* **80**, 82–86.
- Rincón J. & Martínez I. (2006) Food quality and feeding preferences of Phylloicus sp. (Trichoptera: Calamoceratidae). *Journal of the North American Benthological Society* **25**, 209–215.
- Royer T. V. & Minshall W. (2001) Effects of nutrient enrichment and leaf quality on the breakdown of leaves in a hardwater stream. *Freshwater Biology* **46**, 603–610.
- Short R.A. & Ward J. V (1980) Leaf litter processing in a regulated rocky mountain stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**, 123–127.
- Simpson S.J. & Simpson C.L. (1990) The mechanisms of nutritional compensation by phytophagous insects. In: *Insect-Plant Interaction*, 2nd edn. (Ed. E.A. Bernays), pp. 111–160. CRC Press, Boca Raton.
- Stout R.J. (1989) Effects of condensed tannins on leaf processing in mid-latitude and tropical streams : A theoretical approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**, 1097–1106.
- Wantzen K.M., Wagner R., Suetfeld R. & Junk W.J. (2002) How do plant-herbivore interactions of trees influence coarse detritus processing by shredders in aquatic ecosystems of different latitudes? *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* **28**, 815–821.
- Zar J.H. (2010) *Biostatistical Analysis*, 5th edn. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Zimmer M. & Bartholmé S. (2003) Bacterial endosymbionts in *Asellus aquaticus* (Isopoda) and *Gammarus pulex* (Amphipoda) and their contribution to digestion. *Limnology and Oceanography* **48**, 2208–2213.

CAPÍTULO 3

Efeito da qualidade foliar nas taxas de decomposição e a estrutura trófica das assembleias de invertebrados em um riacho Neotropical

Walace Pandolpho Kiffer Junior, Cinthia Gabriela Casotti de Medeiros, Flávio Mendes, Juliana Vieira Rangel, Larissa da Costa e Marcelo da Silva Moretti

Efeito da qualidade foliar nas taxas de decomposição e a estrutura trófica das assembleias de invertebrados em um riacho Neotropical

Kiffer, W. P. Jr^{1,2}; Casotti, C. G.¹; Mendes, Flávio¹; Rangel, J. V.¹; Costa, L. C.¹; Moretti, M. S.¹

¹ Universidade Vila Velha, Complexo Biopráticas, Laboratório de Ecologia de Insetos Aquáticos, Boa Vista, Vila Velha, ES, Brasil.

² Corresponding author: Email: aicepk@hotmail.com

Capítulo apresentado nas normas do periódico *Hydrobiologia*.

RESUMO

Os efeitos dos componentes estruturais e químicos de detritos foliares tropicais sobre as taxas de decomposição e a composição e estrutura trófica das assembleias de invertebrados associados foram avaliados utilizando quatro detritos nativos de Mata Atlântica (*Hoffmannia dusenii*, *Miconia chartacea*, *Myrcia lineata* e *Styrax pohlii*) e um exótico (*Eucalyptus globulus*). Estes detritos foram incubados em sacos de malha fina e grossa no riacho Banana, sudeste do Brasil. Tanto a decomposição quando a estrutura trófica das assembleias foi afetada pelos componentes estruturais, principalmente pela dureza, mas não pelos componentes químicos dos detritos. Os detritos mais macios decompuseram de forma mais acelerada (*H. dusenii*: $k = -0,032 \text{ dia}^{-1}$; *M. chartacea*: $k = -0,017 \text{ dia}^{-1}$; *E. globulus*: $k = -0,009 \text{ dia}^{-1}$) com maior participação de fragmentadores (entre 24 e 98% da biomassa) enquanto os detritos mais duros (> 250g) decompuseram de forma lenta (*S. pohlii*: $k = -0,003 \text{ dia}^{-1}$; *M. lineata*: $k = -0,002 \text{ dia}^{-1}$) e com baixa participação de fragmentadores (< 16%). Os resultados obtidos sugerem que os componentes estruturais, mas não os componentes químicos, afetam a estrutura trófica dos invertebrados associados aos detritos ao inibir a colonização por fragmentadores, mas não alteram a composição taxonômica.

Palavras chave: Fragmentadores, dureza foliar, biomassa de invertebrados, química de detritos, *Eucalyptus globulus*.

ABSTRACT

The effects of structural and chemical components of tropical leaf litter on the decomposition rates, the composition and the trophic structure of invertebrate assemblages associated was evaluated using leaf litter of four native Atlantic Forest (*Hoffmannia dusenii*, *Miconia chartacea*, *Myrcia lineata* and *Styrax pohlii*) and an exotic one (*Eucalyptus globulus*). These litters were incubated in fine and coarse mesh bags in the Banana stream, southeastern Brazil. Both breakdown rates as the trophic structure of assemblages were affected by physical, especially toughness, but not by the chemical characteristics of litter. The softer litter decomposed more rapidly (*H. dusenii* $k = -0.032 \text{ day}^{-1}$; *M. chartacea* $k = -0.017 \text{ day}^{-1}$; *E. globulus* $k = -0.009 \text{ day}^{-1}$) with higher participation of shredders (between 24 to 98%) while the toughness litter ($> 250\text{g}$) decomposed slowly (*S. pohlii* $k = -0.003 \text{ d}^{-1}$; *M. lineata* $k = -0.002 \text{ d}^{-1}$) and low participation of shredders ($<16\%$). The results suggest that the structural components, but not the chemicals affect the trophic structure of invertebrates associated with leaf litter to inhibit colonization by shredders, but do not change the taxonomic composition.

Keywords: Shredders, leaf toughness, invertebrate biomass, leaf chemistry, *Eucalyptus globulus*.

INTRODUÇÃO

A decomposição de detritos foliares é um processo chave para o fluxo de energia e nutrientes em pequenos riachos florestados (Fisher & Likens, 1973; Abelho, 2001), uma vez que estes ecossistemas possuem a produção primária limitada (Vannote et al., 1980; Wallace & Webster, 1996). Os invertebrados detritívoros executam um papel fundamental neste processo, sendo responsáveis por grande parte da perda de peso do material foliar. Ao se alimentarem dos detritos foliares, os invertebrados fragmentadores convertem a matéria orgânica particulada grossa em biomassa e produzem matéria orgânica particulada fina através de suas fezes e pequenos fragmentos foliares que se tornam disponíveis para ser utilizados por outros organismos heterotróficos (Halvorson et al., 2015). Desta forma, a matéria orgânica proveniente do ambiente terrestre constitui a base das teias tróficas de pequenos riachos que, mesmo apresentando uma baixa produção autóctone, conseguem sustentar uma grande diversidade de consumidores (Ligeiro et al., 2010a).

Devido a sua importância para o funcionamento dos ecossistemas lóticos, a dinâmica da matéria orgânica e o processo de decomposição de detritos foliares tem recebido grande atenção nos últimos anos, especialmente na região tropical (Irons et al., 1994; Gonçalves et al., 2007; Ligeiro et al., 2010b). Recentemente, Graça et al. (2015) propuseram um modelo conceitual para o melhor entendimento do processo de decomposição em riachos de pequena ordem. Neste estudo, os autores sugeriram que o processamento de detritos foliares é governado hierarquicamente pela interação entre o clima, a hidrologia e a geologia dos ecossistemas, o que acaba por refletir na qualidade dos detritos foliares disponíveis. Os componentes dos detritos foliares como o teor de nutrientes, compostos do metabolismo secundário e dureza, têm sido apontados como um dos principais fatores responsáveis pelas diferenças na abundância de invertebrados fragmentadores em riachos tropicais (Graça, 2001; Boyero et al., 2011, 2015), além de influenciar diretamente nas taxas de decomposição (Li et al., 2008; Ferreira et al., 2012).

As zonas ripárias tropicais são ambientes bastante diversos que produzem uma grande quantidade de detritos orgânicos, sendo que os períodos de senescência das diferentes espécies vegetais podem ocorrer ao longo de todo o ano (França et al., 2009; Lisboa et al., 2015). Por apresentarem estas características, as zonas ripárias são responsáveis pela disponibilidade de detritos foliares de diferentes qualidades sobre o substrato dos riachos. Estes acúmulos de folhas, por

sua vez, influenciam diretamente a distribuição dos organismos aquáticos e, conseqüentemente, a estrutura trófica das comunidades biológicas (Cardinale et al., 2002; Boyero, 2003). De acordo com Boyero et al. (2015), a maior variabilidade dos detritos foliares disponíveis nos riachos tropicais provavelmente tem sido responsável pelas baixas densidades ou ausências dos fragmentadores nestes ecossistemas (Encalada et al., 2010; Chará-Serna et al., 2012).

A qualidade dos detritos foliares resulta do conjunto dos componentes físicos e químicos que compõem os tecidos das folhas das espécies vegetais (Graça, 2001; Ardón et al., 2009). Entre estas características, os baixos teores de nutrientes (Ardón et al., 2006; Casotti et al., 2015) e os elevados teores de compostos do metabolismo secundário (Ostrofsky, 1997; Driebe & Whitham, 2000), celulose e lignina (Gessner & Chauvet, 1994; Ardón & Pringle, 2008), além da dureza foliar (Li et al., 2008; Graça & Cressa, 2010), estão associados às baixas taxas de decomposição que normalmente são encontradas em riachos tropicais.

Em função da sua qualidade, algumas espécies podem ser mais atrativas para os invertebrados aquáticos, de forma que detritos de espécies diferentes podem apresentar assembleias de invertebrados associados com diferentes composições taxonômicas e estruturas tróficas (Haapala et al., 2001). Por exemplo, os detritos mais refratários, i.e, de maior dureza e baixo teor nutricional, tendem a decompor lentamente, disponibilizando um substrato mais estável para ser colonizado. Por outro lado, os detritos de maior qualidade são consumidos e decompostos rapidamente, por serem mais macios e ricos em nutrientes (Abelho, 2001; Graça, 2001).

As assembleias de invertebrados aquáticos normalmente respondem às características dos acúmulos de folhas formados sobre o leito dos riachos, de forma que estes podem ser considerados verdadeiros “hotspots” de abundância e riqueza taxonômica (Kobayashi & Kagaya, 2004; 2005). A utilização dos detritos foliares pelos invertebrados pode ser de forma direta, através do consumo (Casotti et al., 2015), ou indireta, como abrigo contra predadores ou superfície de deposição de matéria orgânica particulada fina (Dobson & Hildrew, 1992; Marques et al., 2012). Apesar da qualidade dos detritos influenciar diretamente a distribuição dos invertebrados fragmentadores, os organismos pertencentes a outros grupos tróficos funcionais também podem ser influenciados, uma vez que a atividade dos fragmentadores pode alterar a qualidade da matéria orgânica particulada fina que é produzida (Halvorson et al., 2015). Desta forma, a presença de invertebrados

fragmentadores pode facilitar a colonização dos detritos foliares por outros consumidores (Jonsson & Malmqvist, 2003; Iwai et al., 2009).

O objetivo deste estudo foi avaliar a composição taxonômica e a estrutura trófica das assembleias de invertebrados associados a detritos foliares de cinco espécies que apresentam diferentes qualidades. A hipótese desta pesquisa é que os detritos de maior qualidade apresentariam os maiores valores de abundância e biomassa de invertebrados fragmentadores e, conseqüentemente, as maiores taxas de decomposição. Com o intuito de verificar a influência da qualidade dos detritos nas assembleias de invertebrados associados, foram feitas as seguintes perguntas: i) os detritos foliares de maior qualidade serão mais colonizados por invertebrados aquáticos? e ii) detritos de diferentes qualidades apresentam diferenças na composição taxonômica e na biomassa dos grupos tróficos funcionais?

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de Estudo

O experimento foi realizado no riacho Banana (20°02'22.10" S - 40°31'53.93" O), localizado no município de Santa Leopoldina (ES), sudeste do Brasil. O trecho estudado está inserido em um fragmento de Mata Atlântica localizado a aproximadamente 1 km da rodovia ES-080 e possui uma altitude de 571 m. A vegetação ripária é bem desenvolvida, sombreando aproximadamente 90% da superfície do riacho. Neste trecho o leito é rochoso e apresenta vários seixos e acúmulos de folhas nos remansos que são longos e intercalados por curtas corredeiras. Durante o período estudado, as águas do córrego estavam bem oxigenadas ($9,31 \pm 0,05$ mg.L⁻¹) e apresentaram baixos valores de condutividade elétrica ($22,52 \pm 0,29$ µS.cm⁻¹) e pH levemente ácido ($6,15 \pm 0,03$). Os valores médios de temperatura e vazão foram de $20,4 \pm 0,2$ °C e $0,02 \pm 0,01$ m³.s⁻¹, enquanto as concentrações de N-total e P-total foram de $2,08 \pm 0,24$ e $0,15 \pm 0,07$ mg.L⁻¹, respectivamente.

Experimento de decomposição

Detritos foliares de 5 espécies que apresentam diferentes qualidades foram utilizadas no experimento de decomposição. Quatro destas espécies foram escolhidas por estarem entre as 12 espécies mais representativas no aporte vertical de detritos foliares no trecho estudado (W. Kiffer, *dados não publicados*). *Myrcia lineata* (Otto Berg) Niedenzu, 1893 (Myrtaceae) e *Miconia chartacea* Triana, 1872

(Melastomataceae) foram escolhidas por serem muito abundantes nos acúmulos de folhas formados sobre o leito do riacho. *Hoffmannia dusenii* (Standley), 1931 (Rubiaceae) foi escolhida por ser muito consumida por invertebrados fragmentadores (Casotti et al., 2015) enquanto *Styrax pohlii* (A. DC.) Miers, 1844 (Styracaceae) foi escolhida por apresentar elevada dureza foliar. *Eucalyptus globulus* (Labillardière), 1799 (Myrtaceae) foi utilizada no experimento pelo fato dos detritos desta espécie exótica terem sido encontrados no substrato de alguns riachos da região estudada.

Porções de 2.0 ± 0.1 g de folhas (peso seco ao ar) das espécies estudadas foram colocadas individualmente em sacos de detritos (15 x 20 cm) de malha fina (0.5 mm) e grossa (10 mm). No total, 320 sacos de detritos, sendo 64 de cada espécie, foram incubados próximos ao substrato do córrego, em quatro remansos diferentes (blocos), sob condições similares de profundidade e vazão. Os sacos de detritos foram amarrados à vegetação marginal e a pedras submersas. Quatro réplicas de cada tratamento foram retiradas após 3, 7, 15, 30, 45, 60, 120 e 150 dias de incubação. As amostras foram acondicionadas individualmente em sacos plásticos e transportadas para o laboratório, onde os detritos de cada amostra foram lavados cuidadosamente sobre peneira de 250 μm de malha. Os detritos foram então secos em estufa a 60° C durante 72 h e pesados para determinação do peso remanescente. Porções dos detritos remanescentes foram calcinados a 500° C durante 4 h para correção do peso seco livre de cinzas (AFDM). Quatro réplicas de cada espécie, contendo detritos que não foram incubados no riacho, foram utilizadas para a correção (peso seco/peso seco ao ar) do peso inicial de todas as amostras e para a determinação da composição química inicial dos detritos.

Após a lavagem dos detritos, os invertebrados que ficaram retidos na peneira foram preservados em álcool (70%) e, posteriormente, triados em um microscópio estereoscópio (Bel Photonics STMPPro – Osasco, Brasil – 20x). Os organismos encontrados foram identificados ao menor nível taxonômico possível, contados, secos (60° C, 48 h) e pesados (0,1 mg) para a determinação da biomassa seca. A identificação dos organismos foi realizada a partir de chaves taxonômicas específicas (Olifiers et al., 2004; Mugnai et al., 2010; Segura et al., 2011; Hamada et al., 2014). Os táxons foram classificados nos seguintes grupos tróficos funcionais: coletores-catadores, coletores-filtradores, predadores, fragmentadores e raspadores (Cummins et al., 2005; Baptista et al., 2006; Segura et al., 2011; Shimano et al., 2012). Nos táxons onde os organismos podem pertencer a mais de um grupo

funcional, cada indivíduo foi contato igualmente para todas as categorias tróficas possíveis.

Componentes dos detritos foliares

Os componentes dos detritos foliares foram avaliadas em todos os tempos de incubação. A dureza dos detritos foliares foi estimada através da força necessária para romper um disco de folha segundo Graça & Zimmer (2005). Para todas as demais características os detritos foram secos em estufa a 60° C durante 72 h, triturados em um moedor elétrico e homogeneizados. O teor de compostos fenólicos foi determinado pelo método modificado de Folin & Ciocalteu, (1927) descrito em Graça et al., (2005), enquanto os teores de N e P foram determinados de acordo com Flindt & Lillebø (2005). Os teores de lignina e celulose foram determinados pelo método de gravimetria de acordo com Gessner (2005).

Análise de dados

Os coeficientes de decomposição foram determinados ajustando-se os dados de peso seco remanescente de folha (PSRF) ao modelo exponencial negativo $W_t = W_o e^{-kt}$, onde W_t é o peso remanescente no tempo t (em dias), W_o é o peso inicial, e k é o coeficiente de decomposição (Webster & Benfield, 1986). Os coeficientes de decomposição observados para cada espécie foram comparados por meio de Análise de Covariância (ANCOVA), utilizando o tempo como cofator. Foi realizada uma análise de escalonamento multidimensional não métrica (NMDS), usando as distâncias de Bray-Curtis e os dados da abundância total (logaritmizados) para explorar possíveis variações na composição das assembleias de invertebrados associados aos detritos em decomposição. Uma análise de similaridade (ANOSIM) foi utilizada para testar as diferenças entre a composição das assembleias associadas aos cinco detritos. Os valores de densidade e riqueza dos invertebrados associados e os componentes dos detritos foliares foram comparados por Análises de Variância (ANOVA). A participação relativa dos fragmentadores foi avaliada pela razão Kc/Kf e a sua biomassa relativa foi comparada por ANOVA. Todos os dados tiveram sua normalidade e homogeneidade de variâncias testadas e, quando necessário, foram logaritmizados ($\log x+1$). As análises estatísticas foram realizadas utilizando-se o programa Statistica 7 (StatSoft Inc., Tulsa, USA) e baseadas em (Zar, 2010).

RESULTADOS

Componentes dos detritos

Os teores iniciais de nitrogênio foram de aproximadamente 1%. Após 7 dias houve incremento de nitrogênio em todos os detritos (*H. dusenii*: 3,40x, *M. chartacea*: 1,66x, *M. lineata*: 1,10x e *S. pohlii*: 1,39x) com exceção dos detritos de *E. globulus*, onde os teores deste nutriente se mantiveram constantes (Figura 1). Os teores de nitrogênio em *H. dusenii* diminuíram gradativamente até atingirem 2,1% após 60 dias, enquanto os teores de todas as demais espécies aumentaram ao longo do experimento (*M. chartacea*: 1,8% [60 dias], *M. lineata* e *S. pohlii*: 1,8% [150 dias]). Os teores iniciais de fósforo variaram de 0,01% em *M. lineata* a 0,03% em *H. dusenii*. Os detritos de *M. chartacea* e *M. lineata* apresentaram um incremento de fósforo durante o experimento (0,02 e 0,03%, respectivamente), enquanto as demais espécies apresentaram uma diminuição. Os teores iniciais de compostos fenólicos foram maiores em *E. globulus* ($12,3 \pm 0,3$ %). Após 7 dias de incubação, todas as espécies apresentaram valores inferiores a 3,0%, sendo que a partir do 30º dia não foi mais possível detectar os teores destes compostos nos detritos utilizados.

S. pohlii foi a espécie que apresentou os maiores valores iniciais de dureza foliar ($944,9 \pm 11,5$ g), seguida por *M. lineata* ($638,6 \pm 6,7$ g). Os detritos destas espécies mantiveram os maiores valores de dureza até o final do experimento. *M. chartacea* e *E. globulus* apresentaram valores intermediários ($190,4 \pm 8,8$ e $285,1 \pm 8,0$ g, respectivamente), sendo que estas espécies se decompuseram completamente após o 60º dia de incubação. *H. dusenii* foi o detrito com menor dureza foliar ($87,2 \pm 0,1$ g) de forma que não foi possível determinar sua dureza após 30º dia de incubação. Os detritos de *M. lineata* e *E. globulus* apresentaram os maiores teores de celulose (30 a 45%). *M. chartacea* e *H. dusenii* apresentaram valores intermediários (20 a 30%), enquanto *S. pohlii* foi a espécie que apresentou os menores valores de celulose (5 a 10%). Os teores de lignina observados em *S. pohlii* (55 a 65%) foram 2x maiores que os observados nos detritos das outras espécies estudadas. *M. lineata*, *M. chartacea* e *E. globulus* apresentaram valores intermediários (20 a 30%), enquanto *H. dusenii* apresentou os menores valores (10 a 18%). Com exceção do teores de fósforo, todos os componentes dos detritos foliares diferiram entre as espécies e os tempos de incubação (Tabela 1).

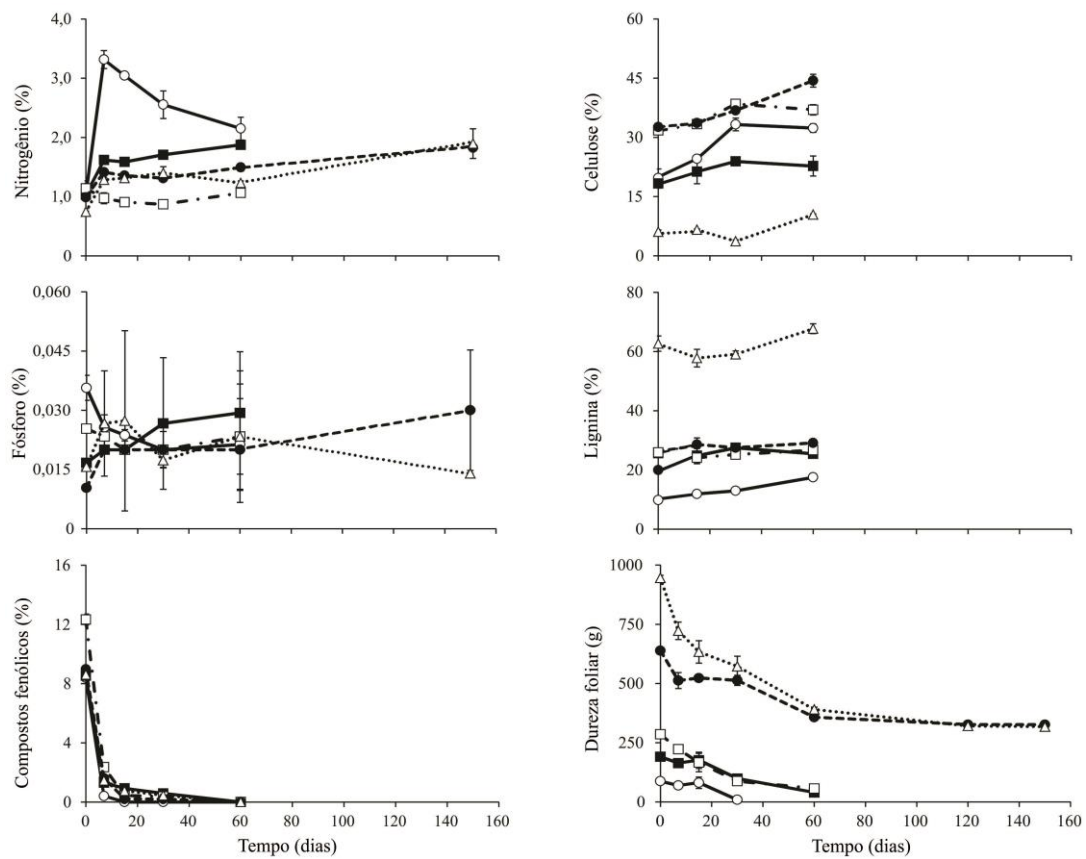


Figura 1. Teores de nitrogênio, fósforo, compostos fenólicos, celulose, lignina e valores de dureza foliar (média \pm EP) dos detritos foliares das espécies estudadas durante o experimento de decomposição. (○) *Hoffmannia dusenii*, (■) *Miconia chartacea*, (□) *Eucalyptus globulus*, (●) *Myrcia lineata* e (△) *Styrax pohlii*.

Tabela 1. Resultados das Análises de Variância comparando os teores de nitrogênio, fósforo, compostos fenólicos, celulose, lignina e os valores de dureza foliar dos detritos foliares entre as espécies utilizadas e os tempos de incubação. SS = soma dos quadrados e df = graus de liberdade.

	SS	df	F	p
Nitrogênio				
<i>Detrito</i>	0,201	1	8,514	0,005
<i>Tempo</i>	4,837	4	52,131	< 0,001
<i>Detrito*Tempo</i>	6,645	17	16,861	< 0,001
<i>Erro</i>	1,252	54		
Fósforo				
<i>Detrito</i>	0,001	1	3,125	0,082
<i>Tempo</i>	0,003	4	3,247	0,018
<i>Detrito*Tempo</i>	0,007	17	1,774	0,056
<i>Erro</i>	0,012	54		
Compostos fenólicos				
<i>Detrito</i>	13,955	3	32,158	< 0,001
<i>Tempo</i>	630,718	1	4362,686	< 0,001
<i>Detrito*Tempo</i>	30,038	10	20,769	< 0,001
<i>Erro</i>	7,811	54		
Lignina				
<i>Detrito</i>	21588,091	4	527,392	< 0,001
<i>Tempo</i>	235,490	3	7,671	< 0,001
<i>Detrito*Tempo</i>	376,699	12	3,067	< 0,001
<i>Erro</i>	614,001	60		
Celulose				
<i>Detrito</i>	9519,987	4	339,541	< 0,001
<i>Tempo</i>	698,823	3	33,232	< 0,001
<i>Detrito*Tempo</i>	424,156	12	5,043	< 0,001
<i>Erro</i>	420,576	60		
Dureza foliar				
<i>Detrito</i>	204491,024	1	112,688	< 0,001
<i>Tempo</i>	413574,828	4	56,977	< 0,001
<i>Detrito*Tempo</i>	470562,294	24	10,805	< 0,001
<i>Erro</i>	186910,890	103		

Taxas de decomposição

A maior taxa de decomposição foi observada nos detritos de *H. dusenii* incubados nos sacos de detritos de malha grossa ($-0,032 \text{ dia}^{-1}$, Figura 2). Neste tratamento, os detritos desta espécie se decomuseram completamente após 60 dias de incubação. *M. chartacea* e *E. globulus* apresentaram taxas intermediárias ($k = -0,017$ e $-0,009 \text{ dia}^{-1}$, respectivamente) decompondo-se completamente com 120 dias de incubação. Os detritos de *S. pohlii* e *M. lineata* apresentaram as menores

taxas de decomposição ($-0,003$ e $-0,002 \text{ dia}^{-1}$, respectivamente), resultando em elevadas porcentagens de peso remanescente no final do experimento (66 e 78%). A razão entre as taxas de decomposição observadas nos detritos incubados nas malhas grossa e fina foram maiores nos detritos de *M. chartacea*, *E. globulus* e *H. dusenii* (2,55, 2,09 e 2,06, respectivamente) e menores dos detritos de *S. pohlii* e *M. lineata* (1,32 e 1,17, respectivamente; Figura 2). O Anexo 1 apresenta os valores das taxas de decomposição dos detritos estudados quando incubados em sacos de detritos de malhas grossa e fina.

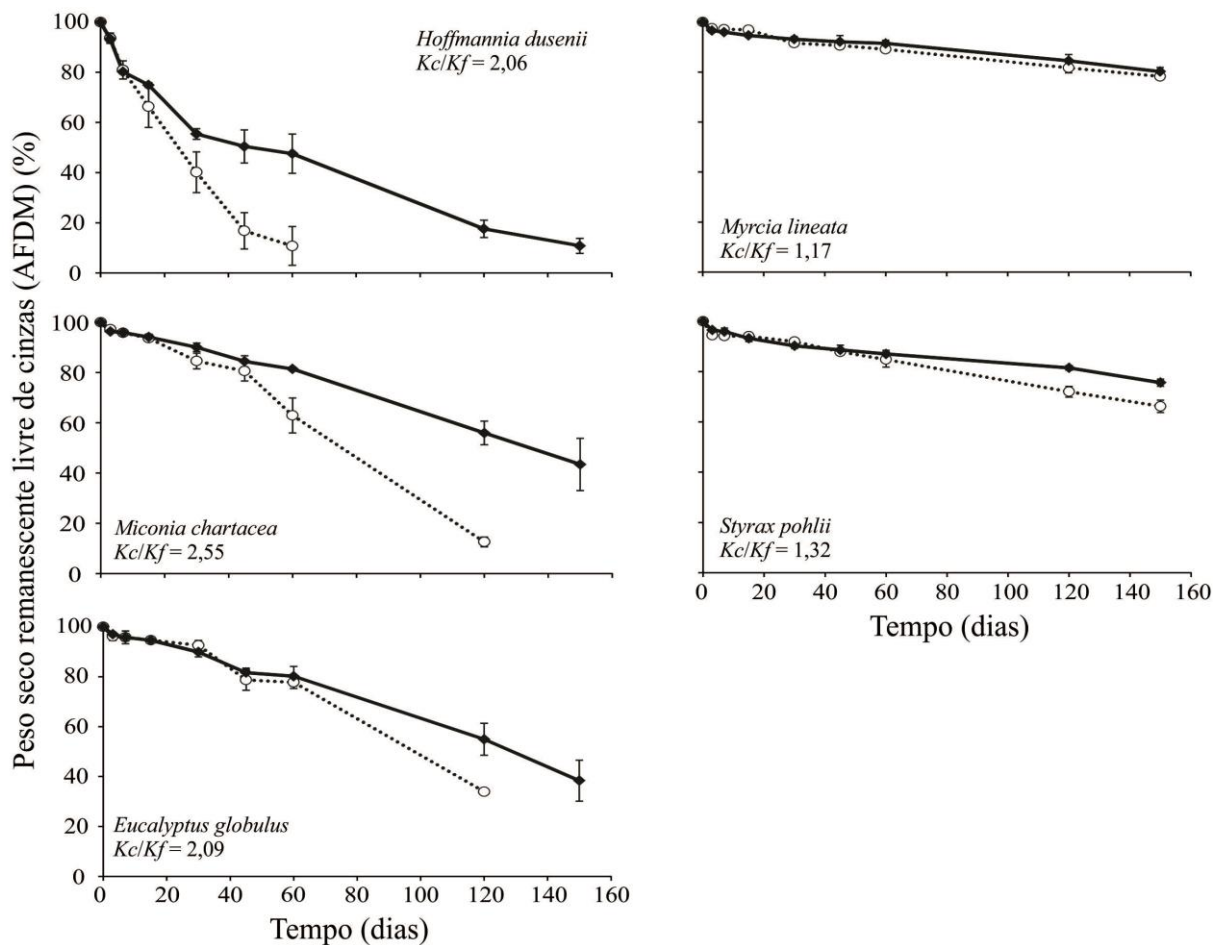


Figura 2. Peso remanescente livre de cinzas (média \pm EP) dos detritos foliares das espécies utilizadas ao longo de 150 dias de incubação em sacos de malha grossa (linhas pontilhadas) e de malha fina (linhas contínuas). k_c/k_f = razão entre as taxas de decomposição ($-k$) observadas nos detritos incubados nas malhas grossa e fina.

Invertebrados

No total, foram encontrados 7.313 indivíduos, pertencentes a 40 táxons, associados aos detritos em decomposição. Os táxons de invertebrados mais abundantes durante todo o experimento (Chironominae, Orthoclaadiinae, Tanypodinae, Baetidae e *Triplectides* sp.) foram responsáveis por 92 a 95% da abundância total de organismos encontrados associados aos detritos de cada espécie. Entretanto, as larvas de *Triplectides* sp. só foram abundantes nos detritos de *H. duseinii* e *M. chartacea*, representando 4,5 e 2,8%, respectivamente. *Gripopterix* e *Stenochironomus* ocorreram exclusivamente nos detritos de *H. duseinii*, enquanto Belostomatidae e Philopotamida e um táxon de Bivalvia somente foram encontrados nos detritos de *M. chartacea* e *M. lineata*, respectivamente. *Heterelmis*, Lepidoptera, *Trichodactylus fluviatilis* e Hyrudinea foram exclusivos dos detritos de *S. pohlii*. Todos os táxons que ocorreram exclusivamente em algum dos detritos apresentaram abundâncias relativas inferiores a 0,1% (Anexo 2).

A composição das assembleias de invertebrados associados foi similar entre os detritos estudados (ANOSIM: $R = -0.004$; $p = 0.50$). A análise de NMDS evidenciou um agrupamento das assembleias amostradas em todos os tempos de incubação, com exceção da assembleia associada aos detritos de *M. chartacea* após 120 dias (Figura 3).

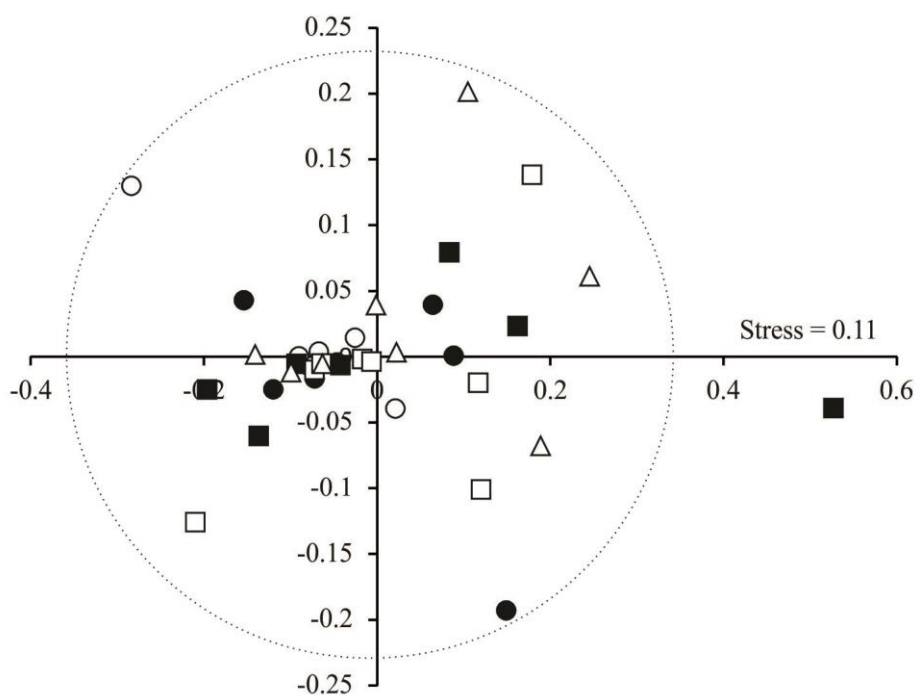


Figura 3. Análise de escalonamento multidimensional não métrica (NMDS) utilizado com as distâncias de Bray-Curtis e os valores de abundância total (dados logaritmizados) das assembleias de invertebrados associados aos detritos das espécies estudadas no riacho Banana. O círculo pontilhado indica similaridade com intervalo de 95% de confiança (ANOSIM). (○) *Hoffmannia dusenii*, (■) *Miconia chartacea*, (□) *Eucalyptus globulus*, (●) *Myrcia lineata* e (Δ) *Styryx pohlii*.

Os maiores valores de riqueza taxonômica rarefeita foram observados após 7 dias ($4,59 \pm 0,55$ táxons nos detritos de *M. chartacea*) e os menores foram observados após 60 dias de incubação também nos detritos de *M. chartacea* ($2,48 \pm 0,62$ táxons; Figura 3A). Estes valores não diferiram entre as espécies estudadas ($F_{(4, 94)} = 0,73$; $p = 0,57$) nem entre os tempos de incubação ($F_{(7, 94)} = 2,10$; $p = 0,06$). Os maiores valores de densidade de invertebrados foram observados nos detritos de *H. dusenii* ao longo de todo o experimento ($12,57 \pm 2,74$ ind.g⁻¹ a $764,06 \pm 175,19$ ind.g⁻¹). Estes valores foram maiores que os observados nos detritos das demais espécies utilizadas ($F_{(4, 120)} = 4,83$; $p < 0,01$). Os valores de densidade das assembleias de invertebrados diferiram ao longo dos tempos de incubação ($F_{(7, 120)} = 19,06$; $p < 0,01$; Figura 3B).

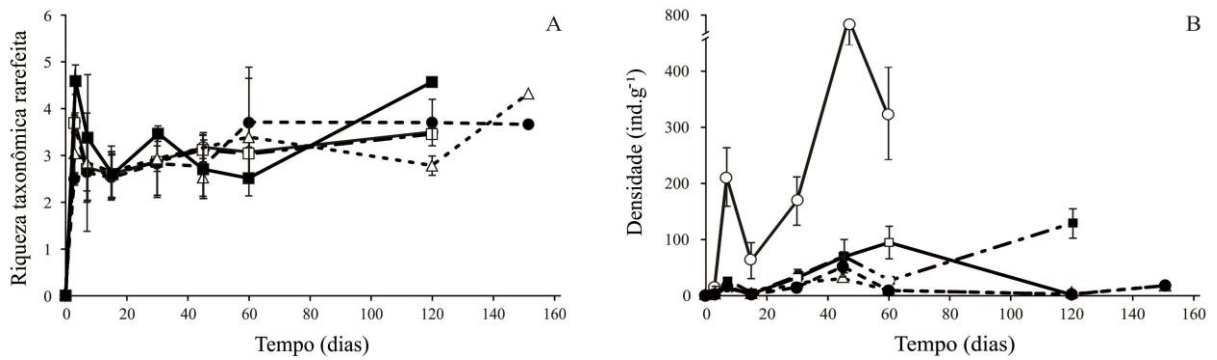


Figura 3. Valores (média \pm EP) de riqueza taxonômica rarefeita (A) e densidade (B) das assembleias de invertebrados associados aos detritos foliares das espécies estudadas no riacho Banana. (\circ) *Hoffmannia dusenii*, (\blacksquare) *Miconia chartacea*, (\square) *Eucalyptus globulus*, (\bullet) *Myrcia lineata* e (\triangle) *Styrax pohlii*.

H. dusenii foi o detrito que apresentou maior participação de invertebrados fragmentadores, representando de 50% (45 dias) a 95% (3 dias) da biomassa total das assembleias de invertebrados associados (Figura 4A). Os fragmentadores também foram o grupo trófico com maior biomassa relativa nos detritos de *M. chartacea* (35 a 98%, Figura 4B) e *E. globulus* (24 a 80%, Figura 4C). A biomassa de fragmentadores foi menor nos detritos de *M. lineata* e *S. pohlii* (<16%). No entanto, os fragmentadores representaram grande parte da biomassa das assembleias associadas aos detritos de *S. pohlii* no final do experimento (60%, Figura 4E). Nestas duas últimas espécies, a biomassa dos coletores-catadores foi maior, variando de 17 a 45% em *M. lineata* e de 16 a 44% em *S. pohlii*. Os valores de biomassa relativa dos fragmentadores diferiram somente entre os detritos das espécies estudadas, independentemente dos tempos de incubação (Tabela 2).

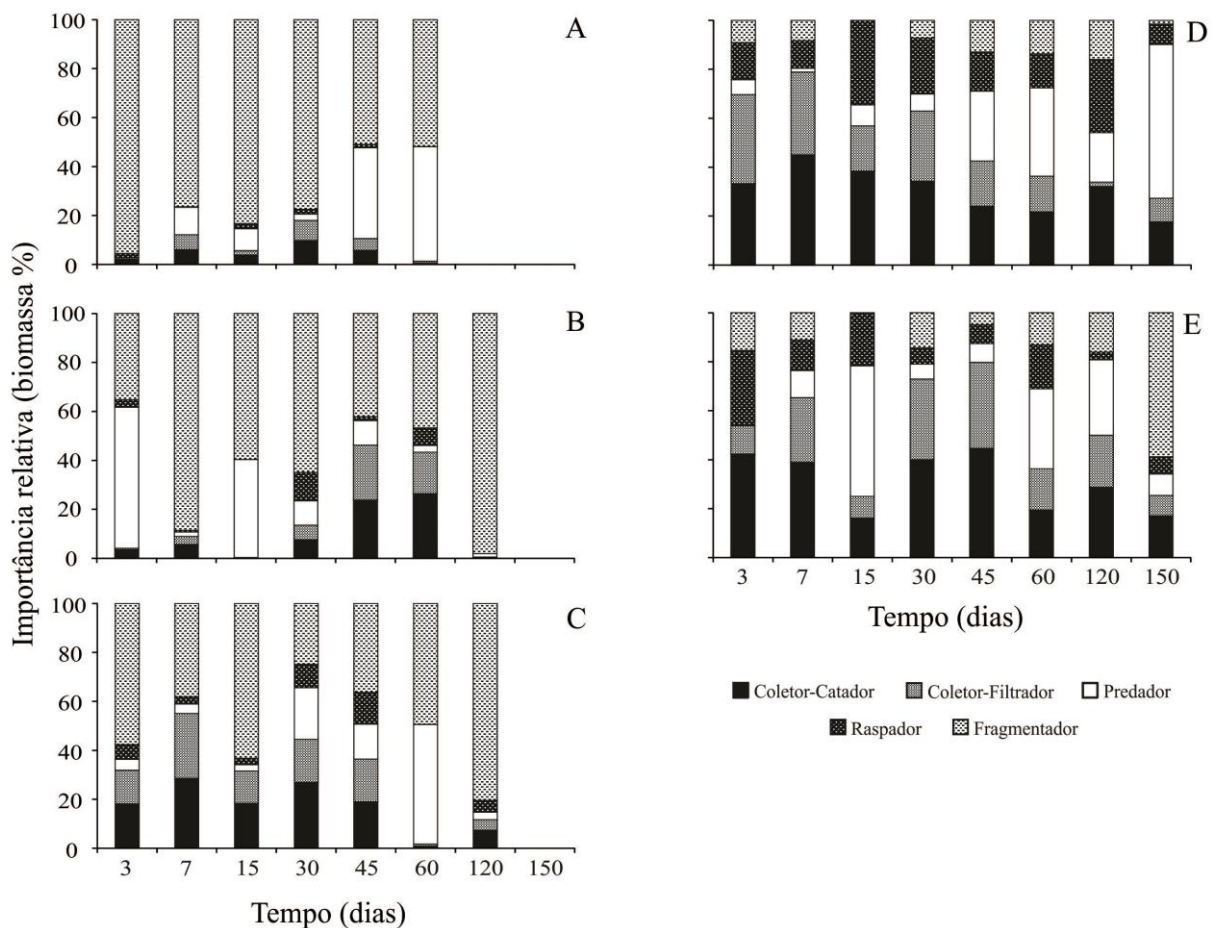


Figura 4. Biomassa relativa (%) dos grupos tróficos funcionais das assembleias de invertebrados encontradas associadas aos detritos estudados. “A” = *Hoffmannia dusenii*, “B” = *Miconia chartacea*, “C” = *Eucalyptus globulus*, “D” = *Myrcia lineata* e “E” = *Styrax pohlii*.

Tabela 2. Resultados das Análises de Variância comparando os valores de biomassa de fragmentadores das assembleias de invertebrados associados entre as espécies utilizadas e os tempos de incubação. SS = soma dos quadrados e df = graus de liberdade.

	SS	df	F	p
Biomassa de fragmentadores				
<i>Detrito</i>	6,718	4	20,002	<0,001
<i>Tempo</i>	0,213	7	0,363	0,921
<i>Detrito*Tempo</i>	1,719	24	0,853	0,661
<i>Erro</i>	8,144	96		

DISCUSSÃO

A qualidade dos detritos foliares influenciou as taxas de decomposição, a estrutura trófica e a participação dos invertebrados fragmentadores. Entretanto a composição das assembleias de invertebrados associados foi similar entre os detritos das espécies utilizadas. Vários estudos destacaram os efeitos dos componentes físicos (Motomori et al., 2001; Li et al., 2008; Ratnarajah & Barnuta, 2009) e químicos (Greenwood et al., 2007; Gonçalves et al., 2012a; Bruder et al., 2014) dos detritos foliares nas taxas de decomposição. No presente estudo, pode-se observar que os componentes físicos dos detritos foliares influenciaram o processo de decomposição ao diminuírem a participação dos invertebrados fragmentadores. Desta forma, os detritos que apresentaram os menores valores de dureza também apresentaram maiores perdas de peso, elevada participação de fragmentadores e maiores razões kc/kf . De acordo com Gessner & Chauvet (2002), razões kc/kf superiores a 1,5 indicam uma elevada participação de fragmentadores no processo de decomposição.

Alguns estudos sugerem que o aparelho bucal dos fragmentadores não é capaz de romper tecidos rígidos e lignificados, mesmo com as partes bucais bem esclerotizadas (Nijhout, 1981; Graça et al., 1993). Gonçalves et al. (2007) e Moretti et al. (2007b) propuseram que a decomposição dos detritos foliares de espécies do Cerrado seria dificultada pela sua elevada dureza, resultando em uma baixa participação de invertebrados fragmentadores no processo. Os componentes estruturais dos detritos utilizados nestes estudos são semelhantes às apresentadas pelos detritos de *S. pohlii* e *M. lineata* (dureza > 500g) que poderia restringir a atividade dos fragmentadores. Graça & Cressa (2010), ao comparar o consumo de detritos foliares de espécies tropicais e temperadas por invertebrados fragmentadores, constataram que apenas a dureza das espécies tropicais diferiu entre as espécies e refletiu em menores taxas de consumo, corroborando os resultados aqui apresentados. Alguns invertebrados de maior porte que apresentam evidências de atividade fragmentadora (i.e baratas semi-aquáticas, camarões e caranguejos, presentes no riacho estudado) podem ter a capacidade de consumir uma grande variedade de folhas refratárias em comparação a invertebrados de menor tamanho como os *Triplectides* sp. e *Phylloicus* sp. (Yule et al., 2009). Os caranguejos e camarões não foram coletados em grande abundância possivelmente devido a sua grande mobilidade e por terem hábitos noturnos (Magana et al., 2012).

Os teores nutricionais dos detritos utilizados não influenciaram diretamente as taxas de decomposição, mas as concentrações de nutrientes dissolvidos na coluna d'água podem ter contribuído para o processamento dos detritos de determinadas espécies. Ardón et al. (2006) observaram que as taxas de fósforo dissolvido mediaram as taxas de decomposição em riachos com diferentes concentrações de nutrientes. De forma similar Rosemond et al. (2002) observaram que as concentrações de P dissolvido na água em 16 riachos da costa rica com um gradiente natural de concentrações influenciaram as taxas de decomposição dos detritos e a biomassa de invertebrados. As concentrações de fósforo encontradas nos detritos estudados estão entre os valores mais baixos já reportados na literatura para detritos tropicais (Hättenschwiler et al., 2008), entretanto os teores de nutrientes dissolvidos na água observados foram relativamente altos (Gonçalves et al., 2007).

Os compostos secundários são conhecidos por inibir a herbivoria das folhas das espécies vegetais e podem continuar presentes mesmo após a senescência dos detritos (Stout, 1989; Ostrofsky, 1997), porém, não foi possível observar efeitos destes compostos durante a decomposição dos detritos. Provavelmente, a rápida lixiviação desses compostos no riacho estudado pode ter contribuído para tais resultados (Ardón & Pringle, 2008), uma vez que após 7 dias de incubação foram detectados taxas menores de 3% em todos os detritos. Apesar disso, Correa-Araneda et al. (2015) observaram que os compostos lixiviados dos detritos de *Eucalyptus globulus* afetaram as taxas de consumo e o fitness do Plecoptera fragmentador *Diamphipnosis samali* (Illies, 1960) e também causaram uma redução nas taxas de decomposição dos detritos nativos.

Os detritos das espécies utilizadas apresentaram uma ampla variação nos coeficientes de decomposição, sendo que os valores observados estão entre os mais baixos (*S. pohlii* e *M. lineata*) e os mais altos (*H. dusei*) já observados em experimentos realizados em riachos tropicais (Abelho, 2001; Mathuriau & Chauvet, 2002; Boyero et al., 2015). Segundo Bastian et al. (2007) invertebrados fragmentadores podem responder pelas maiores taxas de perda de peso de detritos foliares durante o processo de decomposição. Estes organismos exibem preferência por detritos macios (Ardón & Pringle, 2008) e rejeitam detritos de menor qualidade (Rincón & Martínez, 2006). Neste sentido, as diferenças observadas na participação dos fragmentadores nas assembleias amostradas podem ter resultado na maior amplitude das taxas de decomposição encontradas.

A elevada abundância de larvas de Chironomidae foi responsável pela grande similaridade da composição das assembleias de invertebrados encontradas associadas aos detritos estudados (NMDS e ANOSIM). Apesar de alguns gêneros dessa família poderem utilizar detritos foliares como alimento (Callisto et al., 2007), no presente estudo apenas dois indivíduos do gênero *Stenochironomus*, que é considerado um táxon fragmentador, foram encontrados nos detritos de *H. duseinii*. No entanto, a elevada abundância dessa família em todos os detritos utilizados reforça a sua importância nas teias tróficas aquáticas (Ligeiro et al., 2010b), servindo como presa de diversos invertebrados (Sanseverino & Nessimian, 2008) e participando do fluxo de energia e da ciclagem de nutrientes (Grubbs et al., 1995).

Alguns estudos observaram um aumento gradativo nos valores de riqueza taxonômica e densidade de invertebrados ao longo do processo de decomposição de detritos foliares (Moretti et al., 2007b; Marques et al., 2012), corroborando com os resultados apresentados por Gonçalves et al., (2004) que sugeriram que a sucessão ecológica degradativa (Begon et al., 2005) seria a principal força que estrutura as assembleias de invertebrados associadas a detritos foliares em decomposição. No presente estudo, os valores de riqueza rarefeita não diferiram entre as espécies de detritos foliares e os tempos de incubação. Costa & Melo (2008) observaram que algumas diferenças obtidas nos valores de riqueza taxonômica de assembleias encontradas em diferentes substratos se devem a comparações não padronizadas pelo número de indivíduos encontrados (McCabe & Gotelli, 2000).

A maior biomassa de organismos não-fragmentadores encontrada nas assembleias associadas aos detritos que apresentaram taxas de decomposição lentas sugere que estes detritos foram utilizados principalmente como refúgio contra predadores (Gonçalves et al., 2012a) ou como superfície de sedimentação de MOPF (Grubbs et al., 1995). Resultados similares também foram encontrados em estudos que avaliaram o processo de colonização por invertebrados utilizando detritos foliares mais refratários (Moretti et al., 2007a; Marques et al., 2012) ou produzidos com material sintético (Gonçalves et al., 2012a). Os componentes refratários dos detritos como as nervuras, podem atuar como superfície de deposição de MOPF (Hepp et al., 2009) contribuindo para o aumento dos valores de densidade de invertebrados não fragmentadores (e os de maior abundância durante o estudo) durante o processo de decomposição.

Os invertebrados fragmentadores foram representativos apenas em termos da biomassa relativa, variando de 22 a 98% da biomassa das assembleias de

invertebrados. Em relação à abundância relativa, estes organismos apresentaram valores inferiores a 5%. Tonin et al. (2014) concluíram que os valores de abundância não refletiram a importância dos fragmentadores na decomposição em um riacho no sul do Brasil. Estes autores sugeriram que as informações sobre a biomassa constituem um melhor indicativo da importância dos fragmentadores no processamento dos detritos foliares, principalmente em assembleias com composições taxonômicas similares. A ausência de dados de biomassa em estudos de decomposição realizados em riachos tropicais (Wantzen & Wagner, 2006; Lecerf & Richardson, 2010; Tonin et al., 2014) pode contribuir com a relativa baixa importância e favorecer a maior variação deste grupo trófico nos trópicos (Boyero et al., 2009, 2011). Alguns dos táxons encontrados como *Leptonema* e gêneros adultos da família Elmidae, não classificados comumente como fragmentadores, estarem se alimentando de folhas (Chára-serna et al. 2012). Dessa forma, são necessários estudos regionais para uma classificação mais precisa dos grupos tróficos funcionais de alguns táxons na região tropical (Ferreira et al., 2015).

Os detritos de *E. globulus* não constituíram um alimento refratário para os organismos fragmentadores, conforme observado em trabalhos realizados em riachos temperados (Abelho & Graça, 1996; Graça et al., 2002; Molinero & Pozo, 2004). Nestes estudos os menores valores de abundância e riqueza taxonômica foram encontrados nos detritos do gênero *Eucalyptus*, enquanto nossos resultados demonstraram elevada participação de fragmentadores e razão *kc/kf*. Os resultados aqui apresentados corroboram alguns estudos que observaram que as folhas de *Eucalyptus* não apresentam uma qualidade inferior em relação a algumas folhas das espécies nativas das zonas ripária tropicais (Dobson et al., 2002; Gonçalves et al., 2012a, 2012b). Entretanto em um experimento realizado no Quênia, Masese et al. (2014) observaram que a substituição da vegetação nativa por monoculturas de *Eucalyptus* pode reduzir a ciclagem de nutrientes, a diversidade faunística e a complexidade das teias tróficas aquáticas. No presente estudo, somente foram avaliados os efeitos dos componentes estruturais e químicos dos detritos de *E. globulus*. Desta forma, maiores informações são necessárias para avaliar o real efeito da introdução de detritos exóticos nas zonas ripárias, principalmente sobre o comportamento e história de vida de invertebrados fragmentadores.

CONCLUSÃO

A qualidade dos detritos foliares em um riacho de Mata Atlântica não afetou a composição das assembleias de invertebrados associados aos detritos em decomposição, entretanto, a estrutura trófica das assembleias pode variar. Não foram encontradas evidências de que os componentes químicos dos detritos foliares possui um papel principal na colonização dos mesmos, nem de que a atividade dos fragmentadores facilita a colonização dos detritos por outros invertebrados. Porém, a estrutura física dos detritos pode dificultar a colonização dos detritos por invertebrados fragmentadores, que podem não consumir os detritos das espécies que apresentam elevada dureza foliar. Desta forma, a perda da variabilidade dos detritos vegetais que formam os bancos de detritos sobre o leito de riachos florestados pode causar uma desestruturação das guildas tróficas, comprometendo principalmente os invertebrados fragmentadores. Em consequência disso, tanto a ciclagem de nutrientes quanto o fluxo de energia nesses ambientes pode ser comprometida, influenciando toda a teia alimentar. Apesar dos resultados obtidos não demonstrarem um efeito negativo da qualidade dos detritos de *E. globulus*, ainda é necessário avaliar quais os efeitos destes detritos no crescimento e na sobrevivência dos invertebrados, reforçando os reais efeitos dessa espécie no funcionamento dos ecossistema aquático se introduzida nas zonas ripárias.

AGRADECIMENTOS

Nós somos gratos à Fundação de Amparo à Pesquisa do Espírito Santo (FAPES) pelo apoio financeiro a Marcelo Moretti (Proc. N° 61861480/2013) e pelas bolsas concedidas aos alunos Wallace Kiffer, Cinthia Casotti, Flávio Mendes, Juliana Rangel e Larissa da Costa. Nós agradecemos aos nossos colegas de laboratório pela ajuda e suporte durante as coletas e no decorrer dos experimentos e a Carlos Burke pelas facilidades logísticas.

REFERÊNCIAS

- Abelho, M., 2001. From litterfall to breakdown in streams: a review. *The Scientific World Journal* 1: 656–680.
- Abelho, M., & M. A. S. Graça, 1996. Effects of eucalyptus afforestation on leaf litter dynamics and macroinvertebrate community structure of streams in Central Portugal. *Hydrobiologia* 234: 195–204.
- Ardón, M., & C. M. Pringle, 2008. Do secondary compounds inhibit microbial- and insect-mediated leaf breakdown in a tropical rainforest stream, Costa Rica?. *Oecologia* 155: 311–323.
- Ardón, M., C. M. Pringle, & S. L. Eggert, 2009. Does leaf chemistry differentially affect breakdown in tropical vs temperate streams? Importance of standardized analytical techniques to measure leaf chemistry. *Journal of the North American Benthological Society* 28: 440–453.
- Ardón, M., L. a. Stallcup, & C. M. Pringle, 2006. Does leaf quality mediate the stimulation of leaf breakdown by phosphorus in Neotropical streams?. *Freshwater Biology* 51: 618–633.
- Baptista, D. F., D. F. Buss, L. G. Dias, J. L. Nessimian, E. R. Da Silva, A. H. A. De Moraes Neto, S. N. De Carvalho, M. A. De Oliveira, & L. R. Andrade, 2006. Functional feeding groups of Brazilian Ephemeroptera nymphs: ultrastructure of mouthparts. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 42: 87–96.
- Bastian, M., L. Boyero, B. R. Jackes, & R. G. Pearson, 2007. Leaf litter diversity and shredder preferences in an Australian tropical rain-forest stream. *Journal of Tropical Ecology* 23: 219.
- Begon, M., C. R. Townsend, & J. L. Harper, 2005. *Ecology: From individuals to ecosystems*. Wiley-Blackwell.
- Boyero, L., 2003. The quantification of local substrate heterogeneity in streams and its significance for macroinvertebrate assemblages. *Hydrobiologia* 499: 161–168.
- Boyero, L., R. G. Pearson, M. O. Gessner, L. a Barmuta, V. Ferreira, M. A. S. Graça, D. Dudgeon, A. J. Boulton, M. Callisto, E. Chauvet, J. E. Helson, A. Bruder, R. J. Albariño, C. M. Yule, M. Arunachalam, J. N. Davies, R. Figueroa, A. S. Flecker, A. Ramírez, R. G. Death, T. Iwata, J. M. Mathooko, C. Mathuriau, J. F. Gonçalves, M. S. Moretti, T. Jinggut, S. Lamothe, C. M'Erimba, L. Ratnarajah, M. H. Schindler, J. Castela, L. M. Buria, A. Cornejo, V. D. Villanueva, & D. C. West, 2011. A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecology letters* 14: 289–294.
- Boyero, L., R. G. Pearson, M. O. Gessner, D. Dudgeon, A. Ramírez, C. M. Yule, M. Callisto, C. M. Pringle, A. C. Encalada, M. Arunachalam, J. Mathooko, J. E. Helson, J. Rincón, A. Cornejo, A. S. Flecker, C. Mathuriau, C. M. Erimba, J. F. J. Gonçalves, M. Moretti, & T. Jinggut, 2015. Leaf-litter breakdown in tropical streams: is variability the norm?. *Freshwater Science* 34.:

- Boyero, L., A. Ramírez, D. Dudgeon, & R. G. Pearson, 2009. Are tropical streams really different?. *Journal of the North American Benthological Society* 28: 397–403.
- Bruder, A., M. H. Schindler, M. S. Moretti, & M. O. Gessner, 2014. Litter decomposition in a temperate and a tropical stream: the effects of species mixing, litter quality and shredders. *Freshwater Biology* 59: 438–449.
- Callisto, M., J. F. Gonçalves Jr, & M. A. S. Graça, 2007. Leaf litter as a possible food source for chironomids (Diptera) in Brazilian and Portuguese headwater streams. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 442–448.
- Cardinale, B. J., M. A. Palmer, C. M. Swan, S. Brooks, & N. LeRoy Poff, 2002. The influence of substrate heterogeneity on biofilm metabolism in a stream ecosystem. *Ecology* 83: 412–422.
- Casotti, C. G., W. P. J. Kiffer, & M. S. Moretti, 2015. Leaf traits induce the feeding preference of a shredder of the genus *Triplectides* Kolenati, 1859 (Trichoptera) in an Atlantic Forest stream, Brazil: a test with native and exotic leaves. *Aquatic Insects* 1–10.
- Chará-Serna, A. M., J. D. Chará, M. D. C. Zúñiga, R. G. Pearson, & L. Boyero, 2012. Diets of leaf litter-associated invertebrates in three tropical streams. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 48: 139–144.
- Correa-Araneda, F., L. Boyero, R. Figueroa, C. Sánchez, R. Abdala, A. Ruiz-García, & M. a. S. Graça, 2015. Joint effects of climate warming and exotic litter (*Eucalyptus globulus* Labill.) on stream detritivore fitness and litter breakdown. *Aquatic Sciences* 77: 197–205.
- Costa, S. S., & A. S. Melo, 2008. Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. *Hydrobiologia* 598: 131–138.
- Cummins, K., R. Merritt, & P. Andrade, 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40: 69–89.
- Dobson, M., & A. G. Hildrew, 1992. A test of resource limitation among shredding detritivores in low order streams in southern England. *Journal of Animal Ecology* 61: 69–77.
- Dobson, M., A. Magana, J. M. Mathooko, & F. K. Ndegwa, 2002. Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics?. *Freshwater Biology* 47: 909–919.
- Driebe, E. M., & T. G. Whitham, 2000. Cottonwood hybridization affects tannin and nitrogen content of leaf litter and alters decomposition. *Oecologia* 123: 99–107.
- Encalada, A. C., J. Calles, V. Ferreira, C. M. Canhoto, & M. A. S. Graça, 2010. Riparian land use and the relationship between the benthos and litter decomposition in tropical montane streams. *Freshwater Biology* 1719–1733.

Ferreira, V., A. C. Encalada, & M. A. S. Graça, 2012. Effects of litter diversity on decomposition and biological colonization of submerged litter in temperate and tropical streams. *Freshwater Science* 31: 945–962.

Ferreira, V., A. Larrañaga, V. Gulis, A. Basaguren, A. Elozegi, M. a. S. Graça, & J. Pozo, 2015. The effects of eucalypt plantations on plant litter decomposition and macroinvertebrate communities in Iberian streams. *Forest Ecology and Management* 335: 129–138.

Fisher, S. G., & G. E. Likens, 1973. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: An integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecological Monographs* 43: 421–439.

Flindt, M. R., & A. I. Lillebø, 2005. Determination of total nitrogen and phosphorus in leaf litter In Graça, M. A. S., F. Bärlocher, & M. O. Gessner (eds), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer, Dordrecht: 53–59.

Folin, O., & V. Ciocalteu, 1927. On tyrosine and tryptophane determinations in proteins. *The Journal of Biological Chemistry* 73: 627–648.

França, J. S., R. S. Gregório, J. D'Arc De Paula, J. F. J. Gonçalves, F. A. Ferreira, & M. Callisto, 2009. Composition and dynamics of allochthonous organic matter inputs and benthic stock in a Brazilian stream. *Marine and Freshwater Research* 60: 990–998.

Gessner, M. O., 2005. Proximate lignin and cellulose In Graça, M. A. S., F. Barlocher, & M. O. Gessner (eds), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer, Dordrecht: 115–120.

Gessner, M. O., & E. Chauvet, 1994. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology* 75: 1807–1817.

Gessner, M. O., & E. Chauvet, 2002. A Case for Using Litter Breakdown To Assess Functional Stream Integrity. *Ecological Applications* 12: 498–510.

Gonçalves, J. F. J., M. A. S. Graça, & M. Callisto, 2007. Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology* 52: 1440–1451.

Gonçalves, J. F. J., R. D. S. Rezende, J. S. França, & M. Callisto, 2012a. Invertebrate colonisation during leaf processing of native, exotic and artificial detritus in a tropical stream. *Marine And Freshwater Research* 63: 428–439.

Gonçalves, J. F. J., R. S. Rezende, N. M. Martins, & R. S. Gregório, 2012b. Leaf breakdown in an Atlantic Rain Forest stream. *Austral Ecology* 37: 807–815.

Gonçalves, J. F. J., A. M. Santos, & F. A. Esteves, 2004. The influence of the chemical composition of *Typha domingensis* and *Nymphaea ampla* detritus on invertebrate colonization during decomposition in a Brazilian coastal lagoon. *Hydrobiologia* 527: 125–137.

- Graça, M. a S., V. Ferreira, C. Canhoto, A. C. Encalada, F. Guerrero-Bolaño, K. M. Wantzen, & L. Boyero, 2015. A conceptual model of litter breakdown in low order streams. *International Review of Hydrobiology* 100: 1–12.
- Graça, M. A. S., 2001. The Role of Invertebrates on Leaf Litter Decomposition in Streams – a Review of Organic Matter. *International Review of Hydrobiology* 86: 383–394.
- Graça, M. A. S., F. Bärlocher, & M. O. Gessner, 2005. *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer.
- Graça, M. A. S., & C. Cressa, 2010. Leaf Quality of Some Tropical and Temperate Tree Species as Food Resource for Stream Shredders. *International Review of Hydrobiology* 95: 27–41.
- Graça, M. A. S., L. Maltby, & P. Calow, 1993. Importance of Fungi in the Diet of *Gammarus-Pulex* and *Asellus aquaticus* .1. Feeding Strategies. *Oecologia* 93: 139–144.
- Graça, M. A. S., J. Pozo, C. Canhoto, & A. Elozegi, 2002. Effects of Eucalyptus plantations on detritus, decomposers, and detritivores in streams. *TheScientificWorldJournal* 2: 1173–1185.
- Graça, M. A. S., & M. Zimmer, 2005. Leaf toughness In Graça, M. A. S., F. Barlocher, & M. O. Gessner (eds), *Methods to Study Litter Decomposition: A Pratical Guide*. Springer, Dordrecht: 121–125.
- Greenwood, J. L., A. D. Rosemond, J. B. Wallace, W. F. Cross, & H. S. Weyers, 2007. Nutrients stimulate leaf breakdown rates and detritivore biomass: bottom-up effects via heterotrophic pathways. *Oecologia* 151: 637–649.
- Grubbs, S. a., R. E. Jacobsen, & K. W. Cummins, 1995. Colonization by Chironomidae (Insecta, Diptera) on three distinct leaf substrates in an Appalachian mountain stream. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 31: 105–118.
- Haapala, A., T. Muotka, & A. Markkola, 2001. Breakdown and macroinvertebrate and fungal colonization of alder, birch, and willow leaves in a boreal forest stream. *Journal of the North American Benthological Society* 20: 395–407.
- Halvorson, H. M., C. Fuller, S. A. Entekin, & M. A. Evans-White, 2015. Dietary influences on production, stoichiometry and decomposition of particulate wastes from shredders. *Freshwater Biology* 60: 466–478.
- Hamada, N., J. L. Nessimian, & R. B. Querino, 2014. Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia. Editora INPA, Manaus.
- Hättenschwiler, S., B. Aeschlimann, M.-M. Coûteaux, J. Roy, & D. Bonal, 2008. High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community. *New Phytologist* 179: 165–175.

- Hepp, L. U., R. Delanora, & A. Trevisan, 2009. Compostos secundários durante a decomposição foliar de espécies arbóreas em um riacho do sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 23: 407–413.
- Irons, J. G., M. W. Oswood, R. J. Stout, & C. M. Pringle, 1994. Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important?. *Freshwater Biology* 32: 401–411.
- Iwai, N., R. G. Pearson, & R. a. Alford, 2009. Shredder-tadpole facilitation of leaf litter decomposition in a tropical stream. *Freshwater Biology* 54: 2573–2580.
- Jonsson, M., & B. Malmqvist, 2003. Mechanisms behind positive diversity effects on ecosystem functioning: testing the facilitation and interference hypotheses. *Oecologia* 134: 554–559.
- Kobayashi, S., & T. Kagaya, 2004. Litter patch types determine macroinvertebrate assemblages in pools of a Japanese headwater stream. *Journal of the North American Benthological Society* 23: 78–89.
- Kobayashi, S., & T. Kagaya, 2005. Hot spots of leaf breakdown within a headwater stream reach: comparing breakdown rates among litter patch types with different macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology* 50: 921–929.
- Lecerf, A., & J. S. Richardson, 2010. Litter decomposition can detect effects of high and moderate levels of forest disturbance on stream condition. *Forest Ecology and Management Elsevier B.V.* 259: 2433–2443.
- Li, A. O. Y., L. C. Y. Ng, & D. Dudgeon, 2008. Effects of leaf toughness and nitrogen content on litter breakdown and macroinvertebrates in a tropical stream. *Aquatic Sciences* 71: 80–93.
- Ligeiro, R., A. S. Melo, & M. Callisto, 2010a. Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. *Freshwater Biology* 55: 424–435.
- Ligeiro, R., M. S. Moretti, J. F. Gonçalves, & M. Callisto, 2010b. What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality litter inputs: exposure time or leaf species?. *Hydrobiologia* 654: 125–136.
- Lisboa, L. K., A. L. L. Silva, A. E. Siegloch, J. F. J. Gonçalves, & M. M. Petrucio, 2015. Temporal dynamics of allochthonous coarse particulate organic matter in a subtropical Atlantic rainforest Brazilian stream. *Marine and Freshwater Research* .
- Magana, A. M., M. Dobson, & J. M. Mathooko, 2012. Modifying surber sampling technique increases capture of freshwater crabs in african upland streams. *Inland Waters* 2: 11–15.
- Marques, J. F., F. Mendes, W. P. J. Kiffer, C. G. Casotti, L. C. Costa, J. V Rangel, & M. S. Moretti, 2012. Decomposition of leaves of *Myrcia lineata* (O. Berg) Nied. in reaches with different levels of riparian canopy cover of an Atlantic Forest stream in southeast Brazil. *Natureza on line* 10: 200–207.

- Masese, F. O., N. Kitaka, J. Kipkemboi, G. M. Gettel, K. Irvine, & M. E. McClain, 2014. Litter processing and shredder distribution as indicators of riparian and catchment influences on ecological health of tropical streams. *Ecological Indicators* Elsevier Ltd 46: 23–37.
- Mathuriau, C., & E. Chauvet, 2002. Breakdown of Leaf Litter in a Neotropical Stream. *Journal of the North American Benthological Society* 21: 384.
- McCabe, D. J., & N. J. Gotelli, 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia* 124: 270–279.
- Moliner, J., & J. Pozo, 2004. Impact of a eucalyptus (*Eucalyptus globulus* Labill.) plantation on the nutrient content and dynamics of coarse particulate organic matter (CPOM) in a small stream. *Hydrobiologia* 528: 143–165.
- Moretti, M., J. Gonçalvesjr, & M. Callisto, 2007a. Leaf breakdown in two tropical streams: Differences between single and mixed species packs. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 37: 250–258.
- Moretti, M. S., J. F. Gonçalves, R. Ligeiro, & M. Callisto, 2007b. Invertebrates Colonization on Native Tree Leaves in a Neotropical Stream (Brazil). *International Review of Hydrobiology* 92: 199–210.
- Motomori, K., H. Mitsuhashi, & S. Nakano, 2001. Influence of leaf litter quality on the colonization and consumption of stream invertebrate shredders. *Ecological Research* 16: 173–182.
- Mugnai, R., J. L. Nessimian, & D. F. Baptista, 2010. Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro. Technical Books, Rio de Janeiro.
- Nijhout, H. F., 1981. Physiological control of molting in insects. *Integrative and Comparative Biology* 21: 631–640.
- Olifiers, M. H., L. F. M. Dorvillé, J. L. Nessimian, & N. Hamada, 2004. A key to Brazilian genera of Plecoptera (Insecta) based on nymphs. *Zootaxa* 651: 1–15.
- Ostrofsky, M. L., 1997. Relationship between chemical characteristics of autumn-shed leaves and aquatic processing rates. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 750–759.
- Ratnarajah, L., & L. a. Barmuta, 2009. The effects of leaf toughness on feeding preference by two Tasmanian shredders. *Hydrobiologia* 636: 173–178.
- Rincón, J., & I. Martínez, 2006. Food quality and feeding preferences of *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae). *Journal of the North American Benthological Society* 25: 209–215.
- Rosemond, A. D., C. M. Pringle, A. Ramírez, M. J. Paul, & J. L. Meyer, 2002. Landscape variation in phosphorus concentration and effects on detritus-based tropical streams. *Limnology and Oceanography* 47: 278–289.

- Sanseverino, A. M., & J. L. Nessimian, 2008. Larvas de Chironomidae (Diptera) em depósitos de folhiço submerso em um riacho de primeira ordem da Mata Atlântica (Rio de Janeiro , Brasil). *Revista Brasileira de Entomologia* 52: 95–104.
- Segura, M. O., F. Valente-Neto, & A. A. Fonseca-Gessner, 2011. Chave de famílias de Coleoptera aquáticos (Insecta) do Estado de São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 11: 393–412.
- Shimano, Y., F. F. Salles, L. R. R. Faria, H. S. R. Cabette, & D. S. Nogueira, 2012. Distribuição espacial das guildas tróficas e estruturação da comunidade de Ephemeroptera (Insecta) em córregos do Cerrado de Mato Grosso, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia* 102: 187–196.
- Stout, R. J., 1989. Effects of condensed tannins on leaf processing in mid-latitude and tropical streams : A theoretical approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 1097–1106.
- Tonin, A. M., L. U. Hepp, R. M. Restello, & J. F. F. Gonçalves, 2014. Understanding of colonization and breakdown of leaves by invertebrates in a tropical stream is enhanced by using biomass as well as count data. *Hydrobiologia* 740: 79–88.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell, & C. E. Cushing, 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130–137.
- Wallace, J. B., & J. R. Webster, 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual review of entomology* 41: 115–139.
- Wantzen, K. M., & R. Wagner, 2006. Detritus processing by invertebrate shredders : a neotropical–temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 216–232.
- Webster, J. R., & E. F. Benfield, 1986. Vascular Plant Breakdown in Freshwater Ecosystems. *Annual Review Of Ecology And Systematics* 17: 567–594.
- Yule, C. M., M. Y. Leong, K. C. Liew, L. Ratnarajah, K. Schmidt, H. M. Wong, R. G. Pearson, & L. Boyero, 2009. Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. *Journal of the North American Benthological Society* 28: 404–415.
- Zar, J. H., 2010. *Biostatistical Analysis*. Pearson Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ.

Anexo 1. Taxas de decomposição (k), desvio padrão (DP), coeficientes de correlação exponencial (R^2) e razão entre as taxas de decomposição (kc/kf) dos detritos utilizados incubados em sacos de malhas grossa e fina no riacho Banana.

Espécies	Malha	$-k$ (dia ⁻¹)	DP	R^2	kc/kf
<i>Hoffmannia dusenii</i>	Grossa	0,0323	0,007	0,73	2,06
	Fina	0,0157	0,006	0,89	
<i>Miconia chartacea</i>	Grossa	0,0171	0,004	0,85	2,55
	Fina	0,0067	0,001	0,67	
<i>Eucalyptus globulus</i>	Grossa	0,0090	0,002	0,90	2,09
	Fina	0,0043	0,001	0,79	
<i>Myrcia lineata</i>	Grossa	0,0021	0,001	0,91	1,17
	Fina	0,0018	0,000	0,79	
<i>Styrax pohlii</i>	Grossa	0,0033	0,001	0,92	1,32
	Fina	0,0025	0,001	0,88	

Anexo 2. Abundância relativa (%) dos táxons de invertebrados associados aos detritos das espécies estudadas incubados no riacho Banana, Santa Leopoldina (ES). GTF = grupo trófico funcional, “Hd” = *Hoffmannia dusenii*, “Mc” = *Miconia chartacea*, “Eg” = *Eucalyptus globulus*, “Ml” = *Myrcia lineata* e “Sp” = *Styrax pohlii*. “Col-Gat” = coletor catador, “Col-fil” = coletor filtrador, “Pred” = predador, “Rasp” = raspador e “Frag” = fragmentador. (-) = ausência. Obs: *Macrobrachium potiuna* e *Trichodactilus fluviatilis* não foram utilizados nas análises de GTF.

TAXA	GTF	Hd	Mc	Eg	Ml	Sp
EPHEMEROPTERA						
Baetidae	Col-cat/Rasp	3,5	3,4	3,9	3,6	7,1
Leptohyphidae	Col-cat/Rasp	1,0	1,3	1,9	3,1	2,7
Leptophlebiidae						
<i>Ulmeritoides</i>	Frag	0,1	0,3	0,2	0,1	0,1
ODONATA						
Calopterygidae	Pred	0,1	0,3	0,2	0,1	0,1
Libellulidae	Pred	0,3	0,1	-	0,3	0,4
Megapodagrionidae	Pred	0,2	0,5	0,1	0,1	0,3
PLECOPTERA						
Gripopterygidae						
<i>Gripopteryx</i>	Frag	0,1	-	-	-	-
<i>Paragripopteryx</i>	Frag	0,2	0,3	0,1	0,1	0,1
<i>Tupiperla</i>	Frag	0,1	0,3	0,1	0,4	0,2
HETEROPTERA						
Belostomatidae	Pred	-	0,1	-	-	-
COLEOPTERA						
Elmidae						
<i>Heterelmis</i> (Adulto)	Col-cat/Rasp	-	-	-	-	0,1
<i>Heterelmis</i> (Larva)	Col-cat	0,1	0,3	0,3	0,1	0,4
<i>Hexanchorus</i> (Larva)	Col-cat	0,2	0,4	0,1	0,2	0,7
<i>Xenelmis</i> (Larva)	Col-cat	-	-	0,1	-	-
TRICHOPTERA						
Calamoceratidae						
<i>Phylloicus</i>	Frag	0,1	0,1	0,2	-	0,1
Helichopsychidae						
<i>Helichopsyche</i>	Rasp	0,1	-	0,3	0,2	-
Hydropsychidae						
<i>Leptonema</i>	Col/fil	0,6	0,2	0,4	0,1	0,3
Hydroptilidae	Col-cat/Col-fil	0,4	0,3	0,5	0,3	0,7
Leptoceridae						
<i>Nectopsyche</i>	Col-cat	0,2	0,4	0,2	0,3	0,7
<i>Notalina</i>	Frag	0,3	0,3	0,2	0,3	0,2
<i>Oecetis</i>	Col-cat	-	-	-	0,3	0,2
<i>Triplectides</i>	Frag	4,6	2,8	1,5	0,4	0,5
Odontoceridae						
<i>Marilia</i>	Pred	-	0,5	0,1	0,4	0,5
Philopotamidae	Col/fil	-	0,1	-	-	-

Polycentropodidae	Col-fil/Pred	0,1	-	0,1	0,1	0,2
LEPIDOPTERA	Rasp	-	-	-	-	0,1
DIPTERA						
Ceratopogonidae	Col-cat/Pred	0,1	-	0,1	0,1	0,2
Chironomidae						
Chironominae	Col-cat/Col-fil	45,5	53,1	40,0	52,7	52,9
Orthocladiinae	Col-cat/Col-fil	35,0	24,1	40,0	29,4	22,5
Tanypoidinae	Pred	6,7	8,6	9,5	6,9	7,1
<i>Stenochironomus</i>	Frag	0,1	-	-	-	-
Empididae	Pred	0,1	0,2	-	0,2	0,5
Muscidae	Pred	0,1	-	-	-	-
Tipulidae	Pred	0,2	-	0,1	0,1	-
ACARI						
HYDRACARINA	Pred	-	1,0	-	0,1	0,4
DECAPODA						
Palaemonidae						
<i>Macrobrachium potiuna</i>	Pred/Frag?	0,1	-	0,1	-	-
Trichodactylidae						
<i>Trichodactylus fluviatilis</i>	Pred/Frag?	-	-	-	-	0,1
BIVALVIA	Col-fil	-	-	-	0,1	-
COPEPODA	Col-fil	0,5	1,1	0,1	0,3	0,8
HYRUDINEA	Pred					0,1
Riqueza		29	25	26	28	30
Abundância		1879	1489	1321	1569	1056

CONCLUSÃO GERAL

Os resultados apresentados nessa Tese demonstraram que todas as relações das variáveis corporais foram bons preditores da biomassa, porém nenhuma das variáveis dos abrigos das larvas apresentou boas relações e não devem ser utilizadas para estimar a biomassa desses organismos. O comprimento da tibia demonstrou ser a variável mais adequada para estimar a biomassa das larvas devido a maior facilidade e agilidade na manipulação dos indivíduos e podem facilmente ser utilizadas para avaliar, por exemplo, as taxas de crescimento e de consumo ou produção de matéria orgânica particulada da população estudada.

As larvas de *Triplectides* sp., assim como a maioria dos invertebrados fragmentadores tanto de regiões tropicais como temperadas, preferem detritos de melhor qualidade, principalmente com menores durezas, produzindo maiores taxas de MOPF, aceleradas taxas de crescimento e maiores taxas de sobrevivência. Apesar dos detritos foliares de *Eucalyptus globulus* não afetarem a composição taxonômica das assembleias de invertebrados associados aos detritos em decomposição, afetaram a estrutura trófica. Entretanto os maiores efeitos causados por esses detritos são sobre os invertebrados fragmentadores que se alimentam diretamente dessa matéria orgânica, afetando as taxas de crescimento e a sobrevivência das larvas da população estudada.

A qualidade dos detritos vegetais influencia a estrutura trófica das assembleias de invertebrados associados aos detritos foliares, mas não afeta a composição taxonômica das assembleias, apesar da variação tanto dos componentes estruturais quanto dos componentes químicos. Estes resultados corroboram a maioria dos experimentos realizados em riachos tropicais e demonstram que a dureza foliar é a característica mais importante na estruturação das assembleias em riachos tropicais de Mata Atlântica, pois inibe a colonização dos detritos por organismos fragmentadores, provavelmente pela dificuldade para processar detritos duros.

Foram apresentados novas informações para a melhor compreensão do comportamento alimentar dos invertebrados fragmentadores de riachos da Mata Atlântica, além de contribuir com novos *insights* sobre fatores que afetam a atividade e a distribuição destes organismos na região tropical. Ao mesmo tempo, foi demonstrado que a estratégia alimentar dos fragmentadores é baseada na

qualidade dos detritos foliares. Estes resultados incrementam as bases teóricas da importância da preservação das vegetações ripárias e reforçam a necessidade da manutenção da qualidade dos corpos d'água de pequena ordem na Mata Atlântica, fornecendo subsídios para o manejo e a conservação desses ambientes que sofrem intensamente com as atividades humanas.

REFERÊNCIAS

ABELHO, M. From litterfall to breakdown in streams: a review. **The Scientific World Journal**, v. 1, p. 656–680, 17 nov. 2001.

ARDÓN, M.; PRINGLE, C. M. Do secondary compounds inhibit microbial- and insect-mediated leaf breakdown in a tropical rainforest stream, Costa Rica? **Oecologia**, v. 155, n. 2, p. 311–323, mar. 2008.

ARDÓN, M.; STALLCUP, L. A.; PRINGLE, C. M. Does leaf quality mediate the stimulation of leaf breakdown by phosphorus in Neotropical streams? **Freshwater Biology**, v. 51, n. 4, p. 618–633, abr. 2006.

BAÑUELOS, R.; LARRAÑAGA, S.; ELOSEGI, A.; POZO, J. Effects of eucalyptus plantations on CPOM dynamics in headwater streams: a manipulative approach. **Archiv für Hydrobiologie**, v. 159, n. 2, p. 211–228, 2004.

BOYERO, L.; BARMUTA, L. A.; RATNARAJAH, L.; SCHMIDT, K.; PEARSON, R. G. Effects of exotic riparian vegetation on leaf breakdown by shredders: a tropical–temperate comparison. **Freshwater Science**, v. 31, n. 2, p. 296–303, jun. 2012.

BOYERO, L.; PEARSON, R. G.; GESSNER, M. O.; DUDGEON, D.; RAMÍREZ, A.; YULE, C. M.; CALLISTO, M.; PRINGLE, C. M.; ENCALADA, A. C.; ARUNACHALAM, M.; MATHOOKO, J.; HELSON, J. E.; RINCÓN, J.; CORNEJO, A.; FLECKER, A. S.; MATHURIAU, C.; ERIMBA, C. M.; GONÇALVES, J. F. J.; MORETTI, M.; JINGGUT, T. Leaf-litter breakdown in tropical streams: is variability the norm? **Freshwater Science**, v. 34, n. 2, 2015.

BUSS, D. F.; BAPTISTA, D. F.; NESSIMIAN, J. L.; EGLER, M. Substrate specificity, environmental degradation and disturbance structuring macroinvertebrate assemblages in neotropical streams. **Hydrobiologia**, v. 518, n. 1-3, p. 179–188, maio 2004.

CAMARGOS, L. M. DE; PES, A. M. O. The grass is always greener on the other side: *Triplectides Kolenati*, 1859 (Leptoceridae) and *Marilia Müller*, 1880 (Odontoceridae) occupying cases of other Trichoptera species. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 23, n. 4, p. 353–356, dez. 2011.

CASOTTI, C. G.; KIFFER, W. P. J.; MORETTI, M. S. Leaf traits induce the feeding preference of a shredder of the genus *Triplectides Kolenati*, 1859 (Trichoptera) in an Atlantic Forest stream, Brazil: a test with native and exotic leaves. **Aquatic Insects**, p. 1–10, 2015.

CHESHIRE, K.; BOYERO, L.; PEARSON, R. G. Food webs in tropical Australian streams: shredders are not scarce. **Freshwater Biology**, v. 50, n. 5, p. 748–769, maio 2005.

COLEY, P. D.; AIDE, T. M. Comparisons of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In: PRICE, P. W.; LEWINSOHN, T. M.; FERNANDEZ, G. W.; BENSON, W. W. (Eds.). . **Plant–animal interactions:**

evolutionary ecology in tropical and temperate regions. 1. ed. Chichester: Wiley-Interscience, 1991. p. 25–49.

CRENSHAW, C. L.; VALETT, H. M. Effects of coarse particulate organic matter on fungal biomass and invertebrate density in the subsurface of a headwater stream. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 21, n. 1, p. 28–42, 2002.

CUFFNEY, T. F.; WALLACE, B. J.; LUGTHART, J. G. Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. **Freshwater Biology**, v. 23, p. 281–299, 1990.

CUMMINS, K. W.; KLUG, M. J. Feeding ecology of stream invertebrates. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 10, n. 1, p. 147–172, nov. 1979.

DRIEBE, E. M.; WHITHAM, T. G. Cottonwood hybridization affects tannin and nitrogen content of leaf litter and alters decomposition. **Oecologia**, v. 123, n. 1, p. 99–107, 2000.

FERREIRA, V.; ENCALADA, A. C.; GRAÇA, M. A. S. Effects of litter diversity on decomposition and biological colonization of submerged litter in temperate and tropical streams. **Freshwater Science**, v. 31, n. 3, p. 945–962, set. 2012.

FISHER, S. G.; LIKENS, G. E. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: An integrative approach to stream ecosystem metabolism. **Ecological Monographs**, v. 43, n. 4, p. 421–439, 1973.

GESSNER, M. O.; CHAUVET, E. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. **Ecology**, v. 75, n. 6, p. 1807–1817, 1994.

GONÇALVES, J. F.; GRAÇA, M. A. S.; CALLISTO, M. Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. **Freshwater Biology**, v. 52, n. 8, p. 1440–1451, ago. 2007a.

GONÇALVES, J. F. J.; FRANÇA, J. S.; CALLISTO, M. Dynamics of allochthonous organic matter in a tropical Brazilian headstream. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 49, n. 6, p. 967–973, nov. 2006.

GONÇALVES, J. F. J.; GRAÇA, M. A. S.; CALLISTO, M. Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. **Freshwater Biology**, v. 52, p. 1440–1451, 2007b.

GRAÇA, M. A. S.; FERREIRA, V.; CANHOTO, C.; ENCALADA, A. C.; GUERRERO-BOLAÑO, F.; WANTZEN, K. M.; BOYERO, L. A conceptual model of litter breakdown in low order streams. **International Review of Hydrobiology**, v. 100, p. 1–12, 2015.

GRAÇA, M. A. S. The Role of Invertebrates on Leaf Litter Decomposition in Streams – a Review of Organic Matter. **International Review of Hydrobiology**, v. 86, n. 4-5, p. 383–394, 2001.

GRAÇA, M. A. S.; BÄRLOCHER, F.; GESSNER, M. O. **Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide**. [s.l.] Springer, 2005.

HALVORSON, H. M.; FULLER, C.; ENTREKIN, S. A.; EVANS-WHITE, M. A. Dietary influences on production, stoichiometry and decomposition of particulate wastes from shredders. **Freshwater Biology**, v. 60, p. 466–478, 2015.

JONSSON, M.; MALMQVIST, B. Mechanisms behind positive diversity effects on ecosystem functioning: testing the facilitation and interference hypotheses. **Oecologia**, v. 134, n. 4, p. 554–9, mar. 2003.

KOBAYASHI, S.; KAGAYA, T. Litter patch types determine macroinvertebrate assemblages in pools of a Japanese headwater stream. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 23, n. 1, p. 78–89, 2004.

KOBAYASHI, S.; KAGAYA, T. Hot spots of leaf breakdown within a headwater stream reach: comparing breakdown rates among litter patch types with different macroinvertebrate assemblages. **Freshwater Biology**, v. 50, n. 6, p. 921–929, jun. 2005.

LI, A. O. Y.; DUDGEON, D. Shredders: species richness, abundance, and role in litter breakdown in tropical Hong Kong streams. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 28, n. 1, p. 167–180, mar. 2009.

LIGEIRO, R.; MORETTI, M. S.; GONÇALVES, J. F.; CALLISTO, M. What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality litter inputs: exposure time or leaf species? **Hydrobiologia**, v. 654, n. 1, p. 125–136, 21 jul. 2010.

MCKIE, B. G.; WOODWARD, G.; HLADYZ, S.; NISTORESCU, M.; PREDA, E.; POPESCU, C.; GILLER, S.; MALMQVIST, B. Ecosystem functioning in stream assemblages from different regions: contrasting responses to variation in detritivore richness, evenness and density. **Journal of Animal Ecology**, v. 77, n. 3, p. 495–504, 2008.

MELILLO, J. M.; ABER, J. D.; MURATORE, J. F. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. **Ecology**, v. 63, n. 3, p. 621–626, 1982.

MELILLO, J. M.; NAIMAN, R. J.; ABER, J. D.; ESHLEMAN, K. N. The influence of substrate quality and stream size on wood decomposition dynamics. **Oecologia**, v. 58, n. 3, p. 281–285, 1983.

MENDES, F. DA S. **Estrutura das assembleias de invertebrados aquáticos associados a acúmulos de folhas em remansos e corredeiras de riachos de Mata Atlântica**. [s.l.] Universidade Vila Velha, 2013.

OLIVEIRA, A. L. H. DE; NESSIMIAN, J. L. Spatial distribution and functional feeding groups of aquatic insect communities in Serra da Bocaina streams, southeastern Brazil. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 22, n. 4, p. 424–441, 2010.

OSTROFSKY, M. L. Relationship between chemical characteristics of autumn-shed leaves and aquatic processing rates. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 16, n. 4, p. 750–759, 1997.

RATNARAJAH, L.; BARMUTA, L. A. The effects of leaf toughness on feeding preference by two Tasmanian shredders. **Hydrobiologia**, v. 636, n. 1, p. 173–178, 9 out. 2009.

RINCÓN, J.; MARTÍNEZ, I. Food quality and feeding preferences of *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae). **Journal of the North American Benthological Society**, v. 25, n. 1, p. 209–215, mar. 2006.

SINCLAIR, T. R.; VADEZ, V. Physiological traits for crop yield improvement in low N and P environments. **Plant and Soil**, v. 245, n. 1, p. 1–15, 2002.

SINSABAUGH, R. L.; LINKINS, A. E.; BENFIELD, E. F. Cellulose digestion and assimilation by three leaf-shredding aquatic insects. **Ecology**, v. 66, n. 5, p. 1464–1471, 1985.

TONIN, A. M.; HEPP, L. U.; RESTELLO, R. M.; GONÇALVES, J. F. F. Understanding of colonization and breakdown of leaves by invertebrates in a tropical stream is enhanced by using biomass as well as count data. **Hydrobiologia**, v. 740, p. 79–88, 2014.

VANNOTE, R. L.; MINSHALL, G. W.; CUMMINS, K. W.; SEDELL, J. R.; CUSHING, C. E. The River Continuum Concept. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 37, n. 1, p. 130–137, 1980.

WALLACE, J. B.; WEBSTER, J. R. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. **Annual review of entomology**, v. 41, p. 115–139, 1996.

WILLIAMS, D. D.; TAVARES, A. F.; BRYANT, E. Respiratory device or camouflage? - A case for the caddisfly. **Oikos**, v. 50, n. 1, p. 42–52, 1987.