

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO**

Escola de Engenharia de São Carlos

**Produção secundária de  
macroinvertebrados aquáticos e  
fluxos de energia em cadeias tróficas  
de riachos do Cerrado brasileiro**

**José Leonardo da Silva Mello**  
**Orientador: Prof. Assoc. Juliano José Corbi**

**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO**  
**ESCOLA DE ENGENHARIA DE SÃO CARLOS**  
**DEPARTAMENTO DE HIDRÁULICA E SANEAMENTO**  
**PÓS-GRADUAÇÃO EM ENGENHARIA HIDRÁULICA E SANEAMENTO**

**JOSÉ LEONARDO DA SILVA MELLO**

**Produção secundária de macroinvertebrados aquáticos e fluxos de energia em  
cadeias tróficas de riachos do Cerrado brasileiro**

**VERSÃO CORRIGIDA**

**São Carlos**

**2019**



**JOSÉ LEONARDO DA SILVA MELLO**

**Produção secundária de macroinvertebrados aquáticos e fluxos de energia em  
cadeias tróficas de riachos do Cerrado brasileiro**

Tese apresentada à Escola de Engenharia de São Carlos, da Universidade de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências: Engenharia Hidráulica e Saneamento.

Orientador: Prof. Assoc. Juliano José Corbi

VERSÃO CORRIGIDA

São Carlos

2019

AUTORIZO A REPRODUÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTA TRABALHO,  
POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS  
DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Prof. Dr. Sérgio Rodrigues Fontes da  
EESC/USP com os dados inseridos pelo(a) autor(a).

M527p Mello, José Leonardo da Silva  
Produção secundária de macroinvertebrados aquáticos  
e fluxos de energia em cadeias tróficas de riachos do  
Cerrado brasileiro / José Leonardo da Silva Mello;  
orientador Juliano José Corbi. São Carlos, 2019.

Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em  
Engenharia Hidráulica e Saneamento e Área de  
Concentração em Hidráulica e Saneamento -- Escola de  
Engenharia de São Carlos da Universidade de São Paulo,  
2019.

1. Produção secundária. 2. Riachos tropicais. 3.  
Grupos funcionais de alimentação. 4. Matéria orgânica.  
5. Recursos alimentares. I. Título.

Eduardo Graziosi Silva - CRB - 8/8907

## FOLHA DE JULGAMENTO

Candidato: Bacharel **JOSÉ LEONARDO DA SILVA MELLO**.

Título da tese: "Produção secundária de macroinvertebrados aquáticos e fluxos de energia em cadeias tróficas de riachos do cerrado brasileiro".

Data da defesa: 07/06/2019.

### Comissão Julgadora:

### Resultado:

Prof. Associado **Juliano Jose Corbi**  
**(Orientador)**  
(Escola de Engenharia de São Carlos/EESC)

APROVADO

Prof. Dr. **Davi Gasparini Fernandes Cunha**  
(Escola de Engenharia de São Carlos/EESC)

APROVADO

Prof. Dr. **Pitágoras da Conceição Bispo**  
(Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho"/UNESP - Assis)

APROVADO

Prof. Dr. **Fabio de Oliveira Roque**  
(Universidade Federal de Mato Grosso do Sul/UFMS)

APROVADO

Profa. Dra. **Maria da Graça Gama Melão**  
(Universidade Federal de São Carlos/UFSCar)

APROVADO

Coordenador do Programa de Pós-Graduação em Engenharia Hidráulica e Saneamento:

Prof. Dr. **Eduardo Mario Mendlondo**

Presidente da Comissão de Pós-Graduação:

Prof. Titular **Murilo Araujo Romero**



Dedico essa tese aos meus avós, Pedro (*in memoriam*) e Rosa como forma de gratidão por todo carinho, educação e amor incondicional.





## AGRADECIMENTOS

Os sentimentos mais importantes são os mais difíceis de expressar. Raramente conseguimos verbaliza-los e fazer justiça a tudo que eles realmente representam, pois as palavras os diminuem. Nesse momento, gostaria de expressar minha gratidão a todos que fizeram parte da realização dessa tese. Mesmo que as palavras não façam jus à importância de cada um, gostaria que soubessem que a realização dessa tese não seria possível sem vocês.

À toda minha família, principalmente, aos meus avós Pedro (*in memoriam*) e Rosa, ao meu pai Leo e minha irmã Ana, por todo amor, carinho, apoio, paciência e incentivo ao longo da minha vida.

Ao Professor Juliano José Corbi por toda confiança e atenção dedicados ao longo desses anos de pós-graduação. Por todo incentivo, preocupação e compreensão nos momentos de dificuldades e incertezas.

Ao irmão que a vida acadêmica me trouxe, Daniel Peroni Abrahão, pela mais sincera amizade que eu poderia ter. Pela paciência, boas conversas, risadas e pelas inúmeras demonstrações de humanidade e humildade.

Ao Professor Davi Gasparini Fernandes Cunha pela confiança ao fazer o convite inicial para colaborar em suas pesquisas por meio da realização dessa tese, bem como por todo incentivo e apoio durante a realização do presente trabalho.

Aos Professores Walter Dodds e Matt Whiles por compartilharem suas experiências e orientações de forma imprescindível, não só para o desenvolvimento dessa tese, como também para minha formação como pesquisador.

Às queridas amigas Kamila Jessie e Lidia Moura pelas boas conversas, por estarem presentes nos momentos de alegrias e dificuldades, e pelas inúmeras demonstrações de delicadeza e gentileza.

Aos estimados amigos que conheci ao longo dos últimos anos na cidade de São Carlos, Bruno, Filipe (Fifo), Gustavo (Gus), Luis Felipe (Tio), Jonas (Joe), Heitor, Gabriel (Xexa), Gustavo (Mella), Guilherme e Matheus (Mene), sem os quais esse período não teria sido tão divertido e cheio de boas histórias para contar.

Aos saudosos amigos que a pós-graduação trouxe, Guilherme (Monstro), Paulo (Pauleta), Felipe (Seu Jorge), Matheus (Teta), Samuel (Chamego), Rodrigo (Dico), Rodrigo (Bobo), Sérgio (Goiaba), Elias (Mauro), Tiago (Cebola) e Willame (Quixeramobim).

Aos técnicos de laboratório, Fernando Nascimento e Waldomiro Antonio Filho, pelo auxílio com as análises laboratoriais e atividades de campo, respectivamente.

A todos os funcionários do Departamento de Hidráulica e Saneamento pelas importantíssimas contribuições em minha formação acadêmica e profissional.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão de bolsa de doutorado e pelo auxílio financeiro (Processo 142083/2015-1).

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo auxílio financeiro (Processo 88881.068045/2014-01).

*“Assaz o senhor sabe: a gente quer passar um rio a nado, e passa, mas vai dar na outra banda é num ponto muito mais embaixo, bem diverso do em que primeiro se pensou. (...) Digo: o real não está na saída nem na chegada: ele se dispõe para a gente é no meio da travessia.”*

João Guimarães Rosa em “Grande Sertão: Veredas”



## RESUMO

MELLO, J.L.S. **Produção secundária de macroinvertebrados aquáticos e fluxos de energia em cadeias tróficas de riachos do Cerrado brasileiro.** 2019. 90 f. Tese (Doutorado) – Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo, São Carlos, 2019.

A estrutura das comunidades aquáticas e as cadeias tróficas em ambientes lóticos são determinadas pelos atributos físicos dos cursos de água, bem como pelas características do bioma onde esses ambientes estão localizados. Enquanto estudos das ligações entre os aspectos físicos dos cursos de água e as cadeias tróficas são comuns em muitas regiões, pouco se sabe a respeito dessas relações para grandes áreas do planeta, incluindo o Cerrado brasileiro, que abrange aproximadamente 208 milhões de hectares. Aqui, o objetivo foi quantificar a produção secundária de macroinvertebrados aquáticos e os fluxos de energia em riachos de Cerrado brasileiro, examinando os fatores que os influenciam. Macroinvertebrados aquáticos foram coletados entre os meses de outubro de 2015 e setembro de 2016 e sua produção foi estimada juntamente da dinâmica dos recursos alimentares disponíveis, em três riachos preservados do Cerrado brasileiro, adicionalmente foram construídos diagramas de cadeias tróficas de fluxo visando descrever os padrões de fluxos de energia nos riachos estudados. A produção secundária total variou de 11,0 a 13,5 g AFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup> e entre os grupos funcionais de alimentação, os indivíduos fragmentadores e predadores foram os maiores contribuidores, variando de 21-39% e 20-49% da produção total, respectivamente. As vias provenientes de detritos foram dominantes nos fluxos de energia nos riachos estudados. Os fragmentadores apresentaram as maiores taxas de consumo de recursos entre os grupos funcionais de alimentação, porém ingerindo apenas 3,4-8,1% dos recursos alimentares disponíveis, sugerindo que sua produção nesses sistemas não é limitada pela disponibilidade de recursos. O presente estudo é o primeiro relato de estimativas de produção secundária e fluxos de energia em cursos de água do bioma Cerrado brasileiro. O monitoramento dessas importantes funções ecossistêmicas auxilia o entendimento dos fatores que governam os cursos de água nesse bioma. Avaliar esses processos em outros riachos da região, particularmente em mais riachos preservados, poderá auxiliar a determinação de condições de referência em cursos de água desse bioma, bem como em outras regiões de savanas tropicais.

**Palavras chave:** Produção secundária; Riachos tropicais; Grupos funcionais de alimentação, Matéria orgânica, Recursos alimentares.



## ABSTRACT

MELLO, J.L.S. **Secondary production of aquatic macroinvertebrates and energy flows in food webs of Brazilian savanna streams.** 2019. 90 p. Thesis (Doctorate) – São Carlos School of Engineering, University of São Paulo, São Carlos, 2019.

The community structure and aquatic food webs are determined by stream physical attributes and in part by the biome in which they are located. While studies of the linkages between stream physical attributes and food webs have taken place in many regions, there is still little known about these relationships for large areas, including the Brazilian savanna, which spans ~208 million hectares. Here, the objective was to quantify secondary production and energy flow in Brazilian savanna streams and examine factors that influence them. Aquatic macroinvertebrates were sampled and their production was estimated along with food resources dynamics from October 2015 to September 2016, in three relatively undisturbed Brazilian savanna headwater streams, additionally flow food web diagrams were used to describe energy flow patterns in the study streams. Total secondary production ranged from 11.0 to 13.5 g AFDM m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>. The shredder and predator functional groups contributed most to production, ranging from 21-39% and 20-49% of total production, respectively, and detrital pathways accounted for most energy flow in all three streams. Shredders had the greatest mean consumption rates among the collected functional feeding groups, but still only ingested 3.4 to 8.1% of available food resources, suggesting that production in these streams is not limited by resource availability. This study provides the first energy flow diagrams and estimates of secondary production for streams of the Brazilian savanna biome. The assessment of central ecosystem functions facilitates a better understanding of factors that govern watercourses in this biome. Assessing these processes in other streams in the area, particularly more pristine streams, will help to understand the reference conditions of streams in this region, and potentially elsewhere in tropical savannas.

**Key words:** Secondary production; Tropical streams; Functional feeding groups; Organic matter; Food resources.





## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Variáveis ecológicas (bióticas e abióticas) e características populacionais que influenciam ou contribuem para a produção secundária. A produção secundária (P) é o produto da taxa de crescimento (g) pela biomassa (B), a biomassa é o produto da densidade (N) pela massa individual média (M) .....	<b>30</b>
<b>Figura 2.</b> Localização e coordenadas geográficas dos riachos estudados. BR: Riacho Broa, ES: Riacho Espreado, e EM: Riacho Canchim .....	<b>41</b>
<b>Figura 3.</b> Fluxograma para a seleção do método de estimativa de produção secundária utilizado para cada táxon coletado .....	<b>47</b>
<b>Figura 4.</b> Valores diários médios ( $\pm 1$ SE) da produção primária bruta (GPP), respiração ecossistêmica (ER) e produção primária líquida (NPP) (em $\text{gO m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) nos riachos Espreado (ES), Broa (BR), Canchim (EM) <sup>a-b</sup> denotam diferenças ( $\alpha = 0.05$ ) usando o teste de Tukey para múltiplas comparações; valores com letras iguais não apresentaram diferenças estatísticas significativas .....	<b>55</b>
<b>Figura 5.</b> Valores anuais médios ( $\pm 1$ SE) dos estoques de materiais orgânicos particulados grosseiro (CPOM), fino e muito fino (FPOM + VFPOM) em ( $\text{gAFDM m}^{-2}$ ) e em suspensão ( $\text{gAFDM L}^{-1}$ ) nos riachos Espreado (ES), Broa (BR), Canchim (EM) <sup>a-b</sup> denotam diferenças ( $\alpha = 0.05$ ) usando o teste de Tukey para múltiplas comparações; valores com letras iguais não apresentaram diferenças estatísticas significativas .....	<b>55</b>
<b>Figura 6.</b> Contribuição (em %) de cada grupo funcional de alimentação coletado nos riachos do Espreado (ES), Broa (BR) e Canchim (EM), para os valores de Abundância de indivíduos, biomassa ( $\text{gAFDM m}^{-2}$ ) e produção ( $\text{gAFDM m}^{-2} \text{ano}^{-1}$ ). Coletores (CO), Fragmentadores (FR), Filtradores (FI), Raspadores (RA), e Predadores (PR) .....	<b>58</b>
<b>Figura 7.</b> Diagramas de cadeias tróficas e fluxos de energia nos riachos Espreado (ES), Broa (BR) e Canchim (EM). Setas entrando = consumo; Setas saindo = excreção; Setas pontilhadas e sem valores não foram quantificadas .....	<b>63</b>
<b>Figura 8.</b> Diagramas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ de recursos alimentares e consumidores nos riachos Espreado (ES), Broa (BR) e Canchim (EM). Material orgânico (om), algas (al), Chironomidae (CH), <i>Triplectides</i> (TR), <i>Notalina</i> (NO), <i>Barypenthus</i> (BA), <i>Neocordulia</i> (NE), e <i>Kempnyia</i> (KE) .....	<b>65</b>



## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.</b> Critérios para a classificação de macroinvertebrados aquáticos em diferentes grupos funcionais de alimentação (FFG) <sup>1</sup> .....	<b>34</b>
<b>Tabela 2.</b> Parâmetros de Grupos Funcionais de Alimentação (“FFG”) como indicadores de atributos ecossistêmicos utilizados na avaliação dos riachos estudados .....	<b>43</b>
<b>Tabela 3.</b> Exemplo da aplicação do método de frequência de tamanhos para o cálculo da produção secundária anual de indivíduos do gênero <i>Triplectides</i> spp. (Trichoptera: Leptoceridae) do riacho do Broa (BR) .....	<b>44</b>
<b>Tabela 4.</b> Exemplo da aplicação do método de crescimento instantâneo para o cálculo da produção secundária anual de indivíduos da família Chironomidae* (Diptera) do riacho do Broa (BR). *Excetuando indivíduos da subfamília Tanypodinae .....	<b>46</b>
<b>Tabela 5.</b> Valores de eficiência bruta de produção (“GPE”) e eficiência de assimilação (“AE”) utilizados para cada grupo funcional de alimentação, com suas respectivas referências .....	<b>49</b>
<b>Tabela 6.</b> Valores médios das características hidrogeomorfológicas, físicas e químicas dos riachos do Espraiado (ES), Broa (BR) e Canchim (EM) .....	<b>51</b>
<b>Tabela 7.</b> Valores sazonais médios ( $\pm 1$ SE) das características físicas e químicas dos riachos estudados, Espraiado (ES), Broa (BR), Canchim (EM). Temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), Oxigênio dissolvido ( $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ), Condutividade elétrica ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ), e pH. <sup>a-c</sup> denotam diferenças ( $\alpha = 0.05$ ) usando o teste de Tukey para múltiplas comparações; valores com letras iguais não apresentaram diferenças estatísticas significantes .....	<b>52</b>
<b>Tabela 8.</b> Valores anuais médios dos recursos alimentares disponíveis para os consumidores primários nos riachos Espraiado (ES), Broa (BR), Canchim (EM). NPP = produção primária líquida; AFDM = massa livre de cinzas; CPOM = material orgânico particulado grosseiro ( $>1$ mm); FPOM = material orgânico particulado fino (0,25 mm a 1 mm); VPFOM = material orgânico particulado muito fino (0,04 mm a 0,25 mm); SPOM = material orgânico particulado em suspensão .....	<b>54</b>
<b>Tabela 9.</b> Valores anuais médios de biomassa ( $\text{gAFDM m}^{-2}$ ), produção ( $\text{gAFDM m}^{-2} \text{ano}^{-1}$ ), e razão produção-biomassa (P:B) para cada grupo funcional de alimentação coletado nos riachos Espraiado (ES), Broa (BR), Canchim (EM). Coletores (CO), Fragmentadores (FR), Filtradores (FI), Raspadores (RA), e Predadores (PR). Valores abaixo das médias são os intervalos de confiança (90%). <sup>a-b</sup> denotam diferenças entre os riachos para os valores de biomassa; <sup>x-y</sup> denotam diferenças entre os riachos para os valores de produção; valores com letras iguais não apresentaram diferenças estatísticas significativas .....	<b>59</b>
<b>Tabela 10.</b> Métricas comunitárias e parâmetros ecossistêmicos determinados para os riachos do Espraiado (ES), Broa (BR) e Canchim (EM) .....	<b>60</b>
<b>Tabela 11.</b> Produção, consumo e excreção ( $\text{gAFDM m}^{-2} \text{ano}^{-1}$ ) pra cada grupo funcional de alimentação coletado nos riachos do Espraiado (ES), Broa (BR) e Canchim (EM). Coletores (CO), Fragmentadores (FR), Filtradores (FI), Raspadores (RA), e Predadores (PR). Recursos disponíveis para os indivíduos coletores e fragmentadores são estoques anuais médios (VPOM + FPOM e CPOM) ( $\text{gAFDM m}^{-2}$ ). Todos os outros recursos são taxas anuais médias ( $\text{gAFDM m}^{-2} \text{ano}^{-1}$ ) de material orgânico em suspensão (Filtradores), produção primária líquida (Raspadores) e produção total (Predadores) .....	<b>62</b>



## **LISTA DE ABREVIACES**

AE	Eficiência de assimilação
AFDM	Massa seca livre de cinzas
BR	Riacho Broa
CPOM	Matéria orgânica particulada grossa
EM	Riacho Canchim
ER	Respiração ecossistêmica
ES	Riacho Espreado
FFG	Grupos funcionais de alimentação
FPOM	Matéria orgânica particulada fina
GPE	Eficiência de produção bruta
GPP	Produção primária bruta
NPP	Produção primária líquida
SE	Erro padrão
VFPOM	Matéria orgânica particulada muito fina



## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO .....	25
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	27
2.1. Ecossistemas aquáticos e vegetação ripária.....	27
2.2. Produção secundária e cadeias tróficas aquáticas .....	29
2.3. Macroinvertebrados aquáticos .....	32
2.4. Isótopos estáveis .....	35
3. HIPÓTESES.....	37
4. OBJETIVOS.....	39
4.1. Objetivo Geral.....	39
4.2. Objetivos Específicos .....	39
5. MATERIAIS E MÉTODOS .....	41
5.1. Área de Estudo.....	41
5.2. Macroinvertebrados aquáticos .....	42
5.3. Produção secundária .....	43
5.4. Recursos alimentares .....	47
5.5. Cadeias tróficas .....	48
5.6. Isótopos estáveis .....	49
5.7. Análise estatística dos dados.....	50
6. RESULTADOS.....	51
6.1. Variáveis físicas, químicas e hidrogeomorfológicas dos riachos .....	51
6.2. Recursos alimentares .....	53
6.3. Produção secundária de macroinvertebrados aquáticos.....	57
6.4. Cadeias tróficas.....	60
6.5. Isótopos estáveis .....	64
7. DISCUSSÃO.....	67
8. CONCLUSÕES.....	73
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	77





## 1. INTRODUÇÃO

Rios e riachos são caracterizados por uma variedade de processos e funções de fundamental importância, tanto para o equilíbrio ambiental, como para os serviços ecossistêmicos e, conseqüentemente, para a manutenção da qualidade de vida humana. As fontes de carbono que suprem os ambientes aquáticos podem ter origem alóctone (material orgânico proveniente da vegetação ripária) ou autóctone (material orgânico sintetizado no próprio curso de água). O carbono alóctone abastece a “cadeia trófica marrom”, na qual os recursos provenientes de fontes externas ao curso de água servem de alimento para organismos heterotróficos. O carbono autóctone produzido pela atividade fotossintética supre a “cadeia trófica verde”, que é influenciada pela incidência de luz, disponibilidade de nutrientes, que por sua vez são fatores determinantes para o metabolismo aquático. O balanço entre a produção primária local (autóctone) e o carbono orgânico proveniente de fontes externas (alóctone) define não apenas a estrutura da comunidade biológica, como também os fluxos de energia das cadeias tróficas presentes nos ambientes aquáticos.

Os macroinvertebrados aquáticos representam um grupo extremamente diverso em termos funcionais e taxonômicos, frequentemente sendo utilizados em processos de monitoramento ambiental e avaliação de cursos de água. Concomitantemente, os macroinvertebrados aquáticos podem ser considerados como a base fundamental das cadeias tróficas aquáticas, desempenhando importante papel como ligação entre os recursos alimentares basais e os níveis tróficos superiores. Em paralelo, a produção secundária pode ser definida como a formação de biomassa de organismos heterotróficos ao longo do tempo e está diretamente relacionada ao balanço entre fontes autóctones e alóctones de energia. Nos cursos de água, a produção secundária de macroinvertebrados pode ser controlada pelas diferentes fontes de carbono e por fatores como a heterogeneidade espacial (diversidade de habitats), temperatura e características químicas da água. Em regiões que apresentam regimes térmicos mais estáveis, espera-se que as taxas de produção e os estoques de biomassa sejam mais elevados, independentemente da estação do ano. O presente estudo teve como principal objetivo avaliar a produção secundária de macroinvertebrados aquáticos e as cadeias tróficas presentes em cursos de água localizados no bioma Cerrado brasileiro, esperando-se que a estrutura funcional da comunidade de macroinvertebrados seja diretamente controlada pela disponibilidade das diferentes fontes de recursos presentes nos ambientes estudados. Ao elucidar fatores

relacionados ao fluxo de energia em sistemas aquáticos do Cerrado, essa pesquisa buscou contribuir com estratégias de conservação deste bioma e manutenção dos serviços ecossistêmicos por ele desempenhados.

## **2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

### **2.1. Eossistemas aquáticos e vegetação ripária**

Rios e riachos são ambientes caracterizados por uma diversidade de processos que contribuem, tanto para o equilíbrio ambiental, como para os serviços ecossistêmicos e, conseqüentemente, para a manutenção da qualidade de vida humana. Entretanto, os cursos de água são especialmente vulneráveis aos impactos ocasionados pelas atividades antrópicas, particularmente aquelas relacionadas às alterações no uso e ocupação do solo, como as promovidas pela intensificação das atividades agrícolas e expansão das áreas urbanas (GILLER et al. 2004; WALSH et al. 2005; VÖROSMARTY et al. 2010; REID et al. 2018).

Os cursos de água estão intimamente conectados à vegetação ripária presente no seu entorno. A vegetação ripária pode ser considerada como uma interface entre os ecossistemas aquáticos e terrestres (NAIMAN et al. 2005), desempenhando importantes funções para a integridade ambiental dos cursos de água. A vegetação ripária é responsável por proteger o cursos de água da entrada de nutrientes e poluentes provenientes de atividades humanas e mitigação de processos erosivos (SWEENEY et al. 2004; VERHOEVEN et al. 2006), estabilização das margens, aumento da heterogeneidade do leito fluvial, e conseqüente aumento da variedade de habitats para as comunidades biológicas (NAIMAN et al. 2005). A cobertura vegetal, por meio do sombreamento, também vem a proteger os cursos de água contra significativas flutuações de temperaturas (LIMA; ZAKIA 2001). Além disso, a vegetação ripária desempenha uma importante função ecológica como corredor para a migração e dispersão da biota terrestre, promovendo o aumento da biodiversidade em escalas de paisagem (BECKER et al. 2007; LEES; PERES 2008).

A vegetação ripária é um elemento chave para a manutenção dos serviços ecossistêmicos oriundos dos ambientes aquáticos (NAIMAN et al. 2005). A qualidade da água está diretamente relacionada à presença de vegetação ripária nas margens dos cursos de água (STEWART et al. 2001; NOVAK et al. 2002; ROBERTS et al. 2012). Apesar de sua importância para a manutenção do equilíbrio ambiental e integridade dos cursos de água, as áreas de vegetação ripária são constantemente impactadas pelo desenvolvimento de atividades antrópicas, como urbanização, agricultura e alterações no uso e ocupação do solo de bacias hidrográficas (CABEZAS et al. 2009). As alterações dos usos do solo no entorno de cursos de água podem representar uma quebra na ligação entre os sistemas

aquáticos e terrestres (SNYDER et al. 2003) e podem acarretar diversas consequências, não só para a biodiversidade aquática, como para importantes processos ecológicos, como a produções primária e secundária, a respiração do ecossistema e a ciclagem de nutrientes (SWEENEY et al. 2004; LEPORI et al. 2005). A proteção das áreas de vegetação ripária é considerada de extrema importância para a preservação da integridade estrutural e funcional dos cursos de água (GREGORY et al. 1991).

Fundamentalmente, os cursos de água podem ser classificados em duas categorias: heterotróficos ou autotróficos (DODDS 2007). As fontes de carbono que abastecem os ambientes aquáticos podem ter origem alóctone (matéria orgânica proveniente da vegetação terrestre e margens do curso de água) ou autóctone (matéria orgânica proveniente do próprio curso de água, advinda da produção de organismos aquáticos fotossintetizantes). Em cursos de água com margens florestadas, a entrada de material alóctone é a principal fonte de energia para as comunidades biológicas (WEIGELHOFER; WARINGER 1994; TREVISAN; HEPP 2007). O sombreamento proveniente da cobertura vegetal reduz a incidência de luz, restringindo a produção primária nesses sistemas (ABELHO 2001; GRAÇA; CANHOTO 2006; HILL 2017). Nesses ambientes, o material autóctone representa uma pequena parcela da energia disponível (ABELHO 2001). A medida que a ordem do rio aumenta e/ou a cobertura vegetal diminui, a entrada de material alóctone perde importância relativa, transferindo para a produção primária a dominância como principal fonte de energia (VANNOTE et al. 1980).

O carbono de origem alóctone supre a denominada “cadeia trófica marrom”, na qual partes de material não-vivo de plantas e carbono dissolvido de fontes externas ao curso de água servem de alimento para organismos heterotróficos. O carbono autóctone produzido pela atividade fotossintética, por sua vez, alimenta a chamada “cadeia trófica verde”, que é influenciada principalmente pela incidência de luz e presença de nutrientes. Esse balanço entre a produção primária local (autóctone) e o carbono orgânico proveniente de fontes externas (alóctone) define a estrutura fundamental e os fluxos de energia das cadeias tróficas nos ambientes aquáticos (BAXTER et al. 2005; KASPARI; YANOVIK, 2009; MARCARELLI et al. 2011). As funções ecológicas, como a produtividade primária e secundária, dinâmica de matéria orgânica, fluxos de energia e nutrientes, são consideradas como a espinha dorsal dos serviços ecossistêmicos

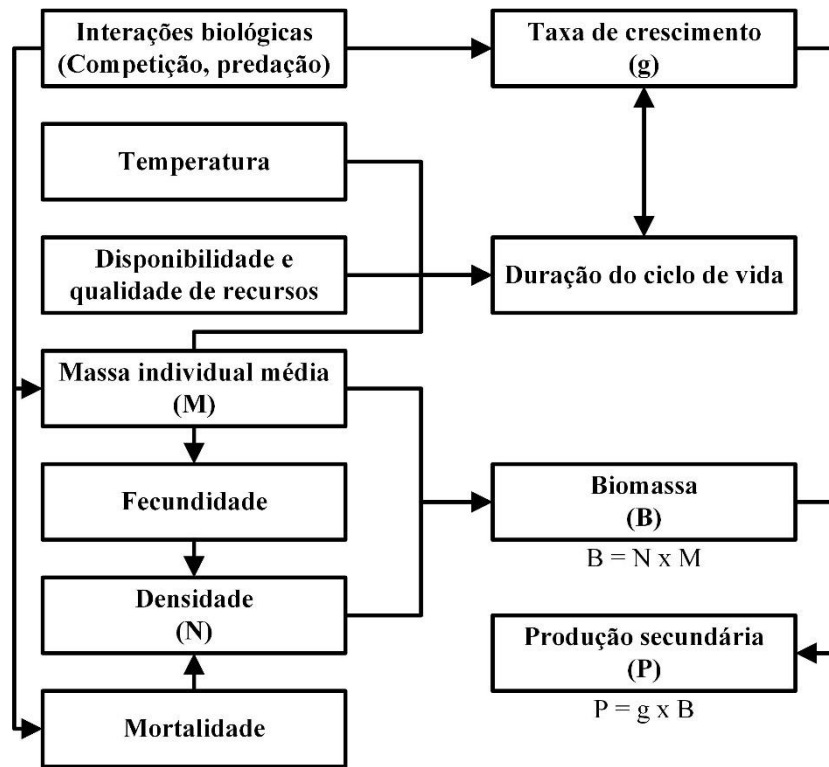
(CARDINALE et al. 2012; VON SCHILLER et al. 2017) e seu entendimento é de fundamental importância para o manejo e gerenciamento dos ambientes aquáticos.

## **2.2. Produção secundária e cadeias tróficas aquáticas**

Raymond Lindeman (1942) em seu estudo “*The Trophic Dynamic Aspect of Ecology*” inicialmente propôs a quantificação de um amplo espectro de interações entre diferentes componentes biológicos, resumindo-as em uma medida dinâmica comum correspondente ao fluxo de energia. Ainda no mesmo estudo, o autor sugeriu que o “sucesso” de um organismo vivo pode ser compreendido em função de sua capacidade de obter e armazenar energia (LINDEMAN 1942). Esses conceitos foram aprimorados por Odum (1969; 1971) e atualmente vêm sendo utilizados para investigar as estruturas e funções básicas dos ecossistemas aquáticos, bem como, para compreender as implicações das atividades antropogênicas sobre esses ambientes e suas interfaces (DODDS; WHILES 2010). Esses importantes conceitos estão diretamente relacionados à produção secundária, que por sua vez representa, de maneira quantitativa e dinâmica, uma ligação entre os organismos heterotróficos e os fluxos de energia, compreendendo componentes da comunidade biológica e do ambiente onde se encontram (GARVEY; WHILES 2016).

A produção secundária pode ser definida como a formação de biomassa de uma população ou grupo heterotrófico ao longo do tempo e espaço (BENKE; HURYN 2017) e é considerada como o equivalente heterotrófico da produção primária promovida pelos organismos autotróficos (BENKE 2010). A produção secundária é uma variável dinâmica e robusta, podendo ser definida como uma taxa, geralmente expressada em unidades de massa por unidades de área por unidades de tempo (usualmente  $\text{g m}^{-2} \text{ano}^{-1}$ ) (BENKE 1984; BENKE 1993; BENKE; WHILES 2011; BENKE; HURYN 2017). Frequentemente, a produção secundária é referenciada como a variável dinâmica mais completa utilizada em estudos de ecologia de ecossistemas, por integrar variáveis populacionais estáticas, como abundância, densidade, biomassa, fecundidade, mortalidade, crescimento, duração do ciclo de vida e sobrevivência (BENKE, 1993), com importantes aspectos ambientais como quantidade e qualidade de recursos, temperatura e interações biológicas (competição, predação, etc.) (Figura 1) (BENKE 1993; BAXTER et al. 2005; MARCARELLI et al. 2011; VON SCHILLER et al. 2017). Estudos que abordam a produção secundária se baseiam nas interações entre a biologia de uma

população ou nível trófico (dinâmica populacional e fatores que a afetam) e a ecologia de ecossistemas (fluxos de energia e ciclagem de nutrientes) (BENKE; WHILES 2011; DOLBETH et al. 2012).



**Figura 1.** Variáveis ecológicas (bióticas e abióticas) e características populacionais que influenciam ou contribuem para a produção secundária. A produção secundária (P) é o produto da taxa de crescimento (g) pela biomassa (B), a biomassa é o produto da densidade (N) pela massa individual média (M) (Modificado de BENKE 2010).

Inicialmente, a maioria dos métodos clássicos utilizados para estimar a produção secundária eram diretamente dependentes do estabelecimento de coortes (ciclos de vida sincronizados) e de medidas do crescimento individual médio ao longo do tempo, ambos aspectos obtidos por meio de amostragens de campo (WATERS 1977; BENKE; HURYN 2010). Historicamente, as primeiras estimativas da produção secundária utilizaram o método do incremento-soma para obtenção das taxas de produção anual, dando lugar em seguida para o método de frequência de tamanhos, desenvolvido por Hynes e Coleman (1968) (WATERS, 1977; DOWNING 1984). O método de frequência de tamanhos, juntamente ao método de crescimento instantâneo consistem em abordagens “não-coorte”

que permitem estimar a produção sem a necessidade do estabelecimento de uma coorte fixa ao longo do período de amostragem. Enquanto, inicialmente, esses métodos necessitaram de correções e ajustes (HAMILTON 1969; BENKE 1979), seu desenvolvimento e aplicação permitiram a sintetizar inúmeras estimativas da produção secundária de diferentes populações em publicações únicas (WALLACE et al. 1999).

Para comunidades aquáticas, as estimativas da produção secundária têm sido utilizadas para quantificar o consumo de recursos e os efeitos de cascatas tróficas (HURYN 1996; HURYN 1998), e também como indicador da importância das interações entre recursos e consumidores, bem como presas e predadores, visando o melhor entendimento do funcionamento desses ecossistemas (WATERS 1977; DOWNING 1984; BENKE 2018). Essencialmente, a produção de determinado nível trófico limita a produtividade dos níveis tróficos mais elevados, bem como controla as taxas de consumo de recursos provenientes de níveis tróficos inferiores (HURYN; WALLACE 2000; GARVEY; WHILES 2016).

Em ambientes como rios e riachos, a produção secundária pode ser controlada pela magnitude e qualidade dos diferentes recursos alimentares disponíveis (STAGLIANO; WHILES 2002; MARCARELLI et al. 2011; SUBALUSKY; POST 2018) e sofrer influência de fatores como a heterogeneidade espacial, temperatura e características químicas da água (BRAND; MISERENDINO 2012). As estimativas da produção secundária possuem papel essencial no entendimento da dinâmica dos ecossistemas aquáticos e de suas cadeias tróficas, uma vez que a produção é uma das principais vias do fluxo de energia nesses ambientes.

Comumente, as cadeias tróficas descritas em estudos de ecologia de ecossistemas são construídas baseadas na conectividade e interações entre seus componentes (BENKE 2010). Abordagens baseadas apenas na conectividade entre espécies, frequentemente sugerem ampla complexidade, dificultando assim sua interpretação, devido principalmente às limitações associadas à ausência de quantificação da importância e contribuição relativa de cada espécie ou nível trófico para cada interação observada (WOODWARD et al. 2005). Dessa maneira, torna-se imprescindível para uma mais completa e confiável compreensão das cadeias tróficas, a utilização de abordagens que quantifiquem os diferentes atributos de cada interação, como sua intensidade,



complexidade, estrutura e diversidade funcional de indivíduos presentes nas cadeias tróficas (BENKE; WALLACE 1980; BERLOW et al. 2004; WOODWARD et al. 2005).

Em termos de produção secundária, a determinação da produção de espécies chaves ou grupos funcionais de alimentação pode resultar em estimativas confiáveis dos fluxos de energia ou matéria entre os diferentes níveis das cadeias tróficas (BENKE; WALLACE 1997). Quando comparadas às cadeias tróficas baseadas meramente em conectividade, as cadeias tróficas baseadas em fluxos representam um importante avanço nos estudos de ecologia de ecossistemas e ecologia trófica (GARVEY; WHILES 2016). De maneira semelhante às estimativas da produção secundária, as unidades utilizadas nas cadeias tróficas baseadas em fluxos são tipicamente expressadas em unidades de massa por unidades de área por unidades de tempo, elucidando taxas de consumo de recursos ou presas (BENKE; WALLACE 1997; BENKE; HURYN 2017).

Nas últimas décadas, a produção secundária tem sido frequentemente utilizada para a construção de cadeias tróficas baseadas em fluxos (BENKE 1984; CUSSON; BOURGET 2005; BENKE; HURYN 2010). Em ambientes lóticos, numerosos estudos determinaram com sucesso as taxas de produção secundária de comunidades aquáticas inteiras e variados níveis tróficos (BENKE 1984; WALLACE et al. 1999; HALL et al. 2000). A partir da combinação entre estimativas produção secundária e informações referentes ao consumo de recursos e eficiência com que os mesmos são assimilados, torna-se possível determinar as bases de produção nas cadeias tróficas aquáticas. (BENKE; WALLACE 1980). A base de produção, por sua vez, é capaz de determinar quantitativamente como cada diferente fonte de recursos alimentares influencia a produção de cada grupo funcional de alimentação e de cada nível trófico (HALL et al. 2000).

### **2.3. Macroinvertebrados aquáticos**

Rios e riachos são ambientes que abrigam uma elevada diversidade de macroinvertebrados aquáticos (HAUER; RESH 2017). Na maioria dos cursos de água, a comunidade de macroinvertebrados aquáticos consiste em centenas de espécies pertencentes a numerosos filos (KONRAD et al. 2008; RESH 2008), formando um grupo extremamente diverso, tanto taxonomicamente, como funcionalmente, constituindo o grupo mais frequente e abundante em amostras de ambientes aquáticos de processos de monitoramento e avaliação ambiental (HAUER; RESH 2017). Os macroinvertebrados

aquáticos podem ser considerados como a base fundamental das cadeias tróficas aquáticas, desempenhando importante papel como ligação os recursos alimentares basais (e.g. folhas, algas e detritos) para os níveis tróficos superiores (HYNES 1970; 1975). Os macroinvertebrados aquáticos desempenham um importante papel nos fluxos de energia das cadeias tróficas presentes nos cursos de água (SCHOENLEY et al. 1992; WALLACE; WEBSTER 1996). Paralelamente, devido à sua alta diversidade e capacidade de dispersão presentes em todos os biomas do planeta, a comunidade de macroinvertebrados aquáticos têm sido objeto de estudo (CUMMINS 1974; ALLAN 1995) e continuará como parte imprescindível em pesquisas relacionadas à ecologia de ambientes aquáticos (BOYERO; BAILEY 2001; LAMOUIROX et al. 2004).

Em estudos de monitoramento ambiental, a comunidade de macroinvertebrados aquáticos tem sido frequentemente utilizada (BONADA et al. 2006) buscando avaliar respostas estruturais, taxonômicas e alterações nos índices bióticos (WALLACE et al. 1996) frente a perturbações decorrentes de atividades antrópicas, bem como para elucidar fatores relacionados ao funcionamento dos ambientes aquáticos em estado de preservação (CARTER et al. 2017). Adicionalmente às análises estruturais da comunidade, abordagens funcionais, como a utilização de grupos funcionais de alimentação têm sido comumente utilizadas no monitoramento dos ambientes aquáticos (STATZNER et al. 2005; BONADA et al. 2006).

Inicialmente, a classificação da comunidade de macroinvertebrados aquáticos em diferentes grupos funcionais de alimentação foi proposta por Cummins, em 1973. Essa classificação é baseada na correspondência entre os recursos nutricionais presentes no ambiente e as populações de macroinvertebrados aquáticos com diferentes adaptações para consumir determinados tipos de alimento (RAMÍREZ; GUTIÉRREZ-FONSECA 2014; MERRIT et al. 2017). Estudos realizados em regiões de clima temperado indicaram que a comunidade de macroinvertebrados é capaz de rastrear as fontes de energia dominantes no ambiente. Conseqüentemente, os cursos de água podem ser alocados entre as categorias de riachos autotróficos ou heterotróficos (CROSS et al. 2006; WHITING et al. 2011).

O sistema de classificação em grupos funcionais de alimentação funciona por meio da categorização dos organismos de acordo com os diferentes mecanismos morfológicos e comportamentais para a aquisição e captura de fontes de alimento (Tabela 1). Os

mecanismos de alimentação determinam em quais categorias os organismos se enquadram de acordo com sua fonte de alimentação primária: (a) os Fragmentadores – “Shredders”, se alimentam de matéria orgânica particulada grossa (“CPOM”, partículas maiores que 1mm), incluindo folhas, cascas de árvores, galhos e outras partes de plantas terrestres; (b) os Coletores – “Collectors”, se alimentam de matéria orgânica particulada fina (“FPOM”, partículas entre 0,25 e 1mm), geralmente composta por materiais detritícos provenientes das reduções física e biológica da CPOM; (c) os Raspadores – “Scrapers”, consomem perífiton; e (d) os Predadores – “Predators”, que ingerem outros invertebrados menores (MERRIT et al. 2017).

**Tabela 1.** Critérios para a classificação de macroinvertebrados aquáticos em diferentes grupos funcionais de alimentação (FFG)<sup>1</sup>.

<b>Grupo Funcional</b>	<b>Fonte de alimento dominante</b>	<b>Comportamento e Mecanismo de alimentação</b>	<b>Exemplos de Táxons (Ordem: Famílias)</b>
<b>Fragmentadores "Shredders"</b>	Tecidos de plantas vasculares em decomposição - matéria orgânica particulada grossa (CPOM)	Detritívoros - aparelhos bucais mastigadores, furadores de madeira, e cortadores	Diptera: Tipulidae Trichoptera: Leptoceridae, Calamoceratidae
<b>Coletores "Collectors"</b>	Matéria orgânica particulada fina (FPOM)	Detritívoros - aparelhos filtradores de materiais em suspensão	Trichoptera: Hydropsychidae Diptera: Simuliidae
		Detritívoros - forrageadores de alimento no sedimento e/ou superfície	Ephemeroptera: Leptophlebiidae Diptera: Chironomidae
<b>Raspadores "Scrapers"</b>	Perífiton	Herbívoros - pastadores das superfícies minerais e orgânicas	Trichoptera: Glossosomatidae Coleoptera: Psephenidae Ephemeroptera: Heptageniidae
<b>Predadores "Predators"</b>	Tecidos animais vivos	Carnívoros - presas, partes de tecidos e células	Hemiptera: Belostomatidae, Naucoridae
		Carnívoros - ingerem animais inteiros	Odonata e Megaloptera Plecoptera: Perlidae

<sup>1</sup> Modificado de MERRIT et al. 2017

## 2.4. Isótopos estáveis

A utilização de análises de abundância natural de isótopos estáveis como indicadores das fontes de alimentação de macroinvertebrados aquáticos vem ganhando espaço em estudos ecológicos de rios e riachos. Isótopos estáveis de carbono ( $^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $^{15}\text{N}$ ) são considerados de grande utilidade para a compreensão das transferências de carbono e nitrogênio presentes em diferentes recursos alimentares para os consumidores primários e secundários da cadeia trófica (PETERSON; FRY 1987). Esse tipo de análise consiste na quantificação da abundância de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio nos tecidos desses organismos.

Ao longo dos níveis das cadeias tróficas, conforme um consumidor se alimenta de uma fonte de alimento de nível trófico inferior, seu organismo (i.e. tecidos) tende a apresentar maior abundância de isótopos de nitrogênio e carbono do que sua fonte de alimento (DENIRO; EPSTEIN 1981). Esse processo ocorre de forma mais pronunciada e em maior proporção para o nitrogênio do que para o carbono (EHLERINGER et al. 1986). O  $^{15}\text{N}$  é frequentemente utilizado no delineamento dos níveis tróficos, indivíduos com valores mais elevados de  $\delta^{15}\text{N}$  ocupam níveis superiores na cadeia trófica, enquanto o  $^{13}\text{C}$  é utilizado para determinar as fontes de alimentos disponíveis para os consumidores (MINAGAWA; WADA, 1984). Por meio das razões isotópicas desses elementos entre os níveis tróficos pode-se inferir os hábitos alimentares dos consumidores primários e secundários presentes nos ambientes aquáticos (HERSHEY et al. 2017).

A abundância natural de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio é medida com auxílio de espectrômetro de massa. Esse instrumento mede a razão entre isótopos “leves” e “pesados”. Esse tipo de análise determina a razão isotópica de cada elemento por meio de combustão em gás de uma amostra ambiental, comparando o resultado com um padrão pré-determinado para cada elemento. Esse método apresenta grande confiabilidade na determinação das fontes de alimento dos macroinvertebrados (POST 2002).



### 3. HIPÓTESES

Em regiões de clima temperado, os padrões estruturais, temporais e espaciais da produção secundária de macroinvertebrados, de certa forma, já foram caracterizados (POFF; HURYN 1998; HUTTUNEN et al. 2014). Já em riachos tropicais, alguns estudos destacaram a influência que diferentes porcentagens de cobertura de vegetação ripária, bem como as formas de uso e ocupação da bacia hidrográfica possuem sobre a organização funcional dos macroinvertebrados (MASESE et al. 2014).

Presume-se que a mata ciliar de riachos localizados em regiões tropicais pode controlar a estrutura da comunidade de macroinvertebrados aquáticos, mantendo as taxas de produção e biomassa de seus grupos funcionais mais elevadas e estáveis ao longo do ano, em detrimento aos cursos de água localizados em regiões temperadas, onde as flutuações sazonais de temperatura são mais pronunciadas. Nesses últimos ambientes, em decorrência da maior influência da sazonalidade, são frequentes maiores variações na produção secundária de macroinvertebrados (BENKE; HURYN 2017).

O conceito do Contínuo Fluvial (*“The River Continuum Concept”*) prevê que os atributos físicos dos cursos de água, como tamanho do canal, cobertura vegetal e gradiente longitudinal, determinam a estrutura da comunidade biológica, e conseqüentemente os padrões de fluxos de energia e estado trófico desses sistemas (VANNOTE et al. 1980). Recentemente, o conceito do Gradiente Fluvial entre Biomas (*“The Stream Biome Gradient Concept”*) sugeriu que as funções ecossistêmicas dos cursos de água são governadas em parte pelo bioma onde esses ambientes estão localizados e também pelas interações com a hidrologia local e com os ecossistemas adjacentes (DODDS et al. 2015). Enquanto estudos sobre as ligações entre os atributos físicos e padrões de fluxo de energia têm se tornado frequentes em várias regiões, pouco se sabe sobre essas relações em grandes áreas do planeta, incluindo o Cerrado brasileiro, que compreende aproximadamente 208 milhões de hectares entre a região central e sudeste do Brasil (SANO et al. 2008).

O Cerrado brasileiro é um bioma considerado especialmente heterogêneo em termos relativos à biodiversidade e fitofisionomias, apresentando estações chuvosas entre os meses outubro e março e secas de abril a setembro (CIANCIARUSO et al. 2005; OLIVEIRA-FILHO; RATTER 2002). Sua vegetação consiste em um complexo mosaico,

que inclui florestas, bosques, savanas e pastagens naturais com alta riqueza de espécies (RATTER et al. 2006; SANO et al. 2010).

A principal hipótese do presente estudo foi baseada na previsão de que as estimativas anuais de produção secundária e biomassa de macroinvertebrados aquáticos deveriam ser mais estáveis e elevadas quando comparadas às estimativas observadas para ambientes temperados. Esperou-se observar esse padrão durante todo o período de estudo devido a fatores como temperaturas constantes e alta disponibilidade de recursos provenientes do material orgânico alóctone. Em relação aos recursos alimentares basais dominantes nas cadeias tróficas estudadas, também foi previsto que os riachos estudados apresentariam características majoritariamente heterotróficas e que o material orgânico alóctone deveria dominar tanto a base de produção, como os fluxos de energia nas cadeias tróficas aquáticas estudadas, devido à alta contribuição de recursos provenientes da vegetação ripária. Da mesma forma, foi previsto que a comunidade de macroinvertebrados aquáticos seria majoritariamente composta por consumidores primários associados às fontes de recursos dominantes nos cursos de água estudados.

## **4. OBJETIVOS**

### **4.1. Objetivo Geral**

O presente estudo teve como principal objetivo avaliar a produção secundária de macroinvertebrados aquáticos e as cadeias tróficas presentes em cursos de água localizados no bioma Cerrado brasileiro. Em especial, buscou-se compreender o funcionamento dos processos ecológicos estudados, bem como a dinâmica das comunidades biológicas frente à variação dos estoques de recursos alimentares disponíveis ao longo do período de um ano de estudo.

### **4.2. Objetivos Específicos**

- Estimar, com auxílio de coletas mensais, experimentos de crescimento *in situ* e aplicação de métodos não-coortes, as taxas da produção secundária da comunidade de macroinvertebrados aquáticos presente em riachos preservados, localizados no bioma Cerrado brasileiro, durante o período de um ano.
- Quantificar os recursos alimentares disponíveis para os consumidores primários e secundários, relacionando a disponibilidade de recursos com as taxas de produtividade secundária estimadas, por meio da construção de diagramas de cadeias tróficas de fluxos para cada riacho estudado.
- Identificar os grupos funcionais de alimentação (“FFG”) e utilizar análises de abundância natural de isótopos estáveis de carbono ( $^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $^{15}\text{N}$ ) como indicadores complementares das diferentes fontes de alimentos utilizadas pelos consumidores, visando compreender estrutura e organização funcional dos macroinvertebrados.

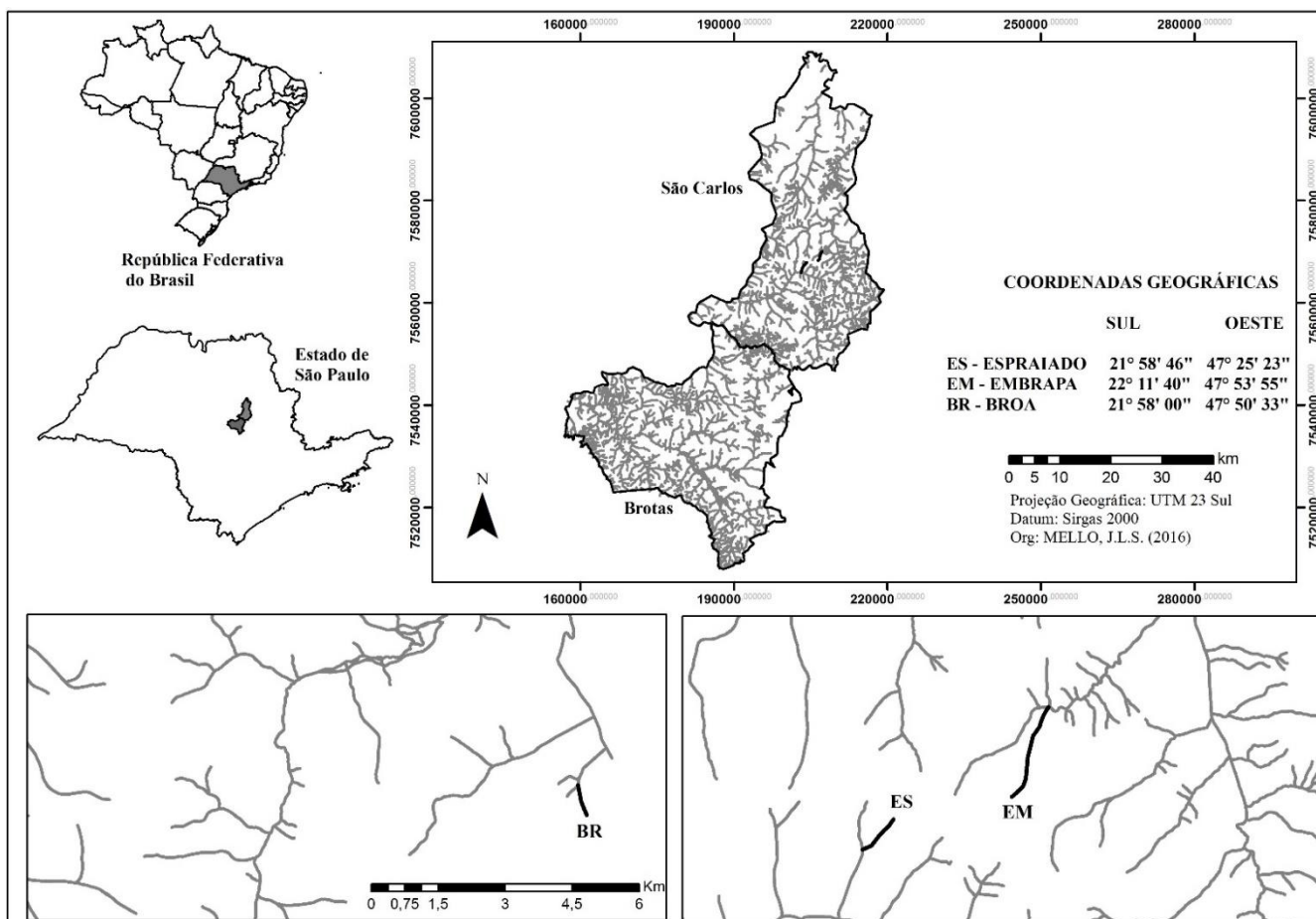




## 5. MATERIAIS E MÉTODOS

### 5.1. Área de Estudo

Foram selecionados três riachos de primeira ordem: Espriado (ES), Broa (BR), e Canchim (EM), todos localizados em áreas distintas do bioma Cerrado brasileiro, próximas aos municípios de São Carlos e Brotas, no Estado de São Paulo, Brasil (Figura 2). Os cursos de água selecionados são preservados e suas margens são predominantemente compostas por vegetação nativa. A seleção de cursos de água com baixos níveis de perturbação em suas condições naturais, visou evitar a interferência de fatores estressores sobre os processos estudados, como a poluição por nutrientes, sedimentos ou compostos tóxicos. A região de estudo é caracterizada por uma precipitação anual média de aproximadamente 1.500 mm, com a temperatura média do ar variando entre 17 e 23°C. Os riachos estudados são sombreados na maior parte do ano, com disponibilidade de luz estável ao longo das diferentes estações do ano (SALTARELLI et al. 2018).



**Figura 2.** Localização e coordenadas geográficas dos riachos estudados. BR: Riacho Broa, ES: Riacho Espriado, e EM: Riacho Canchim.

Para a caracterização e avaliação dos riachos, foram monitoradas características hidrogeomorfológicas básicas dos cursos de água, como largura, profundidade, área do leito, vazão, granulometria, bem como as porcentagens de cobertura da vegetação ripária e disponibilidade de habitats nos locais de amostragem. Foi realizado, ainda, o monitoramento das variáveis físicas e químicas da água. Parâmetros como pH, condutividade elétrica, oxigênio dissolvido e temperatura da água, foram monitorados com auxílio de uma sonda multiparamétrica modelo *Hanna HI9829*.

## 5.2. Macroinvertebrados aquáticos

Para o monitoramento da comunidade de macroinvertebrados aquáticos, foram coletadas mensalmente, cinco amostras, no decorrer do período de um ano, em cada um dos três riachos (15 amostras mensais, 180 amostras ao longo do período de estudo). As coletas foram realizadas com o auxílio de amostrador tipo *core* (0,03 m<sup>2</sup> de área). As amostras coletadas foram levadas ao laboratório e lavadas em peneiras (0,25 mm). Para a triagem das amostras, foram utilizadas bandejas translúcidas de polietileno inseridas sobre fontes luminosas. Posteriormente à triagem, as amostras foram armazenadas em álcool 80%. Os indivíduos foram cuidadosamente separados e quantificados para cada táxon coletado. Cada indivíduo foi identificado até a menor resolução taxonômica possível (objetivando atingir o nível de gênero) e medido (comprimento corporal total). A identificação taxonômica se baseou em informações publicadas na literatura e seguiu os procedimentos descritos por Merritt et al. (2008) e Hamada et al. (2018). A partir das medições dos indivíduos foi estimada a biomassa de cada táxon coletado com base em regressões de comprimento-massa (Equação 1) desenvolvidas por Benke et al. (1999).

$$M = a \times L^b \quad (1)$$

Onde *M* é a massa individual (em mg), *L* é a medida do comprimento individual total (em mm), *a* e *b* são constantes pré-determinadas para cada gênero ou família coletados (BENKE et al. 1999). Foram determinadas as características da fauna de macroinvertebrados dos riachos estudados, por meio da quantificação dos indivíduos de cada grupo taxonômico, bem como dos grupos funcionais de alimentação, presentes nas

amostras. A determinação dos grupos funcionais de alimentação seguiu as informações e procedimentos descritos por Ramírez e Gutiérrez-Fonseca (2014).

Para cada riacho, foram calculadas as seguintes métricas comunitárias: Número total de táxons e indivíduos, Dominância, índice de diversidade de Shannon-Wiener ( $H'$ ), Riqueza de Margalef, Equitabilidade, e Diversidade de Simpson. Seguindo os procedimentos descritos em Merrit et al. (2017), foram avaliados atributos ecossistêmicos dos riachos estudados, determinando parâmetros referentes aos grupos funcionais de alimentação coletados (Tabela 2). Os cálculos dos índices de diversidade e métricas da comunidade de macroinvertebrados aquáticos foram realizados com auxílio do programa computacional *PAST: Paleontological statistics* – versão 3.14 (HAMMER et al. 2001).

**Tabela 2.** Parâmetros de Grupos Funcionais de Alimentação (“FFG”) como indicadores de atributos ecossistêmicos utilizados na avaliação dos riachos estudados.<sup>1</sup>

Parâmetro	Símbolo	Razão	Critério
Índice de Autotrofia	$\frac{P}{R}$	$\frac{\text{Raspadores}}{(\text{Fragmentadores} + \text{Coletores})}$	> 0,75 evidência de autotrofia
Índice de Matéria orgânica	$\frac{\text{CPOM}}{\text{FPOM}}$	$\frac{\text{Fragmentadores}}{(\text{Filtradores} + \text{Coletores})}$	> 0,25 forte associação entre o riacho e as margens
Transporte e sedimentação de matéria orgânica	$\frac{\text{TFPOM}}{\text{BFPOM}}$	$\frac{\text{Filtradores}}{\text{Coletores}}$	> 0,50 transporte de matéria orgânica particulada maior que a sua sedimentação
Estabilidade do canal	EC	$\frac{(\text{Raspadores} + \text{Filtradores})}{(\text{Fragmentadores} + \text{Coletores})}$	> 0,50 substratos estáveis em abundância
Controle top-down por predadores	TDC	$\frac{\text{Predadores}}{(\text{Soma de todos outros grupos})}$	0,1 a 0,2 balanço normal entre predadores e presas

<sup>1</sup> Modificado de MERRIT et al. 2017

### 5.3. Produção secundária

A produção secundária dos macroinvertebrados aquáticos foi estimada de acordo com as informações e métodos disponíveis na literatura para cada táxon coletado, bem como,

de acordo com suas respectivas frequências durante o período de amostragem. Para os grupos taxonômicos mais abundantes e frequentes, a produção secundária foi estimada por meio do método de frequência de tamanhos (Tabela 3) (GARVEY; WHILES 2016; BENKE; HURYN 2017) corrigido pelos valores do intervalo de produção coorte (CPI, i.e. duração do ciclo de vida) provenientes em Jackson e Sweeney (1995) e Jacobsen et al. (2008).

**Tabela 3.** Exemplo da aplicação do método de frequência de tamanhos para o cálculo da produção secundária anual de indivíduos do gênero *Triplectides* spp. (Trichoptera: Leptoceridae) do riacho do Broa (BR).

Comprimento médio (mm)	Densidade (indivíduos/m <sup>2</sup> )	Massa individual média (g)	Mortalidade (Indivíduos/m <sup>2</sup> )	Biomassa (g/m <sup>2</sup> )	Massa individual média (g)	Biomassa perdida (g/m <sup>2</sup> )	Biomassa perdida × Classes de tamanhos
	N	W	ΔN	N × W	$\bar{W} = \frac{W_1 + W_2}{2}$	$\bar{W}\Delta N$	$\bar{W}\Delta N \times 10$
3,25	0,433	0,001	0,000	0,001			
					0,004	0,000	-0,001
5,75	0,467	0,009	-0,003	0,004	0,017	-0,005	-0,042
8,25	0,783	0,030	0,000	0,023	0,046	0,002	0,018
10,75	0,733	0,070	0,003	0,051	0,098	0,024	0,196
13,25	0,483	0,137	0,002	0,066	0,181	0,036	0,289
15,75	0,283	0,238	0,001	0,068	0,302	0,035	0,282
18,25	0,167	0,383	0,001	0,064	0,470	0,071	0,564
20,75	0,017	0,578	0,000	0,010	0,694	0,012	0,092
			Biomassa (em g/m <sup>2</sup> ) = 0,287			Produção* (em g/m <sup>2</sup> ) = 1,399	
						*Não corrigida	
			P/B Coorte = 4,9			CPI (em meses) = 6,8	
			P/B anual = 8,6			Produção anual (em g m <sup>-2</sup> ano <sup>-1</sup> ) = 2,468	

Para os grupos taxonômicos com ciclos de vida mais curtos, que dificultam a estimativa adequada por meio do método de frequência de tamanhos, foram utilizadas câmaras de criação aderidas ao leito dos cursos de água, com o objetivo de estimar a produção por meio do método de crescimento instantâneo (HURYN; WALLACE 1986; GARVEY; WHILES 2016; BENKE; HURYN 2017). Grupos de indivíduos pré-medidos das famílias Baetidae, Leptophlebiidae e Caenidae da ordem Ephemeroptera, bem como larvas de Chironomidae (excetuando indivíduos da subfamília Tanypodinae) da ordem Diptera, foram inseridos bimestralmente em câmaras nos riachos e medidos novamente a cada 7 dias, estimando assim suas taxas de crescimento (Equação 2). As taxas de crescimento de indivíduos de família Simuliidae da ordem Diptera foram estimadas por meio da utilização do modelo (Equação 3) desenvolvido por Hauer e Benke (1987). As taxas de crescimento obtidas foram então multiplicadas pela biomassa média entre cada intervalo amostral e pela duração em dias de cada intervalo, estimando assim a produção (Equação 4 e Tabela 4) (WALTHER et al. 2006).

$$g = \frac{\ln (W_{t+\Delta t} / W_t)}{\Delta t} \quad (2)$$

$$g = 0,016 \times T - 0,161 \quad (3)$$

$$P = g \times \Delta t \times \bar{B} \quad (4)$$

Onde  $g$  é a taxa de crescimento instantânea,  $W_t$  é a massa individual média (em mg) no início do experimento,  $W_{t+\Delta t}$  é a massa individual média (em mg) no final do experimento,  $\Delta t$  é a duração do ensaio (em dias),  $T$  a temperatura média da água (em °C),  $\bar{B}$  é a biomassa populacional média entre duas coletas consecutivas (em g/m<sup>2</sup>) e  $P$  é a produção (em g m<sup>-2</sup> intervalo<sup>-1</sup>).

**Tabela 4.** Exemplo da aplicação do método de crescimento instantâneo para o cálculo da produção secundária anual de indivíduos da família Chironomidae\* (Diptera) do riacho do Broa (BR). \*Excetuando indivíduos da subfamília Tanypodinae.

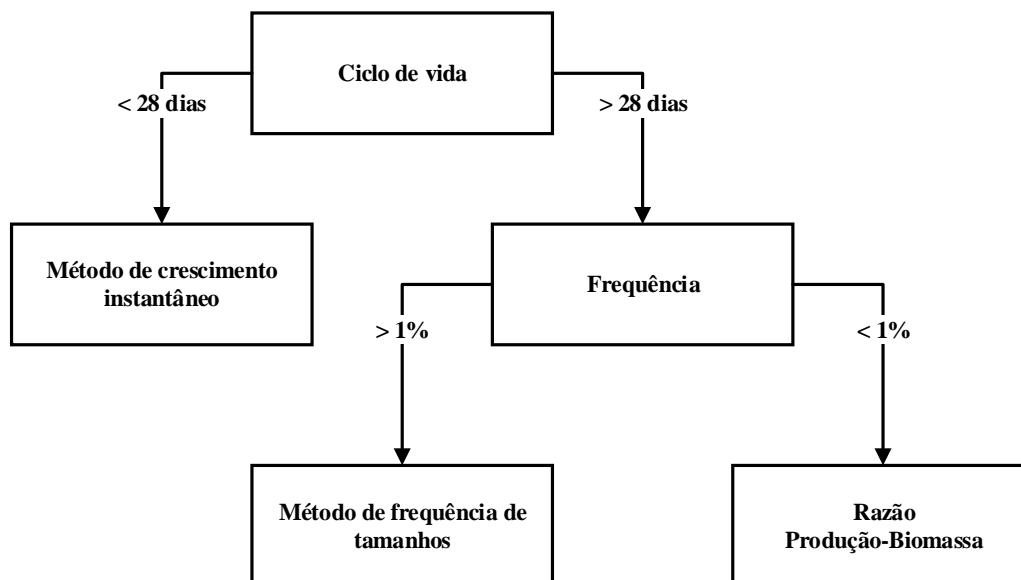
Mês	Intervalo (dias)	g	Biomassa média (g/m <sup>2</sup> )	Produção amostral (g m <sup>-2</sup> intervalo <sup>-1</sup> )	Produção diária (g m <sup>-2</sup> dia <sup>-1</sup> )	Produção anual (g m <sup>-2</sup> ano <sup>-1</sup> )
Out	29	0,019	0,0108	0,0059	0,0002	0,0747
Nov	29	0,019	0,0151	0,0083	0,0003	0,1046
Dez	33	0,060	0,0091	0,0181	0,0005	0,1997
Jan	37	0,060	0,0045	0,0100	0,0003	0,0983
Fev	56	0,180	0,0012	0,0116	0,0002	0,0756
Mar	32	0,180	0,0007	0,0043	0,0001	0,0492
Abr	37	0,086	0,0007	0,0024	0,0001	0,0234
Mai	35	0,086	0,0007	0,0021	0,0001	0,0221
Jun	27	0,081	0,0219	0,0479	0,0018	0,6479
Jul	39	0,081	0,0253	0,0799	0,0020	0,7479
Ago	40	0,132	0,0048	0,0253	0,0006	0,2311
Set	28	0,132	0,0012	0,0044	0,0002	0,0573
		Biomassa anual = 0,096		Produção anual = 2,332		
		(em g/m <sup>2</sup> )		(em g m <sup>-2</sup> ano <sup>-1</sup> )		
						P/B anual = 24,3

Para os táxons raramente coletados nas amostras (frequência inferior a 1%), a produção foi estimada por meio da aplicação do modelo (Equação 5) desenvolvido por Benke (1993). O presente modelo estima a razão produção-biomassa a partir de relações entre as massas individuais e a temperatura da água.

$$\log P:B = a + c \times T + d \times \log W_{\max} \quad (5)$$

Onde P é a produção anual média (em g m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>), B é a biomassa anual média (em g/m<sup>2</sup>), T a temperatura média anual da água (em °C), W<sub>max</sub> a massa individual máxima entre os indivíduos coletados (em g), e a, c e d são constantes determinadas para diferentes ordem de insetos (BENKE 1993). A determinação do método utilizado para estimar a produção secundária de cada táxon seguiu os critérios conforme o fluxograma

abaixo (Figura 3). Para o cálculo dos valores de produção dos indivíduos de Oligochaeta foi adotado o valor de razão P:B fixo equivalente a 10 (WALTHER; WHILES 2011).



**Figura 3.** Fluxograma para a seleção do método de estimativa de produção secundária utilizado para cada táxon coletado.

#### 5.4. Recursos alimentares

Paralelamente à amostragem de macroinvertebrados aquáticos, foi realizada a caracterização dos diferentes recursos alimentares presentes nos riachos estudados. Foram coletadas amostras do substrato com o intuito de quantificar os estoques de material orgânico alóctone (em g/m<sup>2</sup>) disponíveis ao longo do período de estudo. O material coletado foi dividido em três principais frações: CPOM (“*Coarse Particulate Organic Matter*”), partículas maiores que 1mm, fração subdividida em madeira, folhas, peças reprodutivas, raízes e miscelânea; FPOM (“*Fine Particulate Organic Matter*”), partículas inferiores a 1mm e maiores que 0,25mm; e VFPOM (“*Very Fine Particulate Organic Matter*”), partículas inferiores a 0,25 mm e maiores que 0,04 mm. As amostras foram armazenadas a 60 °C durante 48 h e posteriormente incineradas em forno mufla, a 500 °C por 4 h, obtendo assim os estoques de massa seca livre de cinzas. As amostras de VFPOM foram processadas por meio de microfiltração e o processamento seguiu os métodos descritos por Hutchens et al. (2017). Adicionalmente foram estimadas taxas anuais de material orgânico particulado em suspensão (em g m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>) SPOM:



(“*Suspended Particulate Organic Matter*”) a partir da razão entre o produto das concentrações de sólidos suspensos orgânicos totais (em  $\text{g.L}^{-1}$ ) e a vazão (em  $\text{L.s}^{-1}$ ) pela área do leito de cada riacho (em  $\text{m}^2$ ) (WHITING et al. 2011).

A estimativa dos recursos alimentares disponíveis para os indivíduos raspadores foi realizada a partir de dados referentes às taxas diárias de produção primária bruta de cada riacho, e foram obtidos no estudo de Saltarelli et al. (2018). Os valores de produção primária bruta (“GPP”), em  $\text{gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$ , foram convertidos em valores de  $\text{gC m}^{-2} \text{ dia}^{-1}$  pela aplicação do fator de conversão de 1,2 (HILL 2017). Em seguida, os valores diários de GPP foram convertidos em valores diários de produção primária líquida (“NPP”) utilizando o fator de conversão de 0,7 (DODDS et al. 2000). Os dados resultantes foram então multiplicados por 365, obtendo as taxas anuais de produção primária líquida (em  $\text{gC m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$ ), que por sua vez, foram convertidos em valores de massa seca livre de cinzas pela aplicação do fator de conversão de 0,53 (STEINMAN; DUHAMEL 2017). Todo o procedimento para obtenção das taxas anuais de produção primária líquida disponíveis como recursos alimentares, em gramas de massa seca livre de cinzas, está descrito na Equação 6.

$$\text{GPP } \text{gO}_2 \text{ dia}^{-1} \xrightarrow{1,2} \text{GPP } \text{gC dia}^{-1} \xrightarrow{0,7} \text{NPP } \text{gC dia}^{-1} \xrightarrow{365} \text{NPP } \text{gC ano}^{-1} \xrightarrow{0,53} \text{NPP } \text{gAFDM ano}^{-1} \quad (6)$$

### 5.5.Cadeias tróficas

Foram construídos diagramas de cadeias tróficas de fluxos para cada riacho. As taxas de consumo de recursos alimentares foram calculadas a partir da razão entre a produção secundária anual de cada grupo funcional de alimentação pela sua eficiência de produção bruta (“GPE”) seguindo os procedimentos descritos por Benke e Wallace (1980). Os valores de GPE e da eficiência de assimilação (“AE”) para cada grupo funcional de alimentação estão descritos na Tabela 5. Adicionalmente, as taxas de excreção de cada grupo funcional de alimentação foram determinadas pelo produto das taxas de consumo de recursos pelo inverso da eficiência de assimilação ( $1 - \text{AE}$ ).

**Tabela 5.** Valores de eficiência bruta de produção (“GPE”) e eficiência de assimilação (“AE”) utilizados para cada grupo funcional de alimentação, com suas respectivas referências.

<b>FFG</b>	<b>GPE</b>	<b>AE</b>	<b>Referência</b>
Fragmentadores	0,049	0,13	Perry et al. (1987)
Coletores	0,033	0,10	Benke e Wallace (1980)
Filtradores	0,050	0,10	Benke e Wallace (1980)
Raspadores	0,150	0,30	Benke e Wallace (1980)
Predadores	0,350	0,70	Lawton (1970)

### 5.6. Isótopos estáveis

Semestralmente, foram coletadas amostras dos recursos alimentares e consumidores de cada riacho para a análise da abundância natural de isótopos estáveis de carbono ( $^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $^{15}\text{N}$ ) como indicadores complementares das fontes de alimentos utilizadas pelos consumidores. Em laboratório, os indivíduos coletados foram segregados e, ainda vivos, inseridos em potes plásticos preenchidos com água limpa durante um período de 12 horas a 4 °C. Esse procedimento permitiu que os tratos digestivos dos indivíduos coletados fossem limpos, minimizando erros na assinatura isotópica obtida pelas análises (DODDS et al. 2000). Posteriormente, as amostras foram congeladas, liofilizadas e armazenadas até o momento da análise.

A abundância natural de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio foi estimada com auxílio de espectrômetro de massa. Os padrões utilizados para a determinação foram o carbono do PDB (i.e. Pee Dee Belemnite, fóssil crustáceo com alta razão de  $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ ) e o gás nitrogênio presente no ar (HERSHEY et al. 2017). Os resultados foram expressos em valores de  $\delta$  (que se refere ao desvio) em partes por mil (‰) referentes à diferença entre a razão da amostra ( $R_{\text{amostra}}$ ) e a razão do padrão do elemento analisado ( $R_{\text{padrão}}$ ), dividida pela razão do padrão (Equação 7).

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ou } \delta^{15}\text{N} = \frac{R_{\text{amostra}} - R_{\text{padrão}}}{R_{\text{padrão}}} \times 1000 \quad (7)$$

### 5.7. Análise estatística dos dados

Todos os dados foram normalizados, excetuando os valores da variável pH, utilizando  $\ln(x + 1)$ . Diferenças estatísticas relacionadas às características físicas e químicas da água foram avaliadas por meio da aplicação de análises de variância de dois fatores (Two-way ANOVA,  $\alpha = 0,05$ ), utilizando riachos e estações (Seca, de abril a setembro e Chuvosa, de outubro a março) como fatores da análise. Para avaliar diferenças entre os riachos em termos de produção primária e estoques de material orgânico alóctone foram aplicadas análises de variância de um fator (One-way ANOVA,  $\alpha = 0,05$ ), ambas utilizando os riachos como fator da análise. Todas as análises de variância foram seguidas por testes *post-hoc* de Tukey, permitindo assim comparações múltiplas entre seus respectivos fatores. As diferenças entre os riachos em termos de produção secundária anual média e biomassa anual média de cada grupo funcional de alimentação foram avaliadas por meio da construção de intervalos de confiança de 90% utilizando a técnica de “*bootstrap*” assumindo um número de reamostragem randômica equivalente a 1.000 (EFRON; TIBSHIRANI, 1993; WOOD 2004), analisando assim as diferenças a partir da comparação do grau de sobreposição de cada intervalo de confiança obtido (BENKE; HURYN, 2017).

## 6. RESULTADOS

### 6.1. Variáveis físicas, químicas e hidrogeomorfológicas dos riachos

As variáveis hidrogeomorfológicas, físicas e químicas monitoradas nos três riachos estão listadas de maneira sintética na Tabela 6. Entre as variáveis hidrogeomorfológicas, o riacho EM apresentou particularidades tanto em sua maior área de leito, como na composição do substrato inorgânico, com elevada presença de pedregulhos e rochas. Entretanto, foi o riacho que apresentou menores níveis de profundidade entre os três.

**Tabela 6.** Valores médios das características hidrogeomorfológicas, físicas e químicas dos riachos do Espreado (ES), Broa (BR) e Canchim (EM).

<b>Característica</b>	<b>ES</b>	<b>BR</b>	<b>EM</b>
<b>Largura (m)</b>	0,57	0,84	1,16
<b>Profundidade (m)</b>	0,47	0,43	0,08
<b>Área do leito (m<sup>2</sup>)</b>	62,70	57,10	81,20
<b>Cobertura da vegetação ripária (%)</b>	72,00	66,00	77,00
<b>Composição do substrato inorgânico (%)</b>			
	<b>Pedregulhos</b>		53,33
	<b>Areia</b>	59,90	60,80
	<b>Silte</b>	40,10	39,20
<b>Sólidos suspensos orgânicos (mg.L<sup>-1</sup>)</b>	2,55	0,85	3,70
<b>Temperatura (°C)</b>	18,00	19,00	19,40
<b>Oxigênio dissolvido (mg.L<sup>-1</sup>)</b>			
	<b>Estação seca</b>	<b>Max</b>	6,90
		<b>Min</b>	6,50
	<b>Estação chuvosa</b>	<b>Max</b>	5,90
		<b>Min</b>	5,40
<b>Condutividade elétrica (µS.cm<sup>-1</sup>)</b>	14,00	8,00	29,0
<b>pH</b>	5,56	4,60	6,40
<b>Vazão (L.s<sup>-1</sup>)</b>	10,50	18,80	4,00
<b>Velocidade da água (m.s<sup>-1</sup>)</b>	0,05	0,05	0,08

Os valores sazonais das características temperatura e oxigênio dissolvido variaram de 17,3 a 18,5 °C (Seca) e 18,8 a 20,2 °C (Chuvosa), e de 5,9 a 7,4 mg.L<sup>-1</sup> (Seca) e 5,1 a 6,0 mg.L<sup>-1</sup> (Chuvosa), respectivamente entre os riachos estudados. Essas características não apresentaram diferenças estatisticamente significativas para ambos os fatores da análise. Entretanto, as características condutividade elétrica e pH foram estatisticamente diferentes entre os riachos estudados ( $p < 0,001$ , Two-way ANOVA), com valores sazonais médios variando de 7,3 a 29,3  $\mu\text{S.cm}^{-1}$  (Seca) e 8,0 a 28,5  $\mu\text{S.cm}^{-1}$  (Chuvosa), e 4,6 a 6,4 (Chuvosa) e 4,7 a 6,4 (Seca), respectivamente. Nenhuma das variáveis físicas ou químicas apresentaram diferenças estatísticas significativas para o fator estação (Tabela 7).

**Tabela 7.** Valores sazonais médios ( $\pm 1$  SE) das características físicas e químicas dos riachos estudados, Espreado (ES), Broa (BR), Canchim (EM). Temperatura (°C), Oxigênio dissolvido (mg.L<sup>-1</sup>), Condutividade elétrica ( $\mu\text{S.cm}^{-1}$ ), e pH. <sup>a-c</sup> denotam diferenças ( $\alpha = 0.05$ ) usando o teste de Tukey para multiplas comparações; valores com letras iguais não apresentaram diferenças estatísticas significativas.

Característica	Riacho	ES		BR		EM		<i>p</i>	
	Estação	Média	( $\pm 1$ SE)	Média	( $\pm 1$ SE)	Média	( $\pm 1$ SE)	Riacho	Estação
Temperatura (°C)	Chuvosa	18,8 <sup>a</sup>	(1,5)	19,9 <sup>a</sup>	(1,3)	20,2 <sup>a</sup>	(0,5)	0,616	0,213
	Seca	17,3 <sup>a</sup>	(0,7)	18,2 <sup>a</sup>	(0,8)	18,5 <sup>a</sup>	(0,8)		
Oxigênio dissolvido (mg.L <sup>-1</sup> )	Chuvosa	5,1 <sup>a</sup>	(0,5)	6,0 <sup>a</sup>	(0,3)	5,7 <sup>a</sup>	(0,3)	0,333	0,135
	Seca	5,9 <sup>a</sup>	(0,5)	6,7 <sup>a</sup>	(0,8)	7,4 <sup>a</sup>	(0,5)		
Condutividade elétrica ( $\mu\text{S.cm}^{-1}$ )	Chuvosa	11,7 <sup>a</sup>	(2,2)	8,0 <sup>b</sup>	(1,5)	28,5 <sup>c</sup>	(1,3)	<0,001	0,391
	Seca	16,8 <sup>a</sup>	(2,4)	7,3 <sup>b</sup>	(0,5)	29,3 <sup>c</sup>	(1,6)		
pH	Chuvosa	5,7 <sup>a</sup>	(<0,1)	4,6 <sup>b</sup>	(0,1)	6,4 <sup>c</sup>	(0,0)	<0,001	0,532
	Seca	5,4 <sup>a</sup>	(<0,1)	4,7 <sup>b</sup>	(0,2)	6,4 <sup>c</sup>	(0,1)		

As variáveis temperatura da água e oxigênio dissolvido apresentaram distribuições semelhantes entre os riachos estudados, esses resultados sugerem e reforçam a existência de relação de dependência entre essas duas variáveis. Entre os riachos estudados, o riacho EM apresentou valores mais elevados para as variáveis condutividade elétrica e pH. O riacho do BR, por sua vez, apresentou os menores valores para as variáveis condutividade

elétrica e pH. As maiores concentrações de oxigênio dissolvido na água foram observadas nos riachos EM e BR.

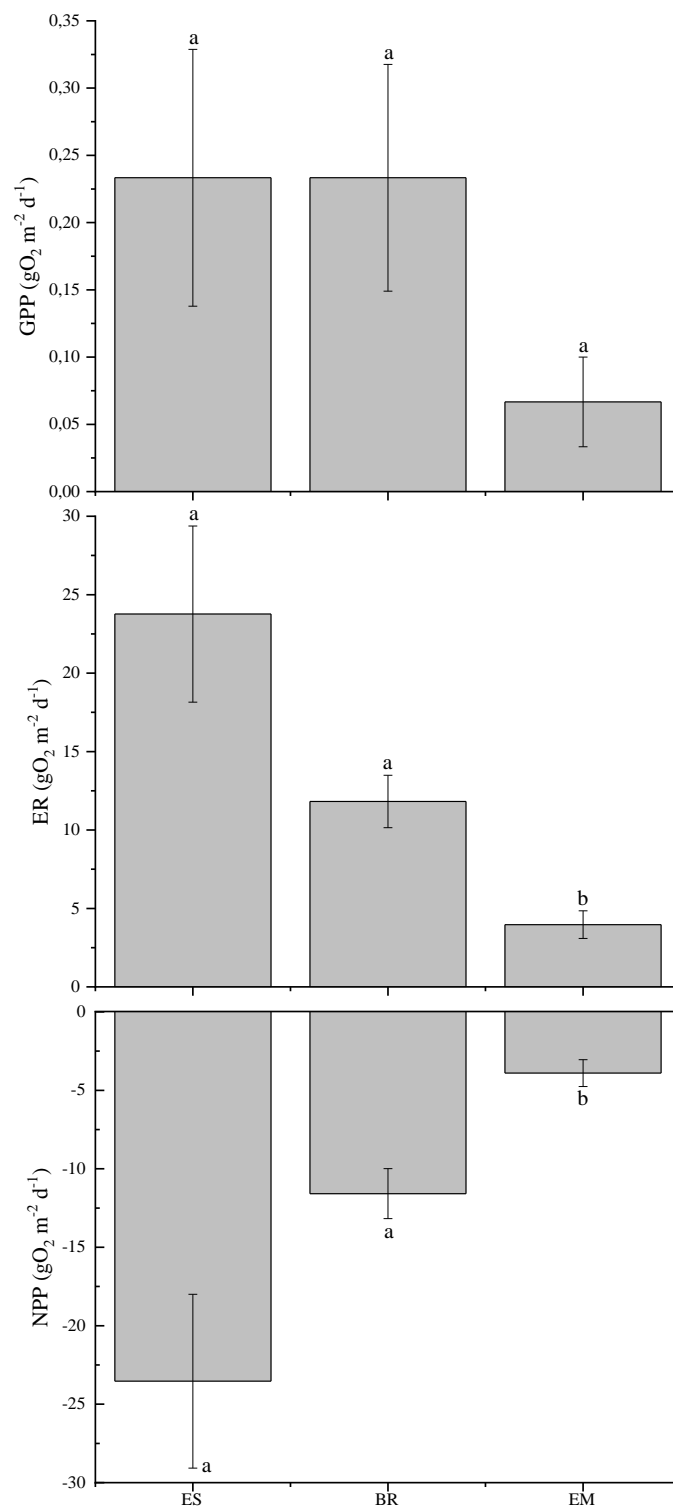
## **6.2. Recursos alimentares**

As estimativas das taxas metabólicas utilizadas para o cálculo dos recursos alimentares disponíveis para os indivíduos raspadores indicaram condições de heterotróficas nos três riachos estudados. As taxas médias diárias de GPP e respiração ecossistêmica (ER) variaram de 0,07 a 0,23 e 3,97 a 23,77  $\text{gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , respectivamente. As taxas de ER e NPP apresentaram diferenças estatísticas significativas devido as baixas taxas de produção primária no riacho EM (Figura 4). Os recursos disponíveis para os indivíduos raspadores variaram de 8,1 a 35,8  $\text{gAFDM m}^{-2} \text{ ano}^{-1}$  (Tabela 8).

Entre os riachos, o riacho ES apresentou o valor mais elevado do estoque total (CPOM + FPOM + VFPOM) de material orgânico bentônico (1.750,6  $\text{gAFDM m}^{-2}$ ), seguido pelos riachos EM (1.485,9  $\text{gAFDM m}^{-2}$ ) e BR (1.428,1  $\text{gAFDM m}^{-2}$ ) (Tabela 8). O material orgânico bentônico foi composto de 81,1 a 94,9% da fração CPOM e 5,1 a 10,8 das frações VFPOM + FPOM. As subfrações correspondentes à miscelânea e madeira foram os principais contribuidoras para o estoque total de CPOM em todos os riachos, variando de 32,8 a 46,7% e 31,1 a 46,2%, respectivamente. Folhas (11,8%), peças reprodutivas (18,6%) e raízes (2,2%) foram abundantes nos riachos BR, EM e ES, respectivamente. Diferenças estatísticas significativas foram observadas apenas para os valores da fração VFPOM + FPOM, entre os riachos ES e EM ( $p < 0.05$ , One-way ANOVA) (Figura 5).

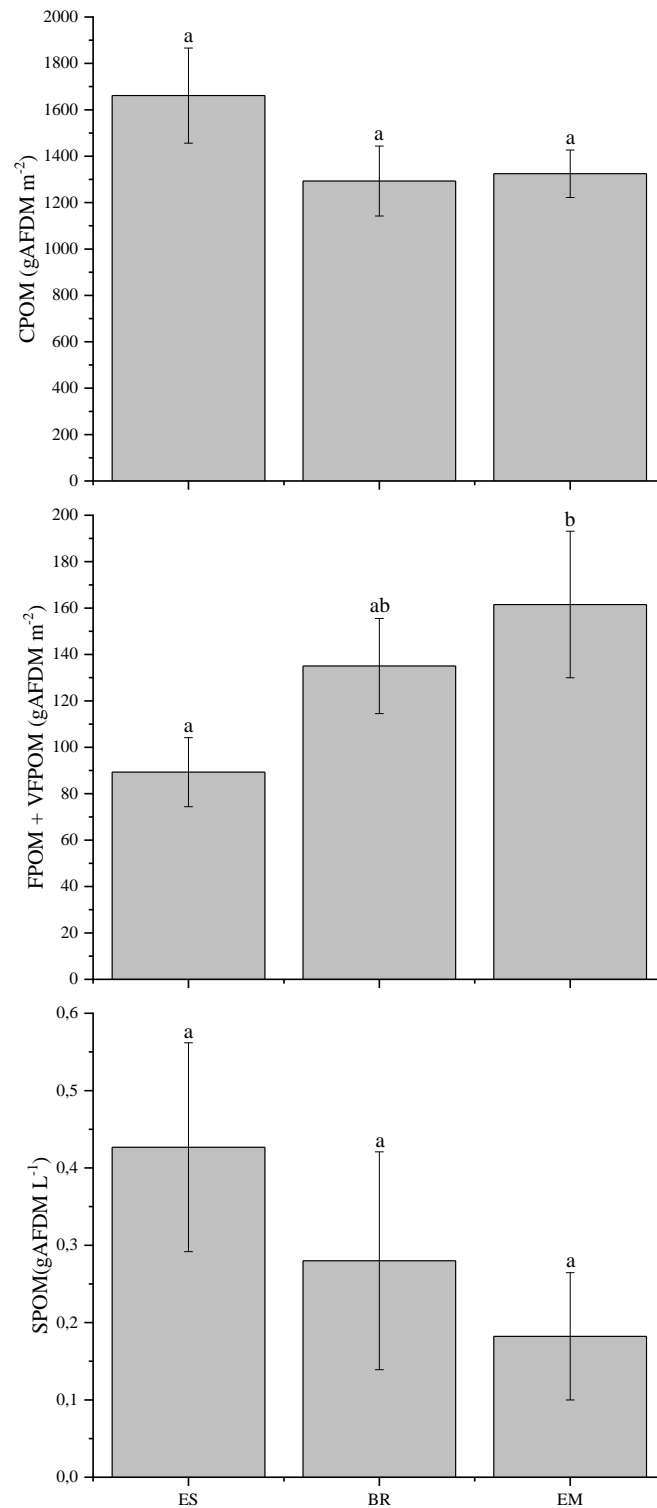
**Tabela 8.** Valores anuais médios dos recursos alimentares disponíveis para os consumidores primários nos riachos Espreado (ES), Broa (BR), Canchim (EM). NPP = produção primária líquida; AFDM = massa livre de cinzas; CPOM = material orgânico particulado grosseiro (>1 mm); FPOM = material orgânico particulado fino (0,25 mm a 1 mm); VPFOM = material orgânico particulado muito fino (0,04 mm a 0,25 mm); SPOM = material orgânico particulado em suspensão.

<b>Recurso alimentar</b>	<b>ES</b>	<b>BR</b>	<b>EM</b>
<b>NPP (gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>)</b>	35,8	34,1	8,1
<b>Material orgânico (gAFDM m<sup>-2</sup>)</b>			
<b>CPOM total</b>	1661,2	1293,0	1324,4
<b>Madeira</b>	768,0	444,1	411,8
<b>Folhas</b>	71,1	152,9	40,8
<b>Peças reprodutivas</b>	240,2	50,9	247,4
<b>Raízes</b>	36,7	69,4	4,9
<b>Miscelânea</b>	545,2	575,7	619,5
<b>VPFOM + FPOM (gAFDM m<sup>-2</sup>)</b>	89,3	135,1	161,5
<b>SPOM (gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>)</b>	13458,1	8828,3	5745,3



**Figura 4.** Valores diários médios ( $\pm 1$  SE) da produção primária bruta (GPP), respiração ecossistêmica (ER) e produção primária líquida (NPP) (em  $\text{gO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) nos riachos Espreado (ES), Broa (BR), Canchim (EM) <sup>a-b</sup> denotam diferenças ( $\alpha = 0.05$ ) usando o teste de Tukey para múltiplas comparações; valores com letras iguais não apresentaram diferenças estatísticas significativas. (Modificado de Saltarelli et al. 2018).



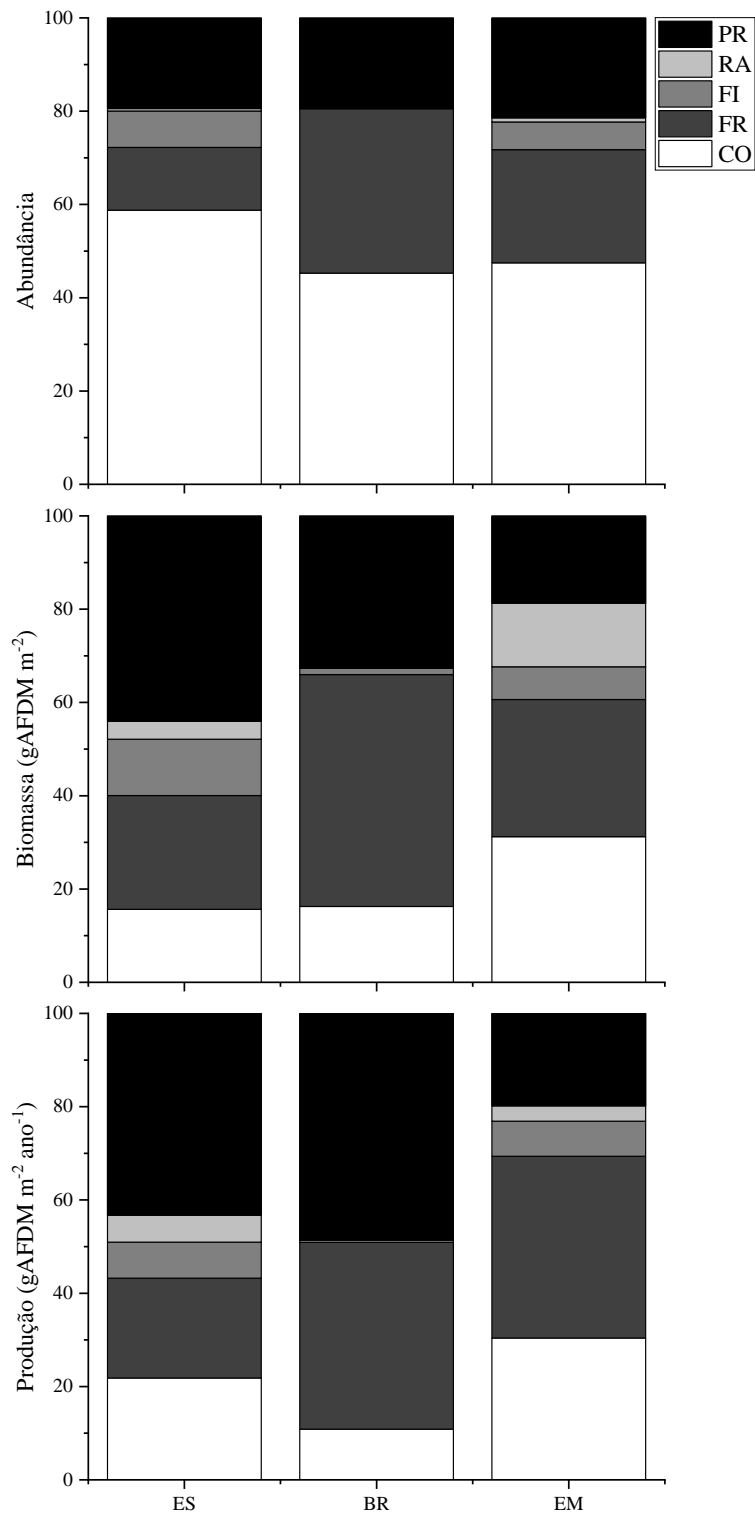


**Figura 5.** Valores anuais médios ( $\pm 1$  SE) dos estoques de materiais orgânicos particulados grosseiro (CPOM), fino e muito fino (FPOM + VFPOM) em (gAFDM m<sup>-2</sup>) e em suspensão (gAFDM L<sup>-1</sup>) nos riachos Espraiado (ES), Broa (BR), Canchim (EM) <sup>a-b</sup> denotam diferenças ( $\alpha = 0.05$ ) usando o teste de Tukey para múltiplas comparações; valores com letras iguais não apresentaram diferenças estatísticas significativas.

### 6.3. Produção secundária de macroinvertebrados aquáticos

Durante o período de estudo foram coletados e identificados 4.692 indivíduos da comunidade de macroinvertebrados aquáticos (1.322 no riacho ES, 996 no riacho BR e 2.374 no riacho EM). Os indivíduos dos grupos funcionais de alimentação coletores, fragmentadores e predadores foram responsáveis por substanciais participações nas estimativas de biomassa e produção em todos os riachos. Não foram coletados indivíduos raspadores no riacho BR. Indivíduos da família Chironomidae (Diptera) e do gênero *Triplectides* (Trichoptera: Leptoceridae) foram os principais contribuidores para as taxas de produção nos três riachos, variando de 14,1 a 20,8% e 25,1 a 35,7% das estimativas, respectivamente. As contribuições (em porcentagem) de cada grupo funcional de alimentação coletado para os valores de abundância de indivíduos, biomassa anual e produção anual estão descritas na Figura 6.

Entre os grupos funcionais de alimentação, os indivíduos coletores e fragmentadores apresentaram altas taxas de produtividade nos três riachos, com valores de 1,19 a 4,12 e 2,79 a 5,28 gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>, respectivamente. Os filtradores foram representados majoritariamente por indivíduos da família Simuliidae (Diptera) e do gênero *Smicridea* (Trichoptera: Hydropsychidae), com valores de produção variando de 0,05 a 1,02 gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>. Os indivíduos raspadores apresentaram valores relativamente baixos de produção em detrimento aos outros grupos coletados, variando de 0,46 a 0,75 gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>, enquanto indivíduos predadores apresentaram notáveis taxas de produção, variando de 2,68 a 5,64 gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup> (Tabela 9). Os resultados da análise de *bootstrap* não demonstraram diferenças estatísticas significativas para os valores totais de produção entre os riachos estudados, porém foram observadas diferenças para os valores totais de biomassa entre os riachos BR e EM (Tabela 9).



**Figura 6.** Contribuição (em %) de cada grupo funcional de alimentação coletado nos riachos do Espriado (ES), Broa (BR) e Canchim (EM), para os valores de Abundância de indivíduos, biomassa (gAFDM m<sup>-2</sup>) e produção (gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>). Coletores (CO), Fragmentadores (FR), Filtradores (FI), Raspadores (RA), e Predadores (PR).

**Tabela 9.** Valores anuais médios de biomassa (gAFDM m<sup>-2</sup>), produção (gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>), e razão produção-biomassa (P:B) para cada grupo funcional de alimentação coletado nos riachos Espraiado (ES), Broa (BR), Canchim (EM). Coletores (CO), Fragmentadores (FR), Filtradores (FI), Raspadores (RA), e Predadores (PR). Os valores entre parênteses abaixo das médias são os intervalos de confiança (90%). <sup>a-b</sup> denotam diferenças entre os riachos para os valores de biomassa; <sup>x-y</sup> denotam diferenças entre os riachos para os valores de produção; valores com letras iguais não apresentaram diferenças estatísticas significativas.

FFG	ES			BR			EM		
	Biomassa	Produção	P:B	Biomassa	Produção	P:B	Biomassa	Produção	P:B
CO	0,24 <sup>a</sup>	2,84 <sup>xy</sup>	11,8	0,16 <sup>a</sup>	1,19 <sup>x</sup>	7,3	0,54 <sup>b</sup>	4,12 <sup>y</sup>	7,6
	(0,18 - 0,31)	(1,78 - 4,38)		(0,11 - 0,23)	(0,57 - 1,93)		(0,34 - 0,79)	(2,27 - 6,58)	
FR	0,38 <sup>a</sup>	2,79 <sup>x</sup>	7,4	0,49 <sup>a</sup>	4,42 <sup>y</sup>	8,9	0,51 <sup>a</sup>	5,28 <sup>xy</sup>	10,3
	(0,27 - 0,50)	(2,01 - 3,61)		(0,41 - 0,58)	(3,74 - 5,16)		(0,33 - 0,70)	(3,60 - 7,05)	
FI	0,19 <sup>a</sup>	1,01 <sup>x</sup>	5,4	0,01 <sup>b</sup>	0,05 <sup>y</sup>	4,1	0,12 <sup>a</sup>	1,02 <sup>x</sup>	8,4
	(0,07 - 0,33)	(0,23 - 2,10)		(0,00 - 0,04)	(0,00 - 0,17)		(0,07 - 0,17)	(0,61 - 1,57)	
RA	0,06 <sup>a</sup>	0,76 <sup>x</sup>	12,6	-	-	-	0,24 <sup>a</sup>	0,44 <sup>x</sup>	1,9
	(0,01 - 0,12)	(0,21 - 1,37)		-	-		(0,08 - 0,39)	(0,18 - 0,73)	
PR	0,68 <sup>a</sup>	5,64 <sup>x</sup>	8,3	0,33 <sup>a</sup>	5,36 <sup>x</sup>	16,4	0,32 <sup>a</sup>	2,68 <sup>y</sup>	8,2
	(0,31 - 1,09)	(3,89 - 7,51)		(0,17 - 0,50)	(3,55 - 7,44)		(0,23 - 0,42)	(2,13 - 3,30)	
Total	1,55 <sup>ab</sup>	13,05 <sup>x</sup>	8,4	1,00 <sup>a</sup>	11,03 <sup>x</sup>	11,0	1,74 <sup>b</sup>	13,56 <sup>x</sup>	7,8
	(1,12 - 2,01)	(10,49 - 15,79)		(0,81 - 1,22)	(8,93 - 13,26)		(1,40 - 2,12)	(10,92 - 16,78)	

Em relação às métricas comunitárias e os parâmetros ecossistêmicos calculados, os três riachos apresentaram simultaneamente valores baixos e elevados em relação às métricas Dominância e Equitabilidade, respectivamente, sugerindo participações equilibradas entre os táxons coletados (Tabela 10). As métricas relacionadas à heterogeneidade da comunidade, Diversidade de Simpson e Diversidade de Shannon-Wiener, apresentaram valores altos, evidenciando alta diversidade e heterogeneidade nos riachos estudados. Os valores da métrica Riqueza de Margalef, sugeriu elevada riqueza de táxons em todos os riachos estudados (Tabela 10). Quanto aos parâmetros ecossistêmicos determinados pelos índices dos grupos funcionais de alimentação coletados: os três riachos apresentaram baixos valores do Índice de autotrofia, decorrente da baixa participação de indivíduos raspadores em suas comunidades (Tabela 10).

Antagonicamente, o Índice de matéria orgânica foi elevado em todos os riachos, sugerindo forte e estreita associação entre o material alóctone e a comunidade de macroinvertebrados aquáticos estudada (Tabela 10). Em todos os riachos, a sedimentação do material orgânico foi maior do que seu transporte, paralelamente, foram observados baixos valores para o Índice de estabilidade do canal (Tabela 10). Isso se deve à ausência de substratos estáveis, de forma que os canais dos riachos estudados são compostos por materiais pequenos e mais leves, como silte e areia. Em todos os riachos foram observados altos valores do Índice de controle *top-down* exercido por indivíduos predadores (Tabela 10).

**Tabela 10.** Métricas comunitárias e parâmetros ecossistêmicos determinados para os riachos do Espraiado (ES), Broa (BR) e Canchim (EM).

Métrica ou Parâmetro	ES	BR	EM
Número de táxons	31	27	38
Número de indivíduos	1322	996	2374
Dominância	0,19	0,16	0,20
Diversidade de Simpson	0,81	0,84	0,80
Diversidade de Shannon-Wiener (H')	2,21	2,19	2,24
Riqueza de Margalef	4,17	3,77	4,76
Equitabilidade	0,64	0,66	0,62
Índice de Autotrofia	0,01	0,00	0,01
Índice de Matéria orgânica	0,20	0,77	0,46
Transporte e sedimentação de matéria orgânica	0,13	0,00	0,13
Estabilidade do canal	0,12	0,00	0,10
Controle <i>top-down</i> por predadores	0,24	0,24	0,27

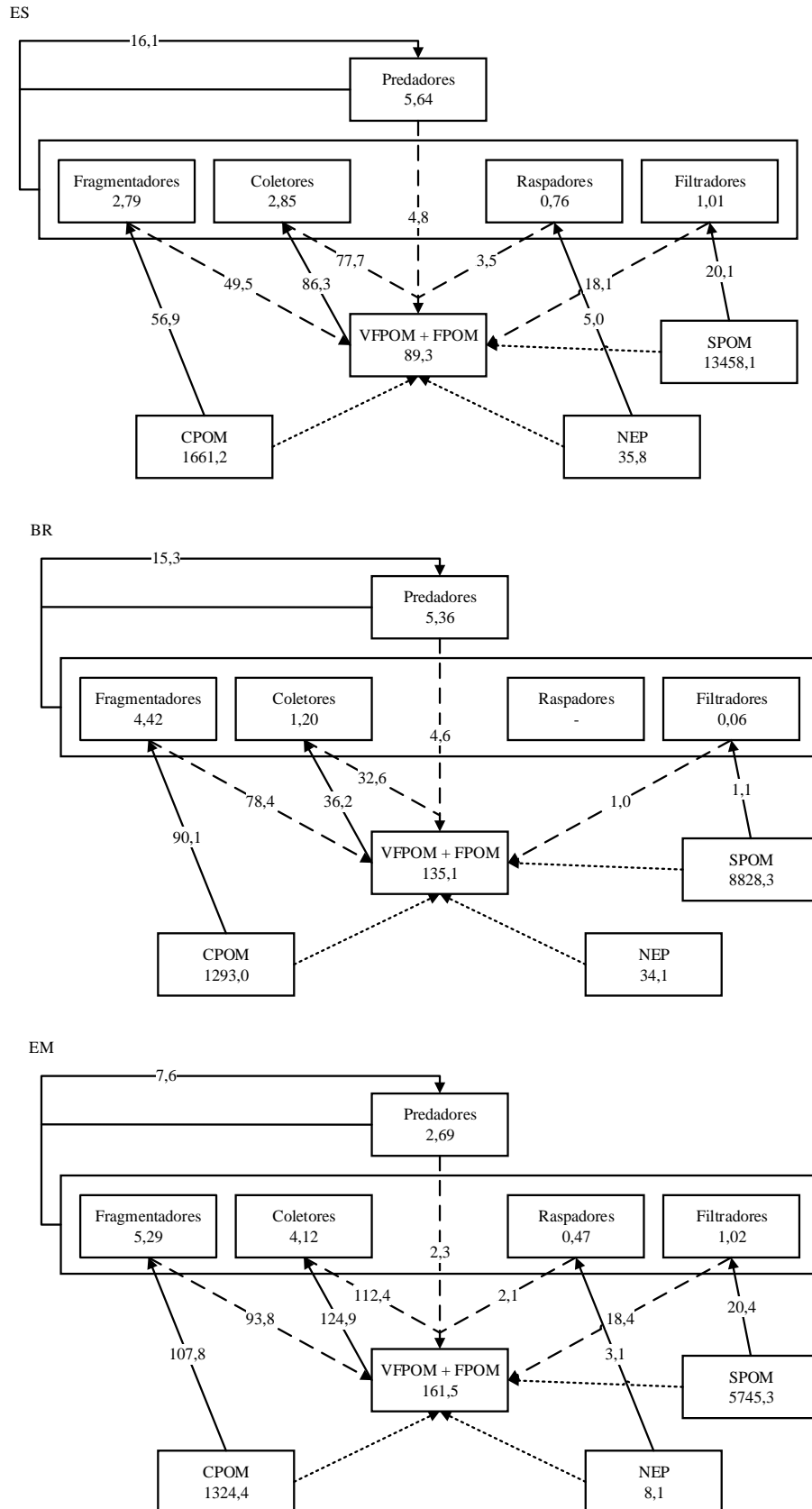
#### 6.4.Cadeias tróficas

Os indivíduos coletores e predadores consumiram porções substanciais de suas fontes de recursos alimentares, enquanto os outros grupos funcionais de alimentação não aparentaram ser limitados pela disponibilidade de recursos (Tabela 11). Os coletores consumiram 96,6% do estoque disponível de VFPOM + FPOM no riacho ES, 26,8% no riacho BR e 77,3% no riacho EM. Por sua vez, os indivíduos predadores ingeriram 123,5% da produção total de macroinvertebrados no riacho ES, 138,8% no riacho BR e 56,5% no riacho EM. As taxas de consumo de recursos dos indivíduos fragmentadores variaram entre 3,4 e 8,1% do estoque de CPOM disponíveis nos riachos, enquanto as

taxas de consumo dos indivíduos filtradores variaram entre <0.1 a 0,3% da taxa de SPOM anual disponível nos três riachos. O consumo por raspadores variou entre 14,1 a 38,3% da produção primária disponível. Os diagramas de cadeias tróficas construídos demonstraram que as vias dominantes nos riachos estudados foram aquelas provenientes de recursos alóctones (Figura 7). As vias correspondentes aos recursos alóctones (CPOM e VFPOM + FPOM) representaram majoritariamente os fluxos de energia para os consumidores primários em todos os riachos, variando de 56,9 a 107,8 a 36,2 a 124,9 gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>, respectivamente.

**Tabela 11.** Produção, consumo e excreção (gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>) pra cada grupo funcional de alimentação coletado nos riachos do Espraiado (ES), Broa (BR) e Canchim (EM). Coletores (CO), Fragmentadores (FR), Filtradores (FI), Raspadores (RA), e Predadores (PR). Recursos disponíveis para os indivíduos coletores e fragmentadores são estoques anuais médios (VFPOM + FPOM e CPOM) (gAFDM m<sup>-2</sup>). Todos os outros recursos são taxas anuais médias (gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>) de material orgânico em suspensão (Filtradores), produção primária líquida (Raspadores) e produção total (Predadores).

<b>Riacho e FFG</b>	<b>Produção</b>	<b>GPE</b>	<b>AE</b>	<b>Consumo</b>	<b>Recurso disponível</b>	<b>% consumida</b>	<b>Excreção</b>		
<b>ES</b>	FR	2,79	0,049	0,13	56,98	CPOM	1661,20	3,43	49,57
	CO	2,84	0,033	0,10	86,33	VFPOM + FPOM	89,30	96,68	77,70
	FI	1,01	0,050	0,10	20,18	SPOM	13458,10	0,15	18,16
	RA	0,76	0,150	0,30	5,05	NEP	35,80	14,10	3,53
	PR	5,64	0,350	0,70	16,11	Produção Total	13,05	123,51	4,83
<b>BR</b>	FR	4,42	0,049	0,13	90,18	CPOM	1293,00	6,97	78,46
	CO	1,20	0,033	0,10	36,27	VFPOM + FPOM	135,10	26,85	32,65
	FI	0,06	0,050	0,10	1,12	SPOM	8828,30	0,01	1,01
	RA	-	0,150	0,30	-	NEP	34,10	-	-
	PR	5,36	0,350	0,70	15,32	Produção Total	11,03	138,83	4,60
<b>EM</b>	FR	5,29	0,049	0,13	107,86	CPOM	1324,40	8,14	93,84
	CO	4,12	0,033	0,10	124,97	VFPOM + FPOM	161,50	77,38	112,47
	FI	1,02	0,050	0,10	20,44	SPOM	5745,30	0,36	18,40
	RA	0,47	0,150	0,30	3,11	NEP	8,10	38,35	2,17
	PR	2,69	0,350	0,70	7,67	Produção Total	13,58	56,50	2,30

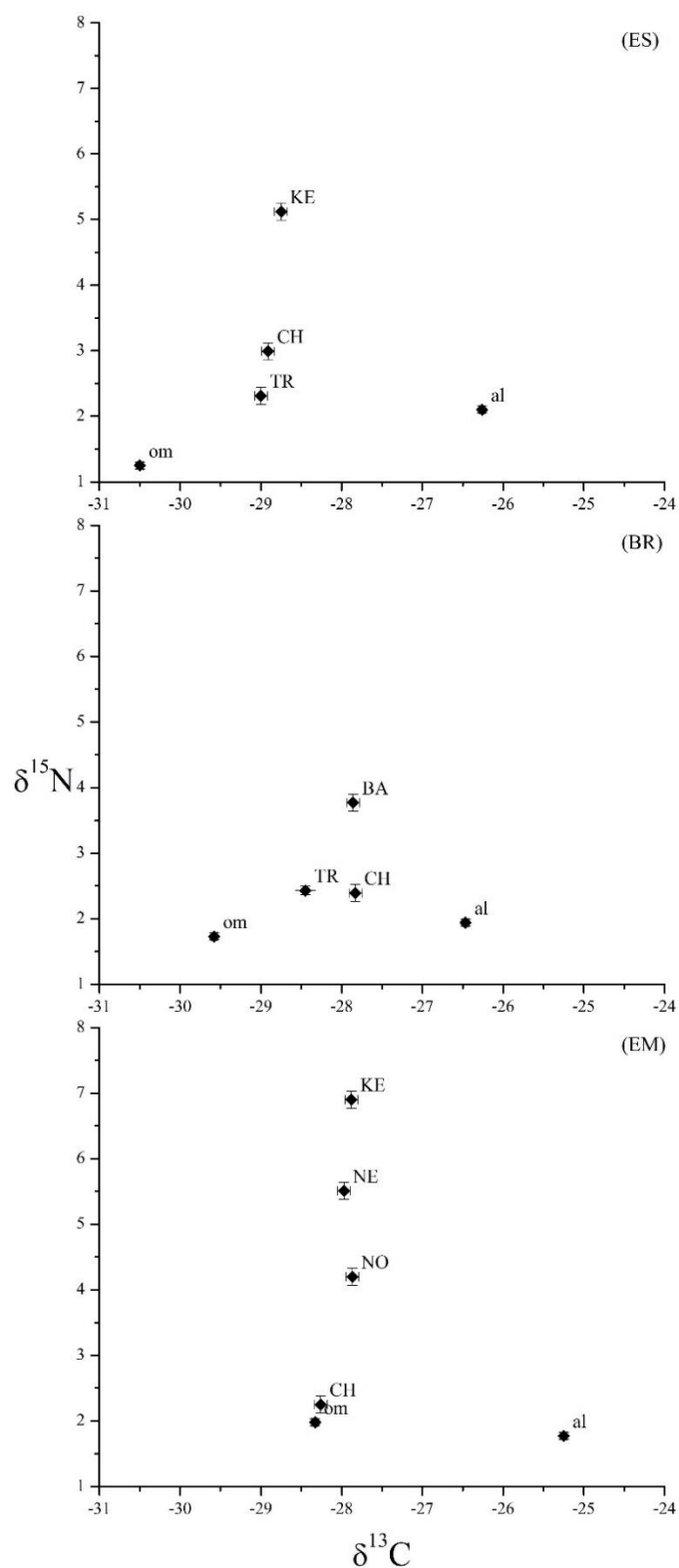


**Figura 7.** Diagramas de cadeias tróficas e fluxos (em gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>) nos riachos Espreado (ES), Broa (BR) e Canchim (EM). Setas entrando = consumo; Setas saindo = excreção; Setas pontilhadas e sem valores não foram quantificadas.



### **6.5. Isótopos estáveis**

Os resultados das análises complementares de abundância natural de isótopos estáveis de carbono ( $^{13}\text{C}$ ) e nitrogênio ( $^{15}\text{N}$ ) reforçaram que em todos os riachos estudados, a contribuição majoritária para os consumidores foi proveniente de recursos provenientes do material orgânico alóctone (Figura 8). De acordo com o diagrama construído, os consumidores dos riachos ES e EM apresentaram alta dependência dos recursos provenientes do material alóctone, enquanto no riacho BR, os consumidores aparentemente fazem uso dos recursos de ambas as fontes (autóctone e alóctone). Esse fato pode ser decorrente da ausência de indivíduos raspadores, acarretando maior disponibilidade de recursos autóctones nesse riacho. Indivíduos predadores não foram analisados no riacho BR, enquanto indivíduos raspadores não foram analisados em nenhum dos riachos estudados, devido à baixa biomassa coletada desses grupos nas amostras destinadas às análises da abundância natural de isótopos estáveis.



**Figura 8.** Diagramas de  $\delta^{13}\text{C}$  e  $\delta^{15}\text{N}$  de recursos alimentares e consumidores nos riachos Espraiado (ES), Broa (BR) e Canchim (EM). Material orgânico (om), algas (al), Chironomidae (CH), *Triplectides* (TR), *Notalina* (NO), *Barypenthus* (BA), *Neocordulia* (NE), e *Kempnyia* (KE).



## 7. DISCUSSÃO

O cerrado brasileiro é uma região relativamente pouco explorada pela literatura científica, a que necessita de melhores práticas de manejo, visando sua preservação e conservação (KLINK; MACHADO 2005). Os resultados aqui apresentados consistem nos primeiros diagramas de fluxos de energia, juntamente com estimativas de produção primária e secundária, em cadeias tróficas aquáticas presentes em riachos desse bioma. O monitoramento de importantes funções ecossistêmicas (como metabolismo dos cursos de água, dinâmica do material orgânico alóctone e produção secundária de macroinvertebrados aquáticos) permitiu o melhor entendimento dos processos que governam os cursos de água localizados nesse bioma (MARTINS et al. 2018). A avaliação desses processos em outros cursos de água, particularmente em ambientes prístinos, pode auxiliar o entendimento das características ecológicas básicas e condições de referência dos cursos de água dessa região, bem como, potencialmente auxiliar na compreensão de ambientes localizados em outras áreas de savanas tropicais.

Durante o período de estudo, foi observada alta disponibilidade de estoques de material orgânico alóctone para os consumidores primários em todos os riachos estudados. Os três riachos são bem sombreados e a cobertura do dossel não variou significativamente ao longo das estações seca e chuvosa, dessa maneira, as quantidades altas de material orgânico alóctone presentes aparentam ser a principal fonte de energia para os consumidores primários, de maneira similar aos sistemas florestais presentes em outras regiões (CUMMINS et al. 1989; CUFFNEY et al. 1990). Entretanto, apesar da rigorosa metodologia de amostragem utilizada, as frações menores (FPOM e VFPO) dos estoques de material orgânico disponíveis, aparentaram ter sido subestimadas durante o estudo.

As taxas de consumo dos indivíduos coletores nos riachos ES e EM quase excederam a disponibilidade desse recurso, enquanto as taxas de consumo dos indivíduos predadores foram maiores que a disponibilidade de presas em todos os riachos estudados, e esse padrão tem sido registrado na literatura em estudos similares (STAGLIANO; WHILES 2002; FISHER; GRAY 1983). Enquanto esse padrão pode ser relacionado a cenários semelhantes ao paradoxo de Allen (HURYN 1996), é importante levar em consideração que alguns dos recursos alimentares aqui estimados são medidas de estoques e não taxas. Estoques são comumente utilizados como valores guias para os recursos disponíveis aos

consumidores primários, entretanto, em alguns estudos como o de Colón-Gaud et al. (2008) as taxas de entradas verticais e horizontais de detritos alóctones foram utilizadas no lugar dos estoques, evitando esse problema ao comparar taxas de consumo com estoques de recursos disponíveis.

Como apontado por Dodds et al. (2017), as relações entre a vegetação ripária e os cursos de água podem atuar de inúmeras maneiras, indo além do suporte de material orgânico alóctone, sombreamento e/ou proteção contra poluentes provenientes das atividades humanas. Dodds et al. (2017) apontaram a influência significativa das raízes provenientes da vegetação ripária sobre o metabolismo dos cursos de água, bem como na flutuação do nível da água em alguns riachos do Cerrado brasileiro, incluindo no riacho ES aqui estudado. Como o presente estudo foi conduzido durante o dia, quando o nível da água é menor, devido às altas taxas de evapotranspiração, os estoques de material orgânico podem ter sido subestimados devido a menor sessão do canal observada durante o período de coleta. Em paralelo, as taxas metabólicas estimadas demonstraram que os três riachos estudados apresentaram condições heterotróficas, com taxas elevadas de respiração ecossistêmica e baixas taxas de produção primária bruta. A vegetação ripária desempenhou um papel significativo nas taxas de metabolismo, contribuindo com grandes quantidades de material orgânico alóctone e sombreamento do canal, elevando assim a respiração microbiana e reduzindo a produtividade primária devido à limitação da entrada de luz (SALTARELLI et al. 2018). Entretanto, mesmo as taxas limitadas de produção primária foram suficientes para sustentar os níveis produção secundária estimados dos indivíduos raspadores.

As estimativas de produção secundária encontradas foram altas para riachos de cabeceira. Sistemas aquáticos tropicais tendem a apresentar maior estabilidade ao longo das diferentes estações do ano, sendo capazes de suportar maiores taxas metabólicas e de ciclagem de nutrientes (TROMBONI et al. 2017), e esse fator pode acarretar um aumento nas taxas de produção secundária de diferentes grupos funcionais de alimentação (BOULTON et al. 2008). Entre os grupos funcionais de alimentação, os maiores contribuidores para as taxas de produção foram os indivíduos fragmentadores, coletores e predadores. Altas taxas de produção e biomassa desses grupos foram encontradas em todos os três riachos estudados, independentemente da estação do ano. Avaliar as taxas de produtividade secundária por meio da aplicação dos métodos não-coortes, como o de

frequência de tamanhos e crescimento instantâneo para os indivíduos fragmentadores e coletores, respectivamente, resultou em estimativas robustas e confiáveis dessa importante função ecossistêmica. A aplicação desses métodos é confiável, especialmente em regiões tropicais, onde a temperatura da água é maior e relativamente estável, e onde diversos táxons com tempos de desenvolvimento curtos e coortes sobrepostas estão presentes independentemente da estação do ano (BENKE 1993; BENKE; HURYN 2017). Durante o período de estudo, as estimativas de produção secundária foram relativamente altas quando comparadas a outros cursos de água de cabeceira em diferentes regiões e biomas, superando os valores observados por Colón-Gaud et al. (2009) em riachos de floresta tropical fluvial no Panamá (3,1 a 4,4 gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>), e também os valores obtidos por Entrekin et al. (2007) em riachos de floresta decídua nos Estados Unidos (1,2 a 3,3 gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>).

Em relação as taxas de consumo entre os grupos funcionais de alimentação coletados, apesar de suas altas taxas de produtividade os indivíduos fragmentadores apresentaram baixas taxas de consumo, processando quantidades baixas do estoque de CPOM disponível semelhante às taxas encontradas por Whiting et al. (2011) em riachos de pastagem em regiões centrais dos Estados Unidos. Esse fator sugere que esse grupo não é limitado pela disponibilidade de recursos em alguns sistemas, tanto em regiões temperadas, como tropicais. Enquanto os indivíduos fragmentadores apresentaram altas taxas de produtividade e baixas taxas de consumo de recursos, os indivíduos coletores, por sua vez, apresentaram elevadas contribuições para as estimativas totais de produção nos riachos estudados com altas taxas de consumo de seus recursos. As taxas de consumo dos indivíduos coletores variaram de 27 a 97% dos recursos disponíveis, também de maneira similar aos valores encontrados por Whiting et al. (2011). As contribuições relacionadas aos indivíduos filtradores não foram elevadas nos riachos estudados. A baixa abundância desse grupo pode estar associada à ausência de substratos estáveis, como rochas e pedregulhos nos cursos de água da região. Concomitantemente, foi encontrada uma grande diversidade de táxons predadores nos riachos estudados e isso aparenta ter elevado as taxas de produção, bem como as taxas de consumo desse grupo, sugerindo a presença de controle *top-down* por predadores nas cadeias tróficas estudadas. Esse resultado também pode estar relacionado com a presença de táxons que apresentam curto tempo de desenvolvimento, como indivíduos da subfamília Tanypodinae (Diptera: Chironomidae) e da família Ceratopogonidae (Diptera).

A baixa abundância (ausência no caso do riacho BR), biomassa e produção de indivíduos raspadores consistiram em um resultado interessante. Comumente esse fator pode ser atribuído à densa cobertura vegetal que vêm a limitar a penetração de luz e, conseqüentemente, a produção primária. Outros estudos em regiões tropicais também registraram baixas taxas de produtividade primária (COLÓN-GAUD et al. 2009), porém nessas regiões estudadas esse padrão é mais comum, por se tratarem de riachos localizados em florestas tropicais fluviais. Apesar disso, Colón-Gaud et al. (2009) observaram taxas de produção de raspadores (0,3 a 0,6 gAFDM m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>) similares às aqui apresentadas. As baixas taxas de produção de indivíduos raspadores observadas nos riachos estudados, podem também estar relacionadas à ausência de substratos estáveis, como rochas, que permitem o desenvolvimento do biofilme de algas. Outro interessante resultado observado se dá pela presença de indivíduos raspadores no riacho EM, onde foram encontrados substratos estáveis e as taxas de produção primária e metabolismo ecossistêmico estimadas sugerem o maior nível de heterotrofia entre os riachos estudados. Uma justificativa para a ocorrência e manutenção dos táxons raspadores nesse riacho se dá pela presença de girinos que se alimentam do biofilme de algas exercendo pressão *top-down* sobre esse recurso (diminuindo sua disponibilidade), porém facilitando o acesso dos macroinvertebrados aquáticos raspadores à camadas mais jovens do biofilme de algas (devido à remoção de sedimentos e células senescentes) como documentado pelos estudos de Ranvestel et al. (2004) e Colón-Gaud et al. (2010).

Entre os consumidores primários coletados durante o período de estudo, os táxons mais abundantes e produtivos foram os das famílias Chironomidae (Diptera) e Leptophlebiidae (Ephemeroptera), ambos táxons coletores, juntamente com o gênero *Triplectides* (Trichoptera: Leptoceridae), um táxon fragmentador. Os resultados obtidos pelas análises complementares da abundância natural de isótopos estáveis foram semelhantes aos observados no estudo de Neres-Lima et al. (2016) que documentou que indivíduos da família Leptophlebiidae e do gênero *Triplectides* apresentam altas taxas de assimilação de carbono proveniente de fontes terrestres em cursos de água localizados na mata atlântica, enquanto Aguiar et al. (2018) classificou os indivíduos da família Leptophlebiidae como fragmentadores, devido à sua alta dependência de recursos alóctones (acima de 70%) e seu papel desempenhado na decomposição do material orgânico bentônico (ANDRADE et al. 2017). Por outro lado, esses estudos documentaram uma elevada dependência de recursos provenientes de algas para os

indivíduos da família Chironomidae (NERES-LIMA et al. 2017), e esse fato pode estar relacionado às algas aderidas ao material orgânico particulado ingerido por esse táxon (VADEBONCOEUR; POWER 2017) e às análises realizadas ao nível de família, que podem não apresentar detalhamento ecológico confiável para indivíduos de níveis taxonômicos mais elevados (MUELLER et al. 2013).

Os resultados aqui apresentados corroboram com as predições do Conceito do Contínuo Fluvial (VANNOTE et al. 1980) e contribuem para o melhor entendimento do conceito do Gradiente Fluvial entre Biomas (DODDS et al. 2015), ao elucidar fatores que influenciem a estrutura e o funcionamento de cursos de água de um bioma relativamente pouco explorado. As fontes alimentares responsáveis pela maior parte dos fluxos de energia ao longo das cadeias tróficas aquáticas construídas foram as provenientes do material orgânico alóctone, refletindo a dominância de características associadas às cadeias tróficas aquáticas marrons (KASPARI; YANOVIK 2009), que predominam os sistemas aquáticos heterotróficos. Entretanto, a abundância de um recurso não reflete necessariamente sua real importância para a produção secundária e cadeias tróficas aquáticas (BRETT et al. 2017).

Alguns estudos sugerem que a produção de consumidores primários e secundários em pequenos riachos tropicais é governada por fontes de alimento provenientes de recursos de algas (LAU et al. 2009; NERES-LIMA et al. 2017; BRETT et al. 2017). Concomitantemente, evidências de onivoria, obtenção de recursos em diferentes níveis tróficos (GARVEY; WHILES 2016), são comuns em variados táxons de macroinvertebrados aquáticos encontrados em regiões tropicais (FRAUENDORF et al. 2013). Enquanto nosso estudo promove uma base quantitativa para o melhor entendimento das estruturas e funções ecossistêmicas de riachos localizados no Cerrado brasileiro, estudos futuros nessa região ou em outras regiões tropicais pouco investigadas devem incluir métodos traçadores, como abordagens mais amplas e completas utilizando análises de abundância natural de isótopos estáveis, experimentos de adições de nutrientes para avaliar a estequiometria ambiental e os desequilíbrios estequiométricos entre recursos e consumidores (CROSS et al. 2005), e até o mesmo o uso de espectros de ácidos graxos (NIELSEN et al. 2017), visando melhor detalhar os fluxos de energia das cadeias tróficas presentes nesses sistemas.



Enquanto a maioria dos planos de monitoramento de cursos de água em território brasileiro são baseados estritamente em características comunitárias estáticas, como abundância e biomassa, a utilização de métricas funcionais é fundamental para o melhor entendimento dos processos que governam, interferem e impactam esses ambientes. Estressores ambientais podem afetar tanto as estruturas, como as funções ecossistêmicas de maneiras variadas e por vezes contrastantes (SANDIN; SOLIMINI 2009). As funções ecossistêmicas, como a produção secundária e os fluxos de energia e nutrientes, são consideradas como base fundamental dos serviços ecossistêmicos (MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT 2005), que por sua vez podem ser traduzidos em benefícios econômicos, encorajando assim a incorporação dessas métricas funcionais em processos de monitoramento, conservação, restauração e mitigação de impactos (VERMAAT et al. 2015).

## 8. CONCLUSÕES

Ao estimar as taxas de produção secundária de macroinvertebrados aquáticos, juntamente com estimativas da produção primária e dinâmica de material orgânico alóctone, bem como, elucidando fatores relacionados aos fluxos de energia presentes nas cadeias tróficas aquáticas em riachos de Cerrado brasileiro, o desenvolvimento da presente pesquisa permitiu o estabelecimento das seguintes conclusões:

- I. Em relação às estimativas da produção secundária observadas, as taxas de produção foram relativamente altas, em detrimento a valores observados tanto em regiões temperadas, como em outras regiões tropicais. Os riachos estudados do bioma Cerrado brasileiro apresentam pronunciada estabilidade ao longo das estações do ano, suportando assim maiores taxas de produtividade secundária e conseqüentemente maiores taxas de ciclagem de nutrientes. Entre os grupos funcionais de alimentação dos macroinvertebrados aquáticos coletados, os indivíduos coletores e fragmentadores tiveram maior contribuição para as estimativas de produção secundária entre os consumidores primários, sugerindo a presença características associadas às cadeias tróficas marrons nas bases de produção dos riachos estudados. Para os consumidores secundários foram observadas as maiores taxas de produção secundária estimadas, sugerindo que as cadeias tróficas nos sistemas estudados são controladas pela presença desses indivíduos predadores, no lugar da disponibilidade de recursos de basais. A composição e estrutura da comunidade de macroinvertebrados aquáticos coletados durante o estudo corroboram com as predições apresentados pelo conceito do Contínuo Fluvial (VANNOTE et al. 1980), onde riachos de cabeceira, particularmente sombreados, possuem a comunidade formada majoritariamente por predadores e indivíduos especializados em se alimentar de material orgânico alóctone proveniente das margens.
  
- II. A produção secundária se demonstrou uma variável dinâmica confiável que pode ser utilizada para mensurar importantes aspectos ecossistêmicos em cursos de água. As metodologias de amostragem e avaliação utilizadas pelo presente estudo para a estimativa da produtividade secundária foram adequadas para a determinação dos níveis dessa função ecossistêmica. A comunidade de macroinvertebrados aquáticos nos riachos estudados foi composta por táxons com ciclos de vida curtos e coortes

sobrepostas, ambas características decorrentes de fatores como alta disponibilidade de recursos e temperaturas relativamente estáveis e elevadas. A utilização dos métodos de frequência de tamanhos e de crescimento instantâneo é indicada na avaliação da produção secundária nesses sistemas, resultando em dados e informações representativos sobre riachos preservados de um importante bioma tropical.

- III. Em relação às bases de produção e às cadeias tróficas aquáticas estudadas, os recursos provenientes do material orgânico alóctone foram observados de forma abundante e contribuíram notavelmente para os fluxos de energia nas cadeias tróficas de fluxo construídas, refletindo características predominantemente heterotróficas, novamente associadas às cadeias tróficas marrons. Adicionalmente, a composição dos grupos dos grupos funcionais de alimentação, suas estimativas de produção secundária e análise de abundância natural de isótopos estáveis confirmaram a hipótese de que os curso de água estudados apresentariam características majoritariamente heterotróficas e que o material orgânico alóctone deveria dominar tanto a base de produção, como os fluxos de energia nas cadeias tróficas aquáticas estudadas.
- IV. O maior questionamento levantado pela presente pesquisa reside no fato de que um recurso alimentar encontrado de forma abundante, não necessariamente pode ser interpretado como um recurso de alta qualidade. As cadeias tróficas aquáticas estudadas foram construídas a partir do consumo proveniente da eficiência de assimilação de cada grupo funcional de alimentação e essa metodologia estima estritamente a quantidade de recursos necessária para sustentar níveis tróficos superiores, quantificados pelas estimativas da produção secundária. Entretanto, a presente metodologia não aborda as diferentes demandas nutricionais de cada grupo funcional de alimentação. Futuro estudos em cursos de água tropicais, preservados ou não, devem abordar essas questões a partir da estimativa da produção secundária, juntamente com abordagens relacionadas à estequiometria ambiental ou espectros de ácidos graxos.
- V. Rios e riachos são ambientes onde inúmeras estruturas e processos ecossistêmicos ocorrem simultaneamente, sendo diretamente influenciados pela presença da

vegetação ripária em seus entornos. A compreensão clara e melhor entendimento de como esses processos ocorrem em ambientes preservados é de fundamental importância para sua preservação e manutenção dos serviços ecossistêmicos promovidos por esses sistemas. Os planos de monitoramento brasileiros são limitados à utilização de métricas comunitárias estáticas, tornando a inclusão de funções ecossistêmicas em processos de avaliação fundamental para o melhor manejo e preservação desses ambientes. A principal vantagem da incorporação de métricas funcionais se dá pela sua capacidade de conversão em benefícios econômicos, podendo assim encorajar sua utilização.



## 9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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

AGUIAR, A. C. F.; NERES-LIMA, V.; MOULTOM, T. P. Relationships of shredders, leaf processing and organic matter along a canopy cover gradient in tropical streams. **Journal of Limnology**, v. 77, p. 109 – 120, 2018.

ALLAN, J. D. **Stream Ecology**. Chapman and Hall, 1995.

ANDRADE, C. M.; NERES-LIMA, V.; MOULTOM, T. P. Differentiating the role of shrimps and aquatic insects in leaf processing in a Neotropical stream. **Marine and Freshwater Research**, v. 68, p. 1695 – 1703, 2017.

BAXTER, C. V.; FAUSCH, K. D.; SAUNDERS, W.C. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. **Freshwater Biology**, v. 50, p. 201 – 220, 2005.

BECKER, C. G. et al. Habitat split and the global decline of amphibians. **Science**, v. 318, p. 1775 – 1777, 2007.

BENKE, A. C. A modification of the Hynes method for estimating secondary production with particular significance for multivoltine populations. **Limnology and Oceanography**, v. 24, p. 168 – 171, 1979.

BENKE, A. C. Secondary Production of aquatic insects. In: **Ecology of aquatic insects**. Prager Scientific, 1984. p. 289 – 322.

BENKE, A. C. Baldi Memorial Lecture: Concepts and patterns of invertebrate production in running waters. **Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie**, v. 25, p. 15 – 38, 1993.

BENKE, A. C. Secondary Production as part of bioenergetic theory – Contributions from freshwater benthic science. **River Research and Applications**, v. 26, p. 36 – 44, 2010.

BENKE, A. C. River food webs: an integrative approach to bottom-up flow webs, top-down impact webs, and trophic position. **Ecology**, v. 99, p. 1370 – 1381, 2018.

BENKE, A. C.; HURYN, A. D. Benthic invertebrate production – facilitating answers to ecological riddles in freshwater ecosystems. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 29, p. 264 – 285, 2010.

BENKE, A. C.; HURYN, A. D. Secondary production and quantitative food webs. In: **Methods in stream ecology: Volume 2 – Ecosystem Function**, 3<sup>a</sup> ed. Academic Press/Elsevier, 2017. p. 235 – 254.

BENKE, A. C.; WALLACE, J. B. Trophic basis of production among net-spinning caddisflies in a southern Appalachian stream. **Ecology**, v. 61, p. 108 – 118, 1980.

BENKE, A. C.; WALLACE, A. D. Trophic basis of production among riverine caddisflies: implications for food web analysis. **Ecology**, v. 78, p. 1132 – 1145, 1997.

BENKE, A. C.; WHILES, M. R. Life table vs. secondary production analysis – relationships and usage in ecology. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 30, p. 1024 – 1032, 2011.

BENKE, A. C. et al. Length-mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeastern United States. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 18, p. 308 – 343, 1999.

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

BONADA, N. et al. Developments in Aquatic Insect Biomonitoring: A Comparative Analysis of Recent Approaches. **Annual Review of Entomology**, v. 51, p. 495 – 523, 2006.

BOULTON, A. J. et al. Are tropical streams ecologically different from temperate streams? In: **Tropical stream ecology**, Academic Press/Elsevier, 2008. p. 257 – 284.

BOYERO, L.; BAILEY, R. C. Organization of macroinvertebrate communities at a hierarchy of spatial scales in a tropical stream. **Hydrobiologia**, v. 464, p. 219 – 225, 2001.

BRAND, C.; MISERENDINO, M. L. Life cycle phenology, secondary production, and trophic guilds of caddisfly species in a lake-outlet stream of Patagonia. **Limnologia**, v. 42, p. 108 – 117, 2012.

BRETT, M. T. et al. How important are terrestrial organic carbon inputs for secondary production in freshwater ecosystems? **Freshwater Biology**, v. 62, p. 833 – 853, 2017.

CABEZAS, A. et al. Hydrologic and landscape changes in the Middle Ebro River (NE Spain): implications for restoration and management. **Hydrology and Earth System Sciences**, v. 14, p. 1655 – 1668, 2009.

CARDINALE, B. J. et al. Biodiversity loss and its impacts on humanity. **Nature**, v. 486, doi: [10.1038/nature11148](https://doi.org/10.1038/nature11148), 2012.

CARTER, J. L.; RESH, V. H.; HANNAFORD, M. J. Macroinvertebrates as Biotic Indicators of Environmental Quality In: **Methods in stream ecology: Volume 2 – Ecosystem Function**, 3<sup>a</sup> ed. Academic Press/Elsevier, 2017. p. 293 – 318.

CIANCIARUSO, M. V. et al. Seasonal variation of hyperseasonal Cerrado in Emas National Park, central Brazil. **Flora**, v. 200, p. 345 – 353, 2005.

COLÓN-GAUD, C. et al. Allochthonous litter inputs, organic matter standing stocks and organic seston dynamics in upland Panamanian streams: Potential effects of larval amphibians on organic matter dynamics. **Hydrobiologia**, v. 603, p. 301 – 312, 2008.

COLÓN-GAUD, C. et al. Assessing ecological responses to catastrophic amphibian declines: Patterns of macroinvertebrate production and food web structure in upland Panamanian streams. **Limnology and Oceanography**, v. 54, p. 331 – 343, 2009.

COLÓN-GAUD, C. et al. Potential functional redundancy and resource facilitation between tadpoles and insect grazers in tropical headwater streams. **Freshwater Biology**, v. 2077 – 2088, 2010.

CROSS, W. F. et al. Contrasting response of stream detritivores to long-term nutrient enrichment. **Limnology and Oceanography**, v. 50, p. 1730 – 1739, 2005.

CROSS, W. F. et al. Whole-system nutrient enrichment increases secondary production in a detritus-based ecosystem. **Ecology**, v. 87, p. 1556 – 1565, 2006.

CUFFNEY, T. F.; WALLACE, J. B.; LUGTHART, G. J. et al. 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. Trophic relationships of aquatic insects. **Annual Review of Entomology**, v. 18, p. 183 – 206, 1973.

CUMMINS, K. W. Structure and function of stream ecosystems. **BioScience**, v. 24, p. 631 – 641, 1974.

CUMMINS, K. W. et al. Shredders and Riparian Vegetation. **BioScience**, v. 39, p. 24 – 30, 1989.

CUSSON, M; BOURGET, E. Global patterns of macroinvertebrate production in marine benthic habitats. **Marine Ecology Progress Series**, v. 297, p. 1 – 14, 2005.

DENIRO, M. J.; EPSTEIN, S. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v. 45, p. 341 – 351, 1981.

DODDS, W. K. Trophic state, eutrophication and nutrient criteria in streams. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 22, p. 669 – 676, 2007.

DODDS, W. K.; WHILES, M. R. **Freshwater Ecology: Concepts and Environmental Applications of Limnology**, 2<sup>a</sup> ed. Academic Press/Elsevier, 2010.

DODDS, W. K. et al. Quantification of nitrogen cycle in a prairie stream. **Ecosystems**, v. 3, p. 574 – 589, 2000.

DODDS, W. K. et al. The Stream Biome Gradient Concept: factors controlling lotic systems across broad biogeographic scales. **Freshwater Science**, v. 34, p. 1 – 19, 2015.

DODDS, W. K. et al. The root of the problem: Direct influence of riparian vegetation on estimation of stream ecosystem metabolic rates. **Limnology and Oceanography: Letters**, v. 2, p. 9 – 17, 2017.

DOLBETH, M. et al. Secondary production as a tool for better understanding of aquatic ecosystems. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 69, p. 1230 – 1253, 2012.

DOWNING, J. A. Assessing of secondary production: the first step. In: **A manual on the assessment of secondary productivity in fresh waters**. Blackwell Scientific Publications, 1984.

EFRON, B.; TIBSHIRANI, R. **An introduction to the bootstrap**. Chapman and Hall, 1993.

EHLERINGER, J. R.; RUNDEL, P. W.; NAGY, K. A. Stable isotopes in physiological ecology and food web research. **Trend in Ecology and Evolution**, v. 1, p. 42 – 45, 1986.

ENTREKIN, S. A. et al. Macroinvertebrate secondary production in 3 forested streams of the upper Midwest, United States. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 26, p. 472 – 490, 2007.

FISHER, S. G.; GRAY, L. J. Secondary production and organic matter processing by collector macroinvertebrates in a desert stream. **Ecology**, v. 64, p. 1217 – 1224, 1983.

FRAUENDORF, T. C. et al. Energy flow and the trophic basis of macroinvertebrate and amphibian production in a neotropical stream food web. **Freshwater Biology**, v. 58, p. 1340 – 1352, 2013.

GARVEY, J. E.; WHILES, M. R. **Trophic Ecology**, CRC Press, 2016.

GILLER, P. S. et al. Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. **Oikos**, v. 104, p. 423 – 436, 2004.

GRAÇA, M. A. S.; CANHOTO, C. Leaf litter processing in low order streams. **Limnetica**, v. 25, p. 1 – 10, 2006.

GREGORY, S. V. et al. An ecosystem perspective of riparian zones: focus on links between land and water. **BioScience**, v. 41, p. 540 – 555, 1991.

HALL, R. O.; WALLACE, J. B.; EGGERT, S. L. Organic matter flow in stream food webs with reduced detrital resource base. **Ecology**, v. 81, p. 3445 – 3463, 2000.

HAMADA, N.; THORP, J.; ROGERS, D. C. **Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates: Volume 3 – Keys to Neotropical Hexapoda**, 4<sup>a</sup> ed. Academic Press/Elsevier, 2018.

HAMILTON, A. L. On estimating annual production. **Limnology and Oceanography**, v. 14, p. 771 – 782, 1969.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica**.

HAUER, F. R.; BENKE, A. C. Influence of temperature and river hydrograph on black fly growth rates in a subtropical blackwater river. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 6, p. 251 – 261, 1987.

HAUER, F. R.; RESH, V. H. Macroinvertebrates In: **Methods in stream ecology: Volume 1 – Ecosystem Structure**, 3<sup>a</sup> ed. Academic Press/Elsevier, 2017. p. 297 – 319.

HERSHEY, A. E. et al. Stable Isotopes in Stream Food Webs. In: **Methods in stream ecology: Volume 2 – Ecosystem Function**, 3<sup>a</sup> ed. Academic Press/Elsevier, 2017. p. 3 – 20.

HILL, W. R. Light. In: **Methods in stream ecology: Volume 1 – Ecosystem Structure**, 3<sup>a</sup> ed. Academic Press/Elsevier, 2017. p. 121 – 127.

HURYN, A. D. An appraisal of the Allen paradox in a New Zealand trout stream. **Limnology and Oceanography**, v. 31, p. 243 – 252, 1996.

HURYN, A. D. Ecosystem-level evidence for top-down and bottom-up control of production in a grassland stream system. **Oecologia**, v. 115, p. 173 – 183, 1998.

HURYN, A. D.; WALLACE, J. B. A method for obtaining *in situ* growth rates of larval Chironomidae (Diptera) and its application to studies of secondary production. **Limnology and Oceanography**, v. 31, p. 216 – 222, 1986.

HURYN, A. D.; WALLACE, J. B. Life History and Production of Stream Insects. **Annual Review of Entomology**, v. 45, p. 83 – 110, 2000.

HUTCHENS, J. J. Jr.; WALLACE, J. B.; GRUBAUGH, J. W. Transport and Storage of Fine Particulate Organic Matter In: **Methods in stream ecology: Volume 2 – Ecosystem Function**, 3<sup>a</sup> ed. Academic Press/Elsevier, 2017. p. 37 – 53.

HUTTUNEN, K. L. et al. Testing for temporal coherence across spatial extents: the roles of climate and local factors in regulating stream macroinvertebrate dynamics. **Ecography**, v. 37, p. 599 – 608, 2014.

HYNES, H. B. N. **The Ecology of Running Waters**, Univeristy of Toronto Press, 1970.

HYNES, H. B. N. Baldi Memorial Lecture: The stream and its valley. **Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie**, v. 19, p.1 – 15, 1975.

HYNES, H. B. N.; COLEMAN, N. J. A simple method of assessing the annual production of stream benthos. **Limnology and Oceanography**, v. 13, p. 569 – 573, 1968.

JACKSON, J. K.; SWEENEY, B. W. Egg and larval development times for 35 species of tropical stream insects from Costa Rica. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 14, p. 115 – 130, 1995.

JACOBSEN, D. et al. Macroinvertebrates: Composition, Life Histories and Production. In: **Tropical stream ecology**, Academic Press/Elsevier, 2008. p. 65 – 105.

KASPARI, M.; YANOVIK, S. P. Biogeochemistry and the structure of tropical brown food webs. **Ecology**, v. 90, p. 3342 – 3351, 2009.

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. Conservation of the Brazilian Cerrado. **Conservation Biology**, v. 19, p. 707 – 713, 2005.

KONRAD, C. P.; BRASHER, A. M. D.; MAY, J. T. Assessing streamflow characteristics as limiting factors on benthic invertebrate assemblages in streams across the western United States. **Freshwater Biology**, v. 53, p. 1983 – 1998, 2008.

LAMOUREX, N.; DOLÉDEC, S.; GAYRAUD, S. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 23, p. 449 – 466, 2004.

LAU, D. C. P.; LEUNG, K. M. Y.; DUDGEON, D. Are autochthonous foods more important than allochthonous resources to benthic consumers in tropical headwater streams? **Journal of the North American Benthological Society**, v. 28, p. 426 – 439, 2009.

LAWTON, J. H. Feeding and food energy assimilation in larvae of the damselfly *Pyrrosoma nymphula* (Sulz.) (Odonata: Zygoptera). **Journal of Animal Ecology**, v. 40, p. 385 – 423, 1970.

LEES, A. C.; PERES, C. A. Conservation value or remnant riparian forest corridors of varying quality for Amazonian birds and mammals. **Conservation Biology**, v. 22, p. 439 – 449, 2008.

LEPORI, F.; PALM, D.; MALMQVIST, B. Effects of stream restoration on ecosystem functioning: detritus retentiveness and decomposition. **Journal of Applied Ecology**, v. 42, p. 228 – 238, 2005.

LIMA, W. P.; ZAKIA, M. J. B. Hidrobiologia de matas ciliares. In: **Matas Ciliares: Conservação e Recuperação**. USP Editora, 2001, p. 33 – 44.

LINDEMAN, R. L. The trophic-dynamic aspect of ecology. **Ecology**, v. 23, p. 399 – 417, 1942.

MARCARELLI, A. M. et al. Quantity and quality: unifying food web and ecosystem perspectives on the role of resource subsidies in freshwaters. **Ecology**, v. 92, p. 1215 – 1225, 2011.

MARTINS, I. et al. Regionalization is key establishing reference conditions for neotropical savanna streams. **Marine and Freshwater Research**, v. 69, p. 82 – 94, 2018.

MASESE, F. O. et al. Litter processing and shredder distribution as indicators of riparian and catchment influences on ecological health of tropical streams. **Ecological Indicators**, v. 46, p. 23 – 37, 2014.

MERRIT, R. W.; CUMMINS, K. W.; BERG, M. B. **An introduction to the aquatic insects of North America**. 4<sup>a</sup> ed. Kendall/Hunt, 2008.

MERRIT, R. W.; CUMMINS, K. W.; BERG, M. B. Trophic Relationships of Macroinvertebrates. In: **Methods in stream ecology: Volume 1 – Ecosystem Structure**, 3<sup>a</sup> ed. Academic Press/Elsevier, 2017. p. 413 – 433.

MILLENIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. **Ecosystems and Human Well-being: Synthesis**. Island Press, 2005.

MINAGAWA, M.; WADA, E. Stepwise enrichment of <sup>15</sup>N along food chains: Further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v. 48, p. 1135 – 1140, 1984.

MUELLER, M.; PANDER, J.; GEIST, J. Taxonomic sufficiency in freshwater ecosystems: effects of taxonomic resolution, functional traits, and data transformation. **Freshwater Science**, v. 32, p. 762 – 778, 2013.

NAIMAN, R. J.; DÉCAMPS, H.; MCCLAIN, M. E. **Riparian Ecology, Conservation and Management of Streamside Communities**. Academic Press/Elsevier, 2005.

NERES-LIMA, V. et al. High importance of autochthonous basal food source for the food web of a Brazilian tropical stream regardless of shading, **International Review of Hydrobiology**, v. 101, p. 132-142, 2016.

NERES-LIMA, V. et al. Allochthonous and autochthonous carbon flows in food webs of tropical forest streams. **Freshwater Biology**, v. 62, p. 1012 – 1023, 2017.

NIELSEN, J. M. et al. Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 9, p. 278 – 291, 2017.

NOVAK, J. M. et al. Riparian zone impact on phosphorus movement to a Coastal Plain black water stream. **Journal of Soil and Water Conservation**, v. 57, p. 127 – 133, 2002.

ODUM, E. P. The Strategy of Ecosystem Development. **Science**, v. 164, p. 262 – 270, 1969.

ODUM, E. P. **Fundamentals of ecology**. Saunders Philadelphia, 1971.

OLIVEIRA-FILHO, A. T.; RATTER, J. Vegetation physiognomies and woody flora of Cerrado biome. In: **The Cerrado of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna**. Columbia University Press, 2002.

PERRY, W. B. et al. Energetics, growth, and production of benthic insect assemblage in a neotropical stream. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 17, p. 443 – 463, 1987.

PETERSON, B. J.; FRY, B. Stable isotopes in ecosystem studies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 18, p. 293 – 320, 1987.

POFF, N. L.; HURYN, A. D. Multi-scale determinants of secondary production in Atlantic salmon (*Salmo salar*) streams. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 55, p. 201 – 217, 1998.

POST, D. M. Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions. **Ecology**, v. 83, p. 703 – 718, 2002.

RAMÍREZ, A.; GUTIÉRREZ-FONSECA, P. E. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. **Revista de Biología Tropical**, v. 62, p. 155 – 167, 2014.

RANVESTEL, A. W. et al. Neotropical tadpoles influence stream benthos: evidence for the ecological consequences of decline in amphibian populations. **Freshwater Biology**, v. 49, p. 274 – 285, 2004.

RATTER, J. A.; BRIDGEWATER, S.; RIBERIO, J. F. Biodiversity patterns of the woody vegetation of the Brazilian Cerrados. In: **Neotropical savannas and seasonally dry forests**, Boca Raton, 2006, p. 31 – 66.

REID, A. J. et al. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. **Biological Reviews**, doi: [10.1111/brv.12480](https://doi.org/10.1111/brv.12480), 2018.

RESH, V. H. Which group is best? Attributes of different biological assemblages used in freshwater biomonitoring programs. **Environmental Monitoring and Assessment**, v. 138, p. 131 – 138, 2008.

ROBERTS, W. M.; STRUTTER, M. I.; HAYGARTH, P. M. Phosphorus retention and remobilization in vegetated buffer strips: a review. **Journal of Environmental Quality**, v. 41, p. 389 – 399, 2012.

SALTARELLI, W. A. et al. Variation of stream metabolism along a tropical environmental gradient. **Journal of Limnology**, doi: [10.4081/jlimnol.2018.1717](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2018.1717), 2018.

SANDIN, L.; SOLIMINI, A. G. Freshwater ecosystem structure-function relationships: from theory to application. **Freshwater Biology**, v. 54, p. 2017 – 2024, 2009.

SANO, E. E. et al. Mapeamento semidetalhado do uso da terra do Bioma Cerrado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, p. 153 – 156, 2008.

SANO, E. E. et al. Land cover mapping of the tropical savana region in Brazil. **Environmental Monitoring and Assessment**, v. 166, p. 133 – 124, 2010.

SCHOENLY, K.; BEAVER, R.; HEUMIER, T. On the trophic relations of insects: a food web approach. **American Naturalist**, v. 137, p. 597 – 638, 1992.

SNYDER, C. D. et al. Influences of upland and riparian land use patterns on stream biotic integrity. **Landscape Ecology**, v. 18, p. 647 – 664, 2003.

STAGLIANO, C. D.; WHILES, M. R. Macroinvertebrate production and trophic structure in a tallgrass prairie headwater stream. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 21, p. 97 – 113, 2002.

STATZNER, B. et al. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of trait patterns in least impacted river reaches. **Freshwater Biology**, v. 50, p. 2136 – 2161, 2005.

STEINMAN, A. D.; DUHAMEL, S. Phosphorus Limitation, Uptake, and Turnover in Benthic Stream Algae. In: **Methods in stream ecology: Volume 2 – Ecosystem Function**, 3<sup>a</sup> ed. Academic Press/Elsevier, 2017. p. 197 – 218.

STEWART, J. S. et al. Influences of watershed, riparian-corridor, and reach-scale characteristics on aquatic biota in agricultural watersheds. **Journal of the American Water Resources Association**, v. 37, p. 1475 – 1487, 2001.

SUBALUSKY, A. L.; POST, D. M. Context dependency of animal subsidies. **Biological Reviews**, doi: [10.1111/brv.12465](https://doi.org/10.1111/brv.12465), 2018.

SWEENEY, B. W. et al. Riparian deforestation, stream narrowing, and loss of stream ecosystem services. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 101, p. 14132 – 14137, 2004.

TREVISAN, A.; HEPP, L. U. Dinâmica de componentes químicos vegetais e fauna associada ao processo de decomposição de espécies arbóreas em um riacho do norte do Rio Grande do Sul, Brasil. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 2, p. 55 – 60, 2007.

TROMBONI, F. et al. Heterogeneity and scaling of photosynthesis, respiration, and nitrogen uptake in three Atlantic Rainforest streams. **Ecosphere**, v. 8, 1 – 19, 2017.

VADEBONCOEUR, Y.; POWER, M. E. Attached Algae: The Cryptic Base of Inverted Trophic Pyramids in Freshwaters. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 48, p. 97 – 113, 2017.

VANNOTE, R. L. et al. The River Continuum Concept. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 37, p. 130 – 137, 1980.



VERHOEVEN, J. T. A. et al. Regional and global concerns over wetlands and water quality. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 21, p. 96 – 103, 2006.

VERMAAT, J. E. et al. Assessing the societal benefits of river restoration using the ecosystem services approach. **Hydrobiologia**, v. 769, p. 121 – 135, 2015.

VON SCHILLER, D. et al. River ecosystem processes: A synthesis of approaches, criteria of use and sensitivity to environmental stressors. **Science of the Total Environment**, v. 596, p. 465 – 480, 2017.

VÖROSMARTY, C. J. et al. Global threats to human water security and river biodiversity. **Nature**, v. 467, p. 555 – 561, 2010.

WALLACE, J. B. et al. Effects of resource limitation on a detrital-based ecosystem. **Ecological Monographs**, v. 69, p. 409 – 442, 1999.

WALLACE, J. B.; GRUBAUGH, J. W.; WHILES, M. R. Biotic Indices and Stream Ecosystem Processes: Results from an Experimental Study. **Ecological Applications**, v. 6, p. 140 – 151, 1996.

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

WALSH, C. J. et al. The urban stream syndrome: current knowledge and the search for a cure. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 24, 706 – 723.

WALTHER, D. A. et al. Assemblage-level estimation of nontanypodinae chironomids growth and production in a southern Illinois stream. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 25, p. 444 – 452, 2006.

WALTHER, D. A.; WHILES, M. R. Secondary production in a southern Illinois headwater stream: relationships between organic matter standing stocks and macroinvertebrate productivity. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 30, p. 357 – 373, 2011.

WATERS, T. F. Secondary production in inland waters. **Advances in Ecological Research**, v. 10, p. 91 – 164, 1977.

WEIFELHOFER, G.; WARINGER, J. A. Allochthonous input of coarse particulate organic matter (CPOM) in a first to fourth order Austrian forest stream. **International Review of Hydrobiology**, v. 79, p. 461 – 471, 1994.

WHITING, D. P.; WHILES, M. R., STONE, M. L. Patterns of macroinvertebrate production, trophic structure, and energy flow along a tallgrass prairie stream continuum. **Limnology and Oceanography**, v. 56, p. 887 – 898, 2011.

WOOD, M. Statistical inference using bootstrap confidence intervals. **Significance**, v. 1, p. 180 – 182, 2004.

WOODWARD, G.; SPEIRS, D. C.; HILDREW, A. G. Quantification and Resolution of a Complex, Size-structured Food Web. **Advances in Ecological Research**, v. 36, p. 85 – 135, 2005.





***EESC • USP***