UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**Macroinvertebrados aquáticos associados ao folhicho em
riachos de Mata Atlântica**

Elisa Yokoyama

Tese apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de
Ribeirão Preto-USP, como parte das
exigências para obtenção do título
de Doutor em Ciências - Área:
Entomologia

RIBEIRÃO PRETO - SP

2012

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**Macroinvertebrados aquáticos associados ao folhicho em
riachos de Mata Atlântica**

Elisa Yokoyama

Orientador: Pitágoras C. Bispo

Tese apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de
Ribeirão Preto-USP, como parte
das exigências para obtenção do
título de Doutor em Ciências -
Área: Entomologia

RIBEIRÃO PRETO - SP

2012

Yokoyama, Elisa

Macroinvertebrados aquáticos associados ao folhiço em riachos de Mata Atlântica. Ribeirão Preto, 2012. viii+136p.

Tese de Doutorado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – Universidade de São Paulo, Área de concentração: Entomologia.

Orientador: Bispo, Pitágoras da Conceição

1. Decomposição foliar. 2. Mesohábitats. 3. Composição faunística. 4. Resistência foliar.

Aos meus pais, Tokuji e Helena.

“Hannah, can you hear me? Wherever you are, look up Hannah! The clouds are lifting! The sun is breaking through! We are coming out of the darkness into the light! We are coming into a new world; a kindlier world, where men will rise above their hate, their greed, and brutality. Look up, Hannah! The soul of man has been given wings and at last he is beginning to fly. He is flying into the rainbow! Into the light of hope, into the future! The glorious future, that belongs to you, to me and to all of us. Look up, Hannah. Look up!”

The Great Dictator - 1940

Agradecimentos

Ao meu orientador Pitágoras C. Bispo, pois outra pessoa eu não poderia agradecer em primeiro lugar: um exemplo de pesquisador com quem venho aprendendo a cada dia há muitos anos. De natureza cortês e gentil, inspira muitas pessoas dentro e fora da vida acadêmica.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) por financiar o projeto “Diversidade, densidade, biomassa, composição faunística e relações tróficas de insetos aquáticos de riachos em diferentes substratos e mesohabitats” (proc. 09/53233-7), dentro do qual este trabalho está inserido.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de Doutorado (proc. 142641/2008-1) concedida via Programa de Pós Graduação em Entomologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo.

Ao Departamento de Ciências Biológicas da UNESP de Assis, por disponibilizar toda a infra-estrutura necessária ao desenvolvimento da presente tese.

Ao Sr. Paulo Leitão Camarero, diretor do Parque Estadual Intervales, pelo auxílio logístico prestado durante a realização dos trabalhos de campo.

Ao Prof^o Dr. Regildo Márcio Gonçalves da Silva (UNESP, Assis), por disponibilizar seu laboratório e equipamentos para as análises de quantificação de fenóis.

À Dra. Valesca Bononi Zipparro (UNESP, Rio Claro), pelo auxílio na identificação das espécies vegetais utilizadas na presente tese.

À Renata Andrade Cavallari e Vera Cássia Cicilini de Lucca, secretárias dos PPGs em Entomologia e Biologia Comparada da FFCLRP, USP, por exercerem suas funções exemplarmente, o que foi essencial para um bom andamento das minhas obrigações com o Programa de Pós Graduação.

Ao Dr. Antônio Leão Castilho (UNESP - Botucatu), pelo auxílio na identificação de Crustacea.

Ao Lucas de Souza Machado Costa, pelo auxílio na identificação de Ephemeroptera.

Ao Luiz Carlos Pinho (Saci), pela identificação de Diptera.

À Melissa Otoboni Segura, pelo auxílio na identificação de Coleoptera.

Ao Rhainer Guillermo Nascimento Ferreira, pelo auxílio na identificação de Odonata.

Ao Rafael (Periquito) e Faustino (monitor de Intervalos), pela grande participação na montagem dos experimentos em campo e coletas.

Ao Egon pela ajuda com as análises de fenôis totais.

Ao Gilberto (Giba), Allan e Inaura, funcionários da UNESP de Assis, por sempre concederem livre acesso a balanças e estufas da instituição quando se fez necessário.

À Anelisa, Dino (Alexandre), Gabriel, Gustavo (Bunda), Inajara, Maria Paula, Marcos Carneiro, Rafael (Miojo), Rafael (Periquito), Raquel Ronqui, Thiago (Espanta), colegas da UNESP que contribuíram em algum momento nos trabalhos de campo ou em laboratório.

Ao Faustino, Luís e Eliseu, donos de um conhecimento extenso sobre do Parque Intervales, o que foi de grande utilidade para o planejamento e realização dos meus experimentos e coletas.

À Zarife, Mara e Irene, funcionárias do Parque Intervales que sempre me receberam bem em todas as viagens de campo, e pela paciência com questões burocráticas.

Ao Sr. Luiz (Luizinho), motorista da UNESP, pelas viagens de coleta a Intervales.

Aos monitores do Parque Intervales Faustino e Luís em especial, pela amizade transparente, por dividirem seus conhecimentos em várias conversas no isolamento acolhedor da floresta. Assim como tantos outros funcionários do Parque, são pessoas que realmente amam a terra que os acolhe.

Índice

Resumo geral	1
General abstract	2
Introdução geral	3
Bibliografia	13
Capítulo 1: Efeito do mesohábitat sobre a fauna de macroinvertebrados associada ao folhço em riachos neotropicais.	21
Resumo	22
Introdução	23
Materiais e métodos	26
Resultados	31
Discussão	39
Bibliografia	45
Capítulo 2: A quantidade de fenóis, a resistência foliar e a diversidade do folhço não afetam a fauna de macroinvertebrados aquáticos em um riacho neotropical.	54
Resumo	55
Introdução	56
Materiais e métodos	59
Resultados	67
Discussão	76
Bibliografia	83

Capítulo 3: Taxas de decomposição de folhas de duas espécies vegetais e colonização por macroinvertebrados em um riacho neotropical.	94
Resumo	95
Introdução	96
Materiais e métodos	99
Resultados	107
Discussão	117
Bibliografia	125
Conclusões gerais	136

Resumo geral

No presente trabalho, investigamos a associação entre a fauna de macroinvertebrados e o folhiço em riachos de montanha da região sul do Estado de São Paulo. Os principais objetivos da tese foram: caracterizar o folhiço e a fauna de macroinvertebrados associada em mesohábitats de remanso e de corredeira (Capítulo 1); testar os efeitos das características das folhas sobre o seu processamento e sobre a fauna de macroinvertebrados aquáticos (Capítulo 2); acompanhar o processo de degradação de folhas de espécies vegetais com diferentes características físicas (resistência foliar) e químicas (conteúdo de fenóis totais), bem como estudar a fauna de macroinvertebrados associada (Capítulo 3). A densidade, riqueza padronizada de táxons e composição faunística de macroinvertebrados associados ao folhiço apresentaram variação entre remanso e corredeira, porém esta relação esteve condicionada ao tamanho do riacho. Os compostos fenólicos e a resistência foliar isoladamente não influenciaram a degradação do folhiço, e não houve efeito da riqueza de espécies vegetais sobre a perda de massa foliar. A densidade, riqueza padronizada e composição faunística de macroinvertebrados não foram influenciadas pelas características estruturais e químicas iniciais das plantas; possivelmente, outras características químicas das espécies vegetais que não foram consideradas no presente trabalho podem ter sido mais importantes para explicar estes componentes da fauna. Houve um aumento da densidade de macroinvertebrados ao longo do tempo, no entanto, a densidade não foi afetada pela espécie vegetal. A riqueza não foi afetada por nenhum dos dois fatores. Por outro lado, foi possível observar um forte gradiente de composição faunística ao longo do tempo, o qual foi dependente do tipo de folha.

General abstract

In this work we investigated the link between the macroinvertebrate fauna and litter detritus in forested mountain streams, in the southern São Paulo State. The main goals of this thesis were: to describe litter detritus and its associated macroinvertebrate fauna in riffles and pools (Chapter 1); to test the effects of leaf properties on litter processing and on the aquatic macroinvertebrate fauna (Chapter 2); to follow the processing of litter from plant species with different structural (leaf toughness) and chemical (total phenolic compounds) features, as well as its associated macroinvertebrate fauna (Chapter 3). Density, standardized taxonomic richness and faunal composition of macroinvertebrates found in litter showed variation between riffles and pools, although this relationship was subject to stream size. Phenolic compounds and leaf toughness alone did not influence litter decomposition, and no effect of leaf species diversity was found for leaf mass loss. Density, standardized taxonomic richness and faunal composition of macroinvertebrates were not affected by structural or chemical features of the litter; it is likely that other chemical aspects of the leaves might have played a more important role. We observed an increase in macroinvertebrate density throughout time, however, density was not dependent of leaf species. Taxonomic richness was not affected either by time or plant species. On the other hand, we observed a strong gradient for faunal composition along time, and this association showed an interaction with leaf species.

Introdução Geral

Introdução geral

Ecossistemas lóticos e vegetação ripária

Os ambientes aquáticos são ecossistemas com alta complexidade e grande importância ecológica, sendo extensivamente estudados em ambientes temperados, porém ainda pouco compreendidos nos trópicos. Corpos d'água continentais podem ser classificados em lóticos (águas correntes) ou lênticos (acúmulos de água). Esta tese concentrou-se em ambientes lóticos de baixo porte, os quais serão chamados genericamente de riachos.

Os fatores bióticos e abióticos (físico-químicos) do riacho são influenciados pelas características de suas margens e de seus tributários a montante (formação geológica, intensidade de cobertura vegetal e influência da ação antrópica) (Camargo *et al.*, 1996). Autores como Cummins (1973, 1974) e Cummins & Klug (1979) estimularam as discussões na década de 70 sobre a “fisiologia” e dinâmica dos ambientes lóticos, enfatizando a importância das categorias funcionais alimentares e do ambiente terrestre adjacente ao ecossistema lótico (e.g. vegetação ripária). Estas discussões influenciaram no início da década de 1980 a elaboração do Conceito do *Continuum Fluvial* (Vannote *et al.*, 1980) ou *River Continuum Concept* (RCC). Segundo este conceito, o ecossistema lótico apresenta características estruturais que gradualmente são alteradas ao longo de seu curso, influenciando a distribuição de organismos aquáticos. Essencialmente, as comunidades sofrem uma mudança de configuração ao longo da bacia, desde de riachos de cabeceira (1^a a 3^a ordens, *sensu* Strahler, 1957), passando por ribeirões de tamanho médio (4^a a 6^a ordens), até rios de grande porte (> 6^a ordem). Riachos de cabeceira são fortemente influenciados pela presença de vegetação ripária, a qual limita a produção autóctone ao sombrear o leito do riacho, e também contribui com quantidade

significativa de detritos alóctones (principalmente material vegetal morto). Em riachos de tamanho médio, a vegetação ripária sombreia apenas parcialmente o leito, permitindo a passagem de luz solar e possibilitando a atividade fotossintética principalmente por diatomáceas e macrófitas, responsáveis pela produção autóctone de energia. Nestes locais também são encontrados detritos orgânicos oriundos de trechos a montante do riacho, que constituem uma fonte de energia de origem alóctone. Já em rios de grande porte, a grande quantidade de detritos trazidos com a correnteza aumenta a turbidez da água, restringindo a penetração de luz solar e reduzindo a atividade fotossintética, representando um retorno à dependência de fontes de energia alóctone. Assim, com o aumento gradual do tamanho do riacho, há uma transição da utilização do tipo de energia alóctone para a autóctone, e novamente de volta para a alóctone. As predições do RCC têm sido testadas, sendo corroboradas parcialmente (Baptista *et al.*, 1998) ou contestadas (Winterbourn *et al.*, 1981; Perry & Schaeffer, 1987). Os resultados divergentes sugerem que ambientes lóticos apresentam um grau de complexidade maior do que a abrangência das predições do conceito proposto por Vannote *et al.* (1980). De qualquer maneira, o RCC foi a primeira tentativa de explicar a dinâmica dos ambientes lóticos de forma integrada e teve o mérito de reconhecer a importância da vegetação ripária para ambientes lóticos de pequeno porte.

Em riachos, a zona ripária representa a interface entre ecossistemas terrestres e aquáticos, caracterizada como um ecótono (Gregory *et al.*, 1991) que acompanha gradientes de fatores ambientais, processos ecológicos e comunidades vegetais. Em riachos de pequeno porte, a entrada de material orgânico oriundo da vegetação ripária representa a principal fonte de energia (Cummins *et al.*, 1973; Maridet *et al.* 1995; Wallace *et al.*, 1997), e a degradação destes detritos é um importante passo na disponibilização de energia para a rede trófica do riacho. As vias de processamento de

matéria orgânica no ambiente lótico ainda não são completamente compreendidas, embora muitos estudos tenham se dedicado a caracterizar qualitativa e quantitativamente as vias de processamento de detritos (Anderson & Sedell, 1979; Iversen *et al.*, 1982; Webster & Benfield, 1986; Webster & Meyer, 1997; Ashton *et al.*, 1999; Gessner *et al.*, 1999; Pomeroy *et al.*, 2000; Abelho, 2001; Magana, 2001; Hutchens & Wallace, 2002; Tuchman *et al.*, 2003; Moretti *et al.*, 2007; Dudgeon & Gao, 2010, 2011). Ao entrarem no ambiente lótico, os detritos foliares podem ser carreados pela correnteza até encontrarem algum obstáculo ou serem direcionados para regiões de remansos, locais que são caracterizados pela baixa velocidade da água. Após serem acomodadas, as folhas mortas passam por diversos processos físicos e biológicos até serem convertidas em matéria orgânica fina e matéria orgânica dissolvida, cuja dispersão é facilitada pelo seu tamanho reduzido (Wallace *et al.*, 1982). Webster & Benfield (1986) descrevem três etapas principais no processo de degradação de material vegetal: 1) perda substancial inicial de compostos solúveis através de lixiviação, geralmente num curto período de tempo logo após a imersão; 2) colonização e degradação microbiana da matriz foliar, aumentando assim sua palatabilidade para os fragmentadores (“condicionamento”); e 3) fragmentação devido à abrasão física e ação de macroinvertebrados. Gessner *et al.* (1999) sugerem que estas fases não são temporalmente distintas e podem ocorrer independentemente, com eventual sobreposição entre elas.

Os macroinvertebrados aquáticos de hábito fragmentador realizam a conversão de matéria orgânica grossa em matéria orgânica fina e ultra fina (Cummins & Klug, 1979; Meyer & O’Hop, 1983). A ação fragmentadora destes organismos tem consequências em diversas escalas espaciais do ambiente lótico, à medida que a conversão de matéria orgânica grossa em matéria orgânica fina e ultra fina facilita o carregamento destas pela correnteza para trechos a jusante do riacho. Há indícios de que a alimentação de

macroinvertebrados coletores é facilitada na presença de fragmentadores (Short & Maslin, 1977; Wallace & Webster, 1996). Estes organismos podem também promover a decomposição de madeira através de abrasão, perfuração e escavação, com aumento da exposição do tecido vegetal à colonização e decomposição microbiana. A atividade fragmentadora destes organismos tem um importante papel no aceleração de taxas de decomposição de detritos alóctones em riachos de baixa ordem localizados em regiões temperadas (Dangles & Guérol, 2001; Graça *et al.*, 2001a; Sponseller & Benfield, 2001; Hieber & Gessner, 2002). Por outro lado, estudos de mesma natureza realizados em regiões tropicais ainda são relativamente escassos e sugerem que a participação de macroinvertebrados fragmentadores tem menor importância relativa na degradação de detritos nos riachos de cabeceira, onde a colonização e atividade de fungos parecem ser as principais forças atuantes neste processo (Dobson *et al.*, 2002; Mathurieu & Chauvet, 2002; Wright & Covich, 2005; Wantzen & Wagner, 2006; Gonçalves *et al.*, 2007). Apesar da escassez relativa de macroinvertebrados fragmentadores na zona tropical em relação a ambientes temperados (Boyer *et al.*, 2011, 2012), estudos recentes sugerem que a participação dessa categoria é mais expressiva do que se pensava (Li & Dudgeon, 2009; Dudgeon & Gao, 2011). Adicionalmente, Yule *et al.* (2009) verificaram que a diversidade de fragmentadores em riachos tropicais é dependente da altitude. De qualquer modo, a maior parte dos dados sugere que, aparentemente, a temperatura da água pode ser um fator limitante da presença de organismos desta categoria alimentar.

As taxas de decomposição foliar de diferentes espécies vegetais dependem de suas propriedades físicas e químicas como dureza foliar, presença e concentração de compostos secundários e razão C:N (Suberkropp *et al.*, 1976; Canhoto & Graça, 1996; Haapala *et al.*, 2001). Adicionalmente, estas taxas são afetadas pela colonização da microbiota (e.g. fungos e bactérias) (Dobson *et al.*, 2002; Dobson *et al.*, 2003; Brito *et*

al., 2006; Duarte *et al.*, 2006) e da macrobiota (e.g. macroinvertebrados aquáticos, crustáceos) (Short *et al.*, 1980; Dangles & Guérol, 2001; Graça *et al.*, 2001b; Sponseller & Benfield, 2001; Hieber & Gessner, 2002). Portanto, há um grande número de fatores envolvidos no processo de degradação de detritos foliares em riachos.

A vegetação marginal tem um íntima relação com o funcionamento e manutenção da diversidade em riachos. Por isso, a sua remoção tem efeitos drásticos sobre estes sistemas, uma vez que afeta o aporte de detrito vegetal, com possíveis impactos sobre a composição da fauna de fragmentadores (Dobson & Hildrew, 1992; Whiles & Wallace, 1997; Gessner & Chauvet, 2002; Pascoal *et al.*, 2003; Danger & Robson, 2004; Spänhoff *et al.*, 2007).

A Mata Atlântica é um bioma que suporta uma alta biodiversidade e abriga muitas das grandes bacias hidrográficas brasileiras, entre elas a Bacia do Paranapanema e a Bacia do Rio Ribeira, ambas com grande importância para o Estado de São Paulo. O estudo dos riachos de cabeceira nesta região é de grande importância, visto que a bacia hidrográfica como um todo depende da manutenção de suas nascentes e entornos. A região selecionada para o desenvolvimento dos trabalhos apresentados nesta tese foi o Parque Estadual Intervales, uma unidade de conservação que abriga riachos de baixa ordem com densa cobertura vegetal e bom estado de conservação, proporcionando locais adequados para o estudo do processo de decomposição de folhiço e sua colonização por macroinvertebrados aquáticos.

Objetivos

Diante do exposto, esta tese teve por objetivos gerais:

1. Caracterizar o folhiço e a fauna de macroinvertebrados associada em mesohabitats de remanso e corredeira;

2. Avaliar se a riqueza de espécies vegetais com diferentes características físicas e químicas influenciam a degradação foliar e a fauna de macroinvertebrados.

3. Acompanhar o processo de degradação de folhas de espécies vegetais com diferentes características físicas (resistência foliar) e químicas (conteúdo de fenóis totais), bem como estudar a colonização pela fauna de macroinvertebrados aquáticos;

A tese

Os resultados obtidos estão organizados em três capítulos:

- Capítulo 1 - *Efeito do mesohábitat sobre a fauna de macroinvertebrados associados ao folhiço em riachos neotropicais*. Aborda as diferenças qualitativas e quantitativas dos detritos foliares encontrados em remansos e corredeiras de riachos neotropicais e seus efeitos sobre a fauna de macroinvertebrados aquáticos.

- Capítulo 2 - *A quantidade de fenóis, a resistência foliar e a diversidade do folhiço não afetam a fauna de macroinvertebrados aquáticos em riachos*. Testamos a hipótese de que folhas de três espécies de árvores da vegetação ripária com diferentes características físicas (resistência foliar) e químicas (quantidade de fenóis totais) apresentam diferenças na perda de massa foliar e se afetam a fauna de macroinvertebrados em um riacho de baixa ordem. Adicionalmente, testamos se a diversidade de espécies vegetais do folhiço afeta a perda de massa e a fauna de macroinvertebrados aquáticos.

- Capítulo 3 - *Taxas de decomposição de folhas de duas espécies vegetais e colonização por macroinvertebrados em um riacho neotropical*. Foram estudadas as taxas de decomposição de folhas de duas espécies de árvores da vegetação ripária em um riacho de baixa ordem, bem como a densidade, riqueza e composição faunística de

macroinvertebrados associados aos detritos foliares de cada espécie vegetal durante o processo de colonização.

A área de estudo

Os experimentos e coletas apresentados nesta tese foram realizados em riachos do Parque Estadual Intervales (PEI), uma unidade de conservação localizada na região sul do Estado de São Paulo, a 270km da capital (Figura 1). O parque possui cerca de 42.000 ha e abrange os municípios de Eldorado, Guapiara, Iporanga, Ribeirão Grande e Sete Barras. Situado entre o Vale do Ribeira e o Vale do Alto Paranapanema (S 24°12' - 24°32'; W 48°03' - 48°32'), o PEI integra um dos mais importantes fragmentos de Mata Atlântica do Estado de São Paulo, juntamente com o Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, Parque Estadual Carlos Botelho, Estação Ecológica de Xituê, Área de Preservação Ambiental (APA) dos Quilombos e parte da APA da Serra do Mar. A topologia acidentada do Parque Intervales faz com que nesta região se encontre o divisor de águas de duas grandes bacias hidrográficas de importância para o Estado de São Paulo: a Bacia do Rio Ribeira de Iguape, que corre no sentido do litoral, e a Bacia do Rio Paranapanema em direção ao interior do estado.

Figura 1. Localização do Parque Estadual Intervales (PEI), mostrando os limites da unidade de conservação.

O PEI foi originalmente uma fazenda de propriedade do Banco Banespa desde a década de 1950, onde foram desenvolvidas atividades de mineração, extração de madeira e de palmito Juçara (*Euterpe edulis*) para fins comerciais. Após a aquisição da fazenda em 1987 pela Fundação Florestal de São Paulo, as atividades extrativistas foram descontinuadas, e iniciou-se um trabalho de recuperação da floresta, principalmente com o replante de milhares de mudas de palmito. Atualmente o PEI é um pólo turístico da região sul do Estado de São Paulo, com um histórico de sucesso na recuperação e preservação das florestas e da ampla rede hídrica do parque.

No PEI, o principal tipo de vegetação encontrada é a Floresta Ombrófila Densa, com predomínio de clima subtropical de altitude (Cwa de acordo com a classificação de

Köppen) e alta pluviosidade no verão, sem estação seca definida e com chuvas ao longo do ano. Isto se deve às cadeias de montanhas do PEI, com altitudes que variam desde 80 m até 1.100 m e atuam como uma barreira ao avanço de massas de ar do Sul do continente e do Oceano Atlântico. Estas massas de ar são forçadas para o topo das montanhas proporcionando um regime de chuvas frequentes na região ao longo do ano.

As coletas e experimentos apresentados nesta tese foram realizados no Córrego Bocaina (24°16'13" S - 48°27'09" W, 760 m de altitude), Riacho Mirante (24°16'34" S - 48°25'02" W, 820 m de altitude) e Riacho Roda D'água (24°16'16" S - 48°25'31" W, 760 m de altitude).

Bibliografia

- ABELHO, M. 2001. From litterfall to breakdown in streams: a review. **The Scientific World 1**: 656-680.
- ANDERSON, N. H. & SEDELL, J. R. 1979. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. **Annual Review of Entomology 24**: 351-377.
- ASHTON, E. C.; HOGARTH, P. J. & ORMOND, R. 1999. Breakdown of mangrove leaf litter in a managed mangrove forest in Peninsular Malaysia. **Hydrobiologia 413**: 77-88.
- BAPTISTA, D. F.; BUSS, D. F.; DORVILLÉ, L. F. M. & NESSIMIAN, J. L. 1998. O Conceito de Continuidade de Rios é válido para rio de mata atlântica no sudeste do Brasil? p. 209-222. *In*: NESSIMIAN, J. L. & CARVALHO, A. L. (Eds.). Ecologia de Insetos Aquáticos. **Série Oecologia Brasiliensis**, vol. V. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.
- BOYERO, L.; PEARSON, R. G.; DUDGEON, D.; FERREIRA, V.; GRAÇA, M. A. S.; GESSNER, M. O.; BOULTON, A. J.; CHAUVET, E.; YULE, C. M.; ALBARIÑO, R. J.; RAMÍREZ, A.; HELSON, J. E.; CALLISTO, M.; ARUNACHALAM, M.; CHARÁ, J.; FIGUEROA, R.; MATHOOKO, J. M.; GONÇALVES, J. F.; MORETTI, M. S.; CHARÁ-SERNA, A. M.; DAVIES, J. N.; ENCALADA, A.; LAMOTHE, S.; BURIA, L.; CASTELA, J.; CORNEJO, A.; LI, A. O. Y.; M'ERIMBA, C.; VILLANUEVA, V. D.; ZÚÑIGA, M. C.; SWAN, C. M.; & BERMUTA, L. A. 2012. Global patterns of stream detritivore distribution: implications for biodiversity loss in changing climates. **Global Ecology and Biogeography 21**: 134-141.

- BOYERO, L.; PEARSON, R. G.; DUDGEON, D.; GRAÇA, M. A. S.; GESSNER, M. O.; ALBARIÑO, R. J.; FERREIRA, V.; YULE, C. M.; BOULTON, A. J.; ARUNACHALAM, M.; CALLISTO, M.; CHAUVET, E.; RAMÍREZ, A.; CHARÁ, J.; MORETTI, M. S.; GONÇALVES, J. F.; HELSON, J. E.; CHARÁ-SERNA, A. M.; ENCALADA, A. C.; DAVIES, J. N.; LAMOTHE, S.; CORNEJO, A.; LI, A. O.Y.; BURIA, L. M.; BILLANUEVA, V. D.; ZÚÑIGA, M. C. & PRINGLE, C. M. 2011. Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. **Ecology** **92(9)**: 1839-1848.
- BRITO, E. F.; MOULTON, T. P.; SOUZA, M. L. & BUNN, S. E. 2006. Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream, south-east Brazil. **Austral Ecology** **31**: 623-633.
- CAMARGO, A. F. M.; FERREIRA, R. A. R.; SCHIAVETTI, A. & BINI, L. M. 1996. Influence of physiography and human activity on limnological characteristics of lotic ecosystems of the south coast of São Paulo, Brazil. **Acta Limnologica Brasiliensia** **8**: 231-243.
- CANHOTO, C. & GRAÇA, M. A. S. 1996. Decomposition of *Eucalyptus globulus* leaves and three native leaf species (*Alnus glutinosa*, *Castanea sativa* and *Quercus faginea*) in a Portuguese low order stream. **Hydrobiologia** **333**: 79-85.
- CUMMINS, K. W. & KLUG, M. J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. **Annual Review of Ecology and Systematics** **10**: 147-172.
- CUMMINS, K. W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. **Annual Review of Entomology** **18**: 183-206.
- CUMMINS, K. W. 1974. Structure and functions of stream ecosystems. **BioScience** **24**: 631-641.

- CUMMINS, K. W.; PETERSEN, R. C.; HOWARD, F. O.; WUYCHECK, J. C. & HOLT, V. I. 1973. The Utilization of Leaf Litter by Stream Detritivores. **Ecology** **54**(2): 336-345.
- DANGER, A. R. & ROBSON, B. L. 2004. The effects of land use on leaf-litter processing by macroinvertebrates in an Australian temperate coastal stream. **Aquatic Sciences** **66**: 296-304.
- DANGLES, O. & GUÉROLD, F. 2001. Influence of shredders in mediating breakdown rates of beech leaves in circumneutral and acidic forest streams. **Archiv für Hydrobiologie** **151**(4): 649-666.
- DOBSON, M. & HILDREW, A. G. 1992. A test of resource limitation among shredding detritivores in low order streams in Southern England. **The Journal of Animal Ecology** **61**(1): 69-77.
- DOBSON, M.; MAGANA, A.; MATHOOKO, J. M. & NDEGWA, F. K. 2002. Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? **Freshwater Biology** **47**(5): 909-919.
- DOBSON, M.; MATHOOKO, J. M.; NDEGWA, F. K. & M'ERIMBA, C. 2003. Leaf litter processing rates in a Kenyan highland stream, the Njoro River. **Hydrobiologia** **519**: 207-210.
- DUARTE, S.; PASCOAL, C.; CÁSSIO, F. & BÄRLOCHER, F. 2006. Aquatic hyphomycete diversity and identity affect leaf litter decomposition in microcosms. **Oecologia** **147**: 658-666.
- DUDGEON, D. & GAO, B. W. 2010. Weak effects of plant diversity on leaf-litter breakdown in a tropical stream. **Marine and Freshwater Research** **61**: 1218-1225.

- DUDGEON, D. & GAO, B. W. 2011. The influence of macroinvertebrate shredders, leaf type and composition on litter breakdown in a Hong Kong stream. **Fundamental and Applied Limnology** **178(2)**: 147-157.
- GESSNER, M. O. & CHAUVET, E. 2002. A case for using litter breakdown to assess functional stream integrity. **Ecological Applications** **12(2)**: 498-510.
- GESSNER, M. O.; CHAUVET, E. & DOBSON, M. 1999. A perspective on leaf litter breakdown in streams. **Oikos** **85(2)**: 377-384.
- GONÇALVES, J. R. JR; GRAÇA, M. A. S. & CALLISTO, M. 2007. Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. **Freshwater Biology** **52**: 1440-1451.
- GRAÇA, M. A. S.; CRESSA, C.; GESSNER, M. O.; FEIO, M. J.; CALLIES, K. A. & BARRIOS, C. 2001a. Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. **Freshwater Biology** **46**: 947-957.
- GRAÇA, M. A. S.; FERREIRA, R. C. F. & COIMBRA, C. N. 2001b. Litter processing along a stream gradient: the role of invertebrates and decomposers. **Journal of the North American Benthological Society** **20(3)**: 408-420.
- GREGORY, S. V.; SWANSON, F. J.; McKEE, W. A. & CUMMINS, K. W. 1991. An ecosystem perspective of riparian zones: focus on links between land and water. **BioScience** **41(8)**: 540-551.
- HAAPALA, A.; MUOTKA, T. & MARKKOLA, A. 2001. Breakdown and macroinvertebrate and fungal colonization of alder, birch, and willow leaves in a Boreal Forest stream. **Journal of the North American Benthological Society** **20(3)**: 395-407.

- HIEBER, M. & GESSNER, M. O. 2002. Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. **Ecology** **83(4)**: 1026-1038.
- HUTCHENS, J. J. & WALLACE, J. B. 2002. Ecosystem linkages between Southern Appalachian Headwater streams and their banks: leaf litter breakdown and invertebrate assemblages. **Ecosystems** **5**: 80-91.
- IVERSEN, T. M.; THORUP, J. & SKRIVER, J. 1982. Inputs and transformation of allochthonous particulate organic matter in a headwater stream. **Holarctic Ecology** **5(1)**: 10-19.
- LI, A. Y. O. & DUDGEON, D. 2009. Shredders: species richness, abundance, and role in litter breakdown in tropical Hong Kong streams. **Journal of the North American Benthological Society** **28(1)**: 167-180.
- MAGANA, A. E. M. 2001. Litter input from riparian vegetation to streams: a case study of the Njoro River, Kenya. **Hydrobiologia** **458**: 141-149.
- MARIDET, L.; WASSON, J. G.; PHILLIPE, M. & AMOROS, C. 1995. Benthic organic matter dynamics in three streams: riparian vegetation or bed morphology control? **Archiv für Hydrobiologie** **132(4)**: 415-425.
- MATHURIAU, C. & CHAUVET, E. 2002. Breakdown of leaf litter in a Neotropical stream. **Journal of the North American Benthological Society** **21(3)**: 384-396.
- MEYER, J. L. & O'HOP, J. 1983. Leaf-shredding insects as a source of dissolved organic carbon in headwater streams. **American Midland Naturalist** **109(1)**: 175-183.
- MORETTI, M. S.; GONÇALVES, J. F.; LIGEIRO, R. & CALLISTO, M. 2007. Invertebrates Colonization on Native Tree Leaves in a Neotropical Stream (Brazil). **International Review of Hydrobiology** **92(2)**: 199-210.

- PASCOAL, C.; PINHO, M.; CÁSSIO, F. & GOMES, P. 2003. Assessing structural and functional ecosystem condition using leaf breakdown: studies on a polluted river. **Hydrobiologia** **48**: 2033-2044.
- PERRY, J. A. & SCHAEFFER, D. J. 1987. The longitudinal distribution of riverine benthos: A river dis-continuum? **Hydrobiologia** **148**: 227-268.
- POMEROY, K. E.; SHANNON, J. P. & BLINN, D. W. 2000. Leaf breakdown in a regulated desert river: Colorado river, Arizona, U.S.A. **Hydrobiologia** **434**: 193-199.
- SHORT, R. A. & MASLIN, P. E. 1977. Processing of leaf litter by a stream detritivore: effect on nutrient availability to collectors. **Ecology** **58(4)**: 935-938.
- SHORT, R. A.; CANTON, S. P. & WARD, J. V. 1980. Detrital processing and associated macroinvertebrates in a Colorado Mountain stream. **Ecology** **61(4)**: 728-732.
- SPÄNHOF, B.; BISCHOF, R.; BÖHME, A.; LORENZ, S.; NEUMEISTER, K.; NÖTHLICH, A. & KÜSEL, K. 2007. Assessing the impact of effluents from a modern wastewater treatment plant on breakdown of coarse particulate organic matter and benthic macroinvertebrates in a lowland river. **Water, Air and Soil Pollution** **180**: 119-129.
- SPONSELLER, R. A. & BENFIELD, E. 2001. Influences of land use on leaf breakdown in southern Appalachian headwater streams: a multiple-scale analysis. **Journal of the North American Benthological Society** **20 (1)**: 44-59.
- STRAHLER, H. N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. **American Geophysics Union Transactions** **33**: 913-920.

- SUBERKROPP, K.; GODSHALK, G. L. & KLUG, M. 1976. Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. **Ecology** **57**(4): 720-727.
- TUCHMAN, N. C.; WAHTERA, K. A.; WETZEL, R. G. & TEERI, J. A. 2003. Elevated atmospheric CO₂ alters leaf litter quality for stream ecosystems: an *in situ* leaf decomposition study. **Hydrobiologia** **495**: 203-211.
- VANNOTE, R. L.; MINSHALL, G. W.; CUMMINS, K. W. L.; SEDELL, J. R. & CUSHING, C. E. 1980. The River Continuum Concept. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** **37**: 130-137.
- WALLACE, J. B. & WEBSTER, J. R. 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. **Annual Review of Entomology** **41**: 115-139.
- WALLACE, J. B.; EGGERT, S. L.; MEYER, J. L. & WEBSTER, J. R. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. **Science** **277**(5322): 102-104.
- WALLACE, J. B.; ROSS, D. H. & MEYER, J. L. 1982. Seston and dissolved organic carbon dynamics in a southern Appalachian Mountain stream. **Ecology** **63**: 824-838.
- WANTZEN, K. M. & WAGNER, R. 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. **Journal of the North American Benthological Society** **25**(1): 216-232.
- WEBSTER, J. R. & BENFIELD, E. F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. **Annual Review of Ecology and Systematics** **17**: 567-594.
- WEBSTER, J. R. & MEYER, J. L. 1997. Organic matter budgets for streams: a synthesis. **Journal of the North American Benthological Society** **16**(1): 141-161.

- WHILES, M. R. & WALLACE, J. B. 1997. Leaf litter decomposition and macroinvertebrate communities in headwater streams draining pine and hardwood catchments. **Hydrobiologia** **353**: 107-119.
- WINTERBOURN, M. J.; ROUNICK, J. S. & COWIE, B. 1981. Are New Zealand stream ecosystems really different? **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research** **15**: 321-328.
- WRIGHT, M. S. & COVICH, A. P. 2005. The effect of macroinvertebrate exclusion on leaf breakdown rates in a tropical headwater stream. **Biotropica** **37(3)**: 403-408.
- YULE, C. M.; LEONG, M. Y.; LIEW, K. C.; RATNARAJAH, L.; SCHMIDT, K.; WONG, H. M.; PEARSON, R. & BOYERO, L. 2009. Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. **Journal of the North American Benthological Society** **28(2)**: 404-415.

CAPÍTULO 1

**Efeito do mesohábitat sobre a fauna de macroinvertebrados associada
ao folhiço em riachos neotropicais.**

Efeito do mesohábitat sobre a fauna de macroinvertebrados associada ao folhiço em riachos neotropicais.

Resumo

No presente trabalho, testamos a hipótese de que o tipo de mesohábitat (remanso e corredeira) e o tipo de riacho (diferentes vazões) afetam a densidade, a riqueza e a composição de macroinvertebrados aquáticos associados ao folhiço. As coletas foram realizadas em dois riachos com diferentes vazões localizados no Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo. Em cada ponto de coleta, acúmulos de folhiço foram amostrados em cinco remansos e cinco corredeiras. Em cada área de folhiço amostrada foram registradas a profundidade da coluna d'água e a velocidade da correnteza, e o material de origem vegetal foi separado em duas categorias de partículas (maiores ou menores que 10 mm). Houve diferenças na qualidade e quantidade de folhiço acumulado entre mesohábitats. A densidade, riqueza e composição faunística de macroinvertebrados apresentaram variação entre remansos e corredeiras, indicando que o tipo de mesohábitat teve um importante papel na estruturação das comunidades, porém o seu efeito foi dependente do tipo de riacho. Os nossos resultados e os dados da literatura sugerem que a manutenção da vegetação marginal e a integridade estrutural (e.g. remansos e corredeiras) são elementos importantes para a conservação da fauna de macroinvertebrados aquáticos em riachos de baixas ordens.

Introdução

Os riachos florestados de baixas ordens geralmente apresentam leito estreito sombreado pela cobertura das árvores marginais, limitando a passagem de luz e reduzindo consideravelmente o crescimento de produtores primários. Isto faz com que estes sistemas tenham um caráter predominantemente heterotrófico, altamente dependente da vegetação ripária como provedora de material orgânico alóctone que representa a principal fonte de energia para a rede trófica do riacho (Vannote *et al.*, 1980; Wallace *et al.*, 1997). Os acúmulos de folhas e outros materiais orgânicos oriundos da vegetação ripária servem como abrigo e alimento para uma grande diversidade de macroinvertebrados aquáticos. A disponibilidade de folhiço para os macroinvertebrados depende não somente da produtividade da vegetação marginal, mas também da capacidade do riacho em retê-lo, sendo que esta capacidade retentiva depende tanto das propriedades do material vegetal quanto das características gerais do riacho (Speaker *et al.*, 1988; Li & Dudgeon, 2011). Por exemplo, Speaker *et al.* (1988) verificaram que a retenção é menor em trechos com maior vazão. A taxa de retenção do folhiço pode ser bastante alta (Speaker *et al.*, 1988; Webster *et al.*, 1994; Larrañaga *et al.*, 2003; Graça & Canhoto, 2006) e há dados mostrando que a capacidade retentiva de um riacho pode chegar a até 90% do aporte de material vegetal em um trecho de apenas dez metros (Speaker *et al.* 1984). Portanto, a interação entre a vegetação marginal e as características do riacho (e.g. morfologia, vazão) podem afetar a quantidade de folhiço depositado em diferentes trechos.

O modo como o folhiço se acumula e o seu tempo de residência são fatores dependentes da hidráulica e da morfologia do ambiente lótico (Maridet *et al.*, 1995). Os componentes físicos como a morfologia do riacho e a velocidade da correnteza

proporcionam condições para a formação de diferentes habitats dentro de um riacho, parte dos quais podem ser categorizados em mesohabitats de remansos e de corredeira. Os remansos são caracterizados pela baixa velocidade de correnteza, pelo elevado período de permanência do material que ali se deposita, e possuem substrato com predomínio de matéria orgânica e sedimento fino. Por outro lado, corredeiras em geral apresentam maior velocidade de correnteza, menor período de permanência de detritos orgânicos e caracterizam-se pelo substrato predominantemente rochoso (Crisci-Bispo *et al.*, 2007). Os mesohabitats de remansos e de corredeiras têm um importante papel na estruturação das comunidades de macroinvertebrados aquáticos, e podem ser considerados bons preditores da fauna (Pardo & Armitage, 1997; Buss *et al.*, 2004; Costa & Melo, 2008).

Os detritos foliares gerados pela vegetação ripária podem apresentar diferentes padrões de deposição. Ao entrar no riacho, o material vegetal normalmente é carregado pela correnteza até parar nos remansos, onde o folhigo se acumula em locais com baixa velocidade da água. Neste percurso, o detrito vegetal também pode ficar preso em obstáculos do substrato rochoso em áreas de corredeiras. Embora constituam o mesmo substrato, dependendo da sua localização, os acúmulos de folhigo são submetidos a diferentes condições hidráulicas, influenciando a distribuição de macroinvertebrados nestes mesohabitats (Kobayashi & Kagaya, 2002). Adicionalmente, outras diferenças menos aparentes entre os folhigos acumulados em remansos e corredeiras (e.g. forma e tamanho das partículas, compactação do folhigo) também podem ter um importante efeito sobre a fauna de macroinvertebrados (Kobayashi & Kagaya, 2002, 2004).

O papel da fauna de macroinvertebrados no processamento de material vegetal alóctone em riachos de cabeceira é expressivo em ambientes temperados, onde estes organismos contribuem com a transformação de detritos vegetais maiores em partículas

finas (Cummins *et al.*, 1989; Wallace *et al.*, 1991), as quais são transportadas pela correnteza e podem ser aproveitadas pela fauna de macroinvertebrados a jusante. Por outro lado, em ambientes tropicais há uma relativa escassez de indivíduos de hábito fragmentador (Gonçalves *et al.*, 2006; Boyero *et al.*, 2011, 2012), indicando que a participação dos macroinvertebrados no processo de degradação foliar parece ser menor. De qualquer modo, mesmo em ambientes tropicais, o folhiço representa um importante recurso para a fauna de macroinvertebrados aquáticos. Estes acúmulos de material vegetal atraem organismos de diferentes hábitos alimentares e comportamentais que utilizam as folhas mortas, gravetos e sedimento fino para alimentação, construção de abrigos e como refúgios contra a correnteza ou peixes predadores. Devido à importância do folhiço como hábitat empregado de diversas maneiras pelos macroinvertebrados, compreender os efeitos das diferentes características deste recurso sobre essa fauna é essencial para identificar os fatores que afetam a diversidade e estrutura da biota de ambientes lóticos de baixas ordens. Diante disso, no presente trabalho, testamos a hipótese de que o tipo de mesohábitat (remanso e corredeira) e o tipo de riacho (diferentes vazões) afetam a densidade, a riqueza e a composição de macroinvertebrados aquáticos associados ao folhiço em riachos. Para testar esta hipótese, dados sobre a fauna de macroinvertebrados aquáticos associados ao folhiço em remansos e corredeiras foram coletados em dois riachos com diferentes vazões localizados no Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo.

Materiais e métodos

Área de estudo

O presente trabalho foi realizado em dois riachos de montanha do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, entre as coordenadas S 24°12' e 24°32', e W 48°03' e 48°32' (Figura 1). O Parque Estadual Intervales é um dos poucos fragmentos remanescentes de Mata Atlântica, e está situado na Serra do Mar, compondo o divisor de águas das bacias do Ribeira e do Paranapanema. Na região do Parque há predomínio de Floresta Ombrófila Densa, com clima subtropical de altitude, sem estação seca bem definida e chuvas ao longo do ano (Figura 2).

Figura 1. Localização e limites do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo. P1: Riacho Roda D'água; P2: Córrego Bocaina.

Figura 2. Precipitação pluviométrica durante o mês de Julho e a precipitação mensal durante o ano de 2009 (gráfico menor) no Parque Estadual Intervales. As setas indicam a data da coleta.

As coletas foram feitas em dois riachos: Ponto 1, Riacho Roda D'água (1ª ordem 24°16'15"S - 48°25'18"W), e Ponto 2, Córrego Bocaina (24°16'13"S - 48°27'09"W), ambos com densa cobertura vegetal, fundo predominantemente de pedras e localizados em torno de 760 m de altitude. Para determinar a ordenação dos riachos utilizamos a classificação de Strahler (1957). Os riachos foram selecionados por serem de tamanhos diferentes, sendo que o Ponto 1 tem uma vazão três vezes menor que a do Ponto 2 (Tabela 1), e também por apresentarem depósitos de folhiço tanto em remansos quanto em corredeiras.

Coletas

Nos dois pontos selecionados, um trecho de 100 m foi percorrido para mapeamento de áreas de remanso e de corredeira. Os remansos se formaram em geral a jusante de obstruções ou em curvas sinuosas do leito do riacho, e apresentaram principalmente fundo com folhas e sedimento fino, enquanto para as corredeiras houve o predomínio de seixos e pedras com folhiço retido em alguns pontos. Depósitos de folhiço nos riachos foram amostrados aleatoriamente em cada mesohabitat (cinco remansos e cinco corredeiras por ponto) com um amostrador Surber de área 0,09 m² (30 cm x 30 cm, malha 0,250 mm). As amostras foram fixadas em campo com formalina 4%. No centro de cada área de folhiço amostrada foram registradas a profundidade da coluna d'água e a velocidade da correnteza para todas as réplicas de remanso e de corredeira. Um fluxômetro digital foi utilizado para medir a velocidade da correnteza.

Triagem do folhiço e identificação taxonômica

Todas as amostras foram levadas imediatamente para o laboratório, onde os detritos foliares foram lavados com água corrente sobre um conjunto de peneiras, sendo a primeira peneira de malha 10 mm e a segunda de malha 0,250 mm. O detrito foliar retido na primeira peneira (>10 mm) foi cuidadosamente lavado para que nenhum macroinvertebrado permanecesse aderido. O restante dos detritos foliares (<10 mm) foi triado utilizando um estereomicroscópio para separar os macroinvertebrados. Todo o material vegetal livre de macroinvertebrados foi seco em estufa a 50°C por 48 horas e pesado em seguida.

Os macroinvertebrados foram identificados com auxílio de chaves taxonômicas de Nieser & Melo (1997), Wiggins (1996), Angrisano & Korob (2001), Salles *et al.* (2004), Pes *et al.* (2005), Domínguez *et al.* (2001, 2006), Hamada *et al.* (2006),

Heckman (2006a, 2006b), Lecci & Froehlich (2007), Passos *et al.* (2007), Souza *et al.* (2007), Archangelsky *et al.* (2009), Mugnai *et al.* (2010), Segura *et al.* (2011) e Segura (2012). Parte do material foi enviado para identificação por especialistas (Crustacea, Coleoptera e Diptera). A determinação das categorias alimentares dos gêneros e famílias foi baseada em Wiggins (1996), Castro-Souza & Bond-Buckup (2004), Cummins *et al.* (2005) e Oliveira & Nessimian (2010). Indivíduos de Chironomidae não foram incluídos no presente trabalho.

Caracterização ambiental

Em cada ponto foi feita uma caracterização ambiental incluindo a temperatura da água (°C), a velocidade da água (m/s), a vazão (m³/s), o potencial hidrogeniônico (pH), a condutividade elétrica (μS/cm) e o oxigênio dissolvido (mg/l), os quais foram registrados utilizando um Analisador Multiparâmetros Horiba. A velocidade da correnteza foi medida através de um fluxômetro digital, e a vazão calculada através do produto da velocidade média da água por uma área de secção transversal do riacho (Lind, 1979). A vazão foi utilizada como uma representação do tamanho tridimensional do riacho, por ser uma medida que inclui informações de variáveis físicas como velocidade da correnteza, profundidade e largura do riacho. Os dados ambientais são apresentados na Tabela 1.

Tabela 1. Caracterização ambiental dos pontos de coleta no Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, Julho de 2009.

Variáveis ambientais	Ponto 1	Ponto 2
Altitude	762	765
pH	7,52	6,52
Oxigênio dissolvido (mg/l)	7,98	6,26
Condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	0,124	0,056
Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	10,2	13,5
Largura (m)	1	2,16
Profundidade (cm)	11	26
Velocidade da correnteza (m/s)	0,295	0,257
Vazão (m^3/s)	0,032	0,104

Análise de dados

Houve variação da quantidade de folhígio entre cada amostragem de mesohabitats, portanto os valores de abundância (total e individual para cada táxon) e de riqueza de táxons de macroinvertebrados foram divididos pelo peso seco dos detritos foliares em cada amostra. Adicionalmente, os dados referentes à caracterização dos detritos foliares, a densidade, a riqueza e a matriz de fauna foram transformadas através de $\log_{10}(x+1)$. No caso da riqueza, considerando que houve uma relação positiva significativa entre a densidade de indivíduos e a riqueza de táxons, os resíduos do ajuste desta relação foram utilizados como uma medida de riqueza padronizada (Jacobsen, 2005). Neste caso, os resíduos representam a parte da riqueza que não pode ser explicada pela densidade de macroinvertebrados. Foi feita uma Análise de Variância (ANOVA) para testar os efeitos dos mesohabitats, dos pontos de coleta e da interação entre estes dois fatores sobre a densidade e a riqueza padronizada de macroinvertebrados.

Os dados foram analisados através de uma PERMANOVA (Anderson, 2001), para testar possíveis efeitos do mesohabitat e do ponto de coleta sobre a composição

faunística de macroinvertebrados. Neste caso, utilizamos o índice de similaridade de Bray-Curtis. A ordenação desta matriz foi feita através de Escalonamento Multidimensional Não-métrico (Nonmetric Multidimensional Scaling – NMDS) (Legendre & Legendre, 1998). Uma Análise de Táxons Indicadores (ISA – Indicator Species Analysis) foi feita para mesohábitats, utilizando remanso e corredeira como grupos preestabelecidos (Dufrêne & Legendre, 1997). A PERMANOVA e o NMDS foram feitos utilizando o programa Primer v6 + Permanova (Clarke & Gorley, 2006) e a Análise de Táxons Indicadores utilizando o programa PC-ORD v5.31 (McCune & Mefford, 2006).

Resultados

Caracterização do detrito foliar

Os acúmulos de folhiço formaram-se em profundidades maiores em remansos ($\bar{x}$ = 18 cm, DP = 4,96 cm) quando comparados aos folhiços depositados em áreas de corredeiras ($\bar{x}$ = 9,6 cm, DP = 4,24 cm), apresentando diferença significativa entre os mesohábitats (Tabela 2, Figura 3a). A velocidade da correnteza medida logo acima do acúmulo de folhiço em remansos apresentou valores próximos a zero (<0,06 m/s), enquanto que para corredeiras a velocidade registrada foi mais elevada (Tabela 2, Figura 3b) variando entre 0,22 m/s e 0,72 m/s. A quantidade de detrito foliar foi maior nos depósitos de remansos em relação a corredeiras, tanto para detritos maiores (>10 mm), quanto para os detritos menores (<10 mm) (Tabela 2, Figuras 3c e 3d). Os remansos apresentaram proporções equivalentes de detritos com diferentes tamanhos (Detrito > 10 mm = 53,52%; detrito < 10 mm = 46,47%), enquanto que em corredeiras houve

predomínio de detrito de maior tamanho (81,36% para detritos > 10 mm; 18,63% para o detrito menor).

Tabela 2. Análise de Variância da profundidade da coluna d'água, velocidade da correnteza, detrito >10 mm e detrito <10 mm, entre os mesohabitats de remanso e de corredeira dos riachos amostrados no Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, Julho de 2009.

	DF	MS	F	p
Profundidade				
Mesohabitat	1	0,426	16,991	0,000
Ponto	1	0,071	2,866	0,109
Mesohabitat*ponto	1	0,000	0,023	0,879
Velocidade				
Mesohabitat	1	11,201	82,418	0,000
Ponto	1	0,347	2,554	0,129
Mesohabitat*ponto	1	0,191	1,412	0,252
Detrito > 10 mm				
Mesohabitat	1	0,649	7,226	0,016
Ponto	1	0,196	2,186	0,158
Mesohabitat*ponto	1	0,063	0,701	0,414
Detrito < 10 mm				
Mesohabitat	1	5,349	35,284	0,000
Ponto	1	0,045	0,299	0,591
Mesohabitat*ponto	1	0,399	2,633	0,124

Fauna de macroinvertebrados

No total foram coletados 2.062 indivíduos de macroinvertebrados pertencentes a 70 táxons (Tabela 3). A Classe Crustacea foi representada por três ordens, e para Insecta foram registradas oito ordens. Os gêneros *Hyaella* (797), *Phylloicus* (177), *Simulium* (258) e *Traverhyphes* (117) foram os mais abundantes (>100). No Ponto 1 foram encontrados 1.090 indivíduos em 162 táxons. No Ponto 2 foram coletados 972

indivíduos em 109 táxons. Para o detrito foliar de remanso os gêneros mais abundantes foram *Hyaella* (453), *Phylloicus* (159) e *Traverhyphes* (117), enquanto que no detrito foliar encontrado em corredeira os gêneros mais abundantes foram *Hyaella* (344) e *Simulium* (253).

Figura 3. Caracterização de variáveis ambientais e tipo de folhço em diferentes mesohábitats em dois riachos do Parque Estadual Intervales, São Paulo, Julho de 2009. a) profundidade; b) velocidade; c) detrito >10 mm; d) detrito <10 mm. C = corredeira; R = remanso). Média $\pm$ Desvio padrão.

Tabela 3. Macroinvertebrados coletados em dois riachos do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, em Julho de 2009. ISA = Análise de espécies indicadoras (Indicator Species Analysis). VI = valor indicador. R = Remanso; C = Corredeira. Col = coletor; ColCat = coletor-catador; ColFil = coletor-filtrador; Fil = filtrador; Fr = fragmentador; O = onívoro; P = predador; R = raspador.

Táxons	Categoria	Abundância			ISA		
		R	C	Total	Mesohábitat	VI (%)	p
CRUSTACEA							
Amphipoda							
Dogielinotidae							
<i>Hyaella</i>	ColCat	453	344	797	C	67,7	0,404
Cyclopoida							
Cyclopoida gen. 1	Col (?)	1	-	1	R	10	1
Decapoda							
Aeglidae							
<i>Aegla</i>	O	35	3	38	R	49,6	0,058
INSECTA							
Ephemeroptera							
Caenidae							
<i>Brasilocaenis</i>	ColCat/R	4	-	4	R	10	1
<i>Caenis</i>	ColCat/R	29	-	29	R	80	0
Euthyplociidae							
<i>Campylocia</i>	ColFil/Fr	4	-	4	R	10	1
Leptohyphidae							
<i>Traverhyphes</i>	ColCat/R	117	-	117	R	60	0,011
Leptophlebiidae							
<i>Farrodes</i>	ColCat/R	34	9	43	C	40,3	0,864
<i>Hylister</i>	Fil	-	4	4	C	30	0,207
Leptophlebiidae gen. 1	Col (?)	1	-	1	R	10	1
<i>Massartella</i>	ColCat/R	29	-	29	R	90	0
<i>Miroculis</i>	ColCat/R	1	-	1	R	10	1
<i>Ulmeritoides</i>	ColCat/R	11	-	11	R	40	0,077
Odonata							
Aeshnidae							
<i>Coryphaeshna</i>	P	2	-	2	R	20	0,47
Calopterygidae							
<i>aff. Mnesarete</i>	P	7	-	7	R	50	0,028
Cordullidae							
<i>Neocordulia</i>	P	1	-	1	R	10	1
Gomphidae							
<i>Epigomphus</i>	P	1	-	1	R	10	1
<i>Gomphoides</i>	P	2	-	2	R	20	0,484
<i>Neogomphus</i>	P	1	-	1	R	10	1
Libellulidae							
<i>Brachymesia</i>	P	1	-	1	R	10	1

Megapodagrionidae							
<i>aff. Heteragrion</i>	P	13	1	14	R	62	0,01
Megapodagrionidae gen. 3	P	1	-	1	R	10	1
Plecoptera							
Grypopterygidae							
<i>Paragrypopteryx</i>	ColCat	1	5	6	C	28,9	0,202
Perlidae							
<i>Anacroneuria</i>	P	14	26	40	C	64,9	0,028
<i>Kempnyia</i>	P	-	2	2	C	10	1
<i>Macrogynoplax</i>	P	2	3	5	R	7,7	1
Hemiptera							
Helotrephidae							
<i>Neotrephes</i>	P	8	-	8	R	40	0,085
Naucoridae							
<i>Cryphocricos</i>	P	-	4	4	C	40	0,09
<i>Limnocoris</i>	P	-	1	1	C	10	1
Coleoptera							
Dryopidae	P	-	7	7	C	30	0,209
Elmidae							
<i>Heterelmis</i>	ColCat/R	39	17	56	C	43,5	0,357
<i>Hexacylloepus</i>	R	51	4	55	R	44,2	0,167
<i>Microcyllloepus</i>	ColCat/R	16	3	19	R	28,8	0,528
<i>Neelmis</i>	ColCat/R	1	-	1	R	10	1
<i>Phanocerus</i>	R	16	58	74	C	55,9	0,119
Hydrophilidae	P	1	-	1	R	10	1
Lutrochidae	ColCat/R	32	5	37	R	40	0,231
Psephenidae	R	2	1	3	R	7,8	1
Ptilodactylidae	Fr	1	-	1	R	10	1
Megaloptera							
Corydalidae							
<i>Corydalus</i>	P	-	3	3	C	20	0,46
Trichoptera							
Anomalopsychidae							
<i>Contulma</i>	R	-	1	1	C	10	1
Calamoceratidae							
<i>Phylloicus</i>	Fr	159	18	177	R	71,3	0,015
Helicopsychidae							
<i>Helicopsyche</i>	R	3	2	5	C	9,1	1
Hydrobiosidae							
<i>Atopsyche</i>	P	-	3	3	C	30	0,2
Hydropsychidae							
<i>Blepharopus</i>	ColFil	2	-	2	R	10	1
<i>Leptonema</i>	ColFil	-	12	12	C	50	0,034
<i>Smicridea</i>	ColFil	3	3	6	C	17,1	0,597
Hydroptilidae							
<i>Neotrichia</i>	R	3	-	3	R	10	1

Leptoceridae							
Leptoceridae gen. 1	Col (?)	5	-	5	R	40	0,09
<i>Oecetis</i>	P	1	-	1	R	10	1
<i>Nectopsyche</i>	ColCat/R	47	20	67	R	42,2	0,361
<i>Triplectides</i>	Fr	42	3	45	R	61,5	0,028
Polycentropodidae							
<i>Cernotina</i>	ColFil	1	-	1	R	10	1
Diptera							
Ceratopogonidae	ColCat/P/R	15	3	18	R	23,4	0,95
Corethrellidae	ColCat	1	-	1	R	10	1
Dolichopodidae	P	2	-	2	R	20	0,489
Empididae	ColCat	-	1	1	C	10	1
Ephydriidae	ColCat	1	-	1	R	10	1
Muscidae	P	-	1	1	C	10	1
Psychodidae	ColCat/R	2	-	2	R	20	0,489
Simuliidae							
<i>Simulium</i>	ColFil	5	253	258	C	99,2	0
Stratiomyidae	ColCat	3	2	5	R	12,1	1
Tabaniidae	P	-	1	1	C	10	1
Tipulidae	ColCat/Fil/P	7	5	12	R	17,8	0,924
Total		1234	828	2062			

Os resultados de ANOVA para densidade e riqueza padronizada de táxons e da PERMANOVA para composição faunística são apresentados na Tabela 4. A densidade de macroinvertebrados em folhiço foi afetada pela interação entre mesohábitat e local de coleta (Figura 4a), sendo que a diferença entre os dois mesohábitats foi maior no Ponto 2. A riqueza padronizada de táxons também foi afetada pela interação do mesohábitat com o ponto de coleta (Figura 4b), com uma diferença maior entre mesohábitats no Ponto 1. O NMDS mostrou uma separação entre a fauna de remanso e a de corredeira. A PERMANOVA mostrou uma interação entre o mesohábitat e o ponto de coleta, sendo que a diferença de composição faunística (NMDS, stress 0,06 para três dimensões) foi maior entre corredeiras dos diferentes riachos do que entre remansos (Figura 5a).

Tabela 4. Efeito do mesohábitat e do ponto de coleta sobre a fauna de macroinvertebrados associados ao folhço em riachos do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, Julho de 2009.

ANOVA	DF	MS	F	p
Abundância				
Ponto	1	0,143	1,654	0,216
Mesohábitat	1	0,380	4,385	0,052
Mesohábitat*ponto	1	0,876	10,085	0,005
Riqueza padronizada				
Ponto	1	0,034	1,271	0,276
Mesohábitat	1	0,165	6,100	0,025
Mesohábitat*ponto	1	0,134	4,958	0,040
PERMANOVA				
Composição faunística		Pseudo-F		
Ponto	1	7937,9	5,911	0,000
Mesohábitat	1	12257	9,128	0,000
Mesohábitat*ponto	1	6950,6	5,176	0,000

Figura 4. Densidade e riqueza padronizada da fauna de macroinvertebrados associada ao folhço em riachos do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, Julho de 2009. Média $\pm$ Desvio padrão. P1: Riacho Roda D'água; P2: Córrego Bocaina. C: Corredeira; R: Remanso.

Figura 5. Composição faunística de macroinvertebrados associados ao folhço em mesohábitats de riachos do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, Julho de 2009. Ponto 1 = remansos (●); Ponto 1 = corredeira (○); Ponto 2 = remanso (■); Ponto 2 = corredeira (□).

Através da ISA foi possível identificar os táxons indicadores de cada um dos mesohábitats estudados. O valor indicador e nível de significância para cada táxon são apresentados na Tabela 3. O remanso teve como táxons indicadores *Caenis* (IV = 80%), *aff. Heteragrion* (IV = 62%), *Massartella* (IV = 90%), *aff. Mnesarete* (IV = 50%), *Phylloicus* (IV = 71,3%), *Traverhypes* (IV = 60%) e *Triplectides* (IV = 61,5%). Os táxons indicadores de corredeira foram *Anacroneuria* (IV = 64,9%), *Leptonema* (IV = 50%) e *Simulium* (IV = 99,2%). A proporção da densidade de fragmentadores em folhio de corredeira correspondeu a 1,49% do total de macroinvertebrados, enquanto em remansos esta proporção foi superior, chegando a 17,40% da densidade total.

Discussão

Os ambientes lóticos de baixa ordem em regiões montanhosas geralmente apresentam uma grande variabilidade representada pelos diferentes mesohábitats dentro de cada trecho. Essa variabilidade tem um papel fundamental na estruturação e manutenção da diversidade da fauna de macroinvertebrados aquáticos (Pardo & Armitage, 1997; Costa & Melo, 2008). Corredeiras e remansos, dois dos principais mesohábitats em riachos, apresentam características ambientais bastante distintas, entre as quais, a velocidade da água, a profundidade e o tipo de substrato dominante, por isso, a maior parte dos trabalhos sobre o tema tem revelado que estes mesohábitats afetam a fauna de macroinvertebrados aquáticos (Buss *et al.*, 2004; Ferro & Sites, 2007). Neste sentido, diversos trabalhos demonstraram uma maior abundância e riqueza destes organismos em corredeiras, além de uma fauna bastante distinta entre corredeiras e remansos (Buss *et al.*, 2004; Hose *et al.*, 2005; Silveira *et al.*, 2006; Ferro & Sites, 2007; Fidelis *et al.*, 2008).

Adicionalmente, os folhiços depositados em remansos e corredeiras também podem apresentar faunas bastante distintas, apesar de constituírem o mesmo tipo de substrato (Kobayashi & Kagaya, 2002; Crisci Bispo *et al.*, 2007). Portanto, tanto as características específicas de cada um desses mesohábitats (e.g. velocidade da água e profundidade), quanto as características do folhiço em cada um deles podem explicar os efeitos do mesohábitat sobre a fauna associada ao folhiço. Os nossos dados revelaram que os fatores ambientais e as características do folhiço apresentaram variação entre os dois mesohábitats. Foi observado um maior acúmulo de folhiço em remansos, e adicionalmente, a proporção de partículas de matéria orgânica de menor tamanho foi maior neste mesohábitat quando comparado com as corredeiras.

A velocidade da correnteza é um fator importante para explicar a retenção de detritos vegetais no riacho (Speaker *et al.* 1984, Raikow *et al.* 1995, Afonso & Henry, 2002, Li & Dudgeon, 2011). A baixa velocidade da correnteza em remansos permite que tanto detritos de maior porte, como pedaços de tronco, gravetos e folhas, quanto partículas menores que são mais facilmente carregadas se acumulem; em contrapartida, áreas de corredeira possuem velocidade da correnteza mais elevada e apresentam detritos com maior tamanho presos em obstáculos, uma vez que partículas menores são facilmente carregadas pela correnteza. Neste sentido, Hoover *et al.* (2006), estudando padrões de deposição de folhiço liberado experimentalmente em um riacho, verificaram que as áreas onde o folhiço se acumulou apresentaram menor velocidade e maior profundidade da água. Adicionalmente, os pacotes de folhas nas corredeiras são mais compactados em função da pressão da velocidade da água (Kobayashi & Kagaya, 2002). Portanto, os folhiços em mesohábitats de corredeiras e remansos estão sujeitos a diferentes condições hidráulicas, o que pode afetar a fauna associada (Kobayashi & Kagaya, 2002; Crisci Bispo *et al.*, 2007). Os nossos resultados revelaram que a fauna de

macroinvertebrados aquáticos não é afetada isoladamente pelo tipo de mesohábitat, mas por outro lado, é influenciada pela sua interação com os riachos estudados.

No presente trabalho, os dois riachos diferem entre si principalmente pelo tamanho (representado pela vazão). Apesar dos dois riachos apresentarem cobertura vegetal semelhante, a vazão do Ponto 1 é três vezes menor do que aquela observada para o Ponto 2. É esperado que, com o acréscimo da vazão, ocorra o aumento do carreamento de partículas e diminuição da capacidade de retenção de matéria orgânica, principalmente em corredeiras, ampliando a distinção entre estes dois mesohábitats em riachos maiores. Adicionalmente, devido ao aumento nas dimensões do riacho, espera-se que a distância do centro de uma corredeira ao centro do remanso mais próximo também aumente. Deste modo, um aumento da distinção entre remanso e corredeira em riachos com maior vazão é um resultado bastante plausível. Os nossos dados corroboram em parte esta expectativa, uma vez que mostraram que o efeito do mesohábitat sobre a densidade de macroinvertebrados foi dependente da vazão do riacho. No riacho com menor vazão a diferença de densidade entre os dois mesohábitats foi baixa, por outro lado no riacho com maior vazão a diferença foi bastante evidente.

A densidade da fauna pode ser afetada por diversos fatores ambientais, entre os quais figuram perturbações físicas, presença de predadores e disponibilidade de alimento. Em nossos dados, a maior densidade foi registrada em corredeiras do riacho com maior vazão. Vários trabalhos têm demonstrado uma maior abundância em riachos maiores (Grubaugh *et al.*, 1996; Baptista *et al.*, 2001b), atribuindo este fato ao incremento da produtividade que acompanha o aumento do riacho até aqueles de tamanho intermediário. Isto se deve basicamente à maior disponibilidade de detritos orgânicos de menor tamanho e ao aumento da quantidade de organismos fotossintéticos devido à redução do sombreamento causado pela cobertura vegetal do leito do riacho

(Vannote *et al.*, 1980). No presente trabalho, apesar da variação de tamanho entre os dois riachos, ambos apresentam coberturas vegetais equivalentes, portanto, este não pode ser considerado um fator explicativo da maior densidade de macroinvertebrados em corredeiras do riacho maior. Por outro lado, espera-se que a quantidade de partículas orgânicas finas carregadas aumente em riachos maiores (maior vazão), o que poderia favorecer organismos coletores-catadores e, principalmente, coletores-filtradores em corredeiras. Este pode ser o caso do nosso estudo, uma vez que o gênero *Simulium*, o qual possui hábito filtrador, foi claramente beneficiado atingindo maiores abundâncias nas corredeiras do riacho de maior vazão. Em relação ao hábito alimentar dos macroinvertebrados, a maior densidade de fragmentadores foi encontrada em remansos, porém nos dois mesohabitats a proporção de indivíduos desta categoria alimentar foi baixa, o que está de acordo com os resultados de outros trabalhos realizados na região tropical (Dobson *et al.*, 2002; Wantzen & Wagner, 2006; Gonçalves *et al.*, 2006, 2007; Li *et al.*, 2009), que encontraram valores de abundância de fragmentadores abaixo de 20%.

A maior riqueza de macroinvertebrados tem sido frequentemente registrada em corredeiras (Buss *et al.*, 2004; Hose *et al.*, 2005; Ferro & Sites, 2007). Por outro lado, dados discordantes também têm sido registrados, por exemplo, analisando os dados de Baptista *et al.* (2001a) para riachos de Mata Atlântica, é possível observar que as maiores riquezas registradas apresentam alternância entre corredeiras e remansos, tanto quando se considera diferentes riachos como quando se considera diferentes estações do ano. No entanto, esses estudos e grande parte dos demais dados da literatura comparam a riqueza entre mesohabitats sem padronizar o efeito da abundância sobre este atributo. Este é um grande problema em estudos comparativos de riqueza (ver McCabe & Gotelli, 2000). Por exemplo, Costa & Melo (2008) verificaram que as variações de riqueza de

macroinvertebrados entre diferentes mesohábitats diminuíram após a sua padronização através de rarefação. Crisci-Bispo *et al.* (2007), estudando a fauna de Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera em folhiço de remansos e corredeiras em um riacho, encontraram abundância e riqueza de gêneros maiores em corredeiras, porém após a padronização dos dados utilizando rarefação, a riqueza de gêneros deixou de apresentar diferença significativa entre os mesohábitats. Os nossos dados mostram que o efeito do mesohábitat sobre a riqueza padronizada de macroinvertebrados de folhiço é dependente do tamanho do riacho (vazão). No nosso caso, para o riacho com maior vazão não houve diferença de riqueza padronizada entre os dois mesohábitats estudados, concordando com o trabalho de Crisci-Bispo *et al.* (2007); por outro lado, observamos claramente uma maior riqueza em corredeiras no riacho de menor porte. Portanto, os nossos dados sugerem que a maior riqueza padronizada encontrada nas corredeiras em relação a remansos não é um padrão para a fauna de macroinvertebrados aquáticos de folhiço entre estes mesohábitats, e que o tamanho do riacho pode exercer um importante papel sobre os resultados obtidos.

Os nossos resultados revelaram que a fauna foi distinta entre os dois tipos de mesohábitat, por isso foi possível identificar táxons indicadores para cada um deles. Os táxons indicadores de folhiço em corredeira são os mesmos comumente registrados em substrato rochoso, o que nos leva a concluir que estes táxons utilizam o folhiço principalmente como substrato de apoio. A distinção entre as faunas de folhiço depositado em remanso e corredeiras é um resultado que concorda com outros trabalhos da literatura (Kobayashi & Kagaya, 2002; Crisci Bispo *et al.*, 2007). Portanto, as diferenças ambientais observadas entre os dois mesohábitats (e.g. velocidade, profundidade, características do folhiço depositado) são importantes fatores que influenciam a distribuição da fauna estudada. Em contrapartida, os nossos dados

mostram também que a distinção da fauna depende do local de coleta. Neste sentido, em nosso trabalho, as composições faunísticas dos remansos foram mais semelhantes entre os dois riachos estudados, do que aquelas de corredeiras. Portanto, nossos dados sugerem que os remansos permanecem bastante similares independentemente do riacho onde foram amostrados; em contrapartida, as corredeiras são mais variáveis, um indicativo de que a fauna de corredeiras é mais afetada pelas características locais de cada riacho do que a fauna de remansos (Boyero & Bosch, 2004; Bispo & Oliveira, 2007).

Os ambientes aquáticos de baixa ordem são altamente dependentes da vegetação ripária e os acúmulos de folha provenientes dessa vegetação têm um papel fundamental na estruturação das comunidades de macroinvertebrados aquáticos (Kobayashi & Kagaya, 2002; Crisci-Bispo *et al.*, 2007). O presente trabalho demonstrou que, mesmo considerando o mesmo tipo de substrato, o mesohábitat tem um importante papel na estruturação das comunidades, porém deve-se destacar que o seu efeito é bastante dependente do tipo de riacho. Por isso, para todos os atributos analisados, as interações entre estes dois fatores (mesohábitat e ponto de coleta) foram significativas. Os nossos resultados e os dados da literatura sugerem que a manutenção da vegetação marginal e a integridade estrutural (e.g. remansos e corredeiras) são elementos fundamentais para a conservação da fauna de macroinvertebrados aquáticos em riachos de baixas ordens.

Bibliografía

- AFONSO, A. A. O. & HENRY, R. 2002. Retention of particulate organic matter in a tropical headstream. **Hydrobiologia** **482**: 161-166.
- ANDERSON, M. J. 2001. A new method of non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology** **26**: 32-46.
- ANGRISANO, E. B. & KOROB, P. G. 2001. Trichoptera. p. 55-92. *In*: FERNÁNDEZ, H. R. & DOMÍNGUEZ, E. (Eds.) **Guía para la determinación de los Artrópodos Bentónicos Sudamericanos**. Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto M. Lillo, Editorial Universitaria de Tucumán, Tucumán, Argentina. X + 282p.
- ARCHANGELSKY, M.; V. MANZO; M. C. MICHAT & TORRES, P. L. M. 2009. Capítulo 14. Coleoptera, p. 411–468 *In*: DOMÍNGUEZ, E. & FERNÁNDEZ, H. R. (Eds.). **Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología**. Fundación Miguel Lillo. xv+654p.
- BAPTISTA, D. F.; BUSS, D. F.; DORVILLÉ, L. F. M. & NESSIMIAN, J. L. 2001a. Diversity and habitat preference of aquatic insects along the longitudinal gradient of the Macaé river basin, Rio de Janeiro, Brazil. **Revista Brasileira de Biologia** **61(2)**: 249-258.
- BAPTISTA, D. F.; DORVILLÉ, L. F. M.; BUSS, D. F. & NESSIMIAN, J. L. 2001b. Spatial and temporal organization of aquatic insects assemblages in the longitudinal gradient of a tropical river. **Revista Brasileira de Biologia** **61(2)**: 295-304.

- BISPO, P. C. & OLIVEIRA, L. G. 2007. Diversity and structure of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera (Insecta) assemblages from riffles in mountain streams of Central Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** **24(2)**: 283-293.
- BOYERO, L. & BOSCH, J. 2004. The effect of riffle-scale environmental variability on macroinvertebrate assemblages in a tropical stream. **Hydrobiologia** **524**: 125-132.
- BOYERO, L.; PEARSON, R. G.; DUDGEON, D.; FERREIRA, V.; GRAÇA, M. A. S.; GESSNER, M. O.; BOULTON, A. J.; CHAUVET, E.; YULE, C. M.; ALBARIÑO, R. J.; RAMÍREZ, A.; HELSON, J. E.; CALLISTO, M.; ARUNACHALAM, M.; CHARÁ, J.; FIGUEROA, R.; MATHOOKO, J. M.; GONÇALVES, J. F.; MORETTI, M. S.; CHARÁ-SERNA, A. M.; DAVIES, J. N.; ENCALADA, A.; LAMOTHE, S.; BURIA, L.; CASTELA, J.; CORNEJO, A.; LI, A. O. Y.; M'ERIMBA, C.; VILLANUEVA, V. D.; ZÚÑIGA, M. C.; SWAN, C. M.; & BERMUTA, L. A. 2012. Global patterns of stream detritivore distribution: implications for biodiversity loss in changing climates. **Global Ecology and Biogeography** **21**: 134-141.
- BOYERO, L.; PEARSON, R. G.; DUDGEON, D.; GRAÇA, M. A. S.; GESSNER, M. O.; ALBARIÑO, R. J.; FERREIRA, V.; YULE, C. M.; BOULTON, A. J.; ARUNACHALAM, M.; CALLISTO, M.; CHAUVET, E.; RAMÍREZ, A.; CHARÁ, J.; MORETTI, M. S.; GONÇALVES, J. F.; HELSON, J. E.; CHARÁ-SERNA, A. M.; ENCALADA, A. C.; DAVIES, J. N.; LAMOTHE, S.; CORNEJO, A.; LI, A. O. Y.; BURIA, L. M.; BILLANUEVA, V. D.; ZÚÑIGA, M. C. & PRINGLE, C. M. 2011. Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. **Ecology** **92(9)**: 1839-1848.

- BUSS, D. F.; BAPTISTA, D. F.; NESSIMIAN, J. L. & EGLER, M. 2004. Substrate specificity, environmental degradation and disturbance structuring macroinvertebrate assemblages in neotropical streams. **Hydrobiologia** **518**: 179–188.
- CASTRO-SOUZA, T. & BOND-BUCKUP, G. 2004. O nicho trófico de duas espécies simpátricas de *Aegla* Leach (Crustacea, Aeglidae) no tributário da bacia hidrográfica do Rio Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **21(4)**: 805-813.
- CLARKE, K. R. & GORLEY, R. N. 2006. **Primer v6: User Manual/Tutorial**. PRIMER-E, Plymouth.
- COSTA, S. S. & MELO, A. S. 2008. Beta diversity in stream macroinvertebrate assemblages: among-site and among-microhabitat components. **Hydrobiologia** **598**: 131-138.
- CRISCI-BISPO, V. L.; BISPO, P. C. & FROEHLICH, C. G. 2007. Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera assemblages in litter in a mountain stream of the Atlantic Rainforest from Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** **24(3)**: 545-551.
- CUMMINS, K. W.; MERRITT, R. W. & ANDRADE, P. C. N. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** **40(1)**: 69-89.
- CUMMINS, K. W.; WILZBACH, M. A.; GATES, D. M.; PERRY, J. B. & TALIAFERRO, B. 1989. Shredders and Riparian Vegetation. **BioScience** **39(1)**: 24-30.

- DOBSON, M.; MAGANA, A.; MATHOOKO, J. M. & NDEGWA, F. K. 2002. Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? **Freshwater Biology** **47**: 909-919.
- DOMÍNGUEZ, E., MOLINERI, C., PESCADOR, M. L., HUBBARD, M. D. & C. NIETO. 2006. Ephemeroptera of South America. *In*: ADIS, J.; ARIAS, J. R.; RUEDA-DELGADO, G. & WANTZEN, K.M. (Eds.). **Aquatic Biodiversity in Latin America (ABLA)**. Vol. 2. Pensoft, Sofia-Moscow, 646p.
- DOMÍNGUEZ, E.; HUBBARD, M. D.; PESCADOR, M. L. & MOLINERI, C. 2001. Ephemeroptera. p. 17-53. *In*: FERNÁNDEZ, H. R. & DOMÍNGUEZ, E. (Eds.). **Guía para la Determination de los Artrópodos Bentónicos Sudamericanos**. Série, Investigations de la UNT, Ciencias Exatas y Naturales. Editorial Universitária de Tucumán, Tucumán, Argentina.
- DUFRÊNE, M. & LEGENDRE, P. 1997. Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. **Ecological Monographs** **67(3)**: 345-366.
- FERRO, M. L. & SITES, R. W. 2007. The Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera of Missouri State Parks, with notes on biomonitoring, mesohabitat associations, and distribution. **Journal of the Kansas Entomological Society** **80(2)**: 105-129.
- FIDELIS, L.; NESSIMIAN, J. L. & HAMADA, N. 2008. Distribuição espacial de insetos aquáticos em igarapés de pequena ordem na Amazônia Central. **Acta Amazonica** **38(1)**: 127-134.
- GONÇALVES, J. F.; GRAÇA, M. A. S. & CALLISTO, M. 2006. Leaf-litter breakdown in 3 streams in temperate, Mediterranean, and tropical Cerrado climates. **Journal of the North American Benthological Society** **25(2)**: 344-355.

- GONÇALVES, J. F.; GRAÇA, M. A. S. & CALLISTO, M. 2007. Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. **Freshwater Biology** **52**: 1440-1451.
- GRAÇA, M. A. S. & ZIMMER, M. 2005. Leaf toughness, p. 109-113. *In*: GRAÇA, M. A. S.; BÄRLOCHER, F. & GESSNER, M. O. (Eds.), **Methods to study litter decomposition: a practical guide**. Springer, 329 p.
- GRAÇA, M. A. S. & CANHOTO, C. 2006. Leaf litter processing in low order streams. **Limnetica** **25(1-2)**: 1-10.
- GRUBAUGH, J. WALLACE, J. B. & HOUSTON, E. S. 1996. Longitudinal changes of macroinvertebrate communities along an Appalachian stream continuum. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** **53**: 896-909.
- HAMADA, N., PEPINELLI, M. & MARDINI, L.B.L.F. 2006. **Simulídeos: Programa Estadual do Rio Grande do Sul, Brasil: chave de identificação de pupas da família Simuliidae (Diptera, Nematocera) para apoio às equipes regionais e municipais na determinação das espécies**. Secretaria Estadual da Saúde, Centro Estadual de Vigilância em Saúde, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, 40p.
- HECKMAN, C. W. 2006a. **Encyclopedia of South American aquatic insects: Odonata – Anisoptera**. Netherlands: Springer. 725p.
- HECKMAN, C. W. 2006b. **Encyclopedia of South American aquatic insects: Odonata – Zygoptera**. Netherlands: Springer. 694p.
- HOOVER, T. M.; RICHARDSON, J. S. & YONEMITSU, N. 2006. Flow-substrate interactions create and mediate leaf litter resource patches in streams. **Freshwater Biology** **51**: 435-447.
- HOSE, G. C.; JONES, P. & LIM, R. P. 2005. Hyporheic macroinvertebrates in riffle and pool areas of streams in south eastern Australia. **Hydrobiologia** **532**: 81-90.

- JACOBSEN, D. 2005. Temporally variable macroinvertebrate-stone relationships in streams. **Hydrobiologia** **544**: 201-214.
- KOBAYASHI, S. & KAGAYA, T. 2002. Differences in litter characteristics and macroinvertebrate assemblages between litter patches in pools and riffles in a headwater stream. **Limnology** **3**: 37-42.
- KOBAYASHI, S. & KAGAYA, T. 2004. Litter patch types determine macroinvertebrate assemblages in pools of a Japanese headwater stream. **Journal of the North American Benthological Society** **23**(1): 78-89.
- LARRAÑAGA, S.; DÍEZ, J. R.; ELOSEGI, A. & POZO, J. 2003. Leaf retention in streams of the Agüera basin (northern Spain). **Aquatic Sciences** **65**: 158-166.
- LECCI, L. S. & FROEHLICH, C. G. 2007. Plecoptera. *In*: Froehlich, C.G. (Org.). **Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo**. Disponível em: <http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/guiaonline>
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. **Numerical Ecology: developments in environmental modeling vol. 20**. Elsevier, New York, USA, xv + 853p.
- LI, A. O. Y. & DUDGEON, D. 2011. Leaf litter retention in tropical stream in Hong Kong. **Fundamental and Applied Limnology** **178**(2): 159-170.
- LI, A. O. Y., NG, L. C. Y. & DUDGEON, D. 2009. Effects of leaf toughness and nitrogen content on litter breakdown and macroinvertebrates in a tropical stream. **Aquatic Sciences** **71**: 80-93.
- LIND, O. T. 1979. **Handbook of Common Methods in Limnology**. London, Cambridge The C. V. Mosby Company. 199p.
- MARIDET, L.; WASSON, J. G.; PHILIPPE, M. & AMOROS, C. 1995. Benthic organic matter dynamics in three streams: Riparian vegetation or bed morphology control? **Archiv für Hydrobiologie** **132**(4): 415-425.

- McCABE, D. J. & GOTELLI, N. J. 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. **Oecologia 124**: 270-279.
- McCUNE, B. & MEFFORD, M. J. 2006. **PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data**. Version 5.31, MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon, USA.
- MORETTI, M. S. 2005. **Decomposição de detritos foliares e sua colonização por invertebrados aquáticos em dois córregos na Cadeia do Espinhaço (MG)**. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais.
- MUGNAI, R.; NESSIMIAN, J. L. & BAPTISTA, D. F. 2010. **Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro**. 1^o edição. Technical Books, Rio de Janeiro. 176p.
- NIESER, N. & MELO, A. L. 1997. **Os heterópteros aquáticos de Minas Gerais**. Belo Horizonte, Editora UFMG, 177p.
- OLIVEIRA, A. L. H. & NESSIMIAN, J. L. 2010. Spatial distribution and functional feeding groups of aquatic insect communities in Serra da Bocaina Streams, southeastern Brazil. **Acta Limnologica Brasiliensia 22 (4)**: 424-441.
- PARDO, I. & ARMITAGE, P. D. 1997. Species assemblages as descriptors of mesohabitats. **Hydrobiologia 344**: 111-128.
- PASSOS, M. I. S.; NESSIMIAN, J. L.; FERREIRA, N. JR. 2007. Chaves para identificação dos gêneros Elmidae (Coleoptera) ocorrentes no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia 51 (1)**: 42-53.

- PES, A. M.; HAMADA, N.; NESSIMIAN, J. L. 2005. Chaves de Identificação de Larvas para Famílias e Gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** **49** (2):181-204.
- RAIKOW, D. F.; GRUBBS, S. A. & CUMMINS, K. W. 1995. Debris Dam Dynamics and Coarse Particulate Organic Matter Retention in an Appalachian Mountain Stream. **Journal of the North American Benthological Society** **14**(4): 535-546.
- SALLES, F. F.; DA-SILVA, E.R.; SERRÃO, J.E.; FRANCISCHETTI, C. N. 2004. Baetidae (Ephemeroptera) na Região Sudeste do Brasil: novos registros e chave para os gêneros no estágio ninfal. **Neotropical Entomology** **33**(5): 725-735.
- SEGURA, M. O. 2012. **Coleoptera (Insecta) em sistemas aquáticos florestados: aspectos morfológicos, comportamentais e ecológicos**. Tese (Doutorado em Ecologia e recursos naturais). Centro de ciências biológicas e da saúde. Universidade Federal de São Carlos. São Carlos.
- SEGURA, M. O.; VALENTE-NETO, F. & FONSECA-GESSNER, A. 2011. Chave de famílias de Coleoptera aquáticos (Insecta) do Estado de São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica** **11**(1): 393-412.
- SILVEIRA, M. P., BUSS, D. F., NESSIMIAN, J. L. & BAPTISTA, D. F. 2006. Spatial and temporal distribution of benthic macroinvertebrates in a southeastern Brazilian River. **Brazilian Journal of Biology** **66**: 623-632.
- SOUZA, L.O.I.; COSTA, J. M. & OLDRINI, B. B. 2007. Odonata. *In*: Froehlich, C. G. (Org.). **Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo**. Disponível em: http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/Guia_online
- SPEAKER, R. W.; LUCHESSA, K. J.; FRANKLIN, J. F. & GREGORY, S. V. 1988. The use of plastic strips to measure leaf retention by riparian vegetation in a coastal Oregon stream. **American Midland Naturalist** **120**(1): 22-31.

- SPEAKER, R.; MOORE, K. & GREGORY, S. 1984. Analysis of the process of retention of organic matter in stream ecosystems. **Verhein International Verein Limnologie 22**: 1835-1841.
- STRAHLER, H. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. **Transactions of the American Geophysical Union 8**: 913-920.
- VANNOTE, R. L.; MINSHALL, G. W.; CUMMINS, K. W.; SEDELL, J. R. & CUSHING, C. E. 1980. The River Continuum Concept. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 37**: 130-137.
- WALLACE, J. B.; CUFFNEY, T. F.; WEBSTER, J. R.; LUGTHART, G. J.; CHUNG, K. & GOLDOWITZ, B. S. 1991. Export of fine organic particles from headwater streams: effects of season, extreme discharges, and invertebrate manipulation. **Limnology and Oceanography 36(4)**: 670-682.
- WALLACE, J. B.; EGGERT, S. L.; MEYER, J. L. & WEBSTER, J. R. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. **Science 277(5322)**: 102-104.
- WANTZEN, K. M. & WAGNER, R. 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. **Journal of the North American Benthological Society 25(1)**: 216-232.
- WEBSTER, J. R.; COVICH, A. P.; TANK, J. L. & CROCKETT, T. V. 1994. Retention of coarse particles in streams in the southern Appalachian Mountains. **Journal of the North American Benthological Society 13(2)**: 140-150.
- WIGGINS, G. B. 1996. **Larvae of the North America Caddisfly Genera (Trichoptera)**. 2nd edition. Toronto, University of Toronto Press. IX + 457p.

CAPÍTULO 2

**A quantidade de fenóis, a resistência foliar e a diversidade do folheto
não afetam a fauna de macroinvertebrados aquáticos em um riacho
neotropical.**

A quantidade de fenóis, a resistência foliar e a diversidade do folhiço não afetam a fauna de macroinvertebrados aquáticos em um riacho neotropical.

Resumo

No presente trabalho, folhas de diferentes espécies vegetais foram utilizadas para testar as seguintes predições: 1) as folhas com maior resistência e/ou maior quantidade de fenóis totais apresentam menor perda de massa; 2) a perda de massa de folhas em pacotes mistos (três espécies) difere daquela em pacotes com uma única espécie; 3) a fauna de macroinvertebrados aquáticos é afetada pelas características iniciais das folhas e pela riqueza do pacote de folhiço (folhas de uma ou de três espécies vegetais). Experimentos de decomposição e colonização de pacotes de folhas de *Chrysophyllum viride*, *Marlierea* sp. e *Citronella cf. megaphylla* foram realizados em um riacho de baixa ordem. A resistência foliar e a quantidade de fenóis totais individualmente não afetaram a perda de massa vegetal, porém é possível que a combinação resistência foliar+fenóis tenha um efeito sobre esse processo. A densidade, riqueza e composição faunística de macroinvertebrados não teve relação com as diferentes características estruturais e químicas das plantas. Nossos resultados e os dados da literatura sugerem que o processo de degradação do folhiço é de grande complexidade por envolver diversos fatores relacionados à interação local entre características das folhas (e.g. compostos secundários, resistência, proporção C:N), temperatura da água (indicador indireto da atividade microbiana) e características da fauna de macroinvertebrados aquáticos (e.g. abundância relativa de fragmentadores).

Introdução

Os riachos com densa cobertura devido ao sombreamento pela floresta marginal recebem pouca luz, reduzindo drasticamente a produtividade primária por algas e macrófitas, tornando-os dependentes da entrada de material orgânico vegetal alóctone como principal fonte de energia para redes tróficas aquáticas (Kaushik & Hynes, 1968; Vannote *et al.*, 1980; Wallace *et al.*, 1997). As folhas que caem na água podem ser carregadas pela correnteza ou formar acúmulos de folhiço em áreas de remanso e em obstáculos, criando habitats com alta heterogeneidade que podem afetar a abundância e a distribuição tanto da microbiota como de macroinvertebrados (Cardinale *et al.*, 2002; Boyero, 2003). Em ambientes tropicais, a temperatura mais elevada da água provavelmente beneficia a atividade microbiana em detrimento da atividade dos macroinvertebrados fragmentadores (Petersen *et al.*, 1989; Mathuriau & Chauvet, 2002; Boyero *et al.*, 2011). Por este motivo, é notória a escassez de macroinvertebrados fragmentadores em riachos tropicais quando comparada a riachos temperados (Boyero *et al.*, 2011, 2012; Dudgeon & Gao, 2011). No entanto, apesar da relativa escassez de representantes desta categoria funcional, estudos também têm demonstrado a importância dos fragmentadores e da atividade da macrofauna de invertebrados em geral no processamento do folhiço em riachos tropicais (Crowl *et al.*, 2001; Camacho *et al.*, 2009; Encalada *et al.*, 2010; Dudgeon & Gao, 2011).

Características físicas ou químicas das folhas de diferentes espécies de plantas podem afetar as vias de processamento do detrito vegetal no riacho. Estudos mostram que a taxa de decomposição de folhiço em ambiente terrestre apresenta uma correlação negativa com a quantidade de lignina, representativa da resistência do tecido vegetal (Coley & Barone, 1996; Kursar & Coley, 2003), e o mesmo tem sido observado em

sistemas aquáticos (Suberkropp *et al.*, 1976; Webster & Benfield, 1986; Quinn *et al.*, 2000). A composição química inicial das folhas também pode afetar a taxa de decomposição do detrito (Webster & Benfield, 1986; Ostrofsky, 1997). Por exemplo, na região tropical há uma grande variedade de compostos secundários produzidos por plantas, os quais atuam na defesa química contra herbivoria em ambientes terrestres (Coley & Barone, 1996). Entre estas substâncias, os compostos fenólicos são encontrados em diversas espécies vegetais, apresentando-se em uma variedade de concentrações. Estes compostos, conhecidos como importantes inibidores de herbivoria principalmente devido à ação de insetos em ecossistemas terrestres (Bennett & Wallsgrove, 1994), poderiam alterar a atividade de macroinvertebrados aquáticos detritívoros, e consequentemente afetar também o processamento das folhas. Adicionalmente, o crescimento de fungos é inibido pelos compostos fenólicos (Bennett & Wallsgrove, 1994; Canhoto & Graça, 1999), reduzindo a palatabilidade ou qualidade nutricional do detrito vegetal para os organismos detritívoros (Suberkropp *et al.*, 1983; Boulton & Boon, 1991; Bastian *et al.*, 2007). Portanto, os compostos fenólicos podem afetar tanto os micro (e.g. fungos) quanto os macroorganismos, influenciando também o processamento de material vegetal em riachos.

A grande diversidade de plantas nos trópicos com diferentes características físicas e químicas possibilita uma alta variabilidade do folhiço acumulado no ambiente aquático. Esta variação dos aspectos estruturais e composição química entre espécies vegetais pode influenciar as vias de utilização do folhiço por fragmentadores aquáticos (Anderson & Sedell, 1979; Webster & Benfield, 1986; Quinn *et al.*, 2000). Adicionalmente, no ambiente natural do riacho, o folhiço não se apresenta em unidades distintas e uniformes, mas sim como uma mistura de diferentes espécies, e a taxa de decomposição deste folhiço sortido nem sempre pode ser inferida a partir da combinação

das taxas de decomposição individuais de cada espécie de planta (Kominoski *et al.*, 2007; Ball *et al.*, 2008). Neste sentido, as variações nas taxas de decomposição de pacotes de folhas mistas podem ser atribuídas a interações entre espécies vegetais com características físicas e químicas diferentes, podendo ocorrer transferência de compostos estimulantes ou inibidores da ação de organismos decompositores entre folhas com maiores concentrações para folhas com menores concentrações (McArthur *et al.*, 1994; Ball *et al.*, 2008). Outros estudos sugerem que nos folhiços mistos há uma maior heterogeneidade de microhábitats, oferecendo oportunidade de colonização para uma gama maior de detritívoros (Leff & McArthur, 1989; Bastian *et al.*, 2008).

O estudo dos processos ecológicos que ocorrem em riachos de cabeceira é de grande importância para a compreensão da dinâmica energética nos demais trechos da bacia hidrográfica. Nestes ambientes existe uma grande diversidade de macroinvertebrados (Clarke *et al.*, 2008) e observa-se uma forte ligação entre os ambientes aquático e terrestre, uma associação da qual dependem várias comunidades de organismos aquáticos. Fatores como a perda de cobertura florestal e poluição da água devido à ação antrópica direta ou indireta podem alterar esta associação, que ainda não é totalmente compreendida, principalmente nos trópicos. Buscando contribuir com o conhecimento sobre os fatores que afetam a degradação do folhiço em riachos tropicais, o presente trabalho teve por objetivo verificar se folhas com diferentes características físicas e químicas (resistência foliar e quantidade de fenóis totais) apresentam variações de perda de massa e assembléias de macroinvertebrados aquáticos. Neste sentido, testamos as seguintes predições: 1) as folhas com maior resistência e/ou maior quantidade de fenóis totais possuem menor perda de massa; 2) a perda de massa de folhas em pacotes mistos (três espécies) difere daquela em pacotes com uma única espécie; 3) a fauna de macroinvertebrados aquáticos é afetada pelas características

iniciais das folhas e pela riqueza do pacote de folhiço (folhas de uma ou de três espécies vegetais). Para testar estas predições, experimentos foram realizados em um riacho do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo.

Materiais e métodos

Área de estudo

O presente trabalho foi realizado no Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, entre as coordenadas S 24°12' e 24°32', e W 48°03' e 48°32' (Figura 1). O Parque Intervales é um dos poucos fragmentos remanescentes de Mata Atlântica, e está situado na Serra do Mar, compondo o divisor de águas das bacias do Ribeira e do Paranapanema. Na região de Intervales predomina a Floresta Ombrófila Densa, com clima subtropical de altitude, sem estação seca definida e com chuvas ao longo do ano (Figura 2).

Figura 1. Localização e limites do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo. O ponto indica o riacho onde foi feito o experimento de colonização.

Figura 2. Precipitação pluviométrica no Parque Estadual Intervales durante o período do experimento de colonização. O gráfico menor mostra a precipitação mensal durante 2010 (período do experimento indicado por uma barra). A seta indica o início do experimento. Valores negativos representam os dias anteriores ao início do experimento.

Quantificação de fenóis totais

As plantas selecionadas para o experimento de colonização foram *Chrysophyllum viride* Mart. & Eichler (Sapotaceae), *Marlierea* sp. (Myrtaceae) e *Citronella* cf. *megaphylla* (Miers) R. A. Howard (Cardiopteridaceae). As três espécies são comumente encontradas às margens dos riachos no Parque Intervales, sendo plantas de porte arbóreo que contribuem com o aporte de material vegetal e acúmulo de folhígio dentro do ambiente lótico. Todos os extratos foram preparados na proporção de 10 g de material seco por 100 mL de etanol P.A. (1:10 p/v), sendo submetidos à agitação mecânica por

um período de 72 horas em temperatura ambiente e o resíduo vegetal retirado por filtragem a vácuo. Os extratos obtidos foram levados ao rotoevaporador para eliminação completa do álcool e mantidos armazenados a -4°C em frascos de vidro âmbar, protegidos da luz.

O método utilizado para dosagem de fenóis totais foi o de *Folin-Ciocalteu*. Para a determinação dos compostos de fenóis totais utilizamos uma curva de ácido gálico como padrão de comparação. A cada 0,5 mL de amostra (extrato) foram adicionados 5 mL de água destilada e 0,25 mL do reagente de *Folin-Ciocalteu* (molibdato, tungstato e ácido fosfórico). Após 3 minutos foi adicionado 1 mL de solução de Na_2CO_3 saturada a 10% e a mistura armazenada por 1 hora em temperatura ambiente. A absorbância foi medida a 725 nm usando um espectrofotômetro UV-Vis. Todos os testes foram realizados em triplicata e os resultados expressos em mg de ácido gálico (mg EAG) por g de extrato seco.

Resistência foliar

Para cada espécie vegetal utilizada no experimento de colonização foi aplicado um teste de tensão foliar com a finalidade de avaliar a resistência das folhas. O teste de tensão foliar foi realizado utilizando um sistema adaptado de Graça & Zimmer (2005) e Moretti (2005). Para cada espécie vegetal foram cortados fragmentos retangulares de 4 cm x 2 cm de folha fresca, evitando a nervura central. Cada fragmento foi preso por dois prendedores de madeira, de modo que um prendedor ficasse em cada extremidade do retângulo de tecido foliar. Um prendedor foi fixado a uma base de madeira lixada para reduzir o atrito, enquanto o outro prendedor (móvel) foi amarrado com fio de nylon a um recipiente coletor. Areia fina de construção foi adicionada aos poucos no recipiente coletor, até que a força empregada fosse o suficiente para romper o pedaço de folha.

Uma folha de EVA (espuma vinílica acetinada) foi colocada na superfície de contato entre o fragmento de folha e o prendedor de madeira, para prevenir fraturas no tecido vegetal e garantir que o pedaço de folha se partisse devido unicamente à força exercida pelo peso da areia no recipiente coletor. O conjunto do recipiente mais a quantidade de areia necessária para romper o pedaço de folha foi pesado em uma balança digital com precisão de duas casas decimais. Para cada espécie vegetal foram feitas dez repetições e a média destes valores foi utilizada como indicador da resistência da folha de cada espécie.

Preparação das folhas

Para cada espécie vegetal foram coletados ramos de folhas da copa de árvores próximas ao leito do riacho (faixa de 1-3 m de vegetação ripária) e levadas para o laboratório uma semana antes do início do experimento. As folhas foram destacadas dos ramos e lavadas individualmente sob água corrente para eliminar vestígios de outros organismos. Em seguida as folhas secaram ao ar livre por 48 horas e foram armazenadas em recipiente escuro até o momento do preparo dos pacotes. Optou-se pela secagem das folhas para padronização das amostras, considerando que não há diferença nas taxas de decomposição de folhas secas comparadas a folhas frescas (Gessner, 1991).

Após a secagem, as folhas foram pesadas em pacotes de 9g para cada espécie vegetal (equivalente em peso seco constante a 4,85 g de *Ch. viride*, 4,54 g de *C. cf. megaphylla* e 4,04 g de *Marlierea* sp.). Também foram montados conjuntos com a combinação das três espécies utilizadas em proporções iguais (3 g de cada espécie, totalizando 9 g de material seco ao ar, equivalente a 4,60 g de peso seco inicial). Cada pacote de folhas foi acondicionado em uma rede de nylon de malha 20 mm, fechada com lacre de arame emborrachado e cada pacote foi preso a um quadro individual feito com

canos de PVC (policloreto de vinila) de 30 cm x 30 cm, fixando parte da rede de malha plástica nas laterais do quadro utilizando lacres de plástico. Os canos de PVC foram perfurados para permitir que o quadro afundasse e permanecesse no fundo do riacho.

Experimento de colonização

O experimento de colonização foi realizado no Riacho Mirante, um riacho de 2ª ordem (Strahler, 1957), entre o final de Julho e início de Setembro de 2010. Um trecho de 100 metros do riacho foi percorrido para mapear as áreas de remanso (regiões de baixa velocidade da correnteza da água). Foram preparados seis pacotes de *Ch. viride*, seis pacotes de *Marlierea* sp., seis pacotes de *C. cf. megaphylla* e seis pacotes da combinação das três espécies, totalizando 24 pacotes de folhas.

Através de sorteio determinou-se uma sequência aleatória em que os pacotes foram posicionados nos remansos, com distância mínima de cinco metros entre cada pacote para que não houvesse interferência entre as réplicas. Os quadros de PVC foram amarrados com barbante aos troncos de árvores na margem do riacho, para evitar o deslocamento da amostra e facilitar a sua localização no momento da amostragem. Todos os pacotes de folhas foram depositados no riacho no dia 31/07 e retirados no dia 02/09, totalizando 33 dias de colonização. A retirada foi feita com uma rede em forma de puçá com 20 cm de diâmetro e malha 0,250 mm. Cada pacote foi removido individualmente e acondicionado em um saco plástico, e as amostras foram fixadas em campo com formaldeído 4%.

Triagem e identificação de macroinvertebrados

Todo o material fixado em formaldeído foi levado para o laboratório e os detritos foliares lavados em água corrente sobre uma peneira de malha 0,250 mm para reter os

macroinvertebrados. O remanescente dos pacotes de folhas foi seco em estufa a 50°C por 48 horas, e o peso seco final aferido individualmente para cada pacote.

Os macroinvertebrados retidos na peneira foram armazenados em álcool 80%, triados com estereomicroscópio e identificados até o menor nível taxonômico possível com auxílio das chaves taxonômicas de Nieser & Melo (1997), Wiggins (1996), Angrisano & Korob (2001), Salles *et al.* (2004), Pes *et al.* (2005), Domínguez *et al.* (2001, 2006), Hamada *et al.* (2006), Heckman (2006a, 2006b), Lecci & Froehlich (2007), Passos *et al.* (2007), Souza *et al.* (2007), Archangelsky *et al.* (2009), Mugnai *et al.* (2010), Segura *et al.* (2011) e Segura (2012). Parte do material foi enviado para identificação por especialistas (Crustacea, Coleoptera e Diptera). A determinação das categorias alimentares dos gêneros e famílias foi baseada em Wiggins (1996), Castro-Souza & Bond-Buckup (2004), Cummins *et al.* (2005) e Oliveira & Nessimian (2010). Indivíduos de Chironomidae não foram incluídos no presente trabalho.

Caracterização ambiental

As variáveis físico-químicas registradas para o Riacho Mirante são apresentadas na Tabela 1. A temperatura da água (°C), a velocidade da água (m/s), a vazão (m³/s), o potencial hidrogeniônico (pH), a condutividade elétrica (μS/cm) e o oxigênio dissolvido (mg/l) foram medidos utilizando um Analisador Multiparâmetros Horiba. A velocidade da correnteza foi registrada com um fluxômetro digital, e a vazão calculada através do produto da velocidade média da água por uma área de secção transversal do riacho (Lind, 1979).

Tabela 1. Variáveis físico-químicas registradas para o Riacho Mirante no Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, Setembro de 2010 (médias de três registros).

Variáveis ambientais	Média±Desvio padrão
Temperatura (°C)	16,2±0
pH	7,91±0,001
Condutividade elétrica (µS/cm)	0,210±0,002
Oxigênio dissolvido (mg/l)	8,666±0,480
Velocidade da correnteza (m/s)	0,011±0,019
Vazão (m³/s)	0,004

Análise de dados

Os dados referentes ao peso dos pacotes de folhiço foram previamente logaritmizados para as Análises de Variância referentes a resistência foliar e peso seco foliar remanescente. Houve variação da quantidade de folhiço remanescente entre as amostras, por isso, os valores de abundância (total e individual para cada táxon) e de riqueza de táxons de macroinvertebrados foram divididos pelo peso seco dos detritos foliares em cada amostra. A densidade, riqueza e matriz de fauna foram transformadas através de $\log_{10}(x+1)$. No caso da riqueza, considerando que houve uma relação positiva significativa entre a densidade de indivíduos e a riqueza de táxons, os resíduos do ajuste desta relação foram utilizados como uma medida de riqueza padronizada (Jacobsen, 2005). Neste caso, os resíduos representam a parte da riqueza que não pode ser explicada pela densidade de macroinvertebrados. Foi feita uma Análise de Variância (ANOVA) para comparar a densidade e riqueza padronizada de macroinvertebrados entre os pacotes de folhiço de cada uma das três espécies vegetais e dos pacotes de folhiço misto.

Os dados foram analisados através de uma PERMANOVA (Anderson, 2001), com o objetivo de testar possíveis efeitos da espécie vegetal sobre a composição faunística de macroinvertebrados. Neste caso, utilizamos o índice de similaridade de Bray-Curtis. A ordenação desta matriz foi feita através de Escalonamento Multidimensional Não-métrico (Nonmetric Multidimensional Scaling – NMDS) (Legendre & Legendre, 1998). A PERMANOVA e o NMDS foram feitos utilizando o programa Primer v6 + Permanova (Clarke & Gorley, 2006).

Resultados

Caracterização das espécies vegetais

Os valores de leitura em espectrofotômetro para fenóis totais de *Ch. viride*, *Marlierea* sp. e *C. cf. megaphylla* são apresentados na Tabela 2. Em determinadas concentrações de extrato, o valor de leitura não foi discriminado, pois a quantidade de fenóis expressado na amostra não foi o suficiente para gerar leituras positivas no espectrofotômetro. A quantidade de fenóis totais foi maior em *Ch. viride* (7,26 mg EAG), seguida por *Marlierea* sp. com um valor intermediário (4,20 mg EAG) e por *C. cf. megaphylla* com a menor quantidade de fenóis totais (1,66 mg EAG).

Tabela 2. Quantificação de fenóis totais de espécies de árvores do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo.

Concentração (µg/mL)	Espécies ^a		
	<i>Chrysophyllum viride</i>	<i>Marlierea sp.</i>	<i>Citronella cf. megaphylla</i>
25	-	-	-
50	-	-	-
75	-	0,059	-
100	0,423	2,824	-
250	2,092	2,953	-
500	3,876	4,186	0,188
1000	7,262	4,201	1,666

^aValores em mg de equivalente de ácido gálico (EAG) por g de extrato seco.

A resistência foliar variou entre as três espécies (Tabela 4; Figura 3), sendo que *C. cf. megaphylla* e *Marlierea sp.* apresentaram resistência foliar semelhante (Teste de Tukey HSD, $p > 0,05$), enquanto a de *Ch. viride* foi significativamente menor em relação às outras duas espécies (Teste de Tukey HSD, $p < 0,05$) (Figura 3). O peso seco foliar remanescente (PSFR) variou entre as três espécies e os pacotes mistos (Tabela 4; Figura 4). Houve diferença significativa entre a porcentagem de peso seco foliar remanescente (% PSFR) (Tabela 4). Os pacotes de *Ch. viride*, *Marlierea sp.* e *C. cf. megaphylla* apresentaram diferenças entre si (Teste de Tukey HSD, $p < 0,05$), enquanto o pacote misto apresentou % PSFR semelhante a de *C. cf. megaphylla* (Teste de Tukey HSD, $p < 0,05$). *Marlierea sp.* foi a espécie com a maior porcentagem de PSFR, seguida por *C. cf. megaphylla* e por último *Ch. viride* (Figura 4). A % PSFR média dos pacotes mistos foi equivalente à média dos pacotes isolados (Figura 5).

Figura 3. Valores de tensão foliar de folhas de *Citronella cf. megaphylla*, *Marlierea sp.* e *Chrysophyllum viride* utilizadas no experimento de colonização por macroinvertebrados no Riacho Mirante, Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo. 31/07 a 02/09 de 2010. Média $\pm$ Desvio padrão. Quantidade de fenóis totais entre parênteses, expressa em mg EAG.

Figura 4. Porcentagem de peso seco foliar remanescente (% PSFR) dos pacotes de folhas de *Citronella cf. megaphylla*, *Marlierea sp.*, *Chrysophyllum viride* e da combinação das três espécies vegetais após 33 dias de colonização por macroinvertebrados no Riacho Mirante, Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo. 31/07 a 02/09 de 2010. Média $\pm$ Desvio padrão.

Figura 5. Porcentagem de peso seco foliar remanescente (% PSFR) esperada (média das três espécies) e observada para pacotes mistos de folhas de *Citronella cf. megaphylla*, *Marlierea* sp. e *Chrysophyllum viride* após 33 dias de colonização por macroinvertebrados no Riacho Mirante, Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo. 31/07 a 02/09 de 2010. Média $\pm$ Desvio padrão.

Fauna de macroinvertebrados

Foram coletados 1.081 macroinvertebrados distribuídos em 41 táxons (Tabela 3). Dentro da Classe Crustacea foram registradas três ordens, enquanto para Insecta foram encontradas sete ordens. Os táxons mais abundantes (> 50) foram *Aegla* (79), *Americabaetis* (60), Cyclopoida gen. 1 (210), *Hyaella* (89), *Massartella* (57), *Neotrichia* (105), *Paragrypopteryx* (65), *Phylloicus* (134) e *Tupiperla* (88). A proporção de fragmentadores foi de 12,82% da densidade total de macroinvertebrados.

Os resultados da ANOVA para densidade e riqueza padronizada e PERMANOVA para composição faunística de macroinvertebrados são apresentados na Tabela 4. Não houve diferença de densidade (Figura 6) ou riqueza padronizada (Figura 7) de táxons de macroinvertebrados entre os pacotes de folhas de *Ch. viride*, *Marlierea*

sp., *C. cf. megaphylla* e da combinação das três espécies utilizadas no experimento. A PERMANOVA e o NMDS (stress 0,09 para três dimensões) não mostraram diferenças entre as faunas associadas a pacotes das diferentes espécies vegetais ou dos pacotes de folhiço misto (Figura 8).

Tabela 4. Análise de Variância para o peso seco foliar remanescente, densidade e riqueza padronizada e PERMANOVA para a composição de macroinvertebrados associados a pacotes de folhas de *Chrysophyllum viride*, *Marlierea* sp., *Citronella cf. megaphylla* e combinação das três espécies, após 33 dias de colonização no Riacho Mirante, Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo. 31/07 a 02/09 de 2010.

ANOVA	DF	MS	F	p
Peso seco foliar remanescente	3	0,028	10,288	0,000
Resistência foliar	2	0,343	89,79	0,000
Densidade	3	0,200	1,420	0,266
Riqueza padronizada	3	0,010	0,839	0,488
PERMANOVA	Pseudo-F			
Composição faunística	3	2239,7	1,145	0,271

Figura 6. Densidade de macroinvertebrados em pacotes de folhas de *Citronella cf. megaphylla*, *Marlierea sp.*, *Chrysophyllum viride* e da combinação das três espécies vegetais após 33 dias de colonização no Riacho Mirante, Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo. 31/07 a 02/09 de 2010. Média $\pm$ Desvio padrão.

Figura 7. Riqueza padronizada de macroinvertebrados em pacotes de folhas de *Citronella cf. megaphylla*, *Marlierea sp.*, *Chrysophyllum viride* e da combinação das três espécies vegetais após 33 dias de colonização no Riacho Mirante, Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo. 31/07 a 02/09 de 2010. Média $\pm$ Desvio padrão.

Tabela 3. Abundância de macroinvertebrados amostrados em pacotes de folhas de *Chrysophyllum viride*, *Marlierea* sp., *Citronella* cf. *megaphylla* e pacotes mistos, em remansos no Riacho Mirante, Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo. 31/07 a 02/09 de 2010. Col = coletor; ColCat = coletor-catador; ColFil = coletor-filtrador; Fil = filtrador; Fr = fragmentador; O = onívoro; P = predador; R = raspador.

	Cat. alimentar	<i>Ch. viride</i>	<i>Marlierea</i> sp.	<i>C. megaphylla</i>	Misto	Total
CRUSTACEA						
Amphipoda						
Dogielinotidae						
<i>Hyalella</i>	ColCat	27	33	19	10	89
Cyclopoida						
Cyclopoida gen. 1	Col (?)	33	53	73	51	210
Decapoda						
Aeglidae						
<i>Aegla</i>	O	26	40	5	8	79
INSECTA						
Ephemeroptera						
Baetidae						
<i>Americabaetis</i>	ColCat	12	25	18	5	60
<i>Cryptonympha</i>	ColCat	1	-	-	1	2
<i>Moribaetis</i>	ColCat	4	3	1	2	10
<i>Zelus</i>	ColCat	-	-	3	-	3
Caenidae						
<i>Caenis</i>	ColCat/R	2	2	1	11	16
Leptophlebiidae						
<i>Farrodes</i>	ColCat/R	12	15	7	6	40
Leptophlebiidae gen. 1	ColCat/R(?)	1	2	-	-	3
<i>Massartella</i>	ColCat/R	24	12	6	15	57
<i>Miroculis</i>	ColCat/R	1	2	-	-	3
<i>Simothraulopsis</i>	ColCat/R	-	-	-	1	1
Leptohyphidae						
<i>Traverhyphes</i>	ColCat	17	19	7	6	49
Odonata						
Aeshnidae						
<i>Coryphaesha</i>	P	-	2	5	1	8
Calopterygidae						
aff. <i>Mnesarete</i>	P	1	2	2	3	8
Calopterygidae gen. 1	P	-	-	-	1	1
Megapodagrionidae						
aff. <i>Heteragrion</i>	P	3	3	-	-	6
Perilestidae						
<i>Perilestes</i>	P	-	-	1	-	1
Plecoptera						
Grypoterygidae						

<i>Paragrypopteryx</i>	ColCat	26	16	9	14	65
<i>Tupiperla</i>	ColCat	38	21	17	12	88
Perlidae						
<i>Anacroneuria</i>	P	1	9	5	1	16
<i>Kempnyia</i>	P	-	-	-	1	1
<i>Macrogynoplax</i>	P	1	6	-	1	8
Hemiptera						
Helotrephidae						
<i>Neotrephes</i>	P	-	1	-	1	2
Coleoptera						
Dytiscidae						
	P	-	-	-	1	1
Elmidae						
<i>Heterelmis</i>	ColCat/R	9	12	4	4	29
<i>Hexacylloepus</i>	R	4	3	3	3	13
<i>Phanocerus</i>	R	4	4	1	1	10
Trichoptera						
Calamoceratidae						
<i>Phylloicus</i>	Fr	25	49	23	37	134
Helicopsychidae						
<i>Helicopsyche</i>	R	-	-	-	1	1
Hydroptilidae						
Hydroptilidae gen. 1	R(?)	-	4	1	4	9
<i>Neotrichia</i>	R	11	45	40	9	105
Leptoceridae						
<i>Nectopsyche</i>	ColCat/R	7	4	5	3	19
<i>Triplectides</i>	Fr	2	6	7	1	16
Polycentropodidae						
<i>Cernotina</i>	ColFil	-	-	-	1	1
Diptera						
Corethrellidae						
	ColCat	-	1	-	-	1
Diptera 1A	ColCat(?)	-	1	-	-	1
Empididae						
	ColCat	-	-	2	-	2
Simuliidae						
<i>Simulium</i>	ColFil	-	-	1	-	1
<i>Tipullidae</i>	ColCat/Fil/P	-	1	-	-	1
Total		265	363	247	206	1081

Figura 8. Composição faunística de macroinvertebrados associados ao folhicho de diferentes espécies vegetais no Riacho Mirante, Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo. 31/07 a 02/09 de 2010. *Chrysophyllum viride* (●); *Citronella cf. megaphylla* (○); *Marlierea sp.* (◇); Pacote misto de folhas (+). Stress para três dimensões = 0,06.

Discussão

Os nossos dados revelaram que, entre as folhas das três espécies estudadas, aquelas da espécie com menor resistência apresentaram maior conteúdo de fenóis totais. Estes resultados sugerem que o maior investimento em defesas químicas através de compostos secundários em folhas da espécie com a menor resistência foliar pode ser um importante mecanismo para reduzir a pressão de herbivoria no ambiente terrestre. De fato, as características das folhas (e.g. conteúdo nutricional, resistência, compostos químicos) podem ter importantes efeitos sobre seu processamento, tanto em ecossistemas terrestres (Coley & Barone, 1996; Harguindeguy, 2007), quanto aquáticos (Gonçalves *et al.*, 2007; LeRoy *et al.*, 2007). Neste sentido, as diferenças iniciais na composição química ou características físicas das folhas podem ser consideradas importantes preditoras da taxa de decomposição do detrito vegetal (Webster & Benfield, 1986; LeRoy & Marks, 2006; LeRoy *et al.*, 2007).

As folhas das espécies vegetais utilizadas no presente estudo apresentaram diferenças físicas e químicas significativas, por este motivo, esperávamos que a variação na perda de peso entre os pacotes poderia ser explicada pelas características intrínsecas de cada espécie. Em nosso trabalho, o que observamos de fato foi uma maior perda de massa da espécie com maior quantidade de fenóis totais (*Ch. viride*), sugerindo que apenas estes compostos não limitam a atividade biológica de micro e macroorganismos durante o processamento das folhas dessa espécie em ambientes aquáticos. Alguns autores sugerem que, no ambiente aquático, os compostos fenólicos são rapidamente lixiviados logo na fase inicial em que o folhicho entra no riacho (Suberkropp *et al.*, 1976; Benstead, 1996), diminuindo o seu efeito sobre a decomposição das folhas. Adicionalmente, a resistência foliar também pode ser um importante componente

afetando o processamento do material vegetal. Li *et al.* (2009) por exemplo, encontraram uma correlação negativa entre a resistência foliar e a taxa de decomposição do folhiço em um riacho de Hong Kong; por outro lado, Dudgeon & Gao (2011) também estudando a decomposição de folhas em riachos de Hong Kong não observaram qualquer relação entre a perda de massa e a resistência foliar. Gonçalves *et al.* (2012) acompanharam a degradação de folhiço em um riacho de Mata Atlântica de Minas Gerais, e não encontraram relação entre a resistência foliar e as taxas de decomposição de diferentes espécies vegetais. No presente estudo, *C. cf. megaphylla* e *Marlierea* sp. apresentaram resistências foliares similares, porém entre estas duas espécies, aquela que apresentou maior conteúdo de fenóis (*Marlierea* sp.) teve menor perda de massa. Portanto, os nossos dados sugerem que a combinação entre resistência e quantidade de fenóis deve ter um maior efeito sobre a decomposição do que estes fatores isoladamente. De qualquer maneira, mais dados são necessários para que se possa esclarecer este assunto.

Nos riachos, o folhiço não se apresenta de forma isolada e é formado por material vegetal oriundo de diferentes espécies. Neste sentido, vários trabalhos têm mostrado a alteração das taxas de decomposição de folhiço composto por folhas de mais de uma espécie em relação àquele representado por folhas de uma única espécie vegetal. Este fenômeno tem sido registrado tanto para ambientes aquáticos (Swan & Palmer, 2004; Lecerf *et al.*, 2007; Pettit *et al.*, 2012) quanto para terrestres (Gartner & Cardon, 2004). Folhas de espécies com diferentes aspectos físicos e químicos têm uma influência direta sobre a qualidade e complexidade do folhiço, o que pode estar ligado a alterações nas taxas de decomposição deste recurso e na distribuição de macroinvertebrados (Hansen & Coleman, 1998; Hector, 2000; Swan & Palmer, 2006). No presente trabalho, nossos dados revelaram que a riqueza de espécies vegetais não foi associada à perda de massa foliar nos pacotes mistos quando comparados aos pacotes de espécies individuais. Os

pacotes mistos apresentaram perda de massa intermediária em relação aos outros pacotes, um resultado esperado para a combinação de espécies com diferentes características. Esta observação concorda com outros dados da literatura (Moretti *et al.*, 2007a, 2007b). Por exemplo, Dudgeon & Gao (2010, 2011), estudando a decomposição de folhíço de diferentes espécies vegetais em um riacho de Hong Kong, verificaram que os pacotes com a combinação de todas as espécies do experimento apresentaram taxa de decomposição intermediária em relação às taxas de decomposição individuais para cada espécie. Por outro lado, os dados obtidos por Kominoski *et al.* (2007) mostraram que a riqueza de espécies vegetais no folhíço teve um importante efeito (sinergista e antagonista) sobre as taxas de decomposição em relação às taxas esperadas, calculadas a partir das taxas obtidas para cada uma das espécies vegetais individuais. Portanto, os nossos dados e os dados da literatura indicam que não há um padrão único para o efeito da riqueza de espécies vegetais sobre a taxa de decomposição do folhíço, como foi apontado nas revisões de Srivastava *et al.* (2009) e Gessner *et al.* (2010).

Neste sentido, os diferentes resultados observados nos trabalhos citados sugerem que o estudo dos efeitos da diversidade de espécies vegetais em relação ao processamento do folhíço em riachos não é uma tarefa simples em virtude do número e complexidade de fatores envolvidos, além da possibilidade de interação entre eles. Por exemplo, nos Estados Unidos, Ball *et al.* (2008) observaram que a riqueza de espécies vegetais dos pacotes de folha não influenciou a perda de massa do detrito, por outro lado, a composição de espécies vegetais teve um efeito importante nesse processo. A contribuição relativa de cada espécie também é um fator a ser considerado, visto que Swan *et al.* (2009) observaram taxas de decomposição até 33% mais rápidas em pacotes de folhas cujas composições simulavam as proporções em que cada espécie ocorre no ambiente, quando comparados a pacotes de misturas com proporções iguais de cada

espécie vegetal. LeRoy & Marks (2006), estudando riachos temperados nos Estados Unidos, verificaram que em apenas um dos três riachos a mistura de espécies acelerou a taxa de processamento; já Taylor *et al.* (2007) observaram que, para os oito experimentos realizados em um riacho da Nova Escócia, Canada, apenas em três deles houve uma aceleração do processamento, sendo que esse resultado foi dependente da composição dos pacotes mistos. Além disso, resultados inesperados e contraditórios também têm sido encontrados, por exemplo, o trabalho de Sanpera-Calbert *et al.* (2009) mostrou que folhas de espécies mais refratárias aceleravam a degradação de espécies que já apresentavam taxas de decomposição mais rápidas. Portanto, a relação entre a mistura de folhas de diferentes espécies e as taxas de decomposição do folhiço apresenta-se como uma questão complexa e dependente da interação de vários fatores, entre os quais a composição e proporção das espécies vegetais que contribuem para a formação do folhiço.

No presente trabalho, a densidade e riqueza padronizada de táxons associadas a pacotes de folhas não apresentaram diferenças entre espécies vegetais isoladas ou nos pacotes mistos, resultado que está de acordo com outros estudos realizados em riachos tropicais (Li *et al.*, 2009; Dudgeon & Gao, 2010, 2011; Gonçalves *et al.*, 2012). Li *et al.* (2009) não encontraram diferenças de abundância ou riqueza de táxons de macroinvertebrados em pacotes de folhas de diferentes espécies em riachos de Hong Kong. Em um estudo sobre decomposição de folhiço no cerrado de Minas Gerais, Moretti *et al.* (2007b) não encontraram diferença de riqueza de táxons entre espécies vegetais, porém foi observada uma diferença significativa da densidade de macroinvertebrados entre os tipos de folhas utilizadas. Em riachos de ambientes temperados, os trabalhos publicados apresentam resultados variados. LeRoy & Marks (2006), estudando a decomposição de detritos vegetais em riachos nos Estados Unidos,

verificaram que na maior parte dos casos não houve diferenças de riqueza da fauna de macroinvertebrados entre os pacotes de folhas com mais de uma espécie vegetal. Do mesmo modo, Taylor *et al.* (2007) não encontraram variações significativas de abundância ou riqueza de táxons entre folhiços de diferentes espécies vegetais em um riacho do Canadá. Adicionalmente, Kominoski & Pringle (2009) observaram nos Estados Unidos que a variação da riqueza e da abundância foram respectivamente dependentes do número de espécies de folhas incluídas nos pacotes, e da presença ou ausência de determinadas espécies vegetais. Essas relações foram parcialmente explicadas pelos componentes estruturais (quantidade de lignina, uma medida de resistência foliar) e conteúdo de compostos secundários (entre eles fenóis totais). É importante destacar que em nosso trabalho optamos por utilizar a riqueza padronizada, ao passo que os trabalhos citados acima utilizaram valores absolutos de riqueza; portanto, é possível que a interpretação dos dados desses estudos tenha sofrido um viés da abundância (ver McCabe & Gotelli, 2000). Especificamente para as categorias alimentares dos macroinvertebrados, a densidade de fragmentadores registrada no presente trabalho está de acordo com os resultados de outros estudos realizados na região tropical (Dobson *et al.*, 2002; Wantzen & Wagner, 2006; Gonçalves *et al.*, 2006, 2007; Li *et al.*, 2009), os quais verificaram valores de abundância de fragmentadores abaixo de 20%.

Segundo os nossos resultados, não houve uma distinção da composição faunística de macroinvertebrados entre os folhiços de diferentes espécies ou destes com os folhiços mistos. Esta ausência de efeito do tipo de folha e da interação entre espécies vegetais sobre a composição faunística também foi observada em outros estudos na região tropical (Moretti *et al.* 2007a; Li *et al.*, 2009; Dudgeon & Gao, 2010, 2011). Por exemplo, Dudgeon & Gao (2010) não encontraram diferenças de composição faunística

de macroinvertebrados associados a pacotes de folhas de uma única espécie em relação aos pacotes da mistura de espécies em riachos de Hong Kong. Por outro lado, LeRoy & Marks (2006), estudando a decomposição de detritos vegetais em riachos nos Estados Unidos, encontraram diferença significativa da composição de macroinvertebrados entre folhiços de diferentes espécies individuais, embora esta tenha sido uma relação de baixa intensidade.

A rápida diluição dos compostos fenólicos e a diminuição da resistência foliar no ambiente aquático são algumas das possíveis explicações para a ausência de associação entre as características físicas e químicas das plantas estudadas e a fauna de macroinvertebrados. Nos ambientes tropicais, provavelmente a atividade microbiana é intensificada em função das temperaturas mais elevadas; por isso, independentemente das condições iniciais, as folhas são rapidamente processadas e as diferenças químicas e estruturais iniciais vão diminuindo ao longo do tempo de degradação, fazendo com que as folhas se assemelhem cada vez mais em um curto período de tempo, minimizando o potencial de influenciar a distribuição da fauna de macroinvertebrados aquáticos. Adicionalmente, os efeitos da presença de compostos fenólicos e da resistência foliar sobre a fauna ainda não foram claramente estabelecidos, sendo que estes fatores podem interagir tanto entre si como também com outros fatores, como por exemplo a relação C:N. Os nossos resultados concordam com outros trabalhos, os quais mostram que as características iniciais das folhas que compõem o folhiço não afetam a fauna de macroinvertebrados aquáticos (Li *et al.*, 2009; Gonçalves *et al.*, 2012), embora outros autores também tenham encontrado resultados discordantes (Anderson & Sedell, 1979; Webster & Benfield, 1986; Quinn *et al.*, 2000).

Em resumo, considerando as nossas previsões iniciais, os dados do presente trabalho sugerem que a resistência foliar e a quantidade de fenóis totais aparentemente

não afetaram de forma isolada a perda de massa vegetal; por outro lado, há a possibilidade de que a combinação resistência foliar+fenóis tenha um efeito sobre esse processo. De qualquer maneira, são necessários experimentos de decomposição envolvendo mais espécies vegetais para permitir que esse fenômeno seja avaliado com maior clareza. A perda de massa foliar em pacotes mistos (três espécies) não diferiu daquela em pacotes com uma única espécie, discordando de nossa hipótese inicial. A fauna de macroinvertebrados aquáticos, ao contrário do esperado, não foi afetada pelas características iniciais das folhas ou pela riqueza de espécies do pacote de folhigo (pacotes de folhas com uma ou com três espécies vegetais). Esforços concentrados na determinação dos principais fatores determinantes da decomposição e colonização do folhigo por macroinvertebrados em riachos têm sido constantes e, aparentemente, não há um consenso entre os estudos uma vez que diferentes resultados vêm sendo registrados nos últimos anos (Srivastava *et al.*, 2009; Gessner *et al.*, 2010). Portanto, a alta variabilidade dos resultados obtidos em diferentes estudos sugere que o processo de degradação do folhigo em riachos pode ser bastante complexo, e que um melhor entendimento de sua dinâmica funcional passa pela compreensão mais detalhada dos efeitos da interação local entre características das folhas (e.g. compostos secundários, resistência, proporção C:N), da temperatura (indicador indireto da atividade microbiana) e das características da fauna de macroinvertebrados aquáticos (e.g. abundância relativa de fragmentadores).

Bibliografía

- ANDERSON, M. J. 2001. A new method of non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology** **26**: 32-46.
- ANDERSON, N. H. & SEDELL, J. R. 1979. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. **Annual Review of Entomology** **24**: 351-377.
- ANGRISANO, E. B. & KOROB, P. G. 2001. Trichoptera. p. 55-92. *In*: FERNÁNDEZ, H. R. & DOMÍNGUEZ, E. (Eds.) **Guía para la determinación de los Artrópodos Bentónicos Sudamericanos**. Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto M. Lillo, Editorial Universitaria de Tucumán, Tucumán, Argentina. X + 282 p.
- ARCHANGELSKY, M.; V. MANZO; M. C. MICHAT & TORRES, P. L. M. 2009. Capítulo 14. Coleoptera, p. 411–468 *In*: DOMÍNGUEZ, E. & FERNÁNDEZ, H. R. (Eds.). **Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología**. Fundación Miguel Lillo. xv+654p.
- BALL, B.; HUNTER, M. D.; KOMINOSKI, J. S.; SWAN, C. M. & BRADFORD, M. A. 2008. Consequences of non-random species loss for decomposition dynamics: experimental evidence for additive and non-additive effects. **Journal of Ecology** **96**: 303-313.
- BASTIAN, M.; BOYERO, L.; JACKES, B. R. & PEARSON, R. G. 2007. Leaf litter diversity and shredder preferences in an Australian tropical rain-forest stream. **Journal of Tropical Ecology** **23**: 219-229.
- BASTIAN, M.; PEARSON, R. G. & BOYERO, L. 2008. Effects of diversity loss on ecosystem function across trophic levels and ecosystems: A test in a detritus-based tropical food web. **Austral Ecology** **33**: 301-306.

- BENNETT, R. N. & WALLSGROVE, R. M. 1994. Tansley Review N° 71. Secondary Metabolites in Plant Defence Mechanisms. **New Phytologist** **127(4)**: 617-633.
- BENSTEAD, J. P. 1996. Macroinvertebrates and the Processing of Leaf Litter in a Tropical Stream. **Biotropica** **28(3)**: 367-375.
- BOULTON, A. J. & BOON, P. I. 1991. A Review of Methodology Used to Measure Leaf Litter Decomposition in Lotic Environments: Time to Turn an Old Leaf? **Australian Journal of Marine and Freshwater Research** **42**: 1-43.
- BOYERO, L. 2003. The quantification of local substrate heterogeneity in streams and its significance for macroinvertebrate assemblages. **Hydrobiologia** **499**: 161-168.
- BOYERO, L.; PEARSON, R. G.; DUDGEON, D.; FERREIRA, V.; GRAÇA, M. A. S.; GESSNER, M. O.; BOULTON, A. J.; CHAUVET, E.; YULE, C. M.; ALBARIÑO, R. J.; RAMÍREZ, A.; HELSON, J. E.; CALLISTO, M.; ARUNACHALAM, M.; CHARÁ, J.; FIGUEROA, R.; MATHOOKO, J. M.; GONÇALVES, J. F.; MORETTI, M. S.; CHARÁ-SERNA, A. M.; DAVIES, J. N.; ENCALADA, A.; LAMOTHE, S.; BURIA, L.; CASTELA, J.; CORNEJO, A.; LI, A. O. Y.; M'ERIMBA, C.; VILLANUEVA, V. D.; ZÚÑIGA, M. C.; SWAN, C. M.; & BERMUTA, L. A. 2012. Global patterns of stream detritivore distribution: implications for biodiversity loss in changing climates. **Global Ecology and Biogeography** **21**: 134-141.
- BOYERO, L.; PEARSON, R. G.; DUDGEON, D.; GRAÇA, M. A. S.; GESSNER, M. O.; ALBARIÑO, R. J.; FERREIRA, V.; YULE, C. M.; BOULTON, A. J.; ARUNACHALAM, M.; CALLISTO, M.; CHAUVET, E.; RAMÍREZ, A.; CHARÁ, J.; MORETTI, M. S.; GONÇALVES, J. F.; HELSON, J. E.; CHARÁ-SERNA, A. M.; ENCALADA, A. C.; DAVIES, J. N.; LAMOTHE, S.; CORNEJO, A.; LI, A. O.Y.; BURIA, L. M.; BILLANUEVA, V. D.; ZÚÑIGA,

- M. C. & PRINGLE, C. M. 2011. Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. **Ecology** **92(9)**: 1839-1848.
- CAMACHO, R.; BOYERO, L.; CORNEJO, A.; IBÁÑEZ, A. & PEARSON, R. G. 2009. Local Variation in Shredder Distribution can Explain their Oversight in Tropical Streams. **Biotropica** **41(5)**: 625-632.
- CANHOTO, C. & GRAÇA, M. A. S. 1999. Leaf Barriers to Fungal Colonization and Shredders (*Tipula lateralis*) Consumption of Decomposing *Eucalyptus globulus*. **Microbial Ecology** **37**: 163-172.
- CARDINALE, B. J.; PALMER, M. A.; SWAN, C. M.; BROOKS, S. & POFF, N. L. 2002. The influence of substrate heterogeneity on biofilm metabolism in a stream ecosystem. **Ecology** **83(2)**: 412-422.
- CASTRO-SOUZA, T. & BOND-BUCKUP, G. 2004. O nicho trófico de duas espécies simpátricas de *Aegla* Leach (Crustacea, Aeglidae) no tributário da bacia hidrográfica do Rio Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **21(4)**: 805-813.
- CLARKE, A.; NALLY, R. M.; BOND, N. & LAKE, P. S. 2008. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. **Freshwater Biology** **53**: 1707-1721.
- CLARKE, K. R. & GORLEY, R. N. 2006. **Primer v6: User Manual/Tutorial**. PRIMER-E, Plymouth.
- COLEY, P.D. & BARONE, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics** **27**: 305-335.
- CROWL, T. A.; MCDOWELL, W. H.; COVICH, A. P. & JOHNSON, S. L. 2001. Freshwater shrimp effects on detrital processing and nutrients in a tropical headwater stream. **Ecology** **82(3)**: 775-783.

- CUMMINS, K. W.; MERRITT, R. W. & ANDRADE, P. C. N. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** **40(1)**: 69-89.
- DOBSON, M.; MAGANA, A.; MATHOOKO, J. M. & NDEGWA, F. K. 2002. Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? **Freshwater Biology** **47**: 909-919.
- DOMÍNGUEZ, E., MOLINERI, C., PESCADOR, M. L., HUBBARD, M. D. & NIETO, C. 2006. Ephemeroptera of South America. *In*: ADIS, J.; ARIAS, J. R.; RUEDA-DELGADO, G. & WANTZEN, K.M. (Eds.). **Aquatic Biodiversity in Latin America (ABLA). Vol. 2**. Pensoft, Sofia-Moscow, 646 p.
- DOMÍNGUEZ, E.; HUBBARD, M. D.; PESCADOR, M. L. & MOLINERI, C. 2001. Ephemeroptera. P. 17-53. *In*: FERNÁNDEZ, H. R. & DOMÍNGUEZ, E. (Eds.). **Guía para la Determination de los Artrópodos Bentónicos Sudamericanos**. Série, Investigations de la UNT, Ciencias Exatas y Naturales. Editorial Universitaria de Tucumán, Tucumán, Argentina. 282 p.
- DUDGEON, D. & GAO, B. W. 2010. Weak effects of plant diversity on leaf-litter breakdown in a tropical stream. **Marine and Freshwater Research** **61**:1218-1225.
- DUDGEON, D. & GAO, B. W. 2011. The influence of macroinvertebrate shredders, leaf type and composition on litter breakdown in a Hong Kong stream. **Fundamental and Applied Limnology** **178(2)**: 147-157.
- ENCALADA, A. C.; CALLES, J.; FERREIRA, V.; CANHOTO, C. M. & GRAÇA, M. A. S. 2010. Riparian land use and the relationship between the benthos and litter decomposition in tropical montane streams. **Freshwater Biology** **55**: 1719-1733.

- GARTNER, T. B. & CARDON, Z. G. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. **Oikos** **104**: 230-246.
- GESSNER, M. O.; SWAN, C. M.; DANG, C. K.; McKIE, B. G.; BARDGETT, R. D.; WALL, D. H. & HÄTTENSCHWILER. 2010. Diversity meets decomposition. **Trends in Ecology and Evolution** **25**(6): 372-380.
- GONÇALVES, J. F.; GRAÇA, M. A. S. & CALLISTO, M. 2006. Leaf-litter breakdown in 3 streams in temperate, Mediterranean and tropical Cerrado climates. **Journal of the North American Benthological Society** **25**(2): 344-355.
- GONÇALVES, J. F.; GRAÇA, M. A. S. & CALLISTO, M. 2007. Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. **Freshwater Biology** **52**: 1440-1451.
- GONÇALVES, J. F.; REZENDE, R. S.; MARTINS, N. M. & GREGÓRIO, R. S. 2012. Leaf breakdown in an Atlantic Rain Forest stream. **Austral Ecology** (--) : 1-9.
- GRAÇA, M. A. S. & ZIMMER, M. 2005. Leaf toughness, p. 109-113. In: GRAÇA, M. A. S.; BÄRLOCHER, F. & GESSNER, M. O. (Eds.). **Methods to study litter decomposition: a practical guide**. Springer, 329 p.
- HAMADA, N., PEPINELLI, M. & MARDINI, L.B.L.F. 2006. **Simulídeos: Programa Estadual do Rio Grande do Sul, Brasil: chave de identificação de pupas da família Simuliidae (Diptera, Nematocera) para apoio às equipes regionais e municipais na determinação das espécies**. Secretaria Estadual da Saúde, Centro Estadual de Vigilância em Saúde, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, 40p.
- HANSEN, R. A. & COLEMAN, D. C. 1998. Litter complexity and composition are determinants of the diversity and species composition of oribatid mites (Acari: Oribatida) in litterbags. **Applied Soil Ecology** **9**: 17-23.

- HARGUINDEGUY, N. P.; BLUNDO, C. M.; GURVICH, D. E.; DÍAS, S. & CUEVAS, E. 2007. More than the sum of its parts? Assessing litter heterogeneity effects on the decomposition of litter mixtures through leaf chemistry. **Plant Soil** **303**: 151-159.
- HECKMAN, C. W. 2006a. **Encyclopedia of South American aquatic insects: Odonata – Anisoptera**. Netherlands: Springer. 725p.
- HECKMAN, C. W. 2006b. **Encyclopedia of South American aquatic insects: Odonata – Zygoptera**. Netherlands: Springer. 694p.
- HECTOR, A.; BEALE, A. J.; MINNS, A.; OTWAY, S. J. & LAWTON, J. H. 2000. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: effects through litter quality and microenvironment. **Oikos** **90**: 357-371.
- JACOBSEN, D. 2005. Temporally variable macroinvertebrate-stone relationships in streams. **Hydrobiologia** **544**: 201-214.
- KAUSHIK, N. K. & HYNES, H. B. N. 1968. Experimental Study on the Role of Autumnshed Leaves in Aquatic Environments. **Journal of Ecology** **56**(1): 229-243.
- KOMINOSKI, J. S. & PRINGLE, C.M. 2009. Resource-consumer diversity: testing the effects of leaf litter species diversity on stream macroinvertebrate communities. **Freshwater Biology** **54**: 1461-1473.
- KOMINOSKI, J. S.; PRINGLE, C. M.; BALL, B. A.; BRADFORD, M. A.; COLEMAN, D. C.; HALL, D. B. & HUNTER, M. D. 2007. Nonadditive effects of leaf litter species diversity on breakdown dynamics in a detritus-based stream. **Ecology** **88**(5): 1167-1176.
- KURSAR, T. A. & COLEY, P. D. 2003. Convergence in defense syndromes of young leaves in tropical rainforests. **Biochemical Systematic and Ecology** **31**: 929-949.

- LECCI, L. S. & FROEHLICH, C. G. 2007. Plecoptera. *In*: Froehlich, C.G. (Org.). **Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo**. Disponível em: <http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/guiaonline>
- LECERF, A.; RISNOVEANU, G.; POPESCU, C.; GESSNER, M. O. & CHAUVET, E. 2007. Decomposition of diverse litter mixtures in streams. **Ecology** **88(1)**: 219-227.
- LEFF, L. G. & McARTHUR, J. V. 1989. The effect of leaf pack composition on processing: A comparison of mixed and single species packs. **Hydrobiologia** **182**: 219-224.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. **Numerical Ecology: developments in environmental modeling vol. 20**. Elsevier, New York, USA. xv + 853 p.
- LEROY, C. J. & MARKS, J. C. 2006. Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. **Freshwater Biology** **51**: 605-617.
- LEROY, C. J.; WHITHAM, T. G.; WOOLEY, S. C. & MARKS, J. C. 2007. Within-species variation in foliar chemistry influences leaf-litter decomposition in a Utah river. **Journal of the North American Benthological Society** **26(3)**: 426-438.
- LI, A. O.Y; NG, L. C.Y. & DUDGEON, D. 2009. Effects of leaf toughness and nitrogen content on litter breakdown and macroinvertebrates in a tropical stream. **Aquatic Sciences** **71**: 80-93.
- LIND, O. T. 1979. **Handbook of Common Methods in Limnology**. London, Cambridge The C. V. Mosby Company. 199p.
- MATHURIAU, C. & CHAUVET, R. 2002. Breakdown of Leaf Litter in a Neotropical Stream. **Journal of the North American Benthological Society** **21 (3)**: 384-396.

- McARTHUR, J. V.; AHO, J. M.; RADER, R. B. & MILLS, G. L. 1994. Interspecific Leaf Interactions during Decomposition in Aquatic and Floodplain Ecosystems. **Journal of the North American Benthological Society** **13(1)**: 57-67.
- McCABE, D. J. & GOTELLI, N. G. 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. **Oecologia** **124**: 270-279.
- MORETTI, M. S. 2005. **Decomposição de detritos foliares e sua colonização por invertebrados aquáticos em dois córregos na Cadeia do Espinhaço (MG)**. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais.
- MORETTI, M. S.; GONÇALVES, J. F. & CALLISTO, M. 2007a. Leaf breakdown in two tropical streams: Differences between single and mixed species packs. **Limnologia** **37**: 250-258.
- MORETTI, M. S.; GONÇALVES, J. F.; LIGEIRO, R. & CALLISTO, M. 2007b. Invertebrates Colonization on Native Tree Leaves in a Neotropical Stream (Brazil). **International Review of Hydrobiology** **92(2)**: 199-210.
- MUGNAI, R.; NESSIMIAN, J. L. & BAPTISTA, D. F.. 2010. **Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro**. 1º edição. Technical Books, Rio de Janeiro. 176p.
- NIESER, N. & MELO, A. L. 1997. **Os heterópteros aquáticos de Minas Gerais**. Belo Horizonte, Editora UFMG, 177p.
- OLIVEIRA, A. L. H. & NESSIMIAN, J. L. 2010. Spatial distribution and functional feeding groups of aquatic insect communities in Serra da Bocaina Streams, southeastern Brazil. **Acta Limnologica Brasiliensia** **22 (4)**: 424-441.

- OSTROFSKY, M. L. 1997. Relationship between chemical characteristics of autumn-shed leaves and aquatic processing rates. **Journal of the North American Benthological Society** **16(4)**: 750-759.
- PASSOS, M. I. S.; NESSIMIAN, J. L.; FERREIRA, N. JR. 2007. Chaves para identificação dos gêneros Elmidae (Coleoptera) ocorrentes no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** **51 (1)**: 42-53.
- PES, A. M.; HAMADA, N.; NESSIMIAN, J. L. 2005. Chaves de Identificação de Larvas para Famílias e Gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** **49 (2)**:181-204.
- PETERSEN, R. C.; CUMMINS, K. W. & WARD, G. M. 1989. Microbial and animal processing of detritus in a woodland stream. **Ecological Monographs** **59(1)**: 21-39.
- PETTIT, N. E.; DAVIES, T.; FELLMAN, J. B.; GRIERSON, P. F.; WARFE, D. M. & DAVIES, P. M. 2012. Leaf litter chemistry, decomposition and assimilation by macroinvertebrates in two tropical streams. **Hydrobiologia** **680**: 63-77.
- QUINN, J. M.; BURRELL, G. P. & PARKYN, S. M. 2000. Influences of leaf toughness and nitrogen content on in-stream processing and nutrient uptake by litter in a Waikato, New Zealand, pasture stream and streamside channels. **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research** **34**: 253-271.
- SALLES, F. F.; DA-SILVA, E.R.; SERRÃO, J.E.; FRANCISCHETTI, C. N. 2004. Baetidae (Ephemeroptera) na Região Sudeste do Brasil: novos registros e chave para os gêneros no estágio ninfal. **Neotropical Entomology** **33(5)**: 725-735.
- SANPERA-CALBERT, I.; LECERF, A. & CHAUVET, E. 2009. Leaf diversity influences in-stream litter decomposition through effects on shredders. **Freshwater Biology** **54**: 1671-1682.

- SEGURA, M. O. 2012. **Coleoptera (Insecta) em sistemas aquáticos florestados: aspectos morfológicos, comportamentais e ecológicos**. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais). Centro de Ciências Biológicas e da Saúde. Universidade Federal de São Carlos. São Carlos.
- SEGURA, M. O.; VALENTE-NETO, F. & FONSECA-GESSNER, A. 2011. Chave de famílias de Coleoptera aquáticos (Insecta) do Estado de São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica** **11(1)**: 393-412.
- SOUZA, L.O.I.; COSTA, J. M. & OLDRINI, B. B. 2007. Odonata. In: Froehlich, C.G. (Org.). **Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo**. Disponível em: http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/Guia_online
- SRIVASTAVA, D. S.; CARDINALE, B. J.; DOWNING, A. L.; DUFFY, J. E.; JOUSEAU, C.; SANKARAN, M. & WRIGHT, J. P. 2009. Diversity has stronger top-down than bottom-up effects on decomposition. **Ecology** **90(4)**: 1073-1083.
- STRAHLER, H. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. **Transactions of the American Geophysical Union** **8**: 913-920.
- SUBERKROPP, K.; ARSUFFI, T. L. & ANDERSON, J. P. 1983. Comparison of Degradative Ability, Enzymatic Activity, and Palatability of Aquatic Hyphomycetes Grown on Leaf Litter. **Applied and Environmental Microbiology** **46(1)**: 237-244.
- SUBERKROPP, K.; GODSHALK, G. L. & KLUG, M. J. 1976. Changes in the Chemical Composition of Leaves During Processing in a Woodland Stream. **Ecology** **57(4)**: 720-727.
- SWAN, C. M. & PALMER, M. A. 2004. Leaf diversity alters litter breakdown in a Piedmont stream. **Journal of the North American Benthological Society** **23(1)**: 15-28.

- SWAN, C. M. & PALMER, M. A. 2006. Composition of speciose leaf litter alters stream detritivore growth, feeding activity and leaf breakdown. **Oecologia** **147**: 469-478.
- SWAN, C. M.; GLUTH, M. A. & HORNE, C. L. 2009. Leaf litter species evenness influences nonadditive breakdown in a headwater stream. **Ecology** **90(6)**: 1650-1658.
- TAYLOR, B. R.; MALLALEY, C. & CAIRNS, J. F. 2007. Limited evidence that mixing leaf litter accelerates decomposition or increases diversity of decomposers in streams of eastern Canada. **Hydrobiologia** **592**: 405-422.
- VANNOTE, R. L.; MINSHALL, G. W.; CUMMINS, K. W.; SEDELL, J. R. & CUSHING, C. E. 1980. The River Continuum Concept. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** **37**: 130-137.
- WALLACE, J. B.; EGGERT, S. L.; MEYER, J. L. & WEBSTER, J. R. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. **Science** **277(5322)**: 102-104.
- WANTZEN, K. M. & WAGNER, R. 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. **Journal of the North American Benthological Society** **25(1)**: 216-232.
- WEBSTER, J. R. & BENFIELD, E. F. 1986. Vascular Plant Breakdown in Freshwater Ecosystems. **Annual Review of Ecology and Systematics** **17**: 567-594.
- WIGGINS, G. B. 1996. **Larvae of the North America Caddisfly Genera (Trichoptera)**. 2nd edition. Toronto, University of Toronto Press. IX + 457p.

CAPÍTULO 3

Taxas de decomposição de folhas de duas espécies vegetais e colonização por macroinvertebrados em um riacho neotropical.

Taxas de decomposição de folhas de duas espécies vegetais e colonização por macroinvertebrados em um riacho neotropical

Resumo

O presente trabalho teve por objetivo testar as seguintes previsões: as folhas com maior resistência e/ou maior quantidade de fenóis totais possuem menor taxa de decomposição, e o padrão de colonização dos pacotes de folhas pelos macroinvertebrados é dependente das características iniciais das folhas. Para testar estas previsões, experimentos de decomposição e colonização de pacotes de folhas de *Chrysophyllum viride* e *Citronella cf. megaphylla* foram realizados em um riacho de baixa ordem em área de Mata Atlântica do sul do Estado de São Paulo. Apesar das diferenças estruturais e químicas entre as plantas, houve apenas uma pequena variação entre coeficientes de decomposição. O conteúdo inicial de fenóis totais não influenciou as taxas de decomposição, no entanto, durante os primeiros 30 dias a perda de massa das folhas com maior resistência foi menor, posteriormente igualando-se à espécie de menor resistência, sugerindo que ao longo do tempo a resistência foliar deixa de ser um fator importante no processamento das folhas. A densidade de macroinvertebrados aumentou ao longo do período de colonização, porém a riqueza padronizada não apresentou nenhum padrão. A composição faunística mostrou um gradiente bem definido de mudança ao longo do tempo. A quantidade de fenóis não afetou a colonização, por outro lado a interação entre a resistência foliar e os dias de colonização influenciou significativamente a fauna. Os nossos dados confirmaram parcialmente as nossas hipóteses iniciais, e sugerem que em ambientes aquáticos a resistência foliar é mais

importante do que a quantidade de fenóis para explicar variações no processamento do folhiço, salientando que o tempo também tem um importante efeito neste processo.

Introdução

Em ambientes lóticos de baixas ordens com densa cobertura vegetal, a entrada de luz no leito é limitada pelo sombreamento das copas de árvores, o que reduz sensivelmente a produtividade primária de organismos fotossintéticos. Devido a esta limitação, os riachos são ecossistemas predominantemente heterotróficos (Cummins *et al.*, 1973; Fisher & Likens, 1973; Vannote *et al.*, 1980; Wallace *et al.*, 1997). O volume de produção de material vegetal em áreas de florestas tropicais é bastante elevado, frequentemente ultrapassando 1000 g/m² por ano (Abelho, 2001), e parte deste material tem como destino o ecossistema aquático.

As folhas da vegetação ripária que entram no riacho eventualmente se acumulam em locais de baixa velocidade da correnteza, formando acúmulos de folhiço que constituem habitats altamente diversos, os quais podem ser utilizados como alimento, substrato de apoio ou refúgio contra predadores, tanto pela micro quanto pela macrobiota aquática (Cummins *et al.*, 1973; Benstead, 1996). O folhiço é a principal fonte de energia para as comunidades aquáticas em riachos florestados, e o seu processamento é uma importante etapa de disponibilização desse material orgânico alóctone também para comunidades de organismos nos demais trechos da bacia hidrográfica (Vannote *et al.*, 1980).

Na região tropical, a maior temperatura da água provavelmente confere uma vantagem à comunidade microbiana, favorecendo sua atividade em detrimento dos macroinvertebrados fragmentadores (Petersen *et al.*, 1989; Mathuriau & Chauvet, 2002;

Boyero *et al.*, 2011). Esta proposição pode ser associada à escassez de macroinvertebrados fragmentadores em riachos tropicais quando comparados aos riachos temperados (Boyero *et al.*, 2011, 2012; Dudgeon & Gao, 2011). Alguns trabalhos contestam a relativa escassez de indivíduos desta categoria funcional nos trópicos (Camacho *et al.*, 2009; Yule *et al.*, 2009) e outros estudos têm demonstrado a importância dos fragmentadores e da atividade da macrofauna de invertebrados em geral no processamento do folhigo em riachos tropicais (Crowl *et al.*, 2001; Camacho *et al.*, 2009; Encalada *et al.*, 2010; Dudgeon & Gao, 2011).

Atributos estruturais ou químicos da planta podem afetar o processo de degradação do detrito vegetal no riacho. Estudos mostram que a taxa de decomposição do folhigo em ambiente terrestre apresenta uma correlação negativa com a quantidade de lignina, representativa da resistência que o tecido vegetal oferece à abrasão por organismos herbívoros (Coley & Barone, 1996), e o mesmo tem sido observado em sistemas aquáticos (Suberkropp *et al.*, 1976; Webster & Benfield, 1986; Quinn *et al.*, 2000). A composição química inicial das folhas também pode ter influência sobre a taxa de decomposição do detrito foliar (Webster & Benfield, 1986; Ostrofsky, 1997). Na região tropical encontra-se uma grande variedade de compostos secundários produzidos por plantas, as quais possuem um importante papel na defesa química contra herbivoria em ambientes terrestres (Coley & Barone, 1996). Entre estes compostos, os fenóis são encontrados em diversas espécies vegetais, apresentando-se em uma variedade de concentrações. Os compostos fenólicos são conhecidos como importantes inibidores de herbivoria, principalmente por insetos em ecossistemas terrestres (Bennett & Wallsgrove, 1994), e ao entrar no riacho poderiam afetar também a atividade de macroinvertebrados detritívoros, influenciando o processamento das folhas. Adicionalmente, os fenóis exibem um efeito inibidor do crescimento de fungos no

ambiente aquático (Bennett & Wallsgrove, 1994; Canhoto & Graça, 1999), reduzindo assim a qualidade nutricional do detrito vegetal para os detritívoros (Suberkropp *et al.*, 1983; Boulton & Boon, 1991; Bastian *et al.*, 2007). Portanto, os compostos fenólicos podem afetar tanto os micro (e.g. fungos) quanto os macroorganismos, possivelmente alterando a ação detritívora destes organismos e influenciando também o processamento de material vegetal em riachos.

A grande diversidade de plantas nos trópicos com diferentes características físicas e químicas possibilita também uma alta heterogeneidade do folhiço no riacho. Esta variação significativa de aspectos estruturais e composição química entre espécies vegetais pode influenciar as vias de utilização do folhiço por fragmentadores aquáticos (Anderson & Sedell, 1979; Webster & Benfield, 1986; Quinn *et al.*, 2000), bem como afetar a distribuição e composição faunística de macroinvertebrados no riacho (Mathuriau & Chauvet, 2002; LeRoy & Marks, 2006; Gonçalves *et al.*, 2012). O estudo dos processos ecológicos que ocorrem em riachos de cabeceira é de grande importância para a compreensão da dinâmica energética nos demais trechos da bacia hidrográfica. Estes ambientes são locais com grande importância para a ciclagem de matéria orgânica (Peterson *et al.*, 2001), exibem uma grande diversidade de macroinvertebrados (Clarke *et al.*, 2008) e possuem uma conexão bem definida com os ambientes terrestres. Fatores como a perda de cobertura florestal e poluição da água devido à ação antrópica direta ou indireta podem alterar esta conexão, que ainda não é totalmente compreendida, principalmente para a região tropical.

Diante do exposto, o presente trabalho teve por objetivo testar as seguintes previsões: 1) as folhas com maior resistência e/ou maior quantidade de fenóis totais possuem menor taxa de decomposição; 2) o padrão de colonização dos pacotes de folhas pelos macroinvertebrados é dependente das características iniciais das folhas. Para testar

estas predições, experimentos de decomposição e colonização de pacotes de folhas de duas diferentes espécies vegetais foram realizados em um riacho do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo.

Materiais e métodos

Área de estudo

O presente trabalho foi realizado no Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, entre as coordenadas S 24°12' e 24°32', e W 48°03' e 48°32' (Figura 1). O Parque Intervales é um dos poucos fragmentos remanescentes de Mata Atlântica preservada. O parque está situado na Serra do Mar, divisor de águas das bacias do Ribeira e do Paranapanema. Na região de Intervales predomina Floresta Ombrófila Densa, com clima subtropical de altitude (Cwa, segundo a classificação de Köppen), sem estação seca definida e chuvas ao longo do ano.

Figura 1. Localização e limites do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo. O ponto indica o riacho onde foi feito o experimento de colonização.

Figura 2. Precipitação pluviométrica registrada no Parque Estadual Intervales durante o período do experimento, de 05/08 a 15/10 de 2010. O gráfico menor mostra a precipitação mensal durante 2010 (período do experimento indicado por uma barra). Valores negativos indicam os dias anteriores ao início do experimento. As setas indicam as datas de amostragem.

Quantificação de fenóis totais

As plantas selecionadas para o experimento de colonização foram *Chrysophyllum viride* Mart. & Eichler (Sapotaceae) e *Citronella cf. megaphylla* (Miers) R. A. Howard (Cardiopteridaceae). As duas espécies são comumente encontradas às margens dos riachos no Parque Intervales, sendo plantas de porte arbóreo que contribuem com o aporte de material vegetal e acúmulo de folhiço dentro do ambiente lótico.

Todos os extratos foram preparados na proporção de 10 g de material seco por 100 mL de etanol PA (1:10 p/v), sendo submetidos à agitação mecânica por um período de 72 horas em temperatura ambiente e o resíduo vegetal retirado por filtragem a vácuo. Os extratos obtidos foram levados ao rotoevaporador para eliminação completa do álcool, e mantidos armazenados a -4°C em frascos de vidro âmbar, protegidos da luz. O método utilizado para a determinação dos compostos de fenóis totais foi o de *Folin-Ciocalteu*, utilizando uma curva de ácido gálico como padrão de comparação. A cada 0,5 mL de amostra (extrato) foram adicionados 5 mL de água destilada e 0,25 mL do reagente de *Folin-Ciocalteu* (molibdato, tungstato e ácido fosfórico). Após 3 minutos foi adicionado 1 mL de solução de Na_2CO_3 saturada a 10% e a mistura armazenada por 1 hora em temperatura ambiente. A absorbância foi medida a 725 nm usando um espectrofotômetro UV-Vis. Todos os testes foram realizados em triplicata e os resultados expressos em mg de ácido gálico (EAG) por g de extrato seco.

Resistência foliar

Para cada espécie vegetal utilizada no experimento de colonização foi aplicado um teste de tensão foliar com a finalidade de avaliar a resistência das folhas. O teste de tensão foliar foi realizado utilizando um sistema adaptado de Graça & Zimmer (2005) e Moretti (2005). Para cada espécie vegetal foram cortados fragmentos retangulares de 4 cm x 2 cm de folha fresca, evitando a nervura central. Cada fragmento foi preso por dois prendedores de madeira, de modo que um prendedor ficasse em cada extremidade do retângulo de tecido foliar. Um prendedor foi fixado a uma base de madeira lixada para reduzir o atrito, enquanto o outro prendedor (móvel) foi amarrado com fio de nylon a um recipiente coletor. Areia fina de construção foi adicionada aos poucos no recipiente coletor, até que a força empregada fosse o suficiente para romper o pedaço de folha.

Uma folha de EVA (espuma vinílica acetinada) foi colocada na superfície de contato entre o fragmento de folha e o prendedor de madeira, para prevenir fraturas no tecido vegetal e garantir que o pedaço de folha se partisse devido unicamente à força exercida pelo peso da areia no recipiente coletor. O conjunto do recipiente mais a quantidade de areia necessária para romper o pedaço de folha foi pesado em uma balança digital com precisão de duas casas decimais. Para cada espécie vegetal foram feitas dez repetições, e a média destes valores foi utilizada como indicador da resistência da folha de cada espécie.

Preparação das folhas

Para cada espécie vegetal foram coletados ramos de folhas da copa de árvores próximas ao leito do riacho (faixa de 1-3 m) e levadas para o laboratório uma semana antes do início do experimento. As folhas foram destacadas dos ramos e lavadas individualmente sob água corrente para eliminar vestígios de outros organismos. Em seguida as folhas secaram ao ar livre por 48 horas e armazenadas em recipiente escuro até o momento do preparo dos pacotes. Optou-se pela secagem das folhas para padronização das amostras, considerando que não há diferença nas taxas de decomposição de folhas secas comparadas a folhas frescas (Gessner, 1991).

Após secagem, as folhas foram pesadas em pacotes de 15g para cada espécie vegetal (equivalente em peso seco constante a 8,54 g de *Ch. viride* e 7,89g de *C. cf. megaphylla*). Cada pacote de folhas foi acondicionado em uma rede de nylon de malha 20 mm fechada com lacre de arame emborrachado. Para afixar os pacotes de folhas foram construídos quadros com canos de PVC (policloreto de vinila) de 100 cm x 60 cm, de modo que três canos de 100 cm foram unidos em paralelo, formando lacunas de 30 cm entre cada cano. Os canos de PVC foram perfurados para permitir que o quadro

afundasse e permanecesse no fundo do riacho. Para cada quadro oito pacotes de folhas foram presos nas lacunas entre os canos (quatro pacotes em cada lacuna). Cada quadro recebeu folhas de apenas uma espécie vegetal.

Experimento de decomposição

O experimento de decomposição foi realizado no Riacho Roda D'água, um riacho de 2^a ordem (Strahler, 1957) de montanha, de Agosto a Outubro de 2010. Um trecho de 100 metros do riacho foi percorrido para mapear as áreas de remanso (regiões de baixa velocidade da correnteza da água). Foram preparados 12 quadros de PVC, seis deles com oito pacotes de folhas de *Ch. viride*, e seis quadros com oito pacotes de folhas de *C. cf. megaphylla*, totalizando 96 pacotes. Através de sorteio determinou-se uma sequência aleatória em que os quadros foram depositados nos remansos, com distância mínima de cinco metros entre cada quadro para que não houvesse interferência entre as réplicas. Os quadros de PVC foram amarrados com barbante às árvores na margem do riacho para evitar deslocamento da amostra e facilitar a localização nas datas de amostragem. Todos os pacotes de folhas foram depositados no riacho no dia 05/08, e um pacote de folhas foi retirado de cada quadro aos 3, 7, 14, 21, 28, 42, 56 e 71 dias de colonização. A ordem de retirada dos pacotes de folhas em cada quadro foi aleatorizada através de sorteio. As retiradas foram feitas com uma rede em forma de puçá de 20 cm de diâmetro e malha 0,250 mm. Cada pacote foi removido individualmente e acondicionado em um saco plástico, ao qual foi adicionado formaldeído 4%.

Triagem e identificação de macroinvertebrados

Todo o material fixado em campo foi levado para o laboratório, e os detritos foliares lavados em água corrente sobre uma peneira de malha 0,250 mm para reter os

macroinvertebrados. O remanescente das folhas foi seco em estufa a 50°C por 48 horas, e o peso seco final aferido para cada pacote.

Os macroinvertebrados retidos na peneira foram armazenados em álcool 80%, triados com estereomicroscópio e identificados até o menor nível taxonômico possível com auxílio das chaves taxonômicas de Nieser & Melo (1997), Wiggins (1996), Angrisano & Korob (2001), Salles *et al.* (2004), Pes *et al.* (2005), Domínguez *et al.* (2001, 2006), Hamada *et al.* (2006), Heckman (2006a; 2006b), Lecci & Froehlich (2007), Passos *et al.* (2007), Souza *et al.* (2007), Archangelsky *et al.* (2009), Mugnai *et al.* (2010), Segura *et al.* (2011) e Segura (2012). Parte do material foi enviado para identificação por especialistas (Crustacea, Coleoptera e Diptera). A determinação das categorias alimentares dos gêneros e famílias foi baseada em Wallace (1980), Wiggins (1996), Castro-Souza & Bond-Buckup (2004), Cummins *et al.* (2005), Baptista *et al.* (2006) e Oliveira & Nessimian (2010). Indivíduos de Chironomidae não foram incluídos no presente trabalho.

Caracterização ambiental

As variáveis físico-químicas registradas para o Riacho Roda D'água são apresentadas na Tabela 1. A temperatura da água (°C), a velocidade da água (m/s), a vazão (m³/s), o potencial hidrogeniônico (pH), a condutividade elétrica (μS/cm) e o oxigênio dissolvido (mg/l) foram mensurados utilizando um Analisador Multiparâmetros Horiba. A velocidade da correnteza foi medida através de um fluxômetro digital e a vazão calculada através do produto da velocidade média da água por uma área de secção transversal do riacho (Lind, 1979).

Tabela 1. Variáveis físico-químicas registradas para o Riacho Roda D'Água no Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, Agosto a Outubro de 2010 (médias de três valores).

Variáveis ambientais	Média ± Desvio padrão
Temperatura (°C)	11,83±2,02
pH	8,59±0,12
Velocidade da correnteza (m/s)	0,38±0,01
Vazão (m³/s)	0,02±0,005
Condutividade elétrica (µS/cm)	215,66±12,09
Oxigênio dissolvido (mg/l)	7,78±0,61

Análise de dados

Para obter os coeficientes de decomposição, os dados de peso seco de cada espécie vegetal foram ajustados ao longo dos dias de coleta por um modelo exponencial negativo:

$$W_t = W_0 e^{-kt}$$

Neste modelo, W_t é o peso seco remanescente em t dias, W_0 é o peso seco inicial e k é o coeficiente de decomposição (Webster & Benfield, 1986).

A densidade, a riqueza e a matriz de dados da fauna foram transformadas através de $\log_{10}(x+1)$ antes das análises. Houve variação da quantidade de folhio entre as amostras, portanto, os valores de abundância (total e individual para cada táxon) e de riqueza de táxons de macroinvertebrados foram divididos pelo peso seco dos detritos foliares em cada amostra. No caso da riqueza, considerando que houve uma relação positiva significativa entre a densidade de indivíduos e a riqueza de táxons, os resíduos

do ajuste desta relação foram utilizados como uma medida de riqueza padronizada (Jacobsen, 2005). Neste caso, os resíduos representam a parte da riqueza que não pode ser explicada pela densidade de macroinvertebrados.

Os dados de fauna foram submetidos à Análise de Correspondência Destendenciada (DCA – Detrended Correspondence Analysis) para resumir a composição faunística de macroinvertebrados e à Análise de Táxons Indicadores (ISA – Indicator Species Analysis) para dois grupos, sendo o primeiro correspondente a 7, 14 e 21 dias de colonização (Grupo I) e o segundo correspondente a 42, 56 e 71 dias (Grupo II) (Dufrêne & Legendre, 1997; McCune & Mefford, 2006).

Uma ANCOVA (Zar, 1999) foi aplicada para testar os efeitos das espécies vegetais e dos dias de colonização sobre a perda de massa seca foliar. A ANCOVA também foi utilizada para verificar se houve variação da densidade, riqueza padronizada e composição faunística (primeiro eixo da DCA) entre as espécies vegetais e os dias de amostragem (tempo de colonização).

Resultados

Caracterização das espécies vegetais

Os valores de leitura em espectrofotômetro para fenóis totais de *Ch. viride* e *C. cf. megaphylla* são apresentados na Tabela 2. Em determinadas concentrações de extrato o valor de leitura não foi discriminado, pois a quantidade de fenóis na amostra não foi expressiva o suficiente para gerar leituras positivas no espectrofotômetro. A quantidade de fenóis totais foi maior em *Ch. viride* (7,26 mg EAG), enquanto *C. cf. megaphylla* apresentou o menor valor de fenóis totais (1,66 mg EAG). Os testes de resistência foliar

mostraram que *C. cf. megaphylla* foi a espécie mais resistente se comparada a *Ch. viride* (Teste t = 12,83, $p < 0,01$; Figura 3).

Tabela 2. Quantificação de fenóis totais de espécies de árvores do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo.

Concentração ($\mu\text{g/mL}$)	Espécies ^a	
	<i>Chrysophyllum viride</i>	<i>Citronella cf. megaphylla</i>
25	-	-
50	-	-
75	-	-
100	0,423	-
250	2,092	-
500	3,876	0,188
1000	7,262	1,666

^aValores em mg de equivalente de ácido gálico (EAG) por g de extrato seco.

Figura 3. Valores de tensão foliar de folhas de *Citronella cf. megaphylla* e *Chrysophyllum viride* utilizadas no experimento de colonização por macroinvertebrados do Riacho Roda D'água, Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo. 05/08 a 15/10 de 2010. Média $\pm$ 95% Desvio padrão. Quantidade de fenóis totais entre parênteses, expressa em mg EAG.

Decomposição foliar

O modelo exponencial foi o que melhor descreveu a taxa de decomposição das espécies vegetais neste trabalho. A espécie *Ch. viride* apresentou coeficiente de decomposição de $k = 0,026/\text{dia}$ ($y = 7.2199e^{-0.026x}$; $R^2 = 0.9771$), enquanto que para *C. cf. megaphylla* o coeficiente foi de $k = 0,031/\text{dia}$ ($y = 8.7798e^{-0.031x}$; $R^2 = 0.9708$) (Figura 4).

A porcentagem de peso seco foliar remanescente foi significativamente afetada pela interação entre a espécie vegetal e os dias de colonização (ANCOVA, tabela 4). A espécie com maior resistência (*C. cf. megaphylla*) perdeu menos biomassa do que *Ch. viride* nos primeiros 30 dias de exposição, por outro lado, a partir de 40 dias as perdas foram equivalentes (Figura 5).

Figura 4. Modelo exponencial de decomposição de *Chrysophyllum viride* ($y = 7.2199e^{-0.026x}$; $R^2 = 0.9771$) e *Citronella cf. megaphylla* ($y = 8.7798e^{-0.031x}$; $R^2 = 0.9708$).

Figura 5. Porcentagem de peso seco foliar remanescente (PSFR) das espécies vegetais *Chrysophyllum viride* e *Citronella cf. megaphylla*, em experimento de colonização no Riacho Roda D'água, Parque Estadual Intervales. 05/08 a 15/10 de 2010. Média $\pm$ 95% Desvio padrão.

Fauna de macroinvertebrados

Durante o experimento, foram coletados 8.332 macroinvertebrados distribuídos em 52 táxons (Tabela 3). A Classe Crustacea foi representada por três ordens e Insecta por sete ordens. Os gêneros mais abundantes (>500) foram *Hyaella* (1095), *Farrodes* (629), *Hydroptilidae* gen. 1 (1191), *Nectopsyche* (549), *Phylloicus* (1161) e *Traverhyphes* (1248).

Tabela 3. Macroinvertebrados coletados em pacotes de folhas em remanso do Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, 05/08 a 15/10 de 2010. ISA = Análise de espécies indicadoras (Indicator Species Analysis); Grupo I = 7, 14 e 21 dias de colonização; Grupo II = 42, 56 e 71 dias de colonização; VI = valor indicador. Col = coletor; ColCat = coletor-catador; ColFil = coletor-filtrador; Fil = filtrador; Fr = fragmentador; O = onívoro; P = predador; R = raspador.

	Categoria alimentar	Abundância Total	Grupo	ISA VI (%)	p
Crustacea					
Amphipoda					
Dogielinotidae					
<i>Hyalella</i>	ColCat	1095	II	84,7	0,002
Cyclopoida					
Cyclopoida gen. 1	Col (?)	431	I	73,1	0,121
Decapoda					
Aeglidae					
<i>Aegla</i>	O	2	II	16,7	1
Insecta					
Ephemeroptera					
Baetidae					
<i>Americabaetis</i>	ColCat	140	II	74	0,801
<i>Moribaetis</i>	ColCat	22	II	66,7	0,056
<i>Zelus</i>	ColCat	4	II	12,2	1
Caenidae					
<i>Caenis</i>	ColCat/R	17	II	70,3	0,102
Leptophlebiidae					
<i>Askola</i>	ColCat/R	1	II	16,7	1
<i>Farrodes</i>	ColCat/R	629	II	92,6	0,002
<i>Leptophlebiidae</i> gen. 1	ColCat/R(?)	12	I	22,2	0,693
<i>Massartella</i>	ColCat/R	204	II	87,7	0,002
<i>Miroculis</i>	ColCat/R	5	II	14,3	1
<i>Perissophlebiodes</i>	ColCat/R	10	II	66,7	0,057
<i>Simothraulopsis</i>	ColCat/R(?)	1	II	16,7	1
Leptohyphidae					
<i>Leptohyphes</i>	R	4	II	8,6	1
<i>Traverhyphes</i>	ColCat	1248	II	89,6	0,002
Odonata					
Aeshnidae					
<i>Coryphaesha</i>	P	17	II	53,4	0,175
Calopterygidae					
<i>aff. Mnesarete</i>	P	20	II	59,7	0,830
Gomphidae					
<i>Gomphoides</i>	P	2	II	33,3	0,450
Megapodagrionidae					
<i>aff. Heteragrion</i>	P	54	II	63,7	0,272
Megapodagrionidae gen. 1	P	1	II	16,7	1
Megapodagrionidae gen. 2	P	1	II	16,7	1
Plecoptera					

Grypoterygidae					
<i>Paragrypopteryx</i>	ColCat	133	II	50,2	0,996
<i>Tupiperla</i>	ColCat	82	II	87,1	0,033
Perlidae					
<i>Anacroneuria</i>	P	88	II	77,4	0,027
<i>Kempnyia</i>	P	3	I	33,3	0,453
<i>Macrogynoplax</i>	P	34	I	89,4	0,006
Hemiptera					
Belostomatidae					
<i>Belostoma</i>	P	1	II	16,7	1
Helotrephidae					
<i>Neotrephes</i>	P	33	II	28,7	0,773
Coleoptera					
Dryopidae	P	13	II	23,3	0,774
Dytiscidae	P	2	II	33,3	0,460
Elmidae					
<i>Heterelmis</i>	ColCat/R	170	II	97,7	0,002
<i>Hexacylloepus</i>	R	89	II	94,5	0,002
<i>Microcyllloepus</i>	ColCat/R	36	II	98,9	0,005
<i>Phanocerus</i>	ColCat/R	283	II	99,1	0,002
Gyrinidae	P	1	II	16,7	1
Lutrochidae					
<i>Lutrochus</i>	ColCat/R	7	II	24,3	0,6871
Ptilodactylidae	Fr	1	II	16,7	1
Trichoptera					
Calamoceratidae					
<i>Phylloicus</i>	Fr	1161	II	83,1	0,007
Hydropsychidae					
<i>Smicridea</i>	ColFil	13	II	31,7	0,722
Hydroptilidae					
Hydroptilidae gen. 1	R(?)	1191	I	63,4	0,126
<i>Neotrichia</i>	R	338	I	93,9	0,002
Leptoceridae					
<i>Nectopsyche</i>	ColCat/R	549	I	59,1	0,468
<i>Triplectides</i>	Fr	18	I	48,9	0,2096
Polycentropodidae					
<i>Cernotina</i>	ColFil	32	II	93,1	0,002
Diptera					
Cecidomyiidae	P	2	II	10,4	1
Ceratopogonidae	ColCat/R	17	II	100	0,002
Dixidae	Fil	2	II	16,7	1
Empididae	ColCat	3	II	33,3	0,469
Sciaridae	ColCat/R(?)	1	II	16,7	1
Simuliidae					
<i>Simulium</i>	ColFil	107	II	88,9	0,019
Tipulidae	ColCat/Fil/P	2	II	16,7	1
Total		8332			

O tempo de colonização do folhíço afetou significativamente a densidade de macroinvertebrados (ANCOVA, Tabela 4), correspondente a um aumento da densidade ao longo do tempo do experimento (Figura 6). No entanto, não houve diferenças de riqueza padronizada de táxons entre plantas ou entre dias de colonização (ANCOVA, Tabela 4; Figura 7).

Tabela 4. Análise de Covariância para o peso seco foliar remanescente, densidade, riqueza padronizada e composição faunística (DCA I) de macroinvertebrados associada aos pacotes de folhas de *Chrysophyllum viride* e *Citronella cf. megaphylla*, durante 71 dias de colonização por macroinvertebrados no Riacho Roda D'água, Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, 05/08 a 15/10 de 2010.

ANCOVA	DF	MS	F	p
Peso seco remanescente foliar				
Planta	1	0,200	2,468	0,119
Dias	1	12,975	159,999	0,000
Planta*dias	1	0,767	9,459	0,002
Densidade				
Planta	1	0,132	1,896	0,193
Dias	1	3,874	55,472	0,000
Planta*dias	1	0,170	2,441	0,144
Riqueza padronizada				
Planta	1	0,002	0,853	0,373
Dias	1	0,003	1,025	0,331
Planta*dias	1	0,000	0,013	0,910
DCA I				
Planta	1	921,90	6,100	0,029
Dias	1	29266,25	193,676	0,000
Planta*dias	1	761,59	5,040	0,044

Figura 6. Densidade de indivíduos por peso seco remanescente em folhas de duas espécies vegetais *Chrysophyllum viride* e *Citronella cf. megaphylla*, no Riacho Roda D'água, Parque Estadual Intervales, 05/08 a 15/10 de 2010. Média $\pm$ 95% Desvio padrão.

Figura 7. Riqueza padronizada de indivíduos por peso seco remanescente em folhas de duas espécies vegetais *Chrysophyllum viride* e *Citronella cf. megaphylla*, no Riacho Roda D'água, Parque Estadual Intervales, 05/08 a 15/10 de 2010. Média $\pm$ 95% Desvio padrão.

O primeiro eixo da DCA explicou 35,41% da variabilidade e mostrou que a composição faunística de macroinvertebrados mudou gradativamente com o tempo de colonização (Figura 8; Tabela 4). Considerando as amostras coletadas entre 7 e 21 dias de colonização (Grupo I) e aquelas coletadas entre 42 e 71 dias (Grupo II) obtivemos os seguintes táxons indicadores: *Macrogynoplax* (IV = 89,4%) e *Neotrichia* (IV = 93,9%) para o Grupo I e *Hyaella* (IV = 84,7%), *Farrodes* (IV = 92,6%), *Massartella* (IV = 87,7%), *Traverhyphes* (IV = 89,6%), *Anacroneuria* (IV = 77,4%), *Tupiperla* (IV =

87,1%), *Heterelmis* (IV= 97,7%), *Hexacylloepus* (IV= 94,5%,) *Microcyllloepus* (IV= 98,9%), *Phanocerus* (IV = 99,1%), *Cernotina* (IV = 93,1%), *Phylloicus* (IV = 83,1%), *Ceratopogonidae* (IV = 100%) e *Simulium* (IV = 88,9%) para o Grupo II. Considerando as categorias alimentares, os fragmentadores apresentaram um total de 14,89% da densidade total de macroinvertebrados.

Figura 8. Análise de ordenação dos pacotes de folhas de *Chrysophyllum viride* e *Citronella cf. megaphylla* durante 71 dias de colonização por macroinvertebrados no Riacho Roda D'água, Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo, 05/08 a 15/10 de 2010. A direção das setas indica a sequência de dias de colonização.

A composição faunística (DCA I) foi significativamente afetada pela interação entre a espécie vegetal e os dias de colonização (ANCOVA, Tabela 4). As assembléias coletadas em folhas da espécie vegetal com maior resistência sempre tiveram escores menores considerando o mesmo tempo de colonização durante os primeiros 30 dias de exposição. A partir de 40 dias de exposição, os escores referentes à fauna coletada em folhas com 42 e 71 dias exposição da espécie mais resistente apresentaram escores menores do que aquela coletada em folhas da espécie menos resistente, por outro lado, os dados referentes a 56 dias não corresponderam a esse padrão (Figura 8).

Discussão

Taxas de decomposição foliar

As espécies vegetais utilizadas neste trabalho apresentaram coeficientes de decomposição de 0,026 (*Ch. viride*) e de 0,031 (*C. cf. megaphylla*) dentro da faixa de valores encontrados para a maioria das espécies na região tropical (Benstead, 1996; Abelho, 2001; Mathuriau & Chauvet 2002; Dobson *et al.*, 2003; Gonçalves *et al.*, 2012). Na região temperada, as taxas de decomposição encontradas são em geral inferiores, por exemplo, Ostrofsky (1997) encontrou valores variando entre 0,0006 e 0,0054. Essa discrepância entre regiões tropicais e temperadas pode estar relacionada à maior temperatura dos trópicos, a qual possivelmente estimula o metabolismo microbiano, levando à aceleração do processo de decomposição. De qualquer modo, as taxas de decomposição de folhiço em ambientes tropicais não possuem uma tendência a serem sempre mais elevadas, uma vez que taxas de decomposição menores também podem ser observadas em regiões tropicais e taxas maiores em regiões temperadas (Moretti *et al.*, 2007; Abelho, 2001). Por exemplo, Moretti *et al.* (2007) encontraram coeficientes entre

0,006 e 0,003 para taxas de decomposição de espécies do cerrado, valores muito abaixo do intervalo comumente encontrado nos trópicos, mostrando que a interação entre fatores climáticos, características das plantas e fatores locais deve atuar no processamento das folhas.

Petersen & Cummins (1974) analisaram os coeficientes de decomposição de várias espécies em riachos temperados nos EUA e propuseram uma classificação para estes coeficientes, sendo que plantas com valores de coeficiente inferiores a 0,005 foram consideradas de decomposição lenta, coeficientes entre 0,005 e 0,01 de decomposição média e acima de 0,01 de rápida decomposição foliar. Segundo as categorias de Petersen & Cummins (1974), as plantas do presente trabalho se encaixaram na categoria de alta velocidade de decomposição. Apesar desse sistema de classificação ser bastante útil como ponto de partida, é importante salientar que o processamento do folhicho pode apresentar uma grande variabilidade, por isso, folhas de uma mesma espécie podem ter diferentes taxas de decomposição dependendo das condições ambientais. Por exemplo, uma única espécie pode ter taxas de decomposição tão variáveis quanto as três categorias propostas por Petersen & Cummins (1974) (ver Abelho, 2001). Wantzen & Wagner (2006), estudando a decomposição de *Alnus glutinosa*, uma planta de região temperada, encontraram a maior taxa de decomposição em um riacho brasileiro (0,03), quando comparado a um riacho na Alemanha (0,009), já Dudgeon & Gao (2011) registraram uma taxa de decomposição de 0,04 para a mesma espécie em um riacho tropical. Gonçalves *et al.* (2007) encontraram valores entre 0,0001 e 0,0008 para a decomposição de uma espécie vegetal tropical em um riacho no Brasil, ao passo que a mesma espécie apresentou taxas de decomposição mais elevadas em riachos temperados (0,0046 a 0,0055). Os dados da literatura sugerem que fatores ambientais como a temperatura da

água, características das folhas, e riqueza e abundância locais da macro e microbiota podem influenciar processos biológicos relacionados à degradação foliar.

Em nossos experimentos, a perda de massa foliar foi explicada pela interação entre a espécie vegetal e os dias de colonização. Embora a quantidade inicial de fenóis totais tenha sido significativamente diferente entre folhas de *Ch. viride* e *C. cf. megaphylla*, este parâmetro parece não ter relação com a decomposição do folhigo, pois *Ch. viride* apresentou a maior quantidade de fenóis totais e sua decomposição inicial foi mais rápida. Os compostos fenólicos reagem com o N nas folhas submersas, formando compostos que podem se combinar à lignina e celulose, gerando complexos estáveis e altamente resistentes (Suberkropp, 1976), que potencialmente poderiam oferecer maior resistência à ação de organismos detritívoros. Canhoto & Graça (1996) verificaram que o atraso na colonização de folhas com alto teor de fenóis pela microbiota apresentou correlação com uma taxa mais lenta de lixiviação dos fenóis nas primeiras semanas de colonização em um riacho temperado. Apesar desses dados, a ação inibitória dos compostos fenólicos sobre a atividade de organismos detritívoros não é um resultado comumente observado em trabalhos de decomposição foliar (Canhoto & Graça, 1996; Ardón & Pringle, 2008; Ball *et al.*, 2008). No ambiente aquático, normalmente os compostos fenólicos são lixiviados rapidamente do material vegetal por apresentarem propriedades hidrofílicas (Webster & Benfield, 1986), deste modo, tanto em estudos realizados em riachos tropicais (Benstead, 1996; Quinn *et al.*, 2000; Mathuriau & Chauvet, 2002; Ardón & Pringle, 2008) como em temperados (Canhoto & Graça, 1996), os compostos fenólicos mostraram uma queda inicial rápida de concentração no tecido vegetal em curtos intervalos de tempo (poucos dias a uma semana) logo após a imersão no riacho. Portanto, seu efeito inibidor da ação de decompositores pode ser minimizado diante da influência de outras características estruturais das folhas. A rápida lixiviação

dos compostos fenólicos no ambiente aquático parece ter ocorrido também no presente trabalho, o que se encaixa nos nossos resultados.

Apesar dos fenóis totais não terem influenciado o processamento do folhicho, a resistência foliar foi um fator fundamental para explicar as diferenças de perda de massa entre as duas espécies vegetais nos primeiros 30 dias de experimento. Outros trabalhos também observaram uma correlação negativa da resistência foliar (medida através de métodos mecânicos ou inferida através da quantidade de lignina) sobre as taxas de decomposição de diferentes espécies vegetais, tanto na região tropical, como por exemplo, Costa Rica (Ardón & Pringle, 2008), Hong Kong (Li *et al.*, 2009; Dudgeon & Gao, 2010) e Brasil (Gonçalves *et al.*, 2012), quanto na região temperada, nos exemplos da França (Gessner & Chauvet, 1994) e Alemanha (Schindler & Gessner, 2009). Por outro lado, resultados conflitantes também têm sido encontrados, como no trabalho de Pettit *et al.* (2012), no qual não observaram qualquer efeito da quantidade de lignina sobre a decomposição de folhicho em riachos da Austrália e Mathurieu & Chauvet (2002), os quais estudando a decomposição de duas espécies de plantas em riachos na Colômbia verificaram que a espécie com maior conteúdo de lignina e celulose apresentou uma perda de massa mais rápida comparada à espécie com menor quantidade destes elementos. No nosso trabalho, apesar dos coeficientes de decomposição variarem pouco entre as espécies, nos primeiros 30 dias a perda de massa das folhas com maior resistência foi menor. Por outro lado, a partir de 40 dias, as perdas de massa foliar se tornaram similares entre as duas espécies vegetais, sugerindo que ao longo do tempo a resistência foliar deixa de ser um fator importante no processamento das folhas.

Fauna de macroinvertebrados associada ao folhicho

Os nossos resultados mostraram que a densidade não é afetada pelos tipos de folhas das duas espécies vegetais, sugerindo que as diferentes características físicas e químicas das folhas não afetam essa variável. Resultados semelhantes foram obtidos por Pettit *et al.* (2012), que não encontraram diferenças de abundância de macroinvertebrados entre espécies vegetais com diferentes conteúdos de lignina em riachos da Austrália. Apesar das espécies vegetais não influenciarem a densidade, esta foi afetada pelo tempo de exposição das folhas, mostrando um aumento ao longo dos 71 dias de experimento. Estes resultados estão de acordo com aqueles encontrados por Gonçalves *et al.* (2012), os quais também verificaram um aumento da densidade de macroinvertebrados no folhicho ao longo do tempo em um riacho de Mata Atlântica de Minas Gerais. Outros trabalhos têm mostrado que a relação entre abundância e tempo de exposição pode ser mais complexa do que aquela observada em nosso trabalho: por exemplo, Menéndez *et al.* (2003), estudando riachos da Espanha verificaram que a abundância de forma geral aumentou ao longo do tempo, no entanto, apresentou diferenças entre espécies vegetais e entre riachos. Hieber & Gessner (2002) observaram em um riacho da Alemanha que a abundância de macroinvertebrados aumentou até atingir um pico na 4ª semana, apresentado redução logo em seguida, já Mathuriau & Chauvet (2002) verificaram em um riacho na Colômbia que a densidade de macroinvertebrados aumentou nos primeiros dias de colonização, entrando em declínio logo em seguida. Adicionalmente, os dados de McArthur *et al.* (1994) em riachos dos Estados Unidos observaram que o tempo de exposição afeta a densidade de macroinvertebrados aquáticos em diferentes espécies vegetais, porém um padrão claro não foi detectado. Portanto, os nossos resultados e os resultados da literatura mostram que não é possível estabelecer um padrão entre a variação da densidade e o tempo de exposição. Analisando a densidade das categorias alimentares, os fragmentadores

apresentaram uma baixa representatividade entre todas as categorias funcionais descritas, um dado que está de acordo com os resultados de outros estudos realizados na região tropical (Dobson *et al.*, 2002; Wantzen & Wagner, 2006; Gonçalves *et al.*, 2006, 2007; Li *et al.*, 2009), os quais verificaram valores de abundância de fragmentadores abaixo de 20%.

Os nossos dados revelaram também que a riqueza padronizada de táxons de macroinvertebrados não foi afetada pela espécie vegetal ou pelos dias de colonização. Estes resultados estão de acordo com aqueles obtidos por Gonçalves *et al.* (2012), os quais também não verificaram uma associação entre a riqueza de táxons e as espécies de plantas ou tempo de colonização para um riacho de Mata Atlântica de Minas Gerais, e o mesmo foi registrado por Pettit *et al.* (2012), que não encontraram diferenças de diversidade de macroinvertebrados entre folhas de espécies com conteúdos variados de lignina. Por outro lado, Mathuriau & Chauvet (2002) observaram um aumento constante da riqueza cumulativa de táxons ao longo do tempo em um riacho da Colômbia, independente da espécie vegetal. Do mesmo modo, Leroy & Marks (2006) registraram um aumento da diversidade de macroinvertebrados ao longo das datas de amostragem em riachos temperados nos Estados Unidos, porém não houve variação entre as diferentes espécies vegetais. Deve-se ressaltar que no presente trabalho utilizamos a riqueza padronizada, ao passo que os trabalhos citados acima utilizaram valores não corrigidos de riqueza, portanto, é possível que os dados da literatura estejam bastante impactados pela abundância (ver McCabe & Gotelli, 2000).

Os dados da literatura têm mostrado que o tipo de folha não possui efeito expressivo sobre a composição de macroinvertebrados aquáticos, por exemplo, para riachos tropicais na Austrália, Pettit *et al.* (2012) não observaram diferenças de composição das faunas associadas a folhas de espécies vegetais com conteúdos distintos

de lignina, sendo que diferenças na composição faunística foram verificadas apenas entre riachos. Leroy & Marks (2006) nos Estados Unidos encontraram diferenças de composição faunística entre folhas de espécies com diferentes conteúdos de taninos condensados, porém esta relação foi de baixa intensidade, sendo que a composição faunística apresentou uma forte relação com o local de coleta (diferentes riachos). Por outro lado, Royer *et al.* (1999) não encontraram diferenças de composição faunística entre diferentes espécies vegetais em um riacho nos Estados Unidos. Estes trabalhos sugerem que a composição de macroinvertebrados é pouco afetada pelas espécies vegetais que compõem o folhicho. Os nossos dados concordam em parte com estes resultados, por outro lado, a composição faunística foi afetada pela interação entre a espécie vegetal e os dias de colonização. O presente trabalho revelou um importante efeito temporal representado pela mudança na composição faunística de macroinvertebrados ao longo dos dias de colonização, indicando que a presença de determinados táxons indicadores está condicionada ao estágio em que se encontra o processamento do folhicho. Adicionalmente, nossos resultados sugerem que nos primeiros 30 dias de exposição, o processamento de *Ch. viride* esteve sempre em um estágio mais avançado de processamento do que *C. cf. megaphylla*, sendo esta a espécie com maior resistência foliar. Esta diferença entre etapas do processo de degradação foliar pode ter produzido um impacto na composição faunística, uma vez que para os primeiros 30 dias, considerando o mesmo tempo de exposição, as assembléias coletadas em *C. cf. megaphylla* apresentaram escores (DCA I) menores do que aquelas coletadas em *Ch. viride*. Portanto, o gradiente de composição faunística ao longo do tempo foi dependente do tipo de folha, o que pode explicar a interação significativa entre estes dois fatores encontrada em nossos resultados.

No presente trabalho, o conteúdo inicial de fenóis totais não influenciou as taxas de decomposição de *Chrysophyllum viride* e de *Citronella cf. megaphylla*, por outro lado, a resistência teve um efeito significativo, principalmente nos 30 primeiros dias de exposição. A densidade de macroinvertebrados aumentou ao longo do período de colonização, o que não aconteceu com a riqueza padronizada. A composição faunística apresentou um claro gradiente de mudança ao longo do tempo. A quantidade de fenóis não alterou a colonização por macroinvertebrados, no entanto, a interação entre a resistência foliar e o tempo influenciou significativamente a composição faunística. Os nossos dados corroboram parcialmente as nossas hipóteses iniciais, e sugerem que em ambientes aquáticos a resistência foliar é mais importante do que a quantidade de fenóis para explicar as variações encontradas no processamento do folheto.

Bibliografía

- ABELHO, M. 2001. From litterfall to breakdown in streams: a review. **The Scientific World 1**: 656-680.
- ANDERSON, N. H. & SEDELL, J. R. 1979. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. **Annual Review of Entomology 24**: 351-377.
- ANGRISANO, E. B. & KOROB, P. G. 2001. Trichoptera. p. 55-92. *In*: FERNÁNDEZ, H. R. & DOMÍNGUEZ, E. (Eds.) **Guía para la determinación de los Artrópodos Bentónicos Sudamericanos**. Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto M. Lillo, Editorial Universitaria de Tucumán, Tucumán, Argentina. X + 282 p.
- ARCHANGELSKY, M.; V. MANZO; M. C. MICHAT & TORRES, P. L. M. 2009. Capítulo 14. Coleoptera, p. 411–468. *In*: DOMÍNGUEZ, E. & FERNÁNDEZ, H. R. (Eds.). **Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología**. Fundación Miguel Lillo. xv+654p.
- ARDÓN, M. & PRINGLE, C. M. 2008. Do secondary compounds inhibit microbial- and insect-mediated leaf breakdown in a tropical rainforest stream, Costa Rica? **Oecologia 155**: 311-323.
- BALL, B.; HUNTER, M. D.; KOMINOSKI, J. S.; SWAN, C. M. & BRADFORD, M. A. 2008. Consequences of non-random species loss for decomposition dynamics: experimental evidence for additive and non-additive effects. **Journal of Ecology 96**: 303-313.
- BAPTISTA, D. F.; BUSS, D. F.; DIAS, L. G.; NESSIMIAN, J. L.; DA SILVA, E. R.; DE MORAES NETO, A. H. A.; CARVALHO, S. N.; OLIVEIRA, M. A. &

- ANDRADE, L. R. 2006. Functional feeding groups of Brazilian Ephemeroptera nymphs: ultrastructure of mouthparts. **Annales de Limnologie** **42(2)**: 87-96.
- BASTIAN, M.; BOYERO, L.; JACKES, B. R. & PEARSON, R. G. 2007. Leaf litter diversity and shredder preferences in an Australian tropical rain-forest stream. **Journal of Tropical Ecology** **23**: 219-229.
- BENNETT, R. N. & WALLSGROVE, R. M. 1994. Tansley Review N° 71. Secondary Metabolites in Plant Defence Mechanisms. **New Phytologist** **127(4)**: 617-633.
- BENSTEAD, J. P. 1996. Macroinvertebrates and the Processing of Leaf Litter in a Tropical Stream. **Biotropica** **28(3)**: 367-375.
- BOULTON, A. J. & BOON, P. I. 1991. A Review of Methodology Used to Measure Leaf Litter Decomposition in Lotic Environments: Time to Turn an Old Leaf? **Australian Journal of Marine and Freshwater Research** **42**: 1-43.
- BOYERO, L.; PEARSON, R. G.; DUDGEON, D.; FERREIRA, V.; GRAÇA, M. A. S.; GESSNER, M. O.; BOULTON, A. J.; CHAUVET, E.; YULE, C. M.; ALBARIÑO, R. J.; RAMÍREZ, A.; HELSON, J. E.; CALLISTO, M.; ARUNACHALAM, M.; CHARÁ, J.; FIGUEROA, R.; MATHOOKO, J. M.; GONÇALVES, J. F.; MORETTI, M. S.; CHARÁ-SERNA, A. M.; DAVIES, J. N.; ENCALADA, A.; LAMOTHE, S.; BURIA, L.; CASTELA, J.; CORNEJO, A.; LI, A. O. Y.; M'ERIMBA, C.; VILLANUEVA, V. D.; ZÚÑIGA, M. C.; SWAN, C. M.; & BERMUTA, L. A. 2012. Global patterns of stream detritivore distribution: implications for biodiversity loss in changing climates. **Global Ecology and Biogeography** **21**: 134-141.
- BOYERO, L.; PEARSON, R. G.; DUDGEON, D.; GRAÇA, M. A. S.; GESSNER, M. O.; ALBARIÑO, R. J.; FERREIRA, V.; YULE, C. M.; BOULTON, A. J.; ARUNACHALAM, M.; CALLISTO, M.; CHAUVET, E.; RAMÍREZ, A.;

- CHARÁ, J.; MORETTI, M. S.; GONÇALVES, J. F.; HELSON, J. E.; CHARÁ-SERNA, A. M.; ENCALADA, A. C.; DAVIES, J. N.; LAMOTHE, S.; CORNEJO, A.; LI, A. O.Y.; BURIA, L. M.; BILLANUEVA, V. D.; ZÚÑIGA, M. C. & PRINGLE, C. M. 2011. Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. **Ecology** **92(9)**: 1839-1848.
- CAMACHO, R.; BOYERO, L.; CORNEJO, A.; IBÁÑEZ, A. & PEARSON, R. G. 2009. Local Variation in Shredder Distribution can Explain their Oversight in Tropical Streams. **Biotropica** **41(5)**: 625-632.
- CANHOTO, C. & GRAÇA, M. A. S. 1996. Decomposition of *Eucalyptus globulus* leaves and three native leaf species (*Alnus glutinosa*, *Castanea sativa* and *Quercus faginea*) in a Portuguese low order stream. **Hydrobiologia** **333**: 79-85.
- CANHOTO, C. & GRAÇA, M. A. S. 1999. Leaf Barriers to Fungal Colonization and Shredders (*Tipula lateralis*) Consumption of Decomposing *Eucalyptus globulus*. **Microbial Ecology** **37**: 163-172.
- CASTRO-SOUZA, T. & BOND-BUCKUP, G. 2004. O nicho trófico de duas espécies simpátricas de *Aegla* Leach (Crustacea, Aeglidae) no tributário da bacia hidrográfica do Rio Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **21(4)**: 805-813.
- CLARKE, A.; NALLY, R. M.; BOND, N. & LAKE, P. S. 2008. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. **Freshwater Biology** **53**: 1707-1721.
- COLEY, P.D. & BARONE, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics** **27**: 305-335.
- CROWL, T. A.; MCDOWELL, W. H.; COVICH, A. P. & JOHNSON, S. L. 2001. Freshwater shrimp effects on detrital processing and nutrients in a tropical headwater stream. **Ecology** **82(3)**: 775-783.

- CUMMINS, K. W.; MERRITT, R. W. & ANDRADE, P. C. N. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment** **40(1)**: 69-89.
- CUMMINS, K. W.; PETERSEN, R. C.; HOWARD, F. O.; WUYCHECK, J. C. & HOLT, V. I. 1973. The Utilization of Leaf Litter by Stream Detritivores. **Ecology** **54(2)**: 336-345.
- DOBSON, M.; MAGANA, A.; MATHOOKO, J. M. & NDEGWA, F. K. 2002. Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? **Freshwater Biology** **47**: 909-919.
- DOBSON, M.; MATHOOKO, J. M.; NDEGWA, F. K. & M'ERIMBA, C. M. 2003. Leaf litter processing rates in a Kenyan highland stream, the Njoro River. *Hydrobiologia* **519**: 207-210.
- DOMÍNGUEZ, E., MOLINERI, C., PESCADOR, M. L., HUBBARD, M. D. & C. NIETO. 2006. Ephemeroptera of South America. *In*: ADIS, J.; ARIAS, J. R.; RUEDA-DELGADO, G. & WANTZEN, K.M. (Eds.). **Aquatic Biodiversity in Latin America (ABLA)**. Vol. 2. Pensoft, Sofia-Moscow, 646 p.
- DOMÍNGUEZ, E.; HUBBARD, M. D.; PESCADOR, M. L. & MOLINERI, C. 2001. Ephemeroptera. P. 17-53. *In*: FERNÁNDEZ, H. R. & DOMÍNGUEZ, E. (Eds.). *Guía para la Determinación de los Artrópodos Bentónicos Sudamericanos*. Série, Investigations de la UNT, Ciencias Exatas y Naturales. Editorial Universitária de Tucumán, Tucumán, Argentina.
- DUDGEON, D. & GAO, B. W. 2010. Weak effects of plant diversity on leaf-litter breakdown in a tropical stream. **Marine and Freshwater Research** **61**: 1218-1225.

- DUDGEON, D. & GAO, B. W. 2011. The influence of macroinvertebrate shredders, leaf type and composition on litter breakdown in a Hong Kong stream. **Fundamental and Applied Limnology** **178(2)**: 147-157.
- DUFRENE, M. & LEGENDRE, P. 1997. Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. **Ecological Monographs** **67(3)**: 345-366.
- ENCALADA, A. C.; CALLES, J.; FERREIRA, V.; CANHOTO, C. M. & GRAÇA, M. A. S. 2010. Riparian land use and the relationship between the benthos and litter decomposition in tropical montane streams. **Freshwater Biology** **55**: 1719-1733.
- FISHER, S. G. & LIKENS, G. E. 1973. Energy Flow in Bear Brook, New Hampshire: An Integrative Approach to Stream Ecosystem Metabolism. **Ecological Monographs** **43(4)**: 421-439.
- GESSNER, M. O. & CHAUVET, E. 1994. Importance of Stream Microfungi in Controlling Breakdown Rates of Leaf Litter. **Ecology** **75(6)**: 1807-1817.
- GONÇALVES, J. F.; GRAÇA, M. A. S. & CALLISTO, M. 2006. Leaf-litter breakdown in 3 streams in temperate, Mediterranean, and tropical Cerrado climates. **Journal of the North American Benthological Society** **25(2)**: 344-355.
- GONÇALVES, J. F.; GRAÇA, M. A. S. & CALLISTO, M. 2007. Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. **Freshwater Biology** **52**: 1440-1451.
- GONÇALVES, J. F.; REZENDE, R. S.; MARTINS, N. M. & GREGÓRIO, R. S. 2012. Leaf breakdown in an Atlantic Rain Forest stream. **Austral Ecology** (--): 1-9.
- GRAÇA, M. A. S. & ZIMMER, M. 2005. Leaf toughness, p. 109-113. In: GRAÇA, M. A. S.; BÄRLOCHER, F. & GESSNER, M. O. (Eds.), **Methods to study litter decomposition: a practical guide**. Springer, 329 p.

- HAMADA, N., PEPINELLI, M. & MARDINI, L.B.L.F. 2006. **Simulídeos: Programa Estadual do Rio Grande do Sul, Brasil: chave de identificação de pupas da família Simuliidae (Diptera, Nematocera) para apoio às equipes regionais e municipais na determinação das espécies**. Secretaria Estadual da Saúde, Centro Estadual de Vigilância em Saúde, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, 40p.
- HECKMAN, C. W. 2006a. **Encyclopedia of South American aquatic insects: Odonata – Anisoptera**. Netherlands: Springer. 725p.
- HECKMAN, C. W. 2006b. **Encyclopedia of South American aquatic insects: Odonata – Zygoptera**. Netherlands: Springer. 694p.
- HIEBER, M. & GESSNER, M. O. 2002. Contribution of stream detritivores, fungi and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. **Ecology** **83(4)**: 1026–1038.
- JACOBSEN, D. 2005. Temporally variable macroinvertebrate-stone relationships in streams. **Hydrobiologia** **544**: 201-214.
- LECCI, L. S. & FROEHLICH, C. G. 2007. Plecoptera. *In*: Froehlich, C.G. (Org.). **Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo**. Disponível em: <http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/guiaonline>
- LEROY, C. J. & MARKS, J. C. 2006. Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. **Freshwater Biology** **51**: 605-617.
- LI, A. O. Y., NG, L. C. Y. & DUDGEON, D. 2009. Effects of leaf toughness and nitrogen content on litter breakdown and macroinvertebrates in a tropical stream. **Aquatic Sciences** **71**: 80-93.
- LIND, O. T. 1979. **Handbook of Common Methods in Limnology**. London, Cambridge The C. V. Mosby Company. 199p.

- MATHURIAU, C. & CHAUVET, E. 2002. Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. **Journal of the North American Benthological Society** **21(3)**: 384–396.
- McARTHUR, J. V.; AHO, J. M.; RADER, R. B. & MILLS, G. L. 1994. Interspecific Leaf Interactions during Decomposition in Aquatic and Floodplain Ecosystems. **Journal of the North American Benthological Society** **13(1)**: 57-67.
- McCABE, D. J. & GOTELLI, N. G. 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. **Oecologia** **124**: 270-279.
- McCUNE, B. & MEFFORD, M. J. 2006. **PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data**. Version 5.31, MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon, USA.
- MENÉNDEZ, M.; HERNÁNDEZ, O. & COMÍN, F. A. 2003. Seasonal comparison of leaf processing rates in two Mediterranean rivers with different nutrient availability. **Hydrobiologia** **495**: 159-169.
- MORETTI, M. S. 2005. **Decomposição de detritos foliares e sua colonização por invertebrados aquáticos em dois córregos na Cadeia do Espinhaço (MG)**. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo de Vida Silvestre, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais.
- MUGNAI, R.; NESSIMIAN, J. L. & BAPTISTA, D. F. 2010. **Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro**. 1º edição. Technical Books, Rio de Janeiro. 176p.
- NIESER, N. & MELO, A. L. 1997. **Os heterópteros aquáticos de Minas Gerais**. Belo Horizonte, Editora UFMG, 177p.

- OLIVEIRA, A. L. H. & NESSIMIAN, J. L. 2010. Spatial distribution and functional feeding groups of aquatic insect communities in Serra da Bocaina Streams, southeastern Brazil. **Acta Limnologica Brasiliensia** **22 (4)**: 424-441.
- OSTROFSKY, M. L. 1997. Relationship between chemical characteristics of autumn-shed leaves and aquatic processing rates. **Journal of the North American Benthological Society** **16(4)**: 750-759.
- PASSOS, M. I. S.; NESSIMIAN, J. L.; FERREIRA, N. JR. 2007. Chaves para identificação dos gêneros Elmidae (Coleoptera) ocorrentes no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** **51 (1)**: 42-53.
- PES, A. M.; HAMADA, N.; NESSIMIAN, J. L. 2005. Chaves de Identificação de Larvas para Famílias e Gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia** **49 (2)**:181-204.
- PETERSEN, R. C. & CUMMINS, K. W. 1974. Leaf processing in a woodland stream. **Freshwater Biology** **4**: 343-368.
- PETERSEN, R. C.; CUMMINS, K. W. & WARD, G. M. 1989. Microbial and animal processing of detritus in a woodland stream. **Ecological Monographs** **59(1)**: 21-39.
- PETERSON, B. J.; WOLLHEIM, W. M.; MULHOLLAND, P. J.; WEBSTER, J. R.; MEYER, J. L.; TANK, J. L.; MARTÍ, E.; BOWDEN, W. B.; VALETT, M.; HERSHEY, A. E.; McDOWELL, W. H.; DODDS, W. K.; HAMILTON, S. K.; GREGORY, S. & MORRALL, D. D. 2001. Control of Nitrogen Export from Watershed by Headwater Streams. **Science** **292(5514)**: 86-90.
- PETTIT, N. E.; DAVIES, T.; FELLMAN, J. B.; GRIERSON, P. F.; WARFE, D. M. & DAVIES, P. M. 2012. Leaf litter chemistry, decomposition and assimilation by macroinvertebrates in two tropical streams. **Hydrobiologia** **680**: 63-77.

- QUINN, J. M.; BURRELL, G. P. & PARKYN, S. M. 2000. Influences of leaf toughness and nitrogen content on in-stream processing and nutrient uptake by litter in a Waikato, New Zealand, pasture stream and streamside channels. **New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research** **34**: 253-271.
- ROYER, T. V.; MONAGHAN, M. T. & MINSHALL, G. W. 1999. Processing of native and exotic litter in two Idaho (US.A.) streams. **Hydrobiologia** **400**: 123-128.
- SALLES, F. F.; DA SILVA, E.R.; SERRÃO, J.E.; FRANCISCHETTI, C. N. 2004. Baetidae (Ephemeroptera) na Região Sudeste do Brasil: novos registros e chave para os gêneros no estágio ninfal. **Neotropical Entomology** **33(5)**: 725-735.
- SCHINDLER, M. H. & GESSNER, M. O. 2009. Functional leaf traits and biodiversity effects on litter decomposition in a stream. **Ecology** **90(6)**: 1641-1649.
- SEGURA, M. O. 2012. **Coleoptera (Insecta) em sistemas aquáticos florestados: aspectos morfológicos, comportamentais e ecológicos**. Tese (Doutorado em Ecologia e recursos naturais). Centro de ciências biológicas e da saúde. Universidade Federal de São Carlos. São Carlos.
- SEGURA, M. O.; VALENTE-NETO, F. & FONSECA-GESSNER, A. 2011. Chave de famílias de Coleoptera aquáticos (Insecta) do Estado de São Paulo, Brasil. **Biota Neotropica** **11(1)**: 393-412.
- SOUZA, L.O.I.; COSTA, J. M. & OLDRINI, B. B. 2007. Odonata. In: Froehlich, C.G. (Org.). **Guia on-line: Identificação de larvas de Insetos Aquáticos do Estado de São Paulo**. Disponível em: http://sites.ffclrp.usp.br/aguadoce/Guia_online
- STRAHLER, H. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. **Transactions of the American Geophysical Union** **8**: 913-920.
- SUBERKROPP, K.; ARSUFFI, T. L. & ANDERSON, J. P. 1983. Comparison of Degradative Ability, Enzymatic Activity, and Palatability of Aquatic

- Hyphomycetes Grown on Leaf Litter. **Applied and Environmental Microbiology** **46(1)**: 237-244.
- SUBERKROPP, K.; GODSHALK, G. L. & KLUG, M. J. 1976. Changes in the Chemical Composition of Leaves During Processing in a Woodland Stream. **Ecology** **57(4)**: 720-727.
- VANNOTE, R. L.; MINSHALL, G. W.; CUMMINS, K. W.; SEDELL, J. R. & CUSHING, C. E. 1980. The River Continuum Concept. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences** **37**: 130-137.
- WALLACE, J. B. 1980. Filter-feeding ecology of aquatic insects. **Annual Review of Entomology** **25**: 103-132.
- WALLACE, J. B.; EGGERT, S. L.; MEYER, J. L. & WEBSTER, J. R. 1997. Multiple Trophic Levels of a Forest Stream Linked to Terrestrial Litter Inputs. **Science** **277(5322)**: 102-104.
- WANTZEN, K. M. & WAGNER, R. 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. **Journal of the North American Benthological Society** **25(1)**: 216-232.
- WEBSTER, J. R. & BENFIELD, E. F. 1986. Vascular Plant Breakdown in Freshwater Ecosystems. **Annual Review of Ecology and Systematics** **17**: 567-594.
- WIGGINS, G. B. 1996. **Larvae of the North America Caddisfly Genera (Trichoptera)**. 2nd edition. Toronto, University of Toronto Press. IX + 457p.
- YULE, C. M.; LEONG, M. Y.; LIEW, K. C.; RATNARAJAH, L.; SCHMIDT, K.; WONG, H. M.; PEARSON, R. & BOYERO, L. 2009. Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. **Journal of the North American Benthological Society** **28(2)**: 404-415.

ZAR, J. H. 1999. **Biostatistical Analysis**. 4th Edition. Upper Saddle River, Prentice Hall.
XII+ 123.

Conclusões gerais

A partir dos trabalhos desenvolvidos nesta tese, foi possível chegar às seguintes conclusões sobre a colonização por macroinvertebrados e decomposição do folhiço em riachos de cabeceira no Parque Estadual Intervales, Estado de São Paulo: a densidade, riqueza padronizada de táxons e composição faunística de macroinvertebrados associados ao folhiço apresentaram variação entre remanso e corredeira, indicando que o mesohábitat é um importante fator para explicar a distribuição da fauna, porém esta relação foi dependente do tamanho do riacho. Isto é um indicativo de que os fatores físicos do riacho têm um importante efeito sobre as comunidades de macroinvertebrados associados a folhiço em diferentes mesohábitats. Os compostos fenólicos e a resistência foliar isoladamente não possuem um efeito expressivo sobre a perda de massa de folhas em decomposição no riacho. A riqueza de espécies vegetais teve um efeito aditivo sobre a degradação do folhiço, portanto não houve interação entre as diferentes plantas. A densidade, riqueza padronizada e composição faunística de macroinvertebrados não foram influenciadas pelas características estruturais e químicas iniciais das plantas, o que poderia ser atribuído a outros aspectos da composição química que não foram consideradas no presente trabalho. Os coeficientes de decomposição encontrados para *Chrysophyllum viride* e *Citronella cf. megaphylla* estão dentro da faixa normalmente observada para outras espécies na região tropical. Houve um aumento da densidade de macroinvertebrados ao longo do tempo, sem distinção entre espécies vegetais. A riqueza não foi afetada por nenhum dos dois fatores. Por outro lado, foi possível observar um forte gradiente de composição faunística ao longo do tempo, o qual foi dependente do tipo de folha.