



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Ecologia

Tese de Doutorado

**Avaliação experimental do efeito do controle *Top-down*
e *Bottom-up* sobre a cadeia de detritos em ambiente
aquático**

Fernanda Keley Silva Pereira Navarro

Orientador: Prof. Dr. José Francisco Gonçalves Junior

Co-orientadora: Profa. Dra. Luciana Silva Carneiro

Brasília - DF

Março, 2014

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-graduação em Ecologia

Tese de Doutorado

**Avaliação experimental do efeito do controle *Top-down*
e *Bottom-up* sobre a cadeia de detritos em ambiente
aquático**

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

Fernanda Keley Silva Pereira Navarro

Orientador:

Prof. Dr. José Francisco Gonçalves Junior
(Departamento de Ecologia, IB, UnB)

Co-orientadora:

Profa. Dra. Luciana Silva Carneiro
(Departamento de Botânica, Zoologia e Ecologia, Centro de Biociências,
UFRN)

Brasília – DF

Março, 2014



Tese de Doutorado


FERNANDA KELEY SILVA PEREIRA NAVARRO

Título:

“Avaliação experimental do efeito do controle *Top-down* e *Bottom-up* sobre a cadeia de detritos em ambiente aquático”.

Banca Examinadora:


Prof. Dr. José Francisco Gonçalves Júnior
Presidente
ECL/UnB


Prof. Dr. José Roberto Pujol-Luz
Membro Titular
ZOO/UnB


Prof. Dr. Ludgero Cardoso Galli Vieira
Membro Titular
FUP/UnB


Prof. Dr. Marcelo da Silva Moretti
Membro Titular
UVV


Prof. Dr. Luiz Ubiratan Hepp
Membro Titular
URI

Prof. Dr. Renato Tavares Martins
Suplente
INPA

Brasília, 26 de março de 2014.

Bolsas:



Financiamentos:



Fundação de Amparo à Pesquisa do
Estado de Minas Gerais



DPP/UnB

Apoio:



À Deus, a minha Nossa Senhora Aparecida e a todos meus guias que sempre me acolheram, me protegeram e me guiaram a caminhos iluminados...

Ao “Mo” (Rodrigo) a sua presença sempre constante na minha vida... a sua energia iluminada que me contagiou de amor, garra, força e perseverança em momentos difíceis, de angústia e tristeza...

A minha filha (Ana Katharina) a cada olhar, a cada sorriso radiante, a cada gesto puro de afeto e descoberta, a cada palavra de amor... que me fizeram esquecer do cansaço e me energizaram durante todo meu caminhar ...

Aos meus pais, João Batista e Maria das Dores, e aos meus irmãos Bruno e Emanuele, que mesmo distantes, acredito que estiveram torcendo pela minha conquista.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Àgradeço a DEUS, a Nossa Senhora Aparecida e aos anjos pela proteção, força e luz guia durante todo meu caminhar, neste período de minha vida.

À CAPES-REUNI pela bolsa concedida durante todo o projeto. À Universidade de Brasília, em especial ao Departamento de Ecologia, pelo acolhimento.

À FAPEMIG, DPP, PELD por acreditarem e financiarem os projetos desta tese.

À Universidade Federal do Rio Grande do Norte e a professora desta instituição, Luciana Silva Carneiro, pelos ensinamentos e coorientação.

À professora Marina Regina Frizzas, do laboratório de patologia clínica do departamento de Zoologia da Universidade de Brasília por ter me permitido visualizar os invertebrados fragmentadores em sua lupa milimetrada.

Ao professor José Francisco Gonçalves Júnior pela orientação e por ter me permitido ampliar meus horizontes de conhecimento dentro de um universo onde há muito o que explorar.

Aos meus amigos do laboratório de Limnologia, em especial a Mari Caldeira, pela amizade e imensa participação durante ao meu experimento de doutorado. Ao Gustavo pela amizade e por estar sempre prestativo nos momentos solicitados. Aos meus amigos Áurea e Allan pela energia positiva e de garra, pela sinceridade e pelos poucos, mas significativos momentos de conversa. À Valéria pela amizade e por nossas trocas de idéias e compainha em várias disciplinas.

Aos meus colegas José Maurício, Elisa, que sempre estiveram disponíveis em me auxiliar no que fosse necessário, principalmente nas análises químicas, e ao Renan pelos auxílios estatísticos.

A cada membro do grupo AquaRipária, que de alguma maneira, contribuíram para o meu crescimento como pessoa e como profissional.

Aos membros da banca de defesa deste doutorado: Prof. Luiz Ubiratan Hepp, Prof. Marcelo da Silva Moretti, Prof. Ludgero Cardoso Galli Vieira e ao Prof. José Roberto Pujol-Luz; pelas significativas contribuições acerca desta tese.

Ao meu grande amor, melhor amigo e companheiro, meu marido Rodrigo Diana Navarro, pelo enorme apoio e participação em toda minha jornada.

A minha filha Ana Katharina, por sua existência, por cada abraço, cada palavra de carinho, por sua paciência e compreensão durante este período de dedicação ao doutorado.

Enfim, a todos que contribuíram para minha formação e para execução dessa tese...

“Pesquisar é como uma arte inconciente diante da primeira pincelada, associada às reflexões e teorias destinadas a desvendar aquela arte, até então, abstrata...” (Fernanda Navarro)

Sumário

RESUMO	9
ABSTRACT	12
INTRODUÇÃO GERAL	15
OBJETIVO GERAL	19
HIPÓTESES	19
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	20
REFERÊNCIAS	21
CAPÍTULO 1: "Avaliação experimental de elevação da temperatura e a presença de carcaça do predador alterando a resposta de invertebrados fragmentadores."	26
CAPÍTULO 2: "Efeitos do condicionamento microbiano e temperatura sobre a atividade de fragmentação detritos foliares por <i>Phylloicus</i> sp."	46
CAPÍTULO 3: "Efeito do controle <i>Top-down</i> e <i>Bottom-up</i> sobre a atividade de fragmentação e estequiometria de <i>Phylloicus</i> sp. (Trichoptera: Calamoceratidae)."	65
CAPÍTULO 4: "Influência do controle <i>Top-down</i> e <i>Bottom-up</i> sobre os padrões comportamentais de <i>Phylloicus</i> sp. (Trichoptera: Calamoceratidae)."	97
CONCLUSÕES FINAIS	120
PESPECTIVAS FUTURAS	122

Resumo

Em ecossistemas lóticos, principalmente nas regiões de cabeceira, onde o metabolismo heterotrófico é dominante ($P < R$), a entrada de matéria orgânica de origem alóctone é a principal fonte de energia para o metabolismo desses ecossistemas. A decomposição da matéria orgânica é um processo contínuo que envolve uma complexa interação de componentes bióticos e abióticos. A temperatura está entre os fatores ambientais que podem influenciar nas taxas de decomposição em ecossistemas aquáticos. A intensidade deste processo também está vinculada às características químicas e estruturais dos detritos e a pressão de predação sobre a diversidade de organismos decompositores. Estudos em córregos tropicais vem demonstrando que invertebrados fragmentadores podem ser abundantes nestes ecossistemas e que sua densidade pode estar vinculada a sazonalidade. No entanto torna-se necessário ampliar os conhecimentos a cerca da participação de fragmentadores tropicais como larvas de *Phylloicus* sp. dentro do processo de decomposição foliar, além dos fatores capazes de regular as interações tróficas dentro da cadeia detritícia em ecossistemas lóticos. Diante disso, objetivo geral deste trabalho foi verificar *ex-situ* o efeito da elevação de temperatura e dos controles *bottom-up* e *top-down* sobre a cadeia de detritos foliares em ecossistemas lóticos. O **Capítulo 1** teve como objetivos avaliar o consumo dos invertebrados fragmentadores (gênero *Phylloicus*) detritos foliares quimicamente diferentes sob diferentes extratos de temperatura, e estudar o efeito de predação no consumo de larvas de *Phylloicus* sp., utilizando presença e ausência de carcaças de peixes. Este estudo refere-se a atividade de fragmentação de larvas de *Phylloicus* sp. diante de diferentes espécies de detritos foliares (Experimento 1: *Talauma ovata* e *Inga laurina*; Experimento 2: *Talauma ovata*, *Inga laurina* e *Richeria grandis*) sob elevações graduais de temperatura (24°C, 26°C, 28°C, 30°C, 32°C), na presença (Experimento 2) e ausência (Experimento 1) de carcaças de peixes (*Astyanax* sp.). Os resultados sugerem que a qualidade do detrito foi capaz de alterar a preferência alimentar das larvas de *Phylloicus* sp., independente da temperatura. Uma correlação negativa da perda de massa foliar da espécie *Inga laurina* em função da temperatura na presença de carcaça de peixes foi verificada, provavelmente devido a uma aceleração da taxa metabólica e respiratória. Isto pode ter levado a uma ampliação da atividade de fragmentação das larvas de *Phylloicus* sp. sobre os detritos de melhor qualidade em relação ao *Inga laurina*, a fim de atender suas demandas energéticas com

maior eficiência e menor gasto energético. O **Capítulo 2** teve como objetivos ampliar os conhecimentos acerca das respostas de larvas de *Phylloicus* sp. na decomposição a diferentes espécies de detritos foliares sob elevações graduais de temperatura e condicionamento microbiano e verificar as possíveis consequências sobre a perda de massa foliar. Este estudo refere-se às respostas das larvas de *Phylloicus* sp. a diferentes espécies de detritos foliares, sob elevações graduais de temperatura, na presença de detritos condicionados e não condicionados. Os resultados deste estudo sugerem que a intensidade de fragmentação dos invertebrados fragmentadores, diante a temperaturas elevadas, pode ser dependente do grau de condicionamento dentro de espécies de alta qualidade como *Richeria grandis*. A presença ou ausência de condicionamento pode refletir em estratégias de compensação energética diferenciadas diante a elevação de temperatura. Além disso, a submissão dos invertebrados fragmentadores a recursos condicionados parece aumentar a seletividade das larvas de *Phylloicus* sp., principalmente em temperaturas intermediárias. Temperaturas mais elevadas podem levar a uma menor exploração de recursos foliares por parte das larvas de *Phylloicus* sp. para a construção de casulos, o que pode expô-los a um maior risco de predação dentro de um ambiente *in situ*. Assim, estas variações comportamentais decorrentes do aquecimento da temperatura podem levar a alterações no processo de ciclagem de matéria em ecossistemas lóticos. O **Capítulo 3** teve como objetivos analisar os efeitos individuais e interativos do risco de predação de peixes do gênero *Astyanax* e da qualidade do detrito no crescimento (biomassa), taxa de sobrevivência e composição estequiométrica do corpo e da excreção de invertebrados fragmentadores do gênero *Phylloicus* (Trichoptera) e também sobre a comunidade microbiana. Foi utilizado um desenho experimental de 2x2 fatorial constituído de dois níveis de risco de predação [ausência (S) e presença (P)] e dois níveis de qualidade do detrito foliar [alta (*Maprounea guianensis* (M)) e baixa (Inga laurina (Ing))], em 3 blocos experimentais que foram replicados ao longo do tempo. A qualidade nutricional levou a alterações significativas na perda de massa foliar, na estequiometria corporal dos invertebrados, taxa de sobrevivência e número de pupas destes organismos, além de detritos de melhor qualidade contribuir também para a proliferação de microorganismos, especialmente fungos. O risco de predação não letal levou ao aumento da razão de N/P que associado a detritos de alta qualidade, na presença de fragmentadores, parece contribuir para aumentar a comunidade microbiana total. Assim, estratégias comportamentais, fisiológicas e metabólicas podem ter levado a manutenção do equilíbrio homeostático e sobrevivências destes invertebrados mesmo submetidos a

situações de estresse. O **Capítulo 4** teve como objetivo analisar os efeitos individuais e interativos do risco de predação de peixes do gênero *Astyanax* e da qualidade do detrito nos padrões comportamentais de larvas de *Phylloicus* sp. O desenho experimental utilizado neste estudo foi o mesmo descrito no Capítulo 3. A qualidade do detrito influenciou significativamente os movimentos corporais das larvas de *Phylloicus* sp., sendo que os tratamentos com *I. laurina* apresentaram maior porcentagem desta categoria comportamental. Os invertebrados expostos a *M. guianensis* permaneceram mais tempo entre os discos foliares. Além disso, as larvas de *Phylloicus* sp. submetidos a predação (não-letal) e a detritos de baixa qualidade ficaram menos tempo dentro do casulo. Diante disso, a qualidade nutricional pode influenciar os padrões comportamentais das larvas de *Phylloicus* sp. sendo que detritos de baixa qualidade associado a predação (não-letal) pode refletir em menor tempo gasto para construção de seu microhabitat, importante para sua sobrevivência, levando a um maior risco de predação. Isso pode refletir negativamente sobre a abundância destes fragmentadores, e assim, sobre o fluxo de energia e matéria em ecossistemas lóticos.

Estes resultados evidenciaram que temperaturas acima de 28°C podem levar a uma menor exploração de recursos foliares por parte das larvas de *Phylloicus* sp. tanto para alimentação quanto para construção de casulos, o que pode expô-los a um maior risco de predação dentro de um ambiente *in-situ*. Além disso, o controle *bottom-up* parece exercer um efeito mais forte e direto sobre a sobrevivência, processo metamórfico, estequiometria corporal e padrões comportamentais de larvas de *Phylloicus* sp. Por outro lado, o controle *top-down* demonstrou um efeito direto apenas sobre a razão de N/P das excretas de larvas de *Phylloicus* sp. o que associado com um detrito de melhor qualidade (*Maprounea guianensis*) contribuiu para um efeito indireto e positivo sobre a comunidade microbiana total.

Palavras-chaves: elevação de temperatura, controle bottom-up, controle top-down, perda de massa foliar, estequiometria, larvas de *Phylloicus* sp.

Abstract

In stream ecosystems, particularly in headwater regions where the heterotrophic metabolism is dominant ($P < R$), the input of organic matter of allochthonous origin is the main source of energy for metabolism of these ecosystems. The decomposition of organic matter is an ongoing process that involves a complex interaction of biotic and abiotic components. The temperature is between environmental factors that may influence the decomposition rates in aquatic ecosystems. The intensity of this process is also linked to the chemical and structural characteristics of the waste and predation pressure on the diversity of decomposing organisms. Studies in tropical streams has demonstrated that invertebrate shredders can be abundant in these ecosystems and their density may be linked to seasonality. However, it is necessary to broaden the knowledge about the involvement of tropical shredders as larvae *Phylloicus* sp. within the process of leaf decomposition, and the factors capable of regulating trophic interactions within the chain detriticia in stream ecosystems. Therefore, the general objective of this study was to ex - situ the effect of temperature rise and the *bottom-up* and *top -down* control over the chain of leaf detritus in lotic ecosystems. **Chapter 1** aimed to evaluate the consumption of invertebrate shredders (genus *Phylloicus*) chemically different under different extracts of leaf litter temperature, and study the effect of predation on larvae consumption *Phylloicus* sp. Using presence and absence of fish carcasses. This study refers to the fragmentation activity of invertebrate shredders on the different species of leaf litter (Experiment 1: *Talauma ovata* and *Inga laurina*; Experiment 2: *Talauma ovata*, *Inga laurina* and *Richeria grandis*) under gradual increases in temperature (24⁰C, 26⁰C, 28⁰C, 30⁰C, 32⁰C) in the presence (Experiment 2) and absence (Experiment 1) carcasses of fish (*Astyanax* sp.). The results suggest that the quality of the waste was able to change the feeding preferences of invertebrate shredders, independent of temperature. A negative correlation of mass loss of leaf species *Inga Laurina* a function of temperature in the presence of substrate fish was observed, probably due to an acceleration of metabolic rate and breathing rate. This may have led to an expansion of activity fragmentation on the debris of better quality compared to *Inga laurina*, in order to meet their energy demands with greater efficiency and lower energy expenditure. **Chapter 2** aimed to expand knowledge about the responses of larvae *Phylloicus* sp. decomposition in the different species of leaf litter in gradual increases in temperature and microbial conditioning and

check the possible consequences of the loss of leaf mass. This study refers to the responses of invertebrate shredders to different species of leaf litter, under gradual increases in temperature, in the presence of debris conditioned and unconditioned. The results of this study suggest that the intensity of fragmentation of invertebrates fragmenting before at elevated temperatures can be dependent on the degree of conditioning in high quality species such as *Richeria grandis*. The presence or absence of conditioning may reflect compensation strategies differentiated energy on temperature rise. Furthermore, the submission of invertebrate shredders resources conditioned seems to increase the selectivity of this decomposing biota, especially at intermediate temperatures. Higher temperatures may lead to lower leaf resource exploitation by the *Phylloicus* sp. for the construction of cocoons, which may expose them to a higher predation in an environment in situ. Thus, these behavioral changes resulting from the heating temperature can lead to changes in the process of cycling of matter in stream ecosystems. **Chapter 3** aimed to examine the individual and interactive effects of predation risk from fish genus *Astyanax* and quality of detritus on growth (biomass), survival rate and stoichiometric composition of the body and excretion of invertebrate shredders of the genus *Phylloicus* (Trichoptera) and also on the microbial community. An experimental 2x2 factorial design consisting of two levels of predation risk [absence (A) and presence (P)] and two levels of quality of leaf detritus [High (*Maprounea guianensis* (M)) and low (*Inga laurina* (Ing))] was used in 3 blocks experimental were replicated over time. The quality of the waste has led to a significant difference the percentage of leaf mass loss, the coporal excreted stoichiometry, survival rate, number of pupas, besides better quality debris also contribute to proliferation of microorganisms, especially fungi. The risk of non-lethal predation led to the increase of the ratio of N / P that debris associated with high quality in the presence of shredders, seems to contribute to increase the total microbial community. In addition, the permanence of stoichiometric homeostasis of shredders is essential to ensure the maintenance of the nutritional quality of both the upper and lower trophic levels in stream ecosystems. **Chapter 4** aimed to examine the individual and interactive effects of predation risk from fish genus *Astyanax* and quality of detritus in the behavioral patterns of larvae *Phylloicus* sp. The experimental design used in this study was the same as described in Chapter 3. The quality of the waste significantly body movements of *Phylloicus* sp., and treatments with *I. laurina* showed a higher percentage of this behavioral category. Invertebrates exposed to *M. guianensis* remained longer among the leaf discs. Furthermore, *Phylloicus* sp. subjected to predation (non-lethal) and low grade

waste became less time within the cocoon. Therefore, the nutritional quality can influence the behavioral patterns of *Phylloicus* sp. and debris from predation associated with low quality (non-lethal) may reflect a lesser time spent for its construction microhabitat important for their survival time, leading to a higher predation. This may reflect negatively on the abundance of these shredders, and thus on the flow of energy and matter in stream ecosystems.

These results showed that acimas temperatures of 28°C can lead to a lower exploitation of resources by foliar larvae *Phylloicus* sp. both for feeding and for construction of pods, which may expose them to a higher risk of predation within the in situ environment. Moreover, the bottom-up control seems to exert a stronger and direct effect on survival, metamorphic process, body stoichiometry and behavioral patterns of larval *Phylloicus* sp. On the other hand, top-down control demonstrated a direct effect only on the ratio of N/P excreta of larvae *Phylloicus* sp. what detritus associated with a better quality (*Maprounea guianensis*) contributed to an indirect and positive effect on total microbial community.

Keywords: temperature rise, bottom-up control, top-down control, loss of leaf mass, stoichiometry, larvae *Phylloicus* sp.

Introdução Geral

Os sistemas aquáticos possuem duas fontes fundamentais de matéria orgânica: produção primária que ocorre dentro dos limites do sistema (autóctone) e produção primária originária dos ambientes terrestres (fontes alóctones) (Cole *et al.*, 2011). Em ecossistemas lóticos, principalmente nas regiões de cabeceira, o metabolismo heterotrófico ($P < R$) é dominante, devido à presença de vegetação marginal bem desenvolvida e penetração reduzida de luz (Benfield, 1997). Assim, a entrada de matéria orgânica de origem alóctone é a principal fonte de energia para o metabolismo desses ecossistemas (Petersen *et al.*, 1989; Griffith & Perry, 1993; Henry *et al.*, 1994).

A decomposição da matéria orgânica é um processo contínuo que envolve uma complexa interação de componentes bióticos e abióticos (Gonçalves *et al.*, 2006) e constitui um processo chave nos ecossistemas aquáticos por permitir a mineralização dos nutrientes e sua remobilização para a teia trófica (Cummins, 1974; Allan & Castillo, 2007). A temperatura está entre os fatores ambientais que podem influenciar nas taxas de decomposição em ecossistemas aquáticos. A elevação da temperatura nesses ambientes, por intensificação da insolação, tende a acelerar o processamento da matéria orgânica, por favorecer o metabolismo de certos organismos (Dang *et al.*, 2009) e a lixiviação de compostos secundários (Ardón & Pringle, 2008). Estudos recentes demonstraram que temperaturas mais elevadas tendem a aumentar a taxa de decomposição foliar mediada por detritívoros, em córregos tropicais da Austrália (Boyero *et al.*, 2014). Che Salmah *et al.* (2013) demonstraram uma correlação negativa da temperatura sobre a diversidade e abundância de fragmentadores em córregos da península da Malásia. Villanueva *et al.* (2011) verificaram que a elevação de temperatura tende a aumentar a taxa de respiração de invertebrados fragmentadores e reduzir a eficiência de assimilação de certos nutrientes (ex. C e N). A intensidade do processo de decomposição foliar também está vinculada às características químicas (compostos secundários, nutrientes) e estruturais (lignina, celulose) dos detritos (Gessner & Chauvet, 1994) e a diversidade de organismos decompositores (bactérias, fungos, invertebrados fragmentadores) (Hieber & Gessner, 2002).

A decomposição inicia-se com a lixiviação de compostos solúveis das folhas que ocorre logo após sua imersão na água. Posteriormente, ocorre o condicionamento que é a modificação da matéria orgânica foliar por meio da atividade de microorganismos

(fungos e bactérias), melhorando sua palatabilidade para os invertebrados aquáticos. Por último ocorre a fragmentação física que é resultado da abrasão física do fluxo da água e atividade alimentar de invertebrados detritívoros (Webster & Benfield, 1986). Estas etapas não devem ser consideradas separadas espacial ou temporalmente, mas devem ser vistas como concomitantes e complementares (Gessner *et al.*, 1999).

Pesquisas realizadas em córregos tropicais têm demonstrado baixa abundância de invertebrados fragmentadores (Li & Dudgeon, 2009, Bezerra, 2012) e poucos *taxa* de invertebrados aquáticos tem sido caracterizados como fragmentadores (Moretti, 2009). No entanto, alguns estudos em córregos tropicais vem demonstrando que invertebrados fragmentadores podem ser abundantes nestes ecossistemas e que sua densidade pode estar vinculada a sazonalidade, que pode afetar a disponibilidade de recursos alimentares (Cheshire *et al.*, 2005; Turiel *et al.* dados não publicados). Assim, diante da participação dos fragmentadores no processo de decomposição foliar em córregos tropicais, torna-se necessário ampliar os conhecimentos a cerca da influência do controles “bottom-up” (baseada em recursos) e “top-down” (baseada em consumo) sobre a abundância, biomassa, comportamento e estequiometria destes organismos, que fazem parte de uma cadeia alimentar clássica (detrito-detritívoro-predador), e suas possíveis consequências sobre a ciclagem de nutrientes nestes ecossistemas lóticos.

A alta diversidade de espécies de plantas em zonas ripárias (Silva-Júnior *et al.*, 2001; Oliveira & Felfili, 2005) leva a uma produção de detritos que variam amplamente em relação a estrutura e composição química (Moretti *et al.*, 2007). A qualidade nutricional das plantas pode afetar diretamente as interações tróficas por influenciar a morfologia, comportamento e história de vida (Bukovinszk *et al.*, 2008) ou mesmo a estequiometria dos insetos (Darchambeau *et al.*, 2003; Frost & Elser, 2008).

A homeostase estequiométrica de um organismo é definida como a constância na composição elementar mesmo quando submetidos a deficiências elementares em sua dieta. Espera-se uma homeostase estequiométrica em muitos *taxas* de consumidores invertebrados e vertebrados (Frost & Elser, 2008). Cada organismo possui uma razão C:N:P específica, com base nas principais biomoléculas presentes em sua biomassa (Frost & Elser, 2008). As principais moléculas que constituem a biomassa viva dos organismos podem ser categorizadas em quatro principais biomoléculas: carboidratos, lipídios, proteína e ácidos nucleicos, que diferem em suas funções e composições elementares (Frost & Elser, 2008). Os carboidratos, moléculas que contém C/H/O e que desempenham função de reserva (ex: amido, glicogênio) ou estrutural (ex: celulose) apresentam em sua

constituição macroelementar 37% C, 0%N e 0%P. Os lipídios, macromoléculas constituídas de ácidos graxos e seus derivados, são extremamente ricos em carbono (70-75%) e apenas certas classes contêm N e P em baixas concentrações. As proteínas, complexos polímeros constituídos de sequências de aminoácidos, possuem uma média de composição elementar de 53%C e 17%N. Os ácidos nucleicos são constituídos de nucleotídeos, estes que apresentam em sua constituição bases nitrogenadas contendo de 2-4 átomos de N e um de fosfato, sendo considerada a classe de biomolécula mais rica em P (32,7%C; 14,4%N e 8,7% P; Frost & Elser, 2008). Estudos têm sugerido que altas taxas de crescimento, em diversos organismos aquáticos, estão relacionados com uma alta qualidade alimentar (baixa razão C:N e C:P), ou seja, com o alto conteúdo de nitrogênio (N) e fósforo (P) que é importante para a síntese de RNA ribossômico e, conseqüentemente, de proteínas (Jackson, 1980; Elser *et al.*, 2000).

A ingestão de recursos alimentares deficientes em nutrientes requer dos organismos, mecanismos fisiológicos capazes de manter a homeostase estequiométrica. Desta forma, o consumidor pode ajustar a ingestão alimentar a fim de minimizar as diferenças elementares entre o que é requerido e o que é obtido do alimento (Frost & Elser, 2008). Um outro mecanismo possível seria a digestão e retenção de elementos em razões diferentes ao do recurso alimentar, podendo este último, levar a uma maior eliminação dos elementos em excesso e uma liberação reduzida dos elementos limitantes (Frost & Elser, 2008). No entanto, os consumidores podem não adquirir a mistura de elementos necessária para a manutenção da composição elementar de sua massa corpórea, o que pode levar os organismos a alterar esta composição diante a um novo crescimento corpóreo, mesmo a um grau limitado (Darchambeau *et al.*, 2003; Frost & Elser, 2008).

Além do controle “bottom-up” o controle via cascata trófica do predador sobre a presa (“top-down”) pode desencadear duas classes de mecanismos: interações de consumo (letais) em que os predadores matam e consomem suas presas (efeitos letais de predação); e interações de não-consumo (não-letais) induzindo respostas de defesa fenotípica como mudança de habitat ou redução de mobilidade, melhora no desempenho de fuga, indução de morfologias defensivas e mudanças nos traços da história de vida (Holomuzki & Short, 1988; Hawlena & Schmitz, 2010). Estes comportamentos podem beneficiar a presa ao diminuir a taxa de encontro com predadores, a probabilidade de morte, mas podem levar a um menor gasto de tempo e energia por parte da presa para atividades como alimentação e reprodução (Holomuzki & Short, 1988). Na tentativa de reduzir a probabilidade de ser morta, a presa pode alterar suas decisões sobre onde e

quando irá se alimentar e sobre que alimentos irá incluir em sua dieta (Hawlena & Schmitz, 2010; Trussel, 2006). Consequentemente, isso poderá alterar a assimilação de nutrientes e a estequiometria corporal da presa.

Estudos relataram que cascatas tróficas envolvendo a supressão de decompositores por predadores levam a uma queda na taxa de decomposição em sistemas aquáticos (Konishi *et al.*, 2001; Ruetz III *et al.*, 2002). Os predadores também podem influenciar a degradação dos detritos através da redução dos invertebrados detritívoros ou alterações em seus comportamentos alimentares (Oberndorfer *et al.*, 1984; Persson, 1999; Greig & McIntosh, 2006; Duffy *et al.*, 2007, Rosenheim, 2007; Boyero *et al.*, 2008; Bruno & Cardinale, 2008; Letourneau *et al.*, 2009). Além disso, grandes peixes predadores, crustáceos podem influenciar a abundância, biomassa de invertebrados aquáticos, levando a significativas mudanças na taxa de decomposição e na biomassa e estrutura da comunidade fúngica (Nisikawa, 2000; Mancinelli *et al.*, 2002).

Essas pesquisas que tentam compreender esta relação predador-presa dentro da cadeia detritica vêm sendo desenvolvidas em córregos temperados. Assim, uma maior compreensão sobre os efeitos de predadores naturais sobre os invertebrados fragmentadores em regiões tropicais ainda é escassa. Dentre os invertebrados fragmentadores localizados em córregos tropicais estão as larvas do gênero *Phylloicus* (Trichoptera, Calamoceratidae) que por serem exclusivamente fragmentadoras de detritos foliares e utilizarem estes recursos tanto para alimentação quanto para a construção de casulos, sua atividade de fragmentação pode ter grande contribuição dentro do processo de decomposição foliar nestes ecossistemas (Wantzen & Wagner, 2006; Wiggins, 1996, Moretti, 2009). O estudo da diversidade de Trichoptera no Brasil é incipiente (Paprocki *et al.*, 2004). O gênero *Phylloicus* Muller, 1880, pertencente à família Calamoceratidae, possui 61 espécies conhecidas, estas distribuídas desde a América do Sul a América Central, sendo bastante diversos no Brasil, Peru e Venezuela (Prather, 2003; Huamantínco, 2005).

Os experimentos realizados nesta tese avaliaram o comportamento de larvas de *Phylloicus* sp. e foram divididos em 4 capítulos. No Capítulo 1 foram analisados os efeitos da elevação da temperatura na presença de carcaça do predador (peixe *Astyanax* sp.) sobre a resposta dos *Phylloicus* sp. diante de diferentes qualidade de detrito foliar. No Capítulo 2 foi verificado a influência do condicionamento microbiano e temperatura sobre a atividade de fragmentação deste invertebrados fragmentadores. No Capítulo 3 foram avaliados o efeito do controle *bottom-up* e *top-down* sobre a atividade de fragmentação,

a taxa de sobrevivência, crescimento, estequiometria corporal e das excretas dos *Phylloicus* sp. e suas consequências sobre a comunidade microbiana. No Capítulo 4 foram avaliados o efeito do controle *bottom-up* e *top-down* sobre os padrões comportamentais dos *Phylloicus* sp. Assim, a principal pergunta que norteará esta tese será: “Como ocorre a regulação trófica sobre a cadeia alimentar detritica em ecossistemas lóticos?”.

Objetivo geral

- Verificar *ex-situ* o efeito da elevação de temperatura sobre a atividade de fragmentação de larvas de *Phylloicus* sp. e dos controles *bottom-up* e *top-down* sobre os padrões comportamentais, taxa de sobrevivência, crescimento e estequiometria corporal e da excreção destes invertebrados fragmentadores, além de possíveis consequências sobre a comunidade microbiana total e fúngica.

Hipóteses

- A elevação da temperatura leva a um aumento da exploração de recurso foliar para consumo devido a um provável aumento do metabolismo do organismos e, conseqüentemente, a um aumento da perda de massa foliar, independente da presença ou ausência de condicionamento;

- A baixa qualidade do detrito leva a um menor crescimento e taxa de sobrevivência das larvas de *Phylloicus* sp. além de baixos valores de perda de massa foliar;

- O risco de predação (não letal) leva a uma diminuição do crescimento, razão estequiométrica corporal, razão estequiométrica de excreção e taxa de sobrevivência dos *Phylloicus* sp. Por outro lado, pode acarretar um aumento da comunidade microbiana e redução da perda de massa foliar pela redução da atividade dos fragmentadores.

Objetivos específicos

- Verificar a influência da elevação de temperatura na presença ou ausência de carcaça do predador (*Astyanax* sp.) sobre o comportamento de fragmentação de *Phylloicus* sp.;
- Verificar o efeito da elevação de temperatura sobre a atividade de fragmentação de *Phylloicus* sp., quando expostos a detritos de diferentes qualidades;
- Verificar o efeito da predação não-letal e da qualidade do detrito foliar sobre comportamento, crescimento e estequiometria do corpo e das excretas de larvas do gênero *Phylloicus*;
- Verificar o efeito das excretas das larvas do gênero *Phylloicus* sobre a comunidade microbiana de decompositores;
- Analisar o efeito não letal da predação de peixes e da qualidade do recurso foliar sobre o comportamento de fragmentação exercida pelas larvas de *Phylloicus* sp. e, conseqüentemente, sobre a perda de massa foliar e comunidade microbiana de decompositores.
- Analisar os efeitos individuais e interativos da qualidade do detrito e risco de predação nos padrões comportamentais de *Phylloicus* sp.

Referências

- ALLAN, J. D., & M. M. CASTILLO. 2005. Stream Ecology Structure and function of running waters. 2 ed. Dordrecht: Springer.
- 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.
- BENFIELD, E. F. 1997. Comparison of litterfall input streams. Stream Organic Matter Budgets. *Journal of the North American Benthological Society*. 16: 104-108.
- BEZERRA, F. A., 2012. Variação temporal da decomposição de detritos foliares em córregos de cabeceira no cerrado. Universidade de Brasília, Dissertação de Mestrado. 94p.
- BOYERO, L.; RINCÓN, P. A. & PEARSON, R. G. 2008. Effects of a predatory fish on a tropical detritus-based food web. *Ecol. Res.* 23: 649–655.
- BOYERO, L.; CARDINALE, B. J.; BASTIAN, M.; PEARSON, R. G. 2014. Biotic vs. abiotic control of decomposition: A comparison of the effects of simulated extinctions and changes in temperature. *PLoS ONE* 9(1): e87426. doi:10.1371/journal.pone.0087426.
- BRUNO, J. F., CARDINALE, B. J. 2008. Cascading effects of predator richness. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 6: 539–546.
- BUKOVINSZKY, T.; FRANK VAN VEEN, F. J.; JONGEMA, Y. & DICKE, M. 2008. Direct and Indirect Effects of Resource Quality on Food Web Structure, *Science*.319, 804.
- CHE SALMAH, M. R.; AL-SHAMI, S. A.; HASSAN, A. A.; MADRUS, M. R. & HUDA, A. N. 2013. Distribution of detritivores in tropical forest streams of peninsular Malaysia: role of temperature, canopy cover and altitude variability. *Int J Biometeorol*, DOI 10.1007/s00484-013-0648-9.
- CHESHIRE, K.; BOYERO, B. & PEARSON, R.G. 2005. Food webs in tropical Australian streams: shredders are not scarce. *Freshwater Biology*. 50: 748-769.
- COLE, J. J.; CARPENTER, S. R.; KITCHELL, J.; PACE, M. L.; SOLOMON, C. T. & WEIDEL, B. 2011. Strong evidence for terrestrial support of zooplankton in small lakes based on stable isotopes of carbon, nitrogen, and hydrogen. *Proceedings of*

- the National Academy of Sciences of the United States of America. 108:1975-1980.
- CUMMINS, K. W. 1974. The importance of different energy sources in freshwater ecosystems. In: *Productivity of World Ecosystems*. Washington, National Academy of Sciences. 166.
- DANG, C. K.; SCHINDLER, M.; CHAUVET, E. & GESSNER, M. O. 2009. Temperature oscillation coupled with fungal community shifts can modulate warming effects on litter decomposition. *Ecology*. 90(1): 122–131.
- DARCHAMBEAU, F.; FAEROVIG, P. J. & HESSEN, D. O. 2003. How *Daphnia* copes with excess carbon in its food. *Oecologia* 136:336–346.
- DUFFY, J. E.; CARDINALE, B. J.; FRANCE, K. E.; MCINTYRE, P. B.; THE'BAULT, E. & LOREAU, M. 2007. The functional role of biodiversity in food webs: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*. 10:522–538.
- ELSER, J. J.; DOWLING, T.; DOBBERFUHL, D. A. & O'BRIEN, J. 2000. The evolution of ecosystem processes: ecological stoichiometry of a key herbivore in temperate and arctic habitats. *J. Evol. Biol*, in press.
- FROST, P. C. & ELSER, J. J. 2008. Biological Stoichiometry. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd. www.els.net.
- GESSNER, M. O. & CHAUVET, E. 1994. Importance of Stream Microfungi in Controlling Breakdown Rates of Leaf Litter, *Ecology*. 75, 1807-1817.
- GESSNER, M. O.; CHAUVET, E. & DOBSON, M. 1999. A perspective on leaf litter breakdown in stream. *Oikos*. 85: 377-384.
- GONÇALVES, J. F.; FRANÇA, J. S.; MEDEIROS, A. O.; ROSA, C. A. & CALLISTO, M. 2006. Leaf breakdown in a tropical stream. *Internat. Rev. Hydrobiol*. 91(2):164–177.
- GREIG, H. S. & MCINTOSH, A. R. 2006. Indirect effects of predatory trout on organic matter processing in detritus-based stream food webs. *Oikos*. 112: 31-40.
- GRIFFITH, M. B. & PERRY, S. A. 1993. Colonization and processing of leaf litter by macroinvertebrate shredders in streams of contrasting pH. *Freshwater Biology*. 30: 93-103.
- HAWLENA, D. & SCHMITZ, O. J. 2010. Synthesis Physiological Stress as a Fundamental Mechanism Linking Predation to Ecosystem Functioning. *The american naturalist*. 176 (5): 537-556.

- HENRY, R.; UIEDA, V. S.; AFONSO, A. A. O. & KIKUCHI, R. M. 1994. Imput of allochthonous matter and structure of fauna in a Brazilian headstream. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 25, 1866-1870.
- HIEBER, M., & M. O. GESSNER. 2002. Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf break down based on biomass estimates. *Ecology*. 83(4): 1026–1038.
- HOLOMUZKI, J. R. & SHORT, T. M. 1988. Habitat use and fish avoidance behaviors by the stream-dwelling isopod *Lirceus fontinalis*. *Oikos*. 52:79-86.
- HUAMANTINCO, A. A.; L. L. DUMAS, L. L. & NESSIMIAN, J. L. 2005. Description of larva and pupa of *Phylloicus abdominalis* Ulmer, 1905 (Trichoptera: Calamoceratidae). *Zootaxa*. 1039: 19–26.
- JACKSON, P. J. 1980. Characterization of the ribosomal DNA of soybean cells. *Fed. Proc.*, 39, 1878.
- KONISHI, M.; NAKANO, S. & IWATA, T. 2001. Trophic cascading effects of predatory fish on leaf litter processing in a Japanese stream. *Ecol Res*. 16:415–422.
- LETOURNEAU, D. K.; JEDLICKA, J.A.; BOTHWELL, S. G. & MORENO, C. R. 2009. Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 40:573–592.
- LI, A. O. Y., & D. DUDGEON. 2009. Shredders: species richness, abundance, and role in litter breakdown in tropical Hong Kong streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 28(1):167–180.
- MANCINELLI, G.; COSTANTINI, M. L. & ROSSI, L. 2002. Cascading effects of predatory fish exclusion on the detritus-based food web of a lake littoral zone (Lake Vico, central Italy). *Oecologia*. 133:402– 411.
- MORETTI, M.; GONÇALVES, J. F. & M. CALLISTO. 2007. Leaf breakdown in two tropical streams: Differences between single and mixed species packs. *Limnologica*. 37: 250–258.
- MORETTI, M. S. 2009. Comportamento de larvas de *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae): um fragmentador característico de córregos neotropicais. Tese de Doutorado, Universidade de Minas Gerais, Belo Horizonte. 86 p.

- OBERNDORFER, R. Y.; MCARTHUR, J. V.; BARNES, J. R. et al. 1984. The effect of invertebrate predators on leaf litter processing in an alpine stream. *Ecology*. 65: 1325-1331.
- OLIVEIRA, E. C. L. & FELFILI, J. M. 2005. Estrutura e dinâmica da regeneração natural de uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 19(4): 801-811.
- PAPROCKI, H.; RALPH W. HOLZENTHAL, R. W. & BLAHNIK, R. J. 2004. Checklist of the Trichoptera (Insecta) of Brazil I. *Biota Neotropica* 4 (1) <http://www.biotaneotropica.org.br/v4n1/pt/abstract?inventory+BN01204012004>.
- PERSSON L. 1999. Trophic cascades: abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road. *Oikos*. 85:385–397.
- PETERSEN, R. C. JR.; CUMMINS, K. W. & WARD, G. M. 1989. Microbial and animal processing of detritus in a woodland stream. *Ecological Monographs*. 59: 21-39.
- PRATHER, A. L., 2003. Revision of the Neotropical caddisfly genus *Phylloicus* (Trichoptera: Calamoceratidae). *Zootaxa*. 275: 1–214.
- ROSENHEIM, J. A. 2007. Intraguild predation: new theoretical and empirical perspectives. *Ecology*. 88:2679–2680.
- RUETZ, C.R.; NEWMAN, R.M. & VONDRACEK, B. 2002. Top-down control in a detritus-based food web: fish, shredders, and leaf breakdown. *Oecologia*. 132:307–315.
- SILVA-JÚNIOR M. C.; FELFILI, J. M.; WALTER, B. M. T.; P. E. NOGUEIRA, P. E.; REZENDE, A. V.; MORAIS, R. O. & NÓBREGA, M. G. G. 2001. Análise da flora arbórea de mata de galeria no Distrito Federal: 21 levantamentos. Cerrado: caracterização e recuperação de matas de galeria. Planaltina: Embrapa Cerrados.
- TRUSSELL, G. C.; EWANCHUK, P. J. & MATASSA. C. M. 2006. The fear of being eaten reduces energy transfer in a simple food chain. *Ecology*. 87:2979–2984.
- NISIKAWA, U. 2000. Effects of crayfish on leaf processing and invertebrate colonization of leaves in a headwater stream: decoupling of a trophic cascade. *Oecologia*. 124: 608–614.

- VILLANUEVA, V. D.; ALBARIÑO, R. & CANHOTO, C. 2011. Detritivores feeding on poor quality food are more sensitive to increased temperatures. *Hydrobiologia*. 678: 155–165.
- WANTZEN, K. M. & WAGNER, R. 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. *J. North Am. Benthol. Soc.* 25:214-230.
- 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 North American Caddisfly Genera (Trichoptera)*, 2nd ed. University of Toronto Press, Ontario.

CAPÍTULO 1

Avaliação experimental de elevação da temperatura e a presença de carcaça do predador alterando a resposta de invertebrados fragmentadores

*Navarro, F. K.S.P.; Rezende, R. S. & Gonçalves, J. F. Jr. 2013.
Experimental assessment of temperature increase and presence of predator carcass changing the response of invertebrate shredders. Biota Neotropica, 13(4): 28-33.*

Avaliação experimental de elevação da temperatura e a presença de carcaça do predador alterando a resposta de invertebrados fragmentadores

Fernanda Keley Silva Pereira Navarro¹, Renan de Souza Rezende² e José Francisco Gonçalves Júnior¹

¹ Universidade de Brasília - UnB

² Universidade Federal de Santa Catarina – UFSC

RESUMO

O papel dos invertebrados fragmentadores no processo de decomposição foliar em ecossistemas lóticos tropicais vem sendo recentemente explorado. Além da influência da qualidade do detrito e da temperatura, o risco de predação geralmente implica alterações sobre a sobrevivência e comportamento de invertebrados fragmentadores. O objetivo deste estudo foi verificar as respostas dos invertebrados fragmentadores a diferentes espécies de detritos foliares (Experimento 1: *Talauma ovata* e *Inga laurina*; Experimento 2: *Talauma ovata*, *Inga laurina* e *Richeria grandis*) sob elevações graduais de temperatura (24°C, 26°C, 28°C, 30°C, 32°C), na presença (Experimento 2) e ausência (Experimento 1) de carcaças de peixes (*Astyanax sp*), assim como verificar as possíveis consequências sobre a perda de massa foliar (PMF). Os resultados do primeiro experimento sugerem que a qualidade do detrito foi capaz de alterar a preferência alimentar dos invertebrados fragmentadores, independente da temperatura. No segundo experimento, a perda de massa foliar foi maior sobre detritos de melhor capacidade de fragmentação (*Talauma ovata* e *Richeria grandis*), além disso, foi verificada a exploração destes recursos para a construção de casulos, na presença de carcaça de peixe. A correlação negativa da perda de massa foliar da espécie *Inga laurina* em função da temperatura na presença de carcaça de peixes, provavelmente ocorreu devido a uma aceleração da taxa metabólica, respiratória e cardíaca. Isto pode ter levado a uma ampliação da atividade de fragmentação sobre os detritos de melhor qualidade em relação ao *Inga laurina*, a fim de atender suas demandas energéticas com maior eficiência e menor gasto energético.

Palavras-chave: Fragmentador, temperatura, perda de massa foliar

ABSTRACT

The role of the invertebrate shredders in the leaf decomposition process in tropical lotic ecosystems has been explored recently. In addition to the influence of the quality of litter and the temperature, the risk of predation generally results in changes on the survival and behavior of invertebrate shredders. The aim of this study is to observe the responses of the invertebrate shredders to different species of leaf litters (Experiment 1: *Talauma ovata* and *Inga laurina*; Experiment 2: *Talauma ovata*, *Inga laurina* e *Richeria grandis*) under gradual temperature rise (24°C, 26°C, 28°C, 30°C, 32°C), in the presence (Experiment 2) and absence (Experiment 1) of fish (*Astyanax sp*) carcasses, as well as to observe the

possible consequences of the leaf mass loss (LML). The results from the first experiment suggest that the quality of the litter was capable of changing the feeding preference of the invertebrate shredders, regardless of the temperature. In the second experiment, the leaf mass loss was higher on litter of better shredding capacity (*Talauma ovata* and *Richeria grandis*); in addition, we observed the exploration of these resources to build cocoons, in the presence of fish carcass. The negative correlation of leaf mass loss of the species *Inga laurina* in relation to the temperature in the presence of fish carcass probably occurred due to an accelerated metabolic, respiratory and cardiac rate.. This must have led to an increased shredding activity on the litters of better quality in relation to the *Inga laurina*, so as to meet their energy demands more efficiently and with less energy consumption.

Key-words: Shredder, temperature, leaf mass loss

INTRODUÇÃO

Em sistemas lóticos com vegetação marginal bem desenvolvida e penetração reduzida de luz, a principal fonte de energia para o metabolismo desses ecossistemas é proveniente da matéria orgânica de origem alóctone, sendo, por isso, considerados heterotróficos (Wallace *et al.*, 1997; Gessner *et al.*, 2010). Nestes ambientes, detritos foliares que entram nos leitos são decompostos por uma combinação de fatores físicos, químicos e biológicos (Hagen *et al.*, 2006). Esse processo de decomposição é influenciado por características intrínsecas dos ambientes aquáticos, como vazão, pH (Gessner & Chauvet, 2002), temperatura da água (Liski *et al.*, 2003), composição química do detrito (Suberkropp e Chauvet, 1995; Ostrofsky, 1997), biomassa e abundância de decompositores (Miyashita & Niwa, 2006). Assim, a saúde e o funcionamento dos ecossistemas lóticos podem ser influenciados tanto pela zona ripária quanto por alterações naturais ou antrópicas nos sistemas terrestres e nos ciclos biogeoquímicos, seja em escala local, regional ou mesmo global (Tabacchi *et al.*, 1998, Chapin III *et al.*, 2002).

Ações antrópicas (ex. agricultura, pecuária, urbanização, utilização de combustíveis fósseis e desmatamentos) têm levado a intensificação do efeito estufa, seguido de uma aceleração do ciclo hidrológico, o que contribui ainda mais para ampliar os efeitos do aquecimento global (Chapin III *et al.*, 2002). Estudos científicos prevêm que a temperatura média do planeta pode se elevar entre 1,8°C e 4°C até 2100, o que levaria a um aumento da temperatura dos rios (Houghton *et al.*, 2001; IPCC, 2007). Este aumento de temperatura pode acarretar sérias consequências como: alterações fisiológicas de diversos organismos, extinção de espécies, alterações nas interações competitivas e processos ecológicos (Mooney *et al.*, 2009). Animais ectotérmicos são fortemente influenciados pelas condições ambientais, onde os efeitos da temperatura têm

sido estudados em várias *taxas* (Woods *et al.*, 2003). No entanto, a influência da temperatura sobre a exploração dos recursos foliares por parte de invertebrados fragmentadores e as prováveis consequências dentro da ciclagem de nutrientes têm sido pouco avaliadas (Villanueva *et al.*, 2011).

Alguns trabalhos tem avaliado o efeito da temperatura sobre a decomposição de detritos alóctones e sua consequência para o funcionamento dos ecossistemas lóticos (Boyero *et al.*, 2011). Estudos *ex situ* demonstraram que a temperatura da água afeta diretamente a decomposição, através da promoção de lixiviação de compostos solúveis (Chergui & Pattee, 1990) e indiretamente, através do aumento da atividade microbiana (Carpenter & Adams, 1979), podendo estimular o consumo foliar por invertebrados fragmentadores (Gonzalez & Graça, 2003; Azevedo-Pereira *et al.*, 2006). Villanueva *et al.* (2011) verificaram que o aumento da temperatura afeta principalmente os detritívoros submetidos a detritos de baixa qualidade, interferindo na razão de N:P das excretas.

O papel destes invertebrados fragmentadores no processo de decomposição foliar em ecossistemas lóticos tropicais vem sendo recentemente explorado (Wright & Covich, 2005; Gonçalves *et al.*, 2006; Watzen & Wagner, 2006), indicando que as folhas podem fornecer tanto alimento quanto habitat (Ruetz III *et al.*, 2006; Leroy & Mark 2006; Moretti *et al.*, 2009; Gonçalves *et al.*, 2012). A composição química foliar influencia a seleção das espécies vegetais pelos invertebrados como recurso ou abrigo (Wright & Covich 2005; Graça, 2001; Gonçalves *et al.*, 2006). No entanto, os estudos ainda não são suficientes para entender os mecanismos de interação entre os invertebrados fragmentadores, qualidade do detrito e temperatura em riachos de cabeceira.

Além da influência da disponibilidade e qualidade do detrito, algumas pesquisas têm abordado a influência negativa de predadores sobre a sobrevivência e comportamento de invertebrados fragmentadores (Konishi *et al.*, 2001; Ruetz *et al.*, 2002). Em ecossistemas aquáticos esta interação predador-presa pode ser sinalizada através de substâncias químicas que são liberadas pelos organismos (Brönmark & Hanson, 2000; Ruther *et al.*, 2002). Estas são capazes de mediar uma série de outras interações, levando a uma mudança no comportamento dos indivíduos, na exploração de recursos, que pode acarretar na redução da taxa de decomposição (Brönmark & Hanson 2000, Ruther *et al.*, 2002). Em sistemas tropicais os invertebrados fragmentadores são raros (Boyero *et al.*, 2011). No entanto, o gênero *Phylloicus* tem sido considerado o fragmentador mais comum dentre os que compõem esta guilda trófica e por isso utilizado em estudos avaliando o seu efeito nos detritos foliares (Moretti, 2005). Assim, uma alteração, seja a

nível de biomassa, abundância ou mesmo valor nutricional de algum dos organismos presentes na cadeia (planta-herbívoro-predador) pode refletir em modificações nos níveis tróficos interligados e, conseqüentemente, no fluxo de energia e na ciclagem de nutrientes em ambiente aquáticos (Wallace *et al.*, 1997; Miyashita & Niwa, 2006).

O gênero *Phylloicus* Muller, 1880, pertencente à família Calamoceratidae, possui 61 espécies conhecidas, estas distribuídas desde a América do Sul a América Central, sendo bastante diversos no Brasil, Peru e Venezuela (Huamantínco, 2005; Prather, 2003). Larvas de *Phylloicus* são geralmente encontrados entre folhas submersas em ambientes lóticos, sendo este recurso foliar utilizado como alimento e matéria prima para construção de casulos dorso-ventralmente (Wantzen & Wagner 2006; Wiggins, 1996).

Diante deste contexto, os objetivos deste estudo foram (i) avaliar o consumo dos invertebrados fragmentadores (gênero *Phylloicus*) em detritos foliares quimicamente diferentes sob diferentes extratos de temperatura, e (ii) estudar o efeito de predação no consumo de *Phylloicus*, utilizando presença e ausência de carcaças de peixes. Três hipóteses serão verificadas: (1) As larvas de *Phylloicus* serão capazes de acelerar a perda de massa foliar de todas as espécies de detritos em temperaturas mais elevadas (Experimento 1); (2) Detritos foliares de alta qualidade serão mais facilmente degradados pelos invertebrados em todos os níveis de temperatura (Experimento 1 e 2); (3) A presença da carcaça do predador será capaz de reduzir a perda de massa foliar de todas as espécies de detritos nos diferentes níveis de temperatura via mecanismo de cascata trófica comportamental (Experimento 2).

MATERIAIS E MÉTODOS

Procedimentos de coleta

Invertebrados fragmentadores, *Phylloicus* sp. (Trichoptera), foram coletados por “busca ativa”, no córrego Capetinga (15° 57’ 32” S, 47° 56’ 33” W), que está situado na Fazenda Água Limpa (área de 4.500 hectares), pertencente à Universidade de Brasília – UnB. Os invertebrados foram transportados até o laboratório em caixas isotérmicas. No laboratório, os invertebrados em casulo foliares, foram aclimatados por 24 horas em aquários de 60L, com água e fundo de cascalho do próprio córrego. Os aquários foram aerados continuamente durante o período de aclimação.

2. Procedimentos experimentais

2.1. Experimento 1

Este experimento foi realizado a fim de testar as respostas dos invertebrados fragmentadores diante a uma variável categórica (temperatura), na presença de diferentes espécies de detrito foliar. O experimento foi constituído de cinco tratamentos que se diferiram apenas na temperatura da água: Tratamento 1: 24°C, Tratamento 2: 26°C, Tratamento 3: 28°C, Tratamento 4: 30°C e Tratamento 5: 32°C. Em cada aquário de 60L foram colocados três invertebrados sem os casulos foliares e cinco discos foliares de cada espécie de detrito (*Talauma ovata* St. Hill. e *Inga laurina* Sw. Willd). As temperaturas de cada aquário foram mantidas através de termostatos automáticos e a oxigenação foi mantida por aeradores. Além disso, uma bomba de submersão foi utilizada em cada aquário a fim de simular o fluxo lótico presente em ambiente natural (Figura 1).

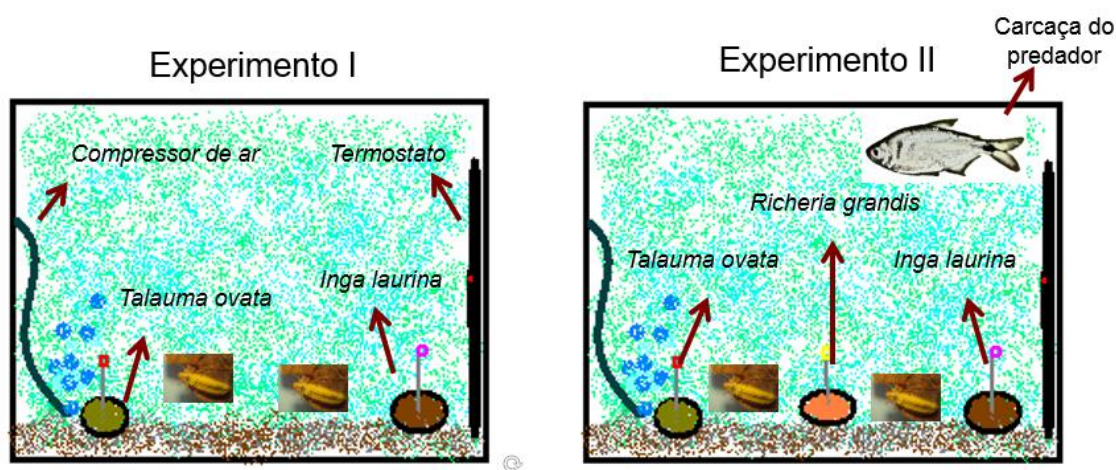


Figura 1. Representação esquemática de um aquário utilizado no experimento 1 e 2.

2.2. Experimento 2

Este experimento foi realizado a fim de testar as respostas dos invertebrados fragmentadores diante da interação de duas variáveis categóricas (temperatura e carcaça de peixe), na presença de diferentes espécies de detrito foliar. O experimento também foi constituído de cinco tratamentos que se diferiram apenas na temperatura da água: Tratamento 1: 24°C, Tratamento 2: 26°C, Tratamento 3: 28°C, Tratamento 4: 30°C e Tratamento 5: 32°C. Em cada aquário foram colocados dois invertebrados sem os casulos foliares, cinco discos foliares de cada espécie de detrito (*Talauma ovata* St. Hill., *Inga laurina* Sw. Willd e *Richeria grandis* Vahl) e uma carcaça de peixe de *Astyanax* sp. Baird

& Girard, 1854. Estes peixes caracterizam-se por serem invertívoros, e apresentarem *Phylloicus* sp. em sua dieta (G.F.M. Leite, dados não publicados). As temperaturas de cada aquário foram mantidas através de termostatos automáticos e a oxigenação foi mantida por aeradores (Figura 1).

3. *Perda de massa foliar*

Os discos foliares (1,8 cm diâmetro), retirados das espécies vegetais estudadas foram pesados em balança de precisão (0.00001 g) para a quantificação do peso úmido e distribuídos homogeneamente, entre todos os tratamentos em ambos os experimentos. Estes discos foram fixados no substrato do aquário com alfinetes de colorações variadas a fim de facilitar a identificação dos mesmos. Discos foliares homólogos aos utilizados nos experimentos foram retirados, referentes a cada espécie, para a correção da porcentagem de umidade inicial (peso seco inicial), por meio de estufa a 62°C por 48 horas.

O período de incubação dos discos foliares referentes a cada tratamento nos aquários foi de 11 dias em ambos os experimentos. Após este período os mesmos foram colocados em estufa a 62°C por 48 horas e posteriormente pesados para a mensuração do peso seco final. A perda de massa foliar (PMF) entre os diferentes substratos de cada tratamento foi calculada observando a subtração entre o peso seco inicial e o peso seco final. Ambos os experimentos foram realizados no laboratório de Limnologia do Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília (UnB).

4. *Caracterização das espécies de plantas*

A fim de determinar a dureza de cada espécie de planta, foram cortados discos de folhas (1,8 cm diâmetro), evitando sua nervura central, e posteriormente após umidificá-la para retornar suas características originais, aferiu-se a força necessária para perfurar a lamina foliar através de um pistão de 0,79 mm de diâmetro (Graça & Zimmer, 2005). Análises de polifenóis totais foram mensurada para cada espécie de detrito, de acordo com Bärlocher & Graça (2005) e as análises de lignina e celulose foram quantificadas de acordo com Gessner (2005).

5. Análises Estatísticas

A normalidade dos dados foi testada segundo Kolmogorov-Smirnov, e quando necessário transformado, utilizando logaritmo neperiano (Ln). Posteriormente, foi utilizado o teste t de Students para avaliar a porcentagem de massa perdida de *Inga laurina* e *Talauma ovata* por ação de invertebrados do gênero *Phylloicus* (variável dependente) no experimento 1, entre as diferentes temperaturas estudadas (variável categórica) (Zar, 1996). No experimento 2 a porcentagem de perda de massa de *Richeria sp.*, *Inga laurina* e *Talauma ovata* por invertebrados do gênero *Phylloicus* (variável dependente) foram testadas através de ANOVA (one-way), nas diferentes temperaturas associadas a carcaça de peixe (variável categórica). Para discriminação entre as variáveis categóricas utilizou-se teste Tukey (Zar, 1996). O teste t de Students também foi utilizado para testar se houve diferença significativa entre a porcentagem de massa dos detritos (variável dependente) entre os dois experimentos realizados (variável categórica).

A relação da temperatura (experimento 1) e da temperatura associada a carcaça de peixe (experimento 2) com as porcentagens de perda de massa por invertebrados do gênero *Phylloicus*, foi testada através do coeficiente de Pearson (ρ), levando em consideração $p < 0,05$. O coeficiente ρ de Person varia entre -1 e 1, onde valores iguais ou superiores a 0,70 indicam uma forte correlação, de 0.30 a 0.7 indica correlação moderada e de 0 a 0.30 uma fraca correlação, podendo estas ser positiva ou negativa. Além disso, a correlação pode ser positiva (as variáveis aumentam ou diminuir em conjunto) ou negativa (quer dizer que as variáveis variam em direção oposta; Press *et al.*, 1992).

RESULTADOS

As características químicas dos detritos de *Talauma ovata* apresentaram os menores valores de concentração de polifenóis, dureza e lignina em relação aos demais detritos. *Richeria grandis* apresentou maiores valores para concentração de polifenóis e dureza, enquanto *Inga laurina* apresentou os maiores valores na porcentagem de lignina e celulose (Tabela 1).

Tabela 1: Caracterização das espécies de plantas: Concentração de Polifenóis (% g-1 massa seca), Dureza (g), Lignina (%) e Celulose (%)

Espécie de Plantas	Polifenóis	Dureza	Lignina	Celulose
<i>Richeria grandis</i>	6,95	400,1	28,92	20,84
<i>Talauma ovata</i>	2,21	149,75	22,93	28,04
<i>Inga laurina</i>	4,79	363,75	43,56	29,11

Experimento 1 (sem peixe)

As porcentagens de perda de massa dos discos de folhas de *Inga laurina* e *Talauma ovata* por ação dos invertebrados do gênero *Phylloicus* foram significativamente diferentes entre os detritos em todas as temperaturas testadas, com os maiores valores observados em *Talauma ovata* em todos os tratamentos quando comparados a *Inga laurina* (Tabela 2; Figura 2). Ao relacionar as porcentagens de perda de massa dos detritos de *Inga laurina* (Correlação de Pearson, $\rho = -0.1$, $p = 0.518$) e *Talauma ovata* (Correlação de Pearson, $\rho = -0.4$, $p = 0.057$) em função do acréscimo de temperatura no experimento, não foi observada correlação significativa.

Tabela 2. Valores de teste-t de Student e p para porcentagem de perda de massa de *Inga laurina* e *Talauma ovata* no experimento 1 e entre os experimentos 1 (ausência de carcaça de peixe) e 2 (presença de carcaça de peixe), nas diferentes temperaturas.

	Experimento 1		Experimento 1 X Experimento 2			
	<i>T.ovata X I.laurina</i>		<i>T. ovata</i>		<i>I. .laurina</i>	
	t	p	t	p	t	p
24°C	3.97	0.0032	24.67	< 0.001	1.839	0.099
26°C	3.58	0.0059	4.904	< 0.001	3.303	0.009
28°C	3.48	0.0068	7.117	< 0.001	9.613	< 0.001
30°C	4.18	0.0023	19.49	< 0.001	1.990	0.077
32°C	3.91	0.0035	13.68	< 0.001	4.015	0.003

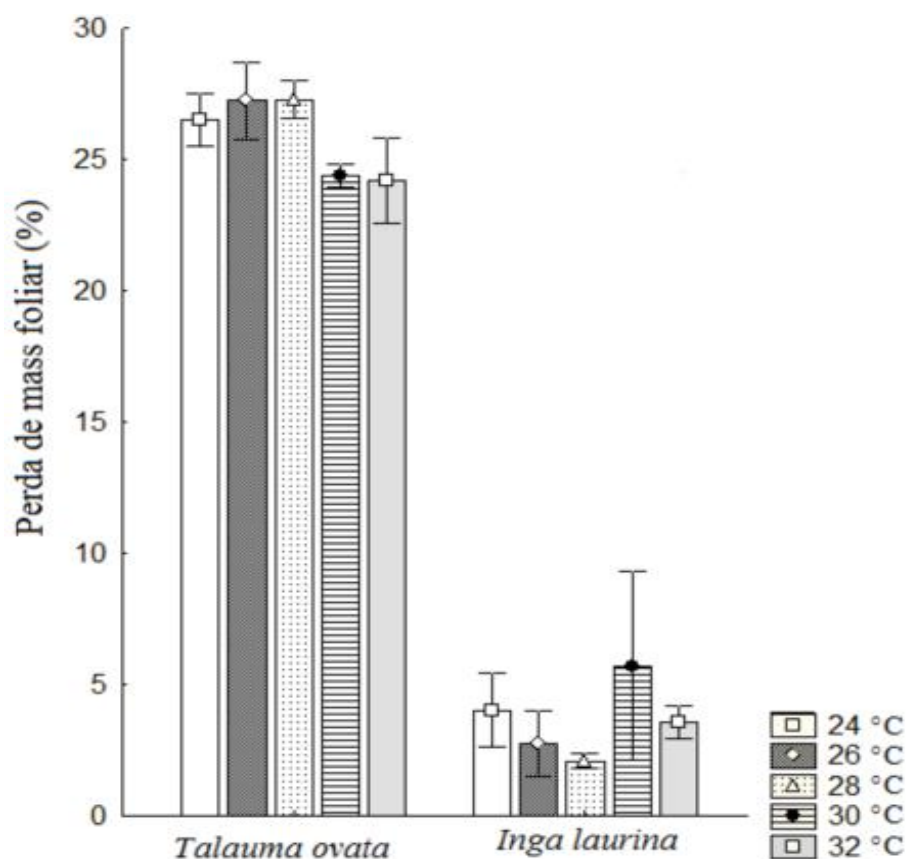


Figura 2. Valores médios e erro padrão das porcentagens de perda de massa por invertebrados do gênero *Phylloicus* de *Inga laurina* e *Talauma ovata* nas diferentes temperaturas estudadas (24°C, 26°C, 28°C, 30°C e 32°C).

Experimento 2 (com peixe)

A perda de massa entre os detritos de *Inga laurina*, *Richeria grandis*, e *Talauma ovata* submetida à ação de *Phylloicus* foi significativamente diferente entre todos os tratamentos (Tabela 3). *Richeria grandis* e *Talauma ovata* não foram significativamente diferentes em suas perdas de massa (Tukey, $p < 0.05$), ao contrário de *Inga laurina* (Tukey, $p < 0.05$), que apresentou os menores valores quando comparada aos demais detritos (Figura 3). Ao relacionar a perda de massa dos detritos estudados por invertebrados do gênero *Phylloicus* em função do acréscimo de temperatura na presença de carcaças de peixes, observou que *Inga laurina* (Correlação de Pearson, $\rho = -0.7$, $p = 0.023$) apresentou uma correlação significativamente forte e negativa. No entanto, não foi observado em *Richeria grandis* (Correlação de Pearson, $\rho = -0.1$, $p = 0.483$) e *Talauma*

ovata (Correlação de Pearson, $\rho = 0.1$, $p = 0.834$) correlação significativa com a variável estudada.

Tabela 3. Valores de significância (p) do teste de ANOVA (one-way), graus de liberdade utilizados (DF) e residual (DF Residual) na análise e valores de deviance do test F, da porcentagem de perda de massa entre *Richeria grandis*, *Inga laurina* e *Talauma ovata* nas diferentes temperaturas, na presença de carcaça de peixe.

	DF	DF Residual	Deviance (F)	p
24°C	2	12	7.13	0.009
26°C	2	12	23.77	< 0.001
28°C	2	12	40.55	< 0.001
30°C	2	12	17.78	0.002
32°C	2	12	21.65	< 0.001

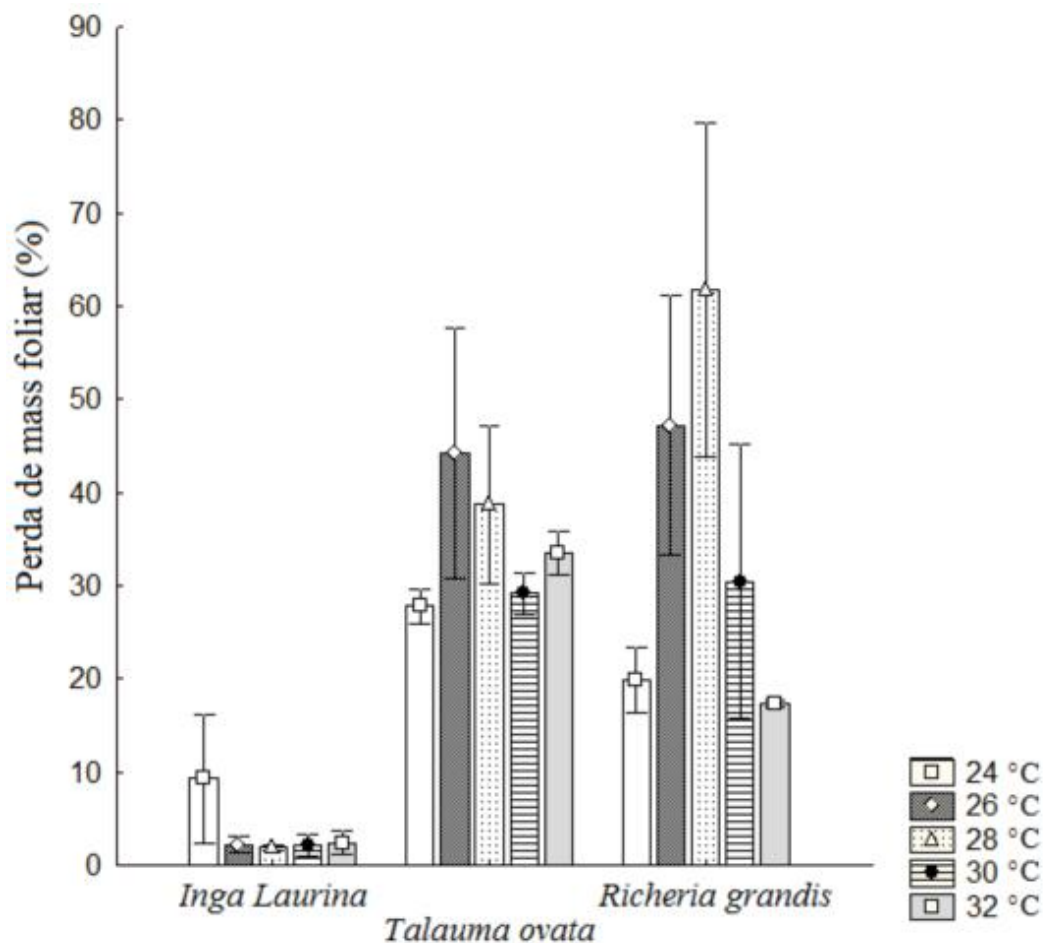


Figura 3. Valores médios e erro padrão das porcentagens de perda de massa por invertebrados do gênero *Phylloicus* de *Richeria grandis*, *Inga laurina* e *Talauma ovata* nas diferentes temperaturas estudadas (24°C, 26°C, 28°C, 30°C e 32°C).

Experimento 1 (sem peixe) x Experimento 2 (com peixe)

As porcentagens de perda de massa por invertebrados do gênero *Phylloicus* entre os dois tratamentos realizados com detritos de *Inga laurina* e *Talauma ovata* foram significativamente diferentes na maioria das temperaturas avaliadas (Tabela 2). *Talauma ovata* apresentou em todos os tratamentos, maiores valores estatisticamente significativos no experimento 2 (com peixe) quando comparado ao experimento 1 (sem peixe). Porém, *Inga laurina* não apresentou diferença significativa nas temperaturas de 24°C e 30°C, ao contrário das demais (26°C, 28°C e 32°C). Com exceção de 24°C, em todos os demais tratamentos *Inga laurina* apresentou os maiores valores de perda de massa foliar no experimento 1 (sem peixe), quando comparado ao 2 (com peixe).

DISCUSSÃO

1. Atividade de fragmentação X Qualidade do detrito foliar

Os resultados do primeiro experimento sugerem que a qualidade do detrito foi capaz de alterar a preferência alimentar dos invertebrados fragmentadores, independente da temperatura. A menor dureza apresentada pelas folhas de *Talauma ovata*, devido as menores concentrações de compostos secundários, lignina e celulose, permitiram que este detrito de melhor qualidade fosse mais facilmente consumido pelas larvas de *Phylloicus* nas diferentes temperaturas. Estes resultados estão de acordo com Graça *et al.* (2001) que observaram, em *Phylloicus*, uma preferência alimentar por folhas com maior conteúdo de N e P e menor conteúdo de polifenóis e lignina (*Ficus*), evitando detritos com menor conteúdo de N e P e alto conteúdo de polifenóis e lignina (*Anacardium*). Outro aspecto importante é que muitas espécies tropicais ao sintetizar elevada quantidade de compostos secundários (polifenóis), dificultam a colonização microbiana, reduzindo a palatabilidade das folhas aos herbívoros (Coley & Aide, 1991; Gessner & Chauvet, 1994).

No segundo experimento, os invertebrados também tiveram uma maior preferência alimentar por *Talauma ovata* e por *Richeria grandis* em relação à *Inga laurina*. *Richeria grandis* apesar de não apresentar diferenças nas concentrações de polifenóis, dureza em relação ao *Inga laurina*, apresentou uma menor porcentagem de lignina e celulose em relação a este detrito. Isto pode sugerir que a preferência alimentar dos *Phylloicus* sp. sob risco de predação, pode estar ligada, principalmente a baixa porcentagem de compostos estruturais (lignina e celulose). Ratnarajah & Barmuta (2009) observaram que a dureza das folhas não afetou o consumo dos detritos por *Antipode wellingtoni* e *Caenota plicata*, corroborando com os nossos resultados, onde a composição estrutural das folhas foi o principal fator de aumento de consumo foliar, independente da dureza.

2. Comportamento de fragmentação X Gradiente de temperatura

A ausência de correlação significativa entre a perda de massa foliar do detrito de *Inga laurina* ou *Talauma ovata* com os diferentes gradientes de temperatura, indica que a elevação da temperatura não foi capaz de aumentar o consumo dos diferentes recursos foliares pelos invertebrados fragmentadores. Isto corrobora com o estudo de Villanueva

et al. (2011) que ao analisarem o consumo de larvas fragmentadoras da espécie *Sericostoma vittatum* alimentadas com três dietas distintas (*Alnus glutinosa*, *Eucalyptus globulus* e *Quercus robur*), não observaram um aumento na ingestão de carbono, nitrogênio e fósforo, entre as temperaturas de 15°C e 20°C. No entanto, pesquisas têm relatado que a eficiência de assimilação de N, P e C, em espécies detritívoras, pode ser afetada pela temperatura e dieta simultaneamente (Villanueva *et al.*, 2011).

Na presença de carcaça foi verificada a construção de casulos por *Phylloicus* sp., possivelmente devido as possíveis substâncias químicas provindas da carcaça de peixe que sinalizaram o risco de predação e levaram estes invertebrados a construir abrigos que lhe garantissem proteção. A maior abundância de recursos de melhor qualidade (*Talauma ovata* e *Richeria grandis*) e suas maiores perdas de massa foliar em relação a *Inga laurina* em todos os tratamentos, pode sugerir que estes detritos de melhor qualidade foram utilizados com maior frequência para a construção de microhabitats por parte dos invertebrados, a fim de garantir abrigo e proteção contra predação. Isto corrobora com algumas pesquisas que abordam que apesar dos *Phylloicus* apresentarem preferência por algumas espécies de plantas, o tipo de detrito foliar utilizado para a construção de casulos é bastante flexível e dependente de sua abundância em seus habitats (Moretti *et al.*, 2009; Hanna, 1961; Otto & Svensson, 1980).

O risco de predação tende a resultar em estresse fisiológico em presas, que consiste em alterações nos processos bioquímicos e neuroendócrinas, aceleração do metabolismo, da frequência respiratória e cardiovascular e alterações comportamentais, de modo a aumentar a sobrevivência da espécie, diante a situações de risco de vida a fim de manter a homeostasia fisiológica (Wingfield & Ramenofsky, 1999). Outros estudos relatam que o aumento na temperatura tende a gerar um aumento exponencial da taxa metabólica (Brown *et al.*, 2004). A presença de carcaça de peixe foi capaz de ampliar o consumo sobre *Talauma ovata* em relação ao experimento sem carcaça, em todas as temperaturas, mesma na presença de um segundo recurso de boa qualidade (*Richeria grandis*). Isto sugere que o risco de predação pode ser capaz de gerar um estresse fisiológico nos *Phylloicus* sp., impulsionando estes invertebrados a ampliarem sua atividade de fragmentação sobre detritos de alta qualidade que lhe garantam um aporte energético de forma mais eficaz e eficiente, principalmente em temperaturas intermediárias (26°C e 28°C).

3. Experimento 1 (ausência de carcaça de peixe) X Experimento 2 (presença de carcaça de peixe)

No experimento 1, a presença de apenas um agente estressante e um recurso de qualidade melhor permitiu que *Inga larina* fosse explorado com maior intensidade, mesmo com o aumento da temperatura. No entanto, a forte correlação negativa de perda de massa foliar da espécie *Inga Laurina* em relação à temperatura, na presença de carcaça de peixe observada no experimento 2, pode estar relacionada com o aumento do estresse fisiológico do invertebrado diante a dois agentes estressores: aumento a temperatura e risco de predação (Wingfield & Ramenofsky, 1999; Brown *et al.*, 2004). Isso pode ter acelerado o metabolismo destes invertebrados, levando-os a intensificar a sua atividade de fragmentação sobre os detritos de melhor capacidade de fragmentação (*Talauma ovata* e *Richeria grandis*), que foram mais abundantes. Assim, esta redução na exploração de *Inga Laurina*, que contém uma maior concentração de compostos refratários, com o aumento da temperatura, pode ser uma estratégia para satisfazer as suas necessidades de energia com maior eficiência e baixo consumo de energia.

CONCLUSÕES

Nossos resultados indicam que as larvas de *Phylloicus* sp. apresentam uma maior capacidade de fragmentação sobre detritos que contém menor porcentagem de compostos secundários e estruturais (refratários), independente do gradiente de temperatura. A presença de carcaça de peixe é capaz de simular o risco de predação sobre os *Phylloicus* sp. e acelerar o comportamento de fragmentação deste invertebrados sobre os recursos de melhor qualidade seja para atender as demandas energéticas decorrentes de um provável estado de estresse ou para a construção de microhabitats que lhe garantam maior proteção e sobrevivência.

REFERÊNCIAS

- AZEVEDO-PEREIRA, H.; GONZÁLEZ, J. & GRAÇA, M. A. S. 2006. Life history of *Lepidostomahirtum* in an Iberian stream and its role on organic matter processing. *Hydrobiologia*. 559: 183-192.
- BÄRLOCHER, F. & GRACA, M. A. S. 2005. Total phenolics. In Graça, M. A. S., F. Bärlocher & M. O. Gessner (eds), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer, Dordrecht: 45–48.
- BOYERO, L.; PEARSON, R. G.; GESSNER, M. O.; BARMUTA, L. A.; FERREIRA, V.; GRAÇA, M. A. S. et al. 2011. A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecol. Lett.* 14: 289–294.
- BRÖNMARK, C. & HANSSON, L. A. 2000. Chemical communication in aquatic systems: an introduction. *Oikos*. 88: 103-109.
- BROWN, J. H.; GILLOLY, J. F.; ALLEN, A. P.; SAVAGE, V. M. & WEST, G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*. 85: 1771–1789.
- CARPENTER, S. R. & ADAMS, M. S. 1979. Effects of nutrients and temperature on decomposition of *Myriophyllum spicatum* L. in a hardwater eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 24: 520-528.
- CHAPIN III, F. S.; MATSON, P. A. & MOONEY, H. A. 2002. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer Science + Business Media inc. NY-USA, p. 472.
- CHERGUI, H. & PATTEE, E. 1990. The influence of season on the breakdown of submerged leaves. *Arch. Hydrobiol.* 120: 1–12.
- COLEY, P. D. & AIDE, T. M. 1991. Comparison of herbivory and plant defense in temperate and tropical broad-leaved forests. In: *Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions* (eds Price, P.W., Lewinsohn, T.M., Fernandes, G.W. & Benson, W.W.). Wiley, New York. p. 25-49.
- GESSNER, M. O. & CHAUVET, E. 1994. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology*, 75: 1807-1817.
- GESSNER, M. O. & CHAUVET, E. 2002. A case for using litter breakdown to assess functional stream integrity. *Ecol. Appl.* 12:498-510.

- GESSNER, M.O., SWAN, C.M., DANG, C.K., MCKIE, B.G., BARDGETT, R.D. & WALL, D.H. et al. 2010. Diversity meets decomposition. *Trends Ecol.Evol.*25: 372–380.
- GESSNER, M.O. 2005. Proximate Lignin and Cellulose. In: Graça, M.A.S.;Bärlocher, F. &Gessner, M.O. (eds), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*, 115-120. Springer. The Netherlands.
- GONÇALVES JR. J. F.; GRAÇA, M. A. S. & CALLISTO, M. 2006. Leaf-litter breakdown in 3 streams in temperate, Mediterranean, and tropical Cerrado climates. *J. N. Am. Benthol. Soc.*25:344-355.
- GONÇALVES JR, J. F.; REZENDE, R. S.; FRANÇA, J. & CALLISTO, M. 2012. Invertebrate colonisation during leaf processing of native, exotic and artificial detritus in a tropical stream.*Mar. Freshwater. Res.* 63: 428-439.
- GONZÁLEZ, J. M. & GRAÇA. M. A.S. 2003. Conversion of leaf litter to secondary production by a shredding caddis-fly. *Freshwater Biol.* 48: 1578-1592.
- GRAÇA, M.A.S. 2001. The role of invertebrates on leaf litter decomposition in stream: a review.*Int. Rev. Hydrobiol.* 86: 383-393.
- GRAÇA, M. A. S.; CRESSA, C.; GESSNER, M. A.; FEIO, M. J.; CALLIES, K. A. & BARRIOS, C. 2001. Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. *Freshwater Biol.* 46:947-957.
- GRACA, M. A. S. & ZIMMER, M. 2005. Leaf toughness. IN GRACA, M. A. S., F. BÄRLOCHER & M. O. Gessner (eds), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer, Dordrecht, p. 109–113.
- HAGEN, E. M.; WEBSTER, J. R. & BENFIELD, E. F. 2006. Are Leaf Breakdown Rates a Useful Measure of Stream Integrity along an Agricultural Landuse Gradient? *J. N. Am. Benthol. Soc.*25(2): 330-343.
- HANNA, H. M. 1961. Selection of materials for case-building larvae of caddis flies (Trichoptera). *P Roy. Soc. Lond. B Bio.*36: 37–47.
- HOUGHTON, J.T.; DING, Y.; GRIGGS, D.J.; NOGUER, M.; VAN DER LINDEN, P.J. & XIAOSU, D. 2001. *Climate Change 2001. The Scientific Basis Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change – IPCC (Eds.) Cambridge: University Press*, p. 944.
- HUAMANTINCO, A. A.; DUMAS, L. L. & NESSIMIAN, J. L. 2005. Description of larva and pupa of *Phylloicusabdominalis* Ulmer, 1905 (Trichoptera: Calamoceratidae). *Zootaxa.* 1039: 19–26.

- IPCC , Climate Change. 2007. The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M. and Miller, H.L. (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- KONISHI, M.; NAKANO, S. & IWATA, T. 2001. Trophic cascading effects of predatory fish on leaf litter processing in a Japanese stream. *Ecol. Res.*16: 415–422.
- LEROY, C. J. & MARKS, J. C. 2006. Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. *Freshwater Biol.* 51:605-617.
- LISKI J.; NISSINEN, A.; ERHARD, M. & TASKINEN, O. 2003. Climatic effects on litter decomposition from arctic tundra to tropical rainforest. *Global Change Biology.* 9: 575-584.
- MARTÍNEZ-PORCHAS, M.; MARTÍNEZ-CÓRDOVA, L. R. & RAMOS-ENRIQUEZ, R. 2009. Cortisol and Glucose: Reliable indicators of fish stress? *Pan-Am. J. A. S.* 4(2): 158-178.
- MASSEY, F. J., Jr. 1951. The Kolmogorov-Smirnov test for goodness of fit. *J. Am. Stat. Assoc.* 46: 68-78.
- MIYASHITA, T. & NIWA, S. 2006. A test for top-down cascade in a detritus-based food web by litter-dwelling web spiders. *Ecol. Res.* 21:611–615.
- MOONEY, H.; LARIGAUDERIE, A.; CESARIO, M.; ELMQUIST, T.; HOEGH-GULDBERG, O.; LAVOREL, S.; MACE, G. M.; PALMER, M.; SCHOLLES, R. & YAHARA, T. 2009. Biodiversity, climate change, and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 1:46-54.
- 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, Universidade de Minas Gerais, Belo Horizonte. 63 p.
- MORETTI, M. S.; LOYOLA, R. D.; BECKER, B. & CALLISTO, M. 2009. Leaf abundance and phenolic concentrations codetermine the selection of case-building materials by *Phylloicus sp.* (Trichoptera, Calamoceratidae). *Hydrobiologia.* 630 (1): 199-206.
- OSTROFSKY, M. L. 1997. Relationship between chemical characteristics of autumn-shed leaves and aquatic processing rates. *J. N. Am. Benthol. Soc.*16: 750-759.

- OTTO, C. & SVENSSON, B. S. 1980. The significance of case material selection for the survival of caddis larvae. *J Anim. Ecol.* 49: 855–865.
- PAPROCKI, H.; RALPH W. HOLZENTHAL, R. W. & BLAHNIK, R. J. 2004. Checklist of the Trichoptera (Insecta) of Brazil I. *Biota Neotropica* 4 (1) <http://www.biotaneotropica.org.br/v4n1/pt/abstract?inventory+BN01204012004>.
- PRATHER, A. L., 2003. Revision of the Neotropical caddisfly genus *Phylloicus* (Trichoptera: Calamoceratidae). *Zootaxa*. 275: 1–214.
- PRESS, W. H.; TEUKOLSKY, S. A.; VETTERLING, W. T. & FLANNERY, B. P. 1992. *Numerical Recipes in C*. Cambridge University Press.
- RUETZ, C.R.; NEWMAN, R.M. & VONDRACEK, B. 2002. Top-down control in a detritus-based food web: fish, shredders, and leaf breakdown. *Oecologia*. 132:307–315.
- RUETZ III, C. R.; BREEN, M. J. & VANHAITSMA, D. L. 2006. Habitat structure and fish predation: effects on invertebrate colonisation and breakdown of stream leaf packs. *Freshwater Biol.* 51(5): 797-806.
- RUTHER, J., MEINERS, T. & STEIDLE, J. L.M. 2002. Rich in phenomena-lacking in terms. A classification of kairomones. *Chemoecology*. 12: 161-167.
- SUBERKROPP, K. & CHAUVET, E. 1995. Regulation of leaf breakdown by fungi in streams: influences of water chemistry. *Ecology*. 76: 1433-1445.
- TABACCHI E.; CORRE, L. D. L.; HAUER, R., PINAY, G.; PLANTY-TABACCHI, A. M. & WISSMAR, R. C. 1998. Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshwater Biol.* 40: 497-516.
- VILLANUEVA, V. D.; ALBARIÑO, R. & CANHOTO, C. 2011. Detritivores feeding on poor quality food are more sensitive to increased temperatures. *Hydrobiologia*. 678:155–165.
- 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: 102–104.
- WOODS, H. A.; MAKINO, W.; COTNER, J. B.; HOBBIE, S. E.; HARRISON, J. F.; ACHARYA, K. & ELSER, J. J. 2003. Temperature and the chemical composition of poikilothermic organisms. *Funct. Ecol.* 17: 237–245.
- WANTZEN, K. M. & WAGNER, R. 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25:214-230.

- WIGGINS, G. B. 1996. Larvae of North American Caddisfly Genera (Trichoptera), 2nd ed. University of Toronto Press, Ontario.
- WINGFIELD, J. C. & RAMENOFISKY, M. 1999. Hormones and the behavioral ecology of stress.p. 1-51 *in* P. H. M. Baum, ed. Stress physiology in animals. Sheffield Academic, Sheffield.
- WRIGHT, M. S. & COVICH, A. P. 2005. The effect of macroinvertebrate exclusion on leaf breakdown rates in a tropical headwater stream. *Biotropica*. 37: 403-408.
- ZAR, J. H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

CAPÍTULO 2

Efeitos do condicionamento microbiano e temperatura
sobre a atividade de fragmentação de detritos foliares por

Phylloicus sp.

Efeitos do condicionamento microbiano e temperatura sobre a atividade de fragmentação de detritos foliares por *Phylloicus* sp.

Fernanda Keley Silva Pereira Navarro^{1,2} e José Francisco Gonçalves Júnior¹

¹Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Campus Darcy Ribeiro – Asa Norte, Cep 70910-900, Brasília, DF, Brasil

²Email de correspondência: fbionavarro@gmail.com

RESUMO

O objetivo deste estudo foi ampliar os conhecimentos acerca das respostas deste grupo chave de invertebrados fragmentadores na perda de massa foliar (PMF) de diferentes espécies de detritos foliares sob elevações graduais de temperatura e condicionamento microbiano. No experimento I, detritos foliares de três espécies (*Protium spruceanum*, *Richeria grandis* e *Inga laurina*) em três níveis de condicionamento (1, 7, 14 dias) foram testados em cinco temperaturas diferentes (20, 22, 24, 26, 28°C) e no experimento II, estas três espécies foram utilizadas, sem condicionamento, sob quatro temperaturas (20, 22, 26, 27°C). No experimento I foi verificado que as características químicas de cada espécie de recurso foliar afetaram significativamente a PMF dos diferentes tipos de detrito, a PMF de *I. laurina* foi significativamente menor do que os de *R. grandis* ou *P. spruceanum* e temperatura também teve um efeito significativo na PMF dos diferentes tipos de recurso. No experimento II, a PMF de *I. laurina* foi significativamente menor do que os de *R. grandis* ou *P. spruceanum*. A fragmentação realizada por *Phylloicus* sp. foi dependente principalmente das concentrações de lignina e de celulose de cada espécie de folha, independentemente do condicionamento. A presença ou ausência de condicionamento pode refletir em estratégias de compensação energética diferenciada diante a elevação de temperatura, sendo que este fator abiótico influenciou a PMF apenas dos detritos condicionados.

Palavras-chave: aquecimento global, comportamento de fragmentação, condicionamento, riacho

ABSTRACT

The aim of this study were better understand how this key invertebrate shredder group affects the leaf mass loss (LML) of different species of leaf litter under gradual increases in temperature and microbial conditioning. In experiment I, the litters of three species (*Protium spruceanum*, *Richeria grandis* and *Inga laurina*) at three conditioning levels (1, 7, 14 days) were tested under five different temperatures (20, 22, 24, 26, 28°C) and in experiment II, these three species were used, without conditioning, under four temperatures (20, 22, 26, 27°C). Experiment I found that the chemical characteristics of each leaf litter species significantly affected the LML of the different types of litter; the LML of *I. laurina* was significantly lower than those of *R. grandis* or *P. spruceanum* and the temperature also had a significant effect on the LML of the different types of litter. In experiment II, the LML of *I. laurina* was significantly

lower than those of *R. grandis* or *P. spruceanum*. The shredding performed by *Phylloicus* sp. was largely dependent on the lignin and cellulose concentrations in each leaf species, independent of conditioning. The presence or absence of conditioning may cause the shredders to use different energy compensation strategies in response to the temperature increases.

Keywords: global warming, shredding behavior, conditioning, stream

INTRODUÇÃO

Os ecossistemas lóticos de regiões de cabeceira possuem um metabolismo heterotrófico devido a presença de vegetação marginal bem desenvolvida e penetração reduzida de luz (Vannote *et al.*, 1980). Assim, a entrada de matéria orgânica de origem alóctone passa a ser principal fonte de energia (Cummins *et al.*, 1989; Graça, 1993). Diante disso, a decomposição deste material foliar torna-se fundamental para o funcionamento destes ecossistemas. Este processo é resultado da atividade física e química (lixiviação, abrasão, fragmentação) e biológica (colonização microbiana e atividade de invertebrados fragmentadores) (Gessner *et al.*, 1999; Rincón & Martínez, 2006).

Os invertebrados fragmentadores presentes nestes ambientes lóticos apresentam mandíbulas capazes de transformar a matéria orgânica particulada grossa (MOPG) em matéria orgânica particulada fina (MOPF) (Merrit & Cummins, 1996). Esta capacidade de fragmentação sobre o recurso foliar permite a sua utilização tanto como alimento quanto para a construção de casulos achatados dorso-ventralmente, contribuindo para o processo de fragmentação foliar dentro da teia trófica aquática (Wantzen & Wagner, 2006; Wiggins, 1996).

A preferência alimentar dos fragmentadores está intimamente associada à qualidade das folhas medida pelas características físicas (p.ex. dureza) e químicas (p. ex. conteúdos nutricionais e compostos orgânicos solúveis e insolúveis dos detritos) (Gessner & Chauvet 1994; Hladyz *et al.*, 2009). Além disso, os invertebrados tendem a consumir detritos foliares lábeis e com certo nível de condicionamento por micro-organismos, quando comparado a detritos não condicionados (Cummins *et al.*, 1989, Graça, 1993; Graça, 2001). Compostos secundários, tais como polifenóis são perdidos durante o condicionamento/lixiviação (Barlocher & Graça, 2005), enquanto há um aumento do conteúdo proteico, de nitrogênio e fósforo (Barlocher, 1985; Suberkropp, 1992; Graça *et*

al., 1993) associado a redução na dureza das folhas (Graça & Zimmer, 2005). Estas características decorrentes do processo de condicionamento tendem a tornar os recursos foliares mais palatáveis aos invertebrados fragmentadores. A comunidade microbiana associada aos detritos condicionados é constituída principalmente por fungos, que são considerados os principais microorganismos decompositores, representando até 16% da massa total de detritos (Abelho, 2001; Gessner *et al.*, 2007).

O grau de condicionamento pode ser medido através do tempo de exposição das folhas nos córregos, conteúdo de nitrogênio, biomassa microbiana associada com os detritos e as espécies de fungos presentes (Suberkropp, 1992; Graça *et al.*, 1994; Rong *et al.*, 1995). Estes padrões podem ser vistos como uma característica adaptativa dos fragmentadores devido sua seleção em função dos itens alimentares permitindo uma maior taxa de sobrevivência, crescimento e aumento da eficiência reprodutiva (Bueler, 1984; Barlocher, 1985; Suberkropp, 1992; Graça *et al.*, 1993; Jacobsen & Sand-jensen, 1994; Canhoto & Graça, 1995;). Além disso a fragmentação pelos invertebrados pode ser afetada por fatores extrínsecos, como alterações térmicas nos riachos, que podem afetar a eficiência de assimilação de N, P e C em espécies detritívoras (Villanueva *et al.*, 2011).

Estudos científicos prevêem um aumento de 1,4 - 5,8 °C nos próximos 100 anos, o que levaria a um aumento da temperatura dos rios (Houghton *et al.*, 2001; IPCC, 2007). Este aumento de temperatura pode acarretar sérias consequências como: alterações fisiológicas de diversos organismos, extinção de espécies, alterações nas interações competitivas e processos ecológicos, aumento exponencial nas taxas metabólicas (Mooney *et al.*, 2009; Brown *et al.*, 2004). Estas consequências decorrentes do aquecimento, seja a nível individual, populacional ou das comunidades aquáticas que direcionam o processo de decomposição foliar podem se refletir no funcionamento destes ecossistemas lóticos (Villanueva *et al.*, 2011). Esta elevação é capaz de estimular a atividade respiratória e a produção fúngica, levando a aceleração de reações químicas, aumento da atividade biológica e, conseqüentemente, ao estímulo da decomposição mediada por microorganismos (Ferreira & Chauvet, 2012, Gerald *et al.*, 2012).

Alguns estudos que tentam explicar os efeitos do aumento da temperatura aquática sobre a biota decompositora, principalmente de invertebrados fragmentadores, presentes nos ecossistemas lóticos tropicais e, conseqüentemente, sobre estes ambientes. Boyero *et al.* (2011) observaram uma redução da participação de detritívoros e um aumento da atividade microbiana com o aumento da temperatura aquática. Além disso, Villanueva *et*

al. (2011) verificaram uma maior sensibilidade ao aumento de temperatura por invertebrados fragmentadores alimentados com dietas de baixa qualidade.

Nosso estudo foi realizado com uma espécie não-descrita de invertebrado fragmentador, pertencente ao gênero *Phylloicus* Muller, 1880. Este gênero que encontra-se dentro da família Calamoceratidae, possui 61 espécies conhecidas, distribuídas deste América do Sul a América Central, sendo bastante diversos no Brasil, Peru e Venezuela (Huamantínco *et al.*, 2005; Prather, 2003). O objetivo deste estudo foi ampliar os conhecimentos acerca das respostas deste grupo chave de invertebrados fragmentadores na decomposição a diferentes espécies de detritos foliares sob elevações graduais de temperatura e condicionamento microbiano. Com base na premissa de que a atividade de fragmentação dos *Phylloicus* sp. é influenciada pela qualidade do detrito foliar influenciada pela temperatura, duas hipóteses serão verificadas: (1) A perda de massa foliar está positivamente relacionada com a qualidade do detrito e com a temperatura. (Experimento I e II) (2) A elevação de temperatura associado a um provável aumento do metabolismo dos *Phylloicus* sp. intensifica a exploração sobre detritos em estágios mais avançados de condicionamento (Experimento I).

MATERIAIS E MÉTODOS

Experimentos I e II

Os *Phylloicus* sp. (Trichoptera) foram coletados por “busca ativa”, no córrego Capetinga (15° 57’ 32” S, 47° 56’ 33” W), entre março e abril. Este córrego está situado na Fazenda Água Limpa, que pertence à Universidade de Brasília – UnB e possui uma área de 4.500 hectares. Invertebrados foram transportados até o laboratório em caixas isotérmicas. No laboratório, os invertebrados em casulo foliares, foram aclimatados por 24 horas em aquários de 60L, com água do córrego e um fundo de cascalho fino. Os aquários foram aerados continuamente durante o período de aclimação.

Antes dos detritos serem utilizados no experimento I, 15g de cada tipo de detrito foram submersos em “litter bags” (abertura 0,5 mm de malha) durante 1, 7 e 14 dias para condicionamento microbiano no córrego Capetinga. Este experimento foi constituído de cinco tratamentos que se diferiram apenas na temperatura da água: Tratamento 1: 20°C, Tratamento 2: 22°C, Tratamento 3 24°. C, Tratamento 4: 26°. C e Tratamento 5: 28°. O menor nível deste gradiente de temperatura foi definido de acordo com a média de temperatura encontrada no Córrego Capetinga, segundo Bezerra (2012). Em cada aquário

de 60L foram colocados dois invertebrados sem os casulos foliares e 24 discos foliares condicionados (sendo 8 discos de cada grau de condicionamento: 1, 7 e 14 dias) de cada espécie de detrito. Cada espécie foi organizada em um único conjunto, que foi alocado em posições distintas dentro do aquário. Três espécies de plantas foram utilizadas: *Richeria grandis*, *Protium spruceanum* e *Inga laurina* (Figura 1).

O experimento II foi constituído de quatro tratamentos que diferiram apenas na temperatura da água: Tratamento 1: 20°C, Tratamento 2: 22°C, Tratamento 3: 26°C, Tratamento 4: 27°C. Em cada aquário de 60L foram colocados dois invertebrados sem os casulos foliares e 24 discos foliares não condicionados de cada espécie de detrito, sendo cada espécie organizada em um único conjunto que foi alocado em posições distintas dentro do aquário. Três espécies de plantas foram utilizadas: *R. grandis*, *P. spruceanum* e *I. laurina*. (Figura 1)

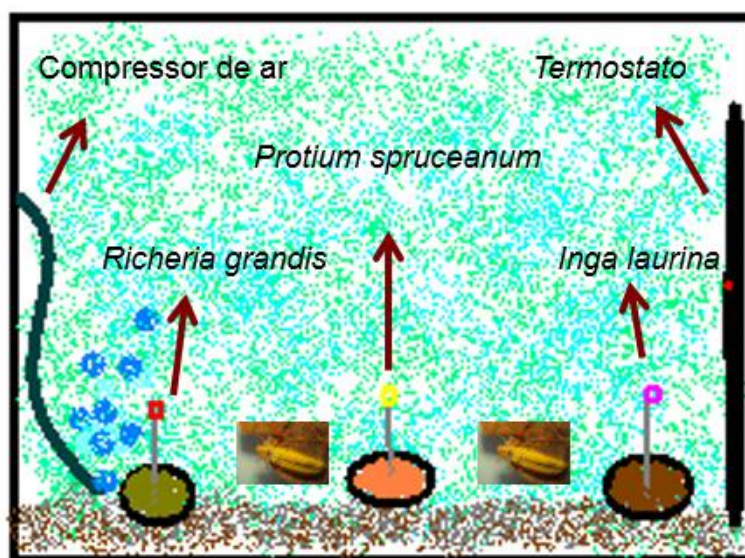


Figura 1. Representação esquemática de um aquário contendo as três espécies vegetais utilizadas nos experimentos 1 e 2.

Em ambos os experimentos, as temperaturas de cada aquário foram mantidas através de termostatos automáticos, a oxigenação por aeradores e uma bomba de submersão foi utilizada para simular o fluxo lótico. Além disso, parâmetros de qualidade de água (oxigênio dissolvido e pH) também foram mensurados, diariamente.

Porcentagem de Perda de massa foliar

Os discos foliares das espécies vegetais estudadas foram cortados com broca de cortiça (1,8 cm diâmetro), pesados em balança de precisão (0,00001g) para a quantificação do peso úmido e distribuídos em cada tratamento nos dois experimentos. Estes discos foram fixados no substrato do aquário com alfinetes e fragmentos de borrachas de colorações variadas a fim de facilitar a identificação dos discos vinculados a cada grupo da respectiva espécie. Discos foliares homólogos aos utilizados nos experimentos foram retirados, referentes a cada espécie, para a correção da porcentagem de umidade inicial (peso seco inicial), por meio de estufa a 62°C por 48 horas.

O período de incubação dos discos foliares referentes a cada tratamento nos aquários foi de 12 dias em ambos os experimentos. Após este período os mesmos foram colocados em estufa a 62°C por 48 horas e posteriormente pesados em balança de precisão (0,00001g) para a mensuração do peso seco final. A perda de massa foliar (PMF) entre os diferentes substratos de cada tratamento foi calculada observando a subtração entre o peso seco inicial e o peso seco final em ambos os experimentos. Os experimentos foram realizados no laboratório de Limnologia do Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília (UnB).

Caracterização das espécies de plantas

De acordo com o estudo de Navarro *et al.* (2013) *Richeria grandis* apresenta 6,95% g⁻¹ massa seca de polifenóis; 400,1g de dureza; 28,92% g⁻¹ de lignina e 20,84% g⁻¹ de celulose, *Inga laurina* apresenta 4,79% g⁻¹ massa seca de polifenóis; 363,75g de dureza; 43,56% g⁻¹ de lignina e 29,11% g⁻¹ de celulose. A dureza de *Protium spruceanum* foi estimada com um dispositivo que mede a força necessária para perfurar um disco foliar com um pistão de 0,79 mm diâmetro (Graça & Zimmer, 2005). Para determinar a dureza desta espécie de planta, cortou-se discos foliares, evitando as nervuras, de quatro folhas usando uma broca de cortiça de 1,8 cm de diâmetro. Análises de polifenóis totais, lignina e celulose também foram mensuradas, de acordo com Bärlocher & Graça (2005). *P. spruceanum* caracterizou-se por 5,34% g⁻¹ massa seca de polifenóis; 350,84g de dureza; 33,63% g⁻¹ de lignina e 18,3% g⁻¹ de celulose. Devido a maior concentração de lignina e celulose apresentada por *I. laurina* em relação aos demais detritos, esta espécie foi considerada de baixa qualidade quando comparado a *P. spruceanum* e *R. grandis*.

Análises Estatísticas

Para testar a Hipótese I, a porcentagem de perda de massa foliar no experimento I (variável dependente) por larvas de *Phylloicus* sp. foi testada através da análise de variância *SPLIT-PLOT* (SPANOVA) para as diferentes espécies foliares: *Richeria grandis*, *Protium spruceanum* e *Inga laurina* (variável categórica), nas diferentes temperaturas (variável categórica), sendo que o estágio de condicionamento (variável categórica de menor hierarquia) foi utilizado como uma variância de erro sobre a qualidade de cada detrito. No experimento II, a perda de massa foliar (variável dependente) foi testada através da análise de variância ANOVA fatorial, para as diferentes qualidades de detrito (variável categórica), nas diferentes temperaturas (variável categórica). Para a discriminação entre as variáveis categóricas utilizou-se análise de contraste, nível de significância $p < 0,05$ (Crawler, 2007).

Para testar a Hipótese II, a porcentagem de perda de massa foliar de cada estágio de condicionamento de cada espécie de recurso foliar (variável dependente) foi testada através de ANOVA (one-way), nas diferentes temperaturas (variável categórica). Para discriminação entre as variáveis categóricas utilizou-se teste Tukey, nível de significância $p < 0,05$ (Zar, 1996). A normalidade dos dados foi testada segundo Kolmogorov-Smirnov e quando necessário, os dados foram logaritimados (Massey Junior, 1951).

RESULTADOS

Influência do gradiente de temperatura X Perda de massa foliar dependente da qualidade do detrito

No experimento I, a perda de massa foliar (PMF) foi influenciada significativamente pelos diferentes detritos estudados (SPANOVA, $F_{2,118} = 18,244$, $p < 0,001$). *Inga laurina* foi significativamente menor que *Richeria grandis* e *Protium spruceanum* e *R. grandis* foi significativamente maior que *P. spruceanum* (Análise de contraste $< 0,05$). A temperatura também influenciou significativamente a PMF dos diferentes detritos (SPANOVA, $F_{4,118} = 2,454$, $p = 0,0495$) sendo que as temperaturas 22°C, 26°C e 28°C apresentaram PMF semelhantes e significativamente menores que

20°C e 24°C (Análise de contraste $< 0,05$). Além disso, a PMF da temperatura de 20°C foi significativamente maior em relação à temperatura de 24°C (Análise de contraste $< 0,05$). A PMF dos detritos foliares também foi influenciada pela interação entre espécie foliar e temperatura (SPANOVA, $F_{8,118} = 4,187$, $p < 0,001$).

No experimento II, a espécie foliar influenciou significativamente a porcentagem de perda de massa foliar (ANOVA fatorial, $F_{2,66} = 10,589$, $p < 0,001$) sendo que a PMF de *I. laurina* foi significativamente menor que *R. grandis* e *P. spruceanum* (Análise de contraste $< 0,05$), que não se diferiram entre si. No entanto, a temperatura não foi capaz de influenciar significativamente a perda de massa foliar dos diferentes detritos (ANOVA fatorial, $F_{1,66} = 2,853$, $p = 0,096$). Além disso, não foi verificada uma interação significativa entre a temperatura e a espécie foliar sobre a PMF (ANOVA fatorial, $F_{2,66} = 0,694$, $p = 0,503$).

Tabela 1: Valores médios e erro padrão da perda de massa foliar (PMF %) e resultados estatísticos das espécies foliares não condicionados de ANOVA fatorial e espécies foliares condicionados de análise de variância *Split-Plot* (SPANOVA) nas diferentes temperaturas.

Temperatura (°C)	Espécie de Folha (PMF %) (Condicionado)	Temperatura (°C)	Espécie de Folha (PMF %) (Não Condicionado)
	<i>R.grandis</i>		<i>R.grandis</i>
20°C	23,46 ±7,85	20°C	37,99 ± 10,16
22°C	36,21 ±12,94	22°C	14,59 ± 8,23
24°C	62,53 ±10,91	26°C	4,11 ± 11,15
26°C	1,82 ±7,30	27°C	23,9 ± 6,63
28°C	13,85 ±8,34		
	<i>P.spruceanum</i>		<i>P.spruceanum</i>
20°C	43,78 ±11,69	20°C	32,49 ± 6,27
22°C	-2,84 ±11,14	22°C	28,53 ± 7,48
24°C	-1,62 ±11,29	26°C	14,07 ± 2,27
26°C	6,23 ±11,95	27°C	32,14 ± 3,23
28°C	-8,35 ±15,14		
	<i>I.laurina</i>		<i>I.laurina</i>
20°C	-11,68 ±7,79	20°C	5,08 ± 6,67
22°C	-9,18 ±5,22	22°C	2,25 ± 1,96
24°C	-11,99 ±4,53	26°C	1,43 ± 9,39
26°C	-11,79 ±3,51	27°C	3,05 ± 4,19
28°C	-1,04 ±3,60		
Estatística			
P _{espécie.foliar}	< 0,001		< 0,001
P _{temperatura}	0,049		0,096
P _{temperatura X espécie foliar}	< 0,001		0,503

Gradiente de temperatura X Perda de massa foliar dependente do grau de condicionamento de cada detrito foliar

A perda de massa foliar (PMF) da espécie *R. grandis* submetida ao maior período de condicionamento (14 dias) apresentou uma maior redução diante da elevação de temperatura (ANOVA one-way, $F_{4,14} = 4,9$, $p = 0,018$). A PMF do tratamento de 24° C foi significativamente maior em relação a 26° C e 28° C (Tukey < 0,05). Esta mesma tendência foi observado com detritos desta espécie sob 1 dia de condicionamento (ANOVA one-way, $F_{4,14} = 4,89$, $p = 0,019$, Tukey < 0,05). No entanto, nenhuma diferença significativa foi verificada em *R. grandis* com estágio de condicionamento intermediário (7 dias) ao longo do gradiente de temperatura (ANOVA one-way, $F_{4,14} = 0,92$, $p = 0,492$, Tukey > 0,05; Figura 2).

A perda de massa foliar da espécie *P. spruceanum* apresentou diferença apenas para detritos submetidos ao menor período de condicionamento, sendo que uma redução significativa foi observada entre a temperatura de 20° C em relação a 24° C e 26° C (ANOVA one-way, $F_{4,14} = 6,95$, $p = 0,006$, Tukey < 0,05). A espécie *I. laurina* não apresentou uma dependência significativa da porcentagem de PMF em relação ao gradiente de temperatura e aos graus de condicionamento (ANOVA one-way, $F_{4,14} = 0,117$, $p = 0,934$, Tukey > 0,05; Figura 2).

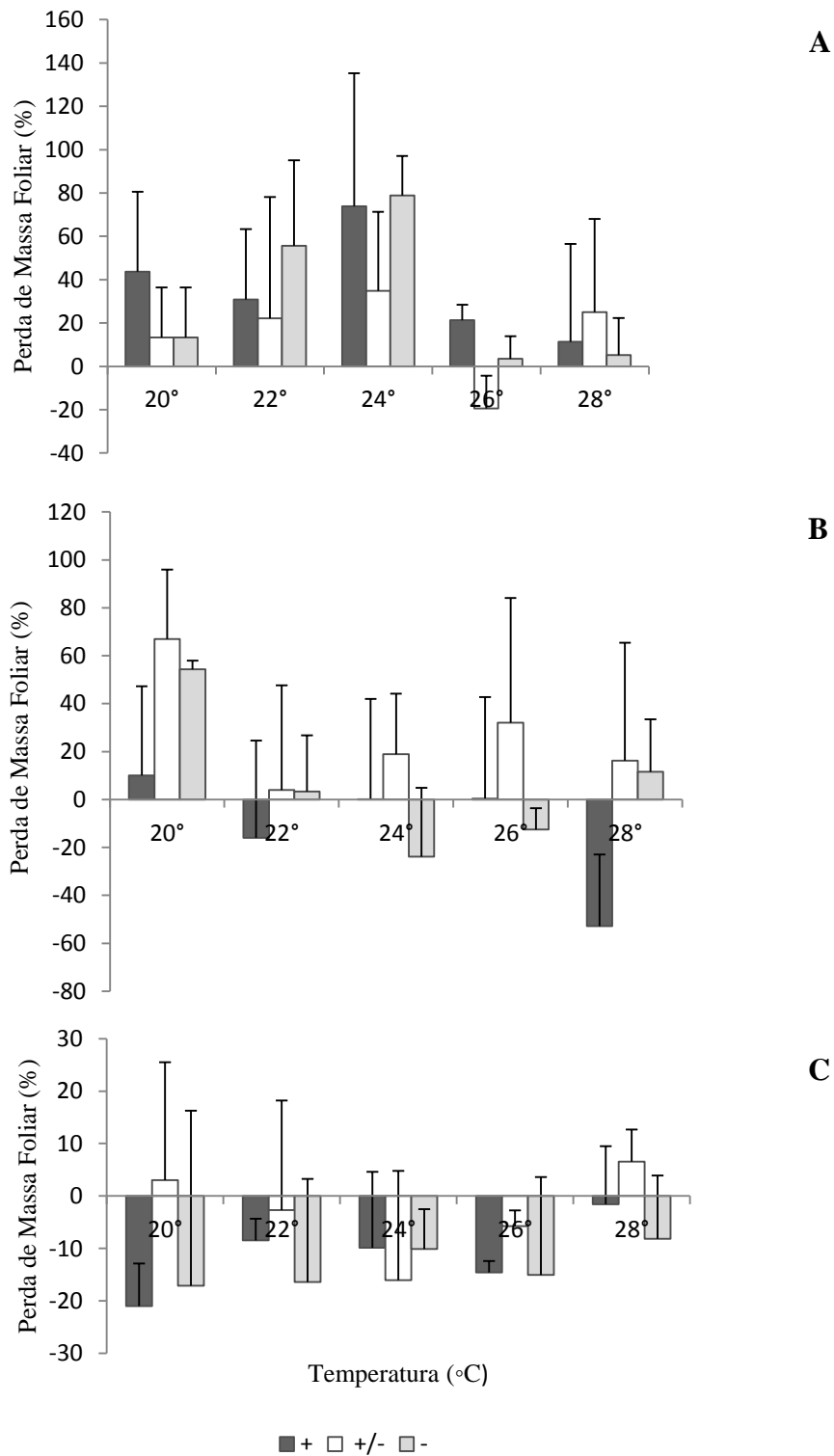


Figura 2. Valores médios e desvio padrão das porcentagens de perda de massa por invertebrados do gênero *Phylloicus* de *Richeria grandis* (A), *Protium spruceanum* (B) e *Inga laurina* (C) sobre diferentes estágios de condicionamento (1 dia = -, 7 dias = +/- e 14 dias = +) nas diferentes temperaturas estudadas.

DISCUSSÃO

Influência do gradiente de temperatura X Perda de massa foliar dependente da qualidade do detrito

Em ambos os experimentos, a exploração de recursos foliares foi maior nos detritos de melhor qualidade (*Richeria grandis* e *Protium Spruceanum*) em relação ao de pior qualidade (*Inga laurina*). Pelo fato da dureza e concentrações de polifenóis não diferirem entre as espécies vegetais, a baixa qualidade da espécie *I. laurina* deve estar relacionada ao seu maior conteúdo de lignina e celulose. Isso provavelmente reduziu a palatabilidade e digestibilidade para os fragmentadores e, conseqüentemente, dificultou a degradação dos detritos. Estes resultados corroboram com outros estudos que também verificaram uma maior preferência alimentar de *Phylloicus* sp. sobre detritos foliares com alto conteúdo de nutrientes e baixas concentrações de lignina e celulose (Ríncon & Martínez, 2006; Navarro *et al.*, 2013).

O aumento da porcentagem de PMF dos detritos condicionados das temperaturas de 20° C e 24° C em relação as demais temperaturas pode ser justificado pelo aumento do consumo pelo *Phylloicus* sp. em temperaturas próximas a do ambiente natural e ao aumento de sua taxa metabólica, respectivamente. A condição de temperaturas ideal (20°C) associada a maior flexibilidade na história de vida e mobilidade de consumidores neotropicais poderia conduzir a uma exploração flexível dos recursos alimentares (Covich, 1988) que poderá ter contribuído para o aumento do consumo foliar de forma generalizada. No entanto, temperaturas mais elevadas (24° C) provavelmente ainda dentro de um possível gradiente ótimo, pode ter contribuído para o aumento da demanda energética dos invertebrados. Isto levaria a um aumento do consumo alimentar, principalmente de detritos com menor quantidade de compostos refratários, a fim de uma aquisição rápida de energia com alto valor nutritivo. Estes resultados corroboram com outros estudos que também apontam o aumento da ciclagem de matéria em ecossistemas aquáticos decorrentes da consequência do aquecimento da água devido a aceleração metabólica (p.ex. aumento da ingestão) da biota (Brown *et al.*, 2004, Villanueva *et al.*, 2011; Ward & Stanford, 1982). No entanto, apesar do aumento de temperatura também levar a uma elevação do metabolismo decorrente do aumento da taxa respiratória e de excreção em invertebrados fragmentadores (*Sericostoma vittatum*, Villanueva *et al.*, 2011), as características do detrito (*Eucalyptus globulus*) de se manter por mais tempo retida no intestino, pode ampliar a aquisição de nutrientes sem a necessidade de aumentar o consumo (Villanueva *et al.*, 2011).

Além disso, esta redução da perda de massa foliar das espécies foliares em temperaturas elevadas (26° C e 28° C) pode ser reflexo da provável redução do metabolismo corporal e da atividade de fragmentação como estratégia de reduzir o gasto energético e garantir a sobrevivência. Estudos abordam que em gradientes acima ou abaixo da temperatura ótima, a maioria dos valores de desempenho tendem a declinar (Scriber & Slansky, 1981, Villanueva *et al.*, 2011). Assim, é provável que temperaturas a partir de 26° C sejam superiores a faixa ótima, levando a alterações nos padrões comportamentais e desempenho metabólico dos *Phylloicus* sp.

Elevação da temperatura X Perda de massa foliar dependente do grau de condicionamento de cada detrito foliar

Apesar da redução da exploração de recurso de melhor qualidade na temperatura de 26° C em relação à temperatura de 20° C, considerada mais próxima do ambiente natural (Bezerra, 2012) a preferência dos *Phylloicus* sp. por recursos que garantissem um ganho nutricional mais eficaz e eficiente foi verificado ao explorarem detritos de *R. grandis* em estágios mais avançados (14 dias) de condicionamento em relação aos estágio intermediário. Isso, provavelmente permitiu uma maior proliferação microbiana e diversidade destes organismos sobre os detritos, tornando-os mais palatáveis em relação aos detritos submetidos a 7 dias (Gonçalves *et al.*, 2012). Após um período de 7 dias têm-se a lixiviação total de compostos solúveis desta espécie (P.P. Gomes *et al.* dados não publicados). Porém, segundo Abelho (2001) uma proporção significativa da colonização microbiana está geralmente completa dentro das primeiras 2 semanas, o que pode elevar o valor nutricional da matéria orgânica (Gonçalves *et al.*, 2006). Além da biomassa, a diversidade de espécies de fungos os detritos também pode determinar o padrão de preferência alimentar destes invertebrados (Suberkropp, 1992; Graça *et al.*, 1994; Rong *et al.*, 1995). Assim, um maior tempo de condicionamento pode garantir um aumento do conteúdo de nitrogênio pela biomassa fúngica e de maior degradação foliar favorecendo a ação de enzimas microbianas sobre compostos de lignina e celulose e, conseqüentemente, um maior aporte energético para os *Phylloicus* sp. (Graça *et al.*, 1993). Os invertebrados são capazes de consumir tanto fragmentos foliares quanto a biomassa fúngica presente no detrito foliar (Graça *et al.*, 1993; Graça *et al.*, 2001).

Nas elevadas temperaturas (28° C) não foi verificado um aumento no consumo de detritos de melhor qualidade. Possivelmente, o condicionamento capaz de elevar indiretamente o valor nutricional e a palatabilidade dos detritos foliares (Barlöcher & Graça,

2005) foi capaz de assimilar melhor os nutrientes em relação aos detritos não condicionados exposto a temperaturas de 27° C, em que os invertebrados elevarem seu consumo para tentar elevar sua eficiência de assimilação nutricional. Isto, também foi verificado nos estudos de Villanueva et al. (2011) onde a elevação de temperatura associado a detritos de melhor qualidade levou a uma maior assimilação de minerais como o fósforo quando comparado a recursos de menor valor nutricional.

O condicionamento de detritos foliares parece favorecer a exploração de apenas um dos recursos de melhor qualidade, ou seja, contribuir para um comportamento mais especialista por parte dos *Phylloicus* sp. em temperaturas intermediária. Assim, esta matéria vegetal enriquecida com a comunidade microbiana, principalmente fungos (condicionada) pode ser mais palatável (Martin, 1979; Dangles & Chauvet, 2003, Colpo *et al.*, 2012). Além disso, apresenta um maior valor nutricional, devido ao conteúdo protéico e lipídico dos tecidos fúngicos (que pode atingir a 50% da massa do detrito; Martin 1979, Colpo *et al.*, 2012). Este detrito foi capaz de atender a um provável aumento da demanda energética dos *Phylloicus* sp. diante ao aumento de temperatura. No entanto, os detritos não condicionados (que não sofreram lixiviação) provavelmente dificultaram a colonização microbiana devido o efeito dos compostos secundários (Barlöcher & Graça, 2005) tornando os recursos menos palatáveis e nutritivos para os fragmentadores (Abelho, 2001; Allan & Castillo, 2007), e assim levando-os a um comportamento mais generalista em todas as temperaturas.

CONCLUSÕES

O comportamento de fragmentação do *Phylloicus* sp. é dependente principalmente da concentração de lignina e celulose das espécies vegetais como recurso alimentar, independente da presença ou ausência de condicionamento. A presença ou ausência de condicionamento pode refletir em estratégias de compensação energética diferenciada diante a elevação de temperatura, sendo que este fator abiótico influencia a perda de massa foliar apenas dos detritos condicionados. A submissão dos invertebrados fragmentadores a recursos condicionados parece aumentar a seletividade desta biota decompositora, principalmente em temperaturas intermediárias. Além disso, a maior palatabilidade e valor nutricional decorrente do condicionamento tende a reduzir o consumo de matéria orgânica de melhor qualidade, em temperaturas extremas. Assim, estas variações comportamentais decorrentes do aquecimento da temperatura da água associada à presença ou ausência de condicionamento podem ser responsáveis por gerar alterações na quantidade e qualidade (principalmente de minerais como

carbono, nitrogênio e fósforo) de matéria orgânica particulada fina e, conseqüentemente, alterações no fluxo de energia e ciclagem de matéria em ecossistemas lóticos.

REFERÊNCIAS

- ABELHO M. 2001. From litterfall to breakdown in streams: a review. *Scientific World Journal*. 17: 656-80.
- ALLAN, J .D. & M. M. CASTILHO. 2007. *Stream Ecology: Structure and function of running waters*, Springer, Dordrecht.
- BARLOCHER, F. 1985. The role of fungi in the nutrition of stream invertebrates. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 91: 83–94.
- BARLOCHER, F. 2005. A primer for statistical analysis. In Graça, M. A. S., F. Barlocher & M. O. Gessner (eds), *Methods to Study Litter Decomposition: pp.313–329. A Practical Guide*. Springer, Dordrecht.
- BARLOCHER F. & GRAÇA, M. A. S. 2005. *Total phenolics*. In: *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide* (Eds. M.A.S. Graça, F. Barlocher & M.O. Gessner), pp. 97–100. Springer, Dordrecht.
- BEZERRA, F. A. 2012. Variação temporal da decomposição de detritos foliares em córregos de cabeceira no cerrado. Universidade de Brasília, Dissertação de Mestrado. 94p.
- BOYERO, L.; PEARSON, R.G.; GESSNER, M. O.; BARMUTA, L. A.; V. FERREIRA, V.; GRAÇA, M. A. S. et al., 2011. A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecology Letters*. 14: 289–294.
- BUELER C. M. 1984. Feeding preference of *Pteronarcys picteti* (Plecoptera: Insecta) from a small acid woodland stream. *Florida Entomologist*. 67: 393–401.
- BROWN, J. H.; GILLOLY, J. F.; ALLEN, A. P.; SAVAGE, V. M. & WEST, G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*. 85: 1771–1789.
- CANHOTO C. & GRAÇA, M. A. S. 1995. Food value of introduced eucalypt leaves for a Mediterranean stream detritivore: *Tipula lateralis*. *Freshwater Biology*. 34: 209–214.
- COVICH, A. P, 1988. Geographical and historical comparisons of Neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *Journal of the North American Benthological Society*. 7: 361 – 386.

- COLPO, K. D., RIBEIRO, L. C.; WESZ B. & RIBEIRO, L. O. 2012. Feeding preference of the South American endemic anomuran (Decapoda, Anomura, Aeglididae) *Naturwissenschaften*. 99: 333–336.
- CRAWLER, M. J. 2007. *The R Book*. Imperial College London at Silwood Park, UK, John Wiley & Sons, Ltd. 951 p.
- CUMMINS K.W.; WILZBACH, M. A.; GATES, D. M.; PERRY, J. P. & TALIAFERRO, W. B. 1989. Shredders and riparian vegetation. *Bioscience*. 39: 24–30.
- DANGLES, O. & CHAUVET, E. 2003. Effects of stream acidification on fungal biomass in decaying beech leaves and leaf palatability. *Water Research*. 37: 533–538.
- FERREIRA, V. & CHAUVET, E. 2012. Changes in identity of the dominant species in aquatic hyphomycete assemblages do not affect litter decomposition rates. *Aq Microb Ecol*. 66: 1–11.
- GERALDES, P.; PASCOAL, C. & CÁSSIO, F. 2012. Effects of increased temperature and aquatic fungal diversity on litter decomposition. *Fungal Ecol*. 5: 734–740.
- GESSNER, M. O. & CHAUVET, E. 1994. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology*. 75: 1807- 1817.
- GESSNER, M. O.; CHAUVET, E. & DOBSON, M. 1999. A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*. 85: 377–384.
- GESSNER M. O.; GULIS, V.; KUEHN, K.A.; CHAUVET, E. & SUBERKROPP, K. 2007. Fungal decomposers of plant litter in aquatic ecosystems. In: *The Mycota, Volume IV: Environmental and Microbial Relationship* (Eds. C.P. Kubicek & I.S. Druzhinina), pp. 301–324. Springer-Verlag, Berlin.
- GONÇALVES, et al., 2006. Leaf Breakdown of Tropical Stream. *International Review of Hydrobiology*. 19: 164-177.
- GONÇALVES, J.F.JR.; R. S. REZENDE, R. S.; MARTINS. N. M. & GREGÓRIO, R. S. 2012. Leaf breakdown in an Atlantic Rain Forest stream. *Austral Ecology*. 37: 807-815.
- GRAÇA, M. A. S. 1993. Pattern and processes in detritus-based stream systems. *Limnologica*. 23: 107–114.
- GRAÇA, M. A. S. 2001. The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *International Review of Hydrobiology*. 86: 383–393.
- GRAÇA, M. A.S.; CRESSA, C.; GESSNER, M. O.; FEIO, M. J.; CALLIES. K.A. & BARRIOS, C. 2001. Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. *Freshwater Biology*. 46: 947-957.

- GRAÇA M. A. S. & ZIMMER, M. 2005. Leaf toughness. In: *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide* (Eds. M.A.S. Graca, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 121–125. Springer, Dordrecht.
- GRAÇA M. A. S.; MALTBY, L. & CALOW, P. 1993. Importance of fungi in the diet of *Gammarus pulex* and *Asellus aquaticus* I: feeding strategies. *Oecologia*. 93: 139–144.
- HLADYZ, S., GESSNER, M. O.; GILLER, P. S.; POZO, J. & WOOD-WARD, G. 2009. Resource quality and stoichiometric constraints on stream ecosystem functioning. *Freshwater Biology*. 54: 957–970.
- HOUGHTON, J.T.; DING, Y.; GRIGGS, D. J.; NOGUER, M.; VAN DER LINDEN, P. J. & XIAOSU, D. 2001. Climate Change (2001) The Scientific Basis Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change – IPCC (Eds.), pp. 944. University Press, Cambridge.UK.
- HUAMANTINCO, A. A.; DUMAS, L. L. & NESSIMIAN, J. L. 2005. Description of larva and pupa of *Phylloicus abdominalis* Ulmer, 1905 (Trichoptera: Calamoceratidae). *Zootaxa*. 1039: 19–26.
- IPCC, 2007. Climate Change (2007) The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M. and Miller, H.L. (eds.)], pp.996. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA
- JACOBSEN D. & SAND-JENSEN, K. 1994. Growth and energetics of a trichopteran larva feeding on fresh submerged and terrestrial plants. *Oecologia*. 97: 412–418.
- MARTIN M. M, 1979. Biochemical implications of insect mycophagy. *Biol Rev* 54:1–21.
- MASSEY, F. J. JR, 1951. The Kolmogorov-Smirnov test for goodness of fit. *Journal of the American Statistical Association*. 46: 68-78.
- MERRITT, R.W. & CUMMINS, K.W. 1996. An introduction to the Aquatic Insects of North America. 3th Edition. Kendall/Hunt Publishing Company. xiii + 862p.
- MOONEY, H.; LARIGAUDERIE, A.; CESARIO, M.; ELMQUIST, T.; HOEGH-GULDBERG, O.; LAVOREL, S.; MACE, G. M.; PALMER, M.; SCHOLE, R. & YAHARA, T. 2009. Biodiversity, climate change, and ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*. 1: 46-54.
- NAVARRO, F. K. S. P.; REZENDE, R.S. & GONÇALVES, J. F. JR. 2013. Experimental assessment of temperature increase and presence of predator carcass changing the

- response of invertebrate shredders. *Biota Neotropica* 13: <http://www.biotaneotropica.org.br/v13n4/en/abstract?article+bn00313042013>.
- PRATHER, A. L. 2003. Revision of the Neotropical caddisfly genus *Phylloicus* (Trichoptera: Calamoceratidae). *Zootaxa*. 275: 1–214.
- RINCÓN, J. & MARTÍNEZ, I. 2006. Food quality and feeding preferences of *Phylloicus sp.* (Trichoptera: Calamoceratidae). *Journal of the North American Benthological Society*. 25: 209-215.
- RONG Q.; SRIDHAR, K. R. & BARLOCHER, F. 1995. Food selection in three leaf-shredding stream invertebrates. *Hydrobiologia*. 316: 173–181.
- SCRIBER, J. M. & SLANSKY, F. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology*. 26: 183–211.
- SUBERKROPP, K. 1992. Interactions with invertebrates. *The Ecology of Aquatic Hyphomycetes*. In: *Ecological Studies* 94 (Ed. F. Barlocher), pp. 118–134. Springer-Verlag, Berlin.
- VANNOTE, R. L.; MINSHALL, G. W.; CUMMINS, W.; SEDELL, J. R. & CUSHING, C. E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 37: 130–137.
- VILLANUEVA, V. D.; ALBARIÑO, R. & CANHOTO, C. 2011. Detritivores feeding on poor quality food are more sensitive to increased temperatures. *Hydrobiologia*. 678: 155–165.
- WANTZEN, K. M. & WAGNER, R. 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society*. 25: 214-230.
- WARD, J. V. & STANFORD, J. A. 1982. Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*. 27: 97–117.
- WIGGINS, G. B. 1996. *Larvae of North American Caddisfly Genera* (Trichoptera), 2nd ed. University of Toronto Press, Ontario.
- ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

CAPÍTULO 3

Efeito do risco de predação e qualidade do detrito sobre a atividade de fragmentação e a estequiometria do corpo e da excreção de *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae)

Efeito do risco de predação e qualidade do detrito sobre a atividade de fragmentação e a estequiometria do corpo e da excreção de *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae)

Fernanda Keley Silva Pereira Navarro¹, Luciana Silva Carneiro² e Mariana Caldeira¹ e José Francisco Gonçalves Júnior¹

¹ Universidade de Brasília – UnB

² Universidade Federal do Rio Grande do Norte (RN)

RESUMO

A entrada de detritos foliares provindos da ligação entre ecossistemas terrestres e aquáticos leva a interações alimentares clássicas (detrito-detritívoro-predador) dentro de uma cadeia alimentar. Assim, uma alteração, seja a nível de biomassa, abundância ou de qualidade nutricional de algum dos organismos presentes na cadeia pode refletir em modificações nos níveis tróficos interligados e isso pode refletir no fluxo de energia e na ciclagem de nutrientes em ambiente aquáticos. O controle descendente também apresenta importância em ecossistemas lóticos, assim como em outros ecossistemas, sendo que o efeitos do risco de predação podem induzir a respostas de defesa fenotípica sobre a presa. O objetivo deste estudo foi verificar o efeito não letal da predação e da qualidade do detrito foliar sobre comportamento, crescimento e estequiometria do corpo e das excretas de larvas do gênero *Phylloicus* e consequentemente sobre a perda de massa foliar e comunidade microbiana decompositora. O desenho experimental foi constituído de dois níveis de risco de predação (ausência e presença) e dois níveis de qualidade do detrito foliar (alta e baixa), em 3 blocos experimentais. A qualidade nutricional levou a alterações significativas ($P < 0,05$) na perda de massa foliar, na estequiometria corporal dos invertebrados, taxa de sobrevivência e número de pupas destes organismos, além dos detritos de melhor qualidade terem contribuído também para a proliferação de microorganismos, especialmente fungos. O risco de predação não-letal levou ao aumento da razão de N/P das larvas de *Phylloicus* sp. que associado a detritos de alta qualidade, parece contribuir para aumentar a comunidade microbiana total. Assim, concluiu-se que o controle *bottom-up* parece exercer um efeito mais forte e direto sobre a sobrevivência, processo metamórfico, estequiometria corporal e padrões comportamentais de larvas de *Phylloicus* sp. Por outro lado, o controle *top-down* demonstrou um efeito direto apenas sobre a razão de N/P das excretas de larvas de *Phylloicus* sp. o que associado com um detrito de melhor qualidade (*Maprounea guianensis*) contribuiu para um efeito indireto e positivo sobre a comunidade microbiana total.

Palavras chaves: estequiometria, qualidade do detrito, predação não-letal, fragmentação, biomassa microbiana.

ABSTRACT

The input of leaf litter stemmed the link between terrestrial and aquatic ecosystems leads to classical feeding interactions (detritus-detritivore-predator) within a food chain. Thus, a change, either in terms of biomass, abundance or nutritional quality of some of the organisms

present in the chain may reflect changes in the interconnected trophic levels and this may reflect in energy flow and nutrient cycling in aquatic environment. The descending control also has importance in lotic ecosystems, as well as other ecosystems, and the effects of predation risk may induce phenotypic responses defense on its prey. The aim of this study was to investigate the effect of non-lethal predation and quality of leaf detritus on behavior, growth and stoichiometry of the body and feces of larvae of the genus *Phylloicus* and hence on leaf mass loss and microbial community decomposing. The experimental design was composed of two levels of predation risk (absence and presence) and two levels of quality of leaf detritus (high and low) in three experimental blocks. The quality of the waste has led to a significant difference ($P < 0.05$) the percentage of leaf mass loss, the coporal excretes stoichiometry, survival rate, number of pupas, besides better quality debris also contribute to proliferation of microorganisms, especially fungi. The risk of non-lethal predation led to the increase of the ratio of N / P that debris associated with high quality in the presence of shredders, seems to contribute to increase the total microbial community. In addition, the permanence of stoichiometric homeostasis of shredders is essential to ensure the maintenance of the nutritional quality of both the upper and lower trophic levels in stream ecosystems. Thus, we conclude that the bottom-up control seems to have a strong and direct effect on survival, metamorphic process, body stoichiometry and behavioral patterns of larval *Phylloicus* sp. On the other hand, top-down control demonstrated a direct effect only on the ratio of N / P excreta of larvae *Phylloicus* sp. what detritus associated with a better quality (*Maprounea guianensis*) contributed to an indirect and positive effect on total microbial community.

Keywords: stoichiometry, quality of detritus, non-lethal predation, fragmentation, microbial biomass

INTRODUÇÃO

O controle descendente apresenta importância em ecossistemas lóticos, assim como em outros ecossistemas (Wallace *et al.*, 1997). Os predadores são capazes de regular os processos ecossistêmicos através do controle da densidade de consumidores primários via cascata trófica, alterando o comportamento de forrageamento da presa ou mais diretamente, por meio de mudanças induzidas pelo estresse da predação sobre a composição química do tecido corporal das presas (Hawlena *et al.* 2012). Cascatas tróficas envolvendo a supressão de decompositores por predadores leva a uma queda na taxa de decomposição em sistemas aquáticos (Konishi *et al.*, 2001; Ruetz III *et al.*, 2002). Os predadores também podem influenciar a degradação dos detritos através da redução dos invertebrados detritívoros ou alterações em seus comportamentos alimentares (Oberndorfer *et al.*, 1984; Persson, 1999; Greig & McIntosh, 2006; Duffy *et al.*, 2007, Rosenheim, 2007; Boyero *et al.*, 2008; Bruno & Cardinale, 2008; Letourneau *et al.*, 2009).

Os efeitos dos predadores sobre suas presas podem desencadear duas classes de mecanismos: os mediados por interações letais em que os predadores matam e consomem suas presas (efeitos letais de predação); e os mediados por interações não-letais induzindo respostas de defesa fenotípica na presa como mudança de habitat ou redução de mobilidade, melhora no desempenho de fuga, indução de morfologias defensivas e mudanças nos traços da história de vida (Holomuzki & Short, 1988; Hawlena & Schmitz, 2010). Além disso, o risco de predação tende a acarretar um estresse fisiológico nas presas, que pode levar ao aumento da síntese e liberação do hormônio glicocorticóide denominado cortisol (Martínez-Porchas *et al.*, 2009). Este hormônio ativa os processos de glicogenólise (quebra de glicogênio) e gliconeogênese (produção de açúcares a partir de compostos aglicanos), levando a uma elevação dos níveis de glicose sanguínea, a fim de atender ao aumento das demandas energéticas, devido à aceleração do metabolismo e aumento das taxas respiratórias (Reid *et al.*, 1998; Martínez-Porchas *et al.*, 2009). A gliconeogênese de proteínas também pode levar a uma redução do conteúdo protéico corporal (Stoks *et al.*, 2005) e com isso, ao aumento da excreção de compostos nitrogenados na água. Assim, estas respostas ao estresse destinadas a manutenção corporal, podem reduzir a eficiência de assimilação e produção (crescimento e reprodução), além de alterar o conteúdo de nutrientes corporais e das excretas (Wingfield & Ramenofsky, 1999; Hawlena *et al.* 2012).

Essas alterações nas presas decorrentes do risco de predação podem ser refletidas aos demais níveis tróficos, levando a alterações na produtividade primária e secundária (microbiana) em ecossistemas aquáticos (Wingfield & Ramenofsky, 1999; Hawlena *et al.* 2012). Em ecossistemas aquáticos interações não tróficas entre predador e presa podem ser sinalizadas através de substâncias químicas denominadas aleloquímicos e kairomônios que são liberadas tanto pelos predadores quanto pelas presas injuriadas, sendo estas, capazes de mediar uma série de mudanças fenotípicas nas demais presas (Brönmark & Hanson 2000, Ruther *et al.*, 2002).

Além do controle descendente, a quantidade e qualidade do detrito também pode afetar significativamente a decomposição e o fluxo de energia nos ambientes aquáticos (Polis & Strong, 1996). Enquanto a quantidade de detritos depende do recurso vegetal produzido, a qualidade do detrito varia de acordo com as diferenças inter e intraespecíficas na química do tecido vegetal após a senescência (Stoler & Relyea, 2013). Detritos com elevada quantidade de lignina e celulose, responsáveis pela rigidez e proteção do detrito contra herbivoria, e de polifenóis que geram um efeito repelente sobre os organismos, tendem a tornar os recursos foliares menos atrativos aos invertebrados fragmentadores (Hepp *et al.*, 2008; Ligeiro *et al.*,

2010; Boyero *et al.*, 2012). Além disso, estes compostos químicos e estruturais podem levar a uma redução da densidade destes invertebrados (Hepp *et al.*, 2008; Ligeiro *et al.*, 2010; Boyero *et al.*, 2012). A composição dos detritos foliares também pode levar a alterações na proporção de recursos alimentares de alta (baixa razão C/N e C/P) e baixa qualidade (alta razão C/N e C/P) em ambientes lóticos o que pode refletir na eficiência de assimilação elementar e mudanças na razão C:N:P corporal e das excretas de herbívoros (Villanueva *et al.*, 2011).

Os micro-organismos como fungos e bactérias aceleram o processo de decomposição foliar diretamente através do metabolismo e incorporação dos detritos para a sua produção secundária e, indiretamente aumentando a palatabilidade e o valor nutricional dos detritos para os invertebrados fragmentadores (Abelho, 2001; Allan & Castillo, 2007). Portanto, a dinâmica de colonização do detrito por invertebrados está fortemente associada com o conteúdo nutricional e a concentração de compostos estruturais e secundários dos detritos foliares (Ardón & Pringle, 2008). Os invertebrados são capazes de reduzir as folhas inteiras a pequenas partículas, tanto pela fragmentação de pedaços que não foram ingeridos, quanto pelas fezes, que servirão de fonte energética para outros organismos (Allan & Castillo, 2007). Embora os efeitos da qualidade dos detritos sobre a decomposição foliar são bem estudados, têm-se dado pouca atenção sobre os indivíduos que participam da cadeia detritica (Marcarelli *et al.* 2011).

Diante da escassez de estudos que avaliem de forma interativa os efeitos ascendentes e descendentes sobre a cadeia detritica aquática, torna-se necessário ampliar os conhecimentos a cerca da intensidade de risco de predação de peixes e da qualidade do detrito sobre a biota de decompositores aquáticos e as suas consequências sobre o fluxo de energia e metabolismo de ecossistemas lóticos. Neste estudo foram analisados os efeitos individuais e interativos do risco de predação de peixes do gênero *Astyanax* e da qualidade do detrito no crescimento (biomassa), taxa de sobrevivência e composição estequiométrica do corpo e da excreção de invertebrados fragmentadores do gênero *Phylloicus* (Trichoptera) e também sobre a comunidade microbiana. Três hipóteses foram verificadas: (1) Detritos de baixa qualidade manterão o equilíbrio estequiométrico via eliminação do excesso de minerais, sendo que este recurso pode levar a um menor crescimento e taxa de sobrevivência pela queda da qualidade nutricional, além de um aumento da comunidade microbiana pela redução da exploração deste recurso foliar e aumento de nutrientes na coluna d'água. (2) O risco de predação induzirá respostas de estresse às larvas de *Phylloicus* sp. levando a uma redução da razão de C:N pela elevação da síntese de proteínas de choque térmico, além de uma redução do crescimento e taxa de sobrevivência, associado a manutenção da comunidade microbiana pela redução do

comportamento de forrageamento. (3) A interação de recursos de baixa qualidade com a presença de risco de predação não-letal acarretará um sinergismo negativo sobre o crescimento, taxa de sobrevivência dos fragmentadores, devido a intensificação do processo de gliconeogênese, levando assim a uma elevação da razão estequiométrica de C:N corporal e ao aumento das taxas de excreção de amônia, somado ao aumento da comunidade microbiana.

MATERIAL E MÉTODOS

Seleção e caracterização do detrito foliar de diferentes espécies de plantas

Detritos foliares das espécies *Maprounea guiananensis* e *Inga laurina*, abundantes nas zonas ripárias inseridas no bioma Cerrado, foram selecionados, devido a suas características químicas e estequiométricas distintas. Discos de folhas foram cortados (1,8 cm diâmetro) para determinar a dureza de cada espécie de planta (evitou-se a nervura central), posteriormente, após umidificá-los, aferiu-se a força necessária para perfurar a lamina foliar através de um pistão de 0,79 mm de diâmetro (Graça & Zimmer, 2005). Para a caracterização química e estequiométrica do recurso foliar, cerca de 5g de detrito de cada espécie, provenientes de diferentes amostras, foram colocadas em uma bandeja, secas em estufa a 60°C por 72 horas e posteriormente trituradas até a obtenção de um pó fino. Análises de polifenóis totais foram mensuradas para cada espécie de detrito, de acordo com Bärlocher & Graça (2005) e as análises de fibras, lignina e celulose foram quantificadas de acordo com Gessner (2005).

Antes dos detritos serem utilizados nos experimentos laboratoriais, 15g de detrito de cada espécie foram colocados no córrego Capetinga. Estes permaneceram no ecossistema acondicionados em litterbags (0,5 mm) por cerca de 11 dias para o condicionamento microbiano. Este córrego está situado na Fazenda Água Limpa (FAL) pertencente a Universidade de Brasília, em uma área cujas as condições naturais estão preservadas.

Desenho experimental

Para testar nossas hipóteses, invertebrados fragmentadores do gênero *Phylloicus* sp. (Trichoptera) foram expostos a alarmes químicos - risco de predação – de peixes da espécie *Astyanax* sp. Esta interação predador-presa ocorre naturalmente em rios do cerrado (Leite, 2012) e indivíduos destas espécies foram coletados entre os meses agosto e outubro de 2012

no córrego Capetinga (15° 57' 32" S, 47° 56' 33" W, Fazenda Água Limpa da UnB -Brasília, DF). No laboratório, os organismos foram aclimatados por um período de 48h antes do início do experimento.

Os experimentos foram conduzidos no laboratório de Limnologia do Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília (UnB), em aquários de 60L com dimensões de 50cm x 35cm X 34cm preenchidos com água mineral a fim de evitar a presença de sinais químicos de outros organismos aquáticos, que pudessem levar a alterações nos padrões comportamentais das larvas de *Phylloicus* sp., e a presença de nutrientes na água que poderiam influenciar na proliferação de microorganismos sobre os discos foliares. Os aquários foram mantidos sob condições de temperatura e fotoperíodo controlados (12horas de luz: 12 horas de escuro) e aeração constante. O fluxo de água foi mantido por bombas submersas, a fim de simular o hidrodinamismo do ambiente natural. Diariamente, foram mensurados, pH (pHmetro PHTEK®), temperatura (°C), oxigênio dissolvido (Jenway 970 Dissolved Oxygen Meter) e condutividade (Condutivímetro marca Quimis®) (Tabela 1).

Tabela 1: Valores médios e desvio padrão dos parâmetros físico-químicos da água dos aquários experimentais.

Parâmetros físico-químicos da água	(Média ± DP)
pH	7,92 ± 0.07
Oxigênio Dissolvido (mg/L)	11,89 ± 0.99
Condutividade Elétrica (µS/cm)	11,57 ± 3.41
Temperatura	20,39 ± 0.27

Foi utilizado um desenho 2x2 fatorial constituído de dois níveis de risco de predação [ausência (S) e presença (P)] e dois níveis de qualidade do detrito foliar [alta (M) e baixa (Ing)], em 3 blocos experimentais que foram replicados ao longo do tempo (Figura 1). Cada bloco teve duração de 9 dias e foram formados por quatro tratamentos (IngS, IngP, MS e MP) compostos por 2 réplicas cada. Em cada tratamento foram adicionados 8 indivíduos de *Phylloicus* sp. Três gaiolas plásticas (≈ 10 cm de diâmetro e 15 cm de altura com suas extremidades fechadas com telas de 1 mm de malha) contento 1 individuo de *Astyanax* sp.

foram inseridas em cada réplica dos tratamentos com risco de predação (Figura 2). Diariamente, foi fornecida aos peixes ração padronizada. Os peixes eram retirados das gaiolas e alocados em um aquário de 60L reservado apenas para alimentação dos animais. Este procedimento teve o objetivo de evitar que a ração e fezes dos peixes interferissem na concentração de nutrientes dos aquários experimentais.

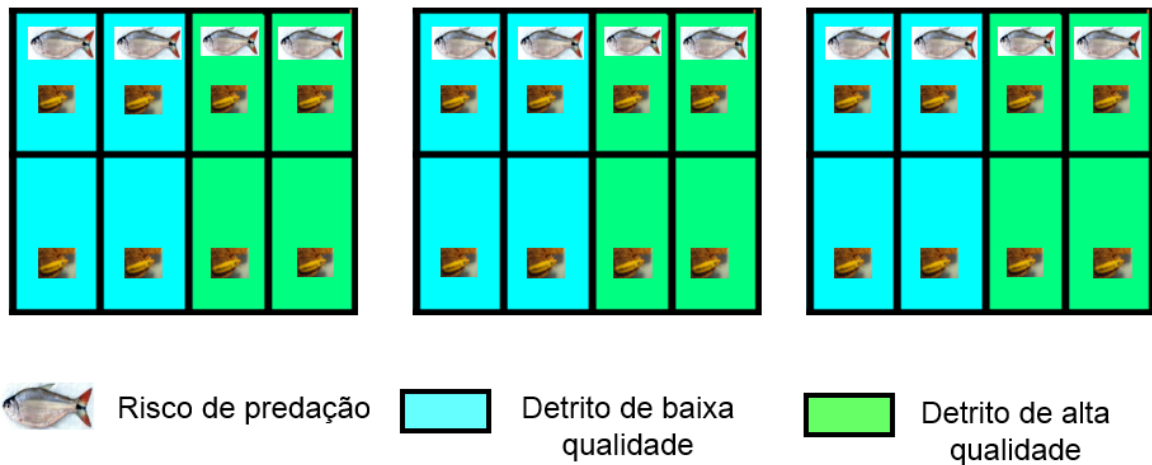


Figura 1. Desenho experimental de 2x2 fatorial constituído de dois níveis de risco de predação (ausência/presença) e dois níveis de qualidade do detrito foliar (alta e baixa qualidade), replicados em 3 blocos experimentais.

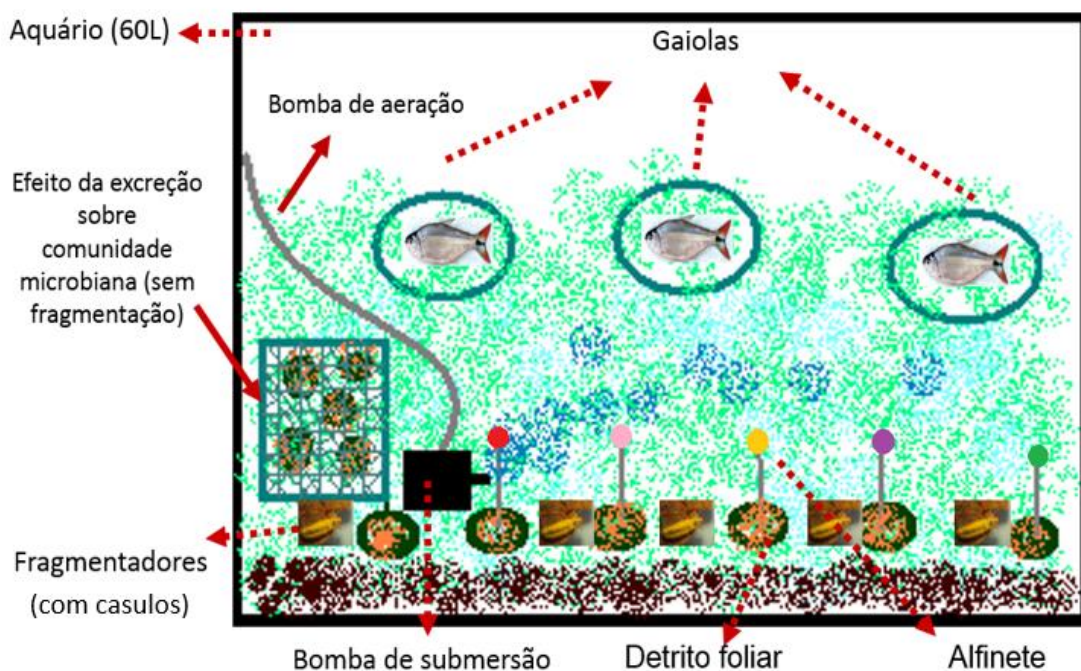


Figura 2. Representação esquemática de um aquário contendo risco de predação não-letal.

Análises das larvas de Phylloicus sp.

1. Estimativa do crescimento

Para o cálculo de biomassa inicial, um grupo de fragmentadores (Distância interocular = 0,37 mm ± 0,053) separados inicialmente e não utilizados no experimento foram secos em estufa 60°C por 24h e macerados, para posterior mensuração da massa seca em uma balança (precisão de 100 µg). Para a biomassa final o mesmo procedimento foi realizado no final do período experimental com os grupos de invertebrados acondicionados em cada aquário. Assim, para estimar o crescimento de cada tratamento, o valor médio de biomassa inicial foi subtraído do valor médio de biomassa final.

2. Estimativa da taxa de sobrevivência

A taxa de sobrevivência dos invertebrados fragmentadores foi mensurada pela seguinte fórmula: (nº de indivíduos final / nº de indivíduos inicial) X 100.

3. Estimativa da magnitude e estequiometria das taxas de excreção de Phylloicus sp.

Foi utilizado o método descrito por Schaus et al. (1997) para quantificar as taxas de excreção das larvas de *Phylloicus* sp. Para cada bloco experimental, após 9 dias, todas as larvas de cada tratamento experimental foram capturadas e imediatamente mantidas em recipientes plásticos de 200ml preenchidos com 100ml de água mineral. Amostras de água mineral foram coletadas para quantificar a concentração de nutrientes inicial. As larvas foram incubadas por 60 a 65min. Ao final das incubações, os animais foram removidos e as amostras de água foram filtrados em membrana Whatman GF/F para remover fezes e outras partículas, e em seguida, estocados em frascos plásticos sob congelamento até o momento da análise química.

As amostras filtradas do experimento de excreção foram analisadas para amônia (NH₃) e ortofosfato (PO₄⁻³) utilizando o método de salicilato-hipoclorito (Golterman, Clymo, & Ohnstad 1978) e amônio-molibdato (Strickland & Parsons, 1968), respectivamente. A taxa de excreção foi expressa por unidade de massa específica (grama de indivíduo), r_{ex} , calculada da seguinte forma:

$$r_{ex} = ([N_{final}] - [N_{inicial}]) / VTB$$

Onde, $[N_{\text{inicial}}]$ é a concentração de nutriente inicial, NH_3 ou PO_4^{-3} , e $[N_{\text{final}}]$ é a concentração de nutriente final, NH_3 ou PO_4^{-3} , V é o volume do recipiente em litros, T é o tempo de incubação em horas e B é a massa total de peso seco de *Phylloicus* em gramas.

3. Estimativa de conteúdo e estequiometria de nutrientes do corpo dos indivíduos de *Phylloicus* sp.

Para a quantificação do conteúdo dos nutrientes no corpo das larvas os indivíduos foram secos a 60°C por no mínimo 48h, pesados em balança (precisão de $100\mu\text{g}$) e macerados até a obtenção de um pó fino. A análise de carbono de amostras sólidas foi feita utilizando-se analisador de carbono (TOC-VCPH Shimadzu com unidade de combustão sólida SSM-5000A), que utiliza o método de oxidação catalítica por combustão à 900°C . Amostras sólidas também foram digeridas em solução supersaturadas de persulfato de potássio ($\text{K}_2\text{S}_2\text{O}_8$) para converter as partículas de N e P à nitrato (NO_3^-) e ortofosfato (PO_4^{-3}), respectivamente. NO_3^- foi analisado em equipamento Shimadzu TOC com módulo de leitor de nitrogênio dissolvido, e o PO_4^{-3} utilizando método de amonio-molibdato (Strickland & Parsons, 1968). O conteúdo de N e P no tecido do corpo das larvas de *Phylloicus* foi determinado baseado no peso seco das amostras utilizadas para as análises químicas e expressas em N e P (μg) por peso seco total de tecido (mg).

Perda de massa foliar

Em cada bloco experimental, trezentos e oitenta discos foliares de cada espécie vegetal estudada foram cortados com broca de cortiça, pesados em balança de precisão ($100\mu\text{g}$) para a quantificação do peso úmido e distribuídos em 10 conjuntos de 8 discos sobre os substratos dos diferentes aquários. Estes discos foram fixados no substrato do aquário com auxílio de alfinetes e fragmentos de borrachas de colorações variadas a fim de facilitar a identificação dos mesmos. Discos foliares homólogos aos utilizados nos experimentos foram retirados, referentes a cada espécie, para a correção da porcentagem de umidade inicial (peso seco inicial), em estufa a 62°C por 48 horas. Em cada aquário foram alocados três “litter bags” de malhas finas ($0,5\text{ mm}$ de abertura) contendo 6 discos foliares de cada espécie, a fim de verificar o efeito da ausência da atividade de fragmentação realizada pelos invertebrados sobre a comunidade microbiana.

Depois de 9 dias experimentais, os discos foliares de cada tratamento foram secos a frio através de um liofilizador, a fim de conservar a comunidade microbiana e posteriormente pesados em balança de precisão (100µg) para a mensuração do peso seco final. A perda de massa foliar (PMF) foi calculada em cada tratamento através da subtração entre o peso seco inicial e o peso seco final dos discos expostos a fragmentação dos *Phylloicus* sp. Deste valor foi subtraído a perda de massa foliar dos discos não expostos a fragmentação, cuja perda pode ter sido ocasionada por lixiviação e atividade microbiana.

Quantificação da comunidade microbiana

Após a retirada e secagem a frio dos discos foliares, ao final de cada bloco experimental, os discos fixados no substrato e nas malhas finas foram agrupados em dois conjuntos de cinco discos para a estimativa da biomassa microbiana total através da técnica de quantificação de ATP (Abelho, 2005) e biomassa de fungos pela quantificação ergosterol (Gessner, 2005). Um terceiro conjunto de discos foi formado para determinar a massa seca e a massa seca livre de cinzas.

Análises estatísticas

As variáveis respostas [crescimento (biomassa), taxa de sobrevivência, número de pupas dos invertebrados; dados estequiométricos do corpo e das excretas dos fragmentadores; biomassa microbiana total (ATP); biomassa de fungos (Ergosterol) e perda de massa foliar] foram testadas levando em consideração a qualidade do detrito, o risco de predação e a interação entre estes fatores (variáveis explicativas de maior nível hierárquico) através de uma Análise de Variância *SPLIT-PLOT* (SPANOVA), nível de significância $p < 0,05$ (Crawler, 2007). O bloco experimental foi incluído como uma variável explicativa de menor nível hierárquico. A normalidade dos dados foi testada segundo Kolmogorov-Smirnov e quando necessário os dados foram logaritimizados (Massey Junior, 1951).

RESULTADOS

Caracterização dos detritos foliares

A caracterização química dos detritos estudados demonstrou que a espécie *I. laurina* apresentou maiores valores de fibras, celulose, lignina e dureza. Por outro lado, *M. guianensis* apresentou maiores valores de polifenóis. Em relação aos macronutrientes, a espécie *M. guianensis* caracterizou-se por menores conteúdos de N e P, além de maiores razões de C:N e C:P (Tabela 2).

Tabela 2: Caracterização química das espécies de folhas estudadas: Fibras (% g⁻¹ massa seca), Celulose (% g⁻¹ massa seca), Lignina (% g⁻¹ massa seca), Polifenóis (% g⁻¹ massa seca), Dureza (g), Carbono (C: % peso seco), Nitrogênio (N: % peso seco), Fósforo (P: % peso seco).

	<i>Inga laurina</i>	<i>Maprounea guianensis</i>
C	52,27	54,76
N	1,641	0,778
P	0,053	0,028
C:N	31,85	70,386
C:P	986,23	1955,71
N:P	30,96	27,79
Fibras	73,77	40,95
Celulose	29,11	12,46
Lignina	43,56	22,22
Polifenóis	4,79	28,18
Dureza	363,75	145,78

Crescimento e taxa de sobrevivência de *Phylloicus* sp.

Ao final do período experimental, a qualidade do detrito não alterou o crescimento dos *Phylloicus* sp. (SPANOVA, $F_{1,18} = 4,369$, $p = 0,0511$). Porém, influenciou a taxa de sobrevivência (SPANOVA, $F_{1,18} = 6,113$, $p = 0,0236$) e o número de pupas (SPANOVA, $F_{1,18} = 5,357$, $p = 0,0327$), sendo que os tratamentos com *M. guianensis* apresentaram os maiores valores. A presença ou ausência de predação não letal não influenciou o crescimento (biomassa; SPANOVA, $F_{1,18} = 2,372$, $p = 0,1409$), taxa de sobrevivência (SPANOVA, $F_{1,18} = 0,170$, $p = 0,6851$) e número de pupas (SPANOVA, $F_{1,18} = 0,214$, $p = 0,6490$) durante o desenvolvimento dos *Phylloicus* sp. (Tabela 3).

Tabela 3: Valores médios e desvio padrão dos parâmetros de desenvolvimento dos *Phylloicus* sp. dos diferentes tratamentos e resultados estatísticos de SPANOVA.

Espécie de folha	Presença/Ausência de predação	Taxa de sobrevivência (%)	Número de Pupas	Crescimento Biomassa (g)
<i>M. guianensis</i>	Ausência	77.08 ± 12.29	1,75 ± 0,5	-0,0002 ± 0,002
	Presença	77.83 ± 17.08	2,0 ± 1,0	0,0007 ± 0,001
<i>I. laurina</i>	Ausência	60.42 ± 12.29	0,0 ± 0,0	-0,0011 ± 0,002
	Presença	62.50 ± 15.81	1,0 ± 0,0	-0,0005 ± 0,002
Estatística				
$P_{\text{esp.folha}}$		0.0236	0.0327	0.0511
$P_{\text{ausência/presença}}$		0.6851	0.6490	0.1409
$P_{\text{esp.folha X ausência/presença}}$		0.4206	0.3668	0.8185

Conteúdo e estequiometria de nutrientes no corpo de Phylloicus sp.

A qualidade do detrito influenciou significativamente a porcentagem de nitrogênio corporal, sendo que os recursos de baixa qualidade (*I. laurina*) resultaram nos maiores valores (SPANOVA, $F_{1,18} = 13,467$, $p < 0,01$). Além disso, a espécie de recurso foliar também exerceu influência sobre a porcentagem de carbono corporal dos *Phylloicus* sp. (SPANOVA, $F_{1,18} = 7,482$, $p = 0,0136$), sendo que os invertebrados alimentados com *M. guianensis* apresentaram os maiores valores. No entanto, a qualidade nutricional não influenciou significativamente a porcentagem de fósforo corporal (SPANOVA, $F_{1,18} = 0,043$, $p = 0,838$; Figura 3).

A qualidade do detrito influenciou significativamente a razão de C/N (SPANOVA, $F_{1,18} = 13,467$, $p < 0,01$) e N/P corporal (SPANOVA, $F_{1,18} = 12,458$, $p < 0,01$). Os invertebrados submetidos aos tratamentos contendo *M. guianensis* apresentaram uma maior razão de C/N corporal e menor razão de N/P em relação *I. laurina*. A presença ou ausência de predação (não-letal) não exerceu influência sobre a razão de C/N (SPANOVA, $F_{1,18} = 1,411$, $p = 0,250$), C/P (SPANOVA, $F_{1,18} = 0,114$, $p = 0,740$) e N/P (SPANOVA, $F_{1,18} = 1,301$, $p = 0,269$; Figura 4).

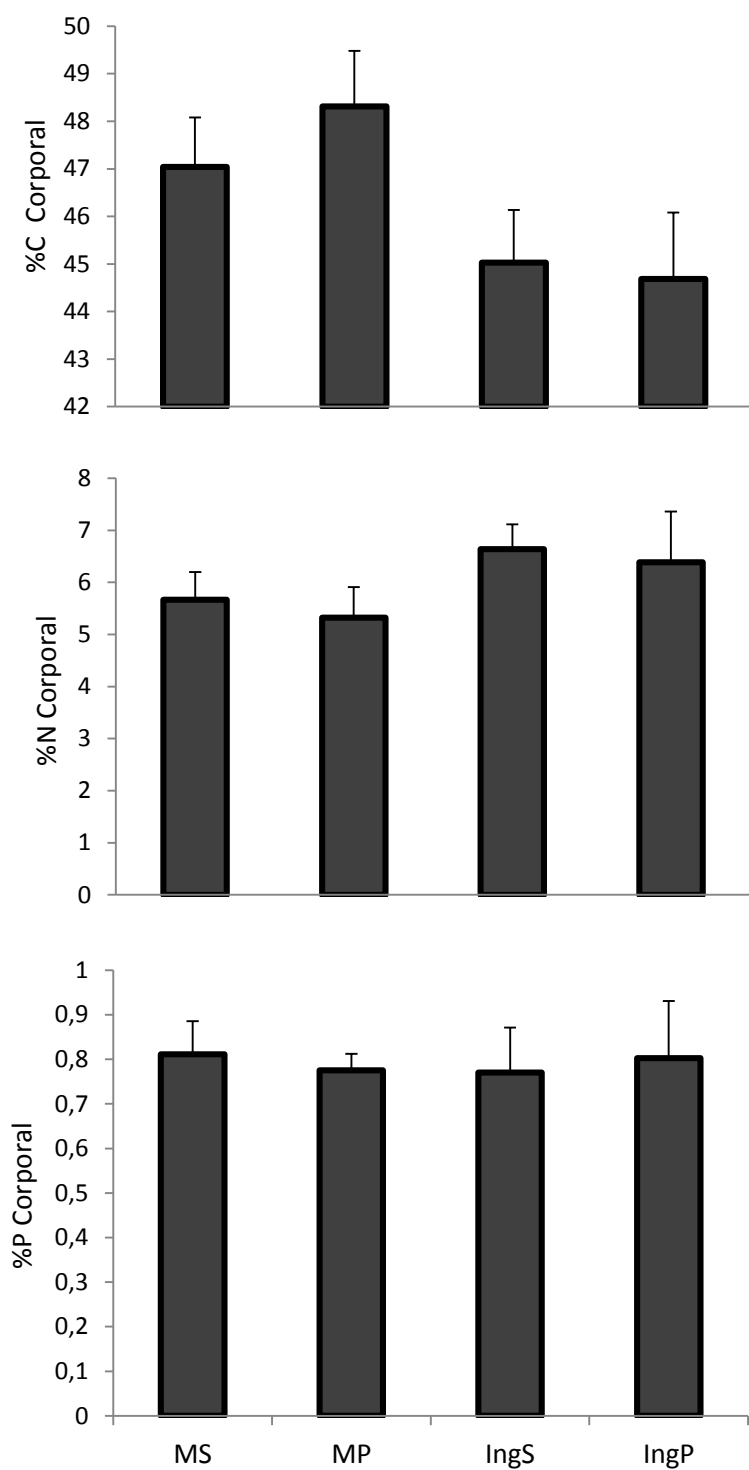


Figura 3. Valores médios e desvio padrão das porcentagens de Carbono (%C), Nitrogênio (%N) e Fósforo (%P) corporais de larvas de *Phylloicus* sp. dos diferentes tratamentos (n = 6).

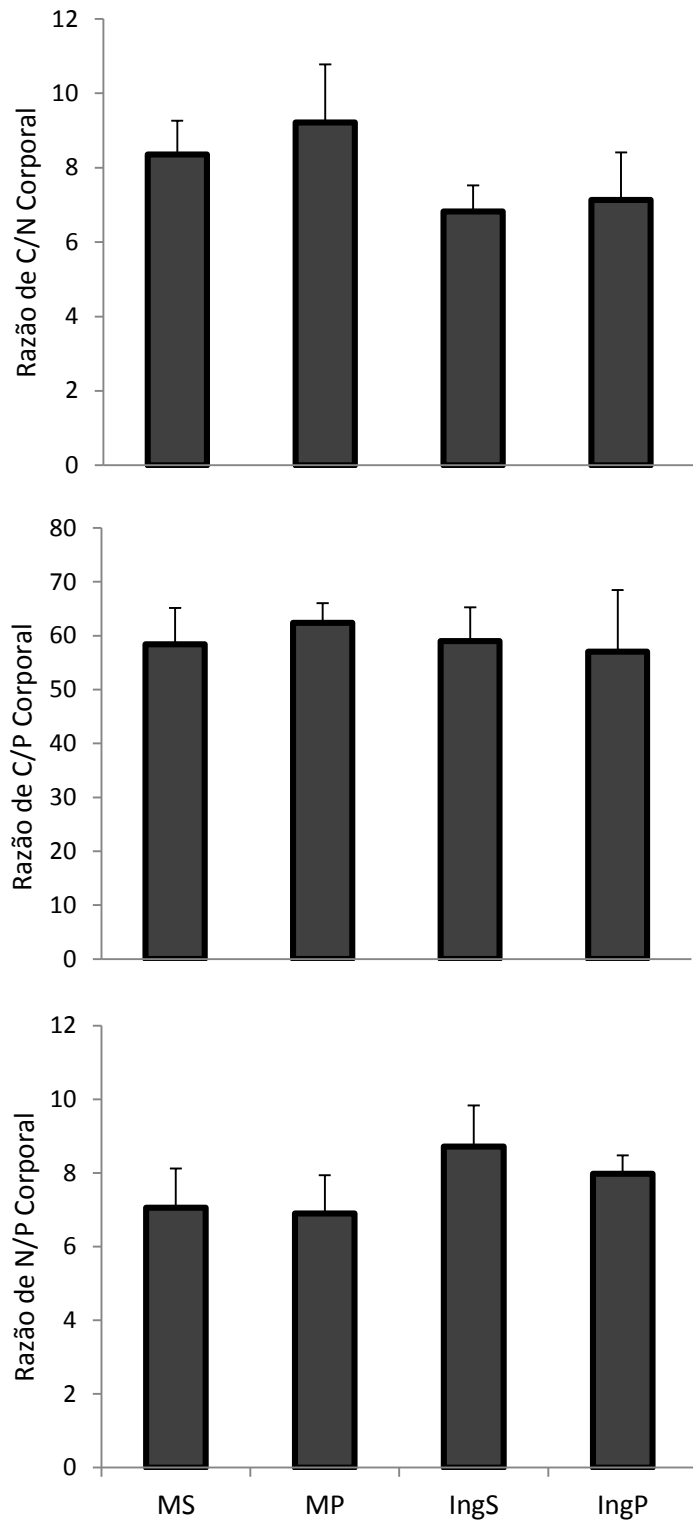


Figura 4. Valores médios e desvio padrão das razões de C/N, C/P e N/P corporais de larvas de *Phylloicus* sp. dos diferentes tratamentos (n = 6).

Estequiometria e taxas de excreção de Phylloicus sp.

A qualidade do detrito não influenciou a taxa de excreção de fósforo (SPANOVA, $F_{1,18} = 0,659$, $p = 0,428$), amônia (SPANOVA, $F_{1,18} = 0,285$, $p = 0,600$) e a razão de N/P (SPANOVA, $F_{1,18} = 0,421$, $p = 0,525$) das excretas dos *Phylloicus* sp. dos diferentes tratamentos. O risco de predação também não influenciou significativamente a taxa de excreção de fósforo (SPANOVA, $F_{1,18} = 2,735$, $p = 0,115$), amônia (SPANOVA, $F_{1,18} = 1,971$, $p = 0,177$). No entanto, observou-se uma influência significativa do risco de predação sobre a razão de N/P das excretas dos *Phylloicus* sp. (SPANOVA, $F_{1,18} = 6,470$, $p = 0,020$; Figura 5).

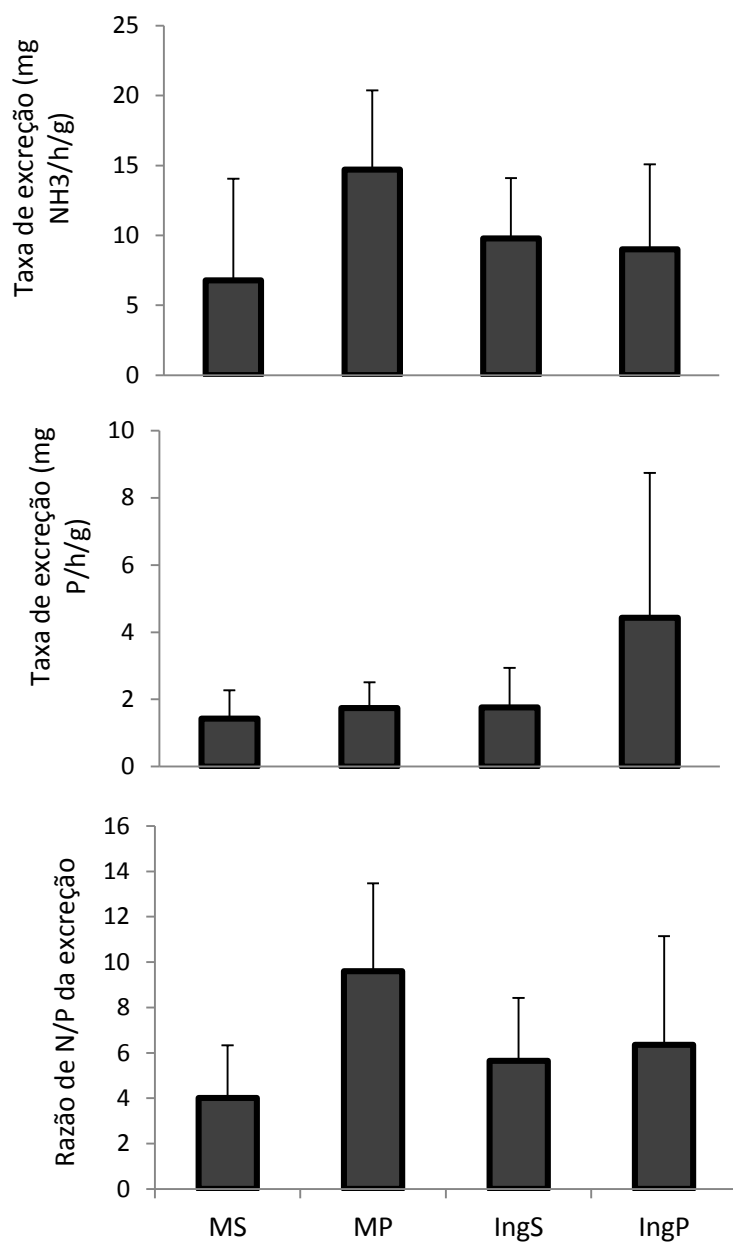


Figura 5. Valores médios e desvio padrão das taxas de excreção de NH₃ e P e razão de N/P das excretas de larvas de *Phylloicus* sp. dos diferentes tratamentos (n = 6).

Porcentagem de Perda de Massa Foliar

A presença ou ausência de predação não letal não influenciou significativamente a porcentagem de perda de massa foliar das espécies estudadas (SPANOVA, $F_{1,18} = 0,037$, $p = 0,850$). No entanto, a qualidade do detrito levou a uma diferença significativa da porcentagem de perda de massa foliar (SPANOVA, $F_{1,18} = 47,483$, $p < 0,001$) (Figura 6).

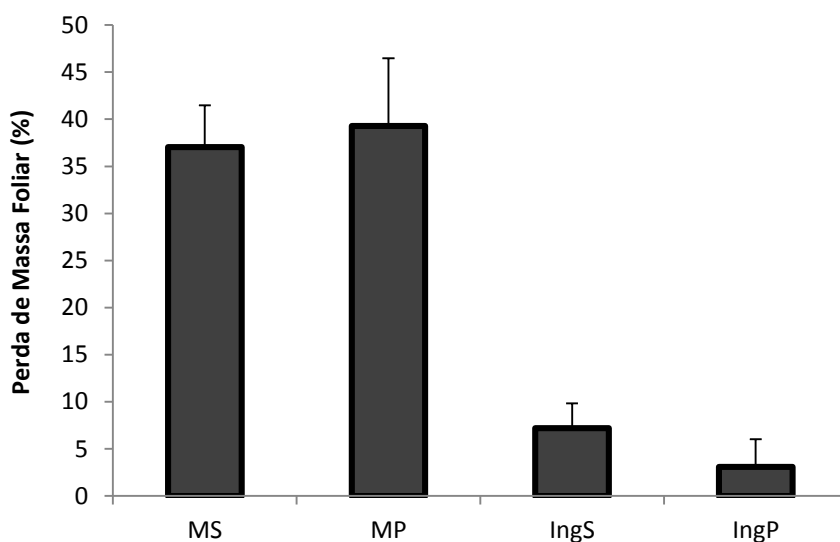


Figura 6. Valores de média e desvio padrão da perda de massa foliar dos diferentes tratamentos ($n = 6$).

Comunidade Microbiana

A qualidade do detrito foliar (SPANOVA, $F_{1,18} = 1,060$, $p = 0,3169$) e a presença ou ausência de predação não letal (SPANOVA, $F_{1,18} = 1,431$, $p = 0,2471$) não influenciaram significativamente a quantidade de ATP dos discos expostos a fragmentação, apesar na interação entre estes fatores terem levado a um valor de p próximo ao nível de significância. No entanto, em discos não expostos a fragmentação, a comunidade microbiana total (ATP) foi significativamente maior em detritos de *M. guianensis* (SPANOVA, $F_{1,18} = 6,141$, $p = 0,023$). Além disso, a espécie foliar influenciou significativamente a colonização fúngica (concentração de Ergosterol) dos discos expostos (SPANOVA, $F_{1,18} = 110,485$, $p < 0,001$) e não expostos à fragmentação (SPANOVA, $F_{1,18} = 39,443$, $p < 0,001$), sendo que os tratamentos com *M. guianensis* apresentaram os maiores níveis deste esterol (Tabela 7).

Tabela 7. Valores de média e desvio padrão de ATP (nmolesATP/g AFDM) e Ergosterol (ug de ergosterol/g AFDM) dos discos expostos (+) ou não (-) a atividade de fragmentação dos diferentes tratamentos e resultados estatísticos de SPANOVA.

Espécie de folha	Presença/Ausência de predação	ATP		Ergosterol	
		Discos submersos (+ fragmentação)	Discos Malha Fina (- fragmentação)	Discos submersos (+ fragmentação)	Discos Malha Fina (- fragmentação)
<i>M.guianensis</i>	Ausência	1,13±0,79	6,63±3,97	423,44±62,86	428,48±79,78
	Presença	3,79±4,29	5,37±5,52	425,43±47,08	505,32±184,01
<i>I.laurina</i>	Ausência	1,41±0,85	0,71±0,25	201,15±24,08	202,62±24,08
	Presença	1,28±0,74	4,68±1,70	228,69±48,61	198,35±10,22
Estatística					
$P_{\text{esp.folha}}$		0,3169	0,0233	< 0,001	< 0,001
$P_{\text{ausência/presença}}$		0,2471	0,3229	0,4680	0,4040
$P_{\text{esp.folha X ausência/presença}}$		0,0771	0,0657	0,5290	0,3520

DISCUSSÃO

Parâmetros de Desenvolvimento e taxa de sobrevivência dos Phylloicus sp.

A maior taxa de sobrevivência apresentado pelos invertebrados expostos a *M. guianensis* pode ser reflexo da maior facilidade de fragmentação desta espécie devido a menor quantidade de compostos estruturais. Isso pode ter contribuído para uma melhor assimilação dos nutrientes deste recurso e manutenção de seu metabolismo basal. Segundo Frost e Elser (2008) a limitação elementar tem levado ao aumento da mortalidade em uma variedade de consumidores heterotróficos.

A característica dos *Phylloicus* sp. de refazerem seus casulos utilizando discos de *M. guianensis* e não de *I. laurina*, também pode ter favorecido a manutenção da sua sobrevivência. A maior quantidade de polifenóis presentes em *M. guianensis*, considerados compostos químicos que protegem o detrito contra ação microbiana (Campbell & Fuchshuber, 1995; Salusso, 2000) pode ter favorecido a reconstrução dos casulos com detritos desta espécie. Esta correlação positiva da utilização de recursos foliares com maiores concentrações fenólicas para construção de casulos, também foi verificado em outros estudos com larvas de *Phylloicus* sp. (Moretti *et al.*, 2009, Ríncon & Martínez, 2006).

A melhor qualidade nutricional de *M. guianensis* também contribuiu para acelerar o processo metamórfico até o estágio de pupa. Os conhecimentos de como o estresse afetam os invertebrados são escassos (Preisser, 2009). O provável estresse gerado pela baixa qualidade do detrito parece ampliar o período de permanência na fase larval. Talvez, isto pode ser uma estratégia diante a situações de estresse, pois uma fase larval mais prolongada pode levar a uma tentativa de ampliar o consumo alimentar e as reservas energéticas destinadas à reprodução, que podem estar diminuídas com a realocação de energia para a manutenção, podem acarretar prejuízos ao desempenho reprodutivo. Estudos abordam que fêmeas expostas à alimentação de baixa qualidade pode levar a realocação de energia da reprodução para a sua manutenção podendo afetar o sucesso reprodutivo individual ou mesmo alterar traços da história de vida (Boggs & Ross, 1993, Twombly *et al.*, 1998). O estresse nutricional materno pode reduzir o conteúdo de energia dos ovos, larvas podem crescer e desenvolver mais lentamente, e estágios pós-larvais podem ser reduzidos (Emler & Hoegh-Guldberg, 1997, Bertram & Strathmann, 1998, Twombly *et al.*, 1998). Assim, é provável que o estresse decorrente da baixa qualidade

nutricional do presente estudo possa alterar em escala temporal o metamorfismo de *Phylloicus* sp. levando estes organismos a adaptações no tempo de permanência da fase larval a fim de não prejudicar a reprodução da espécie.

Conteúdo e estequiometria de nutrientes no corpo e na excreção de Phylloicus sp.

A razão de C:N e N:P do corpo dos *Phylloicus* sp. parece ser influenciado pela composição química dos recursos alimentares. *Phylloicus* sp. alimentados com *I. laurina*, detrito caracterizado por maior conteúdo de N, apresentaram maior razão de N:P e menor razão C:N em relação a *M. guianensis*. Assim, uma vez que as concentrações de P corporais permaneceram constantes, a variação do conteúdo de N do corpo dos invertebrados está relacionada à maior concentração de N do detrito de *I. laurina*. Outros estudos também mostraram que larvas efeméridas (Ephemeroptera – *Ephemerella* sp.) alimentadas com recursos com maior conteúdo de P apresentaram mais P nos tecidos corporais em relação as alimentadas com recursos com baixo conteúdo deste mineral (Frost & Elser, 2002).

Além disso, o maior consumo pelos *Phylloicus* sp. de detritos de alta qualidade, com menor quantidade de compostos refratários e maior proliferação fúngica, pode ter favorecido a elevação da assimilação de compostos orgânicos carbonatos por estes organismos e suas reservas energéticas (ex. lipídios, glicogênio) levando assim a um aumento da porcentagem de carbono corporal. Segundo Frost & Elser (2008) os carboidratos, que desempenham função de reserva (ex: glicogênio) apresentam em sua constituição macroelementar 37% C, 0%N e 0%P e os lipídios, macromoléculas constituídas de ácidos graxos e seus derivados, são extremamente ricos em carbono (70-75%) e apenas certas classes contêm N e P em baixas concentrações. Assim, a maior razão de C:N de *Phylloicus* sp. alimentados com *M. guianensis* pode estar associado tanto ao aumento do consumo deste detrito quanto a menor porcentagem de N presente nesta espécie de recurso foliar.

Apesar de não verificarmos neste estudo uma redução da razão de C:N corporal diante ao risco de predação, isto foi verificado em outras pesquisas, decorrente do aumento na síntese de proteínas de choque térmicos (HSPs), proteínas altamente conservadas ao longo do processo evolutivo, que auxiliam na correta conformação protéica, prevenção de agregação protéica indesejada e transporte protéico através das membranas celulares (Sorensen *et al.*, 2003, Pauwels *et al.*, 2005). A permanência dos

Phylloicus sp. apenas ao risco de predação não letal parece ter sido suficiente para intensificar o catabolismo protéico corporal para a síntese de glicose (gliconeogênese) e levar a um aumento da razão de N/P da excreção. Outros estudos abordam que presas submetidos a estresse tendem a aumentar a demanda energética basal, e assim o consumo principalmente de carboidrato, o que juntamente com intensificação da gliconeogênese pode gerar um aumento da razão de C:N corporal e aumento da razão de N/P da excreção (Hawlena, *et al.*, 2012).

Perda de Massa Foliar x Qualidade do Detrito x Predação

Os *Phylloicus* sp. direcionaram sua atividade exploratória sobre detritos de melhor qualidade. A espécie *M. guianensis* (alta qualidade) apresentou uma menor proporção de fibras e compostos estruturais (lignina, celulose) e menor dureza em relação a *I. laurina*. Outros estudos também verificaram que um maior conteúdo de fibras e polímeros estruturais estão negativamente relacionados com a taxa de decomposição foliar (Valiela *et al.*, 1979; Alemo *et al.*, 2007). Os resultados do presente estudo também corroboram com Navarro *et al.* (2013) que observaram em *Phylloicus* sp., uma preferência alimentar por folhas com menor conteúdo de lignina e celulose. No entanto, não foi verificada uma preferência alimentar de invertebrados fragmentadores por detritos com maior conteúdo de N e P. Isto contraria a tendência de que estes elementos químicos seriam um dos principais fatores responsáveis pela aceleração da taxa decomposição (Alemo *et al.*, 2007; Graça *et al.*, 2001). A espécie *I. laurina*, apesar de apresentar um maior conteúdo de N e P em relação a *M. guianensis*, o seu maior conteúdo em compostos estruturais foi o principal fator de influência sobre a perda de massa foliar, retardando este processo.

Os efeitos não letais dos predadores sobre a taxa de decomposição foliar são pouco explorados e controversos. Tem sido observado que os peixes afetam a decomposição foliar através da redução da abundância de invertebrados fragmentadores (Konishi *et al.*, 2001; Ruetz III *et al.*, 2002; Greig & McIntosh, 2006). No entanto, outros estudos não verificaram efeito de predadores (peixes) sobre a taxa de decomposição foliar (Reice, 1991). Os resultados encontrados no presente estudo sugerem que os sinais químicos dos predadores não foram capazes de acelerar ou retardar a perda de massa foliar. Este resultado corrobora com outros estudos que verificaram que a exposição a estes sinais por um longo tempo não tem um efeito sobre a taxa decomposição foliar (Holomuzki & Hatchett, 1994; Åbjörnsson *et al.*, 2000, Ruetz III *et al.*, 2002). Por outro lado, outros

estudos observaram que os sinais químicos dos peixes podem levar a uma redução inicial da atividade e taxa de processamento foliar por fragmentadores (Short & Holomuzki, 1992; Åbjörnsson *et al.* 2000).

No experimento *in vitro* realizado por Boyero *et al.* (2008) também foi verificado uma redução da resposta de atividade total de fragmentadores quando expostos aos sinais químicos de peixes durante um curto período de tempo (3 min) e uma redução perceptível, mas não significativa da taxa de consumo. Isso sugere que períodos iniciais de exposição a sinais químicos do predador podem levar a uma maior controle top-down entre predador e presa, levando os invertebrados a reduzirem seus movimentos como estratégia anti-predação (Werner & Anholt, 1993) e assim levar a uma redução inicial do consumo foliar.

Comunidade Microbiana

A menor concentração de compostos refratários (lignina, celulose e fibras) de *M. guianensis* foi o fator mais importante em elevar a colonização da comunidade microbiana total (ATP) sobre os discos não submetidos à fragmentação, assim como da comunidade fúngica (Ergosterol) nos discos expostos ou não a fragmentação, apesar deste detrito apresentar menores concentrações de N e P que *I. laurina*. Detritos com elevadas quantidades de compostos estruturais tendem a ser mais refratários e em elevadas concentrações (p.ex. lignina) retardam o processo de decomposição foliar (Gessner, 2005). No entanto, outros estudos relatam uma relação positiva entre a maior quantidade de nutrientes (N e P) no detrito e a intensificação da decomposição (Gessner & Chauvet, 1994; Canhoto & Graça, 1996; Ferreira *et al.*, 2006). Quintão *et al.* (2013) também verificaram uma maior quantidade de fungos hifomicetos em detritos com maior quantidade de N e baixa dureza.

A predação não letal isoladamente não influenciou na biomassa microbiana do presente estudo, seja por uma intensificação de nutrientes via excreção, por uma redução do comportamento de forrageamento e/ou por ambos efeitos que poderiam levar a um aumento da comunidade microbiana. No entanto, outros estudos abordam que a predação pode levar a um aumento da excreção de compostos nitrogenados e, conseqüentemente, a uma maior produção de micro-organismos heterotróficos (Vanni, 2002, Hawlena *et al.*, 2012). Além disso, Stief e Holker (2013) verificaram uma mudança comportamental em quironomídeos expostos a sinais do predador que levou a uma maior exposição das

partículas ao oxigênio, e assim uma estimulação da ciclagem de nutrientes pela maior atividade microbiana.

A associação de detritos de alta qualidade com o risco de predação parece elevar a comunidade microbiana total (ATP), apesar de não ser significativo. O aumento da razão de N/P das excretas dos *Phylloicus* sp., associado a baixa dureza e menor concentração de lignina e celulose de *M. guianensis* pode ter favorecido a uma maior disponibilidade de nutrientes essenciais para o crescimento da comunidade microbiana total (ATP; Canhoto & Graça, 1996; Ferreira *et al.*, 2006; Gessner, 2005). Este crescimento provavelmente heterogêneo sobre a superfície dos discos foliares pode ter levado também a uma exploração alimentar diferenciada do recurso pelos fragmentadores o que levou à um desvio-padrão mais elevado em *M. guianensis*. Isto sugere a presença de um sinergismo positivo entre alta qualidade de detrito e o aumento da razão de N:P dos *Phylloicus* sp. decorrente do risco de predação sobre a comunidade microbiana total. Apesar de fungos serem capazes de obter N e P da coluna d'água (Suberkropp & Chauvet 1995, Suberkropp 1998, Findlay 2010), a maior proliferação destes microorganismos parece estar mais vinculada a menor quantidade de compostos refratários e a baixa dureza do detrito foliar, que requerem menor produção de enzimas extracelulares para degradar polímeros complexos presentes na parede celular, como lignina e celulose (Gessner & Chauvet 1994; Gonçalves *et al.*, 2006).

CONCLUSÕES

Os resultados do presente estudo demonstram que as diferenças na quantidade de compostos estruturais (lignina, celulose) dos detritos foliares são os principais fatores responsáveis pela variação da perda de massa foliar, estequiometria corporal e taxa de sobrevivência dos *Phylloicus* sp. A exposição a detritos de baixa qualidade (*I. laurina*) tende a retardar a atividade de fragmentação dos fragmentadores sobre o recurso, a assimilação de nutrientes importantes para a manutenção de sua sobrevivência, além da predação letal sobre a comunidade fúngica. O risco de predação não letal parece não ser capaz de reduzir a razão de C:N corporal decorrente da produção de proteínas de choque. No entanto, apenas este fator parece ser suficiente para intensificar o catabolismo protéico corporal para a síntese de glicose (gliconeogênese) e levar a um aumento da razão de N/P da excreção, apesar de não levar ao aumento da comunidade microbiana. Assim, o controle *bottom-up* parece exercer um efeito mais forte e direto sobre a sobrevivência,

processo metamórfico, estequiometria corporal e padrões comportamentais de larvas de *Phylloicus* sp. Por outro lado, o controle *top-down* demonstrou um efeito direto apenas sobre a razão de N/P das excretas de larvas de *Phylloicus* sp. o que associado com um detrito de melhor qualidade (*Maprounea guianensis*) contribuiu para um efeito indireto e positivo sobre a comunidade microbiana total.

REFERÊNCIAS

- ABELHO, M. 2001. From litterfall to breakdown in streams: a review. *The Scientific World*. 1: 656:680.
- ABELHO, M. 2005. Extraction and quantification of ATP as a measure of microbial biomass In: Graça, M.A.S.; Bärlocher, F. & Gessner, M.O. (eds), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*, 115-120. Springer. The Netherlands.
- ÅBJÖRNSSON, K.; DAHL, J.; NYSTRÖM, P. & BRÖNMARK, C. 2000. Influence of predator and dietary chemical cues on the behaviour and shredding efficiency of *Gammarus pulex*. *Aquat. Ecol.* 34:379–387.
- ALEMANO, S.; MANCINELLI, G. & BASSET, A. 2007. Detritus Processing in Tri-Trophic Food Chains: a Modelling Approach. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 92(2): 103-116.
- ALLA, J. D. & CASTILHO, M. M. 2007. *Stream Ecology: Structure and function of running waters*, Springer, Dordrecht.
- 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: 331-323.
- BÄRLOCHER, F. & GRAÇA, M. A. S. 2005. Total phenolics. In: M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O.Gessner (eds.), *Methods to study litter decomposition: a practical guide*, 45-48. Springer.
- BERTRAM D. F. & STRATHMANN R. R. 1998. Effects of maternal and larval nutrition on growth and form of planktotrophic larvae. *Ecology*. 79(1):315–327.
- BOGGS, C. L. & ROSS, C. L. 1993. The effect of adult food limitation on life history traits in *Speyeria mormonia* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Ecology*. 74: 433-441.
- BOYERO, L.; RINCÓN, P. A. & PEARSON, R. G. 2008. Effects of a predatory fish on a tropical detritus-based food web. *Ecol. Res.* 23: 649–655.

- 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. JR.; MORETTI, M. S.; CHARÁ-SERNA, A. N.; DAVIES, J. N.; ENCALADA, A.; LAMOTHE, S.; BURIA, L. M.; CASTELA, J.; CORNEJO, A. & LI, A.O. Y. 2012. *Global Ecology and Biogeography*. 21, 134–141.
- BRÖNMARK, C. & HANSSON, L. A. 2000. Chemical communication in aquatic systems: an introduction. *Oikos*. 88: 103-109.
- BRUNO, J. F. & CARDINALE, B. J. 2008. Cascading effects of predator richness. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 6:539–546.
- CAMPBELL, I. C. & FUCHSHUBER, L. 1995. Polyphenols, condensed tannins, and processing rates of tropical and temperate leaves in an Australian stream. *Journal of the North American Benthological Society*. 14: 174–182.
- CANHOTO C. & GRAÇA, M. A. S. 1995. Food value of introduced eucalypt leaves for a Mediterranean stream detritivore: *Tipula lateralis*. *Freshwater Biology*. 34: 209–214.
- CRAWLER, M. J. 2007. *The R Book*. Imperial College London at Silwood Park, UK, John Wiley & Sons, Ltd. 951 p.
- DUFFY, J. E.; CARDINALE, B. J.; FRANCE, K. E.; MCINTYRE, P. B.; THE BAULT, E. & LOREAU, M. 2007. The functional role of biodiversity in food webs: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*. 10:522–538.
- EMLET, R. B. & HOEGH-GULDBERG, W. 1997. Effects of egg size on postlarval performance: experimental evidence from a sea urchin. *Evolution*. 51: 141-152.
- FINDLAY, S. 2010. Stream microbial ecology. *Journal of the North American Benthological Society*. 29:170–181.
- FERREIRA, V.; GRAÇA, M. A. S.; DE LIMA, J. L. M. P. & GOMES, R. 2006. Role of physical fragmentation and invertebrate activity in the breakdown rate of leaves. *Archiv für Hydrobiologie*. 165: 493-513.
- FROST, P. C. & J.J. ELSER, J. J. 2002. Growth responses of littoral mayflies to the phosphorus content of their food. *Ecology Letters*. 5: 232-241.
- FROST, P. C. & ELSER, J. J. 2008. Biological Stoichiometry. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd. www.els.net.

- GESSNER, M. O. & CHAUVET, E. 1994. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology*. 75: 1807-1817.
- GESSNER, M. O. 2005. Ergosterol as a measure of fungal biomass. In Graça, M.A.S.; Bärlocher, F. & Gessner, M.O. (eds), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*, 115-120. Springer. The Netherlands.
- GOLTERMAN, H. L.; CLYMO, R. S. & OHNSTAD, M. A. M. 1978. *Methods for physical and chemical analysis of freshwaters*. 2^o ed. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 213 p. (I.B.P. Handbook, 8).
- GONÇALVES, J. F. JR.; FRANÇA, J. S.; MEDEIROS, A. O.; ROSA, C. A. & CALLISTO, M. 2006. Leaf Breakdown in a Tropical Stream. *International Review of Hydrobiology*. 91: 164-177.
- GRAÇA, M. A. S.; CRESSA, C.; GESSNER, M. O.; FEIO, M. J.; CALLIES, K. A. & BARRIOS, C. 2001. Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. *Freshwater Biology*. 46: 947-957.
- GRAÇA, M. A. S. & ZIMMER, M. 2005. Leaf toughness. In: M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner (eds.), *Methods to study litter decomposition: a practical guide*, 109-113. Springer.
- GREIG, H. S. & MCINTOSH, A. R. 2006. Indirect effects of predatory trout on organic matter processing in detritus-based stream food webs. *Oikos*. 112: 31-40.
- HAWLENA, D. & SCHMITZ, O. J. 2010. Synthesis Physiological Stress as a Fundamental Mechanism Linking Predation to Ecosystem Functioning. *The american naturalist*. 176 (5): 537-556.
- HAWLENA, D.; STRICKLAND, M. S.; BRADFORD, M. A. & SCHMITZ, O. J. 2012. Fear of Predation Slows Plant-Litter Decomposition. *Science*. 336: 1434-1437.
- HEPP, L. U.; BIASI, C.; MILESI, S. V.; VEIGA, F. O. & RESTELLO, R. M. 2008. Chironomidae (Diptera) larvae associated to *Eucalyptus globulus* and *Eugenia uniflora* leaf litter in a Subtropical stream (Rio Grande do Sul, Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia*. 20(4): 345-350.
- HOLOMUZKI J. R. & HATCHETT, L. A. 1994. Predator avoidance costs and habituation to fish chemicals by a stream isopod. *Freshw Biol*. 32:585-592.
- HOLOMUZKI, J. R. & SHORT, T. M. 1988. Habitat use and fish avoidance behaviors by the stream-dwelling isopod *Lirceus fontinalis*. *Oikos*. 52:79-86.

- KONISHI, M.; NAKANO, S. & IWATA, T. 2001. Trophic cascading effects of predatory fish on leaf litter processing in a Japanese stream. *Ecol. Res.* 16:415–422.
- LEITE, G. F. M. 2012. Processos ecológicos em zonas ripárias: o efeito da integridade da vegetação ripária sobre as comunidades aquáticas em riachos de cabeceira. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília. 111 p.
- LETOURNEAU, D. K.; JEDLICKA, J.A.; BOTHWELL, S. G. & MORENO, C. R. 2009. Effects of natural enemy biodiversity on the suppression of arthropod herbivores in terrestrial ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* 40:573–592.
- LIGEIRO, R.; MORETTI, M. S.; GONÇALVES, J. F. JR. & CALLISTO, M. 2010. What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality litter inputs: exposure time or leaf species? *Hydrobiologia.* 654: 125-136.
- MASSEY, F. J. JR. 1951. The Kolmogorov-Smirnov test for goodness of fit. *Journal of the American Statistical Association.* 46: 68-78.
- MARCARELLI, A. M.; BAXTER, C. V.; MINEAU, M. M. & HALL, R. O. 2011. Quantity and quality: unifying food web and ecosystem perspectives on the role of resource subsidies in freshwaters. *Ecology.* 92:1215-1225.
- MARTÍNEZ-PORCHAS, M.; MARTÍNEZ-CÓRDOVA, L. R.; RAMOS-ENRIQUEZ, R. 2009. Cortisol and Glucose: Reliable indicators of fish stress? *Pan-American Journal of Aquatic Sciences.* 4(2): 158-178.
- MORETTI, M. S.; LOYOLA, R. D.; BECKER, B. & CALLISTO, M. 2009. Leaf abundance and phenolic concentrations codetermine the selection of case-building materials by *Phylloicus* sp. (Trichoptera, Calamoceratidae). *Hydrobiologia.* 630 (1): 199-206.
- NAVARRO, F. K. S. P.; REZENDE, R.S. & GONÇALVES, J. F. JR. 2013. Experimental assessment of temperature increase and presence of predator carcass changing the response of invertebrate shredders. *Biota Neotropica* 13: <http://www.biotaneotropica.org.br/v13n4/en/abstract?article+bn00313042013>.
- OBERNDORFER, R. Y.; MCARTHUR, J. V.; BARNES, J. R. et al. 1984. The effect of invertebrate predators on leaf litter processing in an alpine stream. *Ecology.* 65: 1325-1331.
- PAUWELS, K.; STOKS, R. & DE MEESTER, L. 2005. Coping with predator stress: interclonal differences in induction of heat-shock proteins in the water flea *Daphnia magna*. *Journal of Evolutionary Biology.* 18:867–872.

- PERSSON, L. 1999. Trophic cascades: abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road. *Oikos*. 85:385–397.
- POLIS, G. A. & STRONG, D. R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *Am. Nat.* 147:813– 846.
- PREISSER, E. L. 2009. The physiology of predator stress in freeranging prey. *Journal of Animal Ecology*. 78:1103–1105.
- QUINTAO, J. M. B.; REZENDE, R. S. & GONÇALVES, J. F. JR. 2013. Microbial effects in leaf breakdown in tropical reservoirs of different trophic status. *Freshwater Science*. 32: 933-950.
- REICE, S. E. 1991. Effects of detritus loading and fish predation on leafpack breakdown and benthic macroinvertebrates in a woodland stream. *J North Am Benthol Soc.* 10:42–56.
- REID, S. G.; BERNIER, N. J.; PERRY, S. F. 1998. The adrenergic stress response in fish: control of catecholamine storage and release. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C*. 120: 1-27.
- RINCÓN, J. & MARTÍNEZ, I. 2006. Food quality and feeding preferences of *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae). *Journal of the North American Benthological Society*. 25: 209–215.
- ROSENHEIM, J. A. 2007. Intraguild predation: new theoretical and empirical perspectives. *Ecology*. 88:2679–2680.
- RUETZ III, C.R.; NEWMAN, R.M. & VONDRACEK, B. 2002. Top-down control in a detritus-based food web: fish, shredders, and leaf breakdown. *Oecologia*. 132:307–315.
- RUTHER, J.; MEINERS, T. & STEIDLE, J. L. M. 2002. Rich in phenomena-lacking in terms. A classification of kairomones. *Chemoecology*. 12: 161-167.
- SALUSSO, M. M., 2000. Biodegradation of subtropical forest woods from north-west Argentina by *Pleurotus laciniatocrenatus*. *New Zealand Journal of Botany*. 38: 721–724.
- SCHAUS, M. H.; VANNI, M. J.; WISSING, T. E.; BREMIGAN, M. T.; GARVEY, J. E. & STEIN, R. A. 1997. Nitrogen and phosphorus excretion by detritivorous gizzard shad in a reservoir ecosystem. *Limnology and Oceanography*. 42:1386–1397.
- SHORT, T. M. & HOLOMUZKI, J. R. 1992. Indirect effects of fish on foraging behaviour and leaf processing by the isopod *Lirceus fontinalis*. *Freshw Biol.* 27:91–97.

- SORENSEN, J. G.; KRISTENSEN, T. N. & LOESCHCKE, V. 2003. The evolutionary and ecological role of heat shock proteins. *Ecology Letters*. 6:1025–1037.
- STIEF, P. & HOLKER, F. 2006. Trait-mediated indirect effects of predatory fish on microbial mineralization in aquatic sediments. *Ecology*. 87:3152–3159.
- STOKS, R., M.; DE BLOCK; MCPEEK. M. A. 2005. Alternative growth and energy storage responses to mortality threats in damselflies. *Ecology Letters*. 8: 1307–1316.
- STOLER, A. B. & RELYEA, R. A. 2013. Leaf litter quality induces morphological and developmental changes in larval amphibians *Ecology*. 94(7): 1594–1603.
- STRICKLAND, J. D. H. & PARSONS, T. R. 1968. Determination of reactive nitrate. In: *A Practical Handbook of Seawater Analysis*. Fisheries Research Board of Canada, Bulletin. 167: 71-75.
- SUBERKROPP, K. & CHAUVET, E. 1995. Regulation of leaf breakdown by fungi in streams: influences of water chemistry. *Ecology*. 76: 1433-1445.
- SUBERKROPP, K. 1998. Microorganisms and organic matter processing. In *River Ecology and Management: lessons from the Pacific coastal ecoregion*, eds. R.J. Naiman and R.E. Bilby. Springer Verlag, New York. pp. 120-143.
- TWOMBLY, S.; CLANCY, N. & BURNS, C. 1998. Life history consequences of food quality in the freshwater copepod *Boeckella triarticulata*. *Ecology*. 79: 1711–1724.
- VALIELA, I.; KOUMJIAN, L.; SWAIN, T.; TEAL, J. & HOBBIIE, J. 1979. Cinnamic acid inhibition of detritus feeders. *Nature*. 280: 55–57.
- VANNI, M. J. 2002. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 33:341–370.
- VILLANUEVA, V. D.; ALBARIÑO, R. & CANHOTO, C. 2011. Detritivores feeding on poor quality food are more sensitive to increased temperatures. *Hydrobiologia*. 678:155–165.
- 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*. 277:102–104.
- WERNER, E. E. & ANHOLT, B. R. 1993. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *American Naturalist*. 142:242–272.

WINGFIELD, J. C. & RAMENOFSKY, M. 1999. Hormones and the behavioral ecology of stress. Pages 1–51 in P. H. M. Baum, ed. Stress physiology in animals. Sheffield Academic, Sheffield.

CAPÍTULO 4

Padrões comportamentais de *Phylloicus* sp.
(Trichoptera: Calamoceratidae) na cadeia detritica

Padrões comportamentais de *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae) na cadeia detritica

Fernanda Keley Silva Pereira Navarro¹, Luciana Silva Carneiro² e Mariana Caldeira¹ e José Francisco Gonçalves Júnior¹

¹ Universidade de Brasília – UnB

² Universidade Federal do Rio Grande do Norte (RN)

RESUMO

A predação é uma interação alimentar que pode gerar um efeito cascata sobre as funções e interações ecossistêmicas. A predação não letal pode induzir respostas fenotípicas defensivas em relação à exposição de sinais de predação, como alterações de comportamento, morfologia e história de vida. O controle *bottom-up* também pode exercer influência sobre os padrões comportamentais dos invertebrados fragmentadores, em especial em sua atividade de fragmentação. Composições químicas de diferentes de detritos podem influenciar as preferências alimentares e a construção de seus casulos. Neste estudo foram analisados os efeitos individuais e interativos do risco de predação de peixes do gênero *Astyanax* e da qualidade do detrito nos padrões comportamentais de invertebrados fragmentadores do gênero *Phylloicus* (Trichoptera). O desenho experimental foi constituído de dois níveis de risco de predação (ausência e presença) e dois níveis de qualidade do detrito foliar (alta e baixa), em 3 blocos experimentais. A qualidade do detrito influenciou significativamente ($p < 0,05$) os movimentos corporais dos *Phylloicus* sp., sendo que os tratamentos com *Inga laurina* apresentaram maior porcentagem desta categoria comportamental. Os invertebrados expostos a *Maprounea guianensis* permaneceram mais tempo entre os discos foliares. Além disso, as larvas de *Phylloicus* sp. submetidas a predação (não-letal) e a detritos de baixa qualidade ficaram menos tempo dentro do casulo. Diante disso, a qualidade nutricional pode influenciar os padrões comportamentais dos *Phylloicus* sp. sendo que detritos de baixa qualidade associado a predação (não-letal) pode refletir em menor tempo gasto para construção de seu microhabitat, importante para sua sobrevivência, levando a um maior risco de predação. Isso pode refletir negativamente sobre a abundância destes fragmentadores, e assim, sobre o fluxo de energia e matéria em ecossistemas lóticos.

Palavras chaves: comportamento, invertebrado fragmentador, qualidade do detrito, predação não-letal

ABSTRACT

Predation is an interaction food that can generate a cascading effect on ecosystem functions and interactions. The non-lethal predation can induce phenotypic responses in relation to exposure desenfivas signs of predation, such as changes in behavior, morphology and life history. The bottom-up control can also exert a huge influence on the patterns comportamnetais invertebrate shredders, especially in its activity fragmentation. Chemical compositions of different debris can influence food preferences and the construction of their cocoons. This study analyzed the individual and interactive effects of predation risk from fish genus *Astyanax* and quality of detritus in the behavioral patterns of invertebrate shredders gender *Phylloicus* (Trichoptera). The experimental design consisted of two levels of predation risk (absence and presence) and two levels of quality of leaf detritus (high and low) in three experimental blocks. The quality of the waste significantly ($p < 0.05$) body movements of *Phylloicus* sp., and treatments with *Inga laurina* showed a higher percentage of this behavioral category. Invertebrates exposed to *Maprounea guianensis* remained longer among the leaf discs. Furthermore, the larvae of *Phylloicus* sp. subjected to predation (non-lethal) and low grade waste became less time within the cocoon. Therefore, the nutritional quality can influence the behavioral patterns of *Phylloicus* sp. and debris from predation associated with low quality (non-deadly) may reflect a lesser time spent for its construction microhabitat important for their survival time, leading to a higher predation. This may reflect negatively on the abundance of these shredders, and thus on the flow of energy and matter in stream ecosystems.

Keywords: behaviour, invertebrate shredder, quality of detritus, nonlethal predation

INTRODUÇÃO

A predação é uma interação alimentar que pode gerar um efeito cascata sobre as funções e interações ecossistêmicas (Carpenter *et al.*, 2001; Schmitz 2006, 2008; Stief & Holker 2006; Frank 2008; Schmitz *et al.*, 2010). A cascata de predação pode levar a dois tipos de predação: (i) Predação letal em que existem interações consumistas, nos quais os predadores matam e consomem suas presas, alterando a abundância numérica das mesmas e (ii) predação não-letal, em que interações não consumísticas podem induzir respostas fenotípicas defensivas em relação à exposição de sinais de predação (Werner & Peacor 2003; Preisser *et al.*, 2005; Abrams 2007, Tollrian & Harvell, 1999), como alterações de comportamento, morfologia e história de vida. Mudanças nas características comportamentais e morfológicas podem ocorrer dentro ou ao longo de gerações e alterar diretamente a suscetibilidade à predação (Van Buskirk & McCollum, 2000).

A compreensão dos efeitos top-down sobre cadeias alimentares detriticas é escassa, apesar do fato dos detritos serem importantes no fluxo de energia em ecossistemas aquáticos (Polis & Strong, 1996). As teias alimentares detriticas são sistemas dependentes do aporte de material alóctone e por isso os consumidores não regulam o fornecimento de energia ao sistema (Polis & Strong, 1996). Porém, os consumidores podem regular a sua taxa de assimilação. Alguns estudos em teias alimentares à base de detritos no solo (Santos *et al.*, 1981; Wyman 1998) e ecossistemas lóticos (Oberndorfer *et al.*, 1984; Malmqvist, 1993; Konishi *et al.*, 2001) indicaram que os predadores afetam indiretamente a taxa de processamento de matéria orgânica. Por outro lado, o controle *bottom-up* exerce influência sobre os consumidores, principalmente os invertebrados fragmentadores. A atratividade do detrito foliar aos fragmentadores depende da composição química, estrutura física, colonização microbiana e do nível de degradação do detrito, que pode variar de acordo com o tempo de exposição na água (Ligeiro *et al.*, 2010). Estas características podem influenciar a sua preferência alimentar e a construção de seus casulos (Graça *et al.*, 2001 e Moretti *et al.*, 2009).

O invertebrados fragmentadores desempenham um papel chave no processo de decomposição foliar em riachos temperados (cerca de 25% da perda de massa foliar), transformando a matéria orgânica particulada grossa em matéria orgânica particulada fina, que poderá ser utilizada por outros organismos (Petersen & Cummins 1974; Wallace *et al.*, 1982; Cuffney *et al.*, 1990; Newman, 1990; Allan & Castillo, 2007). Além disso, os detritos foliares podem servir de refúgio, minimizando o risco de predação em relação

àqueles invertebrados que vivem apenas sobre outros substratos (Holomuzki & Hoyle, 1990; Reice, 1991). Embora a contribuição destes fragmentadores seja bem conhecida em regiões temperadas, a importância destes organismos na decomposição foliar em córregos tropicais vem sendo investigada (Moretti *et al.*, 2009; Navarro *et al.*, 2013).

Diante da escassez de estudos sobre os efeitos dos controles *top-down* e *bottom-up* no comportamento de *Phylloicu* sp. e sua consequência para o fluxo de energia e ciclagem de nutrientes em ecossistemas lóticos, neste estudo foram avaliadas quatro hipóteses: (1) Invertebrados fragmentadores submetidos à alta qualidade de detrito apresentarão maior exploração deste recurso tanto para alimentação quanto para construção de casulos, além de apresentarem uma maior plasticidade e atividade comportamental. (2) O risco de predação induzirá respostas de estresse às larvas de *Phylloicus* sp. levando a uma elevação do metabolismo basal e dos movimentos corporais, principalmente os ondulatórios, além de elevarem a ocorrência de comportamentos contra pressão de predação. (3) A interação de recursos de baixa qualidade com a presença de predação (não-letal) acarretará um sinergismo negativo sobre os padrões comportamentais, levando a uma redução geral dos padrões comportamentais a fim de tentar manter seu metabolismo basal.

MATERIAL E MÉTODOS

Seleção e caracterização das espécies de plantas

As espécies de folhas selecionadas foram *Maprounea guiananensis* e *Inga laurina*, ambas encontradas no córrego Capetinga. Estas espécies diferem-se em suas características químicas e estequiométricas (*I.laurina*: N: 1,641% peso seco, P: 0,053% peso seco, C:N 31,85, C:P 986,23, fibras 73,77% g⁻¹ massa seca, celulose 29,11% g⁻¹ massa seca, lignina 43,56 % g⁻¹ massa seca, polifenóis 4,79% g⁻¹ massa seca, dureza 363,75g; *M.guianensis*: N: 0,778% peso seco, P: 0,028% peso seco, C:N 70,38, C:P 1955,71, fibras 40,95% g⁻¹ massa seca, celulose 12,46% g⁻¹ massa seca, lignina 22,22% g⁻¹ massa seca, polifenóis 28,18% g⁻¹ massa seca, dureza 145,78) (Navarro *et al.*, Capítulo 3, dados não publicados).

Desenho experimental

Invertebrados fragmentadores do gênero *Phylloicus* sp. (Trichoptera) foram expostos a risco de predação não letal, através de sinais químicos dos peixes *Astyanax* sp., considerado predador natural destes fragmentadores em rios do cerrado, segundo Leite (2012). As larvas de *Phylloicus* sp. foram coletados por “busca ativa”, com auxílio de uma peneira, e posteriormente alocados em um vidro contendo água do córrego Capetinga (15° 57' 32" S, 47° 56' 33" W, localizado na Fazenda Água Limpa da UnB, Brasília, DF), entre os meses Agosto e Outubro de 2012. Os peixes *Astyanax* sp. foram coletados utilizando rede de arrasto e colocados em sacos plásticos contendo água e oxigênio. Os organismos aquáticos foram transportados até o laboratório de Limnologia do Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília (UnB) onde permanecem em aquários por um período de aclimação de 24h.

Para a realização do experimento, aquários de 60L com dimensões de 50cm x 35 cm x 34cm, foram preenchidos com água mineral, a fim de evitar a presença de sinais químicos de outros organismos aquáticos que pudessem levar a alterações nos padrões comportamentais das larvas de *Phylloicus* sp. Os parâmetros de qualidade de água (oxigênio dissolvido, pH, temperatura e condutividade) foram mensurados diariamente. O oxigênio dissolvido e a temperatura foram mensurados por oxímetro digital (Jenway 970), o pH através de pHmetro digital (PHTEK®) e a condutividade através de condutivímetro (Quimis®) (Tabela 1). O fluxo de água foi simulado por bombas submersas, a fim de simular o fluxo lótico do ambiente natural. Os níveis de oxigênio foram mantidos com auxílio de aeradores e o fotoperíodo permaneceu em 12h de Luz: 12 h de Escuro.

Tabela 1: Valores médios e desvio padrão dos parâmetros físico-químicos da água dos aquários experimentais.

Parâmetros físico-químicos da água	(Média ± DP)
pH	7.92 ± 0.07
Oxigênio Dissolvido (mg/L)	11.89 ± 0.99
Condutividade Elétrica (µS/cm)	11.57 ± 3.41
Temperatura	20.39 ± 0.27

O desenho experimental foi constituído de dois níveis de risco de predação (ausência e presença) e dois níveis de qualidade do detrito foliar (alta e baixa), em 3 blocos experimentais. Cada bloco experimental teve duração de 9 dias e foi formado por quatro tratamentos com 2 réplicas: (IngS) 80 discos foliares de detrito de baixa qualidade + 8 invertebrados fragmentadores; (IngP) 80 discos foliares de detrito de baixa qualidade + 8 invertebrados fragmentadores + 3 gaiolas plásticas com um peixe em cada; (MS) 80 discos foliares de detrito de alta qualidade + 8 invertebrados fragmentadores; (MP) 80 discos foliares de detrito de alta qualidade + 8 invertebrados fragmentadores + 3 gaiolas plásticas com um peixe em cada.

As gaiolas foram feitas de garrafas PET transparentes (\approx 10cm de diâmetro e 15 cm de altura), com suas extremidades fechadas com telas 1mm de malha, e mantidas na superfície dos aquários com auxílio de flutuadores de isopor.

Para a alimentação dos peixes, estes foram retirados das gaiolas e alocados em um aquário de 60L, reservado apenas para este fim. Diariamente, foi fornecido aos peixes ração comercial floclada com 28% de proteína bruta. Este procedimento teve o objetivo de evitar com que os nutrientes contidos na ração e fezes dos peixes interferissem na qualidade da água e nas variáveis a serem analisadas no presente estudo.

Comportamento dos invertebrados fragmentadores

Um etograma foi elaborado a partir de observações prévias dos invertebrados durante 9 dias (Tabelas 2 e 3). O comportamento de três *Phylloicus* sp., escolhidos aleatoriamente, foi quantificado em cada réplica dos diferentes tratamentos. Estas medidas foram tomadas, uma vez durante os 9 dias de cada bloco experimental, em horários alternados (às 9h ou às 16h). Utilizamos o método de animal focal, com registro instantâneo (*scansampling*), com intervalos de 1 minuto durante 20 minutos (Altmann, 1974). Análises qualitativas, através de observações visuais durante os períodos de observação, também foram descritas a fim de complementar os padrões comportamentais dos *Phylloicus* sp.

Análises estatísticas

Os parâmetros comportamentais (variáveis respostas) foram testados levando em consideração a qualidade do detrito, o risco de predação e a interação entre estes fatores (variáveis explicativas de maior nível hierárquico) através de uma Análise de Variância *SPLIT-PLOT* (SPANOVA), nível de significância $p < 0,05$ (Crawler, 2007), sendo que o bloco experimental foi incluído como uma variável explicativa de menor nível hierárquico. A normalidade dos dados foi testada segundo Kolmogorov-Smirnov e quando necessário os dados foram logaritimizadas (Massey Junior, 1951).

Tabela 2: Repertório comportamental de invertebrados fragmentadores (*Phylloicus* sp.).

Categoria	Subcategorias (Siglas)	Descrição
Movimentos Corporais sem deslocamento	MO	Movimento ondulatório corporal horizontal
	ML	Movimento ondulatório corporal lateral
	ACO	Alongamento corporal
	RCO	Retração corporal
	SLCO	Soerguimento lateral do corpo
	ACA	Abaixamento da cauda
	SMA	Soerguimento dos membros anteriores
Posição Corporal	PCV	Posição corporal vertical
	PCHD	Posição corporal horizontal com exposição superior do dorso
	PCHV	Posição corporal horizontal com exposição superior do ventre
Deslocamentos	DF	Deslocamento para frente
	DT	Deslocamento para trás
	DC	Deslocamento para cima
Repouso	RR	Invertebrado parado sem movimentação corporal perceptível
Alimentando	A	Invertebrado consumindo recurso foliar para atender suas demandas energéticas
Construindo casulo	CC	Invertebrado utilizando do recurso foliar para a construção de seu casulo
Comportamento não perceptível	CNP	Invertebrado fora do foco de observação do pesquisador impedindo verificar seu comportamento

Tabela 3: Localização de *Phylloicus sp* nos aquários experimentais.

Categoria (Sigla)	Descrição
SBRDF	Invertebrado sem casulo, sobre disco foliar
SBDF	Invertebrado sem casulo, sob disco foliar
EDF	Invertebrado entre detritos foliares, ou seja dentro do casulo foliar
SBRC	Invertebrado sem o casulo foliar sobre o cascalho
DFC	Invertebrado dentro do casulo com membros anteriores sobre o cascalho
V	Invertebrado sem o casulo em contato com o vidro do aquário
CV	Invertebrado sem o casulo foliar em contato com o cascalho e o vidro do aquário, simultaneamente
DFV	Invertebrado dentro do casulo e em contato com o vidro do aquário
DFCV	Invertebrado dentro do casulo e em contanto com o cascalho e vidro, através dos membros anteriores
CDAG	Deslocamento na coluna d'água

RESULTADOS

Os *Phylloicus* sp. dos diferentes tratamentos apresentaram a mesma tendência dentre o repertório comportamental. A qualidade do detrito influenciou significativamente a porcentagem de movimentos corporais (SPANOVA, $F_{1,18} = 5,832$, $p = 0,0266$). No entanto, não influenciou a porcentagem de deslocamento (SPANOVA, $F_{1,18} = 0,566$, $p = 0,462$), repouso (SPANOVA, $F_{1,18} = 0,222$, $p = 0,643$), alimentação (SPANOVA, $F_{1,18} = 2,295$, $p = 0,147$), construção de casulo (SPANOVA, $F_{1,18} = 1,469$, $p = 0,241$) e comportamento não perceptíveis (SPANOVA, $F_{1,18} = 1,666$, $p = 0,2132$) dos *Phylloicus* sp. dos diferentes tratamentos (Tabela 4).

A qualidade do detrito influenciou significativamente a posição corporal vertical (SPANOVA, $F_{1,18} = 9,670$, $p < 0,01$), sendo que os *Phylloicus* sp. dos tratamentos com *M. guianensis* mantiveram-se uma maior parte do tempo nesta posição em relação aos tratamentos com *I. laurina*. Além disso, os *Phylloicus* sp. expostos a *I. laurina* permaneceram mais tempo em posição corporal com ventre para cima (SPANOVA, $F_{1,18} = 19,427$, $p < 0,001$) em relação a invertebrados expostos a *M. guianensis*. No entanto, a posição corporal horizontal com dorso para cima não foram influenciadas significativamente pela qualidade do recurso foliar (SPANOVA, $F_{1,18} = 0,152$, $p = 0,702$; Tabela 5).

A maioria dos locais dos *Phylloicus* sp. nos mesocosmos não foi influenciado pela espécie de folha, risco de predação e interação entre os mesmos. Além disso, invertebrados sem o casulo em contato com o vidro do aquário não foram observados durante o período experimental. Invertebrados sem casulo e sobre disco foliar; sem o casulo foliar em contato com o cascalho; dentro do casulo e em contato com o cascalho e vidro através dos membros anteriores e na coluna d'água também foram localizações pouco exploradas pelos fragmentadores (Tabela 6).

No entanto, a qualidade do detrito influenciou significativamente na permanência dos invertebrados entre os discos foliares (SPANOVA, $F_{1,18} = 6,615$, $p = 0,019$), sendo que os fragmentadores expostos a *M. guianensis* permaneceram maior tempo dentro do casulo foliar em relação aos tratamentos com *I. laurina*. Somado a isto, uma interação entre a qualidade nutricional e o risco de predação foi verificada em relação a este tempo de permanência no casulo foliar (SPANOVA, $F_{1,18} = 17,865$, $p < 0,001$). Os *Phylloicus* sp. submetidos a predação (não-letal) e a detritos de baixa qualidade ficaram menos tempo dentro do casulo (Tabela 6).

Tabela 4: Valores médios e desvio do repertório comportamental (%) dos diferentes tratamentos e resultados estatísticos de SPANOVA.

Espécie de folha	Presença/Ausência						
	de predação	Movimentos Corporais	Deslocamento	Repouso	Alimentação	Construção de Casulo	Comportamento não perceptível
<i>M. guianensis</i>	Ausência	7,25 ± 4,01	5,27 ± 6,63	48,89 ± 12,28	28,85 ± 9,65	6,39 ± 10,16	3,35 ± 5,00
	Presença	5,48 ± 12,17	3,82 ± 2,33	44,86 ± 17,23	35,31 ± 17,85	2,81 ± 3,17	7,70 ± 3,29
<i>I. laurina</i>	Ausência	8,24 ± 3,03	7,89 ± 3,43	44,90 ± 8,17	26,42 ± 7,54	2,58 ± 4,45	9,96 ± 6,81
	Presença	10,09 ± 0,87	4,27 ± 5,63	53,95 ± 14,15	24,19 ± 8,48	0,88 ± 2,15	6,60 ± 4,74
Estatística							
$P_{\text{esp.folha}}$		0,027	0,462	0,643	0,147	0,241	0,213
$P_{\text{ausência/presença}}$		0,971	0,231	0,648	0,642	0,281	0,819
$P_{\text{esp.folha X ausência/presença}}$		0,139	0,603	0,242	0,344	0,697	0,081

Tabela 5: Valores médios e desvio padrão da posição corporal dos *Phylloicus* sp. (Posição corporal vertical (PCV), Posição corporal horizontal com dorso para cima (PCHD), Posição corporal horizontal com ventre para cima (PCHV)) dos diferentes tratamentos e resultados estatísticos de SPANOVA.

Espécie de folha	Presença/Ausência de predação	PCV	PCHD	PDHV
<i>M. guianensis</i>	Ausência	36,67 ± 9,76	48,41 ± 6,74	11,92 ± 8,56
	Presença	36,43 ± 5,22	55,02 ± 5,94	8,52 ± 3,83
<i>I. laurina</i>	Ausência	23,53 ± 11,02	57,17 ± 8,08	19,30 ± 7,97
	Presença	28,49 ± 16,31	49,60 ± 17,32	21,91 ± 2,76
Estatística				
$P_{\text{esp.folha}}$		< 0,010	0,702	< 0,001
$P_{\text{ausência/presença}}$		0,826	0,914	0,867
$P_{\text{esp.folha X ausência/presença}}$		0,303	0,111	0,219

Tabela 6: Valores médios e desvio padrão da localização dos *Phylloicus* sp. dos diferentes tratamentos e resultados estatísticos de SPANOVA.

Espécie de folha	Presença/Ausência de predação	SBRDF	SBDF	EDF	SBRC	DFC	CV	V	DFV	DFCV	CDAG
<i>M. guianensis</i>	Ausência	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	67,12 ± 6,98	3,68 ± 12,59	6,39 ± 10,16	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	24,29 ± 15,71	-0,25 ± 0,62	0,40 ± 1,59
	Presença	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	86,23 ± 9,57	0,81 ± 1,97	2,81 ± 3,17	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	9,00 ± 14,04	0,00 ± 0,00	0,16 ± 0,79
<i>I. laurina</i>	Ausência	0,00 ± 0,00	4,43 ± 10,8	74,80 ± 8,70	4,21 ± 10,30	2,58 ± 4,45	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00	9,23 ± 16,21	0,00 ± 0,00	0,00 ± 0,00
	Presença	1,16 ± 3,67	4,98 ± 8,01	54,69 ± 18,10	12,29 ± 9,95	0,88 ± 2,15	-0,82 ± 2,00	0,00 ± 0,00	20,97 ± 19,62	1,27 ± 3,18	0,00 ± 0,00
Estatística											
$P_{\text{esp.folha}}$		0,444	0,104	0,019	0,153	0,352	0,331	---	0,813	0,251	0,139
$P_{\text{ausência/presença}}$		0,444	0,922	0,915	0,525	0,647	0,331	---	0,786	0,251	0,887
$P_{\text{esp.folha X ausência/presença}}$		0,444	0,922	< 0,001	0,190	0,876	0,331	---	0,050	0,436	0,846

DISCUSSÃO

A baixa qualidade de detrito como *I. laurina*, levou os *Phylloicus* sp. a ampliarem significativamente a porcentagem de movimentos corporais, principalmente os movimentos ondulatórios corporais, reflexo, possivelmente devido ao aumento da taxa respiratória pela deficiência nutricional ligada a dificuldade de fragmentação deste recurso. Larvas de insetos respiram voluntariamente através destes movimentos ondulatórios corporais, que criam um fluxo de água sobre as brânquias abdominais (Milne 1938; Wiggins, 2004). Pesquisas com *Daphnia magna* também verificaram um aumento da respiração quando alimentado com dietas deficientes em certos minerais (Darchambeau *et al.*, 2003; Beckerman *et al.*, 2007). Ainda não está claro se este ajuste metabólico é uma mudança transitória e como isto pode afetar os organismos a longo prazo, já que um aumento da taxa respiratória decorrente de deficiência nutricional pode levar a perda de C e sua redução para alocação em crescimento e reprodução (Darchambeau *et al.*, 2003). No entanto, isto pode ser uma evidência da menor abundância e distinta distribuição dos fragmentadores em córregos tropicais, cuja vegetação ripária apresenta uma elevada riqueza (Ribeiro *et al.*, 2001) de detritos com elevada presença de compostos refratários (Gonçalves *et al.*, 2006; Gonçalves *et al.*, 2007).

Os parâmetros comportamentais apresentaram quantitativamente a mesma tendência entre os diferentes tratamentos. O deslocamento para frente foi a subcategoria de deslocamento mais intensa em todos os tratamentos, que representa um reflexo do forrageamento de recursos alimentares. No entanto, a redução da taxa de deslocamento e consumo alimentar pode ser uma estratégia comportamental da presa submetida ao risco de predação (Relyea, 2001), o que não foi verificado no presente estudo. Além disso, os insetos aquáticos (p.ex. *Chironomus riparius*) podem perceber peixes predadores (*Rutilus rutilus*) através de sinais químicos (caimônios) e gastar menos tempo de forrageamento na superfície do sedimento (Stief & Holker, 2006).

Os *Phylloicus* sp submetidos a recursos de alta qualidade (*M. guianensis*) tiveram uma maior facilidade de fragmentação independente da presença ou ausência de predação. No entanto, a exploração (consumo) dos discos foliares da espécie *I. laurina* (baixa qualidade) ficou restrita às bordas dos discos foliares. Esta região dos discos é mais favorável à fragmentação. Provavelmente, isto levou a uma similaridade no tempo gasto

para alimentação, verificada entre os tratamentos, mas não a uma semelhança na forma de fragmentação sobre o recurso.

Um consumo de casulos proveniente do ambiente natural pelo próprio *Phylloicus* sp. que o habitava ou por outro indivíduo foi observado. Estudos com larvas de Trichoptera também verificaram o consumo de casulos pertencentes a outros indivíduos quando este apresentava diatomáceas em sua superfície (Williams & Penak, 1980). Este consumo de casulos formados com detritos do ambiente natural levou a uma redução considerável do tamanho dos mesmos, porém não a um consumo total em tratamentos contendo *M. guianensis*. Algumas substituições utilizando discos desta espécie de alta qualidade foram observadas nos casulos. No entanto, nos tratamentos deste estudo contendo *I. laurina*, os *Phylloicus* sp. que tiveram seus casulos originários do ambiente natural consumidos parcial ou totalmente não utilizaram de discos desta espécie para reconstruir seus casulos, possivelmente devido a sua maior dureza e elevada porcentagem de fibras e compostos refratários, que dificultou a fragmentação deste recurso foliar.

A possibilidade de reconstrução do casulo parece estar relacionada à qualidade do recurso foliar. O maior conteúdo de polifenóis, considerados compostos químicos que protegem o detrito contra ação microbiana (Campbell & Fuchshuber, 1995; Salusso, 2000) associado a menor dureza e porcentagem de compostos refratários na espécie *M. guianensis*, favoreceu a reconstrução dos casulos com esta espécie foliar. Esta correlação positiva da utilização de recursos foliares com maiores concentrações fenólicas para construção de casulos, também foi verificado em outros estudos com larvas de *Phylloicus* (Moretti *et al.*, 2009, Ríncon & Martínez, 2006) e parece ser intensificada com a presença de risco de predação não letal, a fim de garantir maior proteção contra os sinais do predador.

Nos tratamentos com *I. laurina*, principalmente na presença de predação não-letal, aqueles invertebrados desprovidos totalmente de casulos utilizaram de estratégias como se manterem sob discos foliares, criando uma espécie de abrigo provisório, ou mesmo penetraram em casulos contendo outro invertebrado para garantir sua sobrevivência, sendo este último relato, até então não abordado na literatura. Este abrigo provisório pode ser uma estratégia para garantir sua sobrevivência e reduzir o gasto energético com a reconstrução de um novo casulo, além de contribuir para levar a uma maior porcentagem de invertebrados na posição horizontal com exposição superior do ventre nos tratamento com *I. laurina* e redução a presença destes organismos entre os discos foliares. O custo para construir um casulo inclui a energia gasta para coleta de

materiais e para a produção da seda pela glândula labial da larva (Okano & Kikuchi, 2009). Isso pode representar uma parte considerável do conteúdo energético total da larva, como por exemplo, 12% da energia de *Potamophylax cingulatus*, durante seu estágio larval (Otto, 1974, Okano & Kikuchi, 2009). A construção de casulos temporários em larvas é comum na natureza, que necessitam cobrir-se rapidamente para se proteger e garantir sua sobrevivência (Lepneva, 1964). Além disso, estudos abordam que presas submetidas à predação tendem a aumentar sua demanda energética e induzir respostas de defesa fenotípica como mudança de habitat (Holomuzki & Short, 1988; Hawlena & Schmitz, 2010; Hawlena *et al.*, 2012,).

Os invertebrados de todos os tratamentos encontraram-se na maior parte do tempo em posição corporal horizontal exposição superior do dorso. Isto reflete a sua preferência em permanecerem dentro de casulos sobre o cascalho seja em repouso ou em atividades de forrageamento. Esta característica possibilita uma maior facilidade de movimentação, rastejamento e aderência de seus membros anteriores sobre o substrato (Gall *et al.*, 2011). Além disso, a presença de invertebrados dentro de casulos aderidos ao dorso do casulo de outro fragmentador se alimentado ou não deste recurso, também contribuiu para ampliar o período dos *Phylloicus* sp. nesta posição horizontal.

A aderência de um invertebrado ao outro possibilitou o surgimento de um aglomerado de *Phylloicus* sp., amontoados uns sobre os outros, sendo que os maiores aglomerados com cerca de 6 indivíduos foram encontrados nos tratamentos com presença de predação (não-letal), independente da qualidade do detrito foliar. Este comportamento pode se tratar de uma estratégia para evitar a predação. Estas observações corroboram com relatos de outras pesquisas que abordam que efeitos da predação podem resultar em mudanças comportamentais a fim de dificultar a imagem de procura, detecção e captura (Lima 1998; Abrams 2000). Além disso, outras pesquisas mencionam que animais em grupo podem levar a uma maior proteção contra predação através da redução da chance de ser selecionado pelo predador, do aumento da chance do predador ser detectado (fenômeno de muitos olhos) reduzindo a necessidade de vigilância, além de levar a confusão do predador (Pulliam, 1973; Lima, 1995; Roberts, 1996).

A presença de um maior número de fragmentadores na posição ventral nos tratamentos com *M. guianensis*, é atribuído, principalmente, a presença de discos na extremidade superior dos alfinetes. As características estruturais da espécie *M. guianensis* responsáveis pela maior leveza dos discos desta espécie, associado ao fluxo hídrico gerado pelas bombas de aeração e submersão possibilitava que um grande número de

discos se encontrassem na parte superior dos alfinetes. Ao contrário, os discos de *I. laurina*, que se localizam em grande parte na extremidade inferior dos alfinetes e acima do cascalho, devido a sua maior dureza responsável pelo maior peso levava os *Phylloicus* sp. a explorarem os recursos sobre o substrato. Esta maior elasticidade de posição corporal impulsionada pela localização dos discos pode também ter contribuído para o maior consumo de recursos de *M. guianensis*. Assim, estes são os primeiros relatos que indicam que a posição corporal horizontal, mais frequente entre estes fragmentadores que exploram recursos sobre o substrato (Moretti *et al.*, 2009), pode variar diante a necessidade de explorar alimentos de melhor qualidade.

CONCLUSÕES

A qualidade nutricional não alterou de forma geral os padrões comportamentais dos *Phylloicus* sp., apesar de refletir em algumas particularidades. No entanto, apesar da porcentagem de exploração alimentar sobre os recursos não variar, foi observado um maior consumo de detritos de melhor qualidade (*M. guianensis*). Detritos de baixa qualidade também foram responsáveis por uma intensificação da porcentagem de movimentos ondulatórios corporais, ao contrário da hipótese de intensificação deste comportamento pelo risco de predação não letal. Além disso, a maior concentração de polifenóis em *M. guianensis*, capaz de garantir um maior efeito antimicrobiano, associado a menor dureza e porcentagem de compostos refratários, levou os *Phylloicus* sp. a utilizarem esta espécie para reconstrução de seus casulos. A predação não letal levou a uma intensificação de comportamentos ligados a proteção da presa contra predador, como maior aglomeração de invertebrados e abrigos provisórios. A interação de detritos de baixa qualidade nutricional e de difícil fragmentação, associado à predação (não-letal) não levou a uma redução dos padrões comportamentais gerais, mas refletiu em um menor número de invertebrados dentro de casulos foliares, o que pode favorecer ao aumento do risco de predação sobre estes fragmentadores. O etograma comportamental pode ser utilizado como uma ferramenta metodológica quantitativa e auxiliar para ampliar os conhecimentos sobre a biologia de invertebrados fragmentadores. No entanto, torna-se necessário associá-lo a métodos de observação visual ou filmagens, que permitem verificar de forma mais descritiva, qualitativa certos detalhes comportamentais (ex. interações intraespecíficas, forma de alimentação dependente do recurso foliar,

mecanismos anti-predação) e assim poder contribuir com evidências que possam explicar a baixa abundância de invertebrados fragmentadores nos córregos tropicais.

REFERÊNCIAS

- ABRAMS, P.A. 2000. The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematic*. 31: 79-105.
- ABRAMS, P. A. 2007. Habitat choice in predator-prey systems: Spatial instability due to interacting adaptive movements. *Am Nat*. 169:581-194.
- ALLAN, J. D. & CASTILHO, M. M. 2007. *Stream Ecology: Structure and function of running waters*, Springer, Dordrecht.
- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, Leiden. 40: 227-267.
- BECKERMAN, A. P.; WIESKI, K. & BAIRD, D. J. 2007. Behavioural versus physiological mediation of life history under predation risk. *Oecologia*. 152: 335–343.
- CAMPBELL, I. C. & FUCHSHUBER, L. 1995. Polyphenols, condensed tannins, and processing rates of tropical and temperate leaves in an Australian stream. *Journal of the North American Benthological Society*. 14: 174–182.
- CARPENTER, S. R., COLE, J. J.; HODGSON, J. R.; KITCHELL, J. F.; M. L. PACE, M. L.; BADE, D.; COTTINGHAM, K. L.; ESSINGTON, T. E.; HOUSER, J. N. & SCHINDLER, D. E. 2001. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. *Ecological Monographs*. 71: 163–186.
- CUFFNEY, T. F.; WALLACE, J. B. & LUGTHART, G. H. 1990. Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshw Biol*. 23:281–299.
- CRAWLER, M. J, 2007. *The R Book*. Imperial College London at Silwood Park, UK, John Wiley & Sons, Ltd. 951 p.
- DARCHAMBEAU, F.; FAERØVIG, P. J. & HESSEN, D. O. 2003. How *Daphnia* copes with excess carbon in its food. *Oecologia*. 136: 336–346.
- FRANK, D. A. 2008. Evidence for top predator control of a grazing ecosystem. *Oikos*. 117:1718–1724.

- GALL, B. G.; HOPKINS, G. R. & BRODIE JR, E. D. 2011. Mechanics and Ecological Role of Swimming Behavior in the Caddisfly Larvae *Triaenodes tardus*. *J Insect Behav.* 24:317–328.
- GONÇALVES, J. F.; FRANÇA, J. S.; MEDEIROS, A. O.; ROSA, C. A. & M. CALLISTO. 2006. Leaf breakdown in a tropical stream. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 91(2):164–177.
- GRAÇA, M. A. S. 2001. The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *International Review of Hydrobiology.* 86: 383–393.
- 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.
- HAWLENA, D. & SCHMITZ, O. J. 2010. Synthesis Physiological Stress as a Fundamental Mechanism Linking Predation to Ecosystem Functioning. *The american naturalist.* 176 (5): 537-556.
- HAWLENA, D.; STRICKLAND, M. S.; BRADFORD, M. A. & SCHMITZ, O. J. 2012. Fear of Predation Slows Plant-Litter Decomposition. *Science.* (336): 1434-1437.
- HOLOMUZKI, J. R. & SHORT, T. M. 1988. Habitat use and fish avoidance behaviors by the stream-dwelling isopod *Lirceus fontinalis*. *Oikos.* 52:79-86.
- HOLOMUZKI, J. R. & HOYLE, J. D. 1990. Effects of predatory fish presence on habitat use and diel movement of the stream amphipod, *Gammarus minus*. *Freshw Biol.* 24:509–517.
- KONISHI, M.; NAKANO, S. & IWATA, T. 2001. Trophic cascading effects of predatory fish on leaf litter processing in a Japanese stream. *Ecol Res.* 16:415–422.
- LEITE, G. F. M. 2012. Processos ecológicos em zonas ripárias: o efeito da integridade da vegetação ripária sobre as comunidades aquáticas em riachos de cabeceira. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília. 111 p.
- LEPNEVA, S. G. 1964. Fauna of the U.S.S.R.: Trichoptera 2 no. 1. Larvae and pupae of the suborder Annulipalpia. *Zool. Inst. Akad. Nauk. SSSR. Moscow (N.S.)* 88: 1-566, 773 figs (English translation, 1971).
- LIGEIRO, R.; MELO, A.S. & CALLISTO, M. 2010. Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. *Fresh. Biol.* 55: 424-435.
- LIMA, S. L. 1995. Back to the basics of anti-predatory vigilance: the group size effect. *Anim. Behav.* 49: 11–20.

- LIMA, S. L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience*. 48: 25-34.
- MALMQVIST, B. 1993. Interactions in stream leaf packs: effects of a stonefly predator on detritivores and organic matter processing. *Oikos*. 66: 454–462
- MASSEY, F. J. JR. 1951. The Kolmogorov-Smirnov test for goodness of fit. *Journal of the American Statistical Association*. 46: 68-78.
- MILNE MJ. 1938. Case-building in Trichoptera as an inherited response to oxygen deficiency. *Can Entomol*. 9: 177–180.
- MORETTI, M. S., LOYOLA, R. D., BECKER, B. & CALLISTO, M. 2009. Leaf abundance and phenolic concentrations codetermine the selection of case-building materials by *Phylloicus sp.* (Trichoptera, Calamoceratidae). *Hydrobiologia*. 630 (1): 199-206.
- NAVARRO, F. K. S. P.; REZENDE, R. S. & GONÇALVES, J. F. JR. 2013. Experimental assessment of temperature increase and presence of predator carcass changing the response of invertebrate shredders. *Biota Neotropica*. 13: <http://www.biotaneotropica.org.br/v13n4/en/abstract?article+bn00313042013>.
- NEWMAN, R. M. 1990. Effects of shredding amphipod density on watercress *Nasturtium officinale* breakdown. *Holarct Ecol*. 13:293–299.
- OBERNDORFER, R. Y.; MCARTHUR, J. V. & BARNES, J. R. 1984. The effect of invertebrate predators on leaf litter processing in an alpine stream. *Ecology*. 65:1325–1331.
- OKANO, J. & KIKUCHI, E. 2009. The effects of particle surface texture on silk secretion by the caddisfly *Goera japonica* during case construction. *Animal Behavior*. 77: 595-602. <http://dx.doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.10.027>.
- OTTO, C. 1974. Growth and energetics in a larval population of *Potmophylax cingulatus* (Steph.) (Trichoptera) in a south Swedish stream. *J. Anim. Ecol*.43:339-361.
- PETERSEN, R. C. & CUMMINS, K. W. 1974. Leaf processing in a woodland stream. *Freshw Biol*. 4:343–368.
- POLIS, G. A. & STRONG, D. R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *Am. Nat*. 147:813– 846.
- PREISSER, E. L.; BOLNICK, D. I. & M. F. BENARD. 2005. Scared to death? the effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*. 86:501–509.
- PULLIAM, H. R. 1973. On the advantages of locking. – *J. theor. Biol*. 38: 419–422.

- REICE, S. E. 1991. Effects of detritus loading and fish predation on leafpack breakdown and benthic macroinvertebrates in a woodland stream. *J North Am Benthol Soc.* 10:42–56.
- RELYEA, R. A. 2001. Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators. *Ecology.* 82:523–540.
- RIBEIRO, J. F. & WALTER, B. M. 2001. As matas de galeria no contexto do bioma Cerrado. pp 29 a 47. In: *Cerrado: caracterização e recuperação de Matas de Galeria.* Planaltina, Distrito Federal.
- RINCÓN, J. & MARTÍNEZ, I. 2006. Food quality and feeding preferences of *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae). *Journal of the North American Benthological Society.* 25: 209–215.
- ROBERTS, G. 1996. Why individual vigilance declines as group size increases. – *Anim. Behav.* 51: 1077–1086.
- SALUSSO, M. M. 2000. Biodegradation of subtropical forest woods from north-west Argentina by *Pleurotus laciniatocrenatus*. *New Zealand Journal of Botany.* 38: 721–724.
- SANTOS, P. F.; PHILLIPS, J. & WHITFORD, W. G. 1981. The role of mites and nematodes in early stages of buried litter decomposition in a desert. *Ecology.* 62: 664–669.
- SCHMITZ, O. J. 2006. Predators have large effects on ecosystem properties by changing plant diversity, not plant biomass. *Ecology.* 87: 1432–1437.
- SCHMITZ, O. J. 2008. Herbivory from individuals to ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.* 39: 133–152.
- SCHMITZ, O. J.; HAWLENA, D. & TRUSSELL, G. C. 2010. Predator control of ecosystem nutrient dynamics. *Ecology Letters.* 13 (10): 1199–1209.
- STIEF, P. & HOLKER, F. 2006. Trait-mediated indirect effects of predatory fish on microbial mineralization in aquatic sediments. *Ecology.* 87: 3152–3159.
- TOLLRIAN, R. & HARVELL, C. D. 1999. *The ecology and evolution of inducible defenses.* Princeton University Press, Princeton.
- VAN BUSKIRK, J. & MCCOLLUM, S. A. 2000. Functional mechanisms of an inducible defense in tadpoles: morphology and behavior influence mortality risk from predation. *Journal of Evolutionary Biology.* 13: 336–347
- WALLACE, J. B.; WEBSTER, J. R. & CUFFNEY, T. F. 1982. Stream detritus dynamics: regulation by invertebrate consumers. *Oecologia.* 53:197–200.

- WERNER, E. E. & PEACOR, S. D. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology*. 84:1083-1100.
- WIGGINS, G. B. 2004. Caddisflies, the underwater architects. Toronto (Canada): University of Toronto Press.
- WILLIAMS, D. D. & PENAK, B. L. 1980. Some aspects of case building in *Phryganea cinerea* walker (Trichoptera: Phryganeidae) Anita. *Behav.* 28: 103-110.
- WYMAN, R. L. 1998. Experimental assessment of salamanders as predators of detrital food webs: effects on invertebrates, decomposition and the carbon cycle. *Biodivers Conserv.* 7: 641–650.

Conclusões Finais

- As larvas de *Phylloicus* sp. apresentam uma maior capacidade de fragmentação sobre detritos que contém menor porcentagem de compostos secundários e estruturais, independente das condições de temperatura.
- A presença de carcaça de peixe é capaz de simular o risco de predação sobre os *Phylloicus* sp. e acelerar o comportamento de fragmentação deste invertebrados sobre os recursos de melhor qualidade seja para atender as demandas energéticas decorrentes de um provável estado de estresse ou para a construção de microhabitats que lhe garantam maior proteção e sobrevivência.
- A presença ou ausência de condicionamento dos detritos (colonização microbiana) pode refletir em estratégias de compensação energética diferenciadas diante a elevação de temperatura.
- A exposição dos invertebrados fragmentadores a recursos condicionados parece aumentar a seletividade desta biota decompositora, principalmente em temperaturas intermediárias (24°C).
- Temperaturas acima de 28°C podem levar a uma menor exploração de recursos foliares por parte das larvas de *Phylloicus* sp. tanto para alimentação quanto para construção de casulos, o que pode expô-las a um maior risco de predação dentro de um ambiente *in-situ*.
- A baixa qualidade foliar pode levar as larvas de *Phylloicus* sp. a investirem em estratégias fisiológicas e comportamentais a fim de reduzir as consequências fisiológicas decorrentes de um estresse nutricional e garantir a manutenção do equilíbrio homeostático, sua produção e sobrevivência.
- A submissão de *Phylloicus* sp. à presença de predação não letal apesar de não levar a uma influência direta sobre a perda de massa foliar é capaz de levar a estratégias comportamentais que levem a uma redução do risco de predação.
- A interação de detritos de baixa qualidade nutricional e de difícil fragmentação, associado à predação (não-letal) pode refletir em menor tempo gasto para construção de seu microhabitat, importante para sua sobrevivência, levando a um maior risco de predação. Isso pode refletir negativamente sobre a abundância destes fragmentadores, e assim, sobre o fluxo de energia e matéria em ecossistemas lóticos.

- A manutenção da qualidade e quantidade de organismos presentes nos níveis tróficos interligados aos invertebrados é importante para garantir um crescimento dinâmico e natural da população de fragmentadores, e assim sua participação na ciclagem de matéria em ecossistemas lóticos.
- A preservação da vegetação ripária natural e o equilíbrio dos eventos naturais que auxiliam no aporte e na qualidade de matéria orgânica para os ambientes lóticos são importantes para garantir recursos com teores nutricionais ideais, os quais permitem aos invertebrados manterem seu equilíbrio comportamental e sua homeostase estequiométrica. A alteração da qualidade nutricional pode levar, além de alterações nos requerimentos energéticos, prejuízos nas estratégias de proteção contra predação, como construção de casulos, elevando a pressão de predação, o que pode levar a prejuízos na dinâmica do processo de decomposição.
- O controle *bottom-up* parece exercer um efeito mais forte e direto sobre a sobrevivência, processo metamórfico, estequiometria corporal e padrões comportamentais de larvas de *Phylloicus* sp. Por outro lado, o controle *top-down* demonstrou um efeito direto apenas sobre a razão de N/P das excretas de larvas de *Phylloicus* sp. o que associado com um detrito de melhor qualidade (*Maprounea guianensis*) contribuiu para um efeito indireto e positivo sobre a comunidade microbiana total.

Perspectivas Futuras

Recomenda-se os seguintes tópicos a serem avaliados em experimentos futuros:

- Taxas de respiração e respostas fisiológicas e metabólicas ligadas ao estresse térmico, nutricional e risco de predação.
- Interação entre qualidade nutricional e risco de predação sobre o desenvolvimento e a realocação energética de todos os estágios metamórficos de *Phylloicus* sp. e o impacto destes fatores sobre o ciclo reprodutivo da espécie.
- Interação dos fatores bióticos e abióticos que podem alterar os padrões estequiométricos e suas consequências na cadeia detritica em córregos tropicais.
- Mecanismos que podem ser utilizados por estes organismos para manter sua homeostase estequiométrica diante a variações em sua qualidade nutricional.
- Consequências a longo prazo do aumento da razão de N:P da excreção das larvas de *Phylloicus* sp. sobre os microorganismos, tanto a nível de biomassa quanto a nível de esporulação (reprodução).
- Alterações dos padrões comportamentais de *Phylloicus* sp. quando expostos a risco de predação *in situ*.
- Aperfeiçoamento de métodos destinados a ampliar os conhecimentos sobre os padrões comportamentais de *Phylloicus* sp. a fim de gerar mais evidências que expliquem a baixa abundância de invertebrados fragmentadores nos córregos tropicais.