



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós Graduação em Ecologia

**INFLUÊNCIA DA QUALIDADE DO DETRITO FOLIAR NO PROCESSO DE
DECOMPOSIÇÃO EM UM CÓRREGO DE ALTITUDE DA SERRA DO CIPÓ, MG**

Elisa Araújo Cunha Carvalho Alvim

Orientador: Prof. Dr. José Francisco Gonçalves Júnior

Brasília – DF
Fevereiro de 2012.



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós Graduação em Ecologia

**INFLUÊNCIA DA QUALIDADE DO DETRITO FOLIAR NO PROCESSO DE
DECOMPOSIÇÃO EM UM Córrego de Altitude da Serra do Cipó, MG**

Elisa Araújo Cunha Carvalho Alvim

Orientador: Prof. Dr. José Francisco Gonçalves Júnior

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Linha de Pesquisa: Ecologia de Ecossistemas

Brasília – DF
Fevereiro de 2012.



Dissertação de Mestrado

ELISA ARAÚJO CUNHA CARVALHO ALVIM

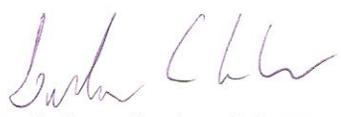
Título:

“Influência da qualidade do detrito foliar no processo de decomposição em um córrego de altitude da Serra do Cipó, MG”.

Banca Examinadora:


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


Prof. Dr. Geraldo Wilson Aponso Fernandes
Membro Titular
UFMG


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


Profa. Dra. Gabriela Bielefeld Nardoto
Membro Suplente
FUP/UnB

Brasília, 29 de fevereiro de 2012.

*Às preciosidades em minha vida,
minha mãe e minhas irmãs,
com todo amor e carinho!*

*"Quem quiser ter um céu sem
tempestades ou caminho sem
acidentes, não terá grande êxito na
sua existência."*

(Augusto Cury)

AGRADECIMENTOS

Ao atingir um objetivo, uma pessoa nunca luta sozinha, não sofre sozinha e não ganha sozinha. A colaboração de algumas pessoas foi essencial para que eu tivesse sucesso nessa árdua tarefa e merece a minha eterna gratidão.

A Deus, primeiramente, por guiar todos os meus passos e me dar forças para superar todas as dificuldades.

Ao professor Dr. José Francisco Gonçalves Júnior pela confiança, oportunidade, muita paciência para tirar dúvidas (pelo menos 10 vezes da mesma coisa) e por ter me acolhido, mesmo eu sendo uma desconhecida.

Aos membros da banca examinadora, Geraldo W. Fernandes, Ludgero C. G. Vieira e Gabriela B. Nardoto por terem aceitado o convite e pela leitura, sugestões e contribuições para um trabalho melhor.

À minha mãe, Ana Maria, e irmãs, Olívia e Carol pela cumplicidade, incentivo, e imensurável amor! Enfim, por simplesmente ser a melhor família que eu poderia ter! Mãe obrigada pela sua disponibilidade incondicional e sua paciência nas horas difíceis!

Ao Diogo por estar ao meu lado, faça chuva faça sol, em todos os momentos, pela paciência (olha que tem que ser beem grande). Por tornar meus dias, cada dia melhores. Obrigada pelo teu amor, meu namorado! E é isso que a gente tem, é espontâneo, surgido em si mesmo, natural, sem máscaras, voluntário! Te amo elevado ao infinito!!!!

Ao meu pai, meus avós, tio Fábio, madrinha Cidinha e primos/irmãos Gui e Gabi pelo suporte, por todo o carinho e paciência sempre!

A minha família postiça (será que depois de 5 anos é tão postiça assim!?!?): Lena, Anne, Favem Faíne, Mário, tia Fafá e vizinha. Agradeço imensamente por todo o carinho e suporte!

Aos amigos que conheci nesses últimos dois anos durante o mestrado: Joseph pela amizade e afeto incondicional e por simplesmente fazer parte da minha vida (pra quem veio pra Brasília sem querer fazer amizade, saiu daqui com uma irmã!); Dieguito por ser um exemplo de dedicação, competência e, principalmente, pelo carinho e confiança; Chefinho pelas boas risadas no laboratório, por me agüentar nos momentos de “crise” e por tantas horas passadas tentando traduzir os protocolos que acabaram resultando numa amizade e cumplicidade verdadeira; Beibinha por todos os momentos

de descontração e sucesso no laboratório e, principalmente, no campo; Gabi pela amizade e conselhos maravilhosos, sejam de maquiagem ou como lidar com algumas situações; Si pela confiança, verdadeira amizade e ótimas discussões na copa; Paty pela convivência agradável e paciência por aturar essa menina tão carente; Gustavo pelo seu ótimo humor e sinceridade; (Hiiiiiiiiii) Jimmy e Amanda pelo convívio quase diário e por dividir alegrias, frustrações, ansiedades...; Binho pelas gargalhadas e excelentes tiradas de tempo; Jhonantan por ser meu exemplo de postura científica e por toda a ajuda na parte estatística desse trabalho; Áurea pela imensa generosidade e bom-humor. Enfim, agradeço vocês por tudo e garanto que serão eternizados nas minhas memórias e na minha vida!!!!

À amiga e eterna orientadora Dra. Luciana de Mendonça Galvão por nunca deixar de acreditar em mim e me apresentar às maravilhas do mundo da Limnologia. Além de me guiar nessa trajetória, saindo de comunidades bentônicas até alcançar os processos ecológicos! Com sua amizade e confiança aprendi a ser cientista!

À amiga Ana Carolina pela leitura e revisão da dissertação, além das sugestões e broncas, sempre bem-vindas e da eterna amizade, quase irmãs eu diria!

Às amigas antigas, porém eternas, que vou levar comigo por toda a minha vida (em ordem alfabética para evitar a confusão): Ana, Cadu, Cissa, Dudinha, John, Lião, Naty, Paulinha, Queca, Stella, Taininha, Tom e Valerinha pelo apoio, amizade e compreensão dos momentos em que não pude estar presente. Vocês sabem o quanto foram e continuam sendo importantes na minha caminhada!

Ao pessoal do laboratório de Ecologia de Ecossistemas, onde várias vezes fui pedir alguma coisa e sempre estavam dispostos a ajudar da melhor forma possível! Muito obrigada pela presteza. Além das excelentes horas de conversa na copa do departamento: Gabi, Si, Regina, Vivi, Jimmy, Amanda, Gleide, Dani,...

Ao pessoal do laboratório de Botânica da Universidade Católica de Brasília pela contribuição e empréstimos de material.

Ao pessoal do laboratório de Limnologia da UnB pela ajuda e incentivo.

Ao pessoal do laboratório de Bentos da UFMG pela participação nas coletas, processamento das amostras e ajuda nas análises.

A FAPEMIG/PRONEX por fornecer o suporte financeiro, por meio do projeto “Dimensões Ecológicas e Climáticas da Biodiversidade em *Baccharis*: de moléculas a organismos” (Edital 20/2006; processo: 465/07).

A todos os professores do programa de pós-graduação por todo o conhecimento ecológico transmitido e pela dedicação.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília pelo aperfeiçoamento profissional.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de mestrado.

A todos que, de alguma forma, contribuíram e auxiliaram na realização desse trabalho e a alguém que eventualmente posso ter esquecido.

MUITO OBRIGADA!!!!!!!!!!

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

Figura 1: Esquema da compartimentalização funcional de um ecossistema lótico. Modificado de Cummins, 1974	17
Figura 2: Modelo estrutural e funcional da comunidade microbiana encontrada no biofilme formado na superfície de pedras ou outros objetos submersos no córrego. Modificado de Allan & Castillo, 2007	22
Figura 3: A e B, visão geral da área de estudo	25
Figura 4: Espécies de plantas estudadas. A. <i>Baccharis concinna</i> ; B. <i>B. dracunculifolia</i> ; C. <i>B. platypoda</i> ; e D. <i>Coccoloba cereifera</i>	27

CAPÍTULO I

Figura 1: Localização do Córrego Geraldinho, MG, bacia do São Francisco. Seta indica o local onde o experimento foi instalado	40
Figura 2: Porcentagem (média e erro padrão) do peso remanescente dos detritos de <i>B. concinna</i> e <i>B. dracunculifolia</i> durante o período de incubação do experimento no Córrego Geraldinho	45
Figura 3: Variação das concentrações (média e erro-padrão) de compostos secundários e estruturais nos detritos de <i>B. concinna</i> e <i>B. dracunculifolia</i> durante o período de estudo no Córrego Geraldinho. A) Polifenóis Totais; B) Taninos condensados; C) Celulose; e D) Lignina	47
Figura 4: Variação temporal da concentração de ergosterol (média e erro-padrão) nos detritos de <i>B. concinna</i> e <i>B. dracunculifolia</i> durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho	49
Figura 5: Número total de esporos (média e erro-padrão) de fungos aquáticos nos detritos de <i>B. concinna</i> e <i>B. dracunculifolia</i> durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho	50
Figura 6: Variação temporal da biomassa microbiana total (média e erro-padrão) obtida pelo conteúdo de ATP nos detritos de <i>B. concinna</i> e <i>B. dracunculifolia</i> durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho	50

CAPÍTULO II

Figura 1: Localização do Córrego Geraldinho, MG, bacia do São Francisco. Seta indica o local onde o experimento foi instalado	65
Figura 2: Porcentagem (média e erro-padrão) de peso remanescente dos detritos de <i>Baccharis platypoda</i> e <i>Coccoloba cereifera</i> em função do tempo de incubação do experimento de decomposição no Córrego Geraldinho	70
Figura 3: Variação das concentrações (média e erro-padrão) de compostos secundários e estruturais nos detritos de <i>Baccharis platypoda</i> e <i>Coccoloba cereifera</i> durante o período de estudo no Córrego Geraldinho. A) Polifenóis Totais; B) Taninos Condensados; C) Celulose; e D) Lignina	72
Figura 4: Variação temporal na concentração de ergosterol (média e erro-padrão) nos detritos de <i>Baccharis platypoda</i> e <i>Coccoloba cereifera</i> durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho	73
Figura 5: Número total (média e erro-padrão) de esporos de fungos aquáticos nos detritos de <i>Baccharis platypoda</i> e <i>Coccoloba cereifera</i> durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho	74
Figura 6: Variação temporal da biomassa microbiana total (média e erro-padrão) obtida pelo conteúdo de ATP nos detritos de <i>Baccharis platypoda</i> e <i>Coccoloba cereifera</i> durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho	75
Figura 7: Densidade total (média e erro-padrão) dos invertebrados associados aos detritos de <i>Baccharis platypoda</i> e <i>Coccoloba cereifera</i> durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho	75
Figura 8: Riqueza taxonômica (média e erro-padrão) dos invertebrados associados aos detritos de <i>Baccharis platypoda</i> e <i>Coccoloba cereifera</i> durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho	77
Figura 9: Densidade média relativa dos grupos tróficos funcionais das comunidades de invertebrados associados aos detritos de <i>Baccharis platypoda</i> e <i>Coccoloba cereifera</i> durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho	77

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

Tabela 1: Características químicas e físicas (média±erro padrão) do Córrego Geraldinho durante o experimento (maio a setembro de 2009); n° de amostras = 9	44
Tabela 2: Modelos lineares generalizados para avaliar se a perda de massa, a comunidade microbiana e as características químicas dos detritos variam entre as espécies estudadas, em função do tempo de incubação	46
Tabela 3: Concentração inicial e final (média e erro-padrão) de compostos secundários (polifenóis totais e taninos condensados) e estruturais (celulose e lignina) dos detritos de <i>B. concinna</i> e <i>B. dracunculifolia</i>	48

CAPÍTULO II

Tabela 1: Modelos lineares generalizados para avaliar se a perda de massa, a comunidade microbiana e de invertebrados e as características químicas dos detritos variam entre as espécies estudadas, em função do tempo de incubação	71
Tabela 2: Concentração inicial e final média e erro-padrão de compostos secundários (polifenóis totais e taninos condensados) e estruturais (celulose e lignina) dos detritos de <i>Baccharis platypoda</i> e <i>Coccoloba cereifera</i>	72
Tabela 3: Valores da MANOVA/Wilks, F, Effect GL, Error GL e análise de contraste mostrando os efeitos do detrito, tempo e interação entre esses fatores, considerando cinco variáveis resposta dos grupos funcionais tróficos da comunidade de invertebrados (Coletor-Catador, Coletor-Filtrador, Raspador, Predador e Fragmentador). $p < 0.05$..	78
Tabela 4: Modelos lineares generalizados para avaliar se os grupos tróficos funcionais variam entre as espécies estudadas, em função do tempo de incubação	79
Tabela 5: Invertebrados associados aos detritos de <i>Baccharis platypoda</i> incubados no Córrego Geraldinho durante o processo de decomposição (valor médio ± erro padrão). Co-Ca = coletor-catador, Co-Fil = coletor-filtrador, P = predador, Frg = fragmentador, Rsp = raspador, * = não classificado em grupos tróficos	80
Tabela 6: Invertebrados associados aos detritos de <i>Coccoloba cereifera</i> incubados no Córrego Geraldinho durante o processo de decomposição (valor médio ± erro padrão). Co-Ca = coletor-catador, Co-Fil = coletor-filtrador, P = predador, Frg = fragmentador, Rsp = raspador, * = não classificado em grupos tróficos	81

SUMÁRIO

Formato da dissertação	10
Resumo	11
Abstract	13
1. Introdução Geral	15
1.1. Ecossistemas Aquáticos do Cerrado	15
1.2. O processo de Decomposição em sistemas lóticos	16
1.3. Qualidade química do detrito foliar	19
1.4. O papel dos organismos decompositores	20
1.5. O projeto “Dimensões ecológicas e climáticas da biodiversidade em <i>Baccharis</i> : de moléculas a organismos”	23
2. Hipótese	23
3. Objetivo Geral	24
3.1. Objetivos Específicos	24
4. Área de Estudo	24
5. Espécies Estudadas	26
6. Referências	28
Capítulo I – Decomposição de detritos foliares pequenos em um córrego de altitude .	37
Introdução	38
Material e Métodos	40
Resultados	43
Discussão	51
Conclusão	55
Referências	56
Capítulo II – Invertebrados e micro-organismos associados a detritos foliares em decomposição em um córrego tropical de altitude	63
Introdução	64
Material e Métodos	65
Resultados	69
Discussão	82
Conclusão	85
Referências	85
7. Conclusões	91
8. Perspectivas Futuras	92

FORMATO DA DISSERTAÇÃO

Esta dissertação foi estruturada da seguinte forma: Introdução Geral, Área de Estudo, Espécies Estudadas, Capítulo I, Capítulo II, Conclusões e Perspectivas Futuras.

Na seção introdução geral, foi realizada uma revisão bibliográfica sobre os ecossistemas aquáticos encontrados no Cerrado, o processo de decomposição e os fatores que influenciam o mesmo (qualidade química do detrito e a comunidade decompositora – micro-organismos e invertebrados). Na seção área de estudo, o córrego estudado e a sua localização foram descritos. Na seção espécies estudadas são apresentadas e descritas as espécies. Os capítulos foram redigidos em forma de artigo científico, cujo padrão de formatação respeita as normas de publicação do periódico *Freshwater Biology*.

O capítulo I aborda a perda de massa dos detritos de *Baccharis dracunculifolia* e *B. concinna*, buscando relacioná-la com as características químicas do detrito, fatores abióticos do corpo d'água e a comunidade de micro-organismos que podem influenciar o processo de decomposição. O capítulo II relaciona a perda de massa dos detritos de *Baccharis platypoda* e *Coccoloba cereifera* com a comunidade microbiana e de invertebrados, além da qualidade química do detrito e variáveis ambientais do córrego.

Por fim, são apresentadas as principais conclusões da dissertação e as perspectivas futuras de trabalho acerca do tema contido na dissertação.

RESUMO

A decomposição é o principal processo de ciclagem de nutrientes e fluxo de energia, contribuindo para o funcionamento de ecossistemas aquáticos. O objetivo deste estudo foi avaliar a influência da composição química das folhas e da comunidade de invertebrados e de micro-organismos no processo de decomposição de diferentes detritos foliares em um córrego de altitude no Campo Rupestre em Minas Gerais. O estudo foi conduzido no córrego Geraldinho, localizado na Serra do Cipó e possui vegetação ripária pouco desenvolvida, composta apenas por arbustos e ervas. Foram utilizadas quatro espécies abundantes na região: *Baccharis concinna*, *B. dracunculifolia*, *B. platypoda* e *Coccoloba cereifera*. No total, 144 *litter bags* foram montados e incubados entre maio e setembro de 2009, estação seca. As réplicas (n=4) foram retiradas após 3, 7, 15, 21, 30, 60, 90 e 120 dias. No capítulo 1 foi realizada uma comparação entre a decomposição de *B. concinna* e *B. dracunculifolia*, que apresentaram valores de coeficiente de decomposição diferentes ($k=0,0062 \text{ dia}^{-1}$ e $k=0,0023 \text{ dia}^{-1}$, respectivamente). Os compostos secundários foram rapidamente lixiviados nos sete primeiros dias, porém os compostos estruturais persistiram por mais tempo. Os valores iniciais de ergosterol encontrados foram elevados para as duas espécies, sugerindo uma colonização fúngica antes da incubação dos detritos no córrego. Ao final do experimento observou-se um aumento abrupto da concentração de ergosterol ($3808 \mu\text{g.g}^{-1}$ AFDM para ambos os detritos), evidenciando a importância desse grupo na liberação da energia armazenada no detrito. O processo de colonização microbiana total foi marcado por oscilações constantes dos valores de ATP e os maiores valores foram encontrados nos estágios finais do processo para as duas espécies, assim como as maiores concentrações de ergosterol, indicando que a biomassa microbiana total pode assimilar os compostos orgânicos liberados da degradação dos detritos pela ação enzimática dos fungos. No capítulo II ao analisar a decomposição de *B. platypoda* e *C. cereifera* encontrou-se taxas de decomposição lenta ($k = 0,0019 \text{ dia}^{-1}$ e $k = 0,0008 \text{ dia}^{-1}$, respectivamente). As concentrações iniciais de polifenóis totais e taninos condensados não diferiram significativamente entre as duas espécies e os compostos estruturais apresentaram maiores proporções nesses detritos, retardando a remobilização da energia e nutrientes para o ecossistema aquático. A biomassa de fungos filamentosos aquáticos apresentou maiores valores ao final do experimento, sugerindo que os detritos apresentaram condições favoráveis para a colonização, a partir deste período. As densidades dos invertebrados associados aos detritos aumentaram a partir do 60º dia de

incubação em *B. platypoda* e em *C. cereifera* a partir do 90º dia, coincidindo com o pico de concentração de ergosterol. Os grupos tróficos coletor-catador e raspador apresentaram maiores densidades em *B. platypoda* e *C. cereifera*. Os fragmentadores apresentaram as menores densidades tanto em *B. platypoda* quanto em *C. cereifera* (1,3% e 0,4%, respectivamente), sugerindo uma menor participação dos invertebrados na decomposição. Portanto, as espécies que possuem decomposição rápida são importantes fontes de carbono para os micro-organismos, enquanto espécies de decomposição lenta são importantes para os invertebrados como substrato e fonte de matéria orgânica particulada

Palavras-chave: compostos secundários, lignina, celulose, fungos, invertebrados, Campo Rupestre

ABSTRACT

Decomposition is the main process of cycling nutrients and energy flow, contributing to the functioning of aquatic ecosystems. The objective of this study was to evaluate the influence of chemical composition of leaves and the presence of microorganisms and invertebrates in the decomposition of different leaf litter in an altitudinal stream in Cerrado Rupestre, in Minas Gerais. This work was conducted in Geraldinho stream, located in Serra do Cipó with a poorly vegetation riparian composed only by shrubs. We used four abundant species in the region: *Baccharis concinna*, *B. dracunculifolia*, *B. platypoda* e *Coccoloba cereifera*. In total, 144 litter bags were done and incubated en May to September 2009, the dry season. Replicates (n=4) were removed after 3,7, 15, 21 30, 60, 90 and 120 days. The chapter I we found a different decay rate between leaves of *B. concinna* and *B. dracunculifolia* ($k = 0.0062 \text{ day}^{-1}$ and $k = 0.0023 \text{ day}^{-1}$, respectively). The secondary compounds were rapidly leached in the first seven day, but the structural compounds persisted longer. The initial values of ergosterol were high for both species, suggesting a fungal colonization before incubation of the detritus in the stream. At the end of the experiment, there was an abrupt increase of the concentration of ergosterol ($3808 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ AFDM for both detritus), indicating the importance of this group in the release of energy stored in the detritus. The total microbial colonization process was marked by constant oscillations of the values of ATP and the highest values were found in the final stages of the process for both species, as well as higher concentrations of ergosterol, indicating that total microbial biomass can assimilate organic compounds released by degradation of detritus by the enzymatic action of fungi. In the chapter II, the decay rates of leaves of *B. platypoda* and *C. cereifera* were slow ($k = 0.0019 \text{ day}^{-1}$ and $k = 0.0008 \text{ day}^{-1}$, respectively). The initial concentrations of total polyphenols and condensed tannins did not differ significantly between the two species and structural compounds had higher proportions in these detritus, delaying the remobilization of energy and nutrients to the aquatic ecosystem. The biomass of aquatic filamentous fungi presented higher values at the end of the experiment, suggesting that the detritus had favorable conditions for colonization, from this period. Densities of invertebrates associated with detritus increased from the 60th day of incubation in *B. platypoda* and *C. cereifera* from 90th day, coinciding with the peak concentration of ergosterol. The trophic group of collector-gatherer and scraper had higher densities in both detritus. The shredders had the lowest densities such in *B. platypoda* as in *C. cereifera* (1.3% and 0.4%,

respectively), suggesting a reduced participation of invertebrates in the leaf breakdown. Therefore, the species with rapid decomposition are an important carbon sources for microorganism whereas species of slow leaf breakdown are important for invertebrates as substrate and source of particulate organic matter.

Keywords: secondary compounds, lignin, cellulose, fungi, invertebrates, Rupestrian Field

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1. ECOSISTEMAS AQUÁTICOS DO CERRADO

O Cerrado apresenta importância central em relação aos ecossistemas aquáticos brasileiros, uma vez que desempenha papel fundamental na distribuição dos recursos hídricos, com inúmeras nascentes e abriga parte considerável das principais bacias hidrográficas da América do Sul (Araguaia/Tocantins, São Francisco e Paraná/Paraguai) (Lima & Silva, 2008). Devido às características de seu relevo, esses ecossistemas são representados predominantemente por nascentes, pequenos cursos d'água, como córregos e riachos, áreas úmidas e lagoas naturais rasas. O Cerrado é reconhecido por possuir uma elevada riqueza biológica e um alto grau de endemismo, porém é fortemente ameaçado, por esses motivos é considerado um dos *hotspots* mundiais de biodiversidade (Myers *et al.*, 2000).

Ambientes lóticos integram os vários ecossistemas aquáticos continentais e variam desde cabeceiras e cursos d'água de pequeno porte até volumosos rios. Esses ambientes lóticos são caracterizados por uma grande variabilidade e complexidade de parâmetros abióticos e bióticos, essencialmente dinâmicos, e, dessa maneira, possuem papel fundamental para a manutenção da qualidade ambiental (Silva, 2007). O estado de Minas Gerais é responsável por cerca de 70% da vazão gerada pela Bacia do Rio São Francisco, e sabe-se que o Cerrado, que ocupa pouco menos da metade da área total do estado, responde por aproximadamente 94% da vazão em sua foz (Lima & Silva, 2008).

A vegetação do Cerrado apresenta um mosaico vegetacional que engloba formações florestais, savânicas e campestres subdivididas em diferentes fitofisionomias, e, dentre as formações campestres, destaca-se o Campo Rupestre. O Campo Rupestre geralmente ocorre em altitudes superiores a 900 m e é predominantemente composto por um estrato herbáceo-arbustivo, com a presença eventual de arvoretas de até dois metros de altura (Ribeiro & Walter, 2008).

Os sistemas lóticos encontrados nos campos rupestres localizam-se em áreas com forte inclinação do terreno e apresentam uma coloração que varia de transparente a escura. Essa coloração mais escura ocorre devido à presença de compostos húmicos resultantes da decomposição incompleta da matéria orgânica proveniente da vegetação adjacente (Callisto & Gonçalves, 2002). Segundo estes autores, a zona ripária desses ambientes é coberta por uma vegetação rasteira, típica de Campos Rupestres, permitindo, assim, a entrada de luz diretamente no leito dos corpos d'água.

De acordo com Allan & Castillo (2007), a energia disponível nas cadeias alimentares em ambientes lóticos se origina da produção primária, mas não necessariamente apenas a partir de plantas aquáticas (macrófitas). Os principais produtores primários, especialmente em pequenos córregos, incluem algas, diatomáceas, algumas bactérias e protistas. Além disso, a vegetação ripária (matéria orgânica alóctone) constitui uma importante fonte de energia para a cadeia trófica de trechos de riachos sombreados, pois fornece uma grande quantidade e diversidade de recursos alimentares para a biota aquática (Gregory *et al.*, 1991). Deste modo, tanto os organismos autótrofos quanto os heterótrofos microbianos constituem a fonte de energia basal que reforça os níveis tróficos superiores na cadeia alimentar de sistemas lóticos (Allan & Castillo, 2007).

1.2. O PROCESSO DE DECOMPOSIÇÃO EM SISTEMAS LÓTICOS

Os pequenos córregos e riachos são importantes componentes hidrológicos e biogeoquímicos da paisagem, pois mantêm a conexão entre o ambiente terrestre adjacente e os grandes rios (Thomas *et al.*, 2004). Nesses pequenos cursos d'água e em regiões de nascente, o funcionamento do ecossistema aquático depende tanto da atividade metabólica dos organismos, quanto do fluxo de energia entre o sistema terrestre e o aquático (Gomi, Sidle & Richardson, 2002; Robinson & Jolidon, 2005).

Em ecossistemas aquáticos encontrados nos Campos Rupestres, a energia tem origem tanto autóctone, devido a grande quantidade de energia luminosa que entra nos corpos d'água onde os produtores primários autóctones formam a base das cadeias alimentares aquáticas, quanto alóctone, com a entrada de detritos da vegetação ripária (Callisto & Gonçalves, 2002). Portanto, a fonte de energia para esses sistemas pode ser dividida em dois componentes: pela fixação de carbono pela fotossíntese realizada pelos organismos autotróficos; e pela entrada de matéria orgânica e de partículas dissolvidas de origem terrestre (Figura 1).

A decomposição da matéria orgânica alóctone constitui um processo-chave no metabolismo de corpos d'água (Cummins, 1974). Este processo é responsável pelas mineralização dos nutrientes, permitindo que sejam remobilizados para a teia trófica (Allan & Castillo, 2007).

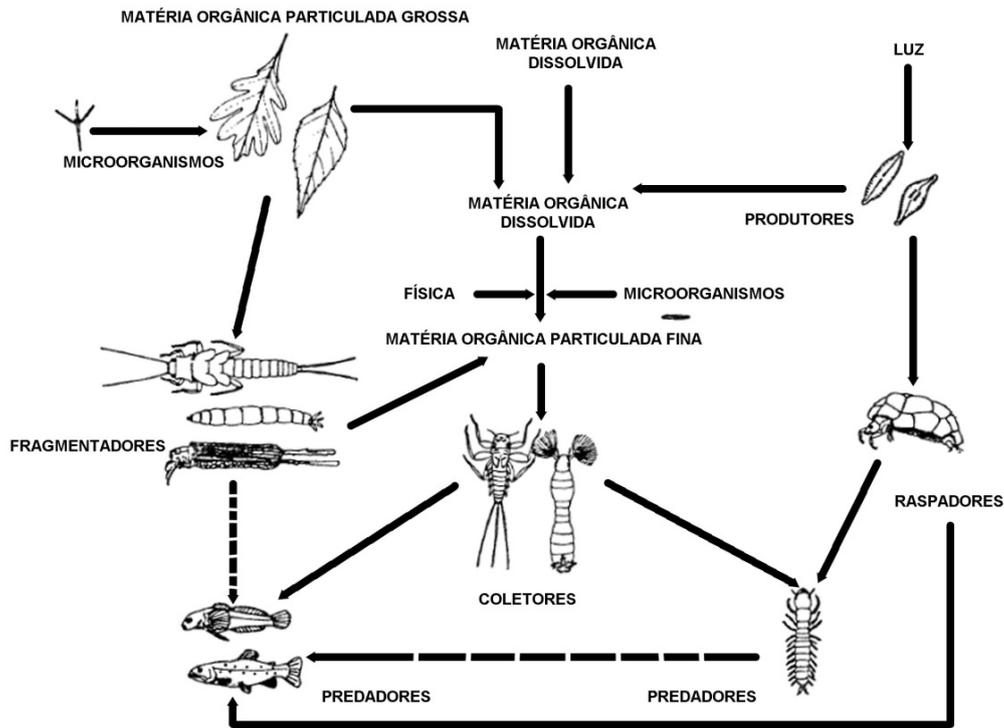


Figura 1: Esquema da compartimentalização funcional de um ecossistema lótico. Modificado de Cummins, 1974.

A decomposição da matéria orgânica resulta em mudanças no detrito e pode ser influenciada pelas condições ambientais, como temperatura, teor de nutrientes dissolvidos na água, velocidade de corrente e oxigênio dissolvido (Gessner, Chauvet & Dobson, 1999; Liski *et al.*, 2003; Franken *et al.*, 2005); concentrações de nutrientes e de lignina no detrito (Gessner & Chauvet, 1994) e diversidade de organismos decompositores (p.ex. bactérias, fungos e invertebrados fragmentadores) (Hieber & Gessner, 2002). A intensidade da decomposição é particularidade de cada espécie, dependendo do seu tamanho, estrutura anatômica e composição química (Gimenes, Cunha-Santino, & Bianchini Jr, 2010). O processo de decomposição acontece em três fases concomitantes: lixiviação, condicionamento e fragmentação (Gessner *et al.*, 1999).

A lixiviação é a remoção abiótica dos constituintes hidrossolúveis presentes nas plantas (Bärlocher, 2005; Davis III & Childers, 2007). As substâncias lixiviadas incluem compostos orgânicos (carboidratos, aminoácidos e compostos fenólicos) e inorgânicos (K, Ca, Mg e Mn) (Davis III, Childers & Noe, 2006). Esta fase ocorre logo após a imersão dos detritos na água e as perdas, por este processo, podem atingir no mínimo 30% da massa inicial das folhas (Bärlocher, 2005). A liberação dos compostos solúveis é fundamental para os ecossistemas aquáticos, sendo rapidamente incorporados

na forma de matéria orgânica dissolvida, elevando o potencial de utilização dos detritos pelo metabolismo microbiano (Gimenes *et al.*, 2010).

O condicionamento é a colonização da matéria orgânica por micro-organismos, principalmente fungos e bactérias, sendo que os fungos possuem maior relevância do que as bactérias em termos de atividade e biomassa (Mathuriau & Chauvet, 2002; Gulis & Suberkropp, 2003b; Romani *et al.*, 2006). A colonização, abundância e atividade dos micro-organismos são determinadas por fatores ambientais, tais como o pH (Dangles & Chauvet, 2003; Dangles *et al.*, 2004), nutrientes (Gulis & Suberkropp, 2003b; Pascoal *et al.*, 2005) e temperatura (Ferreira & Chauvet, 2011).

A fragmentação pode ocorrer de duas maneiras: 1) fragmentação biótica, resultante da degradação enzimática dos micro-organismos e do consumo pelos invertebrados detritívoros e 2) fragmentação física, que se dá pela abrasão da água que depende da velocidade de corrente e turbulência da água (Gessner *et al.*, 1999; Abelho, 2001; Graça, 2001). A velocidade com a qual os invertebrados fragmentam os detritos é condicionada pela palatabilidade e concentração de compostos secundários e outras defesas físicas dos detritos (Leroy & Marks, 2006; Moretti *et al.*, 2009), e do pH, temperatura e teor de nutrientes na água (Pascoal, Cássio & Gomes, 2001; Dangles & Guérol, 2001; Löhr *et al.*, 2006). Além disso, o nível de condicionamento dos detritos parece melhorar a atratividade e qualidade nutricional para os invertebrados (Gimenes *et al.*, 2010). Esses invertebrados obtêm energia não apenas da folha, mas também dos micro-organismos que a colonizam (Allan & Castillo, 2007), e estudos demonstraram a preferência desses organismos por folhas previamente condicionadas (Graça *et al.*, 2001; Bastian *et al.*, 2007).

Estudos de decomposição são mais frequentes em ambientes temperados, especialmente na América do Norte e Europa (Petersen & Cummins, 1974; Gessner & Chauvet, 1994; Leroy & Marks, 2006; Davis III & Childers, 2007). Gonçalves *et al.* (dados não publicados) realizaram uma busca rápida na base de dados “Web of Science” entre 2005 e 2011 sobre decomposição de detritos em riachos no mundo e encontraram 356 artigos, com a América do Sul representando 11% dos artigos, sendo o Brasil (18 artigos) responsável por pouco menos da metade destes trabalhos. Esses resultados indicam um aumento significativo dos estudos em ambientes tropicais (Mathuriau & Chauvet, 2002; Ardón, Stallcup & Pringle, 2006; Bastian *et al.*, 2007; Ardón & Pringle, 2008), principalmente no sudeste brasileiro (Gonçalves *et al.*, 2006,

2007; Moretti, Gonçalves & Callisto, 2007; Cunha-Santino & Bianchini, 2008; Cunha-Santino, Bianchini & Okawa, 2010).

1.3. QUALIDADE QUÍMICA DO DETRITO FOLIAR

Segundo Gessner & Chauvet (1994), os estudos de decomposição devem considerar a natureza química e a qualidade nutricional dos detritos, que exercem influência direta na taxa de decomposição. A composição química do detrito afeta a sua persistência, qualidade e disponibilidade como um recurso para os organismos nos ecossistemas aquáticos (Webster & Benfield, 1986; Lecerf *et al.*, 2005). Os detritos foliares que entram nos córregos tropicais apresentam uma alta heterogeneidade física e química, devido à elevada diversidade de espécies de plantas e a tendência dessas plantas desenvolverem defesas químicas contra herbívoros (Coley & Barone, 1996; Graça & Cressa, 2010).

As taxas de decomposição mais aceleradas estão relacionadas, principalmente, com: baixos teores de macromoléculas estruturais (principalmente celulose e lignina); baixas concentrações de compostos secundários (em especial polifenóis e taninos); elevada concentração de nitrogênio e fósforo (Gessner & Chauvet, 1994; Mathuriau & Chauvet, 2002; Hoorens, Aerts & Stroetenga, 2003; Das, Royer & Leff, 2008).

A dureza foliar também pode influenciar as taxas de decomposição, reduzindo a atividade microbiana (Li, Lily & Dudgeon, 2009), devido à elevada concentração de lignina, composto que apresenta uma estrutura molecular complexa e baixo conteúdo nutricional (Gessner, 2005). Além disso, a dureza também está relacionada com a presença de ceras e produtos impermeabilizantes da cutícula, que aparecem em plantas com extrema insolação e baixo nível de água no solo, auxiliando no balanço hídrico da planta (Raven, Evert & Eichhorn, 2007).

Segundo Canhoto & Graça (1999), plantas pobres em nutrientes e ricas em polifenóis, taninos condensados e óleos essenciais retardam a colonização microbiana, afetando também o estabelecimento dos invertebrados. Portanto, a presença das comunidades microbiana e de invertebrados varia de acordo com o tipo de detrito e com a fase do processo de degradação (Sampaio, Cortes & Leão, 2004).

Algumas pressões ecológicas, como a herbivoria e o estresse hídrico, fazem com que nos ambientes tropicais sejam encontradas espécies de plantas com uma maior diversidade morfológica e composição química variada, apresentando grandes quantidades de compostos secundários que conferem proteção contra herbívoros e

patógenos (Oliveira, Meirelles & Salatino, 2003). Segundo Santiago (2007), os compostos secundários, juntamente com as características morfológicas da planta (p.ex., arquitetura da folha, presença de tricomas), continuariam a atuar depois da entrada desse material no corpo d'água.

Os compostos secundários, como os polifenóis totais e taninos condensados, são importantes para a sobrevivência e a propagação das plantas e possuem diversas coesões, entre elas: funcionam como sinais químicos que permitem à planta responder a estímulos ambientais; são utilizados como defesa química contra herbívoros e patógenos; e contribuem para a dispersão de pólen e sementes (Raven *et al.*, 2007). Compostos fenólicos com diversas moléculas de hidroxila são denominados polifenóis. Entre estes, os taninos são de particular interesse por apresentar diversos papéis ecológicos (Graça & Bärlocher, 2005). Uma vez que a maior parte dos compostos fenólicos permanece durante a senescência foliar e após sua queda, estes compostos podem afetar a colonização microbiana, retardando a decomposição dos detritos (Bärlocher & Graça, 2005). As quantidades de polifenóis totais e taninos condensados nas plantas variam de acordo com a espécie, idade e grau de decomposição.

A celulose e lignina são, em termos de biomassa, os constituintes estruturais mais importantes das plantas (Pérez *et al.*, 2002) e também das folhas senescentes, mesmo após a lixiviação (Benfield, 2007). Consequentemente, detritos com grandes quantidades desses compostos tendem a ser altamente refratários, e em elevadas concentrações, principalmente de lignina, retardam a decomposição (Gessner, 2005). Para degradar esses polímeros, os micro-organismos produzem uma grande variedade de enzimas hidrolíticas extracelulares, que convertem esses compostos em moléculas menores e de fácil assimilação (Romaní *et al.*, 2006; Cunha-Santino, Scilessere & Bianchini, 2008).

1.4. O PAPEL DOS ORGANISMOS DECOMPOSITORES

Os micro-organismos, distribuídos em três domínios hierárquicos Archaea, Bacteria e Eukarya, apresentam uma ampla diversidade genética e desempenham funções fundamentais na manutenção dos ecossistemas, sendo essenciais nas interações tróficas e na ciclagem de nutrientes (Rosa *et al.*, 2009). Micro-organismos heterotróficos, principalmente bactérias e fungos, são agentes-chave envolvidos no processo de decomposição e mineralização dos detritos em ambientes aquáticos (Kuehn *et al.*, 1999).

Os micro-organismos aceleram o processo de decomposição de duas formas: 1) diretamente, por meio do metabolismo e incorporação dos detritos para a produção secundária; e 2) indiretamente, aumentando a palatabilidade e o valor nutricional dos detritos para os invertebrados detritívoros (Abelho, 2001; Allan & Castillo, 2007), uma vez que tais organismos apresentam quantidades de nitrogênio e outros nutrientes elevadas (Graça, 2001). A dinâmica de colonização destes organismos está fortemente associada com o conteúdo nutricional e a concentração de compostos estruturais e secundários dos detritos foliares (Ardón & Pringle, 2008).

As comunidades de fungos de ecossistemas límnicos apresentam alta diversidade, que inclui espécies de diferentes ordens e são dominadas por Ascomycetes e Hyphomycetes (Wong *et al.*, 1998). Com mais de 300 espécies descritas em todo o mundo, os Hyphomycetes aquáticos constituem um grupo diversificado de fungos que habitam, principalmente, córregos oligotróficos bem oxigenados (Krauss *et al.*, 2011). Esses organismos exercem um papel relevante na decomposição dos detritos, principalmente, por possuírem um aparato enzimático capaz de degradar compostos mais recalcitrantes, como a lignina e celulose (Krauss *et al.*, 2011) e suas hifas penetram também o tecido foliar, facilitando a decomposição (Wright & Covich, 2005).

A decomposição pode ser tão ou mais importante do que a produção primária como a principal fonte de carbono para os micro-organismos heterotróficos e, conseqüentemente, para as teias alimentares de ecossistemas lóticos (Allan & Castillo, 2007). As bactérias utilizam uma grande fração do carbono dissolvido nos ecossistemas lóticos e, podem tanto regenerar ou consumir nutrientes limitantes, tais como nitrogênio e fósforo do substrato disponível (Pace & Cole, 1994). Fungos e bactérias desempenham um papel maior nesse processo, mas também é evidente que outros micro-organismos estão envolvidos na incorporação dessa matéria orgânica, como por exemplo, as algas, formando o biofilme (Figura 2).

Devido à sua função como organismos decompositores, bactérias e fungos desenvolveram interações tanto antagônicas, causadas pela competição por recurso ou espaço, quanto sinérgicas, quando um dos grupos se beneficia de produtos derivados da decomposição realizada pelo outro grupo (Gulis & Suberkropp, 2003a; Mille-Lindblom & Tranvik, 2003; Romaní *et al.*, 2006). Além dessas interações, os produtos resultantes da ação desses micro-organismos e o biofilme formado sobre o detrito propiciam a colonização por invertebrados, uma vez que altera a palatabilidade do detrito, aumentando seu conteúdo nutricional (Gessner *et al.*, 1999).

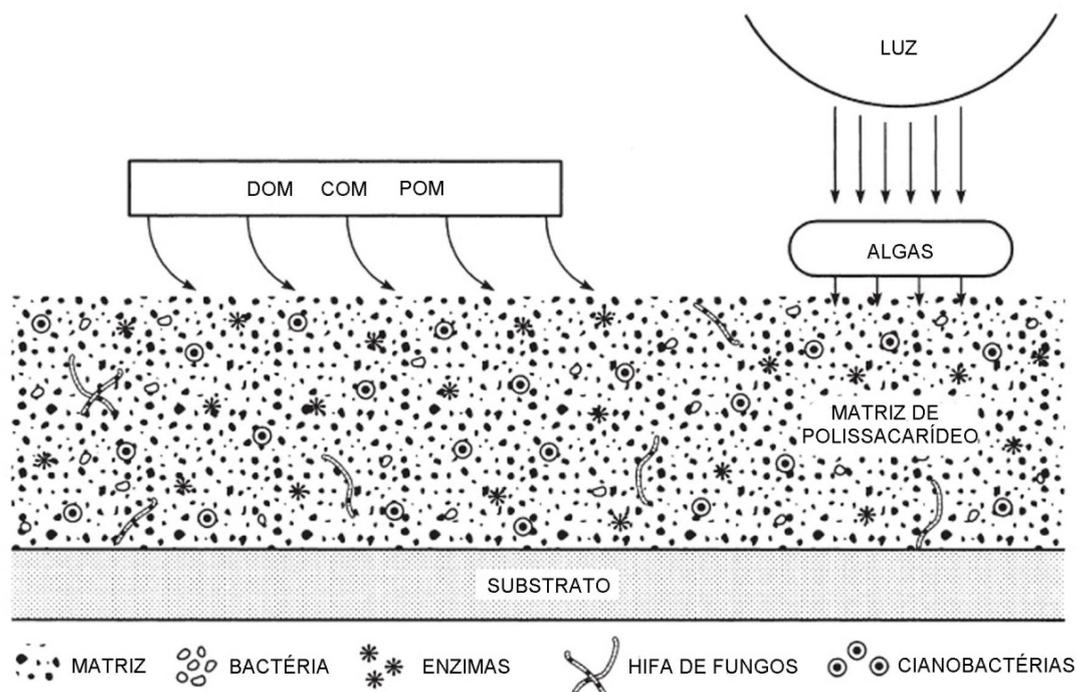


Figura 2: Modelo estrutural e funcional da comunidade microbiana encontrada no biofilme formado na superfície de pedras ou outros objetos submersos no córrego. Modificado de Allan & Castillo, 2007.

Os invertebrados aquáticos detritívoros são, em sua maioria, representados por insetos e crustáceos (Amphipoda e Isopoda) (Cobo, 2005). Esses invertebrados reduzem folhas inteiras a pequenas partículas, tanto pela fragmentação de pedaços que não foram ingeridos, quanto pelas fezes, que servirão como fonte de energia para outros organismos (Allan & Castillo, 2007).

Os fragmentadores são organismos que se alimentam diretamente do tecido das folhas depositadas no leito, exercendo um papel importante na conversão de Matéria Orgânica Particulada Grossa (MOPG) em Matéria Orgânica Particulada Fina (MOPF) (Cummins, 1974). Entretanto, em córregos tropicais, esse grupo possui baixa abundância e riqueza (Gonçalves *et al.*, 2006; Wantzen & Wagner, 2006), fazendo com que o processo de decomposição seja conduzido mais significativamente por microorganismos (Irons *et al.*, 1994).

Os predadores influenciam no processo de decomposição através da pressão sobre os detritívoros (Jonsson, Malmqvist & Hoffsten, 2001). Os coletores-catadores e coletores-filtradores, que se alimentam da MOPF, não participam diretamente do processo de decomposição, usando os detritos como substrato e os fragmentos foliares processados como recurso alimentar (Mathuriau & Chauvet, 2002; Brady & Cowell,

2003). Os raspadores consomem o biofilme da superfície de pedras ou qualquer outro substrato, indicando a contribuição direta do biofilme para as necessidades tróficas de todos os consumidores (Allan & Castillo, 2007). Dessa forma, a estrutura trófica da comunidade de invertebrados varia de acordo com as condições do detrito (recurso), em que no início ocorre o predomínio de consumidores de matéria orgânica grossa e com o tempo e a transformação dessa matéria em partículas finas os coletores catadores e filtradores tendem a dominar a comunidade. Além disso, em córregos sob influência direta da luz, ocorre o desenvolvimento do biofilme, fornecendo recurso para os raspadores.

1.5. O PROJETO “DIMENSÕES ECOLÓGICAS E CLIMÁTICAS DA BIODIVERSIDADE EM *BACCHARIS*: DE MOLÉCULAS A ORGANISMOS”

O presente trabalho estava inserido no projeto “Dimensões Ecológicas e Climáticas da Biodiversidade em *Baccharis*: de moléculas a organismos”, financiado pela FAPEMIG/PRONEX Edital 20/2006; (09/2007-12/2010) e coordenado pelo professor Doutor Geraldo Wilson Fernandes.

Neste projeto, foram estudadas as principais hipóteses que tentam explicar os padrões de distribuição de espécies em diferentes níveis de organização: organismos (genética, química), entre populações, entre comunidades e ecossistemas (processos ecológicos) utilizando espécies de *Baccharis* (Asteraceae) como modelo para o aprofundamento deste conhecimento e para desenvolvimento de novas abordagens. Somaram-se dez subprojetos que abordaram todos os aspectos citados, inclusive o social. Além disso, todo o conhecimento gerado em experimentos, tanto laboratorial quanto de campo, teve como meta transformar os conhecimentos em produtos e serviços a serem utilizados pela sociedade.

2. HIPÓTESE

Partindo do pressuposto de que as folhas apresentam diferenças na quantidade de compostos estruturais, tais como lignina e celulose, e compostos secundários, como polifenóis totais e taninos condensados, foi formulada a seguinte hipótese:

Altas concentrações de compostos secundários e elevadas proporções de compostos estruturais encontradas nas espécies de plantas tropicais no Campo Rupestre

retardam as taxas de decomposição, inibindo a colonização dos detritos por organismos decompositores.

3. OBJETIVO GERAL

Avaliar a influência da composição química das folhas e da comunidade de invertebrados e de micro-organismos no processo de decomposição de diferentes detritos foliares em trecho de nascente de um córrego do Campo Rupestre em Minas Gerais.

3.1. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar os coeficientes de decomposição das espécies *Baccharis concinna*, *B. dracunculifolia*, *B. platypoda* e *Coccoloba cereifera*.
- Avaliar a colonização de micro-organismos, através das concentrações de ATP (biomassa microbiana total) e de ergosterol (biomassa de fungos).
- Avaliar a estrutura e composição da comunidade de invertebrados que colonizam os detritos foliares de *Baccharis platypoda* e *Coccoloba cereifera* em decomposição.
- Verificar a influência da composição química dos detritos de *Baccharis concinna*, *B. dracunculifolia*, *B. platypoda* e *Coccoloba cereifera* no processo de decomposição.

4. ÁREA DE ESTUDO

O córrego escolhido para a instalação do experimento foi o Córrego Geraldinho. Este é um sistema lótico de 2ª ordem com vegetação ripária pouco desenvolvida, composta apenas por arbustos e ervas comum em trechos de 1ª e 2ª ordens em Campos Rupestres (Figura 3 A e B). Essas características juntamente com as características típicas das plantas do Cerrado aumentam a necessidade de se estudar o processamento da matéria orgânica nos córregos tropicais do Cerrado.

O clima da área de estudo é do tipo tropical de altitude com verões frescos do tipo Cwb e estação seca bem pronunciada segundo Köppen, apresentando um déficit hídrico anual que pode chegar a 60 mm. As temperaturas médias anuais oscilam entre 17 e 18,5°C e as precipitações médias entre 1.450 e 1.800 mm (Madeira & Fernandes, 1999).

A região engloba inúmeros córregos e riachos e a coloração escura das águas sugere a presença de compostos húmicos resultantes da decomposição da matéria orgânica proveniente da vegetação ripária (Callisto & Gonçalves, 2002). Além disso, os ambientes aquáticos são bem oxigenados, possuem baixa condutividade elétrica e baixas concentrações de nutrientes, principalmente de fósforo, sugerindo que esse nutriente seja limitante nesses corpos d'água (Galdean, Callisto & Barbosa, 2000).

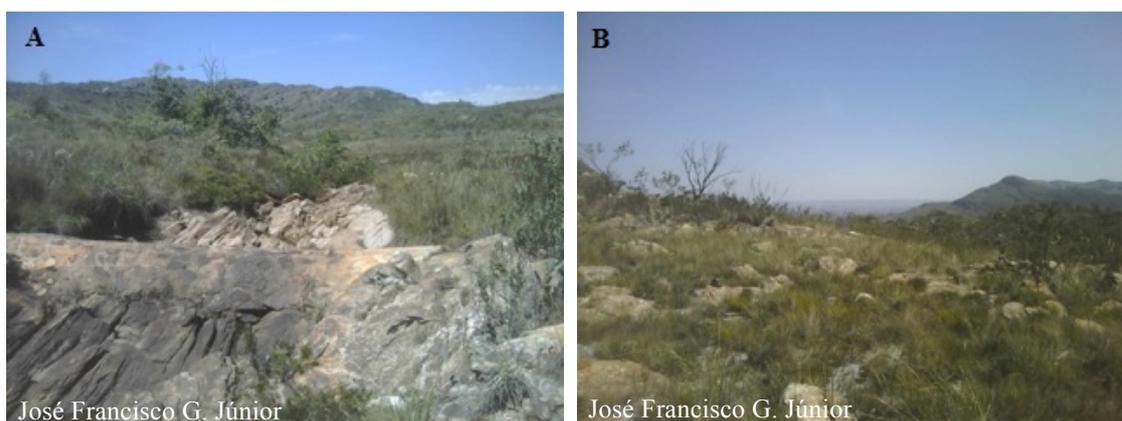


Figura 3: A e B, visão geral da área de estudo.

A cadeia do Espinhaço é o centro de diversidade de vários grupos de plantas e estima-se que sua flora inclua mais de 4.000 espécies (Giulietti, Pirani & Harley, 1997), sendo que a Serra do Cipó, que representa menos que 5% da Cadeia, abriga mais que um terço dessa diversidade e a mais impressionante amostra de campos rupestres do Brasil (Giulietti *et al.*, 1987). Na Cadeia do Espinhaço predomina a vegetação característica de Campos Rupestres, entretanto, outros tipos de vegetação são encontrados na área, por exemplo as matas de galeria e os campos cerrados, que podem ser definidas devido ao posicionamento geográfico, a variada morfologia do solo acidentado e a variação climática nas diversas altitudes (Melo, 2000; Rapini *et al.*, 2008).

Os estudos sobre a composição florística dos campos rupestres brasileiros vêm demonstrando um alto grau de endemismo para essa fitofisionomia, uma vez que o campo rupestre possui condições ecológicas particulares (Giulietti *et al.*, 1987; Giulietti & Pirani, 1988; Pirani *et al.*, 1994; Munhoz & Proença, 1998; Romero & Nakajima, 1999; Zappi *et al.*, 2003). Os campos rupestres ocupam de maneira disjunta as regiões mais elevadas da Cadeia do Espinhaço, desde o norte da Chapada Diamantina, na Bahia, até a Serra de Ouro Branco, em Minas Gerais (Rapini *et al.*, 2008).

5. ESPÉCIES ESTUDADAS

Para esse estudo foram selecionadas as espécies *Baccharis concinna* G.M.Barroso, *B. dracunculifolia* DC., *B. platypoda* DC. e *Coccoloba cereifera* Schwacke (Figura 4). As espécies são amplamente distribuídas na área de estudo, incluindo as zonas ripárias. Além disso, possuem uma importância medicinal (utilização por abelhas para a formação de própolis) e elevado valor econômico (Melo, 2000; Budel *et al.*, 2005).

Baccharis é o maior gênero da subtribo Baccharidinae (Asteraceae), ocorre naturalmente apenas no novo mundo, sendo encontradas cerca de 200 espécies no Brasil, são muito abundantes na vegetação de várias fitofisionomias, principalmente nos campos de altitude (Gomes & Fernandes, 2002). Segundo Safford (1999), cerca de 5% das espécies de plantas arbustivas dos campos altitudinais do sudeste brasileiro são do gênero *Baccharis*, representando desta forma a sua altíssima relevância na composição e funcionamento destes ecossistemas e vital importância ecológica e econômica.

Baccharis concinna (Figura 4 A) é um arbusto endêmico da Serra do Cipó distribuído ao longo de um gradiente de altitude que varia de 900-1500 metros nos campos rupestre e está ameaçado de extinção (Marques, Fernandes & Assunção, 2002). Essa espécie não possui grandes exigências nutricionais, adaptando-se bem em solos com baixa disponibilidade de nutrientes, entretanto esse fato não reflete nas concentrações de nutrientes nas plantas (Fernandes *et al.*, 2007).

Baccharis dracunculifolia (Figura 4 B) é um arbusto perene invasor de áreas degradadas com alta capacidade de crescimento e é amplamente distribuído em vários biomas do Brasil (Gomes & Fernandes, 2002). É uma planta de grande importância no Brasil e a principal fonte de substâncias para a produção da própolis verde (Santos *et al.*, 2003).

Baccharis platypoda (Figura 4 C) é uma espécie encontrada na região sudeste do Brasil e no estado da Bahia que possui ampla distribuição desde áreas de mata de galeria até campos rupestres.

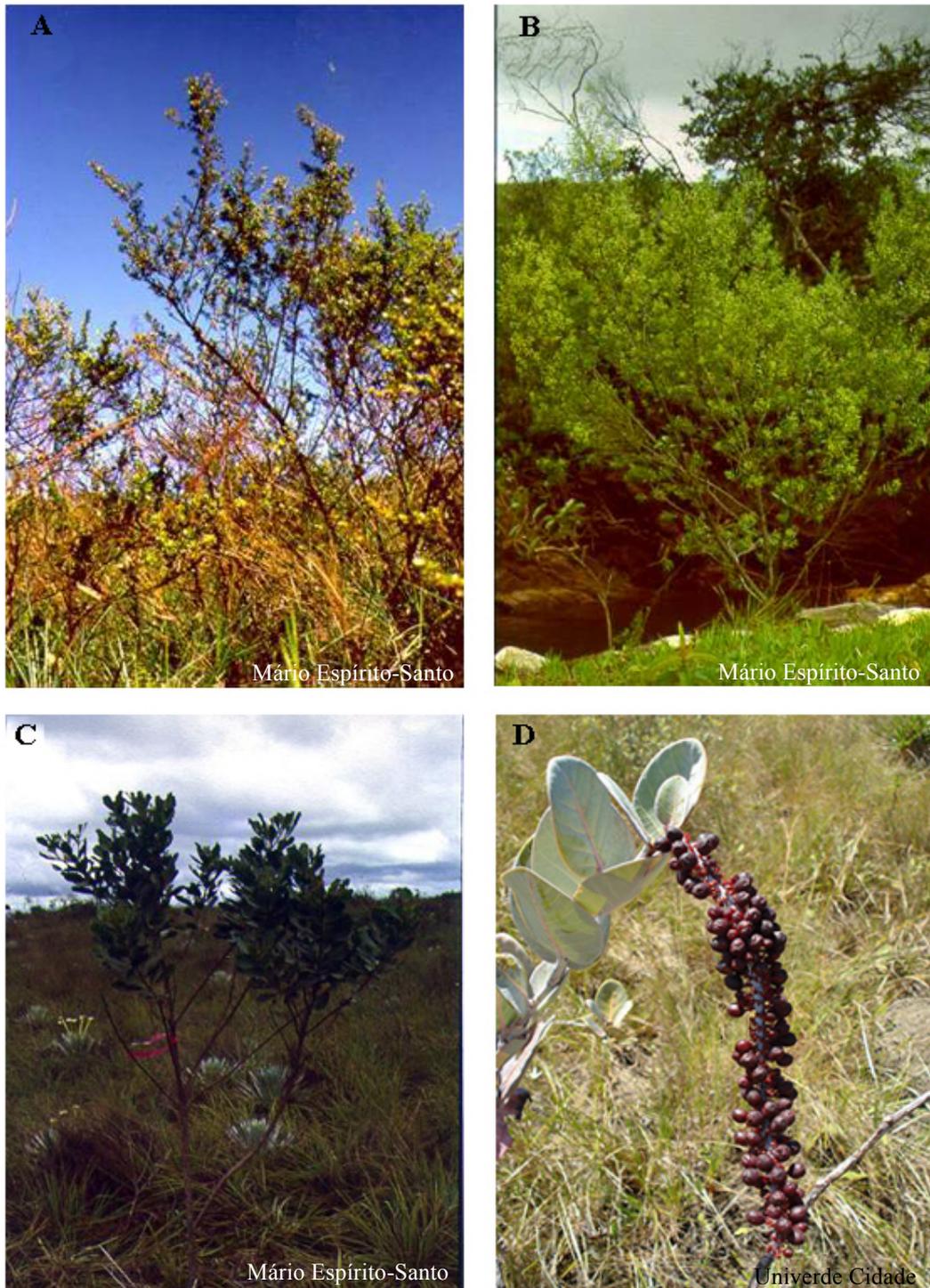


Figura 4: Espécies de plantas estudadas. A. *Baccharis concinna*; B. *B. dracunculifolia*; C. *B. platypoda*; e D. *Coccoloba cereifera*.

Coccoloba (Polygonaceae) é um gênero Neotropical com cerca de 400 espécies, no Brasil ocorrem 45 espécies e a maioria em matas de galeria. Na região de estudo apresenta elevadas densidades. O gênero tem grande interesse florístico, pois ocorre em

diferentes formações vegetais do Brasil, sendo que algumas espécies são possíveis marcadores fitogeográficos (Melo, 2000).

Coccoloba cereifera (Figura 4 D) é uma planta arbustiva esclerofila e facilmente identificada nos campos abertos, que caracterizam os campos rupestres da Serra do Cipó. É uma espécie endêmica da Serra do Cipó, muito abundante em seu habitat específico e está claramente associada com solos arenosos (Ribeiro & Fernandes, 1999).

6. REFERÊNCIAS

- Abelho, M. (2001) From litterfall to breakdown in streams: a review. *The Scientific World*, **1**, 656-680.
- Allan, J.D. & Castillo, 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**, 311-323.
- Ardón, M., Stallcup, L.A. & Pringle, C.M. (2006) Does leaf quality mediate the stimulation of leaf breakdown by phosphorus in Neotropical streams? *Freshwater Biology*, **51**, 618–633.
- Bärlocher, F. (2005) Leaching. In: *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide* (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 33-36. Springer, Dordrecht.
- Bärlocher, F. & Graça, M.A.S. (2005) Total Phenolics. In: *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide* (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 97-100. Springer, Dordrecht.
- Bastian, M., Boyero, L., Jackes, B.R. & Pearson, R.G. (2007) Leaf litter diversity and shredder preferences in an Australian tropical rain-forest stream. *Journal of Tropical Ecology*, **23**, 219-229.
- Benfield, E.F. (2007) Decomposition of leaf material. In: *Methods in stream ecology* (Eds F.R. Hauer & G.A. Lamberti), pp. 711-720. Second Edition. Academic Press, San Diego.
- Brady, L. & Cowell, B.C. (2003) Colonization of fine particulate organic matter by invertebrates in a Central Florida stream. *Invertebrate Biology*, **122**, 83-92.

- Budel, J.M., Duarte, M.R., Santos, C.A.M., Farago, P.V. & Matzenbacher, N.I. (2005) O progresso da pesquisa sobre o gênero *Baccharis*, Asteraceae: I – Estudos botânicos. *Brazilian Journal of Pharmacognosy*, **15**, 268-271.
- Callisto, M. & Gonçalves, J.F.Jr. (2002) A vida nas águas das montanhas. *Ciência Hoje*, **31**, 68-71.
- Canhoto, C. & Graça, M.A.S. (1999) Leaf Barriers to Fungal Colonization and Shredders (*Tipula lateralis*) Consumption of Decomposing *Eucalyptus globules*. *Microbial Ecology*, **37**, 163-172.
- Cobo, F. (2005) Maintenance of shredders in the laboratory. In: *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide* (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 291-295. Springer, Dordrecht.
- Coley, P.D. & Barone, J.A. (1996) Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 305-335.
- Cummins, K.W. (1974) The importance of different energy sources in freshwater ecosystems. In: *Productivity of world ecosystems* (Eds D.E. Reichle, J.F. Franklin & D.W. Goodall), pp. 50-54. Proc. Symp. IBP General Assembly, Washington.
- Cunha-Santino, M.B. & Bianchini Jr., I. (2008) Carbon cycling potential from *Utricularia breviscapa* decomposition in a tropical oxbow lake (São Paulo, Brazil). *Ecological Modelling*, **218**, 375-382.
- Cunha-Santino, M.B., Bianchini Jr., I. & Okawa, M.H. (2010) The fate of *Eichhornia azurea* (Sw.) Kunth. detritus within a tropical reservoir. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **22**, 109-121.
- Cunha-Santino, M.B., Sciessere, L. & Bianchini Jr., I. (2008) As atividades das enzimas na decomposição da matéria orgânica particulada em ambientes aquáticos continentais. *Oecologia Brasiliensis*, **12**, 30-41.
- Dangles, O. & Chauvet, E. (2003) Effects of stream acidification on fungal biomass in decaying beech leaves and leaf palatability. *Water Research*, **37**, 533-538.
- Dangles, O. & Guérol, F. (2001) Linking shredders and leaf litter processing: insights from an acidic stream study. *International Review of Hydrobiology*, **86**, 395-406.
- Dangles, O., Gessner, M.O., Guérol, F. & Chauvet, E. (2004) Impacts of stream acidification on litter breakdown: implications for assessing ecosystem functioning. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 365-378.

- Das, M., Royer, T.V. & Leff, L.G. (2008) Fungal communities on decaying leaves in streams: a comparison of two leaf species. *Mycological Progress*, **7**, 267-275.
- Davis III, S.E. & Childers, D.L. (2007) Importance of water source in controlling leaf leaching losses in a dwarf red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) wetland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **71**, 194-201.
- Davis III, S.E., Childers, D.L. & Noe, G.B. (2006) The contribution of leaching to the rapid release of nutrients and carbon in the early decay of wetland vegetation. *Hydrobiologia*, **569**, 87-97.
- Fernandes G.W., Rodarte L.H.O., Negreiros, D. & Franco A.C. (2007) Aspectos nutricionais em *Baccharis concinna* (Asteraceae), espécie endêmica e ameaçada da Serra do Espinhaço, Brasil. *Lundiana*, **8**, 83-88.
- Ferreira, V. & Chauvet, E. (2011) Synergistic effects of water temperature and dissolved nutrients on litter decomposition and associated fungi. *Global Change Biology*, **17**, 551-564.
- Franken, R.J.M., Waluto, B., Peeters, E.T.H.M., Gardeniers, J.J.P., Beijer, J.A.J. & Scheffer, M. (2005) Growth of shredders on leaf litter biofilms: the effect of light intensity. *Freshwater Biology*, **50**, 459-466.
- Galdean, N., Callisto, M. & Barbosa, F. (2000) Lotic ecosystems of Serra do Cipó, southeast Brazil: water quality and a tentative classification based on the benthic macroinvertebrate community. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, **3**, 545-552.
- Gessner, M.O. (2005) Proximate Lignin and Cellulose. In: *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide* (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 115-120. Springer, Dordrecht.
- 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.
- Gimenes, K.Z., Cunha-Santino, M.B. & Bianchini Jr., I. (2010) Decomposição de matéria orgânica alóctone e autóctone em ecossistemas aquáticos. *Oecologia Australis*, **14**, 1036-1073.
- Giulietti, A.M., Menezes, N.A., Pirani, J.R., Meguro, M. & Vanderley, M.G.L. (1987) Flora da Serra do Cipó: caracterização e lista de espécies. *Boletim de Botânica*, **9**, 1-151.

- Giulietti, A.M. & Pirani, J.R. (1988) Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. In: *Proceedings of a Workshop on Neotropical Distribution Patterns* (Eds P.E. Vanzolini & W.R. Heyer,), pp. 39-69. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- Giulietti, A.M., Pirani, J.R. & Harley, R.M. (1997) Espinhaço range region. Eastern Brazil. In: *Centres of plant diversity. A guide and strategies for the conservation* (Eds S.D. Davis, V.H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos & A.C. Hamilton), pp. 397-404. WWF/IUCN, Cambridge.
- Gomes, V. & Fernandes, G.W. (2002) Germinação de aquênios de *Baccharis dracunculifolia* D.C. (Asteraceae). *Acta Botanica Brasílica*, **16**, 421-427.
- Gomi, T., Sidle, R.C. & Richardson, J.S. (2002) Understanding Processes and Downstream Linkages of Headwater Systems. *BioScience*, **52**, 905-916.
- 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.
- Gonçalves, J.F.Jr., Graça, M.A.S. & Callisto, M. (2007) Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology*, **52**, 1440-1451.
- Graça, M.A.S. (2001) The role of invertebrates on leaf litter decomposition in stream – a Review. *International Review of Hydrobiology*, **86**, 383-393.
- Graça, M.A.S. & Bärlocher, F. (2005) Radial Diffusion assay for Tannins. In: *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide* (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 101-105. Springer, Dordrecht.
- Graça, M.A.S. & Cressa, C. (2010) Leaf Quality of Some Tropical and Temperate Tree Species as Food Resource for Stream Shredders. *International Review of Hydrobiology*, **95**, 27-41.
- Graça, M.A.S., Cressa, C., Gessner, M.O., Feio, M.J., Callies, K.A. & Barrios, C. (2001) Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. *Freshwater Biology*, **46**, 947-957.
- Gregory, S.V., Swanson, F.J., McKee, W.A. & Cummins, K.W. (1991) An Ecosystem Perspective of Riparian Zones. *BioScience*, **41**, 540-551.

- Gulis, V. & Suberkropp, K. (2003a) Effect of inorganic nutrients on relative contributions of fungi and bacteria to carbon flow from submerged decomposing leaf litter. *Microbial Ecology*, **45**, 11-19.
- Gulis, V. & Suberkropp, K. (2003b) Leaf litter decomposition and microbial activity in nutrient-enriched and unaltered reaches of a headwater stream. *Freshwater Biology*, **48**, 123-134.
- Hieber, M. & Gessner, M.O. (2002) Contribution of Stream Detritivores, Fungi and Bacteria to Leaf Breakdown based on Biomass Estimates. *Ecology*, **83**, 1026-1038.
- Hoorens, B., Aerts, R. & Stroetenga, M. (2003) Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? *Oecologia*, **137**, 578-586.
- Irons, J.G., Oswood, M.W., Stout, R.J. & Pringle, C.M. (1994) Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? *Freshwater Biology*, **32**, 401-411.
- Jonsson, M., Malmqvist, B. & Hoffsten, P. (2001) Leaf litter breakdown rates in a boreal streams: does shredders species richness matter? *Freshwater Biology*, **46**, 161-171.
- Krauss, G-J., Solé, M., Krauss, G., Schlosser, D., Wesenberg, D. & Bärlocher, F. (2011) Fungi in freshwaters: ecology, physiology and biochemical potential. *FEMS Microbiology Reviews*, **35**, 620-651.
- Kuehn, K.A., Gessner, M.O., Wetzel, R.G. & Suberkropp, K. (1999) Decomposition and CO₂ evolution from standing litter of the emergent macrophyte *Erianteus giganteus*. *Microbial Ecology*, **38**, 50-57.
- Lecerf, A., Dobson, M., Dang, C.K. & Chauvet, E. (2005) Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia*, **146**, 342-442.
- Leroy, C.J. & Marks, J.C. (2006) Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, **51**, 605-617.
- Li, A.O.Y., Lily, C.Y. & Dudgeon, D. (2009) Effects of leaf toughness and nitrogen content on litter breakdown and macroinvertebrates in a tropical stream. *Aquatic Science*, **71**, 80-93.

- Lima, J.E.F.W. & Silva, E.M. (2008) Recursos hídricos do Bioma Cerrado: importância e situação. In: *Cerrado: ecologia e flora* (Eds S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro). pp. 91-106. Embrapa Cerrados, Brasília.
- 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.
- Löhr, A.J., Noordijk, J., Lrianto, K., Van Gestel, C.A.M. & Van Straalen, N.M. (2006) Leaf decomposition in an extremely acidic river of volcanic origin in Indonesia. *Hydrobiologia*, **560**, 51-61.
- Madeira, J.A. & Fernandes, G.W. (1999) Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **15**, 463-479.
- Marques, A.R., Fernandes, G.W. & Assunção, R.M. (2002) Distribution of Adult Male and Female *Baccharis concinna* (Asteraceae) in the Rupestrian Fields of Serra do Cipó, Brazil. *Plant Biology*, **4**, 94-103.
- Mathuriau, C. & Chauvet, E. (2002) Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society*, **21**, 384-396.
- Melo, E. (2000) Polygonaceae da Cadeia do Espinhaço, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **14**, 273-300.
- Mille-Lindblom, C. & Tranvik, L.J. (2003) Antagonism between bacteria and fungi on decomposing aquatic plant litter. *Microbial Ecology*, **45**, 173-182.
- Moretti, M., Gonçalves, J.F.Jr. & Callisto, M. (2007) Leaf breakdown in two tropical streams: Differences between single and mixed species packs. *Limnologia*, **37**, 250-258.
- 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**, 199-206.
- Munhoz, C.B.R. & Proença, C.E.B. (1998) Composição Florística do Município de Alto Paraíso de Goiás na Chapada dos Veadeiros. *Boletim do Herbário Ezechias Paulo Heringer*, **3**, 102-150.
- Myers, N., Mittermler, R.A., Mittermiller, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.

- Oliveira, A.F.M., Meirelles, S.T. & Salatino, A. (2003) Epicuticular waxes from caatinga e cerrado species and their efficiency against water loss. *Annals of the Brazilian Academy of Science*, **75**, 431-439.
- Pace, M.L. & Cole, J.J. (1994) Comparative and experimental approaches to top-down and bottom-up regulation of Bacteria. *Microbial Ecology*, **28**, 181-193.
- Pascoal, C., Cássio, F. & Gomes P. (2001) Leaf breakdown rates: a measure of water quality? *International Review of Hydrobiology*, **86**, 407-416.
- ascoal, C., Cássio, F., Marcotegui, A., Sanz, B. & Gomes, P. (2005) Role of fungi, bacteria, and invertebrates in leaf litter breakdown in a polluted river. *Journal of the North American Benthological Society*, **24**, 784-797.
- Pérez, J., Muñoz-Dorado, J., De La Rubia, T. & Martínez, J. (2002) Biodegradation and biological treatments of cellulose, hemicellulose and lignin: an overview. *International Microbiology*, **5**, 53-63.
- Petersen, R.C.Jr. & Cummins, K.W. (1974) Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology*, **4**, 343-368
- Pirani, J.R., Giulietti, A.M., Mello-Silva, R. & Meguro, M. (1994) Checklist and patterns of geographic distribution of the vegetation of Serra do Ambrósio, Minas Gerais, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, **17**, 133-147.
- Rapini, A., Ribeiro, P.L., Lambert, S. & Pirani, J.R. (2008) A flora dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço. *Megadiversidade*, **1-2**, 16-24.
- Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. (2007) *Biologia Vegetal*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Ribeiro, J.F. & Walter, B.M.T. (2008) As principais fitofisionomias do Bioma Cerrado. In: *Cerrado: ecologia e flora* (Eds S.M. Sano, S.P. Almeida & J.F. Ribeiro). pp. 153-212. Embrapa Cerrados, Brasília.
- Ribeiro, K.T. & Fernandes, G.W. (1999) Geographic distribution of *Coccoloba cereifera* Schw. (Polygonaceae), a narrow endemic plant from Serra do Cipó, Brazil. *Bios*, **7**, 7-12.
- Robinson, C.T. & Jolidon, C. (2005) Leaf breakdown and the ecosystem functioning of alpine streams. *Journal of the North American Benthological Society*, **24**, 495-507.
- Romaní, A.M., Fischer, H., Mille-Lindblom, C. & Tranvik, L.J. (2006) Interactions of bacteria and fungi on decomposing litter: differential extracellular enzyme activities. *Ecology*, **87**, 2559-2569.

- Romero, R. & Nakajima, J.N. (1999) Espécies endêmicas do Parque Nacional da Serra da Canastra, Minas Gerais. *Revista Brasileira de Botânica*, **22**, 259-265.
- Rosa, C.A., Rosa, L.H., Medeiros, A.O. & Fonseca, F.G. (2009) Diversidade Microbiana. In: *Biota Minas: diagnóstico do conhecimento sobre a biodiversidade no Estado de Minas Gerais – subsídio ao Programa Biota Minas* (Eds G.M. Drummond, C.S. Martins, M.B. Greco & F. Vieira). pp. 43-65. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.
- Safford, H.D. (1999) Brazilian Paramos I. An Introduction to the Physical Environment and Vegetation of the campos de altitude. *Journal of Biogeography*, **26**, 693-712.
- Sampaio, A., Cortes, R. & Leão, C. (2004) Yeast and Macroinvertebrate Communities Associated with Leaf Litter Decomposition in a Second Order Stream. *International Review of Hydrobiology*, **89**, 453-466.
- Santiago, L.S. (2007) Extending the Leaf Economics Spectrum to Decomposition: Evidence from a Tropical Forest. *Ecology*, **88**, 1126-1131.
- Santos F.A., Bastos E.M.A.F., Maia A.B.R.A., Uzeda M., Carvalho M.A.R., Farias L.M. *et al.* (2003) Brazilian própolis: physicochemical properties, plant origin and antibacterial activity on periodontopathogens. *Phytotherapy Research*, **17**, 285-289.
- Silva, N.T.C. (2007) *Macroinvertebrados bentônicos em áreas com diferentes graus de preservação ambiental na Bacia do Ribeirão Mestre d'Armas, DF*. Brasília, UnB, 113p. Dissertação de Mestrado.
- Thomas, M.S., Neil, C., Deegan, L.A., Krusche, A.V., Ballester, V.M. & Victoria, R.L. (2004) Influences of land use and stream size on particulate and dissolved materials in a small Amazonian stream network. *Biogeochemistry*, **68**, 135-151.
- Wantzen, K.M. & Wagner, R. (2006) Detritus processing by invertebrates shredders: neotropical-temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 216-232.
- Webster, J.R. & Benfield, E.F. (1986) Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 567-594.
- Wong, M.K.M., Goh, T., Hodgkiss, I.J., Hyde, K.D., Ranghoo, V.M., Tsui, C.K.M. *et al.* (1998) Role of fungi in freshwater ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, **7**, 1187-1206.

- Wright, M.S. & Covich, A.P. (2005) Relative importance of bacteria and fungi in a tropical headwater stream: leaf decomposition and invertebrate feeding preference. *Microbial Ecology*, **49**, 536-546.
- Zappi, D.C., Lucas, E., Stannard, B.L., Lughadha, E., Pirani, J.R., Queiroz, L.P. *et al* (2003) Lista de plantas vasculares de Catolés, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, **21**, 345-398.

Capítulo I

**DECOMPOSIÇÃO DE DETRITOS FOLIARES PEQUENOS
EM UM CÓRREGO DE ALTITUDE**

Submetido a Freshwater Biology

INTRODUÇÃO

O funcionamento dos ecossistemas fluviais é determinado pelas relações entre os organismos e o ambiente, assim como pelos processos físicos e químicos envolvidos (Allan & Castillo, 2007). Em trechos de cabeceira e em pequenos cursos d'água, o funcionamento do sistema aquático depende da atividade metabólica dos organismos e do fluxo de energia entre o sistema terrestre e o aquático (Gomi, Sidle & Richardson, 2002; Robinson & Jolidon, 2005).

Diversos autores consideram que, nos ecossistemas lóticos de pequena ordem, a principal fonte de energia e matéria orgânica são as folhas provenientes da vegetação ripária, uma vez que essa vegetação impede a entrada direta de luminosidade, limitando o desenvolvimento de produtores primários (Vannote *et al.*, 1980; Pozo *et al.*, 1997; Gonçalves, França & Callisto, 2006a). Os detritos foliares entram nos riachos por via longitudinal, lateral (serapilheira da vegetação ripária) e vertical (queda natural das folhas) (Webster & Meyer, 1997; Elozegi & Pozo, 2005).

No entanto, nos riachos cuja vegetação ripária é pouco desenvolvida, ou seja, a luz não é um fator limitante para o crescimento e desenvolvimento da comunidade algal/perifítica, há uma elevada produção autóctone, tornando-se a principal fonte de energia das teias tróficas aquáticas (Bunn, Davies & Winning, 2003; Esteves & Gonçalves, 2011). Isso ocorre principalmente porque as algas são consideradas um alimento de alta qualidade (menor razão C:N) quando comparadas às folhas que, geralmente, possuem altos níveis de compostos recalcitrantes, como a lignina e celulose (Hamilton, Lewis & Sippel, 1992; Lewis *et al.*, 2001).

A decomposição é um processo ecológico fundamental para o fluxo de energia e ciclagem de matéria orgânica nos sistemas lóticos (Galizzi & Marchese, 2007). Assim, este processo é responsável pela mineralização e disponibilização dos nutrientes para os organismos aquáticos, auxiliando na sua remobilização para a teia trófica (Allan & Castillo, 2007). Esse processo ocorre em três etapas simultâneas: 1) lixiviação de compostos solúveis dos detritos foliares; 2) colonização e condicionamento por microorganismos, que tornam os detritos mais palatáveis, por meio de processos enzimáticos, para o consumo dos invertebrados; 3) fragmentação, mediada pelo consumo por invertebrados e abrasão física (p.ex., turbulência da água) (Gessner, Chauvet & Dobson, 1999).

O estabelecimento da comunidade microbiana (fungos e bactérias, principalmente) nos detritos ocorre por meio de instalação inicial de seus esporos e

células individuais (Hieber & Gessner, 2002). Tanto os fungos aquáticos quanto as colônias de bactérias colonizam os detritos, porém, os fungos têm sido considerados os organismos mais ativos na decomposição dos detritos durante as fases finais (Baldy, Gessner & Chauvet, 1995; Gulis & Suberkropp, 2003b; Nikolcheva & Bärlocher, 2005). O desempenho dos fungos é mais importante, devido à sua capacidade de produzir enzimas extracelulares que degradam polissacarídeos estruturais dos detritos, tornando-os mais palatáveis (Suberkropp & Klug, 1976; Canhoto & Graça, 1999). A colonização bacteriana dos detritos tem uma importância relativa menor em termos de biomassa (Graça, 2001). Porém, pouco se sabe sobre a sua contribuição para este processo (Baldy *et al.*, 2002). Geralmente, tais organismos colonizam rapidamente nos estágios iniciais, utilizando moléculas de fácil assimilação (Komínková *et al.*, 2000).

Segundo Gessner & Chauvet (1994), os estudos de decomposição devem considerar a natureza química e a qualidade nutricional dos detritos, que exercem influência direta na taxa de decomposição. Espécies de plantas com baixos teores de macromoléculas estruturais (celulose e lignina), compostos de defesa (polifenóis e taninos) e elevada concentração de nitrogênio e fósforo são mais suscetíveis à colonização microbiana, favorecendo o aumento das taxas de decomposição (Gessner & Chauvet, 1994; Ostrofsky, 1997; Mathuriau & Chauvet, 2002; Hoorens, Aerts & Stroetenga, 2003; Das, Royer & Leff, 2008). A dureza foliar também pode influenciar a atividade microbiana, reduzindo as taxas de decomposição do detrito (Li, Lily & Dudgeon, 2009), devido ao elevado conteúdo de lignina, pois esse composto apresenta uma estrutura molecular complexa e possui baixo conteúdo nutricional (Gessner, 2005). Além disso, a dureza é composta também por ceras que conferem rigidez ao tecido vegetal e formam camadas de barreiras preventivas à perda de água (Raven, Evert & Eichhorn, 2007).

Este estudo tem como premissa que as espécies de plantas apresentam grandes quantidades de compostos secundários e estruturais que conferem proteção contra herbívoros e patógenos nos ecossistemas tropicais (Wantzen *et al.*, 2005; Gonçalves, Graça & Callisto, 2007). Assim, foi formulada a seguinte hipótese: *a composição química do detrito direciona a colonização microbiana e, conseqüentemente, as taxas de decomposição das folhas*. Nossos objetivos foram: 1) comparar as taxas de decomposição de duas espécies típicas e abundantes em áreas de altitude, incluindo as zonas ripárias dos córregos de cabeceira; 2) comparar as alterações das concentrações de compostos secundários e estruturais durante a decomposição; e 3) analisar as

mudanças na biomassa de fungos e da comunidade microbiana total, correlacionando com a dinâmica dos compostos químicos dos detritos.

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi conduzido no Córrego Geraldinho, de 2ª ordem com vegetação ripária pouco desenvolvida, composta apenas por arbustos e ervas comum em campos rupestres (19°16'55,51''S, 43°35'34,46''W; 1135 m de altitude). Situado na área central do estado de Minas Gerais, na parte sul da Cadeia do Espinhaço, entre maio e setembro de 2009, período relativo à estação seca (Figura 1). As temperaturas médias anuais oscilam entre 17 e 18,5°C e as precipitações médias anuais entre 1450 e 1800 mm (Madeira & Fernandes, 1999).

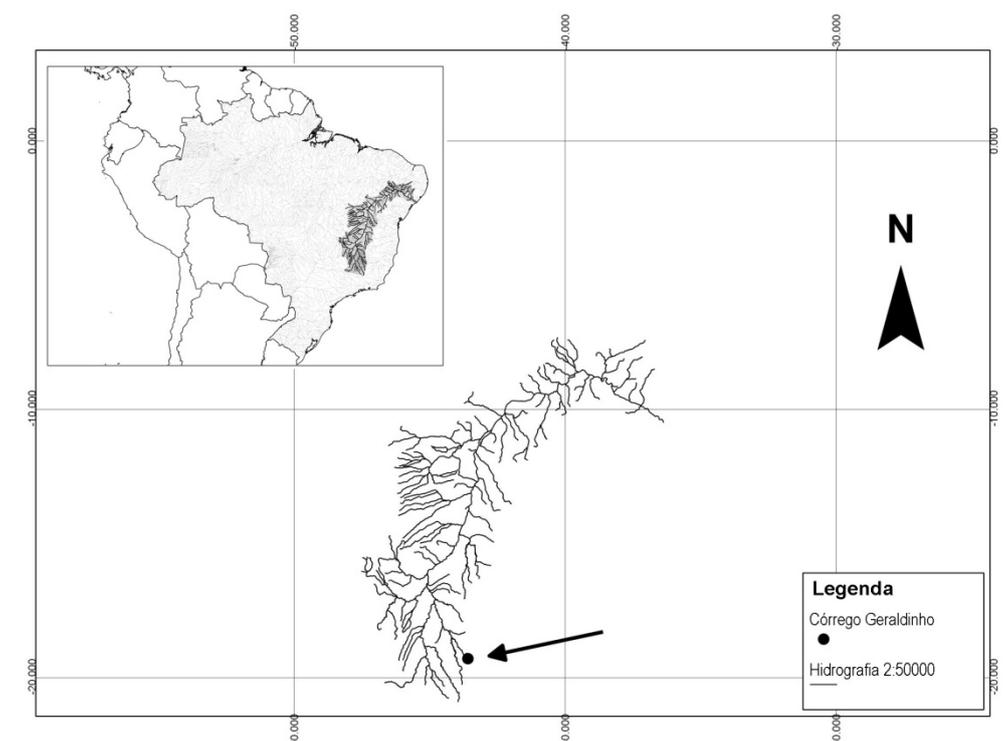


Figura 1: Localização do Córrego Geraldinho, MG, bacia do São Francisco. Seta indica o local onde o experimento foi instalado.

PROCEDIMENTO EXPERIMENTAL

As folhas senescentes de *Baccharis dracunculifolia* DC. e *B. concinna* G.M. Barroso foram coletadas nas proximidades do córrego estudado com redes sem contato com o solo. As folhas de *B. dracunculifolia* e *B. concinna* foram incubadas

separadamente em *litter bags* de malha fina (0,50 mm de abertura de malha), devido ao seu pequeno tamanho, onde foram colocados $1,5 \pm 0,1$ g de peso seco ao ar. Foram utilizados 64 *litter bags*, colocados horizontalmente próximos ao leito do córrego, amarrados em hastes de aço e pedras submersas, sob condições similares às naturais.

As taxas de decomposição foram medidas pela perda de peso dos detritos foliares incubados no córrego por um período de 120 dias (com retiradas parciais de folhas após 3, 7, 15, 21, 30, 60, 90, 120 dias). Em cada data de amostragem, quatro *litter bags* de cada espécie de folha foram retirados, seguindo uma seqüência numérica, colocados em sacos plásticos individuais e transportados para o laboratório em recipientes com gelo. Além dos 64 *litter bags*, foram preparadas quatro réplicas de cada espécie correspondentes ao dia zero. Os detritos destes *litter bags* foram utilizados para a avaliação da perda de massa na preparação, manuseio e transporte da amostra para o campo, corrigindo, dessa forma, a perda de massa que não corresponde a decomposição no sistema. Além disso, essas réplicas foram utilizadas para a determinação das concentrações iniciais dos compostos secundários e estruturais. Para determinar a porcentagem de água nas folhas usadas no experimento, foi feita uma regressão linear para correção do peso seco ao ar e o peso seco à estufa (60 °C, 72 h).

No laboratório os sacos foram abertos e as folhas lavadas em água destilada e de cada saco de detrito foram retiradas 20 folhas de mesmo tamanho para formar quatro conjuntos com cinco folhas, onde cada conjunto teve o seguinte destino: determinação da massa seca livre de cinzas (AFDM) das folhas, determinação da concentração de ergosterol, taxa de esporulação fúngica e concentração de ATP. O restante das folhas, após a sua lavagem, foi colocado em bandejas e secas em estufa a 60° C, por 72 h, para determinação do peso seco e posteriormente triturado para a análise da composição química.

PARÂMETROS DA ÁGUA

Em cada período amostral, foram mensurados velocidade de corrente, temperatura, oxigênio dissolvido, pH, condutividade elétrica, por meio de medidores de campo. Um litro de água foi coletado para cada período para análise de alcalinidade total pelo método de Gram (Carmouze, 1994) e as concentrações de Nitrato e Ortofosfato (determinadas segundo as metodologias descritas no “*Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*” (APHA, 2005)).

QUALIDADE QUÍMICA DO DETRITO

A concentração de polifenóis totais foi medida pela extração dos polifenóis em 5 mL de acetona 70% por 1h a 4°C (Bärlocher & Graça, 2005). Após esse tempo, foi retirado uma alíquota da amostra e adicionado 5 ml do NaOH 0,1 N em Na₂CO₃ e 0,5 ml do Folin-Ciocalteu. As amostras ficaram 120 min. na geladeira e, posteriormente, a absorbância foi lida a 760 nm e com base na curva padrão, os equivalentes de polifenóis foram determinados.

O teor de taninos condensados foi estimado por difusão radial após a extração de 100 mg de detrito em 1 mL de acetona 70% aplicado em um furo perfurado em um gel de agarose contendo 0,01% de albumina (BSA) (Graça & Bärlocher, 2005).

As concentrações de celulose e lignina foram determinadas pela análise gravimétrica, que determina a quantidade proporcional de um composto presente na amostra (Gessner, 2005b). A celulose foi hidrolisada com ácido sulfúrico 72% e a lignina foi determinada pela diferença do peso incinerado.

BIOMASSA FÚNGICA

A biomassa dos fungos aquáticos nas folhas em decomposição foi determinada por meio da extração de ergosterol, lipídio exclusivo das membranas dos fungos, como descrito por Gessner (2005a). As folhas foram preservadas a -20°C e, no dia da extração foram colocadas em metanol, posteriormente, a extração lipídica e saponificação foram realizadas por fervura (banho-maria 60°C) em KOH/metanol. O extrato obtido foi purificado por passagem por cartuchos “SPE”, com a ajuda de um sistema de vácuo. Após, o ergosterol foi eluído com isopropanol e quantificado em HPLC.

ESPORULAÇÃO

Para cada período amostral, cinco folhas foram incubadas em erlenmeyers contendo 30 mL da água do córrego filtrada colocados em agitador orbital com temperatura controlada, induzindo a formação de esporos (Bärlocher, 2005). Após 48h, uma alíquota do sobrenadante foi transferida para frascos e as amostras foram fixadas com formalina. Para a realização da contagem dos conídios em microscópio, foi adicionado Triton a 5% às amostras, que foram, posteriormente, filtradas e coradas com azul de algodão.

BIOMASSA MICROBIANA TOTAL

A biomassa microbiana total foi avaliada por quantificação do ATP nos detritos (Abelho, 2005). Cinco folhas foram colocadas em 5 mL de 0,05M de tampão (HEPES) e ácido sulfúrico 1,2N contendo 8 gL⁻¹ de ácido oxálico e em seguida foram triturados e centrifugados. O sobrenadante foi filtrado, neutralizado e congelado a -20°C. Para a quantificação de ATP foi retirada uma alíquota de 20 µL da amostra e adicionado 130 µL de tampão e 50 µL da enzima Firefly e medidos em um luminômetro.

ANÁLISE DOS DADOS

Os coeficientes de decomposição foram determinados ajustando-se os dados de porcentagem de perda de massa ao modelo exponencial negativo $W_t = W_0 e^{-kt}$, onde W_t é o peso remanescente no tempo t (em dias), W_0 é a massa inicial, e k é o coeficiente de decomposição (Olson, 1963). Esses valores foram estimados por meio de curvas de regressão exponencial.

Para avaliar as diferenças na perda de massa, na comunidade microbiana e nas características químicas dos detritos foi utilizado o modelo linear generalizado (GLM), analisado por meio de distribuição normal. Os dados de perda de massa, concentração de ergosterol, de ATP e de compostos secundários e estruturais (variável resposta) foram analisados nos períodos de amostragem (tempo), as espécies estudadas e a interação entre esses dois fatores (variáveis explicativas). Todos os modelos foram analisados utilizando a distribuição normal (link = log; teste = F) e foi realizada ANOVA destes GLMs.

Foi realizado teste t pareado para verificar diferenças entre as áreas médias e os comprimentos médios nos dois detritos.

RESULTADOS

CARACTERÍSTICAS FÍSICAS E QUÍMICAS DO CÓRREGO

Durante o período do estudo, o pH tendeu a alcalinidade em que os valores variaram entre 6,1 e 8,9. O córrego Geraldinho apresentou valores elevados de condutividade elétrica e baixas concentrações de nutrientes (Tabela 1).

Tabela 1: Características químicas e físicas (média±erro padrão) do Córrego Geraldinho durante o experimento (maio a setembro de 2009); n° de amostras = 9.

Parâmetro	Média (SE)	Range
Temperatura (°C)	21,01 (±0,49)	19,1–23,9
Condutividade elétrica ($\mu\text{S}/\text{cm}^{-1}$)	59,65 (±16,90)	5,41–132,0
pH	7,05 (±0,26)	6,1–8,9
Oxigênio Dissolvido (mg/L)	8,12 (±0,17)	7,6–8,7
Alcalinidade	12,53 (±3,88)	0,99–32,34
Velocidade da água (m/s)	0,06 (±0,009)	0,04–0,13
Vazão (m^3/s)	0,003 (±0,001)	0,001–0,007
Amônia (mg/L)	< 0,05	-
Nitrato (mg/L)	< 0,10	-
Ortofosfato (mg/L)	< 0,015	-

DECOMPOSIÇÃO DE DETRITOS FOLIARES

Os dados de decomposição de detritos foliares revelaram que durante os três primeiros dias de incubação, uma rápida perda de peso foi observada, tanto para *B. concinna* quanto para *B. dracunculifolia* (18 e 16%, respectivamente) (Figura 2). *B. concinna* apresentou um leve aumento de massa no início e até 30 dias de incubação. Um decréscimo constante do peso foi observado para *B. concinna* até o 60° dia, atingindo 78,3% de peso remanescente, enquanto *B. dracunculifolia* apresentou 62,3% de peso remanescente no 60° dia. Ambos os detritos sofreram um ganho de peso registrado em 90 dias de incubação. Após 120 dias de experimento, *B. concinna* apresentou 83,6% de peso remanescente e *B. dracunculifolia* apresentou 88%. Esses resultados foram significativamente diferentes entre as espécies estudadas e entre os períodos do experimento (Tabela 2).

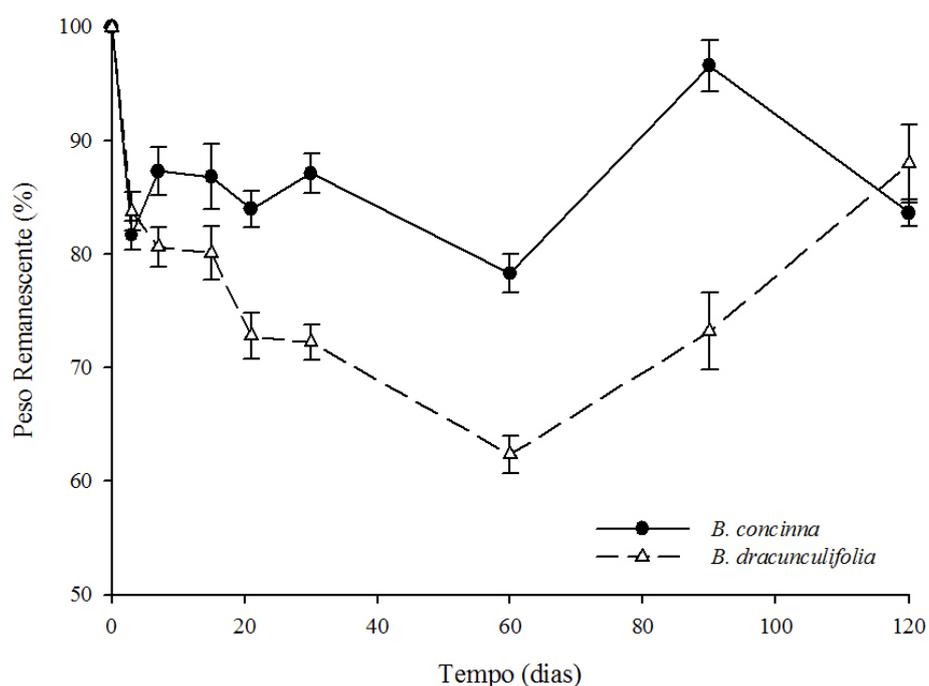


Figura 2: Porcentagem (média e erro padrão) do peso remanescente dos detritos de *B. concinna* e *B. dracunculifolia* durante o período de incubação do experimento no Córrego Geraldinho.

Os valores de coeficiente de decomposição foram calculados até o 60º dia, em que ocorreu a perda de massa sendo que, a espécie *Baccharis concinna* apresentou uma taxa de decomposição menor que *B. dracunculifolia* ($k = 0,0023 \text{ dia}^{-1}$ e $k = 0,0064 \text{ dia}^{-1}$, respectivamente). Para a decomposição de 50% da massa dos detritos de *B. concinna* seriam necessários 301 dias, enquanto que para *B. dracunculifolia* seriam necessários 108 dias.

CARACTERÍSTICAS DO DETRITO

As folhas incubadas tinham uma área foliar média de $0,46 \text{ cm}^2 (\pm 0,02)$ para *B. concinna* e $1,30 \text{ cm}^2 (\pm 0,09)$ em *B. dracunculifolia* e apresentaram diferença significativa ($t = -8,7$; $p < 0,001$). As folhas apresentaram comprimento médio de $1,44 \text{ cm} (\pm 0,03)$ em *B. concinna* e $3,05 \text{ cm} (\pm 0,09)$ em *B. dracunculifolia* significativamente diferentes ($t = -14,4$; $p < 0,001$).

Tabela 2: Modelos lineares generalizados para avaliar se a perda de massa, a comunidade microbiana e as características químicas dos detritos variam entre as espécies estudadas, em função do tempo de incubação.

Variável resposta	Variável explicativa	GL	Deviance	Resid. GL	Resid. deviance	F	P
	Modelo Nulo			66	5279		
Perda de Peso	Espécies	1	826	65	4452	58,3	<0,001
	Tempo	8	2453	57	1999	21,6	<0,001
	Espécies x Tempo	8	1304	49	694	11,5	<0,001
	Modelo Nulo			65	4696		
Polifenóis Totais	Espécies	1	1729	64	2967	62,8	<0,001
	Tempo	8	1131	56	1835	5,1	<0,001
	Espécies x Tempo	8	512	48	1322	2,3	0,034
	Modelo Nulo			64	34		
Taninos Condensados	Espécies	1	14	63	19	115,9	<0,001
	Tempo	8	7	55	11	7,7	<0,001
	Espécies x Tempo	8	6	47	5	6,1	<0,001
	Modelo Nulo			61	1159		
Celulose	Espécies	1	135	60	1024	16,8	<0,001
	Tempo	8	512	52	511	7,9	<0,001
	Espécies x Tempo	8	157	44	354	2,4	0,028
	Modelo Nulo			61	1688		
Lignina	Espécies	1	240	60	1448	15,9	<0,001
	Tempo	8	458	52	990	3,8	0,002
	Espécies x Tempo	8	326	44	664	2,7	0,017
	Modelo Nulo			61	92465119		
Ergosterol	Espécies	1	48036	60	92417083	0,1	0,729
	Tempo	8	74834293	52	17582790	23,7	<0,001
	Espécies x Tempo	8	253104	44	17329686	0,08	1
	Modelo Nulo			62	4544		
Esporulação	Espécies	1	46.	61	4498	0,7	0,412
	Tempo	7	712	54	3786	1,5	0,185
	Espécies x Tempo	7	630	47	3155	1,3	0,253
	Modelo Nulo			62	26475		
ATP	Espécies	1	1274	61	25201	3,4	0,072
	Tempo	7	2389	54	22811	0,9	0,509
	Espécies x Tempo	7	5133	47	17678	1,9	0,083

As concentrações iniciais de polifenóis totais e taninos condensados diferiram significativamente entre as duas espécies (Tabela 2), e em *B. concinna* foram cerca de três e quatorze vezes, respectivamente, maiores que em *B. dracunculifolia* (Tabela 3). A perda desses compostos secundários ao longo do tempo nas duas espécies estudadas foi diferente (Tabela 2). Em apenas sete dias de incubação, a perda de polifenóis totais foi

estimada em 59% para *B. concinna* e 37% para *B. dracunculifolia* (Figura 3 A). Por outro lado, a perda de taninos condensados nos primeiros três dias foi de 54% para *B. concinna* e para *B. dracunculifolia* foi abaixo do nível de detecção pela metodologia utilizada (Figura 3 B).

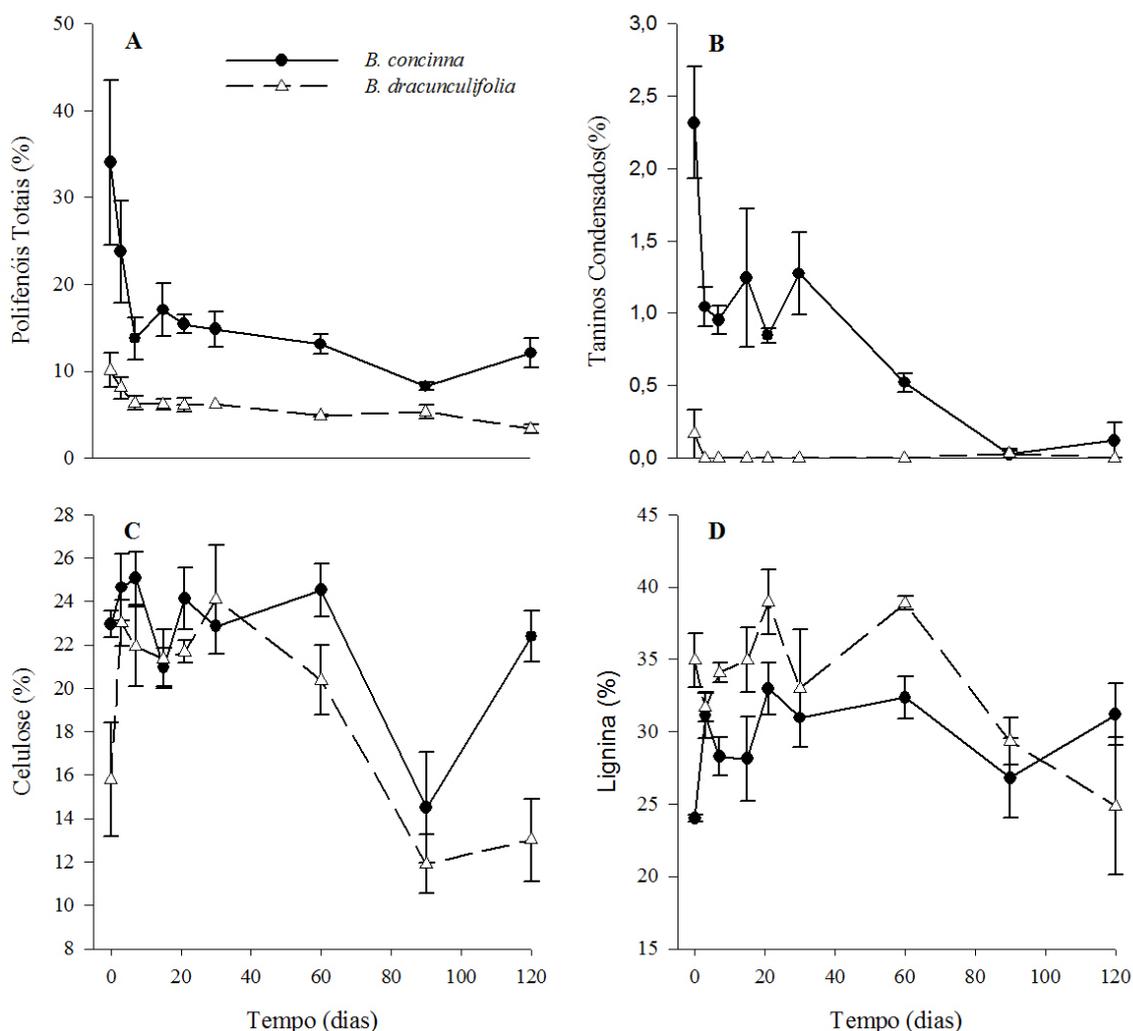


Figura 3: Variação das concentrações (média e erro-padrão) de compostos secundários e estruturais nos detritos de *B. concinna* e *B. dracunculifolia* durante o período de estudo no Córrego Geraldinho. A) Polifenóis Totais; B) Taninos condensados; C) Celulose; e D) Lignina.

Com relação às concentrações de compostos estruturais, encontrou-se diferença entre as duas espécies (Tabela 2). Para as concentrações iniciais desses compostos, *B. concinna* apresentou maior concentração de celulose e menor de lignina quando comparada a *B. dracunculifolia* (Figura 3 C e D). *Baccharis concinna* apresentou uma maior proporção desses compostos ao final dos 120 dias do experimento de decomposição, enquanto *B. dracunculifolia* apresentou uma maior proporção apenas de celulose (Tabela 3).

Tabela 3: Concentração inicial e final (média e erro-padrão) de compostos secundários (polifenóis totais e taninos condensados) e estruturais (celulose e lignina) dos detritos de *B. concinna* e *B. dracunculifolia*.

	<i>Baccharis concinna</i>		<i>Baccharis dracunculifolia</i>	
	Inicial	Final	Inicial	Final
Polifenóis totais (%)	34,03 (9,47)	12,10 (1,75)	10,09 (1,97)	3,35 (0,49)
Taninos condensados (%)	2,31 (0,39)	0,12 (0,12)	0,16 (0,16)	-
Celulose (%)	22,95 (0,60)	22,40 (1,16)	15,81 (2,63)	13,01 (1,89)
Lignina (%)	24,03 (0,23)	31,19 (2,12)	34,92 (1,87)	24,86 (4,75)

CONCENTRAÇÃO DE ERGOSTEROL E ESPORULAÇÃO FÚNGICA

Os valores iniciais de ergosterol encontrados foram 859,9 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ AFDM para *B. concinna* e 765,6 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ AFDM para *B. dracunculifolia*, indicando alguma colonização fúngica antes da incubação dos detritos no córrego. A concentração de ergosterol não diferiu entre os detritos, mas houve diferença significativa entre os tempos de incubação (Tabela 2).

Após a incubação, observou-se uma diminuição inicial da concentração de ergosterol até sete dias tanto para *B. concinna* quanto para *B. dracunculifolia* (435,8 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ AFDM e 338,1 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ AFDM, respectivamente). Até 30 dias ocorreram variações de aumento e queda da concentração, após uma estabilização na concentração até 90 dias (Figura 4). Em 120 dias observou-se um aumento abrupto da concentração de ergosterol, chegando a 3807,9 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ AFDM para *B. concinna* e 3808,5 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ AFDM para *B. dracunculifolia*. Os menores valores encontrados da concentração de ergosterol foi 245,8 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ AFDM no 21º dia para *B. concinna* e em *B. dracunculifolia* foi 338,1 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ AFDM no 7º dia.

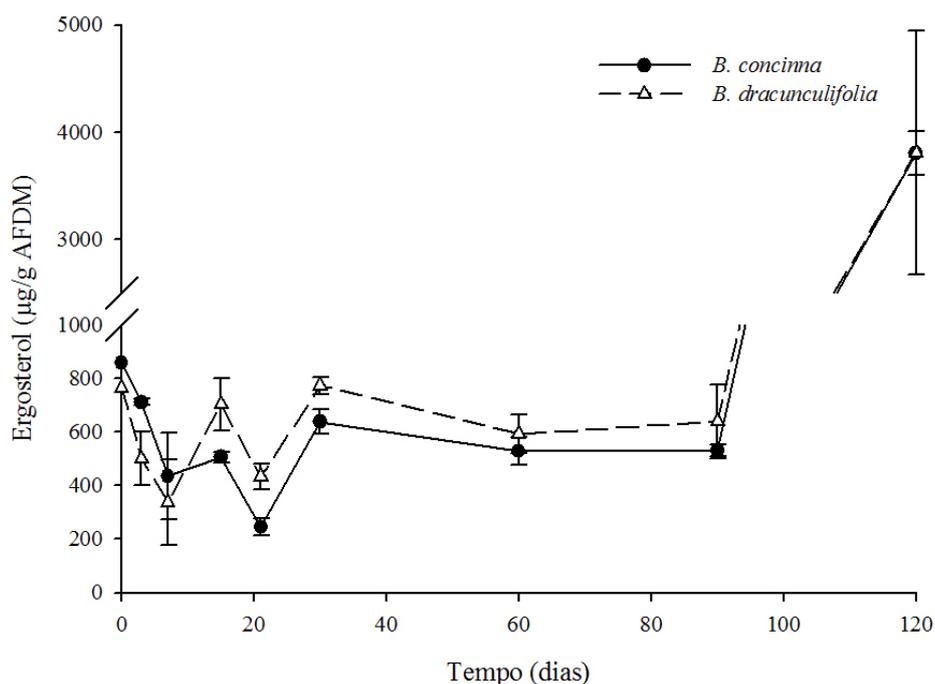


Figura 4: Variação temporal da concentração de ergosterol (média e erro-padrão) nos detritos de *B. concinna* e *B. dracunculifolia* durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho.

O número total de esporos não diferiu entre os detritos e nem entre os tempos de incubação (Tabela 2). O pico de esporulação de hifomicetos aquáticos ocorreu no 30º dia em *B. concinna* (17 esporos.mg AFDM⁻¹) e em *B. dracunculifolia* o pico aconteceu no 21º dia (19 esporos.mg AFDM⁻¹) (Figura 5). O menor valor encontrado para *B. concinna* ocorreu no 7º dia (2 esporos.mg AFDM⁻¹) e para *B. dracunculifolia* ocorreu no 3º dia (3 esporos.mg AFDM⁻¹).

BIOMASSA MICROBIANA TOTAL

A biomassa microbiana total variou de 7744 a 42780 nmoles/g em *B. concinna* e entre 10542 e 40233 nmoles/g em *B. dracunculifolia* (Figura 6). O conteúdo de ATP dos detritos não diferiu entre os mesmos e nem entre os tempos de incubação (Tabela 2). Os maiores valores foram observados nos estágios finais tanto para *B. concinna* quanto para *B. dracunculifolia* (90º dia e 60º dia, respectivamente).

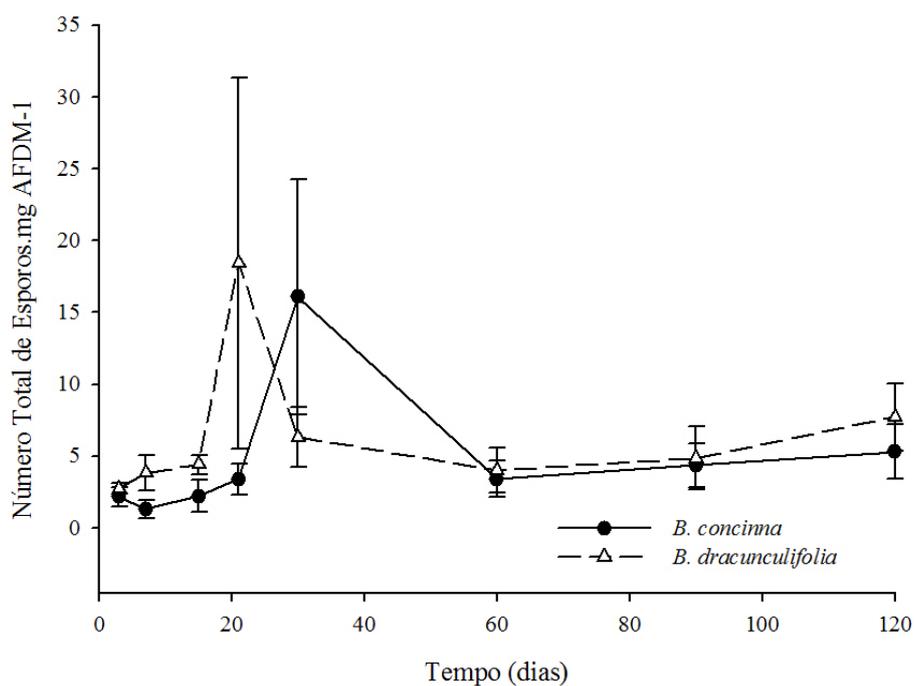


Figura 5: Número total de esporos (média e erro-padrão) de fungos aquáticos nos detritos de *B. concinna* e *B. dracunculifolia* durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho.

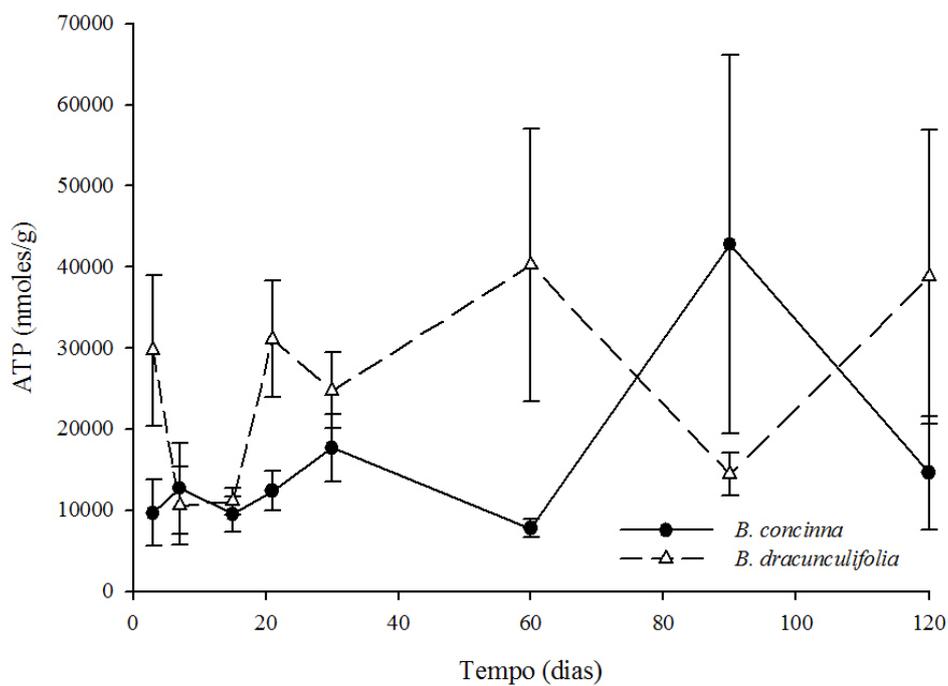


Figura 6: Variação temporal da biomassa microbiana total (média e erro-padrão) obtida pelo conteúdo de ATP nos detritos de *B. concinna* e *B. dracunculifolia* durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho.

DISCUSSÃO

TAXAS DE DECOMPOSIÇÃO E CARACTERÍSTICAS DOS DETRITOS

Os valores de coeficiente de decomposição encontrados para as duas espécies foram similares aos encontrados para outras espécies em regiões tropicais (Gonçalves *et al.*, 2006b; Chará *et al.*, 2007; Moretti, Gonçalves & Callisto, 2007), porém menores quando comparados aos estudos em ambientes temperados (Braatne, Sullivan & Chamberlain, 2007; Baudoin *et al.*, 2008; Abelho, 2009). As maiores velocidades de decomposição encontradas em córregos de ecossistemas temperados podem estar relacionadas com concentrações menores de compostos recalcitrantes nos detritos, além da maior participação de invertebrados fragmentadores (Ardón, Pringle & Eggert, 2009; Boyero *et al.*, 2011). Para os valores encontrados nesse estudo, a espécie *Baccharis concinna* apresentou um coeficiente de decomposição lento ($k < 0,005$), enquanto *B. dracunculifolia* foi classificado como moderado ($0,005 < k < 0,01$), segundo classificação de Petersen & Cummins (1974).

Os resultados obtidos neste estudo sugerem que os coeficientes de decomposição são afetados pelas diferenças na composição química e das características dos detritos foliares. A taxa de decomposição moderada encontrada em *B. dracunculifolia* pode estar relacionada à menor concentração de compostos inibidores nos seus detritos, o que facilitaria a colonização microbiana (Mathuriau & Chauvet, 2002). Por outro lado, o menor coeficiente de decomposição de *B. concinna* está relacionado à maior concentração de compostos estruturais e secundários, que inibem a colonização microbiana, retardando a decomposição de detritos foliares (Ostrofsky, 1997). No entanto, o efeito inibitório dos compostos secundários parece ter influenciado a decomposição até 15 dias em *B. concinna*, visto que após este período, devido a rápida lixiviação, seu efeito tende a diminuir.

As concentrações de taninos condensados, compostos de defesa contra a herbivoria, que afetam a colonização microbiana, de *B. concinna* e *B. dracunculifolia* foram relativamente menores quando comparadas com outras espécies tropicais (Ardón & Pringle, 2008; Ardón *et al.*, 2009). Segundo estudos realizados com espécies tropicais (Ardón, Stallcup & Pringle, 2006; Ardón & Pringle, 2008), os compostos secundários não exercem uma forte influência da decomposição dos detritos devido a sua rápida lixiviação. No presente estudo, polifenóis foram lixiviados nos sete primeiros dias e taninos nos três primeiros, corroborando os resultados encontrados por Ardón *et al.*

(2006) e Ardón & Pringle (2008), e discordando da hipótese de Stout (1989), de que os compostos secundários desaceleram a decomposição de espécies tropicais.

Os detritos de *B. dracunculifolia* apresentaram menores proporções iniciais de celulose quando comparadas a *B. coninna* e maiores proporções de lignina. No entanto, estes elevados valores de lignina não refletiram em uma velocidade de decomposição lenta para *B. dracunculifolia*, apesar da concentração desse composto estrutural ser considerada o fator limitante para a decomposição dos detritos (Gessner & Chauvet, 1994; Ardón & Pringle, 2008). Apesar do seu elevado teor inicial de lignina, as folhas de *B. dracunculifolia* possuem cutículas finas e uma textura mais suave, o que favoreceu a decomposição mais rápida quando comparada a *B. coninna*. Nos detritos de *B. dracunculifolia*, a proporção de celulose e lignina aumentou no primeiro mês do experimento, indicando a degradação de outras moléculas que não a lignina e celulose, uma vez que ocorre a perda de massa. A partir desse período, essa proporção cai até o final do experimento, sugerindo o consumo desses compostos por micro-organismos.

Em *B. coninna*, a partir do 90º dia ocorre a diminuição da proporção de compostos estruturais, mas ao final do experimento, essa proporção aumenta, indicando um acúmulo desses compostos ou a utilização de outros compostos menos refratários, corroborando com os resultados encontrados por Suberkropp, Godshalk & Klug (1976). A lignina é um composto recalcitrante à degradação enzimática, portanto, quanto maior a proporção deste componente no detrito, menor é a quantidade relativa de compostos de carbono disponíveis (Gessner & Chauvet, 1994). Dessa forma, o conteúdo de lignina pode ser um índice inverso da disponibilidade de carbono para os decompositores. A celulose é o maior constituinte da parede celular, conferindo rigidez aos tecidos vegetais (Raven *et al.*, 2007) e algumas espécies de micro-organismos são capazes de degradá-la com mais facilidade (Tomme, Warren & Gilkes, 1995). Comparando essas duas moléculas estruturais, a lignina é degradada mais lentamente e, portanto, tende a acumular nos detritos ao longo do tempo.

CONTRIBUIÇÃO DOS MICRO-ORGANISMOS

A comunidade microbiana é de fundamental importância na liberação da energia armazenada no detrito, principalmente em regiões tropicais, onde os organismos fragmentadores são raros (Dobson *et al.*, 2002; Gulis & Suberkropp, 2003b). Há evidências na literatura que os fungos são mais importantes do que as bactérias no processo de decomposição, em termos de biomassa e produção (Pascoal & Cássio,

2004; Abelho, Cressa & Graça, 2005). No presente estudo, ambas espécies apresentaram valores iniciais elevados de concentração de ergosterol, indicando uma colonização natural por fungos. Após a incubação dos detritos, observou-se uma diminuição da concentração de ergosterol, provavelmente devido à morte desses fungos terrestres. Após sete dias, ocorreu uma variação dessa concentração, tendendo ao aumento devido a exposição dos detritos aos esporos de hifomicetos aquáticos, que germinam, crescem e produzem uma grande variedade de enzimas degradantes (Bärlocher & Graça, 2002; Graça & Canhoto, 2006).

A produção de esporos de hifomicetos aquáticos também foi alta quando comparada aos estudos realizados nas regiões tropicais (Mathuriau & Chauvet, 2002; Gonçalves *et al.*, 2007) e ocorreu principalmente no início do processo de decomposição, período em que os recursos tendem a estar mais disponíveis. À medida que o detrito vai sendo decomposto, ocorre o declínio das taxas de esporulação, dando origem a um padrão temporal da produção de esporos (Gessner & Van Ryckegem, 2003). Este resultado sugere que os hifomicetos aquáticos dominam a comunidade fúngica no início do processo, sendo um indicador mais confiável do desempenho desse grupo na decomposição do que a concentração de ergosterol. Além disso, entre 30 e 90 dias, a concentração de ergosterol ficou mais estável e logo em seguida, ocorreu o aumento abrupto da concentração de ergosterol.

Nossos resultados de dinâmica da biomassa fúngica corroboram com estudos que afirmam que os fungos desempenham um papel fundamental no processo de decomposição dos detritos foliares (Gonçalves *et al.*, 2007; Li *et al.*, 2009). Esta conclusão está baseada nas estimativas elevadas da biomassa fúngica, que foram superiores às encontradas em literatura (Abelho, 2001), demonstrando uma maior produção nos ambientes tropicais. O aumento de biomassa fúngica é semelhante ao ocorrido para os resultados de peso remanescente. Esses valores elevados podem estar relacionados com o tamanho das folhas das espécies estudadas, uma vez que para a análise de ergosterol a folha inteira foi utilizada, possibilitando estimar toda a comunidade de fungos presente no detrito, não correndo o risco de amostrar uma distribuição agregada nas partes foliares da comunidade quando retirados discos de folhas (metodologia padrão para este tipo de estudo). Além disso, devido ao seu rápido crescimento em filamentos ramificados, os fungos conseguem assimilar nutrientes pela relação superfície/volume, facilitando a translocação interna de substâncias, como compostos orgânicos e nutrientes (Gessner & Van Ryckegem, 2003).

A concentração de ergosterol pode superestimar a biomassa de hifomicetos aquáticos, visto que este composto também está presente em outros grupos de fungos que ocorrem nos detritos (Bärlocher *et al.*, 2008) e uma quantidade considerável pode persistir um tempo após a morte dos fungos (Mille-Lindblom, Wachenfeldt & Tranvik, 2004). No nosso estudo, ocorre a diminuição da proporção de lignina a partir do 90º dia, sugerindo que a comunidade de fungos do presente estudo, possivelmente apresenta espécies que produzem enzimas que degradam esse composto. Portanto, com as alterações das características físicas e químicas do detrito ao longo do processo de decomposição, a abundância das espécies da comunidade fúngica vai mudando, sendo mais abundantes os fungos capazes de degradar compostos recalcitrantes (Gessner & Van Ryckegem, 2003; Krauss *et al.*, 2011).

Os conteúdos máximos de ATP encontrados neste estudo foram elevados quando comparados aos estudos também realizados em córregos próximos a nossa área de estudo (Gonçalves *et al.*, 2006b; 2007). Os detritos começam a perder massa em uma taxa proporcional à colonização microbiana (Suberkropp & Chauvet, 1995), essa relação pode ser observada para *B. dracunculifolia*, principalmente no 60º dia. Nota-se que o uso de folhas pequenas aumentou a possibilidade de colonização microbiana, facilitando o acesso das bactérias aos recursos disponíveis nos detritos.

Fungos e bactérias interagem de forma sinérgica e antagônica durante a decomposição (Gulis & Suberkropp, 2003b; Romaní *et al.*, 2006). No presente estudo, os maiores valores de ATP foram encontrados nos estágios finais da decomposição, mas com flutuações nos valores ao longo do tempo, assim como as maiores concentrações de ergosterol, indicando que a biomassa microbiana total pode assimilar os compostos orgânicos liberados da degradação dos detritos pela ação enzimática dos fungos, corroborando os resultados encontrados por Gulis & Suberkropp (2003a). Gulis & Suberkropp (2003b) sugerem que os fungos, possivelmente, limitam a atividade bacteriana por causa da competição por nutrientes e as bactérias são parcialmente dependentes dos fungos, uma vez que os mesmos aumentam a sua área de colonização e a disponibilidade de recursos. Portanto, as bactérias crescem melhor em conjunto com os fungos e na ausência dos mesmos, apresentam baixa atividade (Romaní *et al.*, 2006).

Se a biomassa microbiana total, estimada pelo conteúdo de ATP, aumenta sem o aumento equivalente na concentração de ergosterol, sugere-se que outros microorganismos que não os fungos (biofilme e/ou perifíton, em função da disponibilidade de luz) estão se acumulando nos detritos em decomposição (Gonçalves *et al.*, 2006; 2007).

A importância do crescimento do biofilme sobre os detritos submersos em riachos sem cobertura vegetal tropicais vem sendo negligenciado, mas esses organismos poderiam fornecer um enriquecimento significativo do valor nutricional das folhas. Um aumento de peso durante a decomposição pode ser causado pelo crescimento do biofilme na superfície do detrito, o que também foi verificado em *Syzygium cordatum* (Myrtaceae) por Mathooko, Magana & Nyang'au (2000). Em um estudo realizado em laboratório, a luz favoreceu a qualidade e a quantidade do biofilme em regiões temperadas (Franken *et al.*, 2005). Acreditamos que este estudo é o primeiro a demonstrar o real efeito do biofilme no processo de decomposição em córregos tropicais. Apesar dos elevados valores de ergosterol e ATP observados, não ocorreu a decomposição conforme esperado, provavelmente, por uma inércia dos fungos em detrimento do aumento da atividade do biofilme. Isto indicaria um período de produção e que o detrito seria apenas um substrato, onde num momento esta relação seria quebrada e o detrito voltaria a ser decomposto.

CONCLUSÕES

Nossos resultados refutam em parte a nossa hipótese de que a composição química do detrito direciona a colonização microbiana e, conseqüentemente, as taxas de decomposição das folhas, uma vez que os compostos secundários foram lixiviados nos primeiros dias de incubação, não influenciando diretamente a decomposição em córregos tropicais. Por outro lado, encontramos que a concentração de compostos estruturais está direcionando este processo, sendo a principal fonte de carbono para os micro-organismos associados aos detritos. Além disso, nossos resultados sugerem que os fungos exercem um papel fundamental no processo de decomposição de detritos pequenos, pois a colonização ocorre de forma homogênea, fazendo com que a comunidade tenha acesso a todos os recursos disponíveis. A comunidade de fungos dominantes nos detritos foi composta por espécies que degradam a lignina, já que quando ocorreu o incremento de massa do detrito, houve um aumento substancial da biomassa fúngica e um decréscimo da proporção de lignina presente no detrito, indicando o consumo desse composto. Esse incremento de massa também pode estar relacionado ao crescimento do biofilme, favorecido pela entrada direta de luz no córrego. Esses dados são inéditos para essas espécies, consideradas espécies-chave na estrutura do campo rupestre e com um elevado valor econômico devido às suas propriedades na indústria farmacêutica (própolis verde). Além disso, esse estudo do

processo de decomposição desses detritos foi fundamental para a compreensão do fluxo de energia e manutenção do metabolismo nos riachos de altitude.

REFERÊNCIAS

- Abelho, M. (2001) From litterfall to breakdown in stream: A Review. *The Scientific World*, **1**, 658-680.
- Abelho, M. (2005) Extraction and Quantification of ATP as a Measure of Microbial Biomass. In: *Methods to Study Litter Decomposition: a Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 223-229. Springer, Dordrecht.
- Abelho, M. (2009) Leaf-Litter Mixtures Affect Breakdown and Macroinvertebrate Colonization Rates in a Stream Ecosystem. *International Review of Hydrobiology*, **94**, 436-451.
- Abelho, M., Cressa, C. & Graça, M.A.S. (2005) Microbial biomass, respiration and decomposition of *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae) leaves in a tropical stream. *Biotropica*, **37**, 397-402.
- Allan, J.D. & Castillo, M.M. (2007) *Stream Ecology: Structure and function of running waters*. Springer, Dordrecht.
- APHA. (2005) *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. 18th ed. American Public Health Association, Washington.
- Ardón, M. & Pringle, C.M. (2008) Do secondary compounds inhibit microbial- and insect-mediated leaf breakdown in a tropical rainforest stream, Costa Rica? *Oecologia*, **155**, 311-323.
- Ardón, M., Pringle, C.M. & Eggert, S.L. (2009) Does leaf chemistry differentially affect breakdown in tropical vs temperate streams? Importance of standardized analytical techniques to measure leaf chemistry. *Journal of the North American Benthological Society*, **28**, 440-453.
- Ardón, M., Stallcup, L.A. & Pringle, C.M. (2006) Does leaf quality mediate the stimulation of leaf breakdown by phosphorus in Neotropical streams? *Freshwater Biology*, **51**, 618-633.
- Baldy, V., Chauvet, E., Charcosset, J. & Gessner, M.O. (2002) Microbial dynamics associated with leaves decomposing in the mainstem and floodplain pond of a large river. *Aquatic Microbial Ecology*, **28**, 25-36.
- Baldy, V., Gessner, M.O. & Chauvet, E. (1995) Bacteria, fungi, and the breakdown of leaf litter in a large river. *Oikos*, **74**, 93-102.

- Bärlocher, F. (2005) Sporulation by aquatic Hyphomycetes. In: *Methods to Study Litter Decomposition: a Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 185-187. Springer, Dordrecht.
- Bärlocher, F. & Graça, M.A.S. (2002) Exotic riparian vegetation lowers fungal diversity but not leaf decomposition in Portuguese streams. *Freshwater Biology*, **47**, 1123-1135.
- Bärlocher, F. & Graça, M.A.S. (2005) Total phenolics. In: *Methods to Study Litter Decomposition: a Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 97-100. Springer, Dordrecht.
- Bärlocher, F., Seena, S., Wilson, K.P. & Williams, D.D. (2008) Raised water temperature lowers diversity of hyporheic aquatic hyphomycetes. *Freshwater Biology*, **53**, 368-379.
- Baudoin, J.M., Guérol, F., Feltren, V., Chauvet, E., Wagner, P. & Rousselle, P. (2008) Elevated aluminium concentration in acidified headwater streams lower aquatic Hyphomycete diversity and impairs leaf-litter breakdown. *Microbial Ecology*, **56**, 260-269.
- Boyero, L., Pearson, R.G., Dudgeon, D., Graça, M.A.S., Gessner, M.O., Albariño, R.J.; *et al.* (2011) Global distribution of a key trophic guild contrasts with commom latitudinal diversity patters. *Ecology*, **92**, 1839-1848.
- Braatne, J.H., Sullivan, S.M.P. & Chamberlain, R. (2007) Leaf decomposition and stream macroinvertebrate colonization of Japanese Knotweed, an invasive plant species. *International Review of Hydrobiology*, **92**, 656-665.
- Bunn, S.E., Davies, P.M. & Winning, M. (2003) Sources of organic carbon supporting the food web of an arid zone floodplain river. *Freshwater Biology*, **48**, 1-17.
- Canhoto, C. & Graça, M.A.S. (1999) Leaf Barriers to Fungal Colonization and Shredders (*Tipula lateralis*) Consumption of Decomposing *Eucalyptus globules*. *Microbial Ecology*, **37**, 163-172.
- Carmouze, J.P. (1994) *O metabolismo dos ecossistemas aquáticos: fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas*. Editora Edgard Blücher/FAPESP, São Paulo.
- Chara, J., Baird, D., Telfer, T. & Giraldo, L. (2007) A Comparative Study of Leaf Breakdown of Three Native Tree Species in a Slowly-Flowing Headwater Stream in the Colombian Andes. *International Review of Hydrobiology*, **92**, 183-198.

- Das, M., Royer, T.V. & Leff, L.G. (2008) Fungal communities on decaying leaves in streams: a comparison of two leaf species. *Mycological Progress*, **7**, 267-275.
- Dobson, M., Magana, A., Mathooko, J.M. & Ndegwa, F.K. (2002) Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? *Freshwater Biology*, **47**, 909-919.
- Elogesi, A. & Pozo, J. (2005) Litter Input. In: *Methods to Study Litter Decomposition: a Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 3-13. Springer, Dordrecht.
- Esteves, F.A. & Gonçalves, J.F.Jr. (2011) Etapas do metabolismo aquático. In: *Fundamentos de Limnologia*. (Coord. F.A. Esteves) 3ªed., pp. 119-124. Interciência, Rio de Janeiro.
- Franken, R.J.M., Peeters, E.T.H.M., Gardeniers, J.J.P., Beijer, J.A.J. & Scheffer, M. (2005) Growth of shredders on leaf litter biofilms: the effect of light intensity. *Freshwater Biology*, **50**, 459-466.
- Galizzi, M.C. & Marchese, M. (2007) Descomposición de hojas de *Tessaria integrifolia* (Asteraceae) y colonización por invertebrados en un cauce secundario del río Paraná Medio. *Interciencia*, **32**, 535-540.
- Gessner, M.O. (2005a) Ergosterol as a measure of fungal biomass. In: *Methods to Study Litter Decomposition: a Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 189-195. Springer, Dordrecht
- Gessner, M.O. (2005b) Proximate Lignine and Cellulose. In: *Methods to Study Litter Decomposition: a Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 115-120. Springer, Dordrecht.
- 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(2): 377-384.
- Gessner, M.O. & Van Ryckegem, C. (2003) Water fungi as decomposers in freshwater ecosystems. In: *Encyclopedia of Environmental Microbiology*. (Ed G. Bitton). Wiley, New York. (online edn DOI: 10.1002/0471263397.env314).
- Gomi, T., Sidle, R.C. & Richardson, J.S. (2002) Understanding Processes and Downstream Linkages of Headwater Systems. *BioScience*, **52**, 905-916.

- Gonçalves, J.F.Jr., França, J.S. & Callisto, M. (2006a) Dynamics of Allochthonous Organic Matter in a Tropical Brazilian Headstream. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **49**, 967-973.
- Gonçalves, J.F.Jr., França, J.S., Medeiros, A.O., Rosa, C.A. & Callisto, M. (2006b) Leaf Breakdown in a Tropical Stream. *International Review of Hydrobiology*, **91**, 164-177.
- Gonçalves, J.F.Jr., Graça, M.A.S. & Callisto, M. (2007) Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology*, **52**, 1440-1451.
- Graça, M.A.S. (2001) The role of invertebrates on leaf litter decomposition in stream – a Review. *International Review of Hydrobiology*, **86**, 383-393.
- Graça, M. & Bärlocher, F. (2005) Radial diffusion assay for tannins. In: *Methods to Study Litter Decomposition: a Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 101-108. Springer, Dordrecht.
- Graça, M.A.S & Canhoto, C. (2006) Leaf litter processing in low orders streams. *Limnetica*, **25**, 1-10.
- Gulis V. & Suberkropp, K. (2003a) Effect of inorganic nutrients on relative contributions of fungi and bacteria to carbon flow from submerged decomposing leaf litter. *Microbial Ecology*, **45**, 11-19.
- Gulis, V. & Suberkropp, K. (2003b) Interactions between stream fungi and bacteria associated with decomposing leaf litter at different levels of nutrient availability. *Aquatic Microbial Ecology*, **30**, 149-157.
- Hamilton, S.K., Lewis, W.M. & Sippel, S.J. (1992) Energy sources for aquatic animals in the Orinoco River floodplain: evidence from stable isotopes. *Oecologia*, **89**, 324-330.
- Hieber, M. & Gessner, M.O. (2002) Contribution of Stream Detritivores, Fungi and Bacteria to Leaf Breakdown based on Biomass Estimates. *Ecology*, **83**, 1026-1038.
- Hoorens, B., Aerts, R. & Stroetenga, M. (2003) Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? *Oecologia*, **137**, 578-586.
- Komínková, D., Kuehn, K.A., Büsing, N., Steiner, D. & Gessner, M.O. (2000) Microbial biomass, growth, and respiration associated with submerged litter of *Phragmites australis* decomposing in a littoral reed stand of a large lake. *Aquatic Microbial Ecology*, **22**, 271-282.

- Krauss, G.-J., Solé, M., Krauss, G., Schlosser, D., Wesenberg, D. & Bärlocher, F. (2011) Fungi in freshwaters: ecology, physiology and biochemical potential. *FEMS Microbiology Reviews*, **35**, 620-651.
- Lewis, W.M., Hamilton, S.K., Rodriguez, M.A., Saunders, J.F. & Lasi, M.A. (2001) Food web analysis of the Orinoco floodplain based on production estimates and stable isotope data. *Journal of the North American Benthological Society*, **20**, 241–254.
- Li, A.O.Y., Lily, C.Y. & Dudgeon, D. (2009) Effects of leaf toughness and nitrogen content on litter breakdown and macroinvertebrates in a tropical stream. *Aquatic Sciences*, **71**, 80-93.
- Madeira, J.A. & Fernandes, G.W. (1999) Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **15**, 463-479.
- Mathooko, J.M., Magana, A.M. & Nyang'au, I.M. (2000) Decomposition of *Syzygium cordatum* in a Rift Valley stream ecosystem. *African Journal of Ecology*, **38**, 365-368.
- Mathuriau, C. & Chauvet, R. (2002) Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society*, **21**, 384-396.
- Mille-Lindblom C., Wachenfeldt E.V. & Tranvik L.J. (2004) Ergosterol as a measure of living fungal biomass: persistence in environmental samples after fungal death. *Journal of Microbiological Methods*, **59**, 253-262.
- Moretti, M., Gonçalves, J.F.Jr. & Callisto, M. (2007) Leaf breakdown in two tropical streams: Differences between single and mixed species packs. *Limnologia*, **37**, 250-258.
- Nikolcheva, L.G. & Bärlocher, F. (2005) Seasonal and substrate preferences of fungi colonizing leaves in streams: traditional versus molecular evidence. *Environmental Microbiology*, **7**, 270-280.
- Olson, J.S. (1963) Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, **44**, 321-331.
- Ostrofsky, M.L. (1997) Relationship between Chemical Characteristics of Autumn-Shed Leaves and Aquatic Processing Rates. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 750-759.

- Pascoal C, & Cássio, F. (2004) Contribution of fungi and bacteria to leaf litter decomposition in a polluted river. *Applied and Environmental Microbiology*, **70**, 5266-5273.
- Petersen, R.C.Jr. & Cummins, K.W. (1974) Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology*, **4**, 343-368.
- Pozo, J., González, E., Díez, J.R., Molinero, J. & Elósegi, A. (1997) Inputs of Particulate Organic Matter to Streams with Different Riparian Vegetation. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 602-611.
- Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. (2007) *Biologia Vegetal*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Robinson, C.T. & Jolidon, C. (2005) Leaf breakdown and the ecosystem functioning of alpine streams. *Journal of the North American Benthological Society*, **24**, 495-507.
- Romaní, A.M., Fischer, H., Mille-Lindblom, C. & Tranvik, L.J. (2006) Interactions of bacteria and fungi on decomposing litter: differential extracellular enzyme activities. *Ecology*, **87**, 2559-2569.
- Stout, T.J. (1989) Effects of condensed tannins on leaf processing in mid-latitude and tropical streams: a theoretical approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46**, 1097-1106.
- Suberkropp, K. & Chauvet, E. (1995) Regulation of leaf breakdown by fungi in streams: influences of water chemistry. *Ecology*, **76**, 1433-1445.
- Suberkropp, K., Godshalk, G.L. & Klug, M.J. (1976) Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology*, **57**, 720-727.
- Suberkropp, K. & Klug, M. J. (1976) Fungi and Bacteria Associated with Leaves during Processing in a Woodland Stream. *Ecology*, **57**, 707-719.
- Tomme, P., Warren, R.A.J. & Gilkes, N.R. (1995) Cellulose hydrolysis by bacteria and fungi. *Advances in Microbial Physiology*, **37**, 1-81.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130-137.
- Wantzen, K.M.; Rosa, F.R.; Neves, C.O. & Nunes da Cunha, C. (2005) Leaf litter addition experiments in riparian ponds with different connectivity to a Cerrado stream in Mato Grosso, Brazil. *Amazoniana*, **18**, 387-396.

Webster, J.R. & Meyer, J.L. (1997) Organic Matter Budgets for Streams: A Synthesis
Journal of the North American Benthological Society, **16**, 141-161.

Capítulo II

**INVERTEBRADOS E MICRO-ORGANISMOS ASSOCIADOS A
DETRITOS FOLIARES EM DECOMPOSIÇÃO EM UM CÓRREGO
TROPICAL DE ALTITUDE**

A matéria orgânica alóctone é o principal recurso alimentar em córregos de pequena ordem e a sua disponibilidade no sistema está diretamente relacionada com a presença da vegetação ripária bem desenvolvida, que impede o desenvolvimento de algas pela limitação luminosa (Vannote *et al.*, 1980). A taxa de decomposição é influenciada tanto pelas características intrínsecas das folhas quanto pelas características extrínsecas do ambiente aquático (temperatura, vazão, características químicas da água e presença de organismos decompositores) (Chara *et al.*, 2007). Os fatores intrínsecos do detrito que determinam as taxas de decomposição são o conteúdo nutricional (Flindt & Lillebø, 2005), as concentrações de componentes químicos defensores (p. ex., polifenóis e taninos) (Graça & Bärlocher, 2005) e compostos estruturais, tais como lignina e celulose (Ardón, Stallcup & Pringle, 2006).

A lixiviação, abrasão física e fragmentação do detrito pela ação da água são processos físicos responsáveis pela redução em seu tamanho e transformação química de compostos solúveis (Gessner, Chauvet & Dobson, 1999; Das, Royer & Leff, 2008). Pelo menos três comunidades biológicas (os fungos, bactérias e invertebrados) estão envolvidas nesse processo, desempenhando uma função importante na transformação biológica dessa matéria orgânica (Hieber & Gessner, 2002). Contudo, a relevância destes grupos e os fatores que controlam a sua atividade durante o processo de decomposição ainda não estão totalmente esclarecidos, podendo variar entre ecossistemas e latitudes (Wallace & Webster 1996; Gonçalves *et al.*, 2006, 2007). Os fungos apresentam grande relevância nesse processo devido à sua maior habilidade de metabolizar moléculas de difícil degradação (p.ex. celulose e lignina) (Gessner *et al.*, 1999). Estes micro-organismos participam também do incremento nutricional, elevando a qualidade do detrito em decomposição, tornando-o mais palatável para o consumo por invertebrados (Suberkropp & Klug, 1976; Canhoto & Graça, 1999).

Dentro da comunidade de decompositores, os invertebrados fragmentadores são organismos mais frequentes em córregos de baixa ordem e com intensa cobertura vegetal (Bispo *et al.*, 2001). Seu estabelecimento nos detritos foliares ocorre, principalmente, pela imigração (Hieber & Gessner, 2002). Ao se alimentar diretamente do tecido foliar exercem um papel importante na conversão da matéria orgânica particulada grossa, em matéria orgânica particulada fina e dissolvida (Cummins *et al.*, 1989; Encalada *et al.*, 2010). No entanto, em córregos tropicais, esse grupo possui baixa abundância e riqueza (Gonçalves *et al.*, 2006; Moretti, Gonçalves & Callisto, 2007).

Partindo do pressuposto que as espécies de plantas encontradas no Cerrado apresentam folhas com cutículas espessas e altas concentrações de compostos estruturais e inibitórios (Wantzen *et al.*, 2005), elaborou-se a hipótese que elevadas concentrações de compostos secundários e estruturais do detrito dificultam a colonização microbiana e, conseqüentemente, interferem na composição e estrutura da comunidade dos invertebrados associados, tornando o processo de decomposição mais lento. Deste modo, o objetivo deste estudo foi avaliar a influência da composição química, invertebrados e micro-organismos na decomposição das espécies *Baccharis platypoda* DC. e *Coccoloba cereifera* Schwacke.

MATERIAL E MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi conduzido no Córrego Geraldinho, em um trecho de 2ª ordem com vegetação ripária pouco desenvolvida, composta apenas por arbustos e ervas comum em campos rupestres, pertencente à Bacia do São Francisco (19°16'55,51''S, 43°35'34,46''W; 1135 m de altitude). O experimento foi realizado entre maio e setembro de 2009, período relativo à estação seca (Figura 1). As temperaturas médias anuais variam entre 17 e 18,5°C e as precipitações médias entre 1.450 e 1.800 mm (Madeira & Fernandes, 1999).

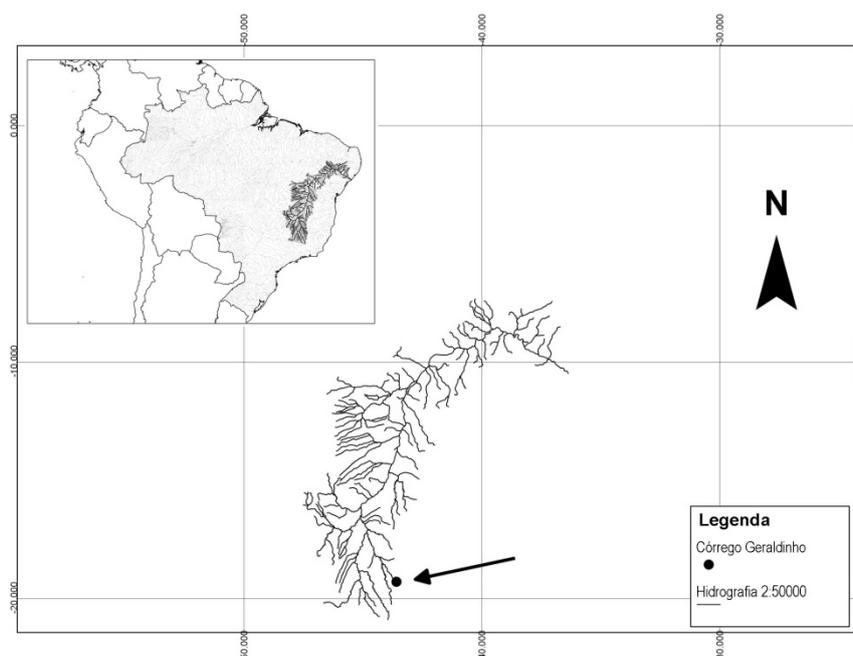


Figura 1: Localização do Córrego Geraldinho, MG, bacia do São Francisco. Seta indica o local onde o experimento foi instalado.

DESENHO EXPERIMENTAL

As folhas senescentes de *Baccharis platypoda* e *Coccoloba cereifera* foram coletadas nas proximidades do córrego estudado com redes sem contato com o solo. As folhas de *B. platypoda* e *C. cereifera* foram incubadas, separadamente, em *litter bags* de malha grossa (10 mm de abertura de malha), onde foram colocados $1,5 \pm 0,1$ g de peso seco ao ar de *B. platypoda* e $3,5 \pm 0,5$ g de peso seco ao ar de *C. cereifera*. Foram utilizados 64 *litter bags*, colocados horizontalmente próximos ao leito do córrego, amarrados em hastes de aço e pedras submersas, sob condições similares às naturais.

Em cada período amostral, foram mensurados velocidade de corrente, temperatura, oxigênio dissolvido, pH, condutividade elétrica, por meio de medidores de campo. Além disso, foi coletado um litro de água para análise de alcalinidade total pelo método de Gram (Carmouze, 1994) e as concentrações de Nitrato e Ortofosfato (determinadas segundo as metodologias descritas no “*Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*” (APHA, 2005)).

As taxas de decomposição foram medidas pela perda de peso dos detritos foliares incubados no córrego por um período de 120 dias (com retiradas parciais de folhas após 3, 7, 15, 21, 30, 60, 90, 120 dias). Em cada data de amostragem, quatro *litter bags* de cada espécie de folha foram retirados seguindo uma seqüência numérica, colocados em sacos plásticos individuais e transportados para o laboratório em recipientes com gelo. Além dos 64 *litter bags*, foram preparadas quatro réplicas de cada espécie correspondentes ao dia zero. Os detritos destes *litter bags* foram utilizados para a avaliação da perda de massa na preparação, manuseio e transporte da amostra para o campo, corrigindo, dessa forma, as perdas não atribuídas à decomposição e em seguida foram trituradas para posterior caracterização inicial do detrito em relação às concentrações de compostos secundários e estruturais. Para determinar a porcentagem de água nas folhas usadas no experimento, foi feita uma regressão linear para correção do peso seco ao ar e o peso seco à estufa (60 °C, 72 h).

No laboratório os sacos foram abertos e as folhas lavadas em água destilada sobre uma peneira de 120 µm. Após a lavagem, cinco folhas foram selecionadas e em cada uma delas foram retirados quatro discos com um cortador de rolha com diâmetro de 12 mm. O conjunto com os cinco discos de folhas foram utilizados para a determinação da massa seca livre de cinzas (MSLC), concentração de ATP, concentração de ergosterol e esporulação. As folhas restantes e mais as que foram

cortadas os discos foram secas em estufa à 60 °C, por 72 h, para determinação do peso seco, sendo posteriormente trituradas para a análise da composição química dos detritos.

COMPOSIÇÃO QUÍMICA DO DETRITO

A concentração de polifenóis totais foi determinada segundo metodologia proposta por Bärlocher & Graça (2005). O material vegetal foi acondicionado dentro de geladeira em 5 mL de acetona 70%. Após, foi retirado o sobrenadante e adicionado 5 mL de NaOH (0,1) N em Na₂CO₃ (2%) e 0,5 mL do corante Folin-Ciocalteu, e posterior leitura em espectrofotômetro (760 nm). O teor de taninos condensados foi estimado por difusão radial após a extração de 100 mg de detrito em 1 mL de acetona 70% aplicado em um furo perfurado em um gel de agarose contendo 0,01% de albumina (BSA) (Graça & Bärlocher, 2005). Para a determinação dos teores de celulose e lignina foi utilizada a análise gravimétrica, que determina a quantidade proporcionada de um composto presente na amostra (Gessner, 2005b). A celulose foi hidrolisada com ácido sulfúrico 72% e a lignina foi determinada pela diferença do peso incinerado.

COMUNIDADE DE ORGANISMOS DECOMPOSITORES

A biomassa do total de micro-organismos foi medida por quantificação do ATP nos detritos. O material vegetal foi homogeneizado e centrifugado. O sobrenadante foi filtrado, neutralizado e congelado a -20°C. Para a quantificação de ATP, foi retirada uma alíquota da amostra e adicionado 130 µL de tampão e 50 µL da enzima Firelight e medidos em um luminômetro (Abelho, 2005).

A biomassa dos fungos aquáticos nas folhas em decomposição foi avaliada por quantificação do ergosterol, lipídeo exclusivo das membranas dos fungos (Gessner, 2005a). A extração lipídica e saponificação foram realizadas por fervura em KOH/metanol. O extrato obtido foi purificado por passagem em colunas e então eluído com isopropanol e analisado em HPLC.

Para determinar os esporos de fungos nos discos, os mesmos foram incubados por 48 horas em erlenmeyers contendo 30 mL da água do córrego filtrada, colocados em agitador orbital com temperatura controlada e induzindo a esporulação (Bärlocher, 2005). Posteriormente, uma alíquota foi fixada com formalina e, antes da contagem dos conídios, foi adicionado Triton a 5% às amostras e, posteriormente, foram filtradas e coradas com *cotton blue*.

A comunidade de invertebrados foi obtida pela lavagem das folhas em decomposição em peneira de 120 μm . O material retido na peneira foi conservado em álcool 70% e, posteriormente os invertebrados foram triados e identificados até o nível de família utilizando as seguintes chaves de identificação: Merrit & Cummins (1996); Fernández & Domínguez (2001) e Mugnai, Nessimian & Baptista (2009). Os organismos encontrados foram classificados nas seguintes categorias funcionais: coletores-catadores, coletores-filtradores, raspadores, predadores e fragmentadores (Cummins, Merrit & Andrade, 2005). Além disso, foram analisadas a riqueza de espécies, a composição e a densidade relativa presentes nas amostras de material em decomposição para cada data de retirada.

ANÁLISE DOS DADOS

Os coeficientes de decomposição foram determinados ajustando-se os dados de porcentagem de perda de massa ao modelo exponencial negativo $W_t = W_0 e^{-kt}$, onde W_t é o peso remanescente no tempo t (em dias), W_0 é a massa inicial, e k é o coeficiente de decomposição (Olson, 1973). Esses valores foram estimados por meio de curvas de regressão exponencial.

Para analisar a variação observada na perda de massa, na comunidade microbiana e nas características químicas dos detritos entre as espécies estudadas, em função do tempo de incubação do experimento foram construídos modelos lineares generalizados (GLM) ajustados a uma distribuição de erro normal. Os modelos foram submetidos à análise de resíduos para verificar a adequação do modelo à distribuição de erro assumida (Crawley, 2002). Para avaliar a influência dos períodos de amostragem, o tipo do detrito e a interação entre estes dois fatores sobre a riqueza e densidade de invertebrados aquáticos, foram construídos GLMs. Para analisar os efeitos do tipo de detrito, do tempo de incubação e a interação entre esses dois fatores sobre os grupos tróficos funcionais da comunidade de invertebrados, foi utilizada uma MANOVA. As análises foram realizadas através do software R v2.6.2 (R Development Core Team 2008).

RESULTADOS

CARACTERÍSTICAS FÍSICAS E QUÍMICAS DO CÓRREGO

Os parâmetros da água no córrego Geraldinho foram temperatura média 21,01°C $\pm 0,49$; condutividade elétrica 59,65 $\mu\text{S}/\text{cm}$ $\pm 16,9$; pH 7,05 $\pm 0,26$; teor de oxigênio dissolvido 8,12 mg/L $\pm 0,17$; alcalinidade 12,53 $\pm 3,88$; velocidade da água 0,06 m/s $\pm 0,009$; vazão 0,003 m³/s $\pm 0,001$; e as séries fosfatadas e nitrogenadas tiveram valores abaixo do nível de detecção da metodologia utilizada.

DECOMPOSIÇÃO DE DETRITOS FOLIARES

Durante os sete primeiros dias de incubação, uma rápida perda de peso foi observada para *B. platypoda*, enquanto que para *C. cereifera* essa perda foi menos acentuada (Figura 2). Esses resultados foram significativamente diferentes entre as espécies estudadas e entre os períodos do experimento (Tabela 1). Após 120 dias de experimento, *B. platypoda* apresentou 77,2% de peso remanescente e *C. cereifera* apresentou 88,1%.

Em relação aos valores de coeficiente de decomposição, a espécie *B. platypoda* ($k = 0,0019 \text{ dia}^{-1}$) apresentou uma taxa de decomposição maior que *C. cereifera* ($k = 0,0008 \text{ dia}^{-1}$). Para a decomposição de 50% da massa dos detritos de *B. platypoda* seriam necessários 495 dias, enquanto que para *C. cereifera* seriam necessários 866 dias.

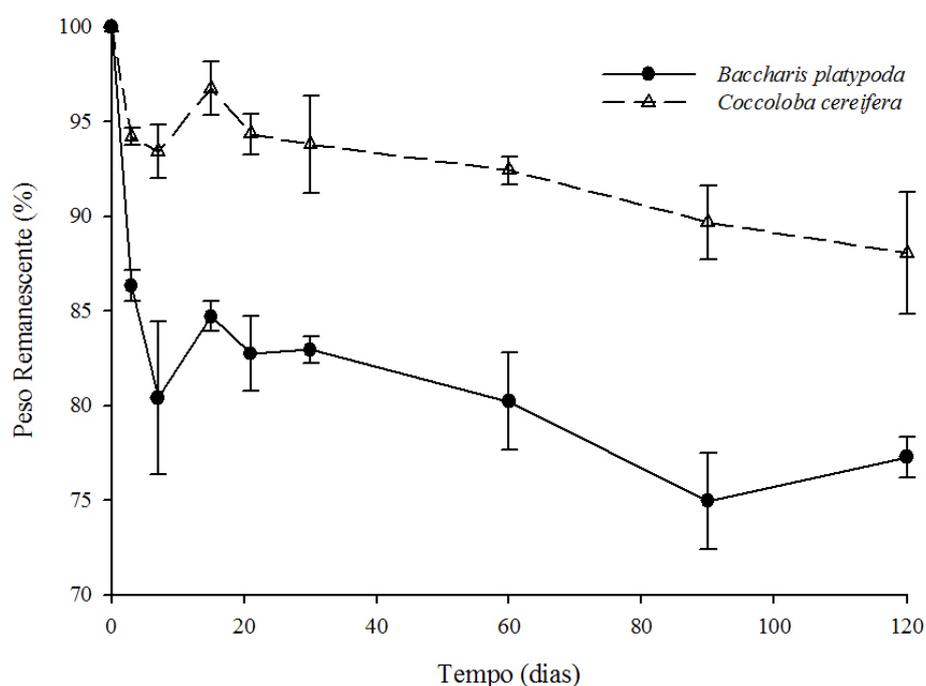


Figura 2: Porcentagem (média e erro-padrão) de peso remanescente dos detritos de *Baccharis platypoda* e *Coccoloba cereifera* em função do tempo de incubação do experimento de decomposição no Córrego Geraldinho.

CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS DO DETRITO

As concentrações iniciais de polifenóis totais e taninos condensados não diferiram significativamente entre as duas espécies e ao longo do tempo em ambas (Tabela 1). Em quinze dias de incubação, a perda de polifenóis totais foi estimada em 23% para *B. platypoda* e 45% para *C. cereifera*. Por outro lado, a perda de taninos condensados no mesmo período foi de 15% para *B. platypoda* e para *C. cereifera* foi de 47% (Figura 3 A e B).

Com relação às concentrações de compostos estruturais, houve diferença significativa entre as duas espécies (Tabela 1). Para as concentrações iniciais desses compostos, *B. platypoda* apresentou menor concentração de celulose e de lignina quando comparada a *C. cereifera* (Figura 3 C e D). Ao final de 120 dias, a proporção de celulose e de lignina cresceu em *B. platypoda*, enquanto *C. cereifera* apresentou diminuição na proporção de celulose, porém houve um aumento na proporção de lignina (Tabela 2).

Tabela 1: Modelos lineares generalizados para avaliar se a perda de massa, a comunidade microbiana e de invertebrados e as características químicas dos detritos variam entre as espécies estudadas, em função do tempo de incubação.

Variável Resposta	Variável explicativa	GL	Deviance	Resid. GL	Resid. deviance	F	P
	Modelo Nulo			66	4054		
Perda de Peso	Espécies	1	2010	65	2043	153.4	<0,001
	Tempo	8	1199	57	843	11.4	<0,001
	Espécies x Tempo	8	201	49	642	1.9	0,077
	Modelo Nulo			58	4121		
Polifenóis Totais	Espécies	1	0,1	57	4121	0.001	0,971
	Tempo	8	984	49	3136	1.8	0,100
	Espécies x Tempo	8	365	41	2771	0.6	0,709
	Modelo Nulo			57	102,9		
Taninos Condensados	Espécies	1	6,1	56	96,9	3.9	0,055
	Tempo	8	23,1	48	73,8	1.9	0,091
	Espécies x Tempo	8	12,2	40	61,6	0.9	0,457
	Modelo Nulo			46	1688		
Celulose	Espécies	1	781	45	906	31.1	<0,001
	Tempo	8	45	37	861	0.2	0.983
	Espécies x Tempo	8	132	29	729	0.6	0.723
	Modelo Nulo			46	9524		
Lignina	Espécies	1	8263	45	1260	411.9	<0,001
	Tempo	8	500	37	759	3.1	0,011
	Espécies x Tempo	8	177	29	581	1.1	0,386
	Modelo Nulo			57	4560		
ATP	Espécies	1	182	56	4377	4.9	0,031
	Tempo	7	1429	49	2948	5.5	<0,001
	Espécies x Tempo	7	1401	42	1546	5.4	<0,001
	Modelo Nulo			55	4467574		
Ergosterol	Espécies	1	33674	54	4444900	0.6	0,422
	Tempo	8	2960198	46	1484702	10.7	<0,001
	Espécies x Tempo	7	139926	39	1344776	0.5	0,768
	Modelo Nulo			57	127,9		
Esporulação	Espécies	1	21,8	56	106,1	11.5	<0,001
	Tempo	7	15,1	49	90,9	1.1	0,356
	Espécies x Tempo	7	11,5	42	79,4	0.8	0,536
	Modelo Nulo			59	6344204		
Densidade Invertebrados	Espécies	1	857711	58	5486493	17.1	<0,001
	Tempo	7	2261986	51	3224506	6.4	<0,001
	Espécies x Tempo	7	1022413	44	2202094	2.9	0,013
	Modelo Nulo			59	48,7		
Riqueza Invertebrados	Espécies	1	0,001	58	48,7		0,976
	Tempo	7	6,8	51	41,9		0,452
	Espécies x Tempo	7	5,4	44	36,4		0,604

Tabela 2: Concentração inicial e final média e erro-padrão de compostos secundários (polifenóis totais e taninos condensados) e estruturais (celulose e lignina) dos detritos de *Baccharis platypoda* e *Coccoloba cereifera*.

	<i>Baccharis platypoda</i>		<i>Coccoloba cereifera</i>	
	Inicial	Final	Inicial	Final
Polifenóis Totais (%)	22,51 (5,73)	17,93 (2,87)	28,10 (6,69)	14,95 (2,93)
Taninos condensados (%)	1,73 (0,38)	0,57 (0,13)	2,88 (0,01)	0,53 (0,001)
Celulose (%)	29,15 (0,34)	32,70 (1,00)	44,30 (3,78)	34,80 (0)
Lignina (%)	22,55 (2,76)	28,64 (2,40)	42,69 (0,51)	62,55 (0)

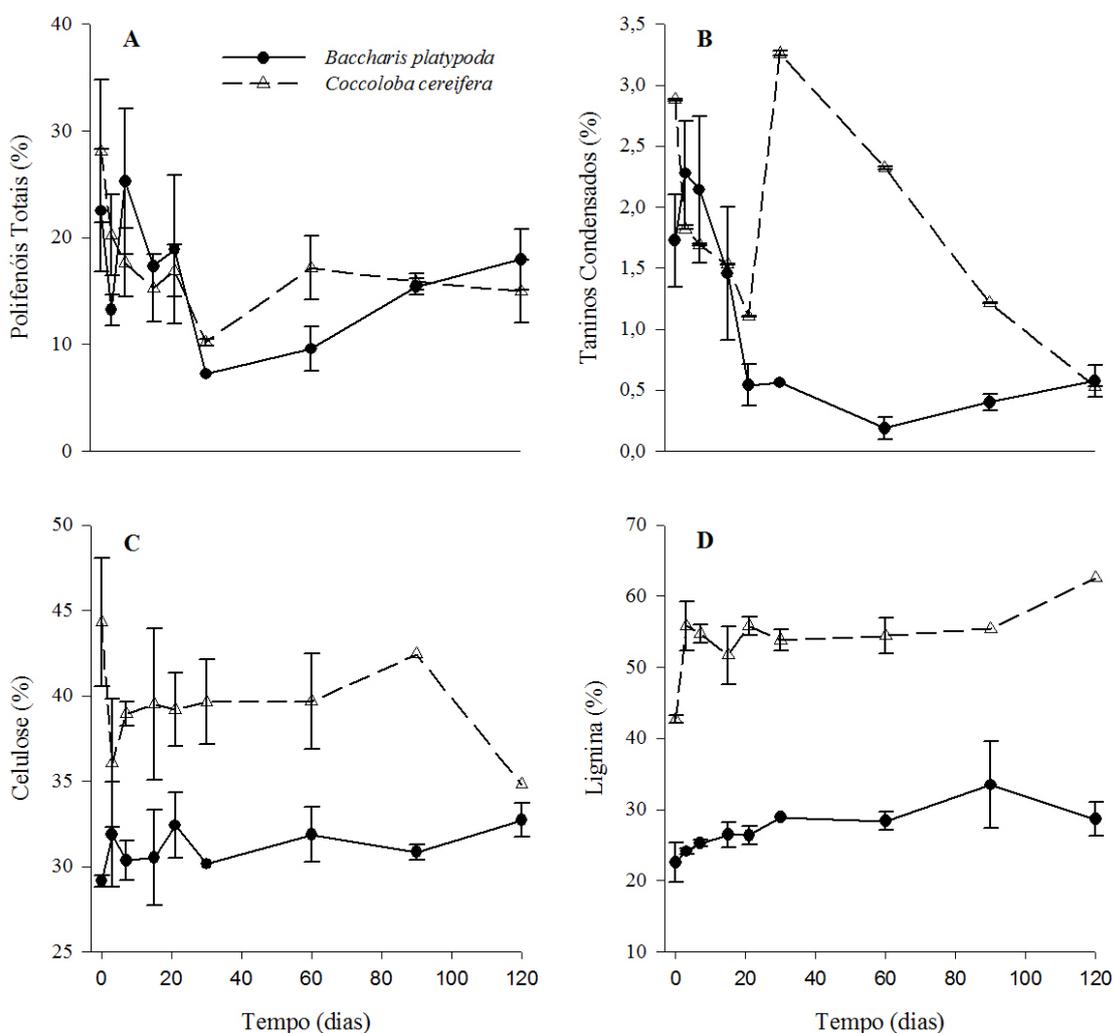


Figura 3: Variação das concentrações (média e erro-padrão) de compostos secundários e estruturais nos detritos de *Baccharis platypoda* e *Coccoloba cereifera* durante o período de estudo no Córrego Geraldinho. A) Polifenóis Totais; B) Taninos Condensados; C) Celulose; e D) Lignina.

CONCENTRAÇÃO DE ERGOSTEROL E ESPORULAÇÃO FÚNGICA

Os detritos apresentaram valores iniciais de 308,5 $\mu\text{g/g}$ AFDM para *B. platypoda* e 101,2 $\mu\text{g/g}$ AFDM para *C. cereifera*. A concentração de ergosterol não diferiu entre os detritos, mas houve diferença significativa entre os tempos de incubação (Tabela 1). Após a incubação, observou-se uma diminuição na concentração de ergosterol. A biomassa de fungos filamentosos aquáticos só aumentou depois do 90º dia de incubação, chegando a 849,2 $\mu\text{g/g}$ AFDM para *B. platypoda* e 767,1 $\mu\text{g/g}$ AFDM para *C. cereifera*, após 120 dias de incubação (Figura 4). A menor concentração foi observada no 15º dia para *B. platypoda* (54,1 $\mu\text{g.g}^{-1}$ AFDM) e em *C. cereifera* foi no 90º dia (62,4 $\mu\text{g.g}^{-1}$ AFDM).

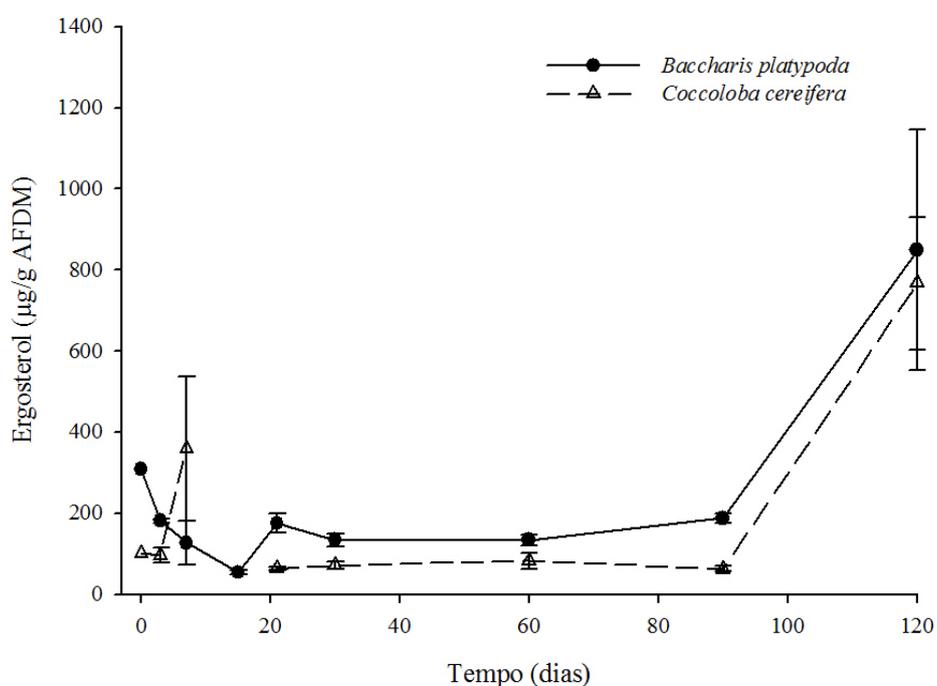


Figura 4: Variação temporal na concentração de ergosterol (média e erro-padrão) nos detritos de *Baccharis platypoda* e *Coccoloba cereifera* durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho.

O pico de esporulação dos Hyphomycetes aquáticos ocorreu no 30º dia em *B. platypoda* (3,35 esporos.mg AFDM⁻¹), enquanto que em *C. cereifera* não houve variação do número total de esporos ao longo do tempo (Figura 5). Entre os detritos estudados houve diferença significativa em relação ao número de esporos, porém os tempos de incubação não diferiram significativamente (Tabela 1). O menor valor encontrado para *B. platypoda* ocorreu no 3º dia (0,24 esporos.mg AFDM⁻¹) e para *C. cereifera* ocorreu no 90º dia (0,09 esporos.mg AFDM⁻¹).

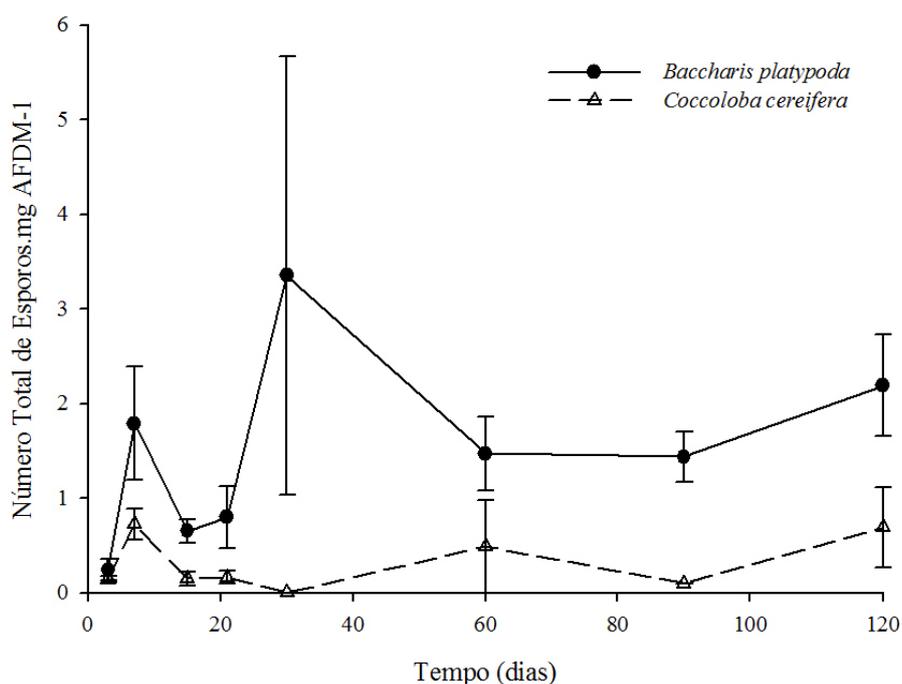


Figura 5: Número total (média e erro-padrão) de esporos de fungos aquáticos nos detritos de *Baccharis platypoda* e *Coccoloba cereifera* durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho.

BIOMASSA MICROBIANA TOTAL

O conteúdo de ATP dos detritos diferiu significativamente entre os detritos estudados e entre os tempos de incubação (Tabela 1). Em *B. platypoda*, o conteúdo de ATP foi maior na fase final da decomposição (12,3 nmoles/g). Em *C. cereifera*, o maior valor observado foi na fase inicial do processo de decomposição, atingindo 33,1 nmoles/g (Figura 6).

INVERTEBRADOS ASSOCIADOS AOS DETRITOS FOLIARES

As densidades dos invertebrados associados aos detritos foram relativamente baixas nos primeiros três dias de incubação (Figura 7). *B. platypoda* apresentou maiores valores de densidade a partir do 60º dia de incubação, chegando a 947,4 ind/gAFDM após 120 dias. Enquanto *C. cereifera* apresentou maiores valores a partir do 90º dia, atingindo 363,9 ind/gAFDM ao final de 120 dias. Os valores de densidade total foram diferentes entre os tipos de detritos e entre os tempos de incubação (Tabela 1).

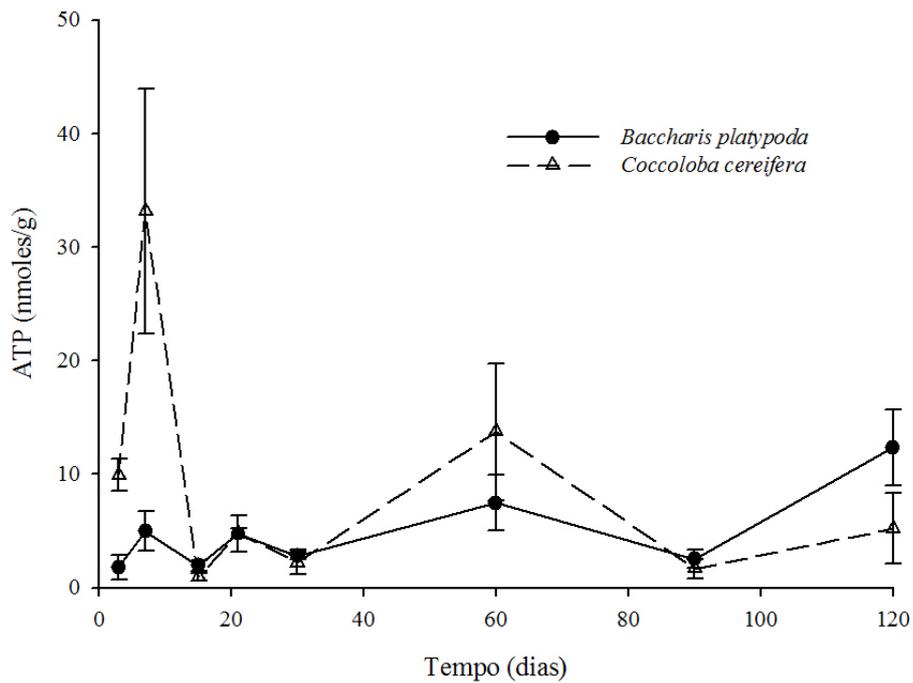


Figura 6: Variação temporal da biomassa microbiana total (média e erro-padrão) obtida pelo conteúdo de ATP nos detritos de *Baccharis platypoda* e *Coccoloba cereifera* durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho.

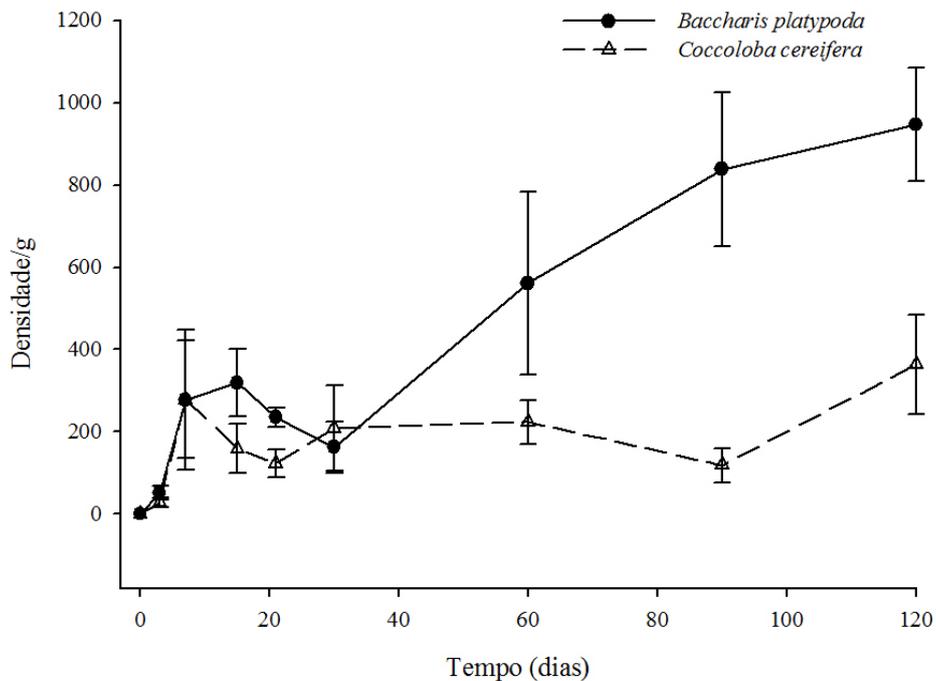


Figura 7: Densidade total (média e erro-padrão) dos invertebrados associados aos detritos de *Baccharis platypoda* e *Coccoloba cereifera* durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho.

Os valores de riqueza taxonômica dos invertebrados aumentaram nos primeiros dias de incubação, no entanto, não foram observadas diferenças significativas entre os detritos e nem entre os tempos de incubação (Figura 8; Tabela 1).

A estrutura da comunidade de invertebrados foi similar, sendo principalmente composta por Chironomidae (Diptera), Baetidae (Ephemeroptera) e Hydroscaphidae (Coleoptera). Estes três taxa representaram mais que 90% do total de organismos encontrados nos detritos de *B. platypoda* e *C. cereifera*, sendo que a abundância das larvas de Chironomidae foi de 70,8% e 62,1%, respectivamente (Tabela 5 e 6).

A estrutura da comunidade de invertebrados associados, em termos de grupos tróficos funcionais, não diferiu significativamente entre os detritos, mas variou entre os tempos amostrais (tabela 3). O grupo trófico coletor-catador foi significativamente diferente entre os detritos e ao longo do experimento (Tabela 4), mostrando maiores densidades entre quinze e trinta dias (86 – 65%) em *B. platypoda* e entre sete e trinta dias de incubação (66 – 93%) em *C. cereifera* (Figura 9). Os raspadores também foram significativamente diferentes entre os detritos e ao longo do experimento (Tabela 4), apresentando maiores densidades nos estágios iniciais e finais em *B. platypoda* e predominando, a partir do 60º dia em *C. cereifera* (62 – 74%) (Figura 9). Os fragmentadores apresentaram as menores densidades tanto em *B. platypoda* quanto em *C. cereifera* (1,3% e 0,4%, respectivamente) não apresentando diferenças significativas entre os detritos e os tempos amostrais (Tabela 4). Os predadores também não apresentaram diferenças significativas (Tabela 4), apresentando as maiores densidades em *B. platypoda* (Figura 9). A densidade de coletores-filtradores apresentou diferença significativa apenas entre os tempos amostrais (Tabela 4).

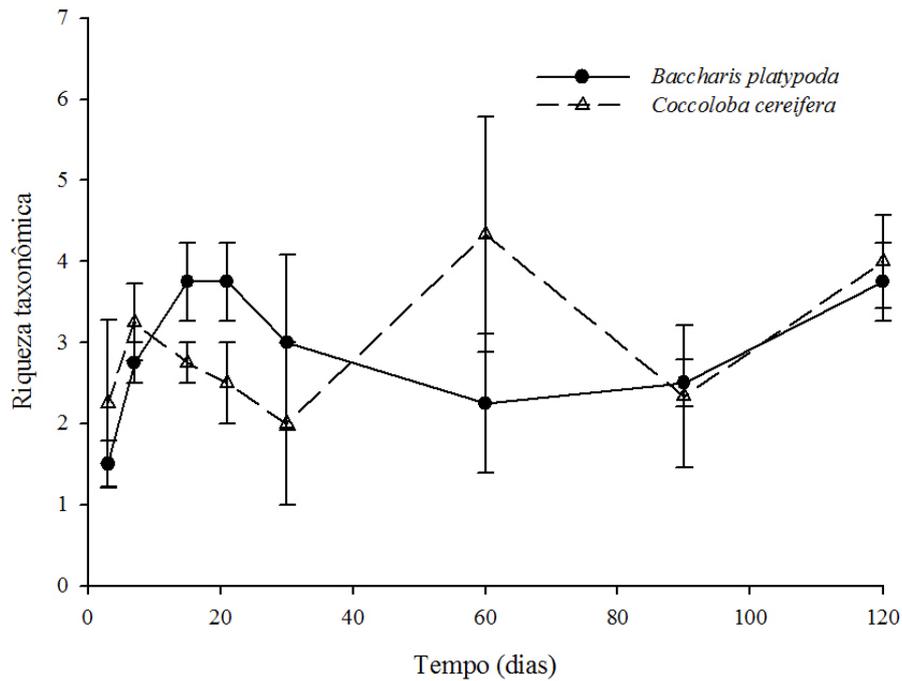


Figura 8: Riqueza taxonômica (média e erro-padrão) dos invertebrados associados aos detritos de *Baccharis platypoda* e *Coccoloba cereifera* durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho.

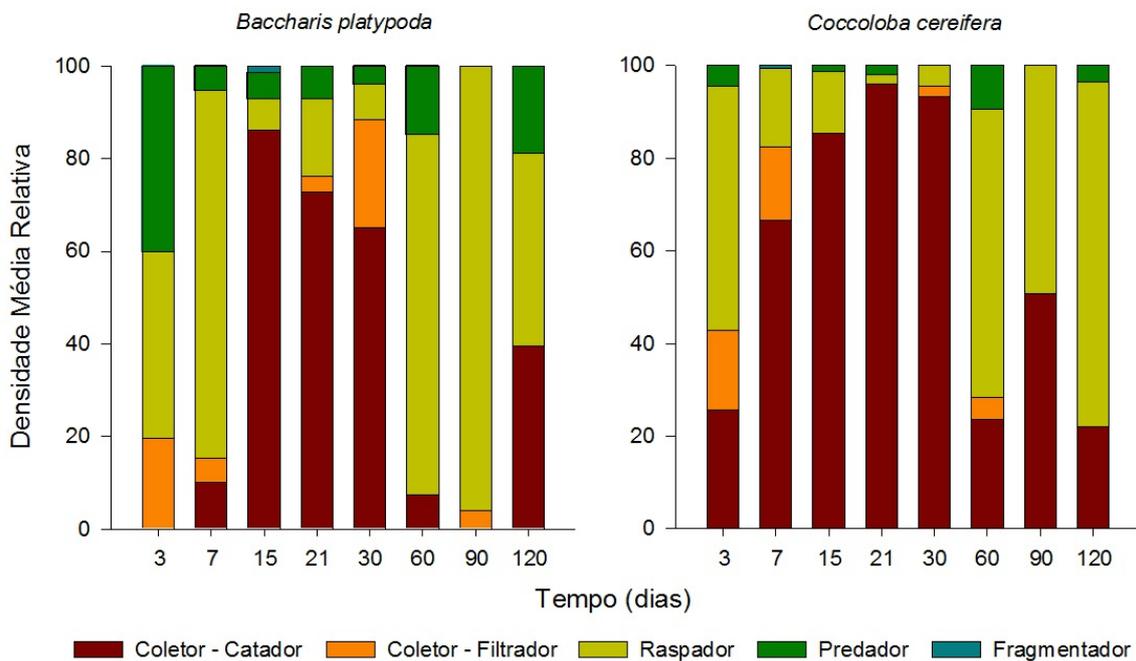


Figura 9: Densidade média relativa dos grupos tróficos funcionais das comunidades de invertebrados associados aos detritos de *Baccharis platypoda* e *Coccoloba cereifera* durante o processo de decomposição no Córrego Geraldinho.

Tabela 3: Valores da MANOVA/Wilks, F, Effect GL, Error GL e análise de contraste mostrando os efeitos do detrito, tempo e interação entre esses fatores, considerando cinco variáveis resposta dos grupos funcionais tróficos da comunidade de invertebrados (Coletor-Catador, Coletor-Filtrador, Raspador, Predador e Fragmentador). $p < 0.05$.

	Wilks	F	Effect GL	Error GL	p
MANOVA de GTF					
Intercepto	0,084	87,02	5	40	-
Espécie	0,813	1,83	5	40	0,128
Tempo	0,205	2,23	35	170	<0,001
Espécie x tempo	0,536	0,78	35	170	0,808
Análise de Contraste					
3 dias x 7 dias	0,726	3,01	5	40	0,021
3 dias x 15 dias	0,613	5,04	5	40	<0,001
3 dias x 21 dias	0,623	4,82	5	40	<0,001
3 dias x 30 dias	0,849	1,42	5	40	0,236
3 dias x 60 dias	0,749	2,67	5	40	0,035
3 dias x 90 dias	0,732	2,92	5	40	0,024
3 dias x 120 dias	0,740	2,81	5	40	0,029
7 dias x 15 dias	0,909	0,79	5	40	0,558
7 dias x 21 dias	0,895	0,94	5	40	0,467
7 dias x 30 dias	0,865	1,25	5	40	0,306
7 dias x 60 dias	0,799	2,01	5	40	0,097
7 dias x 90 dias	0,815	1,81	5	40	0,132
7 dias x 120 dias	0,843	1,48	5	40	0,215
15 dias x 21 dias	0,928	0,62	5	40	0,685
15 dias x 30 dias	0,823	1,71	5	40	0,153
15 dias x 60 dias	0,641	4,47	5	40	0,002
15 dias x 90 dias	0,647	4,35	5	40	0,002
15 dias x 120 dias	0,741	2,79	5	40	0,029
21 dias x 30 dias	0,872	1,17	5	40	0,338
21 dias x 60 dias	0,628	4,73	5	40	<0,001
21 dias x 90 dias	0,639	4,52	5	40	0,002
21 dias x 120 dias	0,730	2,95	5	40	0,023
30 dias x 60 dias	0,689	3,59	5	40	0,008
30 dias x 90 dias	0,699	3,43	5	40	0,011
30 dias x 120 dias	0,743	2,76	5	40	0,031
60 dias x 90 dias	0,979	0,16	5	40	0,973
60 dias x 120 dias	0,911	0,78	5	40	0,569
90 dias x 120 dias	0,854	1,36	5	40	0,258

Tabela 4: Modelos lineares generalizados para avaliar se os grupos tróficos funcionais variam entre as espécies estudadas, em função do tempo de incubação.

Variável Resposta	Variável explicativa	G L	Deviance	Resid. GL	Resid. deviance	F	P
	Modelo Nulo			52	766,7		
Coletor - Catador	Espécies	1	64,4	51	702,3	13,7	<0,001
	Tempo	7	472,1	44	230,2	14,3	<0,001
	Espécies x Tempo	7	56	37	174,2	1,7	0.139
	Modelo Nulo			52	55,9		
Coletor - Filtrador	Espécies	1	0,05	51	55,8	0,07	0.789
	Tempo	7	19,4	44	36,5	3,8	0.003
	Espécies x Tempo	7	0,7	37	26,7	1,9	0.092
	Modelo Nulo			52	740,2		
Raspador	Espécies	1	35,2	51	705,07	7,4	0.009
	Tempo	7	446,8	44	258,3	13,4	<0,001
	Espécies x Tempo	7	82,03	37	176,2	2,4	0.035
	Modelo Nulo			52	74,3		
Predador	Espécies	1	5,02	51	69,2	3,6	0.063
	Tempo	7	15,3	44	53,9	1,6	0.166
	Espécies x Tempo	7	3,4	37	50,5	0,4	0.919
	Modelo Nulo			52	0,6		
Fragmentador	Espécies	1	0,006	51	0,57	0,5	0.471
	Tempo	7	0,08	44	0,49	1,04	0.416
	Espécies x Tempo	7	0,04	37	0,44	0,6	0.777

Tabela 5: Invertebrados associados aos detritos de *Baccharis platypoda* incubados no Córrego Geraldinho durante o processo de decomposição (valor médio ± erro padrão).

Co-Ca = coletor-catador, Co-Fil = coletor-filtrador, P = predador, Frg = fragmentador, Rsp = raspador, * = não classificado em grupos tróficos.

Táxon	GTF	Dias								
		3	7	15	21	30	60	90	120	
Annelida										
Oligochaeta	Co-Ca	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	46,2±27,3
Arthropoda										
Arachnida										
Acarina	P	0±0	0±0	6,5±3,8	0±0	4,4±4,4	0±0	0±0	0±0	9,1±9,1
Branchiopoda	Co-Fil	1,9±1,9	0±0	0±0	4±4	25,8±14,9	0±0	5,6±5,6	0±0	0±0
Insecta										
Ephemeroptera										
Baetidae	Co-Ca	0±0	5,8±2,9	189,2±60,4	87,5±26,7	72,6±34,5	0±0	0±0	0±0	4,6±4,6
Odonata										
Coenagrionidae	P	0±0	0±0	6,2±3,6	8,3±4,8	0±0	5,3±5,3	0±0	0±0	5±5
Coleoptera										
Dytiscidae	P	3,9±3,9	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
Elmidae	Co-Ca	0±0	0±0	3,1±3,1	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
	/Rsp									
Hydrophilidae	P	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	4,6±4,6
Hydroscaphidae	Rsp	0±0	12,9±12,9	0±0	7,5±7,5	4,3±4,3	51,1±21	128,6±61,9	64,2±38,8	64,2±38,8
Trichoptera										
Helicopsychidae	Rsp	0±0	0±0	0±0	4,3±4,3	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
Hydroptilidae	Rsp	3,9±3,9	33±17,7	13,4±7,8	8,5±4,9	4,3±4,3	4,2±4,2	4,5±4,5	0±0	0±0
Leptoceridae	Co-Fil	0±0	9,2±9,2	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
	/Frg/P									
Diptera										
Ceratopogonidae	Co-Ca	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	10,5±10,5	0±0	0±0	20,3±8,8
	/P									
Chironomidae	*	23,2±22	216,6±152,3	101,3±65,7	115±27,9	51,1±21,7	409,4±203,4	700±140,9	793,5±117	793,5±117

Tabela 6: Invertebrados associados aos detritos de *Coccoloba cereifera* incubados no Córrego Geraldinho durante o processo de decomposição (valor médio ± erro padrão).

Co-Ca = coletor-catador, Co-Fil = coletor-filtrador, P = predador, Frg = fragmentador, Rsp = raspador, * = não classificado em grupos tróficos.

Táxon	GTF	Dias							
		3	7	15	21	30	60	90	120
Annelida									
Oligochaeta	Co-Ca	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	2,4±2,4	2±2	7±4,3
Arthropoda									
Branchiopoda	Co-Fil	1,7±1,7	19,2±19,2	0±0	0±0	2,3±2,3	2,4±2,4	0±0	0±0
Insecta									
Ephemeroptera									
Baetidae	Co-Ca	3,5±2	60,6±21,9	84,7±36,7	74,1±35	98,6±50,9	9,5±9,5	2±2	4,5±2,3
Leptohyphidae	Co-Ca	0±0	10±10	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
Leptophlebiidae	Co-Ca	0±0	10±10	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
Odonata									
Coenagrionidae	P	0±0	0±0	1,2±1,2	1,5±1,5	0±0	4,8±4,8	0±0	0±0
Coleoptera									
Hydroscaphidae	Rsp	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	24,4±5,6	1,9±1,9	46,5±16,8
Trichoptera									
Hydroptilidae	Rsp	7,1±5,1	20,8±18,8	13,4±7,7	1,5±1,5	4,7±4,7	4,6±2,3	2±2	0±0
Leptoceridae	Co-Fil	1,7±1,7	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0
Odontoceridae	Rsp	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	2,2±2,2	0±0	0±0
Diptera									
Ceratopogonidae	Co-Ca	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	0±0	4,4±2,3
Chironomidae	/P								
	*	13,9±6,3	158,8±102,2	59,8±36,5	46,1±15,4	103,2±55,4	173,3±40	110,6±42,9	301,5±108,1

DISCUSSÃO

TAXAS DE DECOMPOSIÇÃO E QUALIDADE QUÍMICA DOS DETRITOS

Em geral, os coeficientes de decomposição encontrados neste estudo foram baixos, quando comparados com outros estudos, tanto de ambientes temperados (Abelho, 2001), quanto tropicais (Mathuriau & Chauvet, 2002; Dobson *et al.*, 2003; Gonçalves *et al.*, 2006; Moretti *et al.*, 2007). Os coeficientes de decomposição encontrados para as espécies *Baccharis platypoda* e *Coccoloba cereifera* podem ser classificados como lentos ($k < 0,005$), segundo classificação de Petersen & Cummins (1974).

A redução das concentrações de polifenóis totais e taninos condensados, principalmente no primeiro mês de incubação, indica que a lixiviação é lenta desses compostos, provavelmente devido a dureza destas folhas discordando de diversos estudos em ambientes tropicais (Brum & Esteves, 2001; Albariño & Balseiro, 2002; Schlickeisen *et al.*, 2003; Ardón & Pringle, 2008). As taxas de decomposição mais lentas em espécies esclerofilas, como *Coccoloba cereifera*, ocorrem, pois essas plantas possuem uma cutícula espessa devido a grande quantidade de carbono foliar por unidade de investimento e de ceras, que protegem as folhas da perda excessiva de água (Edwards, Read & Sanson, 2000).

Os dados indicaram um efeito dos compostos estruturais e secundários nos baixos coeficientes de decomposição, retardando a remobilização da energia e nutrientes para o ecossistema aquático. Segundo Hoorens, Aerts & Stroetenga (2003), a composição química inicial dos detritos possui forte influência no processo de decomposição, algumas moléculas (proteínas e carboidratos) podem facilitar, enquanto que compostos estruturais e secundários limitam esse processo (Ostrofsky, 1997). Além disso, segundo revisão realizada por Gimenes, Cunha-Santino & Bianchini (2010), as espécies tropicais apresentam baixa palatabilidade e qualidade nutricional e maior quantidade de metabólitos secundários e compostos recalcitrantes do que espécies temperadas. Esse fato pode ser explicado pela maior pressão por herbivoria sofrida ao longo do processo evolutivo (Graça & Cressa, 2010).

CONTRIBUIÇÃO DOS MICRO-ORGANISMOS

Nossos resultados mostram que a biomassa de fungos associados aos detritos é maior que a biomassa bacteriana, indicando que os fungos são os principais

decompositores nesse córrego, principalmente nos estágios finais. Além disso, as maiores concentrações de ATP para *Coccoloba cereifera* foram nos estágios iniciais, sugerindo que as bactérias são mais importantes durante esse período. Segundo Gonçalves *et al.* (2006), as bactérias metabolizam as proteínas, açúcares e moléculas de fácil assimilação dos detritos durante a fase inicial da decomposição e os fungos atuam na degradação de compostos mais complexos presentes, principalmente, nos estágios mais avançados. No entanto, os baixos valores de ATP encontrados em *Baccharis platypoda* indicaram uma menor atividade microbiana.

A maior biomassa fúngica foi encontrada nas duas espécies a partir de 90 dias de incubação, sugerindo que os detritos apresentaram condições favoráveis para a colonização, a partir deste período. Além disso, observou-se que a estabilidade dos detritos (restava entre 90 e 75% de *C. cereifera* e *B. platypoda*, respectivamente) e a lixiviação dos compostos secundários levariam um retardamento do incremento em biomassa fúngica. Esta seria uma explicação para o atraso na colonização microbiana, e conseqüentemente, os baixos valores no coeficiente de decomposição encontrados neste estudo e no Cerrado (Gonçalves *et al.*, 2006; 2007). Estudos têm demonstrado os efeitos da qualidade química dos detritos sobre a atividade microbiana (principalmente fungos), liberando a energia armazenada no detrito (Mathuriau & Chauvet, 2002; Gulis & Suberkropp, 2003). No entanto, esta energia e nutrientes são liberadas mais lentamente no Cerrado, devido ao retardamento da colonização fúngica.

PAPEL DOS INVERTEBRADOS

No presente estudo, observou-se que a composição química dos detritos estudados pode ter influenciado a colonização dos invertebrados aquáticos. Tais resultados podem estar intimamente relacionados com a qualidade das folhas, onde altas concentrações de lignina e celulose são geralmente associadas a um lento processo de colonização por micro-organismos e, conseqüentemente, por invertebrados aquáticos. Estes resultados demonstram a importância dos micro-organismos no incremento nutricional e na qualidade dos detritos foliares, tornando-os assim mais palatáveis para o consumo dos invertebrados fragmentadores (Gonçalves *et al.*, 2007; Moretti *et al.*, 2007; Moulton *et al.*, 2010). Os detritos de *B. platypoda* apresentaram maiores valores de diversidade e densidade de invertebrados, em que a concentração de ergosterol também tendia a ser maior quando comparada com *C. cereifera*.

Chironomidae e Ephemeroptera (Baetidae) foram os principais grupos de invertebrados presentes durante todo o processo de decomposição, também observado em estudos nos córregos tropicais (Mathuriau & Chauvet, 2002; Moulton & Magalhães, 2003; Gonçalves *et al.*, 2006). Segundo Gonçalves *et al.* (2006), estes dois grupos poderiam ser responsáveis pela estruturação da comunidade de invertebrados devido às suas capacidades de colonização, independente da qualidade ou do tempo de decomposição dos detritos. As espécies que possuem decomposição lenta podem ser mais importante como substrato para a fixação dos invertebrados e, eventualmente, se tornam fonte de partículas finas (Ardón & Pringle, 2008). No presente estudo, tanto *B. platypoda* quanto *C. cereifera* apresentaram decomposição lenta, podendo fornecer um substrato permanente para o desenvolvimento de diversos invertebrados aquáticos, como exemplo, larvas de Chironomidae, que possuem uma fase larval de 26 dias (Ramírez & Pringle, 2006), devido ao longo tempo de residência das folhas no córrego.

Considerando que a base alimentar de muitos invertebrados tropicais permanece parcialmente desconhecida, pode-se considerar que vários invertebrados, atualmente classificados como coletores-catadores e raspadores podem se comportar como fragmentadores durante algumas fases do processo de decomposição (Mathuriau & Chauvet, 2002). Chironomidae tem alta diversidade de espécies e uma estratégia trófica generalista, o que dificulta a sua classificação trófica (Callisto, Gonçalves & Graça, 2007). Nesse estudo, o grupo trófico desse táxon não foi considerado, mas a sua importância para a degradação dos detritos não pode ser desconsiderada. As larvas da família Chironomidae se acumulam nas folhas ao longo de todo o processo de decomposição e influenciam a trituração, embora não sejam considerados fragmentadores, como por exemplo, o comportamento minador, participando efetivamente na fragmentação (Rosemond, Pringle & Ramírez, 1998).

Neste estudo, os resultados demonstram que, na fase final do processo de decomposição, os invertebrados apresentaram maiores densidades, coincidindo com o pico de concentração de ergosterol. Ligeiro *et al.* (2010), em um córrego tropical, também encontraram maiores valores de riqueza, biomassa e densidade na fase final da decomposição e sugeriram que, no final do experimento, os detritos que ainda estavam em estágio intermediário de decomposição apresentam uma maior quantidade de recursos disponíveis para os invertebrados associados.

O grupo trófico dos coletores-catadores apresentou as maiores densidades nos dois detritos estudados, seguido pelo grupo dos raspadores, isso pode estar relacionado

a entrada direta de luz no ambiente estudado, favorecendo o crescimento do biofilme. Os coletores-catadores alimentam-se de matéria orgânica particulada fina, não participando diretamente do processo de decomposição, sugerindo um acúmulo contínuo de matéria orgânica particulada fina nos *litter bags*. Esses organismos utilizam os detritos como substrato e os fragmentos de folha como recurso alimentar (Mathuriau & Chauvet, 2002). A distribuição dos raspadores está provavelmente relacionada ao crescimento de biofilme na superfície dos detritos, o que pode estar relacionado com a colonização e atividade de micro-organismos, demonstrando sua importância para a cadeia alimentar e ciclagem de nutrientes em sistemas lóticos (Irons *et al.*, 1994; Dobson *et al.*, 2002; Gonçalves *et al.*, 2007; Li, Lily & Dudgeon, 2009).

CONCLUSÃO

Nossos resultados corroboram com a nossa hipótese que elevadas concentrações de compostos secundários e estruturais do detrito dificultam a colonização microbiana e, conseqüentemente, interferem na composição e estrutura da comunidade dos invertebrados associados, tornando o processo de decomposição mais lento, uma vez que tanto os compostos secundários quanto os compostos estruturais inibiram a colonização microbiana e, conseqüentemente, a ação dos invertebrados aquáticos, justificando os baixos valores nos coeficientes de decomposição encontrados neste estudo. Além disso, nossos resultados sugerem que a participação dos invertebrados na decomposição foi pequena, especialmente em comparação com o que ocorre em córregos temperados. Por outro lado, os fungos se desenvolveram de uma maneira positiva, sugerindo que este grupo foi importante na decomposição dos detritos estudados. As espécies de decomposição lenta são importantes para os invertebrados como substrato e fonte de matéria orgânica particulada como recurso alimentar. Além disso, os resultados encontrados permitiram um melhor entendimento do processo e interações ocorridos durante a decomposição desses detritos, contribuindo para o aprofundamento do conhecimento acerca dos processos ecológicos em ecossistemas lóticos de altitude.

REFERÊNCIAS

Abelho, M. (2001) From litterfall to breakdown in stream: A Review. *The Scientific World*, **1**, 658-680.

- Abelho, M. (2005) Extraction and Quantification of ATP as a Measure of Microbial Biomass. In: *Methods to Study Litter Decomposition: a Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 223-229. Springer, Dordrecht.
- Albariño, R.J. & Balseiro, E.G. (2002) Leaf litter breakdown in Patagonian streams: native versus exotic trees and the effect of invertebrate size. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **12**, 181-192.
- APHA. (2005) *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. 18th ed. American Public Health Association, Washington.
- Ardón, M. & Pringle, C.M. (2008) Do secondary compounds inhibit microbial- and insect-mediated leaf breakdown in a tropical rainforest stream, Costa Rica? *Oecologia*, **155**, 311-323.
- Ardón, M., Stallcup, L.A. & Pringle, C.M. (2006) Does leaf quality mediate the stimulation of leaf breakdown by phosphorus in Neotropical streams? *Freshwater Biology*, **51**, 618-633.
- Bärlocher, F. (2005) Sporulation by aquatic Hyphomycetes. In: *Methods to Study Litter Decomposition: a Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 185-187. Springer, Dordrecht.
- Bärlocher, F. & Graça, M.A.S. (2005) Total phenolics. In: *Methods to Study Litter Decomposition: a Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 97-100. Springer, Dordrecht.
- Bispo, P.C., Oliveira, L.G., Crisci, V.L. & Silva, M.M. (2001) A pluviosidade como fator de alteração da entomofauna bentônica (Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera) em córregos do Planalto Central do Brasil. *Acta Limnologica Brasiliensis*, **13**, 01-09.
- Brum, P.R. & Esteves, F.A. (2001) Changes in abundance and biomass of the attached bacterial community throughout the decomposition of three species of aquatic macrophyte. *Oecologia Brasiliensis*, **9**, 77-95.
- Callisto, M., Gonçalves, J.F.Jr. & Graça, M.A.S. (2007) Leaf litter as a possible food source for chironomids (Diptera) in Brazilian and Portuguese headwater streams. *Revista Brasileira de Zoologia*, **24**, 442-448.
- Canhoto, C. & Graça, M.A.S. (1999) Leaf Barriers to Fungal Colonization and Shredders (*Tipula lateralis*) Consumption of Decomposing *Eucalyptus globules*. *Microbial Ecology*, **37**, 163-172.

- Carmouze, J.P. (1994) *O metabolismo dos ecossistemas aquáticos: fundamentos teóricos, métodos de estudo e análises químicas*. Editora Edgard Blücher/FAPESP, São Paulo.
- Chara, J., Baird, D., Telfer, T. & Giraldo, L. (2007) A Comparative Study of Leaf Breakdown of Three Native Tree Species in a Slowly-Flowing Headwater Stream in the Colombian Andes. *International Review of Hydrobiology*, **92**, 183-198.
- Crawley, M. (2002) *Statistical computing: an introduction to data analysis using S-Plus*. John Wiley & Sons Inc., New York.
- Cummins, K.W., Merritt, R.W. & Andrade, P.C.N. (2005) The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **40**, 69-89
- Cummins, K.W., Wilzbach, M.A., Gates, D.M., Perry J.B. & Talaiferro W.B. (1989) Shredders and riparian vegetation. *BioScience*, **39**, 24-30.
- Das, M., Royer, T.V. & Leff, L.G. (2008) Fungal communities on decaying leaves in streams: a comparison of two leaf species. *Mycological Progress*, **7**, 267-275.
- Dobson, M., Magana, A., Mathooko, J.M. & Ndegwa, F.K. (2002) Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? *Freshwater Biology*, **47**, 909-919.
- Dobson M., Mathooko J.M., Ndegwa F.K. & M'Erumba C. (2003) Leaf litter processing rates in a Kenyan highland stream, the Njoro River. *Hydrobiologia*, **519**, 207-210.
- Edwards, C., Read, J. & Sanson, G. (2000) Characterising sclerophylly: some mechanical properties of leaves from heath and forest. *Oecologia*, **123**, 158-167.
- Encalada, A.C., Calles, J., Ferreira, V., Canhoto, C.M. & Graça, M.A.S. (2010) Riparian land use and the relationship between the benthos and litter decomposition in tropical montane streams. *Freshwater Biology*, **55**, 1719-1733.
- Fernández, H.R. & Domínguez, E. (2001) *Guía para determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos*. Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto M. Lillo, San Miguel de Tucumán.
- Flindt, M.R. & Lillebø, A.I. (2005) Determination of Total Nitrogen and Phosphorus in Leaf Litter. In: *Methods to Study Litter Decomposition: a Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 53-61. Springer, Dordrecht.

- Gessner, M.O. (2005a) Ergosterol as a measure of fungal biomass. In: *Methods to Study Litter Decomposition: a Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 189-195. Springer, Dordrecht
- Gessner, M.O. (2005b) Proximate Lignine and Cellulose. In: *Methods to Study Litter Decomposition: a Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 115-120. Springer, Dordrecht.
- Gessner, M.O., Chauvet, E. & Dobson, M. (1999) A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*, **85**, 377-384.
- Gimenes, K.Z., Cunha-Santino, M.B. & Bianchini Jr., I. (2010) Decomposição de matéria orgânica alóctone e autóctone em ecossistemas aquáticos. *Oecologia Australis*, **14**, 1036-1073.
- 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.
- Gonçalves, J.F.Jr., Graça, M.A.S. & Callisto, M. (2007) Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology*, **52**, 1440-1451.
- Gonçalves J.F.Jr., Santos A.M. & Esteves F.A. (2004) The influence of the chemical composition of *Typha domingensis* and *Nymphaea ampla* detritus on invertebrate colonization during decomposition in a Brazilian coastal lagoon. *Hydrobiologia*, **527**, 125-137.
- Graça, M.A.S. (2001) The role of invertebrates on leaf litter decomposition in stream – a Review. *International Review of Hydrobiology*, **86**, 383-393.
- Graça, M. & Bärlocher, F. (2005) Radial diffusion assay for tannins. In: *Methods to Study Litter Decomposition: a Practical Guide*. (Eds M.A.S. Graça, F. Bärlocher & M.O. Gessner), pp. 101-108. Springer, Dordrecht.
- Graça, M.A.S. & Cressa, C. (2010) Leaf Quality of Some Tropical and Temperate Tree Species as Food Resource for Stream Shredders. *International Review of Hydrobiology*, **95**, 27-41.
- Gulis, V. & Suberkropp, K. (2003) Effect of inorganic nutrients on relative contributions of fungi and bacteria to carbon flow from submerged decomposing leaf litter. *Microbial Ecology*, **45**, 11–19.

- Hieber, M. & Gessner, M.O. (2002) Contribution of Stream Detrivores, Fungi and Bacteria to Leaf Breakdown based on Biomass Estimates. *Ecology*, **83**, 1026-1038.
- Hoorens, B., Aerts, R. & Stroetenga, M. (2003) Does initial litter chemistry explain litter mixture effects on decomposition? *Oecologia*, **137**, 578-586.
- Irons, J.G., Oswood, M.W., Stout, R.J. & Pringle, C.M. (1994) Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? *Freshwater Biology*, **32**, 401-411.
- Li, A.O.Y., Lily, C.Y. & Dudgeon, D. (2009) Effects of leaf toughness and nitrogen content on litter breakdown and macroinvertebrates in a tropical stream. *Aquatic Science*, **71**, 80-93.
- 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.
- Madeira, J.A. & Fernandes, G.W. (1999) Reproductive phenology of sympatric taxa of *Chamaecrista* (Leguminosae) in Serra do Cipó, Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **15**, 463-479.
- Mathuriau, C. & Chauvet, R. (2002) Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society*, **21**, 384-396.
- Merrit, R.W. & Cummins, K.W. (1996) *An Introduction to the aquatic insects of North America*, Kendall/Hunt, Dubuque.
- Moretti, M., Gonçalves, J.F.Jr. & Callisto, M. (2007) Leaf breakdown in two tropical streams: Differences between single and mixed species packs. *Limnologia*, **37**, 250-258.
- Moulton, T.P. & Magalhães, S.A.P. (2003) Responses of leaf processing to impact in streams in atlantic rain forest, Rio de Janeiro, Brazil – A test of the biodiversity ecosystem functioning relationship? *Brazilian Journal of Biology*, **63**, 87-95.
- Moulton, T.P., Magalhães-Fraga, S.A.P., Brito, E.F. & Barbosa, F.A. (2010) Macroconsumers are more important than specialist macroinvertebrate shredders in leaf processing in urban forest streams of Rio de Janeiro, Brazil. *Hydrobiologia*, **638**, 55-66.
- Mugnai, R., Nessimian, J.L. & Baptista, D.F. (2009) *Manual de identificação de macroinvertebrados aquáticos do estado do Rio de Janeiro*. Technical Books, Rio de Janeiro.

- Olson, J.S. (1973) Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, **44**, 321-331.
- Ostrofsky, M.L. (1997) Relationship between Chemical Characteristics of Autumn-Shed Leaves and Aquatic Processing Rates. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 750-759.
- Petersen, R.C.Jr. & Cummins, K.W. (1974) Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology*, **4**, 343-368.
- Ramírez, A. & Pringle, C.M. (2006) Fast growth and turnover of chironomid assemblages in response to stream phosphorus levels in a tropical lowland landscape. *Limnology and Oceanography*, **51**, 189-196.
- Rosemond, A.D., Pringle, C.M. & Ramírez, A. (1998) Macroconsumer effects on insect detritivores and detritus processing in a tropical stream. *Freshwater Biology*, **39**, 515-523.
- Schlickeisen, E., Tietjen, T.E., Arsuffi, T.L. & Groeger, A.W. (2003) Detritus processing and microbial dynamics of an aquatic macrophyte and terrestrial leaf in a thermally constant, spring-fed stream. *Microbial Ecology*, **45**, 411-418.
- Suberkropp, K. & Klug, M.J. (1976) Fungi and Bacteria Associated with Leaves during Processing in a Woodland Stream. *Ecology*, **57**, 707-719.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130-137.
- Wallace, J.B. & Webster, J.R. (1996) The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology*, **41**, 115-139.
- Wantzen, K.M., Rosa, F.R., Neves, C.O. & Nunes da Cunha, C. (2005) Leaf litter addition experiments in riparian ponds with different connectivity to a Cerrado stream in Mato Grosso, Brazil. *Amazoniana*, **18**, 387-396.

7. CONCLUSÕES

Baseado na hipótese formulada para este estudo: *Altas concentrações de compostos secundários e elevadas proporções de compostos estruturais encontradas nas espécies de plantas tropicais no Cerrado Rupestre retardam as taxas de decomposição, inibindo a colonização dos detritos por organismos decompositores*, conclui-se que:

- Detritos menores possuem cutículas finas, o que permite uma rápida lixiviação dos compostos secundários, persistindo nos detritos os compostos estruturais, que direcionam a decomposição e a colonização microbiana, sendo a principal fonte de carbono para os micro-organismos especializados.
- Detritos que possuem uma cutícula mais espessa apresentam uma lixiviação mais lenta dos compostos secundários, sugerindo que tanto esses compostos quanto os estruturais, retardam a remobilização da energia e nutrientes para o ecossistema aquático.
- Os micro-organismos, principalmente os fungos aquáticos, são os principais agentes degradadores do processo de decomposição e os invertebrados possuem pouca participação nesse processo, utilizando o detrito como substrato e fonte de matéria orgânica particulada.
- Em córregos de altitude e sem cobertura vegetal, ocorre a incidência direta de luz, facilitando o acúmulo de biofilme nos detritos em decomposição e um enriquecimento significativo do valor nutricional desses detritos, favorecendo o desenvolvimento de comunidades de organismos decompositores.

8. PERSPECTIVAS FUTURAS

- Estudos que busquem melhor explicar a relação dos micro-organismos e invertebrados com o processo de decomposição são de fundamental importância para entender o funcionamento de ecossistemas aquáticos. Isso reforça a necessidade de investir esforços em trabalhos experimentais com o objetivo de investigar a real participação de cada grupo nesse processo.
- Além disso, em ambientes onde a luz não é um fator limitante, vale ressaltar a importância do desenvolvimento do biofilme e incremento nutricional do detrito, contribuindo também para ampliar o conhecimento sobre as cadeias tróficas de ambientes lóticos. Este estudo indicou a necessidade de estudar a influência do biofilme no processo de decomposição e o incremento nutricional do detrito e investigar quais são os fatores responsáveis por determinar as comunidades associadas aos detritos em córregos sem cobertura vegetal.
- Devido à falta de estudos, pouco se sabe sobre possíveis alterações nos sistemas lóticos devido à substituição de florestas (ambiente com cobertura vegetal) por pastagens (ambientes com incidência direta de luz) na decomposição de folhas em ecossistemas aquáticos do Cerrado. Assim sendo, como sugestão de pesquisa futura, proponho estudar como a conversão das florestas em pastagens altera a dinâmica de matéria orgânica (quantidade e qualidade do detrito e sua decomposição), a produção primária e seus fatores limitantes e estrutura e composição das comunidades de organismos aquáticos, principalmente fungos e invertebrados.