

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**EFEITO DA ESCALA ESPACIAL E DA COBERTURA RIPÁRIA
NA DECOMPOSIÇÃO DE DETRITOS EM RIACHOS**

ALAN MOSELE TONIN

BRASÍLIA - DF

AGOSTO DE 2013

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**EFEITO DA ESCALA ESPACIAL E DA COBERTURA RIPÁRIA
NA DECOMPOSIÇÃO DE DETRITOS EM RIACHOS**

ALAN MOSELE TONIN

ORIENTADOR: PROF. DR. JOSÉ FRANCISCO GONÇALVES JÚNIOR

CO-ORIENTADOR: PROF. DR. LUIZ UBIRATAN HEPP

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

BRASÍLIA - DF

AGOSTO DE 2013



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

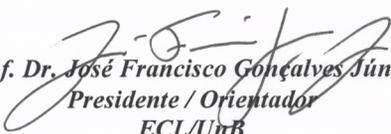
Dissertação de Mestrado

ALAN MOSELE TONIN

Título:

“Efeito da Escala Espacial e da Cobertura Ripária na Decomposição de Detritos em Riachos”.

Banca Examinadora:


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


Prof. Dr. Manuel Augusto Simões Graça
Membro Titular
Universidade de Coimbra


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

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

Brasília, 30 de agosto de 2013.

Agradecimentos

Muitas pessoas foram decisivas para a realização desse trabalho. Deixo aqui meus sinceros agradecimentos.

À minha família, especialmente à minha mãe e pai (Sandra e Delcio), pelo apoio incondicional e por não medir esforços para a realização de meus sonhos. Não tenho palavras para descrever meus sentimentos em um momento desses. Agradeço também a minha mãe e irmã Amanda pela ajuda na montagem e preparação dos litter bags.

À Suéle, que esteve ao meu lado desde o início dessa caminhada e sempre me encorajou a seguir em frente. Seu amor, carinho, atenção, cumplicidade e paciência foram essenciais para a realização desse trabalho. Além de tudo, me auxiliou na preparação e no processamento do material no laboratório.

Ao Junior, que mesmo sem me conhecer depositou (e ainda deposita) muita confiança em mim e no meu trabalho. Sou grato pela excelente orientação, valiosas conversas e conselhos, e muitas oportunidades que tive desde o início do mestrado. Realmente, seus conselhos e ensinamentos me fizeram evoluir muito.

Ao Luiz, acima de tudo pela confiança e apoio em todas minhas decisões. Seus ensinamentos, conselhos e orientação (desde a graduação) moldaram meu pensamento científico. Também agradeço pelo imprescindível auxílio na montagem do experimento no campo.

Além de agradecimentos individuais, meus orientadores (Junior e Luiz) merecem o reconhecimento conjunto pela excelente parceria que representam. Esse trabalho é resultado do esforço e orientação conjunta que desempenharam. Além disso, considero vocês não só ótimos cientistas como também excelentes amigos. Sou uma pessoa de sorte por sempre ter encontrado orientadores exemplares em minha caminhada acadêmica.

Ao Carlos, que desde a graduação sempre me incentivou a buscar meus objetivos. Seus conselhos foram fundamentais para que eu chegasse até aqui. Além disso, agradeço imensamente ao Carlos e a Raquel acima de tudo pela amizade, mas também pelo suporte (tanto pessoal quanto emocional) antes, durante e após minha estadia em Brasília. Vocês são demais!

Ao Rafael Loureiro (vulgo Rafinha) pela disponibilidade, comprometimento e companheirismo nas coletas do material em campo.

Aos colegas do laboratório de Limnologia (Gustavo, Áurea, Renan, Cássia, Paulino, Kleber, Elisa, Fernanda, Zé e Thiago) pelas conversas científicas ou não e muitas risadas. Fui muito bem recepcionado por vocês.

Aos colegas do laboratório de Biomonitoramento, especialmente ao Rafael pelas conversas e a Silvia pelos conselhos e incentivos na vida científica.

Aos amigos de mestrado (Vivian, Fila, Pedro, Denise, Guth, Pietro, Brito, Felipe, Gabriel, Ingrid, Paulo, Pablo, Stefania) pelas conversas, conselhos e risadas. Foi muito bom conhecer e conviver com vocês.

Aos professores Jean Budke e Rodrigo Fornel (da URI) pelas conversas de corredor e conselhos.

À professora Rozane Restello pelo auxílio na identificação dos invertebrados aquáticos.

Aos funcionários da URI (Rosi, Vera, Anderson, Marci e Débora) pelo auxílio técnico com as análises de nitrogênio e carbono da água, matéria orgânica e liofilização dos detritos foliares.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UnB e à todos os professores que tive durante o mestrado, os quais contribuíram muito para minha formação profissional.

Aos professores Manuel Graça e José Roberto Pujol pela disponibilidade de contribuir com a melhora desse estudo.

À URI (Erechim) pela disponibilização da infraestrutura necessária para a execução desse trabalho.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

Sumário

Formato do Documento	1
Introdução geral	2

DISSERTAÇÃO - EFEITO DA ESCALA ESPACIAL E DA COBERTURA RIPÁRIA NA DECOMPOSIÇÃO DE DETRITOS EM RIACHOS

Resumo	7
Abstract	9
Introdução	11
Metodologia	13
Área de estudo	13
Desenho amostral	14
Procedimentos experimentais	16
Análise dos dados	17
Resultados	19
Efeito da cobertura ripária	19
Efeito das escalas espaciais	20
Discussão	24
Referências	28

PROJETO DE DOUTORADO – DINÂMICA E DECOMPOSIÇÃO DE DETRITOS EM ECOSISTEMAS RIPÁRIOS: PADRÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS

Introdução	33
Metodologia	37
Cronograma	40
Referências	40

Formato do Documento

Esse documento foi organizado em duas partes: dissertação e projeto de doutorado. A dissertação foi estruturada em forma de manuscrito e as citações no texto e referências seguem as normas da revista *Ecology*. Nesse estudo avaliamos a variabilidade da decomposição de detritos em diferentes escalas espaciais e a influência da cobertura ripária de riachos na decomposição. Demonstramos que a decomposição de detritos é organizada espacialmente e que riachos podem ter comunidades estruturalmente similares com funcionamento distinto. O projeto de doutorado está organizado em introdução (que contém o objetivo e as hipóteses do estudo), metodologia, cronograma e referências. No projeto de doutorado propomos avaliar a decomposição e a entrada de matéria orgânica em riachos sob a perspectiva de largas escalas espaciais e temporais. O objetivo geral do projeto é contribuir com o entendimento da complexidade de ecossistemas ripários tropicais, buscando observar padrões na dinâmica e na decomposição de detritos. Mais especificamente, esse projeto visa entender como padrões espaciais e temporais em comunidades ecológicas influenciam o funcionamento de ecossistemas ripários.

Introdução geral

A decomposição é um dos processos mais importantes que ocorre em um ecossistema, pois é responsável por transformar a matéria orgânica, que é produzida na fotossíntese e que não é consumida por herbívoros, em componentes inorgânicos (Begon et al. 2007). Além disso, a decomposição está intimamente relacionada com a ciclagem de nutrientes nos ecossistemas, fazendo com que os nutrientes assimilados pelos produtores primários (formas orgânicas) tornem-se novamente disponíveis no ambiente (na forma inorgânica). Com isso, os decompositores obtêm energia a partir da matéria orgânica morta para respiração e conversão em biomassa. Após a transformação dessa energia em calor ela não pode mais ser utilizada pelos organismos para realização de trabalho ou produção de biomassa (Townsend et al. 2009). No entanto, os nutrientes são constantemente reciclados.

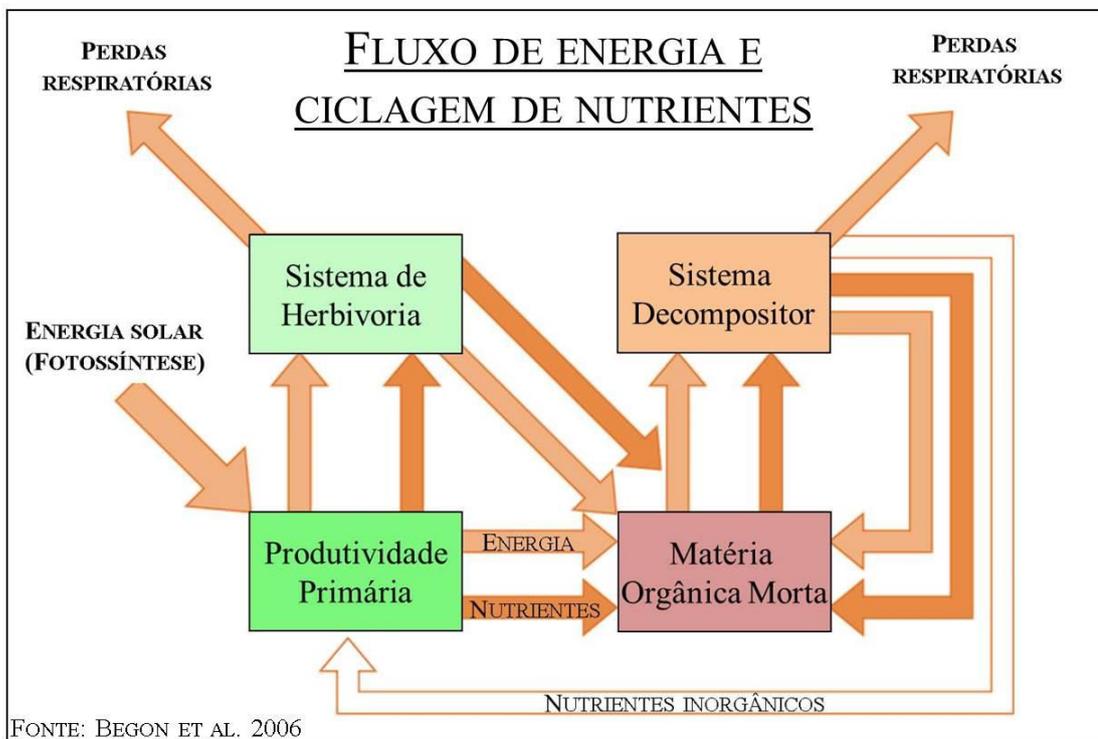


Figura 1. Relação entre o fluxo de energia e a ciclagem de nutrientes entre os compartimentos de um ecossistema.

Enquanto o sistema de herbivoria consome parte da matéria orgânica viva (produtividade primária líquida) de um ecossistema, o sistema decompositor é responsável pelo consumo da matéria orgânica morta. O sistema decompositor é um componente essencial em todos os ecossistemas e é por onde flui a maior parte da energia (Berg & McLaugherty 2008). Já o sistema de herbivoria tem uma influência maior em ecossistemas campestres ou planctônicos onde uma parcela considerável da produtividade primária líquida é consumida por herbívoros (Townsend et al. 2009). Contudo, em ecossistemas florestais o baixo consumo da produtividade primária líquida por herbívoros faz com que a maior parte da biomassa vegetal seja transformada em detritos orgânicos, integrando o compartimento de matéria orgânica morta do ecossistema (Begon et al. 2007). Além disso, em pequenos riachos (e.g. riachos de cabeceira florestados) a densa cobertura ripária limita a incidência solar levando a uma baixa produtividade primária. Com isso, a matéria orgânica de origem terrestre que entra nesses riachos representa a principal fonte de energia (Wallace et al. 1997).

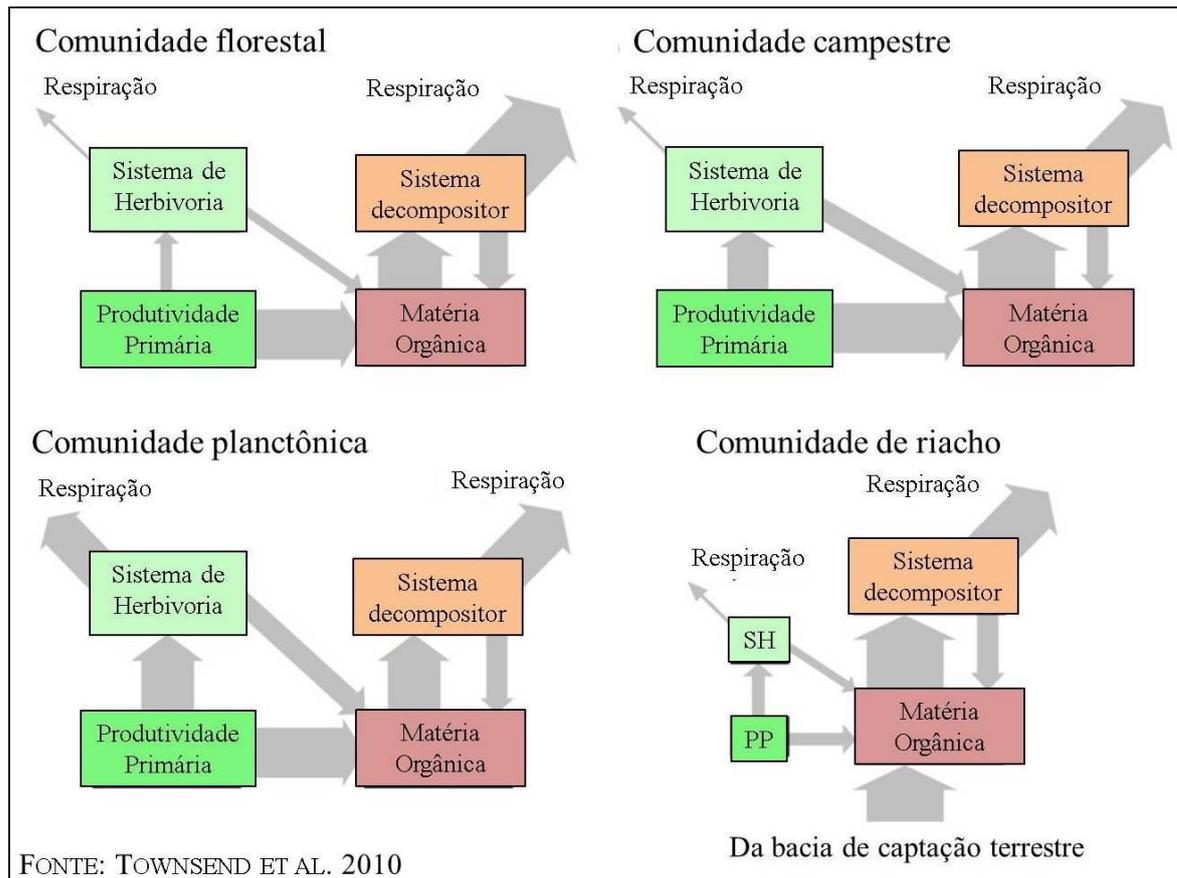


Figura 2. Padrões do fluxo de energia em quatro diferentes comunidades, onde a largura das flechas e o tamanho dos compartimentos são proporcionais à quantidade de energia.

A decomposição desse material orgânico envolve a participação de decompositores microbianos e animais detritívoros que são responsáveis por transformar os detritos orgânicos em CO_2 e em partículas finas e dissolvidas (Gessner et al. 1999). Dentre os decompositores microbianos encontram-se fungos e bactérias, sendo que em pequenos riachos os fungos são decompositores mais importantes que as bactérias (Hieber e Gessner 2002). Enquanto isso, os animais detritívoros são representados principalmente por insetos e crustáceos. Além das comunidades biológicas, a decomposição é influenciada por uma série de variáveis ambientais (e.g. temperatura, concentração de nutrientes) que podem acelerar ou retardar esse processo ecológico (Berg & McLaugherty 2008).

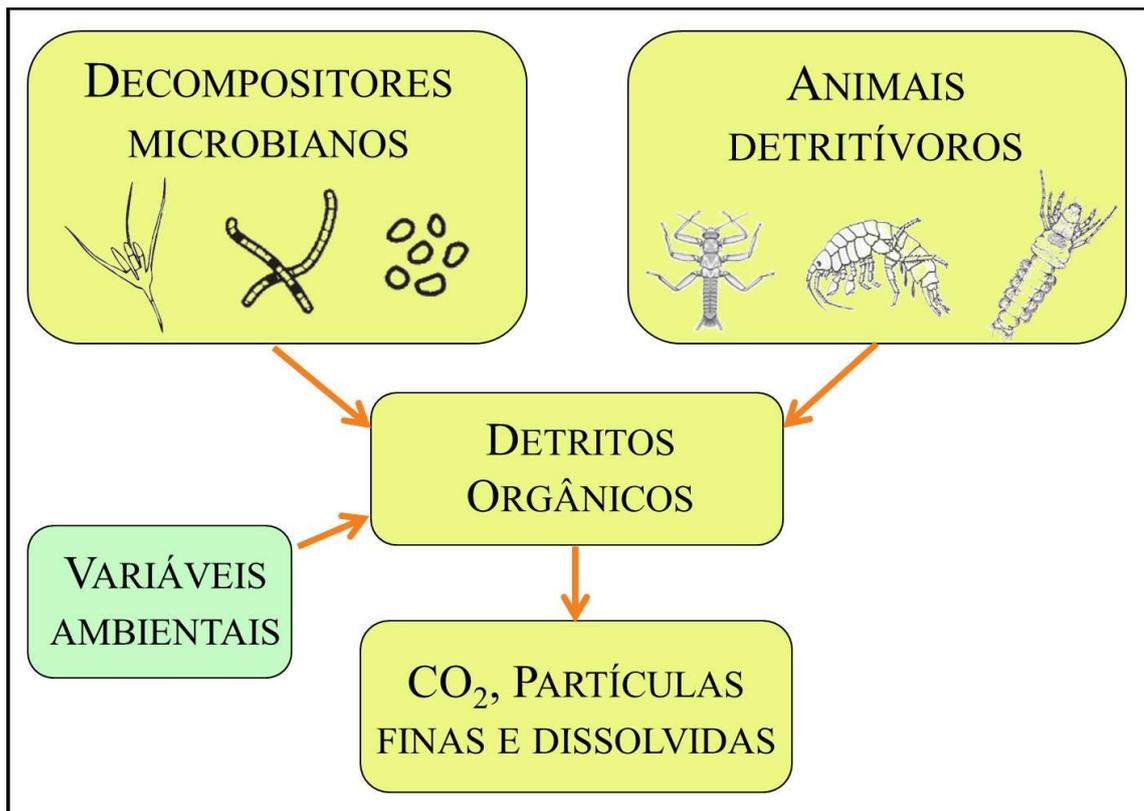


Figura 3. Representação esquemática da atuação das comunidades biológicas e das variáveis ambientais na decomposição e transformação dos detritos orgânicos.

Referências

- Begon, M., C. Townsend, J. L. Harper. 2007. *Ecologia: de Indivíduos a Ecossistemas*. 4ª edição. Artmed, Porto Alegre.
- Berg, B., C. McClaugherty. 2008. *Plant litter: Decomposition, Humus formation, Carbon Sequestration*. Springer, Berlin.
- Gessner, M. O., E. Chauvet, and M. Dobson. 1999. A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos* **85**:377-384.
- Hieber, M., and M. O. Gessner. 2002. Contribution of stream detritores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology* **83**:1026-1038.
- Townsend, C., M. Begon, J. L. Harper. 2009. *Fundamentos em Ecologia*. 3ª edição. Artmed, Porto Alegre.
- Wallace, J. B. 1997. Multiple Trophic Levels of a Forest Stream Linked to Terrestrial Litter Inputs. *Science* **277**:102-104.

DISSERTAÇÃO

**EFEITO DA ESCALA ESPACIAL E DA COBERTURA RIPÁRIA NA
DECOMPOSIÇÃO DE DETRITOS EM RIACHOS ¹**

¹ Este capítulo servirá como base para o artigo que será submetido à revista Ecology com co-autoria de José Francisco Gonçalves Júnior e Luiz Ubiratan Hepp. As citações ao longo do texto e as referências no final seguem as normas da referida revista.

Resumo

A identificação de padrões espaciais e de fatores que controlam a decomposição foliar é fundamental para o entendimento do funcionamento de riachos em diferentes escalas espaciais. Além disso, a cobertura ripária de riachos pode influenciar a estrutura das comunidades e o funcionamento de ecossistemas. Nós examinamos como a cobertura ripária e as escalas espaciais afetam a decomposição foliar e as comunidades associadas em riachos. Para isso, avaliamos a variabilidade dos coeficientes de decomposição e de invertebrados fragmentadores e raspadores em riachos naturais florestados e não florestados em três escalas espaciais. Nosso desenho amostral abrangeu uma série de escalas hierárquicas em quatro microbacias, dois riachos em cada microbacia, dois trechos em cada riacho e 18 litter bags por trecho. A decomposição foliar foi de 1,4 a 5,5 vezes mais rápida nas microbacias florestadas do que nas não florestadas (média \pm EP das duas microbacias florestadas, $k_{total} = 0,0174 \pm 0,0015$; $k_{microbiano} = 0,0050 \pm 0,0001$; $k_{invertebrados} = 0,0034 \pm 0,0003$; não florestadas, $k_{total} = 0,0052 \pm 0,0005$; $k_{microbiano} = 0,0036 \pm 0,0001$; $k_{invertebrados} = 0,0006 \pm 0,0002$). Por outro lado, a abundância de fragmentadores e a riqueza de táxons de fragmentadores e raspadores não diferiram entre as coberturas ripárias (florestadas \times não florestadas; $13 \pm 3 \times 4 \pm 1$ organismos fragmentadores; $2 \pm 0 \times 1 \pm 0$ táxons de fragmentadores; $3 \pm 0 \times 2 \pm 0$ táxons de raspadores), enquanto a abundância de raspadores foi ~ 6 vezes maior nas microbacias não florestadas ($15 \pm 3 \times 3 \pm 0$). Isso indica que riachos podem ter comunidades estruturalmente similares, mas com funcionamentos distintos em resposta à cobertura ripária. Observamos maior variabilidade nos coeficientes de decomposição entre trechos de riacho (4 – 15% do total) e entre litter bags (15 – 18%, menor unidade amostral) e a menor variabilidade na escala de microbacia ($< 1\%$) e riacho ($< 1 - 9\%$). A escala de trechos de riacho constituiu a maior fonte de variação da abundância de fragmentadores e raspadores (70 e 38% do total, respectivamente), enquanto a maior variabilidade na riqueza de táxons de fragmentadores e

raspadores ocorreu entre riachos (43 e 27%) e entre litter bags (34 e 63%). Com isso, concluímos que a variabilidade na decomposição e nas comunidades associadas diminui com o aumento da escala espacial dentro de uma região climática e geológica. Uma implicação importante do nosso estudo é de que experimentos futuros devem abandonar a tradicional avaliação da decomposição em trechos de um único riacho e dar mais ênfase na variabilidade em múltiplas escalas espaciais.

Palavras-chave: variabilidade espacial, detritívoros, raspadores, microrganismos, comunidade de invertebrados.

Abstract

The identification of the spatial patterns and factors that control litter breakdown is fundamental for knowledge of the functioning of streams at different spatial scales. Moreover, riparian canopy cover of streams can influence community structure and ecosystem functioning. We examine how riparian canopy cover and spatial scales can affect litter breakdown and associated communities in streams. For this, we assessed the variability of the litter breakdown rates and invertebrates (shredders and scrapers) in closed and open canopy streams. Our sample design included a set of hierarchical scales in four watersheds, two streams in each watershed, two stream riffles in each stream and 18 litter bags per riffle. Litter breakdown was 1.4 to 5.5 times faster in closed canopy than in open canopy watersheds (mean \pm SE of closed canopy watersheds, $k_{\text{total}} = 0.0174 \pm 0.0015$; $k_{\text{microbial}} = 0.0050 \pm 0.0001$; $k_{\text{invertebrates}} = 0.0034 \pm 0.0003$; open canopy watersheds, $k_{\text{total}} = 0.0052 \pm 0.0005$; $k_{\text{microbial}} = 0.0036 \pm 0.0001$; $k_{\text{invertebrates}} = 0.0006 \pm 0.0002$). On the other hand, shredder abundance and taxa richness of shredders and scrapers did not differ between riparian canopy cover (closed \times open canopy watersheds; $13 \pm 3 \times 4 \pm 1$ shredder organisms; $2 \pm 0 \times 1 \pm 0$ shredder taxa; $3 \pm 0 \times 2 \pm 0$ scrapers taxa), while the abundance of scrapers was ~ 6 times higher in open canopy watersheds ($15 \pm 3 \times 3 \pm 0$). This indicates that streams ecosystems can have structurally similar communities that function differently in response to riparian canopy cover. We observed greater variability in breakdown rates among stream riffles (4 – 15% of the total) and litter bags (15 – 18%, smallest sampling unit) and less variability in watershed ($< 1\%$) and stream scale ($< 1 - 9\%$). Riffle scale was the largest source of variation in the abundance of shredders and scrapers (70 and 38% of the total, respectively), while the largest variability in taxa richness of shredders and scrapers occurred among streams (43 and 27%) and litter bags (34 and 63%). Thus, we conclude that the variability in litter breakdown and associated communities decreases with increasing spatial scale within a geological and

climatic region. An important implication of our study is that future experiments should abandon the traditional evaluation of litter breakdown in single riffle sites and place more emphasis on variability at multiple spatial scales.

Keywords: spatial variability, shredders, scrapers, microorganism, invertebrate communities

Introdução

A decomposição de detritos é um dos processos mais importantes que ocorre no ecossistema, pois promove a conversão da matéria orgânica morta em componentes inorgânicos (mineralização), e em partículas orgânicas finas e dissolvidas, que poderão ser posteriormente decompostas (Gessner et al. 1999). Apesar da importância desse processo em ambientes terrestres e aquáticos (Gessner et al. 2010), a maioria dos estudos em riachos foi baseada em experimentos locais. No entanto, um crescente número de estudos tem demonstrado que o entendimento de padrões espaciais e dos fatores controladores da decomposição foliar é fundamental para a compreensão do funcionamento de ecossistemas tanto em escalas locais como globais (Wall et al. 2008, Hladyz et al. 2010, Boyero et al. 2011b).

Alguns trabalhos recentes foram publicados abordando padrões ecológicos em escalas espaciais demonstrando que os padrões globais da diversidade de invertebrados fragmentadores são complexos e dependem da escala espacial (Boyero et al. 2011a, Boyero et al. 2012). Além disso, os padrões ecológicos têm sido estudados também em múltiplas escalas espaciais, indicando que a influencia do ambiente é maior em escalas menores (Boyero 2003, Hepp e Melo 2013). No entanto, apesar do número de trabalhos que avaliam padrões ecológicos em escalas espaciais, estudos com processos ecológicos (e.g. decomposição) são ainda raros na literatura (Minshall et al. 1983, Irons III et al. 1994, Boyero et al. 2011b). Avaliações da decomposição são ainda mais restritas e dificilmente realizadas em diferentes escalas espaciais (e.g. Tiegs et al. 2009). Esse estudo demonstrou que a variabilidade da decomposição é maior entre micro-habitats de riachos e diminui com o aumento da escala espacial. No entanto, esses autores avaliaram apenas as variações espaciais dos coeficientes de decomposição, mas não das comunidades envolvidas nesse processo.

A decomposição de detritos alóctones geralmente envolve decompositores microbianos e animais detritívoros (Gessner et al. 2010). Em riachos florestados, os hifomicetos aquáticos (fungos) e invertebrados fragmentadores são os principais consumidores de detritos foliares e contribuem para a perda de massa foliar (Hieber and Gessner 2002). A colonização dos detritos por fungos aquáticos aumenta a palatabilidade dos detritos para invertebrados fragmentadores acelerando a decomposição foliar (Gessner et al. 1999). Entretanto, a maior incidência solar em riachos não florestados estimula o crescimento de algas e a formação de biofilme na superfície dos detritos foliares (Ledger e Hildrew 1998). A colonização dos detritos por algas pode estimular a produção de raspadores (Franken et al. 2005) e aumentar a qualidade do detrito para fragmentadores acelerando a decomposição foliar (Dangles 2002). Em adição, a intensidade luminosa em riachos não florestados pode reduzir a biomassa de fungos aquáticos devido à competição com algas (Albariño et al. 2008) ou aumentar devido à interação entre fungos e algas (Lagrue et al. 2011). Apesar da importância de riachos naturalmente não florestados (i.e. riachos de altitude, Jacobsen 2008) para manutenção de processos ecossistêmicos em muitas regiões do mundo, o funcionamento desses sistemas ainda é pouco compreendido.

O objetivo deste estudo foi avaliar a variabilidade da decomposição foliar entre riachos naturais florestados e não florestados em um experimento hierárquico abrangendo três escalas espaciais: microbacias, riachos e trechos de riacho. Nossas hipóteses foram: (i) a cobertura ripária influencia a decomposição de detritos e as comunidades associadas e (ii) a variabilidade dos coeficientes de decomposição e das comunidades associadas aumenta com a escala espacial. Nossas previsões são: (i) a decomposição será mais rápida nos riachos florestados do que nos não florestados, devido a maior riqueza e abundância de invertebrados fragmentadores e maior atividade e/ou biomassa de microrganismos (indicada pela decomposição microbiana). Entretanto, a abundância e a riqueza de raspadores serão maiores

nos riachos não florestados devido a maior disponibilidade e diversidade de recursos, como algas e biofilme foliar. Além disso, (ii) a maior parte da variabilidade nos coeficientes de decomposição e nas comunidades associadas será observada no nível hierárquico de microbacia devido à heterogeneidade ambiental aumentar com a escala espacial.

Metodologia

Área de estudo

O estudo foi realizado em riachos de cabeceira situados nos campos de altitude (~1200 m a.n.m.) no sul do Brasil (28°36'S, 49°56'W). O clima da região é classificado como subtropical de altitude, com precipitação uniforme ao longo do ano. A média pluviométrica anual varia de 1400 a 2200 mm, enquanto a média anual de temperatura de 12 a 18°C (Behling 2002). A vegetação natural é de campos com fragmentos da floresta de Araucária. Muitos riachos da região não possuem mata ripária ao longo de seu curso, sendo caracterizados pela vegetação rasteira e arbustiva composta principalmente pela gramínea *Paspalum pumilum* Nees e as ciperáceas *Rhynchospora globosa* (Kunth) Roem. & Schult. e *Bulbostylis sphaerocephala* (Boeck.) C.B. Clarke. No entanto, outros riachos fluem pelos fragmentos da floresta de Araucária que é caracterizada pela dominância da espécie arbórea *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze e pela presença de mais de 40 espécies, como *Drimys brasiliensis* Miers, *Podocarpus lambertii* Klotzsch, *Ilex paraguariensis* A. St.-Hill. e *Acca sellowiana* (O.Berg) Burret (Bond-Buckup 2010).

Desenho amostral

O experimento foi realizado em quatro microbacias (Marcos, Lajeado, Santa Rosa e Divisa), em dois riachos por microbacia e em dois trechos por riacho. Os riachos da microbacia do Marcos e do Divisa percorrem por áreas naturalmente abertas compostas por gramíneas e arbustos (riachos não-florestados). Em contraste, os riachos da microbacia do Lajeado e do Santa Rosa atravessam áreas florestadas e são referidos neste estudo como riachos florestados (Figura 1). Todos os riachos são de segunda ordem (< 2 m de largura, ~20 cm de profundidade), com vegetação natural ao longo das margens e com ausência aparente de impacto humano na área de drenagem. O leito dos riachos é formado principalmente por rochas basálticas e pedregulhos. Em cada um dos oito riachos estudados, nós definimos dois trechos distantes ~150 m entre si. Selecionamos riachos e trechos similares quanto à morfologia e a parâmetros físicos e químicos da água a fim de reduzir a influência da variabilidade ambiental (Tabela 1). Esse desenho hierárquico nos permitiu avaliar a variabilidade espacial da decomposição foliar entre três escalas: microbacias, riachos dentro dessas microbacias e trechos dentro desses riachos.

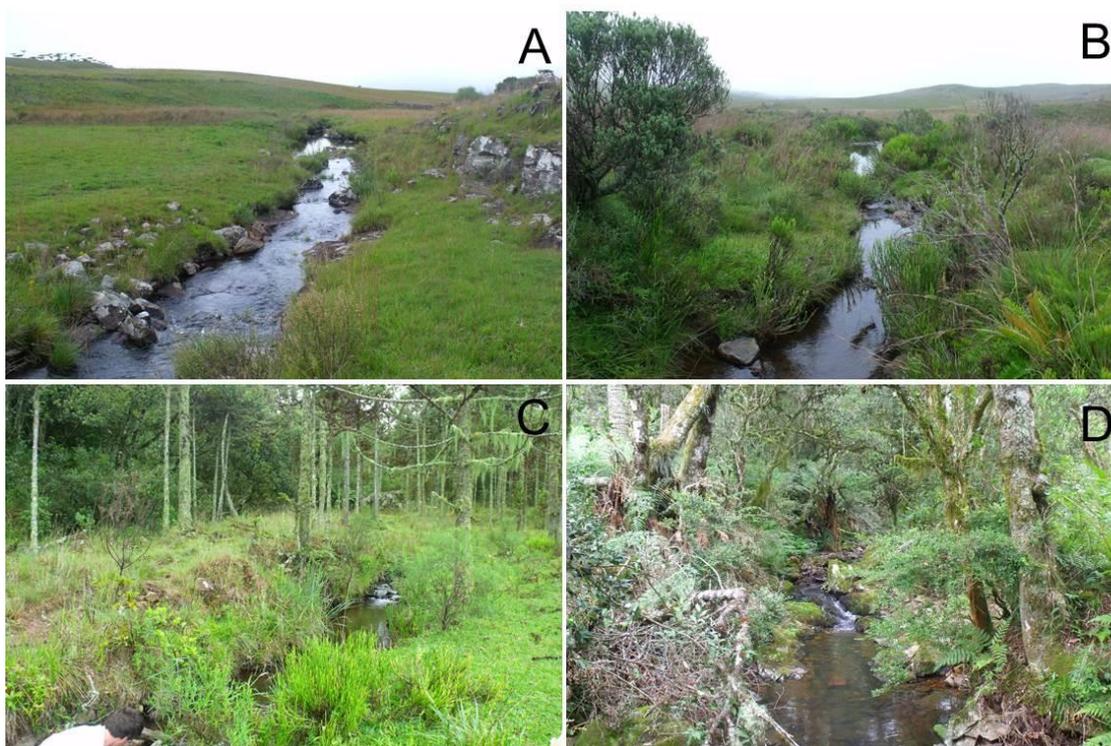


Figura 1. Riachos das microbacias não florestadas do Divisa (A) e Marcos (B) e das microbacias florestadas do Lajeado (C) e Santa Rosa (D).

Tabela 1. Características físicas e químicas (média dos quatro trechos em dois riachos por microbacia por tempo amostral \pm erro padrão, $n = 4$) das microbacias não florestadas e florestadas durante o período experimental.

	Microbacias não florestadas		Microbacias florestadas	
	Divisa	Marcos	Lajeado	Santa Rosa
Altitude (m a.n.m)	1173 \pm 6	1254 \pm 1	1211 \pm 10	1169 \pm 6
Temperatura ($^{\circ}$ C)	18 \pm 0	18 \pm 1	17 \pm 0	17 \pm 1
Condutividade (μ S cm^{-1})	17 \pm 1	15 \pm 0	18 \pm 1	22 \pm 1
Oxigênio dissolvido (mg L^{-1})	11 \pm 0	11 \pm 0	11 \pm 0	11 \pm 0
pH	5,9 \pm 0,1	6,0 \pm 0,1	6,1 \pm 0	6,1 \pm 0
Correnteza (m s^{-1})	0,2 \pm 0	0,2 \pm 0	0,2 \pm 0	0,2 \pm 0
Carbono total (mg L^{-1})	10 \pm 1	7 \pm 0	8 \pm 1	7 \pm 0
Nitrogênio total ($\mu\text{g L}^{-1}$)	286 \pm 17	166 \pm 6	306 \pm 19	232 \pm 9

Procedimentos experimentais

Foram coletadas folhas senescentes e recentemente caídas de *Nectandra megapotamica* (Spreng.) Mez no chão de uma única área antes do início do experimento. As folhas utilizadas foram secas ao ar e apenas folhas inteiras, que tiveram os pecíolos removidos para aumentar a homogeneidade do material foliar na montagem dos litter bags. Nós escolhemos essa espécie arbórea por ser comum nas florestas subtropicais da América do Sul (Oliveira-Filho et al. 2006) e por não ocorrer na vegetação ripária dos riachos estudados, evitando diferenças decorrentes da escolha da espécie. O material foliar seco ao ar foi pesado em porções de $2,0 \pm 0,01$ g e colocados nos litter bags de malha fina (500 μ m) e grossa (10 mm) para evitar ou permitir o acesso de invertebrados às folhas, respectivamente. A utilização destas duas malhas possibilita a distinção da contribuição microbiana e de invertebrados para a perda de massa foliar. Com isso, nós amostramos quatro microbacias, dois riachos por microbacia, dois trechos por riacho e 18 litter bags por trecho, correspondendo a um total de 288 litter bags.

Os litter bags foram organizados em três blocos com seis litter bags cada (três de malha grossa e três de malha fina) e incubados nos trechos dos riachos em substratos e condições de fluxo similares. Os litter bags foram espaçados ~15 cm entre si e foram totalmente submersos. Os blocos foram espaçados ~3 m entre si e fixados ao leito dos riachos com barras de ferro.

Os litter bags foram retirados dos riachos após 3, 15 e 39 dias de incubação. O tempo de retirada dos litter bags foi programado para atingir aproximadamente o período de lixiviação e de 25% e 50% de perda da massa foliar inicial. O tempo necessário para a perda dessas quantidades de massa foi estimado com base em experimentos laboratoriais e regressões de perda de massa. Nós escolhemos o alvo de 50% para obter um balanço entre a

perda de massa suficiente para a ocorrência de algum padrão existente e a perda de massa muito avançada, devido a variância entre réplicas aumentar com o tempo de incubação. Após a retirada das amostras e transporte para o laboratório, as folhas de cada litter bag foram lavadas sobre uma peneira (malha de 250 μm) para remoção de sedimentos e invertebrados aderidos. O material foliar remanescente foi seco (a 70°C por 72 h) e pesado para determinação da massa seca remanescente. Foram cortados cinco discos (12 mm de diâmetro) das folhas de cada amostra para determinação do peso seco livre de cinza (AFDM, incineração em mufla a 550°C por 4h). A AFDM inicial foi determinada a partir de discos de folhas não incubadas (tempo zero). Os invertebrados coletados nas folhas foram identificados até o nível de família ou gênero com chaves taxonômicas para invertebrados aquáticos neotropicais (Pes et al. 2005, Mugnai et al. 2010) e classificados nos grupos alimentares funcionais de fragmentadores e raspadores (Cummins et al. 2005).

Análise dos dados

Os coeficientes de decomposição foliar (k) foram estimados com regressões não-lineares ($m/m_0 = e^{-kt}$), onde m_0 é a AFDM inicial e m a AFDM remanescente no tempo t . Foram estimados os coeficientes de decomposição para cada bloco ($n = 3$), utilizando os valores de três litter bags (um para cada tempo amostral). Os coeficientes de decomposição total (k total) e o mediado por microrganismos (k microbiano) foram determinados a partir dos litter bags de malha grossa e de malha fina, respectivamente. A contribuição dos invertebrados para decomposição foliar (k invertebrados) foi estimada pela diferença da AFDM remanescente entre litter bags de malha fina e de malha grossa em cada tempo amostral para cada bloco ($n = 3$) e calculado um novo coeficiente de decomposição.

A abundância de fragmentadores e raspadores foi quantificada como o número de organismos em cada litter bag e a riqueza de *taxa* como o número de famílias ou gêneros por litter bag. Nós testamos nossa primeira hipótese (a cobertura ripária determina a estrutura das comunidades associadas à decomposição e influencia o funcionamento de riachos) examinando a variação na abundância e na riqueza de fragmentadores e raspadores e nos coeficientes de decomposição total, microbiano e por invertebrados com ANOVAs aninhadas. As microbacias (aninhadas dentro do tipo de vegetação), os riachos (aninhados dentro das microbacias) e os trechos (aninhados dentro dos riachos) foram incluídos nos modelos como fatores aleatórios, enquanto a cobertura ripária como fator fixo. As ANOVAs aninhadas foram realizadas através de uma série de modelos lineares (função *aov* no R, R Core Team 2013), cada um com o correspondente componente residual (para uma explicação mais abrangente veja Logan 2010).

Para examinar a segunda hipótese (variabilidade na estrutura das comunidades associadas à decomposição e no funcionamento dos riachos aumenta com a escala espacial) nós particionamos a variabilidade total de cada variável resposta entre as escalas hierárquicas (microbacias, riachos e trechos de riacho). A estimativa dos componentes de variância é útil para determinar a contribuição relativa (para explicação da variabilidade não-explicada) de cada fator e fornece indicativos da variabilidade em cada escala (Logan 2010). Os componentes de variância para cada fator foram calculados com a função *VarCorr* a partir de modelos lineares mistos (gerados com a função *lme*, ambas do pacote 'nlme' do R; Pinheiro et al. 2013). O fator fixo (cobertura ripária) foi tratado como fator aleatório para a estimativa dos componentes de variância, simplesmente para efetuarmos a comparação com os outros fatores (Logan 2010).

Resultados

Efeito da cobertura ripária

A decomposição foliar foi de 1,4 – 5,5 vezes mais rápida nas microbacias florestadas do que nas não florestadas. As diferenças na decomposição entre as microbacias florestadas e não florestadas foram observadas para os três coeficientes estimados: total, microbiano e mediado por invertebrados (média \pm erro padrão das duas microbacias florestadas, $k_{\text{total}} = 0,0174 \pm 0,0015$; $k_{\text{microbiano}} = 0,0050 \pm 0,0001$; $k_{\text{invertebrados}} = 0,0034 \pm 0,0003$; não florestadas, $k_{\text{total}} = 0,0052 \pm 0,0005$; $k_{\text{microbiano}} = 0,0036 \pm 0,0001$; $k_{\text{invertebrados}} = 0,0006 \pm 0,0002$). Porém, a maior diferença entre as coberturas ripárias ocorreu na decomposição por invertebrados e a menor na decomposição microbiana (Figura 2A, Tabela 2).

A abundância e a riqueza de táxons de fragmentadores e a riqueza de raspadores não diferiram entre as coberturas ripárias (média \pm erro padrão das microbacias florestadas \times não florestadas; $13 \pm 3 \times 4 \pm 1$ organismos fragmentadores; $2 \pm 0 \times 1 \pm 0$ táxons de fragmentadores; $3 \pm 0 \times 2 \pm 0$ táxons de raspadores). No entanto, a abundância de raspadores foi ~ 6 vezes maior nas microbacias não florestadas do que nas florestadas ($15 \pm 3 \times 3 \pm 0$; Figura 3A, C; Tabela 3). Encontramos sete táxons de invertebrados fragmentadores pertencentes a quatro ordens taxonômicas (Decapoda, Amphipoda, Trichoptera e Plecoptera) e a seis famílias (Aeglidae, Calamoceratidae, Gripopterygidae, Hyalellidae, Leptoceridae e Sericostomatidae). Dentre estas, a família Gripopterygidae (Plecoptera) representou 95% do total e ocorreu nas quatro microbacias amostradas. O segundo táxon mais abundante foi *Phylloicus* (3% do total, Trichoptera) e ocorreu principalmente nas microbacias florestadas. Enquanto, a comunidade de invertebrados raspadores foi constituída por sete táxons, pertencentes a duas classes taxonômicas (Gastropoda e Insecta). A família Hydroptilidae

(Trichoptera, Insecta) foi o táxon mais abundante com 52% do total de raspadores, seguida pelo táxon Gastropoda com 39%. Ambos os táxons ocorreram nas quatro microbacias amostradas.

Efeito das escalas espaciais

A decomposição foliar foi semelhante entre as microbacias, que representaram menos de 1% da variabilidade total dos dados. A decomposição entre riachos também foi similar, mas foi mais variável para a decomposição microbiana do que para a total ou por invertebrados. Contudo, as variações na decomposição total e por invertebrados entre trechos de riacho foram significativas e representaram 15% da variância total. Apesar disso, a variabilidade entre litter bags (resíduos) foi a maior fonte de variação, representando de 15 – 18% do total (Figura 2B, Tabela 2).

A abundância e a riqueza de fragmentadores e raspadores foram similares entre as microbacias, que representou menos de 1% da variabilidade desses dados (exceto para a abundância de fragmentadores que constituiu 7% da variância total). A abundância de fragmentadores e raspadores foi similar entre riachos, mas diferiram significativamente entre trechos de riacho que constituíram a maior fonte de variação. Inversamente, a riqueza de táxons de fragmentadores e raspadores foi mais variável entre riachos do que entre trechos de riacho. Enquanto, a variabilidade entre litter bags foi a maior fonte de variação da riqueza de táxons de raspadores (Figura 3B, D; Tabela 3).

Tabela 2. Resultados dos modelos lineares (ANOVA) explorando a variação nos coeficientes de decomposição foliar total (*k* total), microbiano (*k* microbiano) e por invertebrados (*k* invertebrados) entre as coberturas ripárias, entre microbacias (aninhadas dentro da cobertura ripária), riachos (aninhados dentro das microbacias) e trechos (aninhados nos riachos).

Fonte de variação	gl	SQ	F	<i>P</i>	%Variância Explicada
<i>k</i> total					
Cobertura ripária	1	2E-3	7172	<0,001	69
Microbacia (Cobertura)	2	5E-7	0,01	0,994	<1
Riacho (microbacia (Cobertura))	4	2E-4	0,43	0,784	<1
Trecho (riacho (microbacia (Cobertura)))	8	7E-4	5,28	<0,001	15
Resíduos (litter bags)	32	5E-4			16
<i>k</i> microbiano					
Cobertura ripária	1	2E-5	71,32	0,014	69
Microbacia (Cobertura)	2	7E-7	0,21	0,817	<1
Riacho (microbacia (Cobertura))	4	6E-6	3,84	0,050	9
Trecho (riacho (microbacia (Cobertura)))	8	3E-6	1,61	0,161	4
Resíduos (litter bags)	32	8E-6			18
<i>k</i> invertebrados					
Cobertura ripária	1	9E-5	60,25	0,016	69
Microbacia (Cobertura)	2	3E-6	0,33	0,740	<1
Riacho (microbacia (Cobertura))	4	2E-5	1,49	0,291	2
Trecho (riacho (microbacia (Cobertura)))	8	3E-6	3,89	0,003	15
Resíduos (litter bags)	32	8E-7			15

Tabela 3. Resultados dos modelos lineares (ANOVA) explorando a variação na abundância e riqueza de fragmentadores e raspadores entre as coberturas ripárias, entre microbacias (aninhadas dentro da cobertura ripária), riachos (aninhados dentro das microbacias) e trechos (aninhados dentro dos riachos).

Fonte de variação	gl	SQ	F	P	% Variância Explicada
Abundância de fragmentadores					
Cobertura ripária	1	853	1,36	0,363	5
Microbacia (Cobertura)	2	1252	1,33	0,360	7
Riacho (microbacia (Cobertura))	4	1876	1,07	0,432	2
Trecho (riacho (microbacia (Cobertura)))	8	3514	13,80	<0,001	70
Resíduos (litter bags)	32	1019			16
Abundância de raspadores					
Cobertura ripária	1	1752	360,80	0,003	30
Microbacia (Cobertura)	2	10	0,01	0,986	<1
Riacho (microbacia (Cobertura))	4	1418	1,03	0,448	<1
Trecho (riacho (microbacia (Cobertura)))	8	2757	5,22	<0,001	38
Resíduos (litter bags)	32	2111			32
Riqueza de fragmentadores					
Cobertura ripária	1	8	3,13	0,219	23
Microbacia (Cobertura)	2	5	0,91	0,471	<1
Riacho (microbacia (Cobertura))	4	12	35,00	<0,001	43
Trecho (riacho (microbacia (Cobertura)))	8	1	0,21	0,987	<1
Resíduos (litter bags)	32	13			34
Riqueza de raspadores					
Cobertura ripária	1	1	1,39	0,360	<1
Microbacia (Cobertura)	2	1	0,11	0,901	<1
Riacho (microbacia (Cobertura))	4	20	4,32	0,037	27
Trecho (riacho (microbacia (Cobertura)))	8	9	1,51	0,192	11
Resíduos (litter bags)	32	25			63

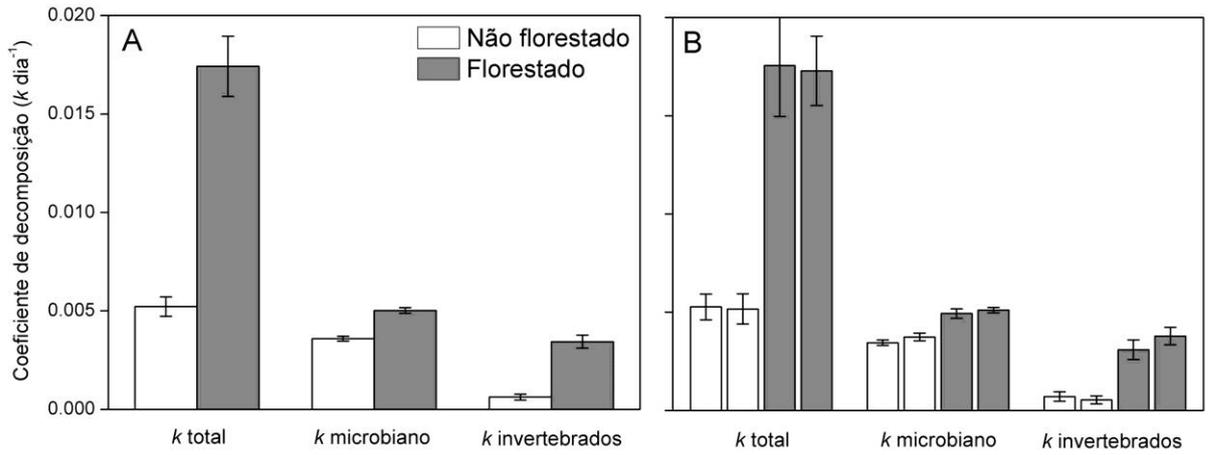


Figura 2. Coeficiente de decomposição total (k total), microbiano (k microbiano) e por invertebrados (k invertebrados) por (A) cobertura ripária e por (B) microbacia. Os valores mostrados são médias \pm EP.

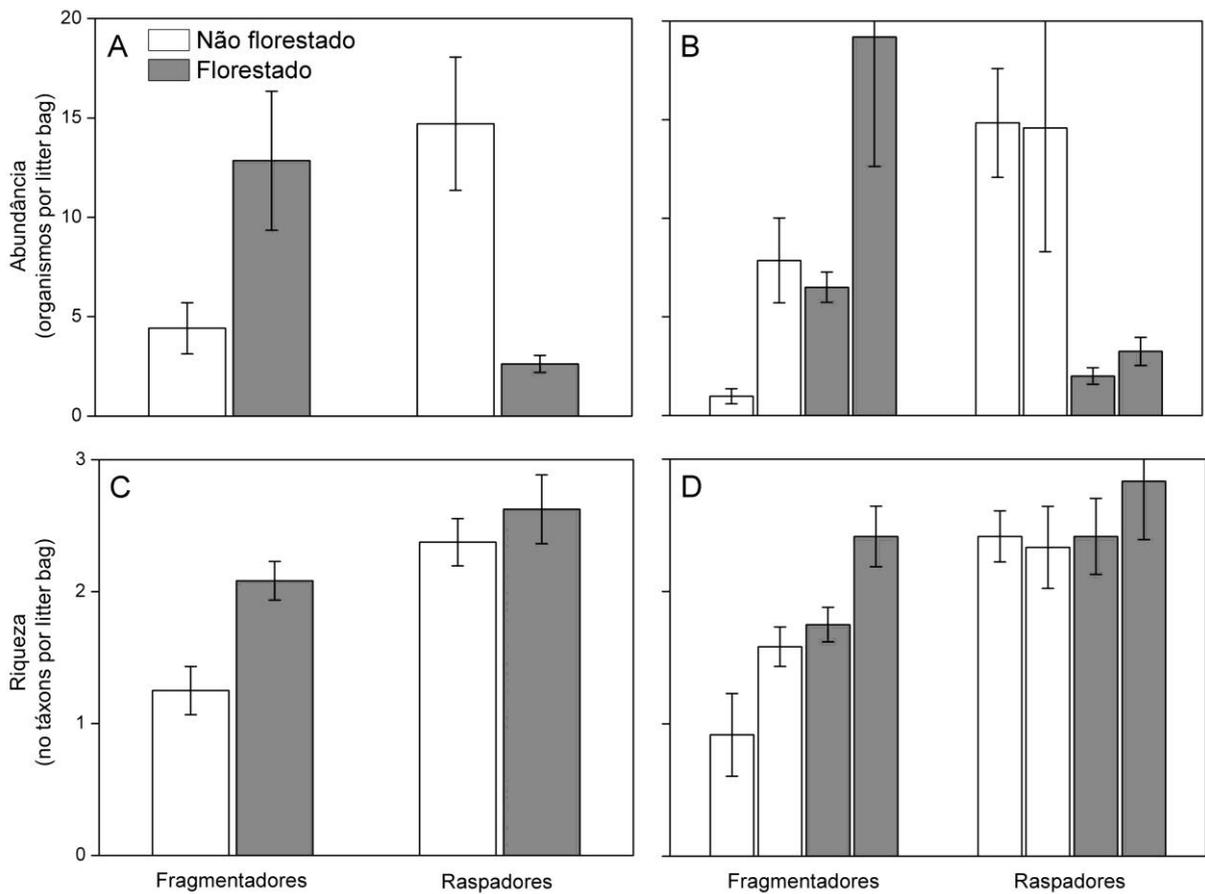


Figura 3. (A, B) Abundância e (C, D) riqueza de táxons de fragmentadores e raspadores por (A, C) cobertura ripária e por (B, D) microbacia. Os valores mostrados são médias \pm EP.

Discussão

As diferenças nos coeficientes de decomposição entre os riachos florestados e não florestados indica que a cobertura ripária pode ser o maior determinante da variabilidade na decomposição de matéria orgânica e, conseqüentemente, no funcionamento de riachos. Esse estudo adiciona evidências empíricas que suportam a sugestão de Royer e Minshall (2003) cuja decomposição foliar e os fatores controladores dependem da escala espacial do estudo. Isso significa que a variação na decomposição foliar dentro de uma região com características geológicas similares resulta de diferenças na cobertura ripária de riachos. A similaridade na decomposição entre as microbacias e riachos com cobertura ripária semelhante reforça essa hipótese, corroborando com Tiegs et al. (2009), que observaram baixa variabilidade na decomposição entre microbacias com geologia e estrutura da vegetação ripária semelhante. Além disso, há indícios de que os fatores controladores da decomposição variam pouco na escala de microbacia. A variabilidade natural na decomposição pode ocorrer ainda em escalas maiores que a regional (e.g., gradientes climáticos; Irons III et al. 1994, Gonçalves et al. 2006, Boyero et al. 2011b).

Observamos que a maior parte da variabilidade espacial na decomposição ocorreu em escalas menores (entre trechos de riacho e litter bags), indicando que os fatores controladores desse processo podem ser locais. Isso é evidente não só pela variabilidade observada nos coeficientes de decomposição total e mediado por invertebrados entre trechos de riacho, mas também pela maior variabilidade da abundância de fragmentadores nessa escala espacial. É provável que a variabilidade de fragmentadores observada seja explicada pela distribuição agregada desses organismos em micro-habitats em um riacho (Heino et al. 2004, Schmera et al. 2007). Além disso, essa distribuição dos fragmentadores pode explicar a variação local nos coeficientes de decomposição. Similarmente, Tiegs et al. (2009) atribuiu a variação na

decomposição nas menores escalas (entre litter bags) à distribuição espacial de fragmentadores. No entanto, a maior variabilidade na decomposição microbiana foi observada entre litter bags e entre riachos. Isso demonstra que diferente da decomposição total e por invertebrados, a decomposição microbiana é controlada por mecanismos que operam em escalas muito menores. Esses resultados são suportados pelo fato de que a importância de fungos aquáticos para a decomposição pode variar entre riachos (Hieber e Gessner 2002) e que microrganismos e insetos atuam em diferentes escalas, dependendo da disponibilidade de recursos e das condições locais de habitat (Robinson e Gessner 2000). Tiegs et al. (2009) observaram resultados similares em que a decomposição microbiana não variou entre riachos e nem entre trechos de riacho, mas entre litter bags.

Semelhante aos fragmentadores, a escala de trechos de riacho explicou a maior parte da variação na abundância de raspadores, como observado por Heino et al. (2004). Essa distribuição da abundância de raspadores em escalas pequenas foi documentada em estudos que mostram a tendência desse grupo de acompanhar a variabilidade de seus recursos alimentares (algas; Kohler 1984, Vaughn 1986). Além disso, as variações na riqueza de *táxons* de fragmentadores e raspadores entre riachos podem indicar que esses grupos tróficos são estruturados espacialmente (e.g. Hepp e Melo 2013). Isso corrobora com estudos anteriores nessa escala espacial (Heino et al. 2004, Clarke et al. 2008, Ligeiro et al. 2010). Heino et al. (2003) sugerem que as diferenças na composição da fauna entre riachos podem ser causadas por diferentes condições ambientais. Contudo, devido homogeneidade dos locais amostrados nesse estudo, é improvável que as diferenças na riqueza desses grupos tenham ocorrido por diferentes condições ambientais. No entanto, uma explicação possível para as diferenças na riqueza entre riachos é a restrição da dispersão de adultos, como sugerida por Ligeiro et al. (2010). A capacidade limitada de dispersão de muitos organismos adultos (e.g. insetos da ordem Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera e, Gastropoda) em ambiente

terrestre pode ocasionar no isolamento parcial de riachos de cabeceira e resultar em faunas diferenciadas entre os locais (Clarke et al. 2008).

A maior decomposição total e por invertebrados nos riachos florestados e a similaridade na estrutura das comunidades de fragmentadores podem indicar que (i) os fragmentadores têm participações diferentes nesse processo em ambientes florestados e não florestados (veja Leberfinger et al. 2011) e/ou (ii) que a presença de espécies-chave de fragmentadores intensifica a decomposição de detritos (McKie et al. 2008). A maior ocorrência de tricópteros grandes (como larvas de *Phylloicus*) nos riachos florestados pode ter resultado na decomposição mais rápida, devido a maior eficiência energética desses invertebrados do que plecópteros (como Gripopterygidae) ou anfípodos menores (Jonsson et al. 2002, McKie et al. 2008). Além disso, a decomposição total e o consumo de detritos por invertebrados foram provavelmente intensificadas nos riachos florestados devido à maior decomposição microbiana, como indicativo da contribuição de microrganismos heterotróficos (principalmente fungos aquáticos, Gessner et al. 2007). A atividade de microrganismos não só acelera a decomposição, como também pode aumentar a qualidade nutricional dos detritos para os invertebrados (Robinson et al. 1998, Graça 2001).

A abundância e riqueza similar de fragmentadores nos riachos florestados e não florestados pode ser um indicativo de que (i) apesar da ausência de vegetação ripária arbórea em riachos não florestados, os invertebrados fragmentadores desses locais são sustentados por detritos de baixa qualidade, como gramíneas e herbáceas (Menninger e Palmer 2007, Leberfinger e Herrmann 2010), e/ou (ii) de que estes riachos devem ter acentuado crescimento de algas e formação de biofilme, onde os fragmentadores possam consumir também algas e biofilme aderidos aos detritos orgânicos, como forma de complemento de sua dieta (Franken et al. 2005, Leberfinger et al. 2011). Essa ideia é suportada pelos indícios de Franken et al. (2005) cujas algas podem ser importantes para a qualidade nutricional de

biofilmes foliares para invertebrados, como fonte adicional de recursos ou pela interação com bactérias e/ou fungos. Além disso, algas podem ser componentes importantes do biofilme em ambientes com incidência solar, enquanto fungos tornam-se mais importante em ambientes sombreados (Albariño et al. 2008).

A similaridade na riqueza de invertebrados fragmentadores e raspadores entre riachos florestados e não florestados pode indicar ainda que a diversidade de recursos disponíveis nesses ambientes contrastantes é também similar. Essa ideia é suportada por evidências de que a diversidade de recursos afeta a riqueza de consumidores (Gessner et al. 2010). No entanto, a diversidade de recursos per si pode não explicar os padrões de diversidade de invertebrados (Kominoski e Pringle 2009, Boyero et al. 2011a). Diferente dos fragmentadores, a maior abundância de raspadores nos riachos não florestados pode ser explicada pela maior biomassa de algas nos detritos (Albariño et al. 2008) em consequência da maior incidência solar. Lamberti et al. (1989) demonstraram que a produção de raspadores (i.e. Gastropoda) é determinada pela capacidade produtiva de algas.

Nós concluímos que a cobertura ripária de riachos influencia a decomposição e o funcionamento de riachos em uma escala regional. A decomposição em riachos florestados foi mais rápida do que em riachos naturalmente não florestados, mas não foi mediada pela riqueza ou abundância de invertebrados fragmentadores. Isso indica que riachos podem ter comunidades estruturalmente similares, mas com funcionamentos distintos em resposta à cobertura ripária. Nós sugerimos que a identidade e a atividade alimentar de fragmentadores e/ou a interação entre fragmentadores e microrganismos explicam as diferenças no funcionamento de riachos atribuídas à cobertura ripária. Além disso, concluímos que a variabilidade na decomposição e nas comunidades associadas diminui com o aumento da escala espacial dentro de uma região climática e geológica. Isso indica a importância de experimentos em escalas espaciais maiores que a local para o entendimento do funcionamento

de ecossistemas. Com isso, a implicação do nosso estudo é de que experimentos futuros devem abandonar a tradicional avaliação da decomposição em trechos de um único riacho e dar mais ênfase na variabilidade em múltiplas escalas espaciais.

Referências

- Albariño, R., V. D. Villanueva, and C. Canhoto. 2008. The effect of sunlight on leaf litter quality reduces growth of the shredder *Klapopteryx kuscheli*. *Freshwater Biology* **53**:1881-1889.
- Behling, H. 2002. South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: a synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **177**:19-27.
- Bond-Buckup, G. 2010. Biodiversidade dos campos de Cima da Serra. 2 edition. Libretos, Porto Alegre.
- Boyero, L. 2003. Multiscale patterns of spatial variation of stream macroinvertebrate communities. *Ecological Research* **18**:365-379.
- Boyero, L., R. G. Pearson, D. Dudgeon, V. Ferreira, M. A. S. Graça, M. O. Gessner, A. J. Boulton, E. Chauvet, C. M. Yule, R. Albariño, A. Ramirez, J. E. Helson, M. Callisto, M. Arunachalam, J. Chará, R. Figueroa, J. M. Mathooko, J. F. J. Goncalves, M. S. Moretti, A. Chará-Serna, J. N. Davies, A. C. Encalada, S. Lamothe, L. M. Buria, J. Castela, A. Cornejo, A. O. Y. Li, C. M'Erimba, V. D. Villanueva, M. C. Zúñiga, C. M. Swan, and L. A. Barmuta. 2012. Global patterns of stream detritivore distribution: implications for biodiversity loss in changing climates. *Global Ecology and Biogeography* **21**:134-141.
- Boyero, L., R. G. Pearson, D. Dudgeon, M. A. S. Graça, M. O. Gessner, R. Albariño, V. Ferreira, C. M. Yule, A. J. Boulton, M. Arunachalam, M. Callisto, E. Chauvet, A. Ramirez, J. Chará, M. S. Moretti, J. F. J. Gonçalves, J. E. Helson, A. Chará-Serna, A. C. Encalada, J. N. Davies, S. Lamothe, A. Cornejo, A. O. Y. Li, L. M. Buria, V. D. Villanueva, M. C. Zúñiga, and C. M. Pringle. 2011a. Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. *Ecology* **92**:1839-1848.
- Boyero, L., R. G. Pearson, M. O. Gessner, L. A. Barmuta, V. Ferreira, M. A. S. Graça, D. Dudgeon, A. J. Boulton, M. Callisto, E. Chauvet, J. E. Helson, A. Bruder, R. J. Albariño, C. M. Yule, M. Arunachalam, J. N. Davies, R. Figueroa, A. S. Flecker, A. Ramirez, R. G. Death, T. Iwata, J. M. Mathooko, C. Mathuriau, J. F. J. Goncalves, M. S. Moretti, T. Jinggut, S. Lamothe, C. M'Erimba, L. Ratnarajah, M. H. Schindler, J. Castela, L. M. Buria, A. Cornejo, V. D. Villanueva, and D. C. West. 2011b. A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecol Lett* **14**:289-294.
- Clarke, A., R. Mac Nally, N. Bond, and P. S. Lake. 2008. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology* **53**:1707-1721.

- Cummins, K. W., R. W. Merritt, and P. C. N. Andrade. 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **40**:69-89.
- Dangles, O. 2002. Functional plasticity of benthic macroinvertebrates: implication for trophic dynamics in acid streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**:1563-1573.
- Franken, R. J. M., B. Waluto, E. T. H. M. Peeters, J. J. P. Gardeniers, J. A. J. Beijer, and M. Scheffer. 2005. Growth of shredders on leaf litter biofilms: the effect of light intensity. *Freshwater Biology* **50**:459-466.
- Gessner, M. O., E. Chauvet, and M. Dobson. 1999. A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos* **85**:377-384.
- Gessner, M. O., V. Gulis, K. A. Kuehn, E. Chauvet, and K. Suberkropp. 2007. Fungal decomposers of plant litter in aquatic ecosystems. Pages 301-324 in C. P. Kubicek and I. S. Druzhinina, editors. *Environmental and Microbial Relationships*. Springer, Berlin.
- Gessner, M. O., C. M. Swan, C. K. Dang, B. G. McKie, R. D. Bardgett, D. H. Wall, and S. Hattenschwiler. 2010. Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution* **25**:372-380.
- Gonçalves, J. F. J., M. A. S. Graça, and M. Callisto. 2006. Leaf-litter breakdown in 3 streams in temperate, Mediterranean, and tropical Cerrado climates. *Journal of the North American Benthological Society* **25**:344-355.
- Graça, M. A. S. 2001. The Role of Invertebrates on Leaf Litter Decomposition in Streams – a Review. *International Review of Hydrobiology* **86**:383-393.
- Heino, J., P. Louhi, and T. Muotka. 2004. Identifying the scales of variability in stream macroinvertebrate abundance functional composition and assemblage structure. *49*:1230-1239.
- Heino, J., T. Muotka, and R. Paavola. 2003. Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. *Journal of Animal Ecology* **72**:425-434.
- Hepp, L. U., and A. S. Melo. 2013. Dissimilarity of stream insect assemblages: effects of multiple scales and spatial distances. *Hydrobiologia* **703**:239-246.
- Hieber, M., and M. O. Gessner. 2002. Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology* **83**:1026-1038.
- Hladyz, S., S. D. Tiegs, M. O. Gessner, P. S. Giller, G. Rîsnoveanu, E. Preda, M. Nistorescu, M. Schindler, and G. Woodward. 2010. Leaf litter breakdown in pasture and deciduous woodland streams - comparison among three European regions. *Freshwater Biology* **55**:1916-1929.
- Irons III, J. G., M. W. Oswood, R. J. Stout, and C. M. Pringle. 1994. Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? *Freshwater Biology* **32**:401-411.
- Jacobsen, D. 2008. Tropical high altitude streams. Pages 219-256 in D. Dudgeon, editor. *Tropical Stream Ecology*. Academic Press.

- Jonsson, M., O. Dangles, B. Malmqvist, and F. Guérol. 2002. Simulating species loss following perturbation: assessing the effects on process rates. *Proceedings of the Royal Society London B* **269**:1047–1052.
- Kohler, S. D. 1984. Search mechanism of a stream grazer in patchy environments: the role of food abundance. *Oecologia* **62**:209-218.
- Kominoski, J. S., and C. M. Pringle. 2009. Resource–consumer diversity: testing the effects of leaf litter species diversity on stream macroinvertebrate communities. *Freshwater Biology* **54**:1461-1473.
- Lagrange, C., J. S. Kominoski, M. Danger, J.-M. Baudoin, S. Lamothe, D. Lambrigot, and A. Lecerf. 2011. Experimental shading alters leaf litter breakdown in streams of contrasting riparian canopy cover. *Freshwater Biology* **56**:2059-2069.
- Lamberti, G. A., S. V. Gregory, and L. R. Ashkenas. 1989. Productive capacity of periphyton as a determinant of plant-herbivore interactions in streams. *Ecology* **70**:1840-1856.
- Leberfinger, K., I. Bohman, and J. Herrmann. 2011. The importance of terrestrial resource subsidies for shredders in open-canopy streams revealed by stable isotope analysis. *Freshwater Biology* **56**:470-480.
- Leberfinger, K., and J. Herrmann. 2010. Secondary production of invertebrate shredders in open-canopy, intermittent streams on the island of Öland, southeastern Sweden. *Journal of the North American Benthological Society* **29**:934-944.
- Ledger, M., and A. G. Hildrew. 1998. Temporal and spatial variation in the epilithic biofilm of an acid stream. *Freshwater Biology* **40**:655-670.
- Ligeiro, R., A. S. Melo, and M. Callisto. 2010. Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. *Freshwater Biology* **55**:424-435.
- Logan, M. 2010. Nested ANOVA. *in* M. Logan, editor. *Biostatistical Design and Analysis Using R: A Practical Guide*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.
- McKie, B. G., G. Woodward, S. Hladysz, M. Nistorescu, E. Preda, E. Popescu, P. S. Giller, and B. Malmqvist. 2008. Ecosystem functioning in stream assemblages from different regions: contrasting responses to variation in detritivore richness, evenness and density. *Journal of Animal Ecology* **77**:495-504.
- Menninger, H. L., and M. A. Palmer. 2007. Herbs and grasses as an allochthonous resource in open-canopy headwater streams. *Freshwater Biology* **52**:1689-1699.
- Minshall, G. W., R. C. Petersen, K. W. Cummins, T. L. Bott, J. R. Sedell, C. E. Cushing, and R. L. Vannote. 1983. Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. *Ecological Monographs* **53**:1-25.
- Mugnai, R., J. L. Nessimian, and D. F. Baptista. 2010. *Manual de identificação de Macroinvertebrados aquáticos do Estado do Rio de Janeiro*. Techinal Books, Rio de Janeiro.
- Oliveira-Filho, A. T., J. A. Jarenkow, and M. J. N. Rodal. 2006. Floristic relationships of seasonally dry forests of eastern South America based on tree species distribution patterns. Pages 11-51 *in* R. T. Pennington, G. P. Lewis, and J. A. Ratter, editors. *Neotropical savannas and dry forests: Plant diversity, biogeography and conservation*. Taylor & Francis, Boca Raton.

- Pes, A. M. O., N. Hamada, and J. L. Nessimian. 2005. Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* **49**:181-204.
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy, D. Sarkar, and R. D. C. Team. 2013. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Robinson, C. T., and M. O. Gessner. 2000. Leaf breakdown in an alpine spring brook. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* **27**:744–747.
- Robinson, C. T., M. O. Gessner, and J. V. Ward. 1998. Leaf breakdown and associated macroinvertebrates in alpine glacial streams. *Freshwater Biology* **40**:215-228.
- Royer, T. V., and G. W. Minshall. 2003. Control on Leaf processing in streams from spacial-scaling and hierarchical perspectives. *Journal of the North American Benthological Society* **22**:352-358.
- Schmera, D., T. Erós, and M. T. Greenwood. 2007. Spatial organization of a shredder guild of caddisflies (Trichoptera) in a riffle – Searching for the effect of competition. *Limnologica* **37**:129-136.
- Tiegs, S. D., P. O. Akinwale, and M. O. Gessner. 2009. Litter decomposition across multiple spatial scales in stream networks. *Oecologia* **161**:343-351.
- Vaughn, C. C. 1986. The role of periphyton abundance and quality in the microdistribution of a stream grazer, *Helicopsyche borealis*, (Trichoptera, Helicopsychidae). *Freshwater Biology* **16**:485–493.
- Wall, D. H., M. A. Bradford, M. G. S. John, J. A. Trofymow, V. Behan-Pelletier, D. E. Bignell, J. M. Dangerfield, W. J. Parton, J. Rusek, W. Voigt, V. Wolters, H. Z. Gardel, F. O. Ayuke, R. Bashford, O. I. Beljakova, P. J. Bohlen, A. Brauman, S. Flemming, J. R. Henschel, D. L. Johnson, T. H. Jones, M. Kovarova, J. M. Kranabetter, L. E. S. Kutny, K.-C. Lin, M. Maryati, D. Masse, A. Pokarzhevskii, H. Rahman, M. G. Sabar, J.-A. Salamon, M. J. Swift, A. Varela, H. L. Vasconcelos, D. O. N. White, and X. Zou. 2008. Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biology* **14**:1-17.

PROJETO DE DOUTORADO

DINÂMICA E DECOMPOSIÇÃO DE DETRITOS EM ECOSISTEMAS

RIPÁRIOS: PADRÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS

LINHA DE PESQUISA

ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS

Introdução

A decomposição de detritos é um dos processos mais importantes, pois transforma mais de 90% da produção de plantas terrestres em componentes inorgânicos (Gessner et al. 2010). A decomposição geralmente envolve decompositores microbianos que convertem os detritos orgânicos em CO₂ (Baldy et al. 2007) e animais detritívoros que transformam os detritos em partículas finas (Gessner et al. 2010). No entanto, é possível que em riachos tropicais outros grupos funcionais de invertebrados (e.g. coletores e filtradores que consomem folhas degradadas física e microbiologicamente) atuem também no processamento de detritos orgânicos (Wantzen et al. 2008). Além das comunidades biológicas, a decomposição é influenciada por variáveis ambientais que afetam direta ou indiretamente (e.g. temperatura e nutrientes dissolvidos na água, e correnteza).

A decomposição de detritos alóctones em riachos florestados é responsável pela energia disponível nesses ecossistemas (Wallace 1997). Isto se deve, porque a densa vegetação ripária em riachos de cabeceira limita a disponibilidade de luz e, conseqüentemente, a produção autóctone constitui uma pequena parte da energia desses ecossistemas (Hill et al. 1995). O aporte de detritos alóctones em riachos é proveniente da vegetação ripária e formado por material particulado grosso, composto principalmente por troncos, galhos, folhas, flores e frutos. A entrada desses materiais no riacho pode ocorrer de forma vertical (e.g. queda direta de detritos no riacho) ou lateral (e.g. transporte de detritos estocados no solo da zona ripária para o riacho; Webster e Meyer 1997). Além disso, parte dos detritos que cai no córrego é transportada pelo fluxo da água e a outra parte fica retida no leito (estoque bêntico). A distribuição espacial e temporal da qualidade e da quantidade de detritos depende da formação florestal presente na zona ripária (Webster e Meyer 1997, Reid et al. 2008). Assim, a entrada alóctone pode variar acentuadamente devido à fenologia da

vegetação ripária, mecanismos de retenção da zona de transição aquático-terrestre e do clima local (Wantzen et al. 2008).

Em ecossistemas temperados a vegetação é composta por florestas decíduas e de coníferas e a maior queda de detritos acontece no outono, quando a duração do dia e a temperatura diminuem. No entanto, a dinâmica de matéria orgânica nos ecossistemas tropicais é mais variável devido à diversidade de espécies decíduas e semi-decíduas que ocorrem em conjunto. Além disso, alguns estudos indicam que a dinâmica de detritos em florestas tropicais pode ser sazonal em locais com estação seca definida (França et al. 2009, Gonçalves e Callisto 2013) ou relativamente constante ao longo do ano (Goncalves et al. 2006, Nin et al. 2009). Enquanto outras pesquisas apontam que a entrada de detritos varia de completamente assíncrona nos trópicos úmidos para mais ou menos sincrônica em climas savânicos (Wantzen et al. 2008). Devido à complexidade de ecossistemas ripários tropicais, a distinção de padrões e a influência da sazonalidade na dinâmica de matéria orgânica são fundamentais para o entendimento do funcionamento desses sistemas. No entanto, estudos locais não possuem métodos padronizados (como o período e o esforço de coleta) dificultando comparações entre regiões e o teste de hipóteses.

Avaliações da decomposição de detritos em largas escalas espaciais são raras e muitas estão restritas a ambientes terrestres (Parton et al. 2007, Wall et al. 2008, Tuomi et al. 2009, Currie et al. 2010). O primeiro estudo aquático que abrangeu um amplo gradiente latitudinal foi realizado por Irons III et al. (1994) em apenas três riachos na Costa Rica, Michigan e Alaska. Os autores sugeriram que microrganismos são mais importantes para a decomposição nos trópicos, onde invertebrados fragmentadores são menos efetivos. Em um experimento global recente, Boyero et al. (2011b) demonstraram que a decomposição microbiana aumenta dos polos para os trópicos, enquanto a decomposição mediada por detritívoros diminui. Outros estudos avaliaram a decomposição em amplas escalas espaciais (Minshall et al. 1983,

Gonçalves et al. 2006, Hladysz et al. 2010), onde os fatores geográficos foram importantes (i.e. clima, geologia e formação florestal) para a decomposição foliar. No entanto, a falta de estudos de decomposição de detritos em amplas escalas temporais e espaciais dificulta predições sobre o balanço de carbono nos ecossistemas e as respostas das mudanças ambientais em escalas regionais e globais (Parton et al. 2007).

Um dos desafios da ecologia é entender os sistemas naturais conectados por processos que atuam em múltiplas escalas. Porém, os padrões observados na natureza, e os processos que causam esses padrões, alteram-se com a escala da observação e do experimento (Wiens 1989). Com base nisso, Royer e Minshall (2003) sugeriram que uma abordagem hierárquica pode incorporar a visão escala-dependente na decomposição e também revelar padrões gerais entre os fatores controladores desse processo. Por exemplo, eles sugerem que o controle da decomposição em escalas menores (trechos de riacho ou riacho) ocorre devido à alimentação dos invertebrados, atividade microbiana e fragmentação física, enquanto que em escalas maiores (microbacias ou regiões) em resposta à estrutura da vegetação, fatores climáticos e geográficos. Assim, o entendimento desse processo e dos fatores controladores é fundamental para a compreensão do funcionamento de ecossistemas não só localmente, mas também em largas escalas espaciais (Boyero et al. 2011b).

Diante disso, a minha dissertação teve como objetivo avaliar a variabilidade da decomposição foliar entre riachos naturais florestados e não florestados em um experimento hierárquico abrangendo três escalas espaciais: microbacias, riachos e trechos de riacho. Nossas hipóteses foram: (1) a cobertura ripária influencia a decomposição de detritos e as comunidades associadas e (2) a variabilidade dos coeficientes de decomposição e das comunidades associadas aumenta com a escala espacial. Os resultados indicaram que cobertura ripária foi determinante para a decomposição foliar, mas não para as comunidades associadas. Verificamos que a variabilidade na decomposição diminui com o aumento da

escala espacial. Esse fato foi suportado pela maior variabilidade na decomposição entre trechos de riacho e entre litter bags (menor unidade amostral) e a menor variabilidade na escala de microbacia e riacho. Com isso, nós concluimos que os fatores controladores da decomposição dentro de uma região climática e geológica similar são locais e variam espacialmente. A implicação desses resultados é de que experimentos em múltiplas escalas espaciais são fundamentais para o entendimento de processos e do funcionamento de ecossistemas. Além disso, é de vital importância identificar e entender como fatores climáticos e geográficos controlam o funcionamento de ecossistemas em largas escalas espaciais.

Algumas das questões mais desafiadoras da ecologia envolvem escalas espaciais. Em ecologia de comunidades por exemplo, por muitos anos a diversidade e a composição de comunidades foram interpretadas como resultado de processos locais (e.g. competição e predação, e temperatura e nutrientes). No entanto, essa visão foi modificada com estudos que enfatizaram a importância da biogeografia e da história evolutiva em largas escalas (e.g. Ricklefs 2008, Boyero et al. 2011a, Boyero et al. 2012). Recentemente, Woodward et al. (2012) demonstraram que estudos conduzidos em escalas espaciais locais não detectaram o padrão ecossistêmico observado por eles em escala continental. Com isso, estudos em largas escalas espaciais são fundamentais para detectar padrões em comunidades ecológicas e no funcionamento de ecossistemas (Boyero et al. 2011a) e estimulam a formulação de conceitos e teorias em diferentes áreas da ecologia (Diniz-Filho et al. 2010). Além disso, Sutherland et al. (2013) enfatizam que uma das prioridades para estudos futuros na interface entre ecologia de comunidades e ecossistemas é entender o funcionamento de comunidades ecológicas em relação a diversidade, composição e estrutura; e entender o papel da escala espacial no controle de processos ecossistêmicos.

Com isso, a continuidade do nosso estudo tem como objetivo avaliar o padrão espacial e temporal da dinâmica e da decomposição de matéria orgânica em ecossistemas ripários em um amplo gradiente latitudinal. Nossas hipóteses são: (i) a dinâmica de matéria orgânica é mais sazonal em ambientes com estação seca definida do que em locais com chuvas distribuídas ao longo do ano, devido à queda foliar ser uma estratégia para reduzir as perdas de água pela transpiração durante os períodos mais secos do ano (França et al. 2009); (ii) a decomposição é negativamente relacionada com a temperatura, ocasionando decomposição mais rápida nas maiores latitudes e altitudes devido ao aumento da diversidade de fragmentadores e outros consumidores com a latitude e altitude (Yule et al. 2009, Boyero et al. 2012, Lujan et al. 2013); (iii) a taxa de decomposição é mais variável em ambientes com estação seca e chuvosa definidas, devido ao acúmulo de matéria orgânica em períodos secos proporcionar maiores densidades e diversidade de consumidores e biomassa de microrganismos, enquanto o aumento do fluxo de água em períodos chuvosos ocasiona o transporte dos detritos acumulados (França et al. 2009) e das comunidades de consumidores e decompositores associadas.

Metodologia

Os dados que serão utilizados são provenientes do Programa Aquaripária da linha temática de funcionamento de zonas ripárias. Esse programa tem como objetivo suprir a carência de informações de processos ecológicos em zonas ripárias de diferentes biomas e regimes climáticos. A base de dados desse projeto está disponível e foi obtida de onze locais distribuídos em um gradiente latitudinal climático em três biomas brasileiros: Mata Atlântica, Cerrado e Amazônia. Os ambientes amostrados estão situados nas cidades de Erechim-RS,

Florianópolis-SC, Palotina-PR, Montes Claros-MG, Brasília-DF, Salvador-BA, Palmas-TO, Manaus-AM e Boa Vista-RR (Figura 1).

Em cada local foi selecionado um riacho de 1^a – 3^a ordem, <5 m de largura, <50 cm de profundidade, com vegetação ripária arbórea e com pouco impacto humano na área de drenagem. Apenas em Brasília-DF foram selecionados três riachos. O experimento consistiu na instalação de coletores terrestres, verticais e laterais para avaliar a dinâmica de matéria orgânica alóctone; coleta do estoque bêntico para avaliar a quantidade de detritos que ficam retidos no leito dos riachos; e incubação de detritos foliares em litter bags para determinação da decomposição. Para isso, foram definidos cinco pontos em um trecho de riacho de 100 m. Em cada ponto de coleta foram montados coletores terrestres que consistiram em uma rede suspensa (1m²) do solo em baixo da vegetação ripária em cada margem; coletores verticais formados por três linhas com seis baldes (\pm 26 cm de diâmetro) cada e suspensos a 2 m do leito do riacho; e coletores laterais que foram redes laterais ao riacho sob o solo (0,1 m²). O estoque bêntico foi obtido com amostrador do tipo Surber em cada ponto de coleta. As coletas foram mensais e durante o período de 12 (na maioria dos locais), 24 ou 36 meses. A entrada de detritos via terrestre, lateral e vertical foi quantificada e categorizada (galhos, detritos foliares e material reprodutivo) para estimativa da dinâmica mensal do sistema.

Parte da matéria orgânica acumulada (detritos foliares) nos coletores verticais era incubada no riacho em litter bags (3 litter bags por ponto) e recolhida após 30 dias para avaliar a decomposição dos detritos (perda de massa), a biomassa de microrganismos e de fungos aquáticos e, invertebrados associados. A biomassa de microrganismos nos detritos foi quantificada pela análise de ATP (Abelho 2005) e a biomassa dos fungos aquáticos pela análise de ergosterol (Gessner 2005). Os invertebrados que colonizaram os detritos foram identificados até o nível taxonômico de gênero ou família com chaves taxonômicas específicas. Foram mensurados *in situ* a temperatura da água (°C), condutividade elétrica (μ S

cm⁻¹), pH, oxigênio dissolvido (mg l⁻¹) e correnteza do riacho (m s⁻¹). Além disso, em laboratório foram quantificadas as concentrações de nitrogênio (mg l⁻¹) e fósforo (mg l⁻¹) na água.

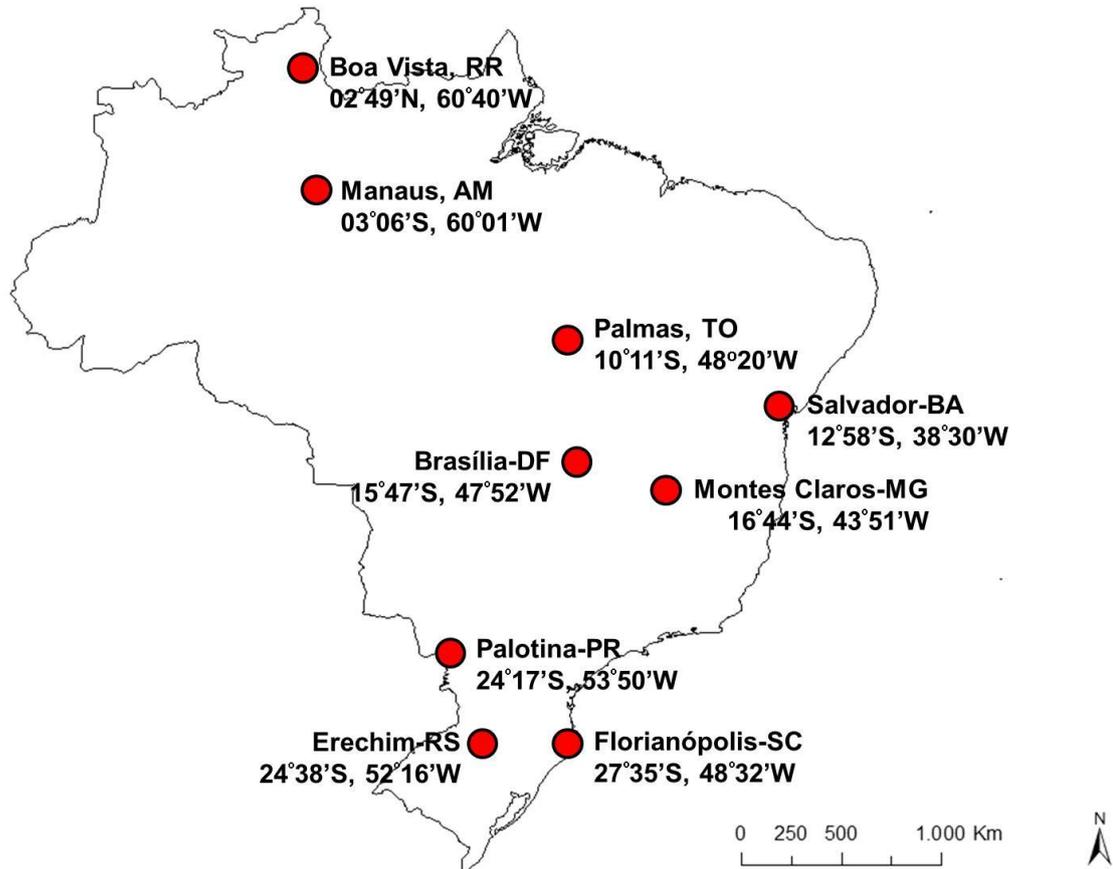


Figura 1. Localização dos pontos amostrais (latitude e longitude) em escala continental.

Cronograma

Atividades	Anos/Semestres							
	2013	2014		2015		2016		2017
	2	1	2	1	2	1	2	1
Revisão de literatura	X	X	X	X	X			
Processamento dos dados	X	X	X	X				
Organização do banco de dados		X	X	X	X			
Doutorado sanduíche*			X	X				
Análise dos dados				X	X	X		
Redação dos artigos da tese						X	X	X
Defesa da tese								X

* Estamos planejando a colaboração de trabalho com a pesquisadora Dra. Luz Boyero (Universidade do País Basco, Espanha).

Referências

- Abelho, M. 2005. Extraction and quantification of ATP as a measure of microbial biomass. Pages 223–229 in M. A. S. Graça, F. Bärlocher, and M. O. Gessner, editors. *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer, Dordrecht.
- Baldy, V., V. Gobert, F. Guerold, E. Chauvet, D. Lambrigt, and J. Y. Charcosset. 2007. Leaf litter breakdown budgets in streams of various trophic status: effects of dissolved inorganic nutrients on microorganisms and invertebrates. *Freshwater Biology* **52**:1322-1335.
- Boyero, L., R. G. Pearson, D. Dudgeon, V. Ferreira, M. A. S. Graça, M. O. Gessner, A. J. Boulton, E. Chauvet, C. M. Yule, R. Albariño, A. Ramirez, J. E. Helson, M. Callisto, M. Arunachalam, J. Chará, R. Figueroa, J. M. Mathooko, J. F. J. Goncalves, M. S. Moretti, A. Chará-Serna, J. N. Davies, A. C. Encalada, S. Lamothe, L. M. Buria, J. Castela, A. Cornejo, A. O. Y. Li, C. M'Erimba, V. D. Villanueva, M. C. Zúñiga, C. M. Swan, and L. A. Barmuta. 2012. Global patterns of stream detritivore distribution:

- implications for biodiversity loss in changing climates. *Global Ecology and Biogeography* **21**:134-141.
- Boyero, L., R. G. Pearson, D. Dudgeon, M. A. S. Graça, M. O. Gessner, R. Albariño, V. Ferreira, C. M. Yule, A. J. Boulton, M. Arunachalam, M. Callisto, E. Chauvet, A. Ramírez, J. Chará, M. S. Moretti, J. F. J. Gonçalves, J. E. Helson, A. Chará-Serna, A. C. Encalada, J. N. Davies, S. Lamothe, A. Cornejo, A. O. Y. Li, L. M. Buria, V. D. Villanueva, M. C. Zúñiga, and C. M. Pringle. 2011a. Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. *Ecology* **92**:1839-1848.
- Boyero, L., R. G. Pearson, M. O. Gessner, L. A. Barmuta, V. Ferreira, M. A. S. Graça, D. Dudgeon, A. J. Boulton, M. Callisto, E. Chauvet, J. E. Helson, A. Bruder, R. J. Albariño, C. M. Yule, M. Arunachalam, J. N. Davies, R. Figueroa, A. S. Flecker, A. Ramírez, R. G. Death, T. Iwata, J. M. Mathooko, C. Mathuriau, J. F. J. Goncalves, M. S. Moretti, T. Jinggut, S. Lamothe, C. M'Erumba, L. Ratnarajah, M. H. Schindler, J. Castela, L. M. Buria, A. Cornejo, V. D. Villanueva, and D. C. West. 2011b. A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecol Lett* **14**:289-294.
- Currie, W. S., M. E. Harmon, I. C. Burke, S. C. Hart, W. J. Parton, and W. Silver. 2010. Cross-biome transplants of plant litter show decomposition models extend to a broader climatic range but lose predictability at the decadal time scale. *Global Change Biology* **16**:1744-1761.
- Diniz-Filho, J. A. F., P. De Marco Jr, and B. A. Hawkins. 2010. Defying the curse of ignorance: perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. *Insect Conservation and Diversity* **3**:172-179.
- França, J. S., R. S. Gregório, J. P. D'Arc, J. F. J. Goncalves, F. A. Ferreira, and M. Callisto. 2009. Composition and dynamics of allochthonous organic matter inputs and benthic stock in a Brazilian stream. *Marine and Freshwater Research* **60**:990-998.
- Gessner, M. O. 2005. Ergosterol as a measure of fungal biomass. Pages 189-195 *in* M. A. S. Graça, F. Bärlocher, and M. O. Gessner, editors. *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer, Dordrecht.
- Gessner, M. O., C. M. Swan, C. K. Dang, B. G. McKie, R. D. Bardgett, D. H. Wall, and S. Hattenschwiler. 2010. Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution* **25**:372-380.
- Gonçalves, J. F. J., and M. Callisto. 2013. Organic-matter dynamics in the riparian zone of a tropical headwater stream in Southern Brasil. *Aquatic Botany* **109**:8-13.
- Goncalves, J. F. J., J. S. França, and M. Callisto. 2006. Dynamics of Allochthonous Organic Matter in a Tropical Brazilian Headstream. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **49**:967-973.
- Gonçalves, J. F. J., M. A. S. Graça, and M. Callisto. 2006. Leaf-litter breakdown in 3 streams in temperate, Mediterranean, and tropical Cerrado climates. *Journal of the North American Benthological Society* **25**:344-355.
- Hill, W. R., M. Ryon, and E. M. Schilling. 1995. Light limitation in a stream ecosystem: responses by primary producers and consumers. *Ecology* **76**:1297-1309.
- Hladysz, S., S. D. Tiegs, M. O. Gessner, P. S. Giller, G. Rîsnoveanu, E. Preda, M. Nistorescu, M. Schindler, and G. Woodward. 2010. Leaf litter breakdown in pasture and deciduos

- woodland streams - comparison among three European regions. *Freshwater Biology* **55**:1916-1929.
- Irons III, J. G., M. W. Oswood, R. J. Stout, and C. M. Pringle. 1994. Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? *Freshwater Biology* **32**:401-411.
- Lujan, N. K., K. A. Roach, D. Jacobsen, K. O. Winemiller, V. M. Vargas, V. R. Ching, and J. A. Maestre. 2013. Aquatic community structure across an Andes-to-Amazon fluvial gradient. *Journal of Biogeography*:n/a-n/a.
- Minshall, G. W., R. C. Petersen, K. W. Cummins, T. L. Bott, J. R. Sedell, C. E. Cushing, and R. L. Vannote. 1983. Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. *Ecological Monographs* **53**:1-25.
- Nin, C. S., E. L. Ruppenthal, and G. G. Rodrigues. 2009. Produção de folhíço e fauna associada de macroinvertebrados aquáticos em curso d'água de cabeceira em Floresta Ombrófila do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Scientiarum* **31**:263-271.
- Parton, W., W. L. Silver, I. C. Burke, L. Grassens, M. E. Harmon, W. S. Currie, J. Y. King, E. C. Adair, L. A. Brandt, S. C. Hart, and B. Fasth. 2007. Global-Scale Similarities in Nitrogen Release Patterns During Long-Term Decomposition. *Science* **315**:361-364.
- Reid, D. J., P. S. Lake, G. P. Quinn, and P. Reich. 2008. Association of reduced riparian vegetation cover in agricultural landscapes with coarse detritus dynamics in lowland streams. *Marine and Freshwater Research* **59**:998-1014.
- Ricklefs, R. E. 2008. Disintegration of the ecological community. *American Naturalist* **172**:741-750.
- Royer, T. V., and G. W. Minshall. 2003. Control on Leaf processing in streams from spacial-scaling and hierarchical perspectives. *Journal of the North American Benthological Society* **22**:352-358.
- Sutherland, W. J., R. P. Freckleton, H. C. J. Godfray, S. R. Beissinger, T. Benton, D. D. Cameron, Y. Carmel, D. A. Coomes, T. Coulson, M. C. Emmerson, R. S. Hails, G. C. Hays, D. J. Hodgson, M. J. Hutchings, D. Johnson, J. P. G. Jones, M. J. Keeling, H. Kokko, W. E. Kunin, X. Lambin, O. T. Lewis, Y. Malhi, N. Mieszkowska, E. J. Milner-Gulland, K. Norris, A. B. Phillimore, D. W. Purves, J. M. Reid, D. C. Reuman, K. Thompson, J. M. J. Travis, L. A. Turnbull, D. A. Wardle, T. Wiegand, and D. Gibson. 2013. Identification of 100 fundamental ecological questions. *Journal of Ecology* **101**:58-67.
- Tuomi, M., T. Thum, H. Järvinen, S. Fronzek, B. Berg, M. Harmon, J. A. Trofymow, S. Sevanto, and J. Liski. 2009. Leaf litter decomposition—Estimates of global variability based on Yasso07 model. *Ecological Modelling* **220**:3362-3371.
- Wall, D. H., M. A. Bradford, M. G. S. John, J. A. Trofymow, V. Behan-Pelletier, D. E. Bignell, J. M. Dangerfield, W. J. Parton, J. Rusek, W. Voigt, V. Wolters, H. Z. Gardel, F. O. Ayuke, R. Bashford, O. I. Beljakova, P. J. Bohlen, A. Brauman, S. Flemming, J. R. Henschel, D. L. Johnson, T. H. Jones, M. Kovarova, J. M. Kranabetter, L. E. S. Kutny, K.-C. Lin, M. Maryati, D. Masse, A. Pokarzhevskii, H. Rahman, M. G. Sabar, J.-A. Salamon, M. J. Swift, A. Varela, H. L. Vasconcelos, D. O. N. White, and X. Zou. 2008. Global decomposition experiment shows soil animal impacts on decomposition are climate-dependent. *Global Change Biology* **14**:1-17.

- Wallace, J. B. 1997. Multiple Trophic Levels of a Forest Stream Linked to Terrestrial Litter Inputs. *Science* **277**:102-104.
- Wantzen, K. M., C. M. Yule, J. M. Mathooko, and C. M. Pringle. 2008. Organic matter processing in tropical streams. Pages 43-64 *in* D. Dudgeon, editor. *Tropical Stream Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Webster, J. R., and J. L. Meyer. 1997. Organic matter budgets for streams: a synthesis. *Journal of the North American Benthological Society* **16**:141-161.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scale in Ecology. *Functional Ecology* **3**:385-397.
- Woodward, G., M. O. Gessner, P. S. Giller, V. Gulis, S. Hladyz, A. Lecerf, B. Malmqvist, B. G. McKie, S. D. Tiegs, H. Cariss, M. Dobson, A. Eloegi, V. Ferreira, M. A. Graca, T. Fleituch, J. O. Lacoursiere, M. Nistorescu, J. Pozo, G. Risnoveanu, M. Schindler, A. Vadineanu, L. B. Vought, and E. Chauvet. 2012. Continental-scale effects of nutrient pollution on stream ecosystem functioning. *Science* **336**:1438-1440.
- Yule, C. M., M. Y. Leong, K. C. Liew, L. Ratnarajah, K. Schmidt, H. M. Wong, R. G. Pearson, and L. Boyero. 2009. Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. *Journal of the North American Benthological Society* **28**:404-441.