

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

DHB - DEPTO. DE HIDROBIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

Influência da composição química foliar
na colonização por larvas de
Chironomidae (Diptera) durante a
decomposição em riachos

Luciene Ap. Leite Rossi

Orientadora: Prof. Dra. Susana Trivinho Strixino

Co-orientadora: Prof. Dra. Marcela Bianchessi da Cunha Santino

São Carlos - SP
2016

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

DHB - DEPTO. DE HIDROBIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

Influência da composição química foliar na colonização por larvas de Chironomidae (Diptera) durante a decomposição em riachos

Luciene Aparecida Leite Rossi

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para a obtenção do título de doutor em ciências, área de concentração em Ecologia e Recursos Naturais.

São Carlos - SP
2016

Ficha catalográfica elaborada pelo DePT da Biblioteca Comunitária UFSCar
Processamento Técnico
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

R831i Rossi, Luciene Aparecida Leite
Influência da composição química foliar na
colonização por larvas de Chironomidae (Diptera)
durante a decomposição em riachos / Luciene Aparecida
Leite Rossi. -- São Carlos : UFSCar, 2016.
179 p.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São
Carlos, 2016.

1. Endotribelos. 2. Stenochironomus. 3.
Fragmentação foliar. 4. Vegetação ripária. 5. Plantas
invasoras. I. Título.



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Tese de Doutorado da candidata Luciene Aparecida Leite Rossi, realizada em 04/03/2016:

Prof. Dra. Susana Trivinho Strixino
UFSCar

Prof. Dra. Odete Rocha
UFSCar

Prof. Dr. Irineu Bianchini Junior
UFSCar

Prof. Dr. Juliano José Corbi
EESC/USP

Prof. Dr. Welber Senteio Smith
UNISO

Dedico esta tese aos meus queridos pais (Marineia e Antonio) e aos amores da minha vida (Giuliano e Tomas)

Agradecimentos

Minha gratidão à Prof. Dra. Susana Trivinho Strixino, minha orientadora, que tive a oportunidade e alegria de conhecer desde as aulas de Invertebrados da graduação (há 9 anos atrás). Desde essa época pude descobrir a grande profissional, a pessoa dedicada e mãezona que é, justificando a admiração e respeito de muitos de seus colegas e alunos. Suas experiências de vida e profissional foram determinantes na construção desta tese. A sua disponibilidade irrestrita, seu caráter solícito, suas críticas e sua maneira inteligente de arguir as ideias ajudaram muito para alcançar meus objetivos. Agradeço também os momentos de descontração, os cafezinhos e as histórias divertidamente compartilhadas no nosso dia-a-dia.

Agradeço aos professores Dra. Marcela Bianchessi da Cunha Santino, Dr. Irineu Bianchini Jr e Dra. Alaíde Fonseca Gessner. À Prof. Marcela, minha co-orientadora, e Prof. Irineu por todo o suporte oferecido na elaboração da tese, principalmente no que diz respeito às análises químicas, à modelagem matemática e decomposição dos detritos. A ajuda de vocês facilitou bastante o entendimento dos resultados e a elaboração deste trabalho. Ao Prof. Irineu e Prof. Alaíde, meu muito obrigado pelas sugestões e comentários feitos na ocasião da qualificação. A ajuda de vocês foi crucial para conseguir a publicação numa revista de excelência na área. Prof. Alaíde, obrigada pela companhia durante todos estes anos, minha admiração por você cresce a cada dia de convivência. À Dra. Angela Fushita, obrigada pela confecção dos mapas de localização dos riachos.

Meu muito obrigado aos amigos que fazem parte, ou que um dia fizeram, do Laboratório de Ecologia de Insetos aquáticos. Gustavo e Victor pela ajuda na elaboração do delineamento experimental; Rogerio e Daniel pela ajuda na seleção dos pontos de coleta; Marília, Letícia, Marcos e Hugo pela ajuda na montagem do experimento, nas coletas e intermináveis triagens das larvas; à Nathalie pela ajuda no processamento dos detritos; ao Hugo, Erika e Victor pela ajuda na elaboração dos manuscritos; agradeço também à Melissa, Marcia, Gabriel, Roberta, Julia, enfim, a todos os amigos que comigo conviveram, que sem dúvida contribuíram com o meu desenvolvimento pessoal e profissional e fizeram meus dias de trabalho sempre muito agradáveis. À minha amiga Bruna, obrigada pela sua sincera amizade e por não desistir de mim.

Aos homens da minha vida, Giuliano e Tomas (nascido durante a elaboração da tese), pelo amor, encorajamento e compreensão, que tanto me ajudaram nesta caminhada. Posso me considerar uma mulher de sorte, pois tive a felicidade de encontrar o companheiro perfeito tão cedo e de tê-lo ao meu lado nesta fase de grande desenvolvimento pessoal. Após aceitar o desafio de encarar o doutorado direto, o Tomas chegou e deu logo um novo e mais amplo sentido às nossas vidas. Filho, delícia do meu mundo, espero que um dia você possa entender o quanto foi difícil passar alguns dias longe de casa por conta dos trabalhos da tese.

À minha família que sempre estiveram presentes em todos os momentos. Aos meus pais meu muito obrigado, pelo carinho, dedicação e esforço para que eu e meus irmãos nos tornássemos pessoas de bem. Mãe, obrigada pela paz e segurança que sempre me transmitiu e por toda a ajuda que me dá para cuidar do nosso bem mais precioso. Pai, amo seu jeito carinhoso e brincalhão, obrigada por ser este exemplo de homem honesto, íntegro e trabalhador. Meus irmãos Rafael e Paulo, obrigada pelo carinho, pela companhia e pelo esforço para que possamos sempre reunir nossa família, que é a coisa mais importante das nossas vidas. Às minhas cunhadas Marina e Michelle pela amizade que desenvolvemos nos últimos anos. Não poderia deixar de agradecer ao Rafa e à Marina, pela paciência e hospedagem que me forneceram em São Carlos que foi crucial para o desenvolvimento do trabalho. À minha afilhada, Letícia, que está se tornando uma pessoa de bem, educada e determinada.

À extensão da minha família, a família do meu esposo, pela convivência agradável e pelo apoio que tenho recebido desde a minha graduação. Aos meus sogros Cida e Gilmar pelos conselhos, amizade e pela grande ajuda ao cuidar do Tomas enquanto eu estive trabalhando. Às minhas cunhadas Danuza e Pamela pelo carinho e a amizade de tantos anos. Vocês duas são inspirações na minha vida, cada uma à sua maneira: Dan, sua dedicação ao trabalho, à sua família, seu caráter e inteligência fazem de você uma pessoa mais do que especial e Pam, além de ser uma grande profissional, a sua inclusão do amor e compreensão para avaliar as mais diversas situações me faz querer ser como você. Ao contrário do que você possa pensar, a sua persistência em ficarmos sempre todos juntos só aumenta a minha admiração por você. Agradeço à Ana Clara, minha tão amada sobrinha, por trazer alegria para as nossas vidas com seu sorrisinho lindo e seu jeito doce de ser. Agradeço aos meus cunhados Heber e Juliano pela amizade, pelas conversas e brincadeiras que sempre me fazem bem.

Agradeço à FAPESP pelo suporte financeiro (Processo nº 2012/13642-8).

Sumário

Lista de siglas e abreviações.....	1
Resumo.....	2
Abstract.....	3
Introdução Geral.....	4
Caracterização dos locais de estudo.....	9
Descrição das espécies vegetais selecionadas.....	14
Referências.....	18
Capítulo I.....	27
Resumo.....	28
Introdução.....	29
Material e Métodos.....	31
Resultados.....	34
Discussão.....	41
Referências.....	43
Capítulo II.....	48
Resumo.....	49
Introdução.....	50
Material e Métodos.....	52
Resultados.....	54
Discussão.....	65
Referências.....	70
Capítulo III.....	77
Resumo.....	78
Introdução.....	79
Material e Métodos.....	81
Resultados.....	84
Discussão.....	92
Referências.....	96
Capítulo IV.....	101
Resumo.....	102
Introdução.....	103
Material e Métodos.....	104
Resultados.....	107
Discussão.....	109
Referências.....	111
Conclusão Geral.....	116
Anexos.....	118

Lista de siglas e abreviações

ANOVA – Análise de Variância

ANCOVA – Análise de Covariância

ARM – Análise de Regressão Múltipla

COL – Coletores

CTCV – Contribuição por Táxon no Consumo de tecidos Vegetais

FRA - Fragmentadores

GL – Graus de Liberdade

GLM – *General Linear Model*

HC – *Hedychium coronarium*

k – coeficiente de perda de massa

LSD – *Least Significant Difference*

MANOVA – Análise de Variância Multifatorial

MF – Malha Fina

MG – Malha Grossa

MO – *Magnolia ovata*

MOLC – Matéria Orgânica Livre de Cinzas

MOPF – Matéria Orgânica Particulada Fina

MOPL – Matéria Orgânica Particulada Lável

MOPR – Matéria Orgânica Particulada Refratária

MOP – Matéria Orgânica Particulada

MPF – Matéria Particulada Fina

n° indiv./g MOLC – número de indivíduos por grama de MOLC

PA – *Pteridium arachnoideum*

PRE – Predadores

RAS – Raspadores

Resumo

Buscando esclarecimentos sobre a influência da composição química foliar na colonização por larvas de Chironomidae (Diptera) e seu papel na decomposição foram realizados experimentos aqui apresentados em 4 capítulos: i) Composição química de detritos foliares de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata* durante a decomposição em um córrego de baixa ordem; ii) Influência da composição química foliar na colonização de detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata* por larvas de Chironomidae (Diptera); iii) Hábitos alimentares das larvas de Chironomidae (Diptera) e sua contribuição para o consumo de tecidos vegetais durante a decomposição de detritos em riachos de baixa ordem; iv) Influência das larvas de Chironomidae (Diptera) na cinética da decomposição aeróbia de detritos foliares de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata*. Os experimentos foram realizados em riachos tropicais de baixa ordem e consistiram na incubação de frascos de polietileno com pequenos furos contendo folhas desidratadas das três espécies vegetais, sendo retirados parceladamente ao longo de 85 dias. De maneira geral, os resultados indicaram que: i) as plantas invasoras apresentaram maior teor de materiais refratários e alelopáticos do que a nativa; ii) as diferenças na composição química dos detritos influenciaram na colonização pelas larvas de Chironomidae; iii) os hábitos alimentares de quironomídeos diferiram entre as espécies vegetais e variaram com o tempo de incubação dos detritos, quantidade de massa remanescente e matéria orgânica aderida; iv) as larvas de Chironomidae, em especial os fragmentadores, que colonizam os detritos foliares podem influenciar na perda de massa.

Palavras chave: Endotribelos, *Stenochironomus*, fragmentação foliar, vegetação ripária, plantas invasoras.

Abstract

With the purpose of elucidating some aspects concerning the influence of leaf chemical composition on Chironomidae (Diptera) larvae colonization and their role in decomposition, field experiments were carried out here presented in four chapters: i) Chemical and elemental composition of leaf litter of *Hedychium coronarium*, *Pteridium arachnoideum* and *Magnolia ovata* during decomposition in a low-order stream; ii) Influence of leaf chemical composition in the colonization of *Hedychium coronarium*, *Pteridium arachnoideum* and *Magnolia ovata* leaf litters by Chironomidae (Diptera) larvae; iii) Feeding habits of the Chironomidae (Diptera) larvae and their contribution to the consumption of plant tissues during decomposition in low order streams; iv) Influence of Chironomidae (Diptera) larvae in the kinetics of aerobic decomposition of *Hedychium coronarium*, *Pteridium arachnoideum* and *Magnolia ovata* leaf litters. The experiments were performed in low order streams in São Carlos-SP and consisted on incubation of polyethylene bottles with small holes containing dried leaves of the three plant species, being removed from time to time over 85 days. Overall, the results indicated that: i) the invader leaf litter showed major quantities of refractory and allelopathic materials than native one; ii) differences in the leaf litter chemical composition influenced the Chironomidae larvae colonization; iii) the chironomids feeding habits differed among plant species and vary with the time of incubation of the leaf litter, amount of remaining mass and adhered organic matter; iv) Chironomidae larvae, mainly shredders, that colonize leaf litters can influence mass loss.

Keywords: *Endotribelos*, *Stenochironomus*, leaf fragmentation, riparian vegetation, alien plants.

Introdução geral

Diversas são as terminologias utilizadas nos estudos de invasão biológica para as plantas que crescem e se reproduzem rapidamente na comunidade. Se uma espécie evoluiu em um ambiente ou lá reside há muito tempo sem interferência humana é chamada de “espécie nativa”; aquela que está em ambiente diferente de seu local de origem, por ação do homem é denominada “espécie exótica”, que pode ser chamada de “exótica casual” quando está fora de seu ambiente de origem e sem a capacidade de formar população persistente, ou “exótica naturalizada” quando está fora de seu ambiente de origem, é capaz de formar população persistente e de conviver com a comunidade nativa sem invadir o ecossistema natural ou antrópico; quando há uma espécie (exótica ou não) indesejável no local, por razões geralmente econômicas, denomina-se “praga”; espécie “invasora” é uma espécie exótica em ecossistema natural ou antrópico, que desenvolve altas taxas de crescimento, reprodução e dispersão. Por fim, a espécie nativa que se comporta como invasora devido a desequilíbrio ambiental denomina-se “superdominante” (Richardson et al., 2000; Pysek, 1995).

Espécies invasoras representam uma ameaça para a biodiversidade e funções de ecossistemas em todo o globo terrestre (Franklin et al., 2006; Martin & Van Klinken, 2006; Wilcove et al., 1998; Hladysz et al., 2011). Podem ser espécies vegetais que adquirem vantagem competitiva em consequência do desaparecimento de barreiras naturais à sua proliferação, permitindo rápida dispersão e conquista de novas áreas, nas quais se tornam dominantes (Valery et al. 2008). Os problemas ocasionados por estas plantas são normalmente gerados por fatores antrópicos que envolvem combinação de movimento de espécies e mudanças nas condições ambientais, incluindo regimes de distúrbios em escalas locais, regionais e globais que proporcionam oportunidades de estabelecimento das invasoras (IUCN, 1999; Mooney & Hobbs, 2000).

A homogeneização da flora mundial é uma das consequências geradas pela grande capacidade de expansão e degradação das espécies invasoras (Lugo, 1988). Além disso, a invasão biológica altera processos ecológicos, tais como, ciclagem de nutrientes, taxas de decomposição, cadeias tróficas, processos evolutivos, polinização, estrutura, valor estético de paisagem (Ziller, 2000) e ao ocorrer a substituição da vegetação ripária ou invasão de corpos d’água por essas plantas, o sistema aquático possivelmente fica comprometido. Recentemente, muita atenção tem sido despendida

para avaliar o impacto de espécies exóticas, direto ou indireto, positivo ou negativo, em diferentes grupos de espécies em habitats terrestres (Stiers et al., 2011). Os trabalhos incluem também interações com plantas nativas (Hedja & Pysek, 2006; Gooden et al., 2009; Cushman & Gaffney, 2010), macroinvertebrados (Herrera & Dudley, 2003; Gerber et al., 2008) e polinizadores (Groot et al., 2007; Vanparys et al., 2008).

O impacto de plantas invasoras nos ecossistemas aquáticos tem recebido menor atenção. No entanto, os sistemas de água doce são particularmente vulneráveis aos efeitos das espécies exóticas (Shea & Chesson, 2002) e proporcionam bons estudos desses sistemas porque usualmente tem número de espécies mais limitado, comparado com habitats terrestres (Stiers et al., 2011). Plantas invasoras na mata ripária são particularmente perturbadoras e seus efeitos danosos estão se tornando cada vez mais evidente em todo o mundo (Hladyz et al., 2011). A própria dinâmica dos ecossistemas ribeirinhos, sujeitos a alterações no fluxo da água, desestabiliza a região ciliar e favorece o estabelecimento de novas espécies (Planty-Tavacchi et al., 1996). O fluxo de água que segue o percurso da cabeceira à foz também favorece a dispersão natural de sementes e rizomas (Menéndez, 2013). Além disso, distúrbios antropogênicos, frequentes na zona ripária, podem favorecer a germinação das espécies invasoras (Beerling et al., 1994). Esta zona apresenta funções de grande importância para o ambiente: (1) evita a erosão de bancos de sedimentos e conseqüentemente o assoreamento do córrego; (2) mantém a morfologia do canal pela heterogeneidade introduzida pelas próprias plantas das margens ou pelos troncos que mudam a direção da corrente de água; (3) altera a morfologia do canal hidráulico, também pela presença de obstáculos como troncos caídos, mudando a velocidade da água e o seu tempo de residência; (4) influencia na qualidade da água ao agir como filtro, reduzindo a entrada de nutrientes e agrotóxicos, estocando-os ou liberando-os através da decomposição ou transpiração dos componentes; (5) controla o microclima dos córregos via sombreamento e evapotranspiração; (6) atua como corredores ecológicos, (7) disponibiliza habitat, refúgio e alimento para a fauna, (8) mantém o suprimento de matéria orgânica no corpo d'água, entre outros (Naiman & Décamps, 1997; Tabacchi et al., 2000; Francis, 2006; Richardson et al., 2007). Em córregos de baixa ordem, a matéria alóctone é a fonte de energia mais importante para a comunidade que habita o lugar (Trevisan & Hepp, 2007) dado que a produção primária é limitada pelo sombreamento da própria vegetação (Abelho, 2001; Gonçalves et al., 2006; Graça & Canhoto, 2006). Em muitos casos, as folhas constituem a fração mais abundante de

matéria orgânica particulada alóctone (e.g., Gonçalves et al., 2006) e podem ser utilizadas como fonte de alimento, abrigo ou locais de assentamento para macroinvertebrados aquáticos (Ramseyer & Marchese, 2009; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012).

Os quironomídeos, também conhecidos como “*non biting midge*” (mosquitos não picadores), são os insetos que constituem a família Chironomidae. Esta família reúne 11 subfamílias, com 355 gêneros (Ashe et al., 1987) e mais de 5.000 espécies conhecidas (Zhi-Yu et al., 2011), das quais mais de 4.000 possuem larvas vivendo na água doce (Ferrington, 2008). Segundo Coffman (1995) o número de espécies estimado pode chegar a 20.000. Na região Neotropical foram relatados 109 gêneros (Ashe et al., 1987) e estimadas 1500 espécies (Fittkau & Reiss, 1979), sendo 525 espécies brasileiras (Mendes & Pinho, 2014).

A família está distribuída por todo o mundo e suas larvas utilizam grande variedade de habitats para o desenvolvimento (Frouz et al., 2003). Habitam, principalmente, os biótopos lacustres e fluviais (Trivinho-Strixino, 2011) destacando-se dos demais insetos bentônicos pelo grande número de espécies e pela representatividade numérica (Armitage et al., 1995; Angrandi, 1996; Carvalho & Uieda, 2004; Ribeiro & Uieda, 2005; Ferrington Jr., 2008). Nos rios, riachos, nascentes, lagos, lagoas, reservatórios e brejos, as larvas possuem alta facilidade e rapidez na colonização dos diferentes biótopos (Figuroa et al., 2006; Silveira et al., 2006), tais como, sedimentos (Strixino & Trivinho-Strixino, 1998; Silva et al., 1998; Anjos et al., 2011), rochas (Sanseverino et al., 1998; Trivinho-Strixino & Strixino, 1998; Leite, 2010), detritos vegetais (Roque et al., 2007; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012) e macrófitas aquáticas (Nessimian & De Lima, 1997; Dornfeld & Fonseca-Gessner, 2005; Sonoda et al., 2005; Saavedra et al., 2011), mostrando ampla faixa de condições nas quais podem viver o que reflete sua elevada capacidade adaptativa. Além disso, constituem um importante elo entre produtores e os demais níveis tróficos da cadeia alimentar (Benke, 1998).

Apesar da reconhecida importância ecológica, a família é muitas vezes negligenciada devido à grande diversidade de espécies e dificuldades na identificação (Heino, 2005; Gonçalves et al., 2007; Gonçalves et al., 2012). Dos numerosos estudos sobre a fauna de macroinvertebrados associada à decomposição de detritos, raramente foram analisadas as larvas de quironomídeos em detalhe que possibilitam dividir táxons específicos em grupos funcionais de alimentação (Grubbs et al., 1995). Estes estudos,

por exemplo, comumente incluem a maioria dos táxons de Chironomidae no grupo dos coletores (Merritt & Cummins, 1996). Por outro lado, outros trabalhos tem mostrado que uma parcela considerável dessa fauna é composta por fragmentadores em experimentos de colonização de detritos (i.e, larvas de *Endotribelos*, *Phaenopsectra*, *Stenochironomus*) (Callisto et al., 2007; Ramseyer & Marchese, 2009; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012; Saito & Fonseca-Gessner, 2014). Além disso, a atividade minadora e coletora de algumas larvas de Chironomidae podem contribuir significativamente na decomposição de detritos (Menéndez et al., 2013). No entanto, a associação desses macroinvertebrados com o processo de decomposição não está totalmente elucidada para os ambientes tropicais (Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012), pois segundo alguns pesquisadores, os fragmentadores aparecem em pequenas densidades e com tamanhos menores do que aqueles encontrados em ambientes temperados (Wantzen & Wagner, 2006; Gonçalves et al., 2007).

Neste contexto, para o desenvolvimento e elaboração desta tese foi delineado um experimento de decomposição replicado em 4 riachos de baixa ordem que possibilitou avaliar a colonização pelas larvas de Chironomidae, em especial dos fragmentadores, sob a influência da composição química foliar de uma espécie vegetal nativa (*Magnolia ovata*) e duas invasoras (*Hedychium coronarium* e *Pteridium arachnoideum*) durante a decomposição. A principal hipótese desta tese é que os detritos com maiores teores de materiais refratários e alelopáticos são menos colonizados e consumidos por larvas fragmentadoras de Chironomidae. A tese aborda quatro temas organizados em capítulos independentes. A seguir, é apresentada uma síntese dos principais assuntos tratados em cada capítulo e, no final, uma lista com as siglas e abreviações utilizadas e seus respectivos significados para facilitar o entendimento do texto. São também apresentadas as cópias dos trabalhos gerados com dados da tese (Anexos 6 e 7).

Capítulo 1. Composição química de detritos foliares de *Hedychium coronarium*, *Pteridium arachnoideum* e *Magnolia ovata* durante a decomposição em um córrego de baixa ordem.

Neste capítulo é descrita a composição química foliar de cada espécie vegetal em diferentes dias amostrais e a sua influência na perda de massa dos detritos.

Capítulo 2. Influência da composição química foliar na colonização de detritos de *Hedychium coronarium*, *Pteridium arachnoideum* e *Magnolia ovata* por larvas de Chironomidae (Diptera).

Neste capítulo é analisada a colonização faunística em seus diversos aspectos (i. e., densidade de larvas, diversidade, estrutura funcional), com ênfase na colonização pelos fragmentadores nas diferentes espécies vegetais e dias amostrais.

Capítulo 3. Hábitos alimentares das larvas de Chironomidae (Diptera) e sua contribuição para o consumo de tecidos vegetais durante a decomposição de detritos em riachos de baixa ordem.

Este capítulo refere-se à descrição dos hábitos alimentares das larvas colonizadoras dos detritos e estimativa da contribuição das fragmentadoras no consumo dos diferentes detritos vegetais.

Capítulo 4. Influência das larvas de Chironomidae (Diptera) na cinética da decomposição aeróbia de detritos foliares de *Hedychium coronarium*, *Pteridium arachnoideum* e *Magnolia ovata*.

Neste capítulo são comparadas as cinéticas da decomposição aeróbia dos diferentes detritos vegetais sob influência das larvas de Chironomidae e na sua ausência.

Caracterização dos locais de estudo

A localização dos córregos estudados está representada na figura 1.

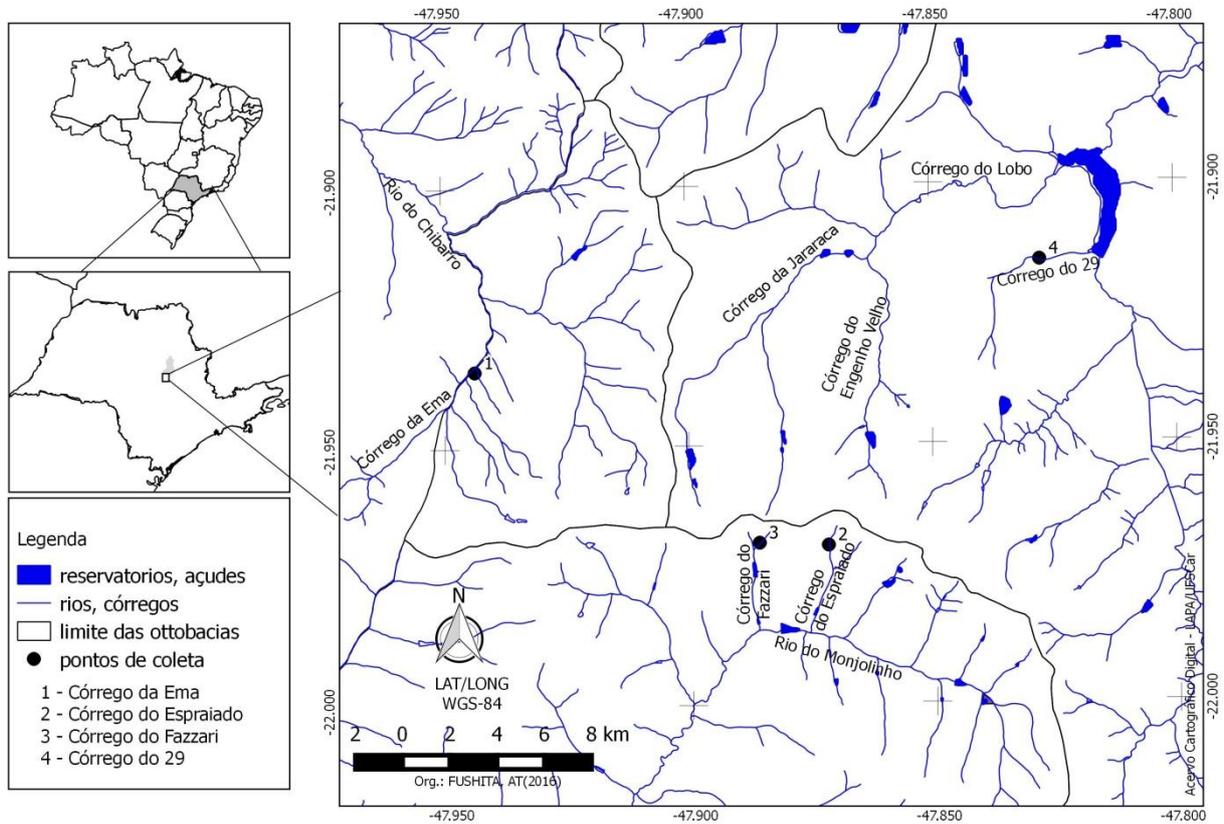


Figura 1. Mapa de localização dos quatro córregos estudados.

O Córrego da Ema

O Córrego de Ema (Figura 2- Tabela 1), São Carlos –SP, é um córrego de baixa ordem que percorre uma extensão de 0,55 km. O substrato de fundo é uma mistura de areia, argila e material da vegetação ripária. Esta, por sua vez, apresenta-se bem conservada e heterogênea, mas, segundo habitantes locais, trata-se de uma área em restauração há \pm 20 anos. Talvez, por isso, a pontuação (117/195) obtida pela avaliação física através do protocolo de Petersen (1992) (Anexo 1), tenha sido a mais baixa entre os córregos estudados.

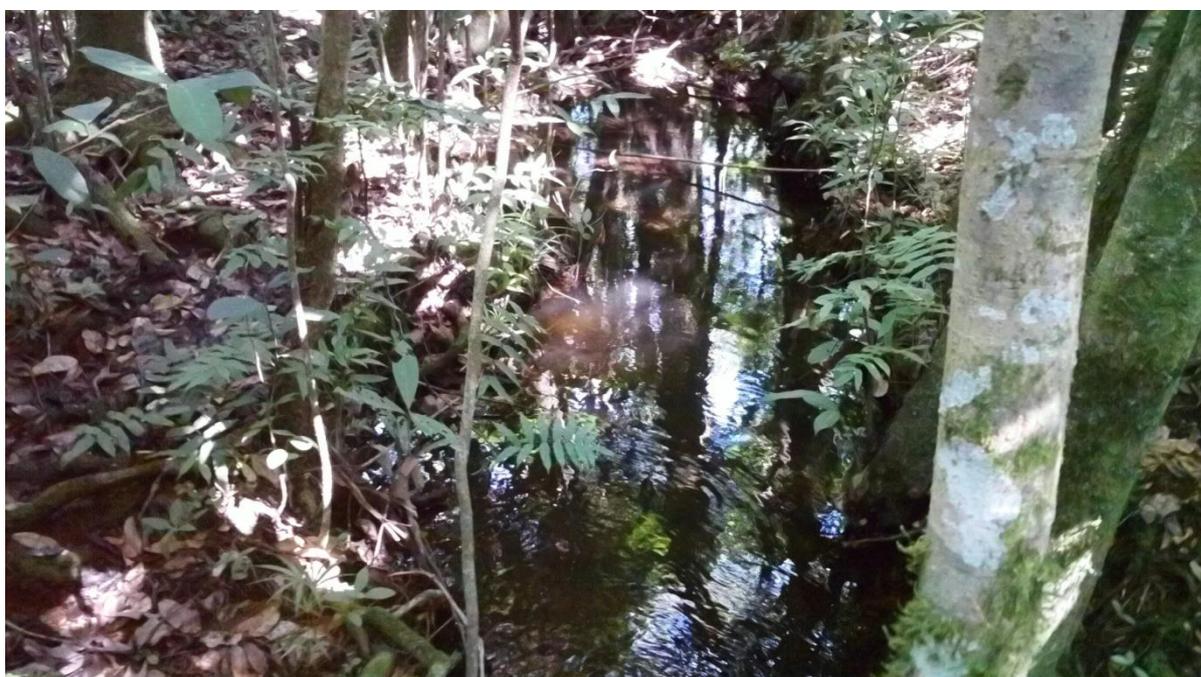


Figura 2. Córrego da Ema (21°56'07"S, 47°56'37"O).

O córrego Espraiado

O Córrego Espraiado (Figura 4 – Tabela 1), São Carlos, SP, localiza-se próximo ao *campus* da Universidade Federal de São Carlos, no limite do Parque Ecológico de São Carlos. Percorre uma extensão de cerca de 4 km e deságua no Ribeirão Monjolinho. A região próxima à foz é pouco sinuosa, relativamente estreita . O substrato de fundo é arenoso e suas águas apresentam baixa turbidez. Pelo protocolo de avaliação física (Anexo 2), o Córrego do Espraiado mostrou-se bem preservado. Ao longo do percurso a vegetação marginal é bem conservada com poucos sinais de atividade antrópica, até o local no qual ele é canalizado para abastecimento de alguns locais da cidade (Corbi & Trivinho-Strixino, 2008).



Figura 4. Córrego Espraiado (21°53'00"S, 47°52'06"O).

O Córrego do Fazzari

O Córrego do Fazzari (Figura 3 – Tabela 1), São Carlos – SP, é um córrego de 1ª ordem que possui pequenas dimensões (Siqueira & Trivinho-Strixino, 2005). A pontuação obtida pelo protocolo de avaliação física o caracteriza como um córrego bem preservado (Anexo 3). O trecho do córrego onde foram instalados os recipientes apresenta mata ripícola em bom estado de conservação; é pouco sinuoso, de baixa velocidade, substrato predominantemente arenoso, recoberto por detritos vegetais em diferentes estágios de decomposição (folhas, galhos, troncos, etc.) e água com baixa turbidez.



Figura 3. Córrego do Fazzari (21°58'08"S, 47°53'09"O).

O Córrego Vinte Nove

O Córrego Vinte Nove (Figura 5 – Tabela 1), São Carlos – SP, é também um córrego de 1ª ordem, com dimensões pequenas. O trecho no qual foi instalado o experimento possui vegetação bem conservada e o percurso do córrego é multifurcado, formando vários pequenos canais de água em meio à vegetação. O substrato de fundo é arenoso, rico em folhas e galhos provenientes da vegetação ripícola. A avaliação física pelo protocolo indica que o local é preservado (Anexo 4).

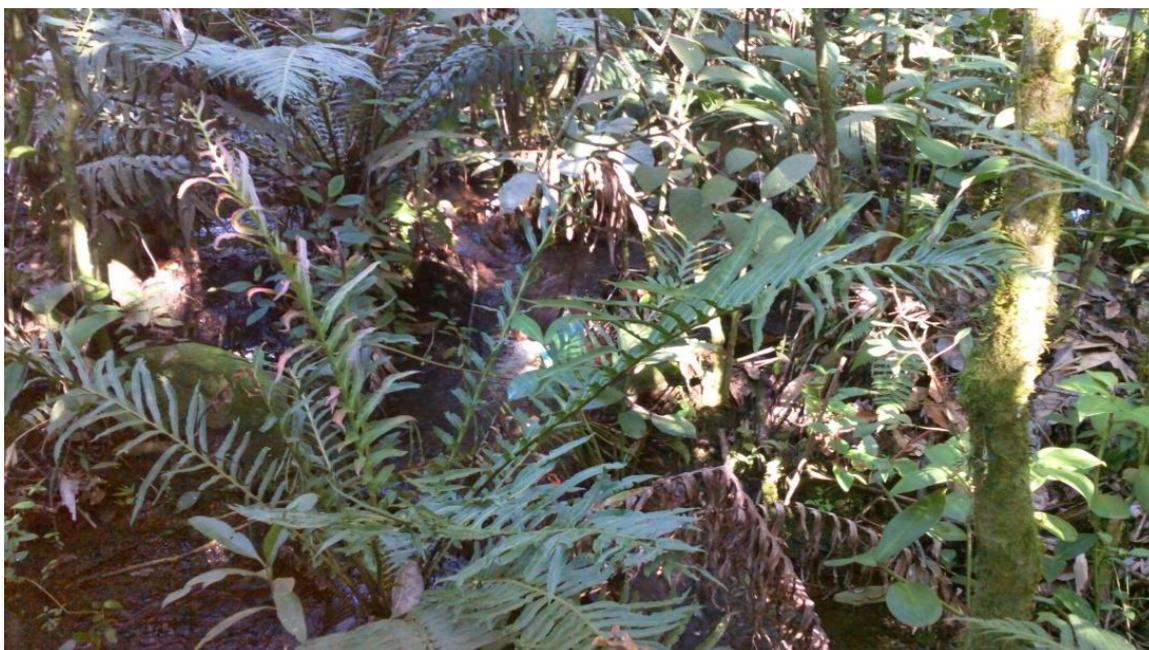


Figura 5. Córrego Vinte Nove (21°54'54"S, 47°49'39"O).

Coleta das variáveis limnológicas

As variáveis limnológicas (i.e. pH, temperatura, condutividade e oxigênio dissolvido) foram determinadas no período de seca (março – maio/2012) com auxílio da multi-sonda *Yellow Spring* nos trechos onde foram montados os experimentos em cada dia amostral. A largura e profundidade média dos trechos foram medidas com uma trena e a velocidade da água foi medida com o auxílio da trena, um cronômetro e uma lâmpada pequena. Para isso, foi colocada a trena com 3 metros na margem dos córregos, lançada a lâmpada na água e feita a contagem do tempo que a lâmpada demorou a

percorrer por este trecho. O procedimento foi repetido cinco vezes para se obter uma média e desvio padrão.

As variáveis não tiveram grande amplitude de variação ao longo do experimento, apresentando baixos valores de desvios padrões. A condutividade foi a variável que apresentou diferenças maiores entre os ambientes (Tabela 1). Por se tratar de uma das variáveis mais importantes em limnologia, o conhecimento da condutividade elétrica dos sistemas estudados podem fornecer importantes informações sobre os principais processos de um ecossistema aquático, como produção (redução dos valores) e decomposição (aumento dos valores) (Ligeiro et al., 2010).

Tabela 1. Coordenadas geográficas, bacias hidrográficas, *score* do protocolo de avaliação física e valores médios e respectivos desvios padrão das variáveis limnológicas mensuradas ao longo do experimento. Onde: T = temperatura; C = condutividade; O = oxigênio.

Variáveis	Riachos			
	Ema	Espraiado	Fazzari	Vinte Nove
Coordenadas	21°56'07"S, 47°56'37"O	21°53'00"S, 47°52'06"O	21°58'08"S, 47°53'09"O	21°54'54"S, 47°49'39"O
Bacia Hidrográfica	Jacaré-Guaçu	Tietê-Jacaré	Jacaré-Guaçu	Jacaré-Guaçu
RCE	127/195	158/195	162/195	136/195
Profundidade (m)	0,48±0,09	1±0,21	0,6±0,01	0,35±0,16
Largura (m)	1±0,18	1±0,5	1,5±0,23	1,2±0,66
Velocidade (m.s ⁻¹)	0,27±0,04	1,5±0,05	0,28±0,07	0,29±0,04
T (°C)	19,4±1,6	19,27±1,14	18,91±1,46	18,61±2,3
C (µS/cm)	17,16±1,5	11,33±0,82	6,5±0,55	5,33±0,51
O (mg/L)	6,32±0,4	6,04±0,14	5,68±0,17	5,55±0,25
pH	5,95±0,2	6,34±0,5	5,67±0,21	5,72±0,38

Descrição das espécies vegetais selecionadas

Pteridium arachnoideum Kaulf. (Figura 6), pertencente à família Dennstaedtiaceae, dominam grandes áreas de vegetação nativa e são consideradas espécies invasoras agressivas (Page, 1976; Marrs et al., 1998) Possuem grande biomassa e formação de um dossel que limita o estabelecimento de outras espécies (Marrs et al., 2000), baixas taxas de decomposição de serrapilheira (Watt, 1940), rizoma resistente a fogo (Johnson, 2001), grande reserva de carboidratos (Marrs et al., 2000) e produção de compostos alelopáticos (Gliessman & Muller, 1978). *P. arachnoideum* é

uma espécie comum no sul e sudeste do Brasil, onde frequentemente domina grandes áreas, geralmente após a ocorrência de distúrbios severos (Silva & Silva-Matos, 2006), sendo um dos primeiros colonizadores de áreas impactadas (Portela et al., 2009). *P. arachnoideum* possui extenso sistema de rizomas que mantém a expansão vegetativa e integração fisiológica entre suas rametas. Tais características são determinantes para a expansão do *Pteridium* especialmente em áreas propensas a fogo, como o cerrado (Alonso-Amelot & Rodulfo-Baechler, 1996; Marrs & Watt, 2006; Silva & Silva-Matos, 2006).



Figura 6. *Pteridium arachnoideum*

Hedychium coronarium J. König (Zingiberaceae) (Figura 7) é uma macrófita perene de ambientes úmidos como sub-bosques (Instituto Hórus, 2010). Conhecida popularmente como lírio-do-brejo, mariazinha-do-brejo, gengibre-branco ou lírio-borboleta (Kissmann & Groth 1991; Macedo 1997; Facundo & Moreira, 2005; Santos et al., 2005) é nativa da Ásia Tropical (Pio Corrêa, 1984) e extensamente utilizada com fins ornamentais (Kissmann & Groth 1991). Caracteriza-se por ser uma planta herbácea rizomatosa e perene podendo atingir até 2,0 m de altura (Pio Corrêa, 1984; Macedo, 1997). Possuem caules cilíndricos avermelhado na base, folhas coriáceas, lanceoladas, com distribuição alternada e lígula (Santos et al., 2005). Inflorescências são terminais,

com flores brancas, trímeras, zigomorfas e bastante perfumadas (Kissmann & Groth 1991). Bem adaptada às Américas, principalmente no Brasil (Pio Correa, 1984; Lorenzi & Souza, 2001) sendo comum em toda zona litorânea (Kissmann & Groth, 1991), principalmente em regiões de brejo (Lorenzi & Souza, 2001; Couto & Cordeiro, 2005). Devido ao seu rápido crescimento e dispersão, é considerada daninha, invadindo agressivamente baixadas úmidas e pantanosas, margens de lagos, riachos e canais de drenagem, formando densas populações (Lorenzi, 1991) e substituindo a vegetação original (Lorenzi & Souza, 2001; Santos et al., 2005). Apresenta difícil controle devido à sua reprodução vegetativa extremamente eficiente, através de fragmentos de rizomas originando novas plantas facilmente (Kissmann & Groth, 1991).



Figura 7. *Hedychium coronarium*

Magnolia ovata (A. St.-Hil., sinônimo: *Talauma ovata*, figura 8), pertencente à família Magnoliaceae, é uma espécie nativa da flora brasileira que ocorre do Sul de Minas Gerais até o Norte do Rio Grande do Sul. Trata-se de uma espécie que apresenta alta capacidade de recrutamento e tolerância ao alagamento, razão pela qual é indicada para reflorestamentos mistos destinados à recomposição da vegetação de matas ciliares degradadas (Lobo & Joly, 1995; Lorenzi, 2002). Popularmente conhecida como pinhadobrejo ou baguaçu, pode atingir de 20 a 30 m de altura e floresce a partir do final de outubro, prolongando-se até dezembro. A maturação dos frutos ocorre durante os meses de agosto-setembro. Os frutos são deiscentes, e quando abertos expõem as sementes que se encontram envoltas por um arilo vermelho. Cada fruto apresenta aproximadamente

50 sementes, cada uma com ca. 10,5 cm de comprimento e 5,9 cm de diâmetro (Cazetta et al., 2002). Sua madeira é empregada na indústria de caixotaria pequena, além de apresentar características ornamentais que a recomendam para o paisagismo (Sant'anna-Santos et al., 2007).



Figura 8. *Magnolia ovata*.

FOTO DE LAURA CAPPELATTI. DISPONÍVEL EM

[HTTP://WWW6.UFRGS.BR/FITOECOLOGIA/FLORARS/OPEN_SP.PHP?IMG=1110](http://www6.ufrgs.br/fitoecologia/florars/open_sp.php?img=1110)

Referências

- Abelho, M. (2001). From litterfall to breakdown in streams: a review. *The Scientific World*, vol. 1, p. 656-680.
- Alonso-Amelot, M. E. & Rodulfo-Baechler, S. (1996). Comparative spatial distribution, size, biomass and growth rate of two varieties of bracken fern (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) in a neotropical mountain habitat. *Vegetatio*, vol. 125, no. 2, p. 137-147.
- Angrandi, T. R. (1996). Inter-habitat variation in benthic community structure, function and organic matter storage in 3 Appalachian headwater streams. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 15, no. 1, p. 42-63.
- Anjos, A. F., Takeda, A. M. & Pinha, G. D. (2011). Distribuição espacial e temporal das larvas de Chironomidae em diferentes ambientes do complexo – rio Baía do Mato Grosso do Sul, Brasil. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, vol. 33, no. 4. p. 417-426.
- Armitage, P. D.; Cranston P. S. & Pinder L. C. V. (1995). *The Chironomidae: The Biology and Ecology of Non-biting Midges*. London, Chapman & Hall, 538p.
- Ashe, P., Murray, D. A. & Reiss, F. (1987). The zoogeographical distribution of Chironomidae (Insecta: Diptera). *Annls. Limnol.*, vol. 23, no. 1, p. 27-60.
- Benke, A. C. (1998). Production dynamics of riverine chironomids: extremely high biomass turnover rates of primary consumers. *Ecology*, vol. 79, no. 3, p. 899-910.
- Beerling, D. J.; Bailey, J. P. & Conolly, A. P. (1994) Biological flora of the British Isles: *Fallopia Japonica* (Houtt.) Ronse Decraene. *Journal of Ecology*. vol. 82, p. 959 - 979.
- Callisto, M., Gonçalves Jr, J. F. & 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*, vol. 24, no. 2, p. 442–448.
- Carvalho, E. M. & Uieda, V. S. (2004). Colonização por macroinvertebrados bentônicos em substrato artificial e natural em um riacho da Serra de Itatinga, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, vol. 21, no. 2, p. 287-293.

- Cazetta, E.; Rubim, P.; Lunardi, V. O.; Francisco, M. R. & Galetti, M. (2002). Frugivoria e dispersão de sementes de *Talauma ovata* (Magnoliaceae) no sudeste brasileiro. *Ararajuba*, vol. 10, no. 2, p. 199-206.
- Coffman, W. P. (1995). Conclusions. In *The Chironomidae: The Biology and Ecology of Non-biting Midges*, Armitage, P.; Cranston, P. S.; Pinder, L. C. V., Ed. Chapman and Hall, London, p. 436-447.
- Corbi, J. & Trivinho-Strixino, S. (2008). Relationship between sugar cane cultivation and stream macroinvertebrate communities. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, vol. 51 no. 4, p. 769-779.
- Couto, O. S. & Cordeiro, R. M. S. (2005) *Manual de reconhecimento de espécies vegetais da restinga do Estado de São Paulo*. São Paulo: Centro de Editoração da Secretaria do Meio Ambiente, Departamento Estadual de Proteção de recursos naturais – DEPRN, 340p.
- Cushman, J. H. & Gaffney, K. A. (2010). Community-level consequences of invasion: impacts of exotic clonal plants on riparian vegetation. *Biol Invasions*, vol. 12, p. 2765–2776.
- Dornfeld, C. B. & Fonseca-Gessner, A. A. (2005). Fauna de Chironomidae (Diptera) associada à *Salvinia* SP. e *Myriophyllum* SP. num reservatório do córrego do Espreado, São Carlos, São Paulo, Brasil. *Entomol. Vect.* vol.12, no. 2, p. 181-192.
- Facundo, V. A. & Moreira, L. S. (2005). Estudo fitoquímico e farmacológico dos constituintes fixos e voláteis de *Hedychium coronarium* J. Koen. (Zingiberaceae). In: *Congresso Brasileiro de Química*, Belém, 45p.
- Ferrington Jr., L. C. (2008). Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; insecta-Diptera) in freshwater. *Hydrobiologia*, vol. 595, p.447-455.
- Figueroa, R.; Ruéz, V.; Niell, X.; Araya, E. & Palma, A. (2006). Invertebrate colonization patterns in a Mediterranean Chilean stream. *Hydrobiologia*, vol. 571, p. 409-417.
- Fittkau, E. J. & Reiss, F. (1979). Die zoogeographische Sonderstellung der neotropischen Chironomiden (Diptera). *SPIX*. vol. 2, no. 3, p. 273-279.
- Francis, R. A. (2006). Allogenic and autogenic influences upon riparian vegetation dynamics. *Area*, vol. 38, no. 4, p. 453-464.
- Franklin, Ka.; Lyons, K.; Nagler, Pl.; Lampkin, D.; Glenn, Ep.; Molina-Freaner, F.; Markow, T. & Huete, A. (2006). Buffelgrass (*Pennisetum ciliare*) land

- conversion and productivity in the plains of Sonora, Mexico. *Biological Conservation*, vol. 127, p. 62-71.
- Frouz, J.; Matena, J. & Ali, A. (2003). Survival strategies of chironomids (Diptera: Chironomidae) living in temporary habitats: a review. *Eur. J. Entomol.* vol. 100, p. 459-465.
- Gerber, E.; Krebs, C.; Murrell, C.; Moretti, M.; Rocklin, R. & Schaffner, U. (2008). Exotic invasive knotweeds (*Fallopia* spp.) negatively affect native plant and invertebrate assemblages in European riparian habitats. *Biol Conserv*, vol. 141, p. 646–654.
- Gliessman, S. R. & Muller, C. H., (1978). The allelopathic mechanisms of dominance in bracken (*Pteridium aquilinum*) in southern California. *Journal of Chemical Ecology*, vol. 4, no. 3, p. 337-362.
- Gooden, B.; French, K.; Turner, P. & Downey, P. (2009). Impact threshold for an alien plant invader. *Lantana camara* L., on native plant communities. *Biol Conserv*, vol. 142, p.2631–2641.
- Gonçalves Jr., J. F., Graça, M. A. S. & Callisto, M., (2006). Leaf-litter breakdown in 3 streams in temperate, mediterranean, and tropical Cerrado climates. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 25, no. 2, p. 344-355.
- Gonçalves, J. F.; Graça, M. A. S. & Callisto, M. (2007). Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology*, vol. 52, p. 1440-1451.
- Gonçalves Jr, J. F.; Rezende, R. S.; França, J. & Callisto, M. (2012). Invertebrate colonisation during leaf processing of native, exotic and artificial detritus in a tropical stream. *Marine and Freshwater Research*, vol. 63, p. 428-439.
- Graça, M. A. S. & Canhoto, C. (2006). Leaf litter processing in low order streams. *Limnetica*, vol. 25, no. 1-2, p. 1-10.
- Groot, M.; Kleijn, D. & Jogan, N. (2007). Species groups occupying different trophic levels respond differently to the invasion of semi-natural vegetation by *Solidago canadensis*. *Biol Conserv*, vol. 136, p. 612–617.
- Grubbs, S. A.; Jacobsen, R. E. & Cummins, K. W. (1995). Colonization by Chironomidae (Insecta, Diptera) on three distinct leaf substrates in an Appalachian mountain stream. *Annales de Limnologie*, vol. 31, n. 2, p. 105-118.

- Heino, J. (2005). Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshwater Biology*, vol. 50, p. 1578-1587.
- Hejda, M. & Pysek, P. (2006) What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? *Biol Conserv*, vol. 132, p. 143–152.
- Herrera, A. M. & Dudley, T. L. (2003). Reduction of riparian arthropod abundance and diversity as a consequence of giant reed (*Arundo donax*) invasion. *Biol Invasions*, vol. 5, p. 167–177.
- Hladyz, S.; Abjornsson, K.; Giller, P. S. & Woodward, G. (2011). Impacts of an aggressive riparian invader on community structure and ecosystem functioning in stream food webs. *Journal of Applied Ecology*, vol. 48, p. 443-452.
- Instituto Hórus de Desenvolvimento e Conservação Ambiental. Espécies Exóticas Invasoras: Fichas técnicas. Disponível em: <http://www.institutohorus.org.br/index.php?modulo=inffichahedychiumcoronarium> [Acesso em outubro de 2010].
- IUCN [International Union for the Conservation of Nature]. (1999) IUCN guidelines for the prevention of biodiversity loss due to biological invasion. *Species*, vol. 31/32, p. 28-42.
- Johnson, P. N., (2001). Vegetation recovery after fire on a southern New Zealand peatland. *New Zealand Journal of Botany*, vol. 39, no. 2, p. 251-267.
- Kissmann, K. G & Groth, D. (1991). *Plantas Infestantes e Nocivas*. São Paulo: Basf Brasileira, p. 590-593.
- Kissmann, K. G. (1997). *Plantas infestantes e nocivas*. 2. ed. São Paulo: Basf, 824p.
- Leite, R. C. (2010). Distribuição espacial de Chironomidae (Diptera) em riachos da região norte da Serra do Mar, Estado de São Paulo. Dissertação. Universidade de São Paulo – USP, Ribeirão Preto – SP, 59p.
- Leite-Rossi, L. & Trivinho-Strixino, S. (2012) Are sugar cane leaf-detritus well colonized by aquatic macroinvertebrates? *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 24, no.3, p. 303-313.
- Lobo, P. C. & Joly, C. A. (1995). Mecanismos de tolerância à inundação de plantas de *Talauma ovata* St. Hil. (Magnoliaceae), uma espécie típica de matas de brejo. *Revista Brasileira de Botânica*, vol.18, p.177-183.
- Lorenzi, H., (1991). *Plantas Daninhas do Brasil: Terrestres, Aquáticas, Parasitas, Tóxicas e Medicinais*. 2. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 440 p.

- Lorenzi, H. & Souza, H. (2001). *Plantas Ornamentais*. 3 ed. São Paulo: Plantarum, 368 p.
- Lorenzi, H. (2002). *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. Nova Odessa: Instituto Plantarum. 368 p.
- Lugo, A. E. (1988). Estimating reductions in the diversity of tropical forest species. In: Wilson, E. O. (ed.) *Biodiversity*. National Academy Press. Washington, p. 58-70.
- Macedo, J. F. (1997). O gênero *Hedychium koening* (Zingiberaceae) no Estado de Minas Gerais. *Daphne*, vol. 7, no. 2, p. 27-31.
- Marrs, R. H.; Johnsons, S. W. & Le-Duc, M. G. (1998). Control of bracken and restoration of heathland. VI. The response of bracken fronds to 18 years of continued bracken control or 6 years of control followed by recovery. *Journal of Applied Ecology*, vol. 35, no. 4, p. 479-490.
- Marrs, R. H., Le-Duc, M. G., Mitchell, R. J., Goddard, D., Paterson, S. & Pakeman, R. J. (2000). The ecology of bracken: its role in succession and implications for control. *Annals of Botany*, vol. 85, p. 3-15.
- Marrs, R. H. & Watt, A. S. (2006). Biological Flora of the British Isles: *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Journal of Ecology*, vol. 94, no. 6, p. 1272-1321.
- Martin, T. G. & Van Klinken, R. D. (2006). Value for money? Investment in weed management in Australian rangelands. *The Rangeland journal*, vol. 28, p. 63-75.
- Mendes, H. F. & Pinho, L. C. (2014) Checklist of the Brazilian Chironomidae species. Available at: <https://sites.google.com/site/brazilianchironomids/list>
- Menéndez, M.; Descals, E.; Riera, T. & Moya, O. (2013) Do non-native *Platanus hybrida* riparian plantations affect leaf litter decomposition in streams? *Hydrobiologia*. vol. 716, p. 5-20.
- Merritt, R. W. & Cummins, K. W. (1996). *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa. 862p.
- Mooney, H. A. & Hobbs, R. J. (2000). *Invasive Species in a Changing World*. Washington, Island Press.
- Naiman, R. J. & Décamps, H. (1997). The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 28, p. 621-658.
- Nessimian, J. L. & De Lima, I. H. A. G. (1997). Colonização de três espécies de macrófitas por macroinvertebrados aquáticos em um brejo no litoral do Estado do Rio de Janeiro. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 9, p.149-163.

- Page, C. N. (1976). The taxonomy and phytogeography of bracken. *Botanical Journal of the Linnean Society*, vol. 73, p. 1–34.
- Petersen Jr, R. C. (1992). The RCE: a riparian, channel, and environmental inventory for small streams in the agricultural landscape. *Freshwater Biology*, vol. 27, p. 292–306.
- Pio Corrêa, M. (1984). Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. Rio de Janeiro: *Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal*, vol. 6.
- Planty-Tavacchi, A.; Tabacchi, E.; Naiman, R. J.; Deferrari, C. & Decamps, H. (1996). Invasibility of species-rich communities in riparian zones. *Conservation Biology*, vol. 10, p. 598 - 607.
- Portela, R. C. Q., Matos, D. M. S. & Siqueira, L. P. (2009). Variation in aboveground biomass and necromass of two invasive species in the Atlantic rainforest, southeast Brazil. *Acta Botanica Brasiliensis*, vol. 23, no. 2, p. 571-577.
- Pysek, P. (1995). On the terminology used in plant invasion studies. In: Pysek, P.; Prach, K.; Rejmanek, M. & Wade, M. (eds) *Plant Invasions*. SPB Academic Publ. Amsterdam, p. 71-81.
- Ramseyer, U. & Marchese, M. (2009). Leaf litter of *Erythrina crista-galli* L. (ceibo): trophic and substratum resources for benthic invertebrates in a secondary channel of the Middle Paraná River. *Limnetica*, vol. 28, p. 1 – 10.
- Ribeiro, L. O. & Uieda, V. S. (2005). Estrutura da comunidade de macroinvertebrados bentônicos de um riacho de serra em Itatinga, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, vol. 22, no. 3, p. 613-618.
- Richardson, D. M.; Pysek, P.; Rejmanek, M.; Barbour, M. G.; Panetta, D. & West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, vol. 6, p. 93-107.
- Richardson, D. M.; Holmes P. M.; Esler, K. J.; Galatowitsch, S. M.; Stromberg, J. C.; Kirkman, S. P.; Pysek, P. & Hobbs, R. (2007). Riparian vegetation: degradation, alien plant invasion, and restoration prospects. *Diversity and Distributions*, vol. 13, p. 126-139.
- Roque, F. O.; Trivinho-Strixino, S.; Milan, L. & Leite, J. G. (2007). Chironomid species richness in low-order streams in the Brazilian Atlantic Forest: a first approximation through a Bayesian approach. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 26, no. 2, p. 221-231.

- Saavedra, Z. P.; Chung, I. B. & Aguilar, M. A. (2011). Evaluación de comunidades de macroinvertebrados asociados a tres especies de macrófitas acuáticas en la laguna de Moronacocha, Iquitos. *Ciencia Amazonica*. vol. 1, no. 2, p. 7-14.
- Saito, V. S. & Fonseca-Gessner, A. A. (2014). Taxonomic compositions and feeding habits of Chironomidae in Cerrado streams (Southeast Brazil): impacts of land use changes. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 26, p. 35–46.
- Sanseverino, A. M.; Nessimian, J. L. & Oliveira, A. L. H. (1998). A fauna de Chironomidae (Diptera) em diferentes biótopos aquáticos na Serra do Subaio (Teresópolis, RJ). pp. 253-263. In Nessimian, J. L. & Carvalho, A. L. (eds). *Ecologia de Insetos Aquáticos. Series Oecologia Brasiliensis*, vol. V. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.
- Sant'anna-Santos, B. F.; Duque-Brasil, R.; Azevedo, A. A.; Silveira, A. S.; Araújo, J. M. & Aguiar, R. (2007). Utilização de parâmetros morfoanatômicos na análise da fitotoxidez do flúor em folhas de *Magnolia ovata* (A. St.-Hil.) Spreng. (Magnoliaceae). *Rev. Árvore*, Viçosa, v. 31, n.4. Disponível em: http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S010067622007000400022&lng=en&nrm=iso. Acesso em: 28 Feb. 2011. doi: 10.1590/S0100-67622007000400022.
- Santos, S. B.; Pedralli, G. & Meyer, S. T. (2005). Aspectos da fenologia e ecologia de *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae) na estação ecológica do Tripuí, Ouro Preto-MG, *Planta Daninha*, vol. 23, no. 2, p. 175-180.
- Shea, K. & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends Ecol Evol*, vol. 17, p. 170–176.
- Silva, F. L.; Moreira, D. C.; Bochini, G. L. & Ruiz, S. S. (1998). Hábitos alimentares de larvas de Chironomidae (Insecta: Diptera) do córrego Vargem Limpa, Bauru, SP, Brasil. *Biotemas*, vol. 21, no.2, p. 155-159.
- Silva, U. S. R. & Silva-Matos, D. M. (2006). The invasion of *Pteridium aquilinum* and the impoverishment of the seed bank in fire prone areas of Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, vol. 15, no. 9, p. 3035-3043.
- Silveira, M. P., Buss, D. F., Nessimian, J. L. & Baptista, D. F., (2006). Spatial and temporal distribution of benthic macroinvertebrates in a southeastern Brazilian river. *Brazilian Journal of Biology*, vol. 66 (2B), p. 623-632.

- Siqueira, T. & Trivinho-Strixino, S. (2005). Diversidade de Chironomidae (Diptera) em dois córregos de baixa ordem na região central do Estado de São Paulo, através da coleta de exúvias de pupa. *Rev. Bras. Entomol.*, vol.49, no.4, p. 531-534.
- Sonoda, K. C.; Trivinho-Strixino, S. & Strixino, G. (2005). Dinâmica da Emergência de *Parachironomus supparilis* Edwards, 1931 (Diptera, Chironomidae) da Fitofauna de *Cabomba piauhyensis* Gardney, 1844. *Entomol. Vect.*, vol. 12, no. 2, p. 173-179.
- Stiers, I.; Crohain, N.; Josens, G. & Triest, L. (2011). Impact of three aquatic invasive species on native plants and macroinvertebrates in temperate ponds. *Biol Invasions*, vol. 13, p. 2715-2726.
- Strixino, G. & Trivinho-Strixino, S. (1998). Povoamentos de Chironomidae (Diptera) em lagos artificiais. pp. 141-154. In Nessimian, J. L. & Carvalho, A. L. (eds), *Ecologia de Insetos Aquáticos*. Séries Oecologia Brasiliensis, vol. V. PPGE-UFRJ. Rios de Janeiro, Brasil.
- Tabacchi, E.; Lambs, L.; Guilloy, H.; Planty-Tabacchi, A. M.; Muller, E. & Décamps, H. (2000). Impacts of riparian vegetation on hydrological processes. *Hydrological Processes*, vol. 14, p. 2959-2976.
- Trevisan, A. & Hepp, L. U. (2007). Dinâmica de componentes químicos vegetais e fauna associada ao processo de decomposição de espécies arbóreas em um riacho do norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Neotropical Biology and Conservation*, vol. 2, no. 1, p. 55-60.
- Trivinho-Strixino, S. & Strixino, G. (1998). Chironomidae (Diptera) associados a troncos de árvores submersos. *Revista Brasileira de Entomologia*, vol. 41, no. 2-4, p. 173-178.
- Trivinho-Strixino, S. (2011). *Larvas de Chironomidae: Guia de Identificação*. vol. 1, 2 e 3. São Carlos, Depto Hidrobiologia, Lab. Entomologia Aquática/UFSCar, 371 p.
- Valery, L.; Fritz, H.; Lefeuvre, J. C. & Simberloff, D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, vol. 10, no. 8, p. 1345-1351.
- Vanparys, V.; Meerts, P. & Jacquemart, A. (2008). Plant-pollinator interactions: comparison between an invasive and a native congeneric species. *Acta Oecol* , vol. 34, p. 361–369.

- Watt, A. S. (1940). Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*) I. The Rhizome. *New Phytologist*, vol. 39, p. 401–422.
- Wantzen, K. M. & Wagner, R. (2006). Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 25, no. 1, p. 216-232.
- Wilcove, D. S.; Rothstein, D.; Dubow J.; Philips, A. & Losos, E. (1998). Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience*. vol. 48, p. 607-615.
- Zhi-Yu, L.; Hong, Y.; Feng-Xiang, L.; Qiang, F. & Yang, H. (2011). Occurrence and population dynamics of chironomids in the early rice field. *Rice Science*, vol. 18, no. 2, p. Ø.
- Ziller, S. R. (2000). A Estepe gramíneo-lenhosa no segundo planalto do Paraná: diagnóstico ambiental com enfoque à contaminação biológica. *Tese de Doutorado*. Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 268 p.

CAPÍTULO I

Composição química de detritos foliares de *Hedychium coronarium*, *Pteridium arachnoideum* e *Magnolia ovata* durante a decomposição em um córrego de baixa ordem

Capítulo I

Composição química de detritos foliares de *Hedychium coronarium*, *Pteridium arachnoideum* e *Magnolia ovata* durante a decomposição em um córrego de baixa ordem

Resumo

Espécies vegetais invasoras tem substituído a vegetação ripária nativa promovendo a homogeneização ambiental. Esta altera a qualidade do detrito que chega ao corpo d'água e conseqüentemente influencia na colonização faunística e na sua decomposição. Neste capítulo se analisou a composição química dos detritos foliares de duas espécies invasoras (*H. coronarium* e *P. arachnoideum*) e uma nativa (*M. ovata*). A expectativa era que as espécies invasoras possuíssem mais materiais refratários e compostos alelopáticos. Pôde-se observar que antes da incubação, *P. arachnoideum* se diferenciou pelo maior teor de compostos fenólicos e carboidratos solúveis (2,3 vezes maior). Durante a incubação, em *P. arachnoideum* (>37%) e *H. coronarium* (>27%) verificaram-se maiores teores de fibras totais, em especial de lignina, do que *M. ovata* (>16%). A quantidade de matéria orgânica particulada fina (MOPF) foi menor em *P. arachnoideum* (<11,6%) e a massa remanescente foi menor em *M. ovata* (<55,46%), seguida de *H. coronarium* (<85,63%) e *P. arachnoideum* (<86,73). O detrito de *M. ovata* apresentou maior quantidade de matéria orgânica particulada lábil e *P. arachnoideum* e *H. coronarium* a maior quantidade de matéria orgânica particulada refratária. A perda de massa da espécie nativa foi maior do que das duas espécies invasoras. Foi encontrada uma relação positiva entre a quantidade de MOLC e as quantidades de fósforo e lignina e uma relação negativa entre MOLC e MOPF, portanto estes compostos influenciaram na perda de massa dos detritos. Verificou-se que a composição química dos detritos influencia na decomposição e, possivelmente, na colonização faunística.

Introdução

De acordo com Hladyz et al. (2011), a substituição da vegetação ripária nativa pode ter efeitos negativos, neutros ou positivos no fluxo da cadeia alimentar dependendo do grau e direção das diferenças químicas das espécies exóticas *versus* as espécies nativas. Nos córregos de baixa ordem, a matéria alóctone é a fonte de energia mais importante para a comunidade que ali habita, (Trevisan & Hepp, 2007), pois a produção primária é limitada pelo sombreamento da cobertura vegetal (Abelho, 2001; Gonçalves et al., 2006; Graça & Canhoto, 2006). Em muitos casos, as folhas dessa vegetação constituem a fração mais abundante de matéria orgânica particulada alóctone (e.g., Gonçalves et al., 2006) e quando ocorre a substituição da vegetação nativa por espécies vegetais invasoras, sejam elas terrestres, macrófitas aquáticas ou semi-aquáticas, modifica-se a qualidade e quantidade do material que chega ao corpo d'água, alterando conseqüentemente os processos ecossistêmicos (i.e, ciclagem de nutrientes, produção e decomposição).

Diferenças estruturais e químicas entre os detritos podem determinar variados graus de palatabilidade para a biota colonizadora. Alguns componentes químicos provenientes das folhas são relacionados aos mecanismos de defesa da planta (Biasi et al., 2013). Lignina e celulose tornam os detritos mais rígidos e os protege contra herbivoria (Boyero et al., 2012). Os polifenóis tem efeito repelente e, portanto, dificultam a colonização faunística (Hepp et al., 2008). Muitos estudos têm documentado efeitos positivos de altas concentrações de nutrientes (nitrogênio, fósforo, carboidratos) na comunidade microbiana associada aos detritos e, conseqüentemente, na sua decomposição (Elwood et al., 1981; Ferreira et al., 2006). É esperado que concentração alta de nitrogênio dissolvido aumentasse a atividade de fungos (Suberkropp & Chauvet, 1995; Menéndez et al., 2011). Portanto, detritos com teor elevado de nitrogênio e concentrações baixas de componentes que inibem a herbivoria tem o potencial de serem melhor colonizados por invertebrados (Leroy & Marks, 2006; Shieh et al., 2007; Graça & Cressa, 2010). Ao contrário, folhas com baixa qualidade nutricional (alta taxa C:N e componentes secundários) podem apresentar baixa participação de fragmentadores na decomposição (Graça & Cressa, 2010).

A decomposição dos detritos vegetais nos córregos é um processo que depende das características foliares da vegetação ripária (i.e, características químicas, como a

presença de taninos e concentração de nutrientes) e das características intrínsecas do córrego (i.e. temperatura, pH, condutividade elétrica, sólidos totais e concentração de nutrientes, etc) que afetam a formação do biofilme, a decomposição microbiana e a colonização por macroinvertebrados (Wright & Covich, 2005; Leroy & Marks, 2006; Trevisan & Hepp, 2007). Este processo é caracterizado por três fases distintas, que atuam simultaneamente: lixiviação, condicionamento e fragmentação (Gessner et al., 1999). A lixiviação é a transferência de matérias solúveis para a água (Cunha-Santino & Bianchini Jr, 2006) e ocorre pela ação da chuva ou fluxo de água, levando a uma rápida redução do material solúvel no detrito (Mason, 1980). O condicionamento é a colonização dos detritos foliares por microrganismos que promovem o decaimento do material através de metabolismo secundário e também contribuem para a melhora da palatabilidade dos detritos para os invertebrados fragmentadores (Gessner et al., 1999; Abelho, 2001). A quebra do detrito é um processo que pode ocorrer por duas vias diferentes, ou pela sua ação conjunta: (1) fragmentação física por abrasão devido à ação da correnteza, fotoxidação e pisoteio e (2) fragmentação biótica por degradação enzimática de microrganismos e por consumo do detrito por invertebrados fragmentadores, que transformam o substrato orgânico em matéria orgânica particulada (Gessner, et al., 1999; Abelho, 2001; Graça, 2001). Subsequentemente, o carbono orgânico dissolvido ou particulado é convertido em CO₂ e outros componentes inorgânicos (mineralização) via oxidação (Gessner et al., 1999; Cunha-Santino & Bianchini Jr., 2000).

Estudos sobre a composição química dos vegetais são de grande importância, pois além de avaliar o conteúdo nutricional dos detritos, fornecem informações sobre a capacidade de armazenamento de nutrientes do ecossistema (Barbieri & Esteves, 1991; Costa & Henry, 2010) e a disponibilidade de nutrientes para o crescimento de macrófitas (Gerloff & Krombholz, 1966). A análise da composição química para o presente estudo foi necessária para avaliar se existe influência da mesma sobre a colonização por larvas de Chironomidae e sobre a decomposição dos detritos foliares. Com isso, neste capítulo, foi avaliada a hipótese de que a composição química das espécies vegetais invasoras aqui selecionadas é diferente da espécie nativa. Isto porque as espécies invasoras possuem alta capacidade de crescimento, dispersão e ausência de inimigos naturais (Ziller, 2000; Valery et al., 2008) e tais características poderiam estar relacionadas com a sua composição química. Portanto, a expectativa para esta hipótese é

de que as espécies vegetais invasoras tenham maior teor de materiais refratários e alelopáticos do que a espécie nativa.

Material e Métodos

Coleta e tratamento das folhas

As folhas senescentes das três espécies vegetais foram coletadas de exemplares adultos e posteriormente tratadas para uma melhor homogeneidade das amostras. Os materiais foram selecionados, descartando-se aqueles que possuíam fungos na superfície ou marcas de herbivoria. O tratamento final consistiu na desidratação das folhas em estufa a $\pm 45^{\circ}\text{C}$ até a estabilização da massa (GRAÇA et al., 2005).

Montagem do experimento

O experimento consistiu na incubação das folhas desidratadas no leito do córrego Fazzari por um período de 85 dias, sendo que as análises químicas foram realizadas nos detritos antes da incubação (dia 0) e nas amostras retiradas nos dias 22, 55 e 85. Foram incubadas tréplicas com ± 5 g de cada espécie vegetal em frascos de polietileno (500 ml) com aproximadamente 220 a 250 pequenos furos (\varnothing médio = 0,5 cm) (Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012). Os recipientes de colonização foram imersos no córrego, aleatoriamente em ambientes de remanso, presos em poitas (raízes, pedras ou troncos) para evitar flutuação ou carreamento (Figura 1).

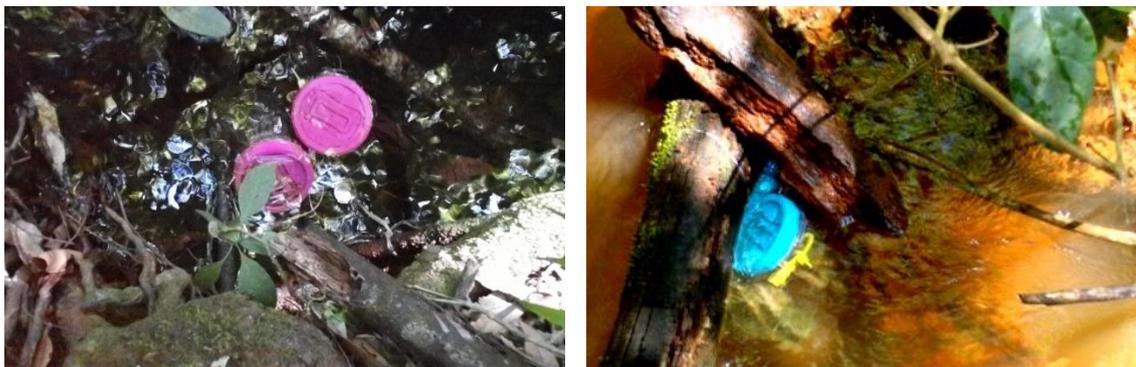


Figura 1. Recipientes de colonização imersos e presos em raízes e troncos.

Procedimentos para a retirada das amostras e análises químicas

As amostras foram retiradas do córrego, colocadas em sacos plásticos com água do local e transportadas ao laboratório para os procedimentos analíticos. Os procedimentos estão representados em fluxograma simplificado no anexo 5. As amostras foram lavadas em um béquer de 2 litros (B1), os macroinvertebrados retirados, e os detritos desidratados em estufa a 45°C até massa constante e pesados. Para obter o teor de matéria orgânica livre de cinzas (MOLC – *Ash Free Dry Mass*), uma alíquota dos detritos foi levada à combustão por 2 horas a 550°C e as cinzas pesadas. A MOLC remanescente foi estimada pelo peso da massa seca menos o da massa de cinzas. Os resultados foram expressos em porcentagem de MOLC remanescente (Wetzel & Likens, 1991; ASTM 2974-14, 2014). A água remanescente de B1 foi passada em peneira (\emptyset poro = 0.21 mm) e recolhida em um novo béquer (B2). Os invertebrados retidos foram triados e a matéria particulada fina (MPF) remanescente em B2 junto com a retida na peneira foi novamente filtrada em membrana (\emptyset poro = 3 μ m; Nalgon) previamente pesada, desidratada a 45°C até massa constante e novamente pesada para a determinação da massa seca de MPF. A massa seca de MPF foi processada da mesma maneira que a MOLC e as cinzas foram pesadas. A matéria orgânica particulada fina (MOPF) foi estimada como MPF menos massa de cinzas. Os resultados foram expressos em porcentagem de MOPF da massa inicial.

Os conteúdos de fósforo total e nitrogênio foram determinados pelos métodos de Vanadato-Molibdato (Sarruge & Haag, 1974) e micro-Kjedahl (Coelho-Silva, 1967; Association Of Official Agricultural Chemists, 1995) respectivamente. Os carboidratos solúveis foram determinados pelo método colorimétrico (Dubois et al., 1956). Os conteúdos de fibras totais e lignina foram determinados por análise sequencial de detergentes neutro e ácido (Robertson & Van Soest, 1981; Mertens, 2002) e os conteúdos de taninos e fenóis pelo método gravimétrico (Makkar et al., 1993).

Tratamento dos dados

Diferenças na composição química dos detritos foram avaliadas por uma análise de cluster baseada numa matriz de similaridade de Bray-Curtis (1000 permutações) da concentração dos componentes químicos (nitrogênio, fósforo, carboidrato, fibras totais, lignina, taninos e fenóis) por dia amostral. Uma MANOVA seguida de um teste *post hoc* LSD (*Least Significant Difference*) de Fisher foram usados para detectar diferenças na composição química entre as espécies de detritos vegetais ao longo do tempo.

Para a análise da perda de massa dos detritos, foi utilizado um modelo cinético de primeira ordem (Bianchini Jr., 2003) que admite a heterogeneidade química dos detritos (Equação 1). Esta abordagem considera que os detritos em decomposição apresentam decaimento bifásico o qual é usualmente dividido em dois compartimentos (um lábil e um refratário), portanto obtendo as equações exponenciais duplas frequentemente usadas (Valdemarsen et al., 2014) para descrever este processo. A fração lábil é principalmente associada com o processo de lixiviação que compreende a liberação inicial de componentes solúveis (principalmente elementos inorgânicos, açúcares e aminoácidos); a fração refratária é relacionada com as fibras (celulose e lignina) do detrito vegetal (Wright et al., 2013). Para a parametrização, foi utilizado o algoritmo iterativo Levenberg-Marquardt (Press et al., 1993).

$$\text{MOP} = \text{MOPL} \cdot e^{-k_1 t} + \text{MOPR} \cdot e^{-k_2 t} \text{ (Eq. 1)}$$

Em que, MOP = matéria orgânica particulada (MOLC – *ash free dry mass*); MOPL = matéria orgânica particulada lábil; MOPR = matéria orgânica particulada refratária; k_1 = coeficiente de perda de massa de MOP_L (dia⁻¹); k_2 = coeficiente de perda de massa de MOP_R (dia⁻¹); e = logaritmo de base natural e t = tempo (dia).

Para detectar diferenças na porcentagem de massa remanescente (MOLC-variável dependente), foi utilizada uma ANCOVA com as espécies vegetais como variável categórica e o tempo como co-fator. Para testar diferenças nos parâmetros de decaimento (i.e., MOPL, MOPR, k_1 e k_2) entre as espécies vegetais, foi usada uma one-way ANOVA. A velocidade de perda de massa foi representada pelos coeficientes de perda de massa k_1 e k_2 .

As diferenças nas quantidades MOPF nos detritos foram analisadas através de uma ANCOVA considerando as massas como variáveis dependentes, as espécies dos detritos

vegetais como variáveis categóricas e o tempo como cofator. Na sequência, para detectar diferenças específicas entre as espécies de detritos, foram realizados testes *post hoc* LSD de Fisher. Além disso, para verificar a influência da MOPF e da composição química do detrito na quantidade de MOLC remanescente foi realizada uma análise de regressão múltipla usando os dados de massa remanescente como variável dependente e a porcentagem de MOPF e dos componentes químicos como variáveis contínuas preditoras.

Resultados

Embora a composição química qualitativa das espécies vegetais seja semelhante. A análise de cluster evidenciou três agrupamentos: grupo 1, reunindo todos os dias amostrais de *M. ovata* e dia 0 de *H. coronarium*; grupo 2, isolando as amostras do dia 0 de *P. arachnoideum*; grupo 3, reunindo as amostras dos dias 22, 55 e 85 de *H. coronarium* e *P. arachnoideum* (Figura 2).

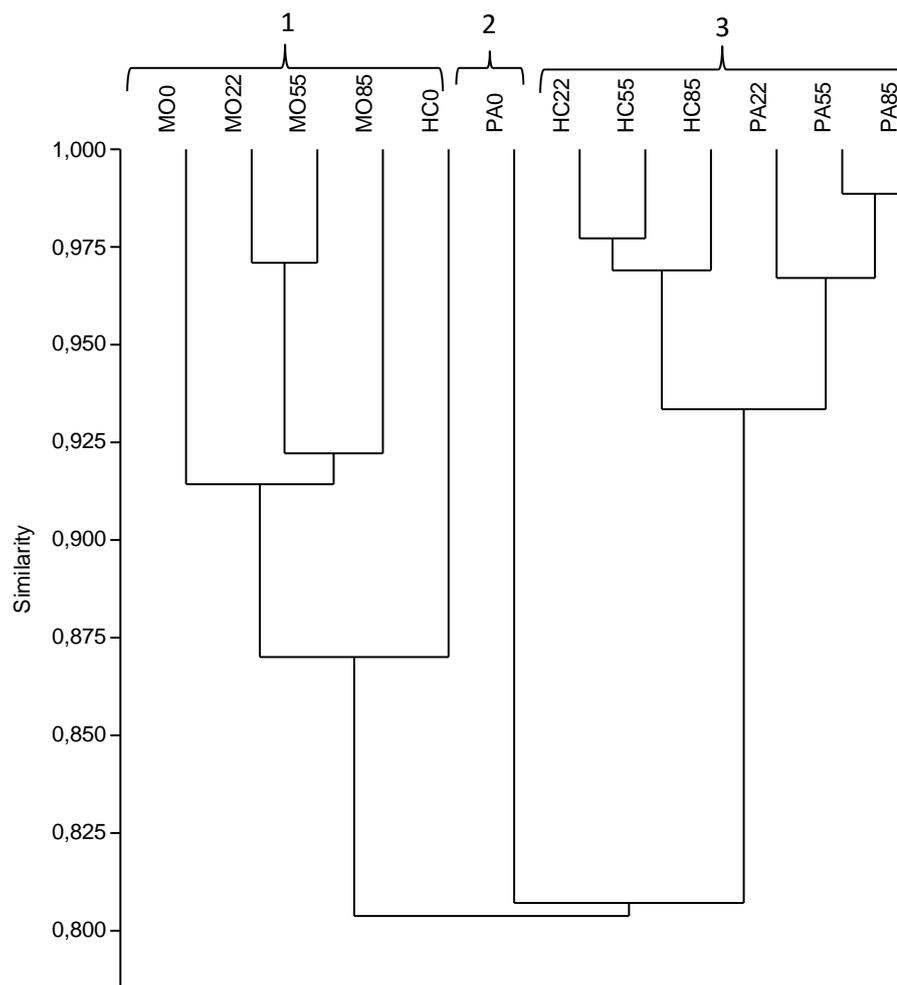


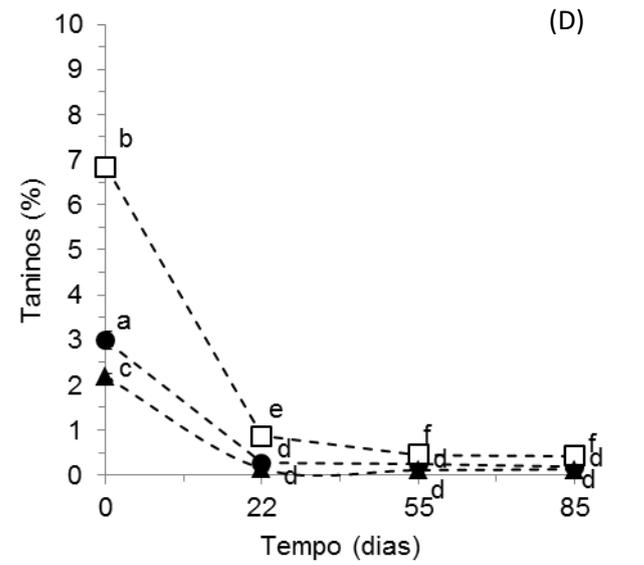
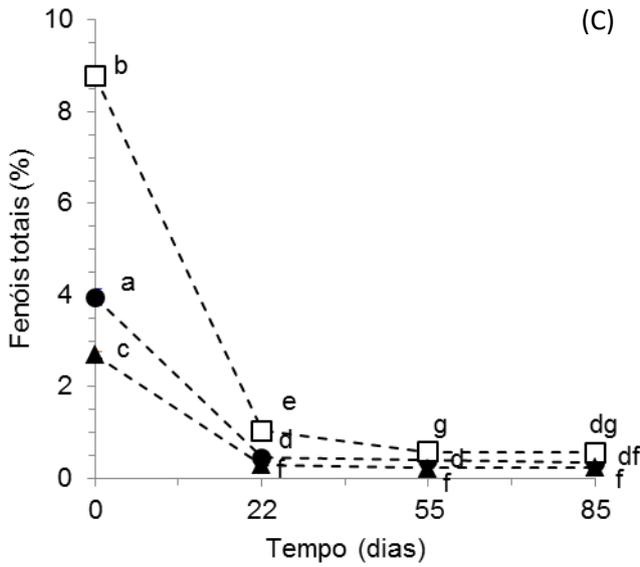
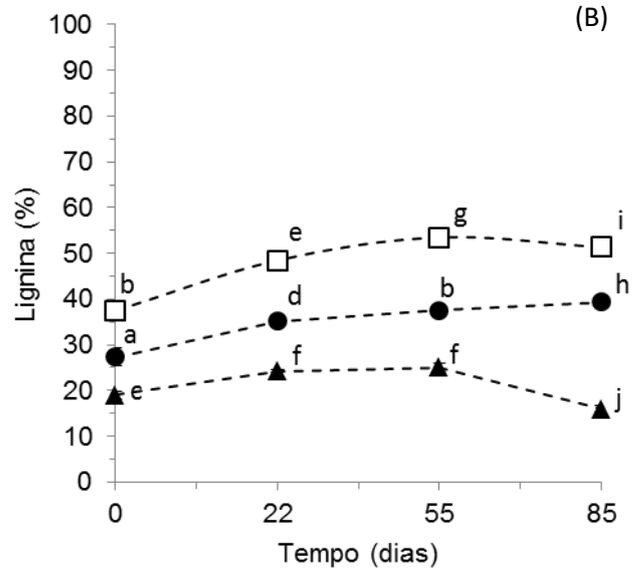
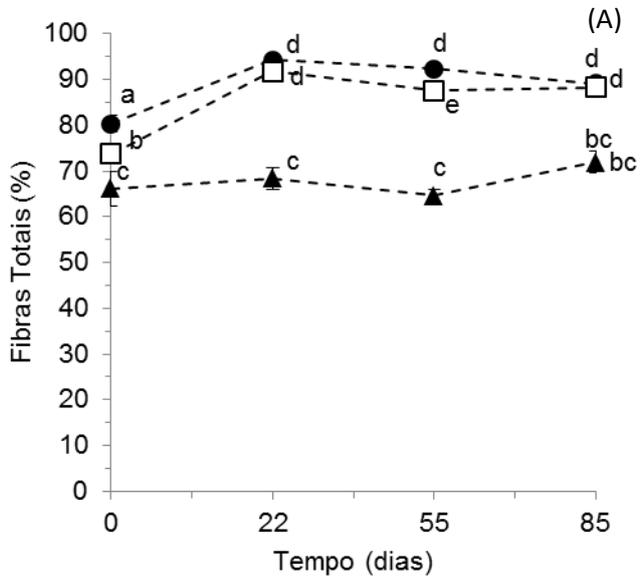
Figura 2. Dendrograma resultante da análise de similaridade de Bray-Curtis da composição química dos detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata* nos diferentes dias amostrais (dias 0, 22, 55, 85).

A MANOVA seguida do teste de *post hoc* LSD de Fisher mostraram diferenças na composição química entre os três detritos ($F_{14,35}=1118,01$; $p<0,001$), entre os dias amostrais ($F_{21,35}=233,95$; $p<0,001$) e na interação entre estes fatores ($F_{42,77}=75,27$; $p<0,001$) (Tabela 1). As diferenças nas porcentagens de fibras totais, lignina, fenóis, taninos e carboidratos variaram com o tempo de incubação (Figura 3 – A, B, C, D e G). Antes da incubação (dia 0), *P. arachnoideum* diferenciou-se dos outros dois detritos devido à maior quantidade de fenóis, taninos e carboidratos (Figura 3 – C, D e G). Nos dias subsequentes, as semelhanças na composição química entre os detritos de *P. arachnoideum* e *H. coronarium* foram devido à concentração de fibras totais (Figura 3 – A). Ambos os detritos também apresentaram maior teor de lignina do que o detrito de *M. ovata* (Figura 3 - B). O aspecto físico dos detritos está apresentado na figura 4.

Tabela 1. Porcentagem dos componentes químicos das folhas de *Hedychium coronarium* (HC), *Pteridium arachnoideum* (PA) e *Magnolia ovata* (MO) durante o período do experimento.

Detrito	Dia Amostrai	N (%)	P (%)	CHO (%)	FDN (%)	LIG (%)	FEN (%)	TAN (%)
HC	0	2,160±0,056 ^a	0,190±0,001 ^a	6,463±0,517 ^a	80,338±1,748 ^a	27,314±1,912 ^a	3,952±0,180 ^a	2,990±0,195 ^a
	22	2,535±0,112 ^c	0,090±0,000 ^c	1,354±0,142 ^d	94,353±0,159 ^d	35,163±0,329 ^d	0,445±0,008 ^d	0,270±0,008 ^d
	55	2,156±0,211 ^a	0,088±0,002 ^c	2,676±0,036 ^c	92,398±0,122 ^d	37,569±0,203 ^b	0,397±0,016 ^d	0,237±0,023 ^d
	85	2,530±0,115 ^c	0,244±0,001 ^d	1,350±0,121 ^{de}	89,165±0,614 ^{de}	39,293±0,061 ^h	0,341±0,000 ^{df}	0,182±0,008 ^d
PA	0	1,697±0,009 ^b	0,042±0,049 ^b	17,030±1,003 ^b	73,749±1,836 ^b	37,477±1,176 ^b	8,785±0,006 ^b	6,832±0,082 ^b
	22	2,040±0,062 ^a	0,076±0,002 ^c	1,196±0,039 ^d	91,795±1,073 ^d	48,472±0,537 ^e	1,034±0,008 ^e	0,868±0,008 ^e
	55	2,583±0,062 ^c	0,078±0,002 ^c	1,751±0,076 ^{de}	87,597±1,088 ^e	53,496±0,235 ^g	0,570±0,008 ^g	0,454±0,001 ^f
	85	2,368±0,003 ^{ac}	0,069±0,003 ^{bc}	1,599±0,048 ^{de}	88,356±0,176 ^{de}	51,362±0,259 ⁱ	0,559±0,032 ^{dg}	0,422±0,025 ^f
MO	0	1,493±0,052 ^b	0,096±0,000 ^c	5,196±0,309 ^c	66,127±3,908 ^c	18,980±0,721 ^c	2,695±0,062 ^c	2,186±0,054 ^c
	22	2,264±0,000 ^a	0,036±0,000 ^b	2,376±0,016 ^c	68,404±2,373 ^c	24,248±0,334 ^f	0,291±0,016 ^f	0,151±0,016 ^d
	55	1,999±0,161 ^a	0,032±0,001 ^b	1,699±0,012 ^{de}	64,699±1,360 ^c	25,053±0,900 ^f	0,221±0,007 ^f	0,113±0,023 ^d
	85	2,019±0,105 ^a	0,030±0,000 ^b	1,625±0,082 ^{de}	71,920±2,397 ^{bc}	16,033±0,644 ^j	0,234±0,034 ^f	0,135±0,008 ^d

--●-- *H. coronarium* --□-- *P. arachnoideum* --▲-- *M. ovata*



(Continuação pg 37)

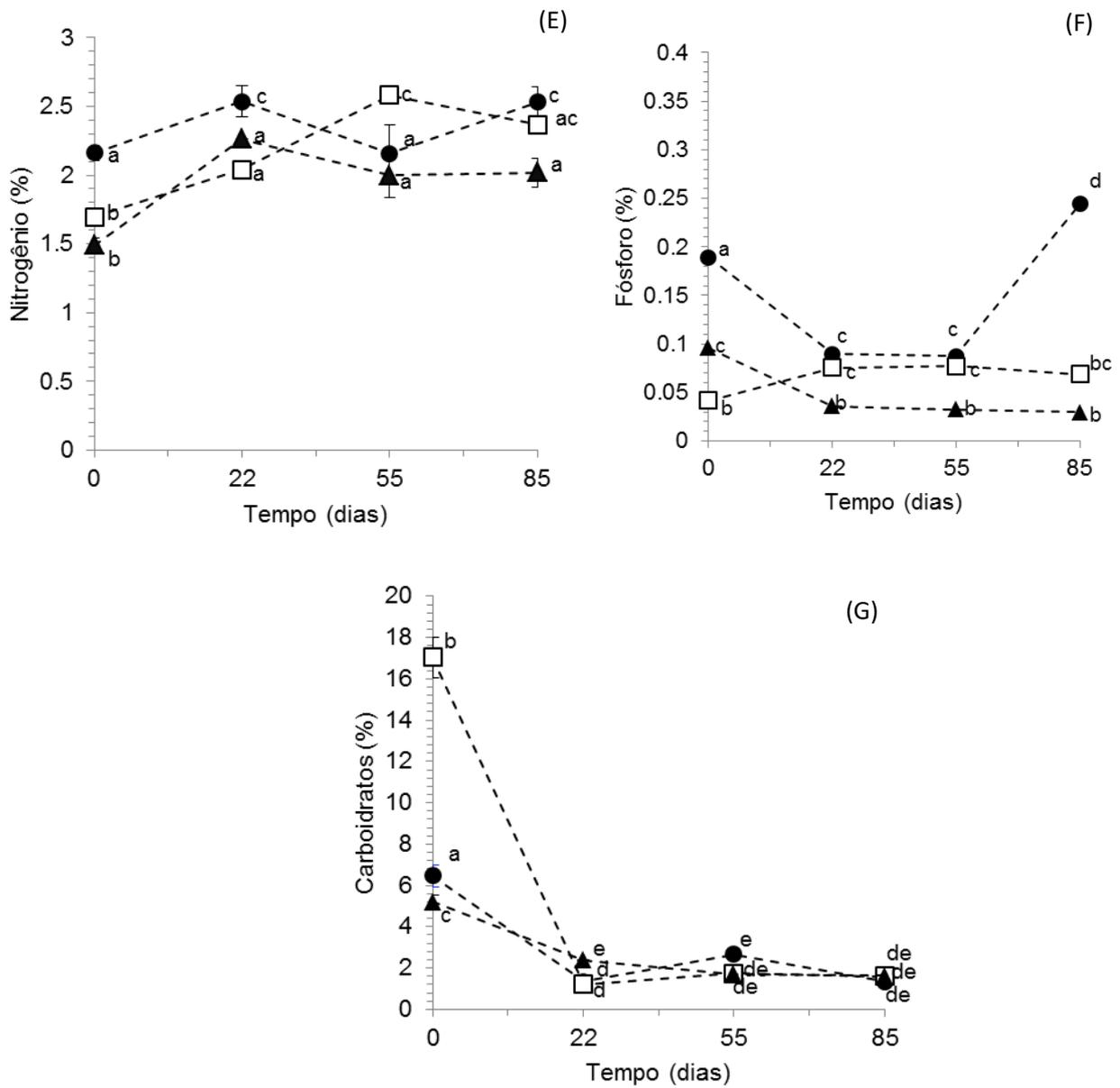


Figura 3. Porcentagem dos componentes químicos dos detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata* durante a decomposição. As letras diferentes (a, b, c, etc) indicam diferenças significativas (MANOVA seguida pelo teste *post hoc* LSD de Fisher).



Figura 4. Aspecto físico dos detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata* nos diferentes dias amostrais do experimento.

Houve diferenças também nas porcentagens de MOPF e sedimentos aderidos aos detritos entre as espécies vegetais ($F_{3, 216} = 9.19$; $p < 0.001$) e entre os dias amostrais ($F_{1, 216} = 201.69$; $p < 0.001$). O teste *post hoc* LSD de Fisher mostrou que estas diferenças foram devidas à menor quantidade de MOPF em *P. arachnoideum* (Figura 5).

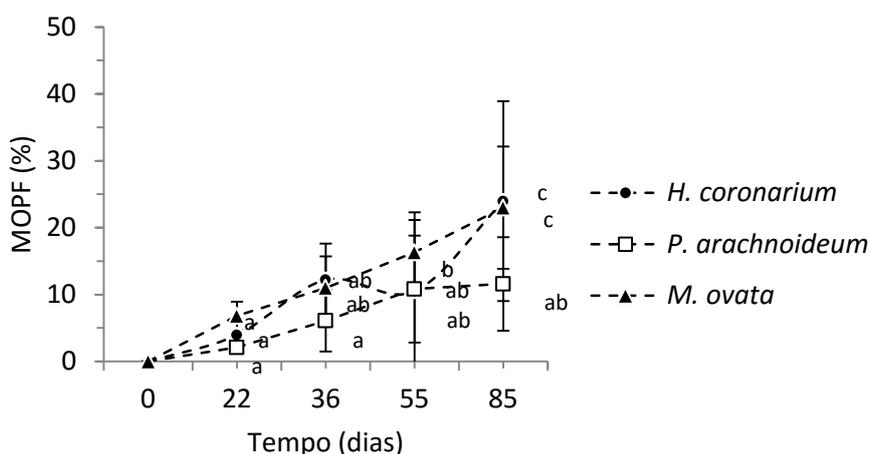


Figura 5. Porcentagem de MOPF aderida aos detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata* durante o período do experimento. As letras diferentes (a, b, c, etc) indicam diferenças significativas (ANCOVA seguida pelo teste *post hoc* LSD de Fisher).

Houve diferenças nas porcentagens de MOLC entre as espécies vegetais ($F_{2,23}=329,38$; $p < 0,001$), entre os dias amostrais ($F_{7,23}=183,10$; $p < 0,001$) e na interação entre estes dois fatores ($F_{14,23}=20,62$; $p < 0,001$). Os detritos de *M. ovata* apresentaram menor quantidade de MOLC remanescente, seguida de *H. coronarium* e *P. arachnoideum* durante todo o período do experimento (Figura 6). Considerando as diferentes frações, os detritos apresentaram uma porção considerável de compostos solúveis (MOP_L) que foram rapidamente lixiviados/consumidos nos dias iniciais. Subsequentemente, a perda de massa foi decrescendo até o final do experimento, com $78\% \pm 6$ da massa remanescente inicial para *P. arachnoideum*, $54\% \pm 14$ para *H. coronarium* e $46\% \pm 5$ para *M. ovata*. As frações refratárias e lábeis foram diferentes entre as espécies de detritos (MOP_R : $F_{3,12} = 14.42$, $p = 0.001$; MOP_L : $F_{3,12} = 18.01$, $p < 0.001$): *M. ovata* teve a maior quantidade de MOP_L e *P. arachnoideum* e *H. coronarium* a maior quantidade de MOP_R . O coeficiente de decaimento de MOP_L (k_1) não diferiu entre as espécies ($F_{3,12} = 32.79$, $p = 0.08$). Ao contrário, o coeficiente de decaimento para MOP_R (k_2) diferiu entre as espécies de detritos ($F_{3,12} = 74.03$, $p = 0.01$); *M. ovata* foi a espécie com maior coeficiente de decaimento para MOP_R (Tabela 2). Portanto, a perda de massa da espécie nativa foi maior e mais rápida do que das duas espécies invasoras (*P. arachnoideum* e *H. coronarium*).

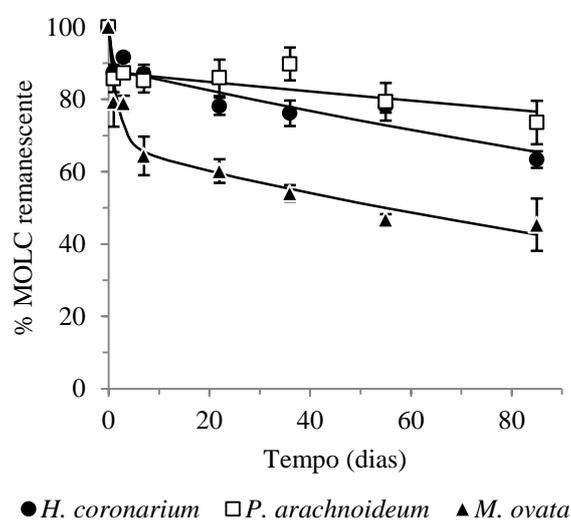


Figura 6. Porcentagem de MOLC (*ash free dry mass*) nos detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata* durante o período do experimento. As linhas indicam os dados ajustados pelo modelo cinético de primeira ordem.

Tabela 2. Valores dos parâmetros obtidos do modelo cinético usado para os detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata*. MOPL = matéria orgânica particulada lábil (% MO \pm DP); MOPR = matéria orgânica particulada refratária (% MO \pm DP); k_1 = coeficiente de mineralização e dissolução de MOP_L (dia⁻¹ \pm DP); k_2 = coeficiente de mineralização de MOP_R (dia⁻¹ \pm DP). Os valores de Chi² e coeficiente de determinação também foram apresentados.

Parâmetros	<i>H. coronarium</i>	<i>P. arachnoideum</i>	<i>M. ovata</i>
MOP _L	10.93 \pm 1.25	12.32 \pm 3.01	27.38 \pm 1.92
k_1	2.00 \pm 0.00	1.65 \pm 0.32	2.16 \pm 0.66
MOP _R	88.75 \pm 1.17	87.52 \pm 3.31	73.26 \pm 1.21
k_2	0.004 \pm 0.000	0.002 \pm 0.001	0.007 \pm 0.001
χ^2	12.55	13.68	25.00
R ²	0.91	0.80	0.96

A análise de regressão múltipla aplicada aos valores de MOPF e de composição química em relação à porcentagem de massa remanescente mostrou relação positiva entre as porcentagens de lignina e fósforo e de massa remanescente durante o período do experimento. Ao contrário, a porcentagem de massa remanescente relacionou-se negativamente com a porcentagem de MOPF aderida aos detritos (Tabela 3). Portanto, a perda de massa foi maior nos detritos com maior teor de MOPF e menores teores de lignina e fósforo.

Tabela 3. Valores de significância obtidos para a análise de regressão múltipla entre MOPF e composição química e porcentagem de massa remanescente. β = valores de beta, Erro = erro padrão de β , t = valores do teste t para cada variável, p = valores de significância do teste t .

Componentes	β	Erro	t	P
MOPF (%)	-0.628622	0.130431	-4.81956	0.001
N(%)	-0.008349	0.103165	-0.08093	0.937
P(%)	0.308292	0.130971	2.35388	0.046
CHO(%)	-0.180042	0.614408	-0.29303	0.777
FDN(%)	-0.027138	0.102392	-0.26504	0.798
LIG(%)	0.261237	0.097163	2.68865	0.027
FEN(%)	0.386586	0.675740	0.57209	0.583

Discussão

As diferenças na composição química dos detritos podem influenciar a sua colonização e, conseqüentemente, a sua decomposição (Biasi et al., 2013). Espécies vegetais com maior teor de compostos fenólicos, por exemplo, podem ter efeito repelente para a fauna colonizadora (Hepp et al., 2008). Neste estudo, o detrito de *P. arachnoideum*, espécie vegetal conhecida pelo efeito tóxico no ambiente terrestre (Silva & Silva-Matos, 2006), se destacou dos demais pelo alto teor inicial de carboidratos, fenóis e taninos. No entanto, Ardón e Pringle (2008) argumentaram que os polifenóis solúveis são rapidamente lixiviados nos primeiros dias de decomposição e são menos importantes do que os compostos estruturais na colonização e decomposição dos detritos. Os maiores teores de fósforo presentes em *H. coronarium* e *P. arachnoideum* representam maior potencial nutritivo destes detritos (Elwood et al., 1981; Ferreira et al., 2006). No entanto, as fibras, principalmente lignina, estiveram em maior proporção nestes detritos, o que os tornam mais rígidos e menos disponíveis para a microbiota e para os invertebrados fragmentadores (Boyero et al., 2012).

A MOPF pode ter sido um composto atrativo adicional para a fauna colonizadora e esteve presente em grande quantidade nos detritos de *M. ovata* e *H. coronarium*. Sua quantidade nos vários detritos possivelmente esteja relacionada às características físicas foliares (rugosidade ou presença de espículas na superfície das folhas; nutrientes) que facilitam a formação do biofilme, a instalação de material orgânico alóctone e a retenção do material autóctone que se desprende do próprio detrito em decomposição (Mathuriau & Chauvet, 2002). Este material promove *input* de nutrientes que pode aumentar a atividade microbiana (Backer III et al., 2001; Debusk & Reddy, 2005; Goya et al., 2008) e serve como fonte adicional de alimento para larvas de Chironomidae, em especial as coletoras (Hoffman, 2005).

A rápida perda de massa dos detritos tanto da espécie nativa quanto das exóticas se deve à liberação de compostos orgânicos e inorgânicos do protoplasma e das frações solúveis dos detritos, como carboidratos, taninos e polifenóis (Davis et al., 2003). Possivelmente as diferenças na perda de massa dos detritos da espécie nativa e exóticas influenciem na colonização. A substituição da espécie nativa pelas invasoras aqui analisadas e que apresentaram diferentes padrões de decaimento pode impactar a colonização pelos fragmentadores pela mudança na disponibilidade de alimento no

córrego. Royer et al. (1999) também encontraram decaimento lento de espécies invasoras e sugeriu que a invasão de zonas ripárias por espécies exóticas pode alterar a taxa de decomposição nas cabeceiras com consequentes mudanças na dinâmica de carbono orgânico carregado rio abaixo.

Diferenças na quantidade de MOLC remanescente e na colonização por invertebrados são relacionadas às características químicas de cada tipo de detrito (Dudgeon & Wu, 1999; Gonçalves et al., 2012). No presente estudo, as diferenças se explicam pela combinação de dois fatores: quantidade de materiais refratários, principalmente lignina, e presença de compostos secundários (fenóis e taninos) no detrito. Portanto, diferenças nos componentes químicos, supostamente atrativos para fragmentadores (i.e, nitrogênio, fósforo e carboidratos), tiveram menor influência na quantidade de MOLC remanescente do que os compostos refratários e alelopáticos. Isto pôde ser observado no presente estudo, pois embora os detritos de *M.ovata* tenham apresentado menores quantidades de compostos energéticos, eles perderam mais massa devido às menores quantidades de lignina e compostos fenólicos. No experimento conduzido por Gonçalves et al. (2012), com detritos de *Miconia chartacea* e *Eucalyptus grandis*, os conteúdos de fósforo e lignina foram os fatores principais que contribuíram para as diferenças na perda de massa entre as duas espécies, e o alto teor da lignina desacelerou a decomposição. Ostrosfky (1997) mostrou que a taxa de decomposição é negativamente relacionada com a concentração de lignina e fenóis totais. Isto porque estes compostos são mais rígidos ou defensivos contra flora microbiana (Mathuriau & Chauvet, 2002). Diante destas observações, é plausível afirmar que a qualidade nutricional do detrito pode influenciar na atividade microbiana e dos invertebrados fragmentadores e na perda de massa do detrito nos sistemas aquáticos (Graça & Cressa, 2010).

Pode se concluir que a composição química dos detritos analisados no presente estudo influenciou na decomposição e a qualidade nutricional dos detritos das plantas invasoras diferiu do detrito da planta nativa, principalmente na quantidade de materiais refratários e alelopáticos. A realização de estudos complementares que avaliem o efeito da composição química dos detritos invasores, em gradientes de dominância na vegetação ripária, na colonização pelas larvas de Chironomidae poderá acrescentar informações importantes sobre o funcionamento do ecossistema aquático.

Referências

- Abelho, M. (2001). From litterfall to breakdown in streams: a review. *The Scientific World*, vol. 1, p. 656-680.
- Association Of Official Agricultural Chemists. (1995). *Official Methods of Analysis of the AOAC*. 16 ed. Arlington: AOAC International, vol.1, p. 1-30.
- ASTM D2974-87-14. (2014). Standard Test Methods for Moisture, Ash, and Organic Matter of Peat and other Organic Soils, American Society for Testing & Materials, West Conshohocken, PA.
- Backer III, T. T., Lockaby, B. G., Conner, W. H., Meier, C. E., Stanturf, J. A. & Burke, M. K. (2001). Leaf litter decomposition and nutrient dynamics in four Southern forested floodplain communities. *Soil Science Society of America Journal* vol. 65, p. 1334–1347.
- Barbieri, R. & Esteves, F. A. (1991). The chemical composition of some aquatic macrophyte species and implications for the metabolism of a tropical lacustrine ecosystem Lobo Reservoir, São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia*, vol. 213, p. 133-140.
- Bianchini Jr., I. (2003). Modelos de crescimento e decomposição de macrófitas aquáticas. In: THOMAZ, S. M.; BINI, L. M. (Ed.). *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Maringá: EDUEM, p. 85–126.
- Biasi, C.; Tonin, A. M.; Restello, R. M. & Hepp, L. U. (2013). The colonization of leaf litter by Chironomidae (Diptera): The influence of chemical quality and exposure duration in a subtropical stream. *Limnologica*. vol. 43, p. 427-433.
- Boyero, L.; Bamuta, L. A.; Ratnaraiah, L.; Schmidt, K. & Pearson, R. G. (2012). Effects of exotic riparian vegetation on leaf breakdown by shredders: a tropical-temperate comparison. *Freshwater Science*, vol. 31, p. 296-303.
- Coelho-Silva, J. F. (1967). *Noções sobre Análise de Alimentos*. Viçosa: Imprensa Universitária da Universidade Rural do Estado de Minas Gerais. 70p.
- Costa, M. L. R. & Henry, R. (2010). Phosphorus, nitrogen, and carbon contents of macrophytes in lakes lateral to a tropical river (Parapanema River, São Paulo, Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 22, no. 2, p. 122-132.
- Cunha-Santino, M. B. & Bianchini Jr, I. (2000). Decomposição aeróbia e anaeróbia de *Salvinia auriculata* da lagoa do Infernã. In: SANTOS, J. E.; PIRES, J. S. R.

- (Ed.). *Estudos Integrados em Ecossistemas* - Estação Ecológica de Jatai. São Carlos: RiMa. vol. 2, p. 631-643.
- Cunha-Santino, M. B. & Bianchini Jr., I. (2006). Modelos matemáticos aplicados aos estudos de decomposição de macrófitas aquáticas. *Oecologia Brasiliensis*, Rio de Janeiro, vol. 10, no. 2, p. 154-164.
- Davis III, S. E.; Corronado-Molina, C.; Childers, D. L. & Day Junior, J. W. (2003). Temporally dependent C, N, and P dynamics associated with the decay of *Rhizophora mangle* L. leaf litter in oligotrophic mangrove wetlands of the Southern Everglades. *Aquatic Botany*, vol. 75, p. 199-215. [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00176-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00176-6)
- Debusk, W. F. & Reddy, K. R. (2005). Litter decomposition and nutrient dynamics in a phosphorus enriched everglades marsh. *Biogeochemistry*, vol. 75, p. 217–240.
- Dubois, M.; Gilles, K. A.; Hamilton, J. K.; Rebers, P. A. & Smith, F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, Washington, vol. 28, no. 3, p. 350-356.
- Dudgeon, D. & Wu, K. K. Y. (1999). Leaf litter in a tropical stream: food or substrate for macroinvertebrates? *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 146, p. 65-82.
- Elwood, J. W.; Newbold, J. W.; Trimble, A. F. & Stark, R. W. (1981). The limiting role of phosphorus in a Woodland stream ecosystem: effects of P enrichment on leaf decomposition and primary producers. *Ecology*. vol. 62, p. 146-158.
- Ferreira, V.; Gulis, V. & Graça, M. A. S. (2006). Whole-stream nitrate addition affects litter decomposition and associated fungi but not invertebrates. *Oecologia*. vol. 149, p. 718-729.
- Gerloff, G. C. & Krombholz, P. H. (1966). Tissue analyses as a measure of nutrient availability for the growth of angiosperm aquatic plants. *Limnology and Oceanography*, vol. 11, p. 529-537.
- Gerber, E.; Krebs, C.; Murrell, C.; Moretti, M.; Rocklin, R. & Schaffner, U. (2008). Exotic invasive knotweeds (*Fallopia* spp.) negatively affect native plant and invertebrate assemblages in European riparian habitats. *Biol Conserv*, vol. 141, p. 646–654.
- Gessner, M. O.; Chauvet, E. & Dobson, M. (1999). A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*, vol. 85, no. 2, p. 377-384.

- Gliessman, S. R. & Muller, C. H., (1978). The allelopathic mechanisms of dominance in bracken (*Pteridium aquilinum*) in southern California. *Journal of Chemical Ecology*, vol. 4, no. 3, p. 337-362.
- Gonçalves Jr., J. F.; Esteves, F. A. & Callisto, M. (2003) Chironomids colonization on *Nymphaea ampla* L. detritus during a degradative ecological succession experiment in a Brazilian coastal lagoon. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 15, no. 2, p. 21-27.
- Gonçalves Jr., J. F.; Graça, M. A. S. & Callisto, M., (2006). Leaf-litter breakdown in 3 streams in temperate, Mediterranean, and Tropical Cerrado Climates. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 25, no. 2, p. 344-355.
- Goya, J. F., Frangi, J. L., Perez, C. & Tea, F. D. (2008). Decomposition and nutrient release from leaf litter in Eucalyptus grandis plantations on three different soils in Entre Ríos, Argentina. *Bosque*, vol. 29, p. 217–226.
- Graça, M. (2001). The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *International Review of Hydrobiology*, vol. 86, no. 4-5, p. 383-393.
- Graça, M. A. S.; Bärlocher, F. & Gessner, M. O. (2005). *Methods to Study Litter Decomposition: Practical guide*, ed. Springer, Netherlands, 329 p.
- Graça, M. A. S. & Canhoto, C. (2006). Leaf litter processing in low order streams. *Limnetica*, vol. 25, no. 1-2, p. 1-10.
- Graça, M. A. & Cressa, C. (2010). Leaf quality of some tropical and temperate tree species as food resource for stream shredders. *Int. Rev. Hydrobiol*, vol. 95, p. 27-41.
- Hepp, L. U.; Biasi, C.; Milesi, S. V.; Veiga, F. O. & Restello, R. M. (2008). Chironomidae (Diptera) larvae associated to *Eucalyptus globulus* and *Eugenia uniflora* leaf litter in a subtropical stream (Rio Grande do Sul, Brazil). *Acta Limnológica Brasiliensia*. vol. 20, p. 345-350.
- Hladyz, S.; Abjornsson, K.; Giller, P. S. & Woodward, G. (2011). Impacts of an aggressive riparian invader on community structure and ecosystem functioning in stream food webs. *Journal of Applied Ecology*, vol. 48, p. 443-452.
- Hoffmann, A. (2005). Dynamics of fine particulate organic matter (FPOM) and macroinvertebrates in natural and artificial leaf packs. *Hydrobiologia*, vol. 549, p. 167–178.

- Leroy, C. J. & Marks, J. C. (2006). Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, vol. 51, p. 605-617.
- Makkar, H. P. S.; Bluemmel, M.; Borowy, N. K. & Becker, K. (1993). Gravimetric determination of tannins and their correlations with chemical and protein precipitation methods. *J. Sci. Food Agric.* vol. 61, p. 161-165.
- Mason, C. F. (1980). *Decomposição*. São Paulo: Editora Pedagógica e Universitária; Editora da Universidade de São Paulo, 63 p.
- Mathuriau, C. & Chauvet, E. (2002). Breakdown of leaf litter in a Neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 21, p. 384–396.
- Menéndez, M.; Descals, E.; Riera, T. & Moya, O. (2011) Leaf litter breakdown in Mediterranean streams: effect of dissolved inorganic nutrients. *Hydrobiologia*. vol. 669, p. 143-155.
- Mertens, D. R. (2002). Gravimetric determination of amylase-treated neutral detergent fiber in feeds with refluxing in beaker or crucibles: collaborative study. *Journal of AOAC International*, vol.85, p.1217-1240.
- Ostrofsky, M. L., (1997). Relationship between chemical characteristics of autumn-shed leaves and aquatic processing rates. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 16, p. 750–759.
- Press, W. H.; Teukolsky, S. A.; Vetterling, W. T. & Flannery, B. P. (1993). *Numerical recipes in C: the art of scientific computing*. New York: Cambridge University Press.
- Robertson, J. B. & Van Soest, P. J. (1981). The detergent system of analysis and its application to human foods. In: JAMES, W.P.T.; THEANDER, O. (Eds), *The Analysis of Dietary Fiber in Food*. Marcel Deller, New York, Chapter 9, p. 123-158.
- Royer, T. V.; Monaghan, M. T. & Minshall, G. W. (1999). Processing of native and exotic leaf litter in two Idaho (USA) streams. *Hydrobiologia* 400: 123–128.
- Sarruge, J. R. & Haag, H. P. (1974). *Análises Químicas em Plantas*. Piracicaba: ESALQ/USP, 56p.
- Shieh, S. H.; Hsu, C. B.; Wang, C. P. & Yang, P. S. (2007). Leaf breakdown in a subtropical stream riffle and its association with macroinvertebrates. *Zoological Studies*, vol. 46, p. 609–621.

- Silva, U. S. R. & Silva-Matos, D. M. (2006). The invasion of *Pteridium aquilinum* and the impoverishment of the seed bank in fire prone areas of Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, vol. 15, no. 9, p. 3035-3043.
- Suberkropp, K. & Chauvet, E. (1995). Regulation of leaf breakdown by fungi in streams: influence of water chemistry. *Ecology*. vol. 76, p. 1433-1445.
- Trevisan, A. & Hepp, L. U. (2007). Dinâmica de componentes químicos vegetais e fauna associada ao processo de decomposição de espécies arbóreas em um riacho do norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Neotropical Biology and Conservation*, vol. 2, no. 1, p. 55-60.
- Valdemarsen, T., Quintana, C. O., Kristensen E. & Flindt, M. R. (2014). Recovery of organic-enriched sediments through microbial degradation: implications for eutrophic estuaries. *Marine Ecology Progress Series* vol. 503, p. 41–58.
- Valery, L.; Fritz, H.; Lefeuvre, J. C. & Simberloff, D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, vol. 10, no. 8, p. 1345-1351.
- Wetzel, R. G. & Likens, G. E. (1991). *Limnological Analyses*: Springer-Verlag. 391 p.
- Wright, M. S. & Covich, A. P. (2005). The effect of macroinvertebrate exclusion on leaf breakdown rates in a tropical headwater stream. *Biotropica*, vol. 37, no. 3, p. 403-408.
- Wright, E. L.; Black, C. R.; Cheesman, A. W.; Turner, B. L. & Sjögersten, S. (2013). Impact of simulated changes in water table depth on ex situ decomposition of leaf litter from a neotropical peatland. *Wetlands*, vol. 33, p. 217–226.
- Ziller, S. R. (2000). A Estepe gramíneo-lenhosa no segundo planalto do Paraná: diagnóstico ambiental com enfoque à contaminação biológica. *Tese de Doutorado*. Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 268 p.

CAPÍTULO II

Influência da composição química foliar na colonização de detritos de *Hedychium coronarium*, *Pteridium arachnoideum* e *Magnolia ovata* por larvas de Chironomidae (Diptera)

Capítulo II

Influência da composição química foliar na colonização de detritos de *Hedychium coronarium*, *Pteridium arachnoideum* e *Magnolia ovata* por larvas de Chironomidae (Diptera)

Resumo

Mudanças na composição química foliar afetam diretamente a colonização dos detritos por diversos invertebrados. Assim, o conhecimento da relação das larvas de Chironomidae, em especial dos fragmentadores, com a composição química de detritos foliares pode fornecer importantes informações biológicas da família e do funcionamento do ecossistema aquático. Neste capítulo, foi analisada a estrutura funcional e taxonômica das larvas colonizadoras dos detritos de três espécies vegetais (*H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata*), com ênfase nas larvas fragmentadoras, durante o processo de decomposição. Além disso, foi investigada a relação entre os grupos funcionais e a composição química dos três detritos. A densidade de fragmentadores foi maior em *M. ovata* ($>0,92$ e $<17,06$ indivíduos/g MOLC) seguida de *H. coronarium* ($>0,92$ e $<9,45$) e *P. arachnoideum* ($>0,15$ e $<1,32$). Houve diferença na estrutura taxonômica: as larvas de *Stenochironomus* foram mais representativas nos detritos de *H. coronarium* ($\pm 2,3$ indiv/g MOLC) e as de *Endotribelos* em *M. ovata* (± 6 indiv/g MOLC). Diferenças na composição química dos detritos influenciaram no comportamento de colonização das larvas de Chironomidae. *P. arachnoideum* foi colonizado por poucas larvas fragmentadoras possivelmente decorrente da presença inicial de grande quantidade de compostos fenólicos. A substituição da vegetação ripária nativa por espécies de composição química foliar diferente pode alterar a colonização por larvas de Chironomidae e os processos ecossistêmicos.

Introdução

Os quironomídeos, também conhecidos como “*non biting midge*” (mosquitos não picadores), são os insetos que constituem a família Chironomidae. A família reúne 11 subfamílias, com 355 gêneros (Ashe et al., 1987) e mais de 5.000 espécies conhecidas (Zhi-Yu et al., 2011), das quais mais de 4.000 possuem larvas vivendo na água doce (Ferrington, 2008). Segundo Coffman (1995) o número de espécies estimado pode chegar a 20.000. Na região Neotropical foram relatados 109 gêneros (Ashe et al., 1987) e estimadas 1500 espécies (Fittkau & Reiss, 1979), sendo 525 espécies brasileiras (Mendes & Pinho, 2014).

A família está distribuída por todo o mundo e suas larvas utilizam grande variedade de habitats para o desenvolvimento (Frouz et al., 2003). Habitam principalmente biótopos lacustres e fluviais (Trivinho-Strixino, 2011) destacando-se dos demais insetos bentônicos pelo grande número de espécies e pela representatividade numérica (Armitage et al., 1995; Angrandi, 1996; Carvalho & Uieda, 2004; Ribeiro & Uieda, 2005; Ferrington Jr., 2008). Nos rios, riachos, nascentes, lagos, lagoas, reservatórios e brejos, as larvas possuem alta facilidade na colonização dos diferentes biótopos (Figuroa et al., 2006; Silveira et al., 2006), tais como, sedimentos (Strixino & Trivinho-Strixino, 1998; Silva et al., 1998; Anjos et al., 2011), rochas (Sanseverino et al., 1998; Trivinho-Strixino & Strixino, 1998; Leite, 2010), detritos vegetais (Roque et al., 2007; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012) e macrófitas aquáticas (Nessimian & De Lima, 1997; Dornfeld & Fonseca-Gessner, 2005; Sonoda et al., 2005; Saavedra et al., 2011), mostrando ampla faixa de condições nas quais podem viver o que reflete sua elevada capacidade adaptativa. Além disso, constituem um importante elo entre produtores e os demais níveis tróficos da cadeia alimentar (Benke, 1998).

Apesar da reconhecida importância ecológica, a família é muitas vezes negligenciada devido à grande diversidade de espécies e dificuldades na identificação dos táxons (Heino, 2005; Gonçalves et al., 2007; Gonçalves et al., 2012). Dos numerosos estudos que examinaram a fauna de macroinvertebrados associada à decomposição de detritos, poucos analisaram as larvas de quironomídeos em níveis taxonômicos mais baixos os quais permitiriam a melhor definição de seus grupos funcionais de alimentação (Grubbs et al., 1995). Nestes estudos, por exemplo, comumente se inclui a maioria dos táxons de Chironomidae no grupo dos coletores (Merrit & Cummins, 1996). Por outro lado, experimentos de colonização de detritos tem

mostrado que parcela considerável dessa fauna é composta por fragmentadores (i. e, larvas de *Endotribelos*, *Phaenopsectra*, *Stenochironomus*) (Vieira, 2008; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012; Menéndez et al., 2013). Além disso, a atividade minadora e catadora de algumas larvas pode contribuir com a decomposição de detritos (Menéndez et al., 2013). No entanto, a associação desses macroinvertebrados com o processo de decomposição não está totalmente elucidada para os ambientes tropicais (Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012), pois eles aparecem em pequenas densidades e com tamanhos menores do que aqueles encontrados em ambientes temperados (Wantzen & Wagner, 2006; Gonçalves et al., 2007).

Estudos recentes têm demonstrado que a composição química dos detritos foliares influencia na estrutura da comunidade de macroinvertebrados (Leroy & Marks, 2006; Ligeiro et al., 2010) e na ocorrência de certos grupos funcionais (Graça & Cressa, 2010; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012). No entanto, são raros os estudos avaliando a associação de larvas de quironomídeos com detritos que tenham relatado relação entre a composição do detrito e a composição da assembleia de quironomídeos (Wantzen & Wagner, 2006; Hepp et al., 2008). Diferenças estruturais e químicas nos detritos podem determinar variados graus de palatabilidade para a biota colonizadora. De fato, os componentes químicos provenientes das folhas são presumivelmente relacionados aos mecanismos de defesa da planta (Biasi et al., 2013). Lignina e celulose tornam os detritos mais rígidos e os protege contra herbivoria (Boyero et al., 2012). Os polifenóis tem efeito repelente e, portanto, dificultam a colonização faunística (Hepp et al., 2008). Muitos estudos têm documentado efeitos positivos de concentrações altas de nutrientes (nitrogênio, fósforo, carboidratos) na comunidade microbiana associada aos detritos e, conseqüentemente, na sua decomposição (Elwood et al., 1981; Ferreira et al., 2006). É esperado que concentração alta de nitrogênio inorgânico dissolvido aumente a atividade de fungos (Suberkropp & Chauvet, 1995; Menéndez et al., 2011). Portanto, detritos com teor elevado de nitrogênio e concentrações baixas de componentes que inibem a herbivoria tem o potencial de serem melhor colonizados por invertebrados (Leroy & Marks, 2006; Shieh et al., 2007; Graça & Cressa, 2010). Ao contrário, folhas com qualidade nutricional baixa (alta taxa C:N e componentes secundários) podem apresentar baixa participação de fragmentadores na decomposição (Graça & Cressa, 2010). Além disso, a atratividade de determinados tipos de detritos depende da estrutura física, do estágio de colonização da microbiota e do nível de degradação do detrito que

pode variar de acordo com o tempo de exposição no córrego (Ligeiro et al., 2010; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012).

Sabendo-se que mudanças no tipo de vegetação da zona ripária afetam diretamente a composição e a abundância dos macroinvertebrados bentônicos (Ormerod et al., 1993), o presente capítulo avaliou a colonização de detritos de duas espécies exóticas invasoras (*P. arachnoideum* e *H. coronarium*) e de uma espécie nativa (*M. ovata*) por larvas de Chironomidae durante o processo de decomposição. Devido às altas concentrações de compostos secundários e refratários nas espécies invasoras (descrito no capítulo I desta tese) foi assumido que estes detritos são mais difíceis de serem consumidos por invertebrados. Portanto, a principal hipótese para o presente capítulo é que os detritos das espécies vegetais invasoras são colonizados por menos larvas fragmentadoras do que os da nativa. Com isso, também foi avaliada a influência da composição química dos detritos na colonização pelas larvas fragmentadoras.

Material e Métodos

Coleta e tratamento das folhas

As folhas das três espécies vegetais foram coletadas de exemplares adultos e posteriormente tratadas para simular o estado de senescência natural. Para uma melhor homogeneidade das amostras, os materiais foram selecionados, descartando-se aqueles que possuíam fungos na superfície ou marcas de herbivoria. O tratamento final (simulação da senescência) consistiu na desidratação das folhas em estufa a $\pm 45^{\circ}\text{C}$ até a estabilização da massa (Graça et al., 2005).

Montagem do experimento

O experimento consistiu na incubação de cerca de 5g das folhas desidratadas dentro de frascos de polietileno de 500 ml com 220-250 pequenos furos (\emptyset médio = 0,5 cm) depositados nos leitos dos quatro riachos em áreas de remanso por 85 dias, com três réplicas por espécie de detrito, retiradas nos dias 7, 22, 36, 55 e 85 de incubação. Estes recipientes minimizam a perda de partículas foliares durante o experimento (Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012).

Procedimentos para a retirada das amostras dos córregos

As amostras foram retiradas do córrego, colocadas em sacos plásticos com água do local e transportadas ao laboratório para os procedimentos analíticos. Os detritos foram lavados em um béquer de 2 litros e as folhas cuidadosamente analisadas. Os macroinvertebrados aderidos na superfície e inseridos no mesófilo foliar foram retirados e imediatamente fixados em álcool 70%. A água do béquer foi passada em peneira ($\emptyset = 0,210$ mm) e o material retido analisado sobre bandejas transluminadas para a triagem dos invertebrados.

Identificação das larvas e caracterização dos grupos funcionais de alimentação

As larvas montadas em lâminas com meio *Hoyer* e identificadas usando chave especializada (Trivinho-Strixino, 2014). Os espécimes contabilizados foram depositados na coleção do Laboratório de Ecologia de Insetos Aquáticos (LEIA) da Universidade Federal de São Carlos. A categorização dos grupos funcionais foi feita de acordo com informações constantes na bibliografia (Cummins et al., 2005; Strixino e Trivinho-Strixino, 2006; Saito e Fonseca-Gessner, 2014) e complementada pelas análises microscópicas dos tratos digestivos (capítulo III, página 85). Com isso, foram definidas 4 categorias: coletores (incluindo catadores e filtradores), fragmentadores (minadores e cortadores), predadores e raspadores.

Análise química dos detritos

A análise da composição química dos três detritos está descrita no capítulo I.

Tratamento dos dados

Diferenças na densidade numérica total de larvas (n° de indivíduos/ g de MOLC remanescente) foram testadas através de uma MANOVA, seguida de um teste de *post hoc* Fisher LSD para múltiplas comparações, considerando as espécies vegetais e os dias amostrais como variáveis independentes. As diferenças taxonômicas foram testadas através de um GLM (*General Linear Model*), usando as densidades numéricas dos táxons ($\text{Log}(x+1)$ transformadas) como variáveis dependentes, as espécies vegetais como categóricas e o tempo como contínua.

A diversidade foi expressa pelo índice de diversidade de Brillouin, o qual é indicado quando a aleatoriedade das amostras é obtida através de experimentos

delineados com armadilhas (Magurran, 2004) e, adicionalmente, foi feito um diagrama de dispersão entre a riqueza e equitabilidade das amostras conforme indicado por Melo (2008).

Para testar diferenças na estrutura funcional da assembleia foi usada uma MANOVA/teste de Pillai trace (Scheiner, 2001; Gonçalves et al., 2012) com uma correção sequencial *post hoc* Fisher LSD para múltiplas comparações. Nesta análise, a densidade larval de cada grupo funcional foi considerada como variável dependente e a espécie do detrito e o tempo como variáveis independentes. Para testar diferenças na estrutura taxonômica do grupo dos fragmentadores, foi utilizada uma MANOVA usando as densidades transformadas ($\text{Log}(x+1)$) dos táxons como variável dependente e as espécies vegetais e o tempo como independentes.

Para investigar a influência dos componentes químicos na colonização foram feitas análises de regressões múltiplas ARMs considerando as densidades dos grupos funcionais e dos táxons de fragmentadores como variáveis dependentes e as porcentagens dos diferentes componentes químicos como independentes.

Resultados

A análise e discussão da composição química dos detritos estão apresentadas no capítulo I.

Foram contabilizados 12.491 indivíduos dos quais 8.165 larvas de Chironomidae, correspondendo a 65% da fauna total. Foram identificados 29 outros táxons de macroinvertebrados e nenhum deles era fragmentador. A densidade total de larvas de Chironomidae foi diferente entre os detritos ($F_{2,14} = 20,58$, $p < 0,001$) e dias amostrais ($F_{4,14} = 7,81$, $p < 0,001$). Na média o detrito de *M. ovata* foi colonizado por maior densidade larval seguido por *H. coronarium* e *P. arachnoideum* (Figura 1).

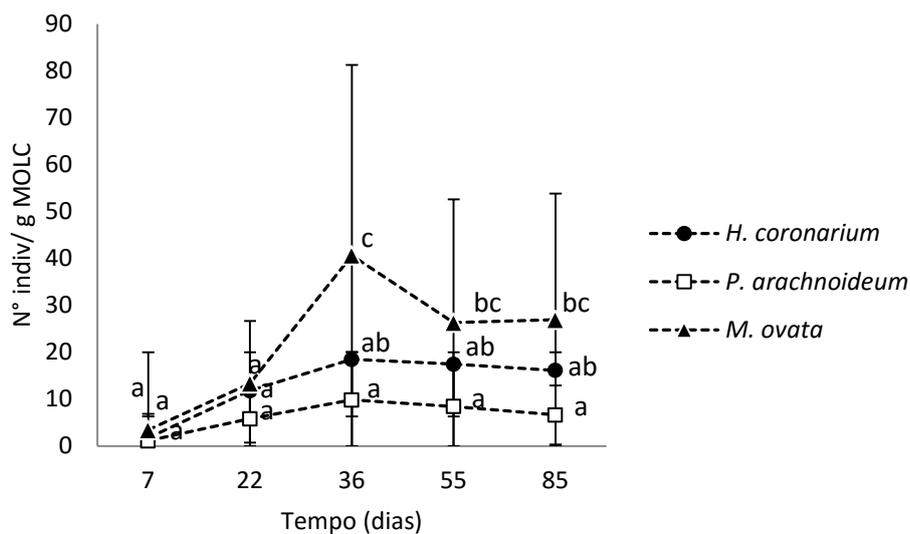


Figura 1. Densidade numérica de Chironomidae (n° indiv./g MOLC) nos detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata* durante o período de incubação. As letras a, b e c representam diferentes intervalos de confiança (MANOVA seguida de *post hoc* Fisher LSD).

A diversidade faunística foi elevada em diferentes dias amostrais para cada espécie de detrito (*P. arachnoideum* – 22 dias, *H. coronarium* – 36 dias, *M. ovata* – 55 dias). O resultado mostrou maior equitabilidade e menor riqueza no primeiro dia amostral (7 dias); menor equitabilidade e maior riqueza no 36° e 55° dias amostrais nas três espécies e no 22° dia de *M. ovata*); valores semelhantes de equitabilidade e riqueza para os detritos *M. ovata*, *H. coronarium* e *P. arachnoideum* no último dia amostral (85 dias). A maior equitabilidade no 22° dia de *P. arachnoideum* contribuiu para a maior diversidade neste dia. Nos outros detritos, a maior riqueza foi o fator que contribuiu para os diferentes valores máximos de diversidade (Figura 2).

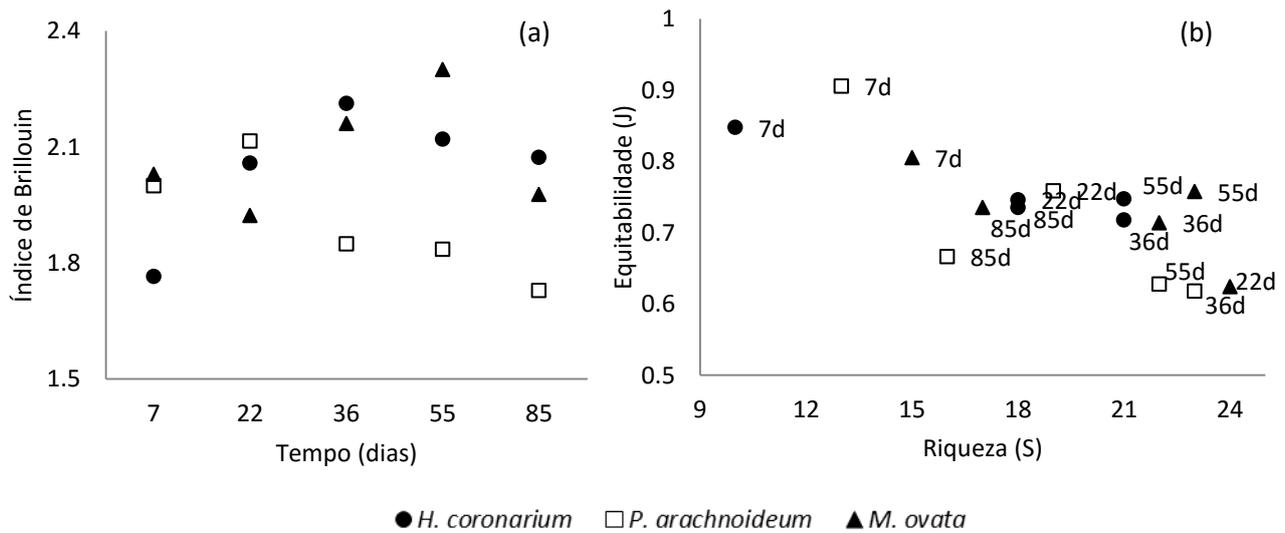


Figura 2. Índice de Brillouin (a) e diagrama de dispersão (b) da Equitabilidade (J) pela riqueza (S) durante o tempo do experimento.

A estrutura funcional da fauna diferiu entre as espécies de detritos foliares ($F_{8,32} = 12,03$; $p < 0,001$) e variou com o tempo de incubação ($F_{16,32} = 4,36$; $p < 0,001$). O teste *post hoc* Fisher LSD mostrou que a densidade de coletores foi maior nos detritos de *M. ovata* nos 36°, 55° e 85° dias de incubação. A densidade de fragmentadores foi maior nos detritos de *M. ovata* nos 22°, 36° e 55° dias em relação aos outros dois detritos. Nos detritos de *H. coronarium*, a densidade de fragmentadores foi maior do que em *P. arachnoideum* nos dias 36 e 85 do experimento. A densidade de predadores foi maior nos detritos de *M. ovata* apenas no 36° dia do experimento e a de raspadores não variou com o tempo ou espécie de detrito vegetal (Figura 3).

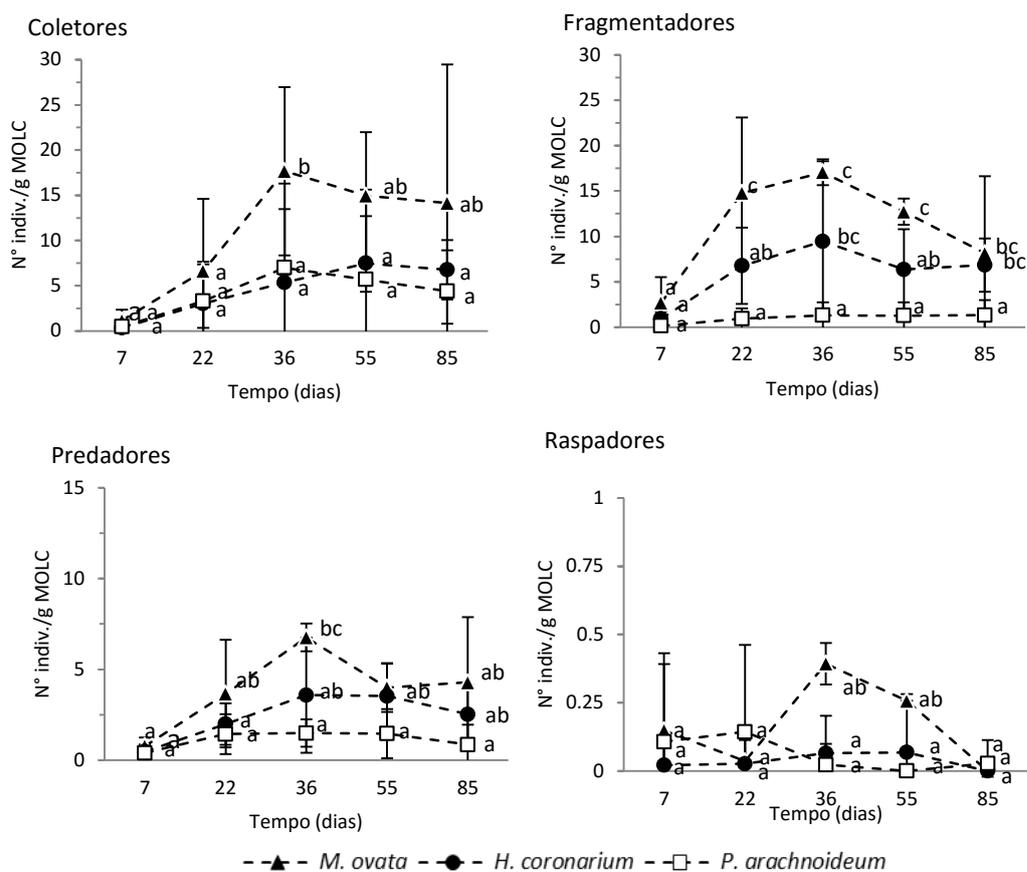


Figura 3. Densidade numérica dos grupos funcionais (N° de indivíduos/g MOLC remanescente) nos diferentes dias amostrais para os detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata*. As letras a, b e c representam diferentes intervalos de confiança (MANOVA seguida de *post hoc* Fisher LSD).

Nos detritos de *P. arachnoideum* a participação dos coletores foi maior do que dos outros grupos funcionais. A contribuição deste grupo também foi maior em *M. ovata* do que nas outras duas espécies de detritos. A contribuição dos raspadores foi pequena nas três espécies de detritos e a de fragmentadores foi semelhante em *M. ovata* e *H. coronarium* ao longo do tempo (Figura 4).

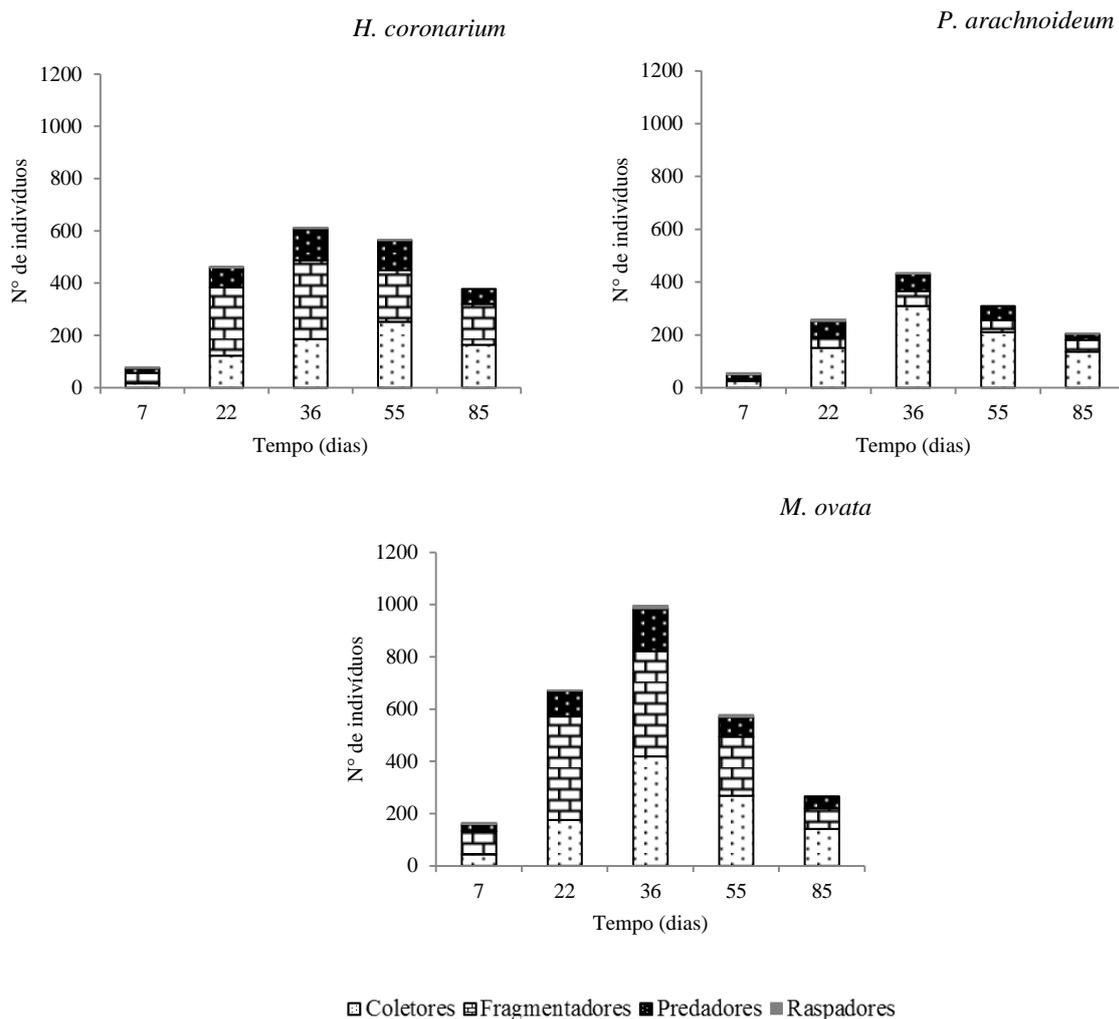


Figura 4. Participação relativa dos grupos funcionais nos detritos vegetais de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata* durante o período do experimento.

A densidade numérica das larvas de cada grupo funcional esteve relacionada com diferentes composições dos detritos. Fragmentadores relacionaram-se negativamente com lignina; coletores relacionaram-se positivamente com a MOPF aderida nas amostras; predadores negativamente com lignina, fenóis e taninos e raspadores, positivamente com MOPF e negativamente com lignina (Tabela 1).

Tabela 1. Valores de significância da análise de regressão múltipla entre os compostos químicos e densidade larval de cada grupo funcional. β = valores de beta, Erro = erro padrão de β , t = valores do teste t para cada variável, p = valores de significância do teste t .

Compostos	FRAGMENTADORES				COLETORES				PREDADORES				RASPADORES			
	β	Erro	t	p	β	Erro	t	p	β	Erro	t	p	β	Erro	t	p
MOPF (%)	0.027	0.177	0.154	0.879	0.538	0.233	2.309	0.035	0.005	0.216	0.024	0.981	0.029	0.137	0.017	0.010
N (%)	-0.563	0.269	-2.092	0.055	-0.192	0.354	-0.544	0.595	-0.546	0.309	-1.768	0.099	-0.346	0.109	-0.745	0.066
P (%)	0.090	0.239	0.379	0.711	0.060	0.314	0.192	0.851	-0.024	0.275	-0.089	0.931	0.022	0.475	0.092	0.721
CHO (%)	-0.234	0.235	-0.995	0.336	-0.084	0.310	-0.273	0.789	0.088	0.270	0.325	0.750	-0.186	0.270	-0.655	0.550
LIG (%)	-0.753	0.177	-4.250	<0.001	0.038	0.233	0.162	0.873	-0.612	0.216	-2.830	0.012	-0.658	0.216	-2.830	<0.001
FEN (%)	0.079	0.319	0.249	0.807	-0.289	0.239	-1.208	0.244	-0.499	0.217	-2.302	0.035	-0.301	0.217	0.658	0.987
TAN (%)	0.079	0.319	0.249	0.807	-0.289	0.239	-1.208	0.244	-0.499	0.217	-2.302	0.035	-0.301	0.217	0.658	0.987

A composição taxonômica diferiu entre as espécies de detritos ($F_{64,96}=1,59$; $p = 0,006$) e variou com o tempo de incubação ($F_{32,96}=5,00$; $p < 0,001$) (Tabela 2). O GLM mostrou diferenças entre as espécies vegetais nas densidades de *Beardius*, *Endotribelos*, *Chironomus*, *Phaenopsectra*, *Polypedilum* e *Stenochironomus*. Além disso, o *post hoc* Fisher LSD também mostrou diferenças nas densidades de *Ablabesmyia*, *Constempellina*, *Corynoneura*, *Labrundinia* e *Nilothauma*. As densidades larvais de *Beardius* e *Chironomus* foram maiores nos detritos de *M. ovata* em relação aos de *P. arachnoideum*. As maiores densidades de *Endotribelos* e *Polypedilum* foram observadas nos detritos de *M. ovata*, seguidos das densidades em *H. coronarium* e por último em *P. arachnoideum*. As larvas de *Phaenopsectra*, *Constempellina*, *Corynoneura*, *Labrundinia* e *Nilothauma* apresentaram maior densidade em *M. ovata* do que nas outras duas espécies de detritos as quais apresentaram densidades semelhantes. A densidade de *Ablabesmyia* foi menor nos detritos de *P. arachnoideum*. As maiores densidades de *Stenochironomus* foram observadas no detrito de *H. coronarium*, seguido de *P. arachnoideum* e *M. ovata*. O tempo de incubação influenciou nas densidades larvais de *Ablabesmyia*, *Beardius*, *Caladomyia*, *Chironomus*, *Cladopelma*, *Cryptochironomus*, *Labrundinia*, *Nilothauma*, *Paramerina*, *Stempellinella*, *Stenochironomus* e *Tanytarus* (Tabelas 3, 4 e 5).

Tabela 2. Valores de graus de liberdade (GL), significância (p) e teste *F* obtidos pelo GLM e valores de significância (p) obtidos pelo teste *post hoc* Fisher LSD para a análise da composição taxonômica dos detritos *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata* durante o tempo de incubação.

Táxons	Tempo (dias)			Espécie vegetal			<i>Post hoc</i> Fisher LSD (p)		
	GL	F	p	GL	F	P	HC vs PA	HC vs MO	MO vs PA
<i>Ablabesmyia</i>	4	6,367	0,012	2	2,256	0,108	0,004	0,250	<0,001
<i>Beardius</i>	4	22,830	<0,001	2	0,233	0,007	0,085	0,068	<0,001
<i>Caladomyia</i>	4	38,990	<0,001	2	1,002	0,368	0,964	0,069	0,061
<i>Chironomus</i>	4	5,195	0,024	2	4,774	0,009	0,509	0,075	0,014
<i>Cladopelma</i>	4	6,175	0,014	2	0,380	0,684	0,917	0,875	0,792
<i>Constempellina</i>	4	0,000	0,993	2	0,746	0,475	0,684	0,043	0,015
<i>Corynoneura</i>	4	0,259	0,611	2	0,105	0,899	0,718	0,015	0,005
<i>Cryptochironomus</i>	4	3,969	0,048	2	1,078	0,342	0,598	0,299	0,077
<i>Endotribelos</i>	4	0,109	0,741	2	21,062	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
<i>Labrundinia</i>	4	4,738	0,031	2	0,862	0,424	0,368	0,041	0,003
<i>Nilothauma</i>	4	6,780	0,010	2	0,083	0,920	0,658	0,002	<0,001
<i>Paramerina</i>	4	6,550	0,011	2	1,010	0,366	0,684	0,521	0,817
<i>Pentaneura</i>	4	3,489	0,063	2	0,037	0,963	0,118	0,229	0,005
<i>Phaenopsectra</i>	4	1,994	0,159	2	0,730	<0,001	0,987	0,004	0,004
<i>Polypedilum</i>	4	0,109	0,741	2	9,980	<0,001	0,006	<0,001	<0,001
<i>Stempellinella</i>	4	9,137	0,002	2	1,254	0,287	0,695	0,484	0,271
<i>Stenochironomus</i>	4	11,193	0,001	2	6,685	0,001	<0,001	<0,001	0,024
<i>Tanytarsus</i>	4	30,893	<0,001	2	0,546	0,580	0,983	0,017	0,016

Tabela 3. Densidade de larvas (n. indiv/ g. MOLC) e grupos funcionais de alimentação (GF) dos táxons de Chironomidae nos detritos de *H. coronarium* durante o período do experimento. COL = Coletores (catadores e filtradores), FRA = Fragmentadores (minadores e cortadores), PRE = Predadores, RAS = Raspadores.

Táxons	GF	<i>H. coronarium</i>				
		7 dias	22 dias	36 dias	55 dias	85 dias
<i>Caladomyia</i> Säwedall 1981	COL	-	1.372 ± 3.662	3.304 ± 6.158	5.307 ± 6.318	4.781 ± 2.865
<i>Chironomus</i> Meigen 1803	COL	0.146 ± 0.273	0.052 ± 0.116	0.072 ± 0.227	-	0.082 ± 0.162
<i>Cladopelma</i> Kieffer 1921	COL	-	-	0.028 ± 0.087	0.382 ± 0.947	0.110 ± 0.331
<i>Constempellina</i> Brundin 1947	COL	-	0.051 ± 0.114	0.029 ± 0.092	0.027 ± 0.085	-
<i>Corynoneura</i> Winnertz 1846	COL	0.105 ± 0.130	0.706 ± 0.690	0.709 ± 0.994	0.347 ± 0.448	0.209 ± 0.336
<i>Cricotopus</i> v. d. Wulp	COL	-	-	-	-	0.088 ± 0.263
<i>Cryptochironomus</i> Kieffer 1918	COL	0.062 ± 0.156	0.187 ± 0.461	0.071 ± 0.226	-	-
<i>Fissimentum</i> Cranston Nolte 1996	COL	-	-	-	0.305 ± 0.687	0.037 ± 0.110
<i>Nanocladius</i> Kieffer 1913	COL	0.021 ± 0.073	0.026 ± 0.086	0.173 ± 0.457	0.101 ± 0.321	-
<i>Nilothauma</i> Kieffer 1921	COL	-	-	0.115 ± 0.279	0.115 ± 0.266	0.075 ± 0.148
<i>Rheotanytarsus</i> Thienemann Bause 1913	COL	-	-	-	0.034 ± 0.107	-
<i>Stempellina</i> Thienemann Bause 1913	COL	-	-	0.028 ± 0.087	0.029 ± 0.090	-
<i>Stempellinella</i> Brundin 1947	COL	-	0.026 ± 0.086	0.030 ± 0.094	-	0.251 ± 0.323
<i>Tanytarsus</i> v. d. Wulp 1874	COL	-	0.604 ± 0.980	0.797 ± 0.789	0.838 ± 0.707	1.134 ± 0.664
<i>Beardius</i> Reiss Sublette 1985	FRA	-	0.150 ± 0.321	1.326 ± 2.414	2.985 ± 4.723	1.011 ± 0.749
<i>Endotribelos</i> Grodhaus 1987	FRA	0.437 ± 0.606	3.714 ± 4.175	4.398 ± 7.355	1.066 ± 1.539	2.509 ± 2.278
<i>Phaenopsectra</i> Kieffer 1921	FRA	-	-	-	-	0.073 ± 0.220
<i>Polypedillum</i> Kieffer 1912	FRA	0.480 ± 0.619	0.829 ± 0.981	1.232 ± 1.747	0.252 ± 0.307	0.748 ± 0.728
<i>Stenochironomus</i> Kieffer 1919	FRA	-	2.072 ± 1.980	2.500 ± 2.573	2.051 ± 2.136	2.498 ± 1.820
<i>Ablabesmyia</i> Johannsen 1905	PRE	0.125 ± 0.130	0.767 ± 0.872	2.042 ± 2.235	1.687 ± 1.726	1.276 ± 1.438
<i>Fittkaumya</i> Karunakaran 1969	PRE	-	0.026 ± 0.085	-	0.027 ± 0.085	-
<i>Labrundinia</i> Fittkau 1962	PRE	0.082 ± 0.160	0.286 ± 0.360	0.542 ± 1.130	0.517 ± 1.006	0.617 ± 0.505
<i>Larsia</i> Fittkau 1962	PRE	-	0.027 ± 0.089	0.071 ± 0.226	0.034 ± 0.107	-
<i>Monopelopia</i> Fittkau 1962	PRE	-	-	0.110 ± 0.267	-	-
<i>Paramerina</i> Fittkau 1962	PRE	-	-	-	0.029 ± 0.090	0.037 ± 0.110
<i>Pentaneura</i> Phillipi 1865	PRE	0.269 ± 0.326	0.881 ± 0.724	0.812 ± 1.012	1.235 ± 1.228	0.596 ± 0.549
<i>Onconeura</i> Andersen Sæter 2005	RAS	0.021 ± 0.073	0.026 ± 0.087	0.065 ± 0.137	0.068 ± 0.214	-

Tabela 4. Densidade de larvas (n. indiv/ g. MOLC) e grupos funcionais de alimentação dos táxons de Chironomidae nos detritos de *P. arachnoideum* durante o período do experimento. Legenda como na tabela 3.

Táxons	GF	<i>P. arachnoideum</i>				
		7 dias	22 dias	36 dias	55 dias	85 dias
<i>Caladomyia</i> Säwedall 1981	COL	0.132 ± 0.199	1.468 ± 2.875	5.140 ± 8.823	4.093 ± 6.131	2.998 ± 3.838
<i>Chironomus</i> Meigen 1803	COL	0.045 ± 0.099	0.050 ± 0.165	0.046 ± 0.101	0.029 ± 0.091	-
<i>Cladopelma</i> Kieffer 1921	COL	-	-	0.045 ± 0.099	0.179 ± 0.473	0.145 ± 0.247
<i>Constempellina</i> Brundin 1947	COL	-	0.022 ± 0.074	-	-	-
<i>Corynoneura</i> Winnertz 1846	COL	0.045 ± 0.099	0.551 ± 0.575	0.787 ± 0.830	0.268 ± 0.374	0.118 ± 0.152
<i>Cricotopus</i> v. d. Wulp	COL	-	-	0.116 ± 0.384	0.054 ± 0.113	0.028 ± 0.090
<i>Cryptochironomus</i> Kieffer 1918	COL	0.085 ± 0.283	0.024 ± 0.080	0.046 ± 0.103	0.029 ± 0.091	-
<i>Fissimentum</i> Cranston Nolte 1996	COL	-	-	0.045 ± 0.148	0.025 ± 0.079	-
<i>Nanocladius</i> Kieffer 1913	COL	0.022 ± 0.072	0.093 ± 0.235	0.229 ± 0.332	0.108 ± 0.140	0.138 ± 0.266
<i>Nilothauma</i> Kieffer 1921	COL	-	0.022 ± 0.074	0.046 ± 0.152	0.025 ± 0.079	0.062 ± 0.195
<i>Parakiefferiella</i> Thienemann 1936	COL	-	-	0.046 ± 0.102	-	-
<i>Rheotanytarsus</i> Thienemann Bause 1913	COL	-	0.024 ± 0.078	-	0.029 ± 0.091	-
<i>Stempellinella</i> Brundin 1947	COL	-	0.047 ± 0.157	0.068 ± 0.116	0.054 ± 0.114	0.028 ± 0.088
<i>Tanytarsus</i> v. d. Wulp 1874	COL	0.132 ± 0.164	1.005 ± 1.107	0.380 ± 0.471	0.795 ± 0.842	0.882 ± 0.755
<i>Beardius</i> Reiss Sublette 1985	FRA	-	0.178 ± 0.438	0.526 ± 0.965	0.242 ± 0.420	0.705 ± 0.988
<i>Endotribelos</i> Grodhaus 1987	FRA	0.024 ± 0.079	0.088 ± 0.162	0.112 ± 0.230	0.025 ± 0.079	0.028 ± 0.088
<i>Phaenopsectra</i> Kieffer 1921	FRA	-	-	-	0.027 ± 0.085	0.028 ± 0.088
<i>Polypedillum</i> Kieffer 1912	FRA	0.129 ± 0.354	0.067 ± 0.115	0.158 ± 0.253	0.161 ± 0.184	0.337 ± 0.523
<i>Stenochironomus</i> Kieffer 1919	FRA	-	0.605 ± 1.241	0.505 ± 1.160	0.818 ± 1.296	0.227 ± 0.344
<i>Ablabesmyia</i> Johannsen 1905	PRE	0.021 ± 0.071	0.162 ± 0.234	0.518 ± 0.472	0.595 ± 0.743	0.423 ± 1.076
<i>Djalmabatista</i> Fittkau 1968	PRE	-	-	0.068 ± 0.163	0.027 ± 0.085	0.031 ± 0.098
<i>Labrundinia</i> Fittkau 1962	PRE	0.154 ± 0.346	0.387 ± 0.661	0.342 ± 0.469	0.217 ± 0.254	0.140 ± 0.149
<i>Larsia</i> Fittkau 1962	PRE	0.022 ± 0.072	-	0.070 ± 0.165	-	-
<i>Monopelopia</i> Fittkau 1962	PRE	-	-	0.045 ± 0.148	-	-
<i>Paramerina</i> Fittkau 1962	PRE	-	0.024 ± 0.079	-	0.079 ± 0.174	-
<i>Pentaneura</i> Phillipi 1865	PRE	0.202 ± 0.216	0.860 ± 0.774	0.451 ± 0.480	0.543 ± 0.513	0.260 ± 0.368
<i>Onconeura</i> Andersen Sæter 2005	RAS	0.107 ± 0.285	0.143 ± 0.318	0.023 ± 0.076	-	0.027 ± 0.086

Tabela 5. Densidade de larvas (n. indiv/ g. MOLC) e grupos funcionais de alimentação dos táxons de Chironomidae nos detritos de *M. ovata* durante o período do experimento. Legenda como na tabela 3.

Táxons	GF	<i>M. ovata</i>				
		7 dias	22 dias	36 dias	55 dias	85 dias
<i>Caladomyia</i> Säwedall 1981	COL	0.203 ± 0.348	3.242 ± 5.329	11.416 ± 18.661	7.995 ± 8.608	10.688 ± 13.554
<i>Chironomus</i> Meigen 1803	COL	0.294 ± 0.573	0.800 ± 1.506	-	0.137 ± 0.323	-
<i>Cladopelma</i> Kieffer 1921	COL	-	-	0.130 ± 0.224	0.319 ± 0.560	-
<i>Constempellina</i> Brundin 1947	COL	-	0.078 ± 0.174	0.413 ± 1.083	0.397 ± 0.930	-
<i>Corynoneura</i> Winnertz 1846	COL	0.375 ± 0.707	0.958 ± 1.414	1.446 ± 2.437	1.099 ± 1.200	0.933 ± 1.120
<i>Cricotopus</i> v. d. Wulp	COL	-	0.035 ± 0.117	-	-	-
<i>Cryptochironomus</i> Kieffer 1918	COL	0.181 ± 0.429	0.173 ± 0.470	0.212 ± 0.499	0.050 ± 0.164	0.046 ± 0.151
<i>Fissimentum</i> Cranston Nolte 1996	COL	-	-	-	2.604 ± 4.556	-
<i>Nanocladius</i> Kieffer 1913	COL	0.088 ± 0.218	0.117 ± 0.200	0.524 ± 0.639	0.084 ± 0.279	-
<i>Nilothauma</i> Kieffer 1921	COL	-	0.118 ± 0.280	0.538 ± 1.107	0.425 ± 0.649	0.447 ± 0.671
<i>Onconeura</i> Andersen Sæter 2005	COL	0.148 ± 0.283	0.035 ± 0.117	0.393 ± 0.771	0.257 ± 0.852	-
<i>Parakiefferiella</i> Thienemann 1936	COL	-	-	0.361 ± 1.198	0.184 ± 0.609	0.048 ± 0.160
<i>Parametricnemos</i> Goetghebuer 1932	COL	-	-	0.072 ± 0.240	-	-
<i>Rheotanytarsus</i> Thienemann Bause 1913	COL	-	0.078 ± 0.174	-	-	-
<i>Stempellina</i> Thienemann Bause 1913	COL	-	-	0.037 ± 0.123	0.096 ± 0.215	-
<i>Stempellinella</i> Brundin 1947	COL	-	0.040 ± 0.131	0.116 ± 0.199	0.141 ± 0.328	0.094 ± 0.212
<i>Tanytarsus</i> v. d. Wulp 1874	COL	-	0.983 ± 1.233	2.404 ± 2.473	1.425 ± 1.781	1.889 ± 1.472
<i>Beardius</i> Reiss Sublette 1985	FRA	0.087 ± 0.158	0.866 ± 1.611	3.415 ± 5.178	4.099 ± 7.860	4.699 ± 6.387
<i>Endotribelos</i> Grodhaus 1987	FRA	1.154 ± 1.026	11.107 ± 7.616	9.937 ± 6.929	5.564 ± 6.751	2.046 ± 2.261
<i>Phaenopsectra</i> Kieffer 1921	FRA	0.057 ± 0.134	0.114 ± 0.379	0.115 ± 0.276	0.597 ± 1.229	0.214 ± 0.708
<i>Polypedillum</i> Kieffer 1912	FRA	1.381 ± 2.158	2.683 ± 3.700	3.432 ± 4.958	2.417 ± 2.797	1.188 ± 0.803
<i>Stenochironomus</i> Kieffer 1919	FRA	-	-	0.166 ± 0.321	0.045 ± 0.149	-
<i>Ablabesmyia</i> Johannsen 1905	PRE	0.174 ± 0.278	1.755 ± 1.967	4.034 ± 3.930	2.305 ± 2.725	1.251 ± 1.601
<i>Denopelopia</i> Roback & Rutter 1988	PRE	-	0.038 ± 0.126	-	-	-
<i>Djalmabatista</i> Fittkau 1968	PRE	0.088 ± 0.158	0.071 ± 0.157	-	-	0.215 ± 0.414
<i>Fittkaomyia</i> Karunakaran 1969	PRE	0.029 ± 0.101	0.071 ± 0.234	-	0.045 ± 0.148	-
<i>Labrundinia</i> Fittkau 1962	PRE	0.346 ± 0.485	0.424 ± 0.601	1.071 ± 1.457	0.745 ± 1.168	1.254 ± 1.811
<i>Larsia</i> Fittkau 1962	PRE	-	0.032 ± 0.106	0.130 ± 0.432	-	-
<i>Monopelopia</i> Fittkau 1962	PRE	-	0.034 ± 0.113	-	-	-
<i>Nilotanypus</i> Kieffer 1923	PRE	-	-	-	-	0.041 ± 0.136
<i>Paramerina</i> Fittkau 1962	PRE	-	-	-	-	0.148 ± 0.366
<i>Pentaneura</i> Phillipi 1865	PRE	0.144 ± 0.231	1.238 ± 0.994	1.523 ± 1.921	0.904 ± 0.804	1.378 ± 1.230
<i>Onconeura</i> Andersen Sæter 2005	RAS	0.148 ± 0.283	0.035 ± 0.117	0.393 ± 0.771	0.257 ± 0.852	-

A estrutura taxonômica do grupo dos fragmentadores variou entre as espécies de detritos ($F_{10,30}=8,28$; $p < 0,001$). As larvas de *Beardius* apresentaram maiores densidades nos detritos de *M. ovata* a partir do 36° dia do experimento e densidades semelhantes nas outras duas espécies de detritos durante todo o período do experimento. *Endotribelos* apresentou as maiores densidades nos detritos de *M. ovata* nos 22° e 36° dias do experimento, seguidas dos 22° e 36° dias em *H. coronarium* e 55° dia em *M. ovata* e baixas densidades nos detritos de *P. arachnoideum* durante todo o período do experimento. Em *M. ovata* se destacaram *Phaenopsectra* apenas no 55° dia e *Polypedilum* nos 36° e 55°. *Stenochironomus* apresentou maiores densidades larvais nos detritos de *H. coronarium* a partir do 22° dia do experimento; densidades intermediárias nos detritos de *P. arachnoideum* e baixas densidades em *M. ovata* durante todo o

período (Figura 4). A estrutura da comunidade variou com o tempo de incubação em cada detrito ($F_{20,30}=5,9$; $p < 0,001$). Nos detritos de *H. coronarium*, as larvas de *Endotribelos* e *Stenochironomus* apresentaram maior densidade nos dias 22, 36 e 85 do experimento e as de *Beardius* e *Stenochironomus* no 55º dia. Nos detritos de *P. arachnoideum* todos os grupos de fragmentadores tiveram baixa densidade durante todo o período do experimento. Nos detritos de *M. ovata*, as larvas de *Endotribelos* se destacaram das demais pelas altas densidades desde o 22º dia do experimento e a densidade de *Beardius* aumentou a partir do 36º dia do experimento ultrapassando a de *Endotribelos* no 85º dia (Figura 5).

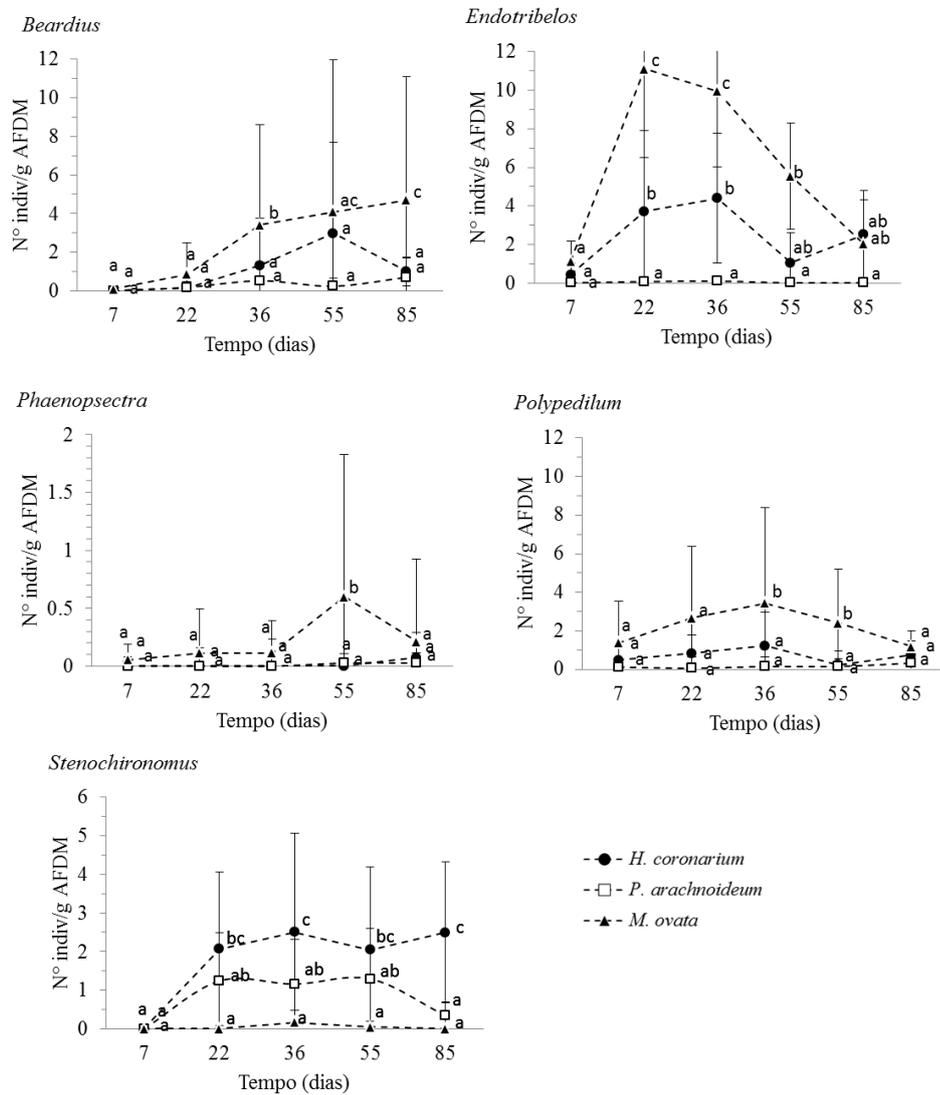


Figura 4. Densidades numéricas (Nº de indivíduos/ g MOLC remanescente) dos táxons fragmentadores de Chironomidae nos detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata* durante o período do experimento.

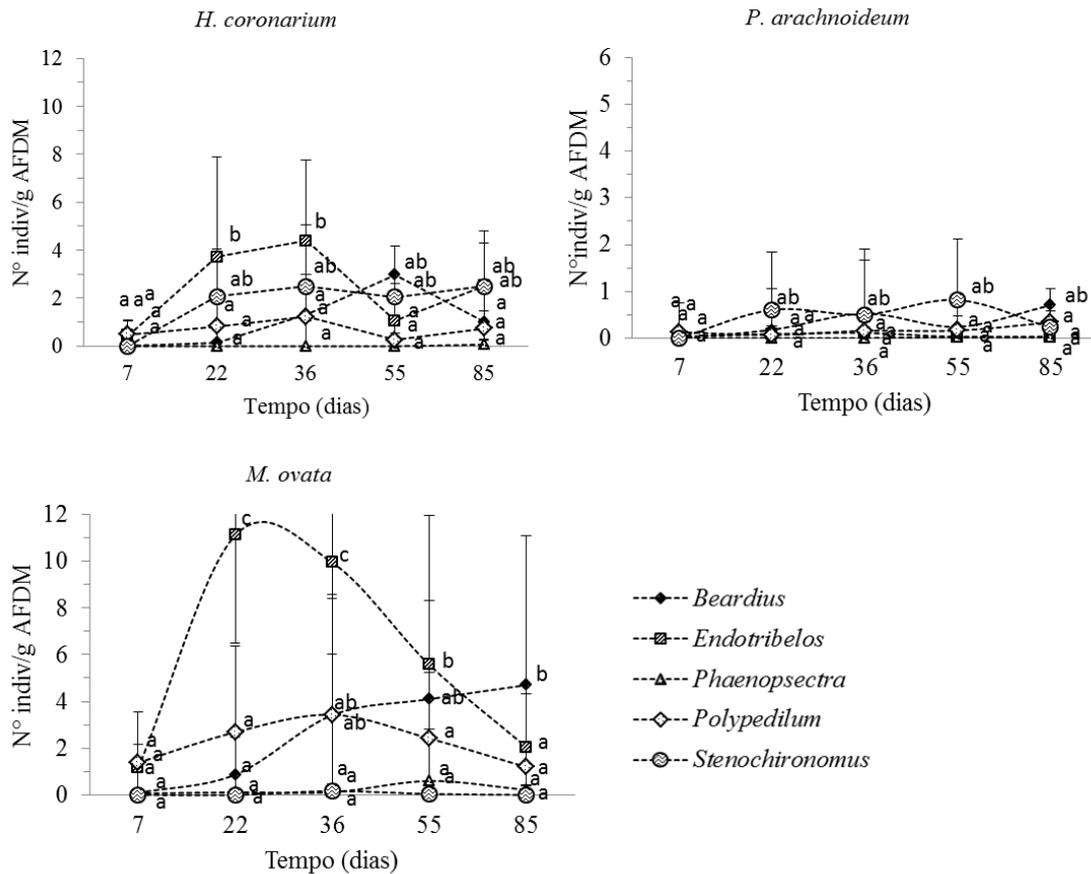


Figura 5. Distribuição dos táxons fragmentadores nos detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata* durante o tempo de incubação.

Discussão

Segundo alguns autores (e.g. Gessner et al., 1999 e Dudgeon & Wu, 1999), se observam as maiores densidades e diversidades de macroinvertebrados depois de um mês da decomposição do detrito em riachos. Este fato também foi observado para as larvas de Chironomidae nas três espécies de detritos analisadas no presente estudo. Esta parece ser uma tendência geral que pode ser explicada pela relação entre a colonização por invertebrados e o condicionamento dos detritos pela comunidade microbiana (Gonçalves et al., 2012). A maior densidade total de larvas no detrito de *M. ovata* indica ser este importante fonte de alimento, possivelmente por suportar uma ampla comunidade microbiana (Casey & Kendall, 1996; Stockley et al., 1998; Dudgeon & Wu, 1999; Gonçalves et al., 2012). Este detrito também exibiu a melhor combinação química para a colonização pelas larvas de Chironomidae (menores quantidades dos compostos relacionados negativamente com os fragmentadores, predadores e raspadores

e grande quantidade de compostos relacionados positivamente com coletores e raspadores).

A matéria orgânica aderida aos detritos promove um *input* de nutrientes que pode aumentar a atividade microbiana (Backer III et al., 2001; Debusk & Reddy, 2005; Goya et al., 2008) e serve como fonte alimentar para larvas de quironomídeos, em especial coletoras (Hoffman, 2005). A participação elevada de coletores observada nos três detritos, possivelmente decorreu da grande quantidade de matéria orgânica aderida nas superfícies. Assim, a relação positiva entre coletores e quantidade de MOPF observada neste estudo ficou mais evidenciada em *M. ovata*, pois este detrito apresentou grande quantidade de matéria orgânica aderida e também alta densidade de coletores (Ex.: *Chironomus*, *Constempellina*, *Corynoneura* e *Nilothauma*). Tonin et al. (2014) também relacionaram a alta densidade de coletores com a disponibilidade de MOPF aderida aos detritos como fonte alimentar, principalmente em folhas que se decompõem mais rapidamente. Além disso, esses autores sugeriram que as larvas poderiam usar o detrito como substrato para captar MOPF proveniente de recurso externo, pois encontraram elevada densidade de coletores quando o detrito ainda não apresentava sinais de degradação. No presente estudo, ao comparar os coletores com os outros grupos funcionais, sua maior participação no detrito de *P. arachnoideum* pode ser devido à MOPF alóctone aderida, já que este detrito não apresentou sinais de degradação evidentes.

Os compostos fenólicos solúveis são liberados nos dias iniciais da decomposição (Davis et al., 2003) e a proporção de materiais refratários, tais como lignina, aumenta conforme os componentes mais facilmente degradados são eliminados (Gonçalves et al., 2012). A maior densidade de larvas predadoras no período intermediário do experimento em *M. ovata* evidencia a relação negativa encontrada entre este grupo e estes compostos. Provavelmente a combinação da perda inicial de fenóis com o aumento final de materiais refratários tenha facilitado a presença de maior número de presas nos detritos de *M. ovata* caracterizando, assim, uma relação indireta. Além disso, sabe-se que nem todos os invertebrados que colonizam os detritos foliares os usam como recurso alimentar (Ramseyer & Marchese, 2009). Portanto, as larvas predadoras poderiam utilizar os detritos como substrato temporário, servindo também como local de assentamento ou refúgio.

Pelo fato de os fragmentadores utilizarem os detritos foliares como recurso alimentar, a relação negativa encontrada para este grupo com a lignina justifica-se por

este composto tornar os detritos mais rígidos e, portanto, menos disponíveis para seu consumo pelas larvas (Boyero et al., 2012). Este grupo parece ter sido fortemente atraído pelos detritos de *M. ovata*, no entanto, como será visto nos capítulos III e IV, a maior densidade de larvas fragmentadoras no detrito não implica necessariamente no consumo estrito dos tecidos vegetais da espécie. As larvas consideradas fragmentadoras facultativas, por suas características de onívoras oportunistas (Berg, 1995; Reuss et al., 2014), podem ter sido atraídas pelo detrito, mas ter consumido também outros recursos ali disponíveis. A densidade de larvas fragmentadoras, assim como dos outros grupos, em *P. arachnoideum* foi extremamente baixa em relação aos outros detritos. Isto porque este detrito apresentou a pior combinação química para a colonização, com maior quantidade de lignina, fenóis e taninos. Os compostos químicos secundários e estruturais são conhecidos por tornarem os detritos menos palatáveis aos invertebrados além de inibir a colonização pelos microrganismos decompositores (Ardón & Pringle, 2008; Boyero et al., 2012). Alguns estudos mostraram também uma relação negativa entre polifenóis em folhas de *Eucalyptus grandis* e invertebrados (Trevisan & Hepp, 2007) e entre os polifenóis de *Eucalyptus globulosus* e *Eugenia uniflora* e larvas de Chironomidae (Hepp et al., 2008). No entanto, Ardón e Pringle (2008) argumentam que pelo fato dos polifenóis serem rapidamente lixiviados nos primeiros dias de decomposição, eles possuem importância menor do que os compostos estruturais na colonização e decomposição. No presente estudo, tanto os detritos de *P. arachnoideum* como os de *H. coronarium* apresentaram grande quantidade de lignina, diferenciando-se principalmente na maior quantidade inicial de fenóis e taninos dos detritos de *P. arachnoideum*. Como *H. coronarium* apresentou maior densidade de fragmentadores, é plausível considerar que altas concentrações iniciais de fenóis e taninos poderiam retardar o processo de colonização. Esta característica pode estar indicando que o detrito de *P. arachnoideum* representa um recurso em longo prazo porque é mais estável do que os detritos altamente nutritivos (Haapala et al., 2001).

Além da composição química dos detritos, as adaptações das larvas para o forrageamento e sua história de vida podem ter influenciado na sua associação com os detritos vegetais. *Stenochironomus*, por exemplo, esteve em maior densidade em *H. coronarium* mesmo com este detrito apresentando alta quantidade de lignina. Estas larvas, tipicamente minadoras, se caracterizam por construir galerias no interior de troncos e folhas submersos (Borkent, 1984; Trivinho-Strixino & Strixino, 1998), têm mandíbulas e mento fortes e esclerosados (Trivinho-Strixino, 2011) e enzimas e uma

microbiota no trato digestivo que pode digerir lignina (Koroiva et al., 2013). A disposição paralela das fibras de *H. coronarium* podem também ter facilitado a colonização por *Stenochironomus*, diferente de *M. ovata* cujas fibras estão dispostas de maneira reticular. Nos detritos de *M. ovata*, a maior densidade de larvas foi de *Endotribelos*, as quais são conhecidas pela alta plasticidade alimentar e mostram preferência por materiais vegetais menos refratários (“moles”), sendo comuns no interior de frutos (Roque & Trivinho-Strixino, 2008) e folhas de fácil degradação (Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012). *Endotribelos*, juntamente com *Polypedilum* e *Phaenopsectra* foram também os táxons fragmentadores abundantes em experimentos de decomposição de detritos realizados na Argentina (Galizzi & Marchese, 2007; Ramseyer; Marchese, 2009).

A colonização pela comunidade de Chironomidae exibe uma clara organização temporal controlada por alterações químicas na qualidade do detrito remanescente que podem regular a sequência dos táxons na comunidade (Biasi et al., 2013). Os detritos vegetais aqui estudados apresentaram densidades numéricas de larvas, diversidade e estrutura funcional que mudaram durante o tempo de incubação, sugerindo que o processo de sucessão ecológica heterotrófica controlou o desfecho da colonização (Ligeiro et al., 2010; Gonçalves et al., 2012). No presente experimento, inicialmente, as três espécies de detritos mostraram altas concentrações de lignina e polifenóis que podem ter limitado o acesso das larvas a importantes nutrientes (i. e. nitrogênio, fósforo e carboidratos). Durante o período intermediário, a lignina poderia estar mais disponível para a fragmentação porque os polifenóis presentes nos detritos foliares já haviam sido perdidos para o ambiente. Se mais nutrientes se tornam disponíveis, a densidade poderia aumentar após 36 dias nas três espécies de detritos, provavelmente porque haveria maior matéria orgânica disponível para os fragmentadores e atividade microbiana (Gonçalves et al., 2003).

A perda da vegetação ripária nativa decorrente de desmatamentos, invasão por plantas exóticas, práticas de cultivo inadequadas podem ter efeitos negativos, neutros ou positivos no fluxo da cadeia alimentar dependendo do grau, direção e das diferenças químicas entre as novas espécies vegetais e nativas (Hladyz et al., 2011). Neste estudo, pôde-se concluir que as diferenças na composição química dos detritos influenciaram na colonização pelas larvas de Chironomidae em aspectos como densidade, participação dos grupos funcionais e estrutura taxonômica. Além disso, verificou-se que a qualidade nutricional dos detritos pode ter determinado a sucessão das larvas. Como os

quironomídeos fragmentadores são observados em altas densidades associados aos detritos vegetais, deveriam ser considerados como co-participantes do processo de decomposição. No entanto, a influência no uso dos detritos como recurso alimentar e na cinética da decomposição não podem ser avaliados apenas pela presença das larvas. Estes aspectos poderão ser melhor avaliados em estudos sobre o comportamento alimentar e experimentos de decomposição na presença e ausência das larvas.

Referências

- Angrandi, T. R. (1996). Inter-habitat variation in benthic community structure, function and organic matter storage in 3 Appalachian headwater streams. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 15, no. 1, p. 42-63.
- Anjos, A. F.; Takeda, A. M. & Pinha, G. D. (2011). Distribuição espacial e temporal das larvas de Chironomidae em diferentes ambientes do complexo – rio Baía do Mato Grosso do Sul, Brasil. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, vol. 33, no. 4. p. 417-426.
- Ardón, M. & Pringle, C. M. (2008). Do secondary compounds inhibit microbial and insect mediated leaf breakdown in a tropical rainforest stream, Costa Rica? *Oecologia*, vol. 155, p. 311–323.
- Armitage, P. D.; Cranston P. S. & Pinder L. C. V. (1995). *The Chironomidae: The Biology and Ecology of Non-biting Midges*. London, Chapman & Hall, 538p.
- Ashe, P.; Murray, D. A. & Reiss, F. (1987). The zoogeographical distribution of Chironomidae (Insecta: Diptera). *Annls. Limnol.*, vol. 23, no. 1, p. 27-60.
- Backer III, T. T.; Lockaby, B. G.; Conner, W. H.; Meier, C. E.; Stanturf, J. A. & Burke, M. K. (2001). Leaf litter decomposition and nutrient dynamics in four Southern forested floodplain communities. *Soil Science Society of America Journal* vol. 65, p. 1334–1347.
- Benke, A. C. (1998). Production dynamics of riverine chironomids: extremely high biomass turnover rates of primary consumers. *Ecology*, vol. 79, no. 3, p. 899-910.
- Berg, H.B. (1995) Larval food and feeding behaviour. In: Armitage, P.D., Cranston, P.S. & Pinder, L.C.V. (eds.), *The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges*. pp. 1-584, Chapman & Hall, London.
- Biasi, C.; Tonin, A. M.; Restello, R. M. & Hepp, L. U. (2013). The colonization of leaf litter by Chironomidae (Diptera): The influence of chemical quality and exposure duration in a subtropical stream. *Limnologica*. vol. 43, p. 427-433.
- Borkent, A. (1984). The systematics and phylogeny of the *Stenochironomus* complex (*Xestochironomus*, *Harrisius* and) (Diptera: Chironomidae). *Memoirs of Entomological Society of Canada*, vol.128, p. 1-269.

- Boyero, L.; Bamuta, L. A.; Ratnaraiah, L.; Schmidt, K. & Pearson, R. G. (2012). Effects of exotic riparian vegetation on leaf breakdown by shredders: a tropical-temperate comparison. *Freshwater Science*, vol. 31, p. 296-303.
- Carvalho, E. M. & Uieda, V. S. (2004). Colonização por macroinvertebrados bentônicos em substrato artificial e natural em um riacho da Serra de Itatinga, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, vol. 21, no. 2, p. 287-293.
- Casey, R. J. & Kendall, S. A. (1996). Comparison among colonization of artificial substratum types and natural substratum by benthic macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, vol. 341, p. 57-64.
- Coffman, W. P. (1995). Conclusions. In *The Chironomidae: The Biology and Ecology of Non-biting Midges*, Armitage, P.; Cranston, P. S.; Pinder, L. C. V., Ed. Chapman and Hall, London, p. 436-447.
- Cummins, K. W.; Merritt, R. W. & Andrade, P. C. N. (2005). The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in select streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, vol. 40, no. 1, p. 68-89.
- Davis III, S. E.; Corronado-Molina, C.; Childers, D. L. & Day Junior, J. W. (2003). Temporally dependent C, N, and P dynamics associated with the decay of *Rhizophora mangle* L. leaf litter in oligotrophic mangrove wetlands of the Southern Everglades. *Aquatic Botany*, vol. 75, p. 199-215.
- Debusk, W. F. & Reddy, K. R. (2005). Litter decomposition and nutrient dynamics in a phosphorus enriched everglades marsh. *Biogeochemistry*, vol. 75, p. 217-240.
- Dornfeld, C. B. & Fonseca-Gessner, A. A. (2005). Fauna de Chironomidae (Diptera) associada à *Salvinia* SP. e *Myriophyllum* SP. num reservatório do córrego do Espreado, São Carlos, São Paulo, Brasil. *Entomol. Vect.* vol.12, no. 2, p. 181-192.
- Dudgeon, D. & Wu, K. K. Y. (1999). Leaf litter in a tropical stream: food or substrate for macroinvertebrates? *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 146, p. 65-82.
- Elwood, J. W.; Newbold, J. W.; Trimble, A. F. & Stark, R. W. (1981). The limiting role of phosphorus in a Woodland stream ecosystem: effects of P enrichment on leaf decomposition and primary producers. *Ecology*. vol. 62, p. 146-158.
- Ferreira, V.; Gulis, V. & Graça, M. A. S. (2006). Whole-stream nitrate addition affects litter decomposition and associated fungi but not invertebrates. *Oecologia*. vol. 149, p. 718-729.

- Ferrington Jr., L. C. (2008). Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; insecta-Diptera) in freshwater. *Hydrobiologia*, vol. 595, p.447-455.
- Figueroa, R.; Ruéz, V.; Niell, X.; Araya, E. & Palma, A. (2006). Invertebrate colonization patterns in a Mediterranean Chilean stream. *Hydrobiologia*, vol. 571, p. 409-417.
- Fittkau, E. J. & Reiss, F. (1979). Die zoogeographische Sonderstellung der neotropischen Chironomiden (Diptera). SPIX. vol. 2, no. 3, p. 273-279.
- Frouz, J.; Matena, J. & Ali, A. (2003). Survival strategies of chironomids (Diptera: Chironomidae) living in temporary habitats: a review. *Eur. J. Entomol.* vol. 100, p. 459-465.
- Galizzi, M. C. & Marchese, M. (2007). Decomposición de hojas de *Tessaria integrifolia* (Asteraceae) y colonización por invertebrados en un cauce secundario del río Paraná Medio. *Interciencia*, vol. 32, n. 8, p. 535-540.
- Gessner, M. O.; Chauvet, E. & Dobson, M. (1999). A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*, vol. 85, no. 2, p. 377-384.
- Gonçalves Jr., J. F.; Esteves, F. A. & Callisto, M. (2003) Chironomids colonization on *Nymphaea ampla* L. detritus during a degradative ecological succession experiment in a Brazilian coastal lagoon. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 15, no. 2, p. 21-27.
- Gonçalves, J. F.; Graça, M. A. S. & Callisto, M. (2007). Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology*, vol. 52, p. 1440-1451.
- Gonçalves Jr, J. F.; Rezende, R. S.; França, J. & Callisto, M. (2012). Invertebrate colonisation during leaf processing of native, exotic and artificial detritus in a tropical stream. *Marine and Freshwater Research*, vol. 63, p. 428-439.
- Goya, J. F., Frangi, J. L., Perez, C. & Tea, F. D. (2008). Decomposition and nutrient release from leaf litter in Eucalyptus grandis plantations on three different soils in Entre Ríos, Argentina. *Bosque*, vol. 29, p. 217–226.
- Graça, M. A. S., Bärlocher, F. & Gessner, M. O. (2005). *Methods to Study Litter Decomposition: Practical guide*, ed. Springer, Netherlands, 329 p.
- Graça, M. A. & Cressa, C. (2010). Leaf quality of some tropical and temperate tree species as food resource for stream shredders. *Int. Rev. Hydrobiol.* vol. 95, p. 27-41.

- Grubbs, S. A.; Jacobsen, R. E. & Cummins, K. W. (1995). Colonization by Chironomidae (Insecta, Diptera) on three distinct leaf substrates in an Appalachian mountain stream. *Annales de Limnologie*, vol. 31, n. 2, p. 105-118.
- Haapala, A., Muotka, T. & Markkola, A. (2001). Breakdown and macroinvertebrate and fungal colonization of alder, birch, and willow leaves in a boreal forest stream. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 20, p. 395–407.
- Heino, J. (2005). Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. *Freshwater Biology*, vol. 50, p. 1578-1587.
- Hepp, L. U.; Biasi, C.; Milesi, S. V.; Veiga, F. O. & Restello, R. M. (2008). Chironomidae (Diptera) larvae associated to *Eucalyptus globulus* and *Eugenia uniflora* leaf litter in a subtropical stream (Rio Grande do Sul, Brazil). *Acta Limnológica Brasiliensia*. vol. 20, p. 345-350.
- Hoffmann, A. (2005). Dynamics of fine particulate organic matter (FPOM) and macroinvertebrates in natural and artificial leaf packs. *Hydrobiologia*, vol. 549, p. 167–178.
- Koroiva, R.; Souza, C.W.O.; Toyama, D.; Henrique-Silva, F. & Fonseca-Gessner, A.A. (2013). Lignocellulolytic enzymes and bacteria associated with the digestive tracts of *Stenochironomus* (Diptera: Chironomidae) larvae. *Genetics and Molecular Research*, vol. 12, p. 3421-3434.
- Leite, R. C. (2010). Distribuição espacial de Chironomidae (Diptera) em riachos da região norte da Serra do Mar, Estado de São Paulo. Dissertação. Universidade de São Paulo – USP, Ribeirão Preto – SP, 59p.
- Leite-Rossi, L. & Trivinho-Strixino, S. (2012) Are sugar cane leaf-detritus well colonized by aquatic macroinvertebrates? *Acta Limnológica Brasiliensia*, vol. 24, no.3, p. 303-313.
- Leroy, C. J. & Marks, J. C. (2006). Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, vol. 51, p. 605-617.
- Ligeiro, R., Moretti, M. S.; Gonçalves Jr, J. F. & Callisto, M. (2010). What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality inputs: exposure time or leaf species? *Hydrobiologia*, vol. 654, p. 125–136.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. 2nd. Blackwell: Oxford.

- Melo, A. S. (2008) O que ganhamos ‘confundindo’ riqueza de espécies e equabilidade em um índice de diversidade? *Biota Neotropica*, vol. 8, n. 3, p. 21-27.
- Mendes, H. F. & Pinho, L. C. (2014) Checklist of the Brazilian Chironomidae species. Available at: <https://sites.google.com/site/brazilianchironomids/list>
- Menéndez, M.; Descals, E.; Riera, T. & Moya, O. (2011) Leaf litter breakdown in Mediterranean streams: effect of dissolved inorganic nutrients. *Hydrobiologia*, vol. 669, p. 143-155.
- Menéndez, M.; Descals, E.; Riera, T. & Moya, O. (2013) Do non-native *Platanus hybrida* riparian plantations affect leaf litter decomposition in streams? *Hydrobiologia*, vol. 716, p. 5-20.
- Merritt, R. W. & Cummins, K. W. (1996). *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa. 862p.
- Nessimian, J. L. & De Lima, I. H. A. G. (1997). Colonização de três espécies de macrófitas por macroinvertebrados aquáticos em um brejo no litoral do Estado do Rio de Janeiro. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 9, p.149-163.
- Ormerod, S. J.; Rundle, S. D.; Lloyd, E. C. & Douglas, A. A. (1993). The influence of riparian management on the habitat structure and macroinvertebrate communities of upland streams draining plantation forests. *Journal of Applied Ecology*, vol. 30, p. 13-24.
- Ramseyer, U. & Marchese, M. (2009). Leaf litter of *Erythrina crista-galli* L. (ceibo): trophic and substratum resources for benthic invertebrates in a secondary channel of the Middle Paraná River. *Limnetica*, vol. 28, p. 1 – 10.
- Reuss, N. S.; Ladislav, H.; Gaute, V.; Michelsen, A.; Pedersen, O. & Brodersen, K. P. (2014). Microhabitat influence on chironomid community structure and stable isotope signatures in West Greenland lakes. *Hydrobiologia*, vol.730, 59-77.
- Ribeiro, L. O. & Uieda, V. S. (2005). Estrutura da comunidade de macroinvertebrados bentônicos de um riacho de serra em Itatinga, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, vol. 22, no. 3, p. 613-618.
- Roque, F. O. & Trivinho-Strixino, S. (2008). Four new species of *Endotribelos* Grodhaus, a common fallen fruit-dwelling chironomid genus in Brazilian streams (Diptera: Chironomidae: Chironominae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, vol. 43, p. 191–207.

- Saavedra, Z. P.; Chung, I. B. & Aguilar, M. A. (2011). Evaluación de comunidades de macroinvertebrados asociados a tres especies de macrófitas acuáticas en la laguna de Moronacocha, Iquitos. *Ciencia Amazonica*. vol. 1, no. 2, p. 7-14.
- Saito, V. S. & Fonseca-Gessner, A. A. (2014). Taxonomic compositions and feeding habits of Chironomidae in Cerrado streams (Southeast Brazil): impacts of land use changes. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 26, p. 35–46.
- Sanseverino, A. M.; Nessimian, J. L. & Oliveira, A. L. H. (1998). A fauna de Chironomidae (Diptera) em diferentes biótopos aquáticos na Serra do Subaio (Teresópolis, RJ). pp. 253-263. In Nessimian, J. L. & Carvalho, A. L. (eds). *Ecologia de Insetos Aquáticos. Series Oecologia Brasiliensis*, vol. V. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.
- Scheiner, S. M. (2001). Multiple response variables and multispecies interactions. In Scheiner, S. M. & Gurevitch, J., eds. *Design and Analysis of Ecological Experiments*. New York: Oxford University Press. p. 94-112.
- Shieh, S. H.; Hsu, C. B.; Wang, C. P. & Yang, P. S. (2007). Leaf breakdown in a subtropical stream riffle and its association with macroinvertebrates. *Zoological Studies*, vol. 46, p. 609–621.
- Silva, F. L.; Moreira, D. C.; Bochini, G. L. & Ruiz, S. S. (1998). Hábitos alimentares de larvas de Chironomidae (Insecta: Diptera) do córrego Vargem Limpa, Bauru, SP, Brasil. *Biotemas*, vol. 21, no.2, p. 155-159.
- Silveira, M. P., Buss, D. F., Nessimian, J. L. & Baptista, D. F., (2006). Spatial and temporal distribution of benthic macroinvertebrates in a southeastern Brazilian river. *Brazilian Journal of Biology*, vol. 66 (2B), p. 623-632.
- Sonoda, K. C.; Trivinho-Strixino, S. & Strixino, G. (2005). Dinâmica da Emergência de *Parachironomus supparilis* Edwards, 1931 (Diptera, Chironomidae) da Fitofauna de *Cabomba piauhyensis* Gardney, 1844. *Entomol. Vect.*, vol. 12, no. 2, p. 173-179.
- Stockley, R. A., Oxford, G. S. & Ormond, R. F. G. (1998). Do invertebrates matter? Detrital processing in the River Swale Ouse. *Science of the Total Environment*, vol. 210/211, p. 427–435.
- Strixino, G. & Trivinho-Strixino, S. (1998). Povoamentos de Chironomidae (Diptera) em lagos artificiais. pp. 141-154. In Nessimian, J. L. & Carvalho, A. L. (eds), *Ecologia de Insetos Aquáticos. Séries Oecologia Brasiliensis*, vol. V. PPGE-UFRJ. Rios de Janeiro, Brasil.

- Strixino, G. & Trivinho-Strixino, S. (2006). Herpobentos e Haptobentos de Lagoas Marginais da Estação Ecológica do Jataí (Luiz Antônio, SP). In Santos, J. E.; Pires, J. S. R. & Moschini, L. E. (eds), *Estudos Integrados em Ecossistema, Estação Ecológica do Jataí*. EDUFSCar, São Carlos, SP: 20–44.
- Suberkropp, K. & Chauvet, E. (1995). Regulation of leaf breakdown by fungi in streams: influence of water chemistry. *Ecology*, vol. 76, p. 1433-1445.
- Tonin, A. M.; Restello, R. M. & Hepp, L. U. (2014). Chemical change of leaves during breakdown affects associated invertebrates in a subtropical stream. *Acta Limnológica Brasiliensia*. <http://dx.doi.org/10.1590/S2179-975X2014000300003>
- Trevisan, A. & Hepp, L. U. (2007). Dinâmica de componentes químicos vegetais e fauna associada ao processo de decomposição de espécies arbóreas em um riacho do norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Neotropical Biology and Conservation*, vol. 2, no. 1, p. 55-60.
- Trivinho-Strixino, S. & Strixino, G. (1998). Chironomidae (Diptera) associados a troncos de árvores submersos. *Revta Bras. Entomol.*, vol. 41, no. 2-4, p. 173-178.
- Trivinho-Strixino, S., (2014). Ordem Diptera. Família Chironomidae. Guia de identificação de larvas. In Hamada, N.; Nessimian J. L. & Querino, R. B. (eds), *Insetos Aquáticos na Amazônia Brasileira: Taxonomia, Biologia e Ecologia*, Vol. 1. Editora do INPA, Manaus: 457–660.
- Vieira, G. C. (2008). *Detritos foliares como substrato para macroinvertebrados aquáticos: Um estudo de colonização de detritos de plantas C3 e C4 em córregos de baixa ordem*. São Carlos (SP). Apoio: Fundação de Amparo à Pesquisa no Estado de São Paulo - FAPESP. 21p. (Relatório Científico Final, FAPESP).
- Wantzen, K. M. & Wagner, R. (2006). Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 25, no. 1, p. 216-232.
- Zhi-Yu, L.; Hong, Y.; Feng-Xiang, L.; Qiang, F. & Yang, H. (2011). Occurrence and population dynamics of chironomids in the early rice field. *Rice Science*, vol. 18, no. 2, p. Ø.

CAPÍTULO III

Hábitos alimentares das larvas de Chironomidae (Diptera) e sua contribuição para o consumo de tecidos vegetais em decomposição em riachos de baixa ordem

CAPÍTULO III

Hábitos alimentares das larvas de Chironomidae (Diptera) e sua contribuição para o consumo de tecidos vegetais durante a decomposição de detritos em riachos de baixa ordem

Resumo

Embora muitos estudos indiquem que os microrganismos sejam os principais responsáveis pela decomposição de detritos foliares em riachos tropicais, a real importância dos invertebrados fragmentadores tem sido subestimada, pois a maioria dos estudos desconsideram informações tróficas em níveis taxonômicos inferiores à família ou sub-família. As larvas de Chironomidae, embora sejam os insetos mais abundantes dos ecossistemas aquáticos têm sido negligenciadas taxonomicamente, sendo frequentemente considerados onívoros oportunistas. A flexibilidade observada nos hábitos alimentares de alguns táxons pode ser explicada pelas condições locais. Assim, o conhecimento da dieta de níveis taxonômicos menores (gênero ou morfoespécie) pode prover informações importantes sobre seu papel no ecossistema aquático. Neste capítulo, foi analisado o conteúdo digestivo de larvas de Chironomidae que colonizaram os detritos foliares de três espécies vegetais (*H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata*), os quais foram incubados em quatro riachos de baixa ordem. Foi avaliada a quantidade de tecido vegetal no trato digestivo em diferentes dias de colonização para estimar a contribuição de cada táxon no consumo deste item alimentar. A expectativa foi de que o consumo dos tecidos vegetais diferisse entre as espécies de detritos e durante o tempo devido a diferenças próprias dos estágios de decomposição. O consumo dos tecidos vegetais pelos táxons de Chironomidae foi substancial para as larvas de *Stenochironomus* (100% do trato digestivo preenchido) e diferiu temporalmente e entre as espécies de detritos. As larvas de *Beardius*, *Endotribelos*, *Polypedilum* e *Phaenopsectra* apresentaram mais que 25% do trato digestivo preenchido por tecidos vegetais. O índice de seletividade alimentar variou para estes táxons pois hora apresentavam preferência pelos restos vegetais e hora pela matéria orgânica aderida a eles. A quantidade de MOLC remanescente no ambiente e de MOPF aderida foi importante para explicar estas diferenças. Pelo fato dos consumidores de restos vegetais

(fragmentadores estritos ou não) mostrarem forte associação com detritos foliares, ressalta-se que a família Chironomidae poderia ser considerada como coparticipante da decomposição em sistemas aquáticos tropicais.

Introdução

No processo de fragmentação que facilita a decomposição de detritos (Webster & Benfield, 1986; Graça, 2001; Shieh et al., 2007; Yule et al., 2009), os invertebrados fragmentadores transformam a matéria orgânica particulada grossa em partículas finas e dissolvidas (Vanotte et al., 1980; Allan & Castillo, 2007) liberando nutrientes que podem ser usados por outros organismos (Graça, 2001; Tanaka et al., 2006). Em regiões temperadas, a contribuição e importância de invertebrados fragmentadores na decomposição é bem conhecida (Cuffney et al., 1990) enquanto para ambientes tropicais isto ainda não está bem estabelecido. Embora alguns autores tenham reportado contribuição de fragmentadores na decomposição de detritos em ambientes tropicais (Cheshire et al., 2005; Janke & Trivinho-Strixino, 2007; Leite-Rossi & Trivinho Strixino, 2012; Chará-Serna et al., 2012), outros relatam sua escassez e maior contribuição da microbiota no processo (Wantzen & Wagner, 2006; Gonçalves et al., 2007, 2012; Graça et al., 2015). No entanto, a relevância de fragmentadores em regiões tropicais e subtropicais pode estar sendo subestimada, uma vez que nestes estudos faltam informações tróficas de muitos dos táxons em níveis taxonômicos menores, generalizando assim, suas classificações tróficas. Considerando esta questão, estudos que avaliam a associação de larvas de quironomídeos com a decomposição de detritos (Wantzen & Wagner, 2006; Hepp et al., 2008) e sua dieta e consumo dos detritos vegetais (Callisto et al., 2007) são menos comuns do que aqueles envolvendo outros invertebrados aquáticos (Vanotte et al., 1980; Graça, 2001; Ligeiro et al., 2010). Isto surpreende, pois as larvas de quironomídeos são, em geral, o grupo mais abundante em riachos (Sanseverino & Nessimian, 2008) exibindo densidade e riqueza altas principalmente em detritos vegetais (Gonçalves et al., 2003; Sanseverino & Nessimian, 2008; Silveira et al., 2015).

O conhecimento da dieta oferece informações importantes do papel ecológico das espécies nos sistemas aquáticos. Dentre estas informações, as interações entre espécies e o ambiente, as estratégias de história de vida e seu papel ecológico

determinam a estrutura da comunidade, a diversidade, a abundância e os padrões de distribuição de recursos nos sistemas (Galizzi et al., 2012). Estas, consequentemente, influenciam nos processos ecossistêmicos, como por exemplo, na decomposição de detritos vegetais. Estudos que avaliaram o papel das larvas de Chironomidae na decomposição levaram em consideração a composição taxonômica, a análise de grupos funcionais, a riqueza, a abundância e a densidade das larvas nos detritos vegetais (Galizzi & Marchese, 2007; Hepp et al., 2008; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012). No entanto, informações sobre o consumo dos tecidos vegetais em experimentos de colonização são raras. Estas informações podem ser obtidas através de experimentos em laboratório (Callisto et al., 2007) e da análise do trato digestivo das larvas que colonizaram os detritos (Strixino & Trivinho-Strixino, 2006; Saito & Fonseca-Gessner, 2014).

As larvas de Chironomidae são conhecidas como onívoras oportunistas, ingerindo ampla variedade de itens de diferentes categorias de alimento (Cummins & Klug, 1979). As larvas, em geral, ingerem cinco tipos de alimento: algas, detritos e microrganismos associados, macrófitas, fibras vegetais e invertebrados. Embora algumas espécies sejam mais ou menos restritas a um tipo de alimento outras podem mostrar flexibilidade alimentar. Isto poderia ser influenciado pelas condições do local, como por exemplo, se houver uma fonte de alimento variada no ambiente, uma dieta variada também é esperada (Berg, 1995; Reuss et al. 2014). A flexibilidade alimentar é uma importante adaptação porque reduz a sobreposição de nichos e consequentemente a competição inter e intraespecífica (Woodward & Hildrew, 2002), podendo ser essencial para a sobrevivência e colonização de macroinvertebrados em todo o mundo (Tomanova et al., 2006).

A atratividade de determinados detritos vegetais depende da sua estrutura física, do estágio de colonização da microbiota e de seu nível de degradação que varia com o tempo de exposição no córrego (Ligeiro et al., 2010; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012). Além disso, material orgânico particulado fino e grosso (MOPF+MOPG) proveniente do leito do córrego (alóctone) ou do próprio detrito vegetal (autóctone) pode ser um atrativo adicional à fauna colonizadora já que é a principal fonte de alimento dos coletores (Hoffman, 2005).

Neste capítulo, analisamos a dieta das larvas de Chironomidae colonizadoras de detritos foliares em decomposição de três espécies vegetais (*Hedychium coronarium*, *Pteridium arachnoideum* e *Magnolia ovata*). Estas espécies apresentam características

físicas diferentes (i. e., textura, cor, presença de espículas, sinais de herbivoria) (Lowman & Box, 1983; Howard, 1988; Choong et al., 1992) e, possivelmente, também apresentem diferenças na quantidade de MOPF alóctone aderida, os quais podem influenciar na dieta das larvas colonizadoras. Nosso principal objetivo foi avaliar a quantidade de tecidos vegetais presentes nos tratos digestivos das larvas em diferentes dias de colonização para estimar a contribuição de cada táxon no consumo deste item alimentar (CTCV). Nossa expectativa é de que o consumo dos detritos vegetais seja diferente entre as espécies vegetais e ao longo do tempo de colonização devido a modificações próprias dos estágios de decomposição.

Material e Métodos

Coleta e tratamento das folhas

As folhas das três espécies vegetais foram coletadas de exemplares adultos e posteriormente tratadas para simular o estado das folhas na queda por senescência natural. Para uma melhor homogeneidade das amostras, os materiais foram selecionados, descartando-se aqueles que possuíam fungos na superfície ou marcas de herbivoria. O tratamento final (simulação da senescência) consistiu na desidratação das folhas em estufa a $\pm 45^{\circ}\text{C}$ até a estabilização da massa (Graça et al., 2005).

Montagem do experimento

O experimento consistiu na incubação de cerca de 5g das folhas desidratadas dentro de frascos de polietileno de 500 ml com 220-250 pequenos furos (\emptyset médio = 0,5 cm) nos leitos dos quatro riachos em ambientes de remanso por 85 dias, com três réplicas por espécie de detrito sendo retiradas nos dias 7, 22, 36, 55 e 85 de incubação. Estes recipientes minimizam a perda de partículas foliares durante o experimento (Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012).

Procedimentos para a retirada das amostras dos córregos e análise de MOLC e MOPF

As amostras foram retiradas do córrego, colocadas em sacos plásticos com água do local e transportadas ao laboratório para os procedimentos analíticos. Os detritos foram lavados em um béquer de 2 litros (B1) para que não aumentasse a fragmentação e não se

perdesse as partículas e sedimentos aderidos. Após a lavagem as folhas foram cuidadosamente analisadas, os macroinvertebrados aderidos retirados e imediatamente fixados em álcool 70%. A água proveniente da triagem, juntamente à água do béquer, foi passada em peneira ($\emptyset = 0,210$ mm) e as partículas finas e sedimentos levados à estufa ($\pm 45^{\circ}\text{C}$) para posterior pesagem em balança analítica.

Para obter o teor de matéria orgânica livre de cinzas (MOLC – *Ash Free Dry Mass*), uma alíquota dos detritos foi levada à combustão por 2 horas a 550°C e as cinzas pesadas. A MOLC remanescente foi estimada pelo peso da massa seca menos o da massa de cinzas. Os resultados foram expressos em porcentagem de MOLC remanescente (Wetzel & Likens, 1991; ASTM 2974-14, 2014). A água remanescente de B1 foi passada em peneira (\emptyset poro = 0.21 mm) e recolhida em um novo béquer (B2). Os invertebrados retidos foram triados e fixados como descrito acima e a matéria particulada fina (MPF) remanescente em B2 junto com a retida na peneira foi novamente filtrada em membrana (\emptyset poro = $3\mu\text{m}$; Nalgon) previamente pesada, desidratada a 45°C até massa constante e novamente pesada para a determinação da massa seca de MPF. A massa seca de MPF foi processada da mesma maneira que a MOLC e as cinzas foram pesadas. A matéria orgânica particulada fina (MOPF) foi estimada como MPF menos massa de cinzas. Os resultados foram expressos em porcentagem de MOPF da massa inicial.

Identificação e caracterização dos hábitos alimentares dos táxons

As larvas foram contabilizadas, analisadas depois de montadas em lâminas com meio *Hoyer* e identificadas usando chave especializada (Trivinho-Strixino, 2014). Os espécimes foram depositados na coleção do Laboratório de Ecologia de Insetos Aquáticos (LEIA) da Universidade Federal de São Carlos.

A análise do trato digestivo foi realizada em táxons representativos e que tivessem pelo menos o terço anterior do trato digestivo preenchido de alimento. A análise foi feita com 10 exemplares de cada táxon, escolhidos aleatoriamente. O conteúdo do terço anterior do trato digestivo foi separado em sete categorias: MOPF, restos animais, restos vegetais, algas filamentosas, algas unicelulares, fungos e outros. Os exemplares, montados em lâminas, foram analisados com o auxílio de ocular micrométrica quadriculada (Carl Zeiss, WH10X) e examinados com um aumento de 400x. A participação de cada item alimentar foi obtida pela relação entre o número de

quadrados preenchidos pelo item específico e o total de quadrados preenchidos por todos os itens alimentares. Para caracterizar o hábito alimentar de cada táxon foi utilizada a média dos indivíduos analisados, seguindo os critérios de Strixino & Trivinho-Strixino (2006) e Saito & Fonseca-Gessner (2014).

Análise da contribuição das larvas por táxon no consumo de tecidos vegetais (CTCV)

Foram selecionados os táxons que continham $\geq 25\%$ de tecido vegetal no trato digestivo. Destes, foram analisados 10 exemplares de cada táxon para cada dia amostral em cada espécie vegetal.

Para avaliar a CTCV para cada táxon, foram considerados a quantidade e o tamanho das larvas além da porcentagem de restos vegetais consumidos. Assim, multiplicou-se a abundância do táxon em cada dia amostral pelo volume ocupado pelo item alimentar no trato digestivo. Para o cálculo do volume ocupado pelo item alimentar utilizou-se o método adotado por Cheshire et al. (2005) o qual aproxima a forma do trato digestivo das larvas a um cilindro. A contribuição total da família Chironomidae no consumo do detrito foi obtida pela soma das CTCVs.

Tratamento dos dados

As diferenças nas porcentagens de MOLC e de MOPF entre os detritos das três espécies vegetais, considerando o tempo como um cofator, foram verificadas com análise de covariância (ANCOVA) considerando as porcentagens como variáveis dependentes e os dias amostrais como covariável, seguida de um teste *post hoc* Fisher LSD.

As diferenças na abundância de larvas foram avaliadas com GLM (*General Linear Model*), com teste F de significância e um teste *post hoc* Fisher LSD para detectar as diferenças específicas, considerando a abundância como variável dependente, a espécie vegetal como variável categórica e a quantidade de MOLC e de MOPF como variáveis contínuas.

Para verificar diferenças na quantidade de tecidos vegetais presente nos tratamentos digestivos de cada táxon foi utilizada uma ANCOVA com teste F de significância, considerando a porcentagem de tecidos vegetais como variável dependente, as espécies vegetais como variáveis categóricas e o tempo como covariável. Foram averiguadas também influências nas variações da quantidade de tecidos vegetais presentes nos tratamentos

digestivos (variável dependente) pelas quantidades de MOLC e de MOPF presentes nos detritos (variáveis contínuas) através de um GLM. Para verificar possível preferência alimentar por estes dois itens alimentares foi utilizado o índice de seletividade de Paloheimo (Paloheimo, 1979), de acordo com a equação:

$$NFR_i = \left(\frac{r_i}{p_i}\right) / \left(\sum r_i/p_i\right)$$

Em que: NFR_i = Taxa de consumo normalizada; r_i = proporção do tipo de alimento na dieta do consumidor; p_i = proporção do tipo de alimento no ambiente.

Para avaliar a existência ou não de seletividade, o valor do índice obtido é comparado com o valor de referência, obtido para a composição de alimento, igual a $1/n$, onde n é o número de itens alimentares que estão sendo avaliados no ambiente. Se $NFR_i > 1/n$, a seleção é positiva; se $NFR_i < 1/n$, a seleção é negativa e se $NFR_i = 1/n$, não há seleção.

As diferenças nas CTCVs foram verificadas utilizando ANCOVA com testes F de significância, considerando a contribuição (CTCV) como variável dependente, as espécies de plantas e táxons como variáveis categóricas e o tempo como covariável. As diferenças foram consideradas significativas quando $p < 0,05$ em todas as análises.

Resultados

A ANCOVA indicou que houve diferença na quantidade de MOLC entre as espécies vegetais ($F_{3,7} = 3,24$; $p = 0,04$), dias amostrais ($F_{1,7} = 56,16$; $p < 0,001$) e na interação entre estes dois fatores ($F_{3,7} = 3,47$; $p = 0,032$). *P. arachnoideum* mostrou maior quantidade de MOLC remanescente durante o experimento, seguido por *H. coronarium* e *M. ovata*. A quantidade de MOPF também foi diferente entre as espécies vegetais ($F_{2,3} = 12,28$; $p = 0,002$) e dias amostrais ($F_{1,3} = 8,35$, $p = 0,011$). *M. ovata* foi a espécie cujo detrito apresentou maior quantidade deste material, seguida por *H. coronarium* e *P. arachnoideum* (Tabela 1).

Tabela 1. Massa remanescente (g) de MOLC (*Ash Free Dry Mass*), MOPF (Matéria Orgânica Particulada Fina) e relação entre estas duas variáveis nos detritos de *H. coronarium* (HC), *P. arachnoideum* (PA) e *M. ovata* (MO) nos dias amostrais do experimento.

Tempo(dias)	Espécies		MOLC (g)	MOPF (g)	MOLC/MOPF
	Vegetais				
7			3,557 ± 0,073	-	-
22			2,808 ± 0,083	2,130 ± 0,819	1,318
36		HC	2,408 ± 0,423	7,831 ± 6,673	0,307
55			2,164 ± 0,291	9,309 ± 4,404	0,232
85			1,628 ± 0,309	8,364 ± 4,390	0,195
7			3,718 ± 0,053	-	-
22			3,576 ± 0,071	1,373 ± 0,187	2,605
36		PA	3,587 ± 0,105	5,286 ± 2,601	0,679
55			3,439 ± 0,178	9,728 ± 5,165	0,354
85			3,141 ± 0,210	9,088 ± 3,849	0,346
7			2,402 ± 0,055	-	-
22			1,747 ± 0,162	5,773 ± 0,495	0,303
36		MO	1,569 ± 0,304	9,875 ± 2,916	0,159
55			1,137 ± 0,081	14,394 ± 1,589	0,079
85			0,864 ± 0,234	18,173 ± 3,980	0,047

Foram identificadas 4.313 larvas dos táxons analisados das quais 1.675 nos detritos de *H. coronarium*, 960 nos de *P. arachnoideum* e 1.678 em *M. ovata* (Tabelas 2, 3 e 4). O GLM indicou que a abundância absoluta das larvas foi diferente entre as espécies vegetais e variou com a massa de MOLC e MOPF e com a interação entre estes fatores (*Multiple R* = 0.82) (Tabela 5). O teste *post hoc* indicou que a diferença decorreu principalmente com relação aos detritos de *P. arachnoideum* ($p_{HC} = 0,08$; $p_{MO}=0,014$); *H. coronarium* e *M. ovata* apresentaram abundâncias semelhantes.

Tabela 2. Abundância média (\pm DP) dos táxons de Chironomidae nos detritos vegetais de *H. coronarium* por dia amostral.

Táxons	<i>H. coronarium</i>				
	7 dias	22 dias	36 dias	55 dias	85 dias
<i>Ablabesmyia</i> Johannsen 1905	0,60 \pm 0,49	2,73 \pm 3,05	5,43 \pm 6,52	5,29 \pm 6,34	3,29 \pm 4,33
<i>Beardius</i> Reiss Sublette 1985	-	0,55 \pm 1,16	3,71 \pm 7,11	10,29 \pm 15,43	24,3 \pm 1,92
<i>Caladomyia</i> Säwedall 1981	-	5,18 \pm 13,32	12,29 \pm 23,41	16,86 \pm 22,28	12,86 \pm 8,48
<i>Corynoneura</i> Winnertz 1846	0,50 \pm 0,00	2,55 \pm 2,39	2,43 \pm 3,66	1,29 \pm 1,39	0,71 \pm 0,88
<i>Endotribelos</i> Grodhaus 1987	2,10 \pm 2,39	13,00 \pm 13,73	16,43 \pm 22,16	2,43 \pm 2,92	6,43 \pm 5,18
<i>Fissimentum</i> Cranston Nolte 1996	-	-	-	1,43 \pm 2,50	0,14 \pm 0,35
<i>Labrundinia</i> Fittkau 1962	0,40 \pm 0,66	1,00 \pm 1,21	0,71 \pm 0,88	0,43 \pm 0,73	1,86 \pm 0,35
<i>Monopelopia</i> Fittkau 1962	-	0,09 \pm 0,29	0,29 \pm 0,70	0,14 \pm 0,35	-
<i>Nanocladius</i> Kieffer 1913	0,10 \pm 0,30	0,09 \pm 0,29	0,71 \pm 1,75	0,43 \pm 1,05	-
<i>Nilothauma</i> Kieffer 1921	-	-	0,43 \pm 1,05	0,57 \pm 1,05	0,14 \pm 0,35
<i>Onconeura</i> Andersen Sæter 2005	0,10 \pm 0,30	0,09 \pm 0,29	0,29 \pm 0,45	0,29 \pm 0,70	-
<i>Pentaneura</i> Phillipi 1865	1,00 \pm 1,34	3,09 \pm 2,39	2,43 \pm 3,16	4,29 \pm 3,88	1,43 \pm 0,90
<i>Phaenopsectra</i> Kieffer 1921	-	-	-	-	0,29 \pm 0,70
<i>Polypedilum</i> Kieffer 1912	1,90 \pm 2,51	2,91 \pm 3,23	3,43 \pm 4,24	0,86 \pm 0,99	2,29 \pm 1,91
<i>Stempellinella</i> Brundin 1947	-	0,09 \pm 0,29	0,14 \pm 0,35	-	0,71 \pm 0,88
<i>Stenochironomus</i> Kieffer 1919	-	7,36 \pm 7,00	9,14 \pm 8,15	6,29 \pm 6,84	8,14 \pm 4,52
<i>Tanytarsus</i> v. d. Wulp 1874	-	2,18 \pm 3,43	2,57 \pm 2,44	3,14 \pm 2,95	2,86 \pm 1,55

Tabela 3. Abundância média (\pm DP) dos táxons de Chironomidae nos detritos vegetais de *P. arachnoideum* por dia amostral.

Táxons	<i>P. arachnoideum</i>				
	7 dias	22 dias	36 dias	55 dias	85 dias
<i>Ablabesmyia</i> Johannsen 1905	0,14 \pm 0,35	1,00 \pm 0,93	2,00 \pm 1,93	2,43 \pm 2,77	2,00 \pm 3,82
<i>Beardius</i> Reiss Sublette 1985	-	0,29 \pm 0,45	2,43 \pm 4,27	0,86 \pm 1,46	3,57 \pm 3,50
<i>Caladomyia</i> Säwedall 1981	0,43 \pm 0,73	3,86 \pm 6,29	27,43 \pm 39,57	19,29 \pm 23,38	13,71 \pm 12,89
<i>Corynoneura</i> Winnertz 1846	0,14 \pm 0,35	2,00 \pm 2,07	2,29 \pm 2,60	1,29 \pm 1,48	0,43 \pm 0,49
<i>Endotribelos</i> Grodhaus 1987	0,14 \pm 0,35	0,57 \pm 0,73	0,57 \pm 1,05	0,14 \pm 0,35	0,14 \pm 0,35
<i>Fissimentum</i> Cranston Nolte 1996	-	-	0,29 \pm 0,70	-	-
<i>Labrundinia</i> Fittkau 1962	0,43 \pm 1,05	0,71 \pm 0,88	1,71 \pm 2,05	1,00 \pm 0,93	0,57 \pm 0,49
<i>Monopelopia</i> Fittkau 1962	-	-	0,14 \pm 0,35	-	-
<i>Nanocladius</i> Kieffer 1913	-	0,14 \pm 0,35	1,14 \pm 1,36	0,43 \pm 0,49	0,43 \pm 1,05
<i>Nilothauma</i> Kieffer 1921	-	-	0,29 \pm 0,70	-	0,29 \pm 0,70
<i>Onconeura</i> Andersen Sæter 2005	0,57 \pm 1,40	0,43 \pm 1,05	0,14 \pm 0,35	-	0,14 \pm 0,35
<i>Parakiefferiella</i> Thienemann 1936	-	-	0,29 \pm 0,45	-	-
<i>Pentaneura</i> Phillipi 1865	1,14 \pm 0,83	3,57 \pm 3,25	1,29 \pm 0,88	2,00 \pm 2,00	0,57 \pm 0,49
<i>Phaenopsectra</i> Kieffer 1921	-	-	-	-	0,14 \pm 0,35
<i>Polypedilum</i> Kieffer 1912	0,71 \pm 1,75	0,29 \pm 0,45	0,57 \pm 1,05	0,71 \pm 0,70	1,71 \pm 1,91
<i>Stempellinella</i> Brundin 1947	-	0,29 \pm 0,70	0,29 \pm 0,45	0,29 \pm 0,45	0,14 \pm 0,35
<i>Stenochironomus</i> Kieffer 1919	-	3,29 \pm 5,26	0,86 \pm 1,73	3,57 \pm 4,81	0,86 \pm 1,36
<i>Tanytarsus</i> v. d. Wulp 1874	0,57 \pm 0,73	3,71 \pm 3,37	2,00 \pm 2,07	3,43 \pm 2,97	3,71 \pm 2,60

Tabela 4. Abundância média (\pm DP) dos táxons de Chironomidae nos detritos vegetais de *M. ovata* por dia amostral.

Táxons	<i>M. ovata</i>				
	7 dias	22 dias	36 dias	55 dias	85 dias
<i>Ablabesmyia</i> Johannsen 1905	0,29 \pm 0,70	3,14 \pm 3,09	9,14 \pm 8,01	5,29 \pm 5,75	2,29 \pm 2,96
<i>Beardius</i> Reiss Sublette 1985	0,29 \pm 0,45	2,29 \pm 3,95	7,14 \pm 9,72	7,29 \pm 13,61	4,43 \pm 6,50
<i>Caladomyia</i> Säwedall 1981	0,71 \pm 1,16	7,43 \pm 12,58	16,57 \pm 23,92	17,86 \pm 17,63	14,29 \pm 20,14
<i>Corynoneura</i> Winnertz 1846	1,43 \pm 2,32	2,14 \pm 3,31	1,86 \pm 3,80	2,29 \pm 2,31	1,14 \pm 0,99
<i>Endotribelos</i> Grodhaus 1987	3,29 \pm 3,10	19,57 \pm 6,28	18,14 \pm 10,89	12,29 \pm 12,62	4,14 \pm 4,82
<i>Fissimentum</i> Cranston Nolte 1996	-	-	-	5,00 \pm 8,12	-
<i>Labrundinia</i> Fittkau 1962	1,14 \pm 1,55	0,71 \pm 1,03	2,43 \pm 3,25	1,43 \pm 2,32	1,14 \pm 2,10
<i>Monopelopia</i> Fittkau 1962	-	-	0,43 \pm 1,05	-	-
<i>Nanocladius</i> Kieffer 1913	0,14 \pm 0,35	0,14 \pm 0,35	0,57 \pm 0,90	-	-
<i>Nilothauma</i> Kieffer 1921	-	0,29 \pm 0,70	0,71 \pm 1,75	1,14 \pm 1,36	0,57 \pm 1,05
<i>Onconeura</i> Andersen Sæter 2005	0,29 \pm 0,70	0,14 \pm 0,35	0,43 \pm 0,73	-	-
<i>Parakiefferiella</i> Thienemann 1936	-	-	1,43 \pm 3,50	-	-
<i>Pentaneura</i> Phillipi 1865	0,43 \pm 0,73	2,57 \pm 1,84	2,71 \pm 2,81	1,71 \pm 1,48	1,86 \pm 1,25
<i>Phaenopsectra</i> Kieffer 1921	0,14 \pm 0,35	-	0,29 \pm 0,70	1,71 \pm 2,76	0,57 \pm 1,40
<i>Polypedilum</i> Kieffer 1912	4,00 \pm 6,14	3,57 \pm 4,84	7,43 \pm 10,69	4,71 \pm 5,42	1,43 \pm 0,90
<i>Stempellinella</i> Brundin 1947	-	0,14 \pm 0,35	0,14 \pm 0,35	0,43 \pm 0,73	0,29 \pm 0,45
<i>Stenochironomus</i> Kieffer 1919	-	-	0,14 \pm 0,35	0,14 \pm 0,35	-
<i>Tanytarsus</i> v. d. Wulp 1874	-	2,00 \pm 2,56	4,71 \pm 5,55	3,29 \pm 4,06	2,29 \pm 1,03

Tabela 5. Valor de significância (p) do teste F e graus de liberdade (GL) do GLM na análise da abundância dos táxons de Chironomidae nos detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata*; diferença significativa - $p < 0.05$ (negrito). MOLC – *Ash Free Dry Mass*; MOPF – Matéria Orgânica Particulada Fina.

Variáveis	GL	F	P
Espécies Vegetais	3	2,952	0,028
MOLC	1	25,912	p<0,001
MOPF	1	13,486	p<0,001
MOLC*MOPF	1	8,953	p<0,001

Dos 18 táxons analisados, 6 apresentaram $\geq 25\%$ do trato digestivo com tecido vegetal e apenas *Stenochironomus* consumiu 100% deste item alimentar (Figura 1). A maioria das larvas apresentou principalmente detritos orgânicos (MOPF) e as larvas de Tanypodinae apresentaram também restos animais (Figura 2).



Figura 1. Trato digestivo de *Stenochironomus* preenchido por fibras vegetais de *H. coronarium*.

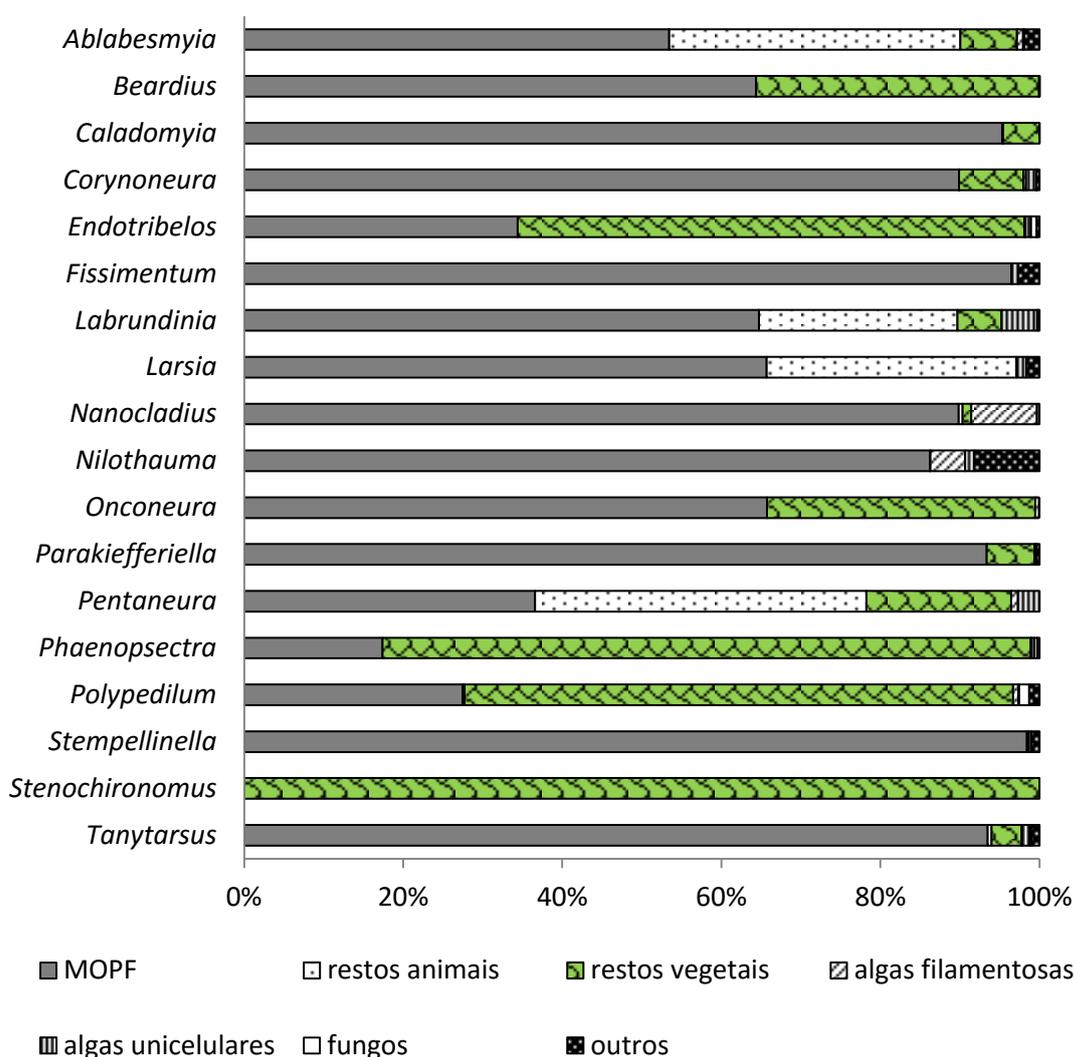


Figura 2. Participação relativa dos itens alimentares na dieta de 18 táxons de Chironomidae no experimento de colonização de detritos vegetais das plantas *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata*.

As porcentagens de tecidos vegetais presentes nos tratos digestivos variaram de acordo com as interações das espécies de plantas com a quantidade de MOLC e de

MOPF ($F_{1,28}=19,34$; $p=0,047$). A quantidade de tecidos vegetais no trato digestivo das larvas de *Beardius* e *Stenochironomus* não foi influenciada pelo tempo de colonização e nem pela espécie vegetal. Nas larvas de *Endotribelos*, a quantidade de tecidos vegetais nos tratos digestivos foi influenciada pelo tempo e pela espécie de detrito. Em *Polypedilum*, a quantidade foi influenciada somente pela espécie do detrito e em *Onconeura* somente pelo tempo. Ao comparar seletividade alimentar dos táxons por MOLC ou MOPF, o índice de Paloheimo indicou que a preferência alimentar dos diferentes táxons variou com a espécie vegetal e com o tempo de colonização (Tabela 6; Figura 3).

Tabela 6. Resultados do teste de ANCOVA, graus de Liberdade (GL) e valores de F da análise da porcentagem de tecido vegetal presente nos tratos digestivos das larvas de Chironomidae nos detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata*; diferença significativa - $p<0.05$ (negrito).

Taxons	Variáveis	GL	F	p
<i>Beardius</i>	Time (days)	1	1,555	0,238
	Plant species	2	0,783	0,481
<i>Endotribelos</i>	Time (days)	1	7,548	0,019
	Plant species	2	5,268	0,025
<i>Onconeura</i>	Time (days)	1	5,926	0,033
	Plant species	2	1,463	0,273
<i>Polypedilum</i>	Time (days)	1	0,862	0,373
	Plant species	2	4,676	0,034
<i>Phaenopsectra</i>	Time (days)	3	22,123	0,155
	Plant species	-	-	-

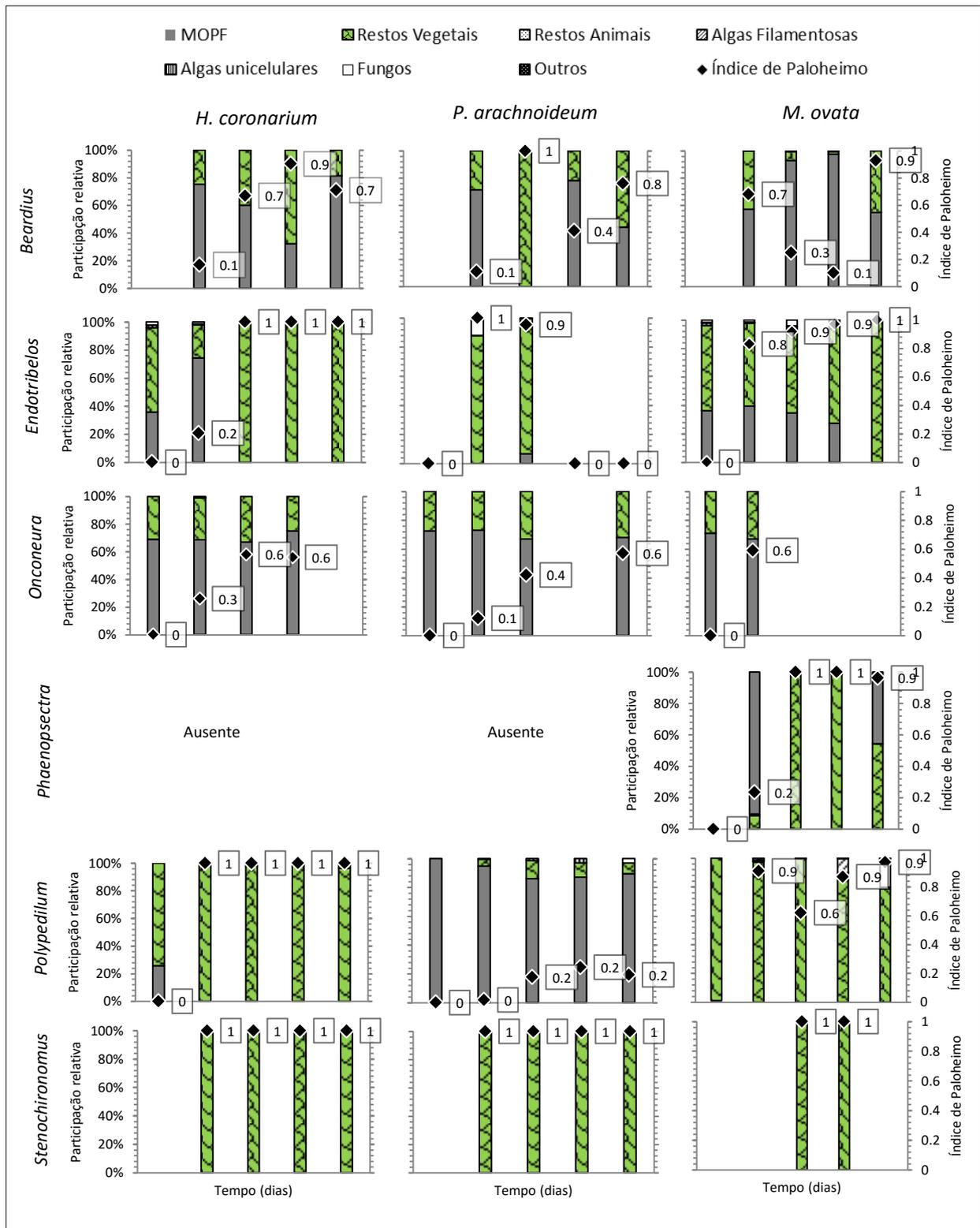


Figura 3. Participação relativa dos itens alimentares nos tratos digestivos dos táxons de Chironomidae por dia amostral nos detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata* e valores do índice de seletividade de Paloheimo [♦] para a preferência por tecidos vegetais (pontos).

Considerando a abundância, volume dos tratos digestivos das larvas e a participação relativa de tecidos vegetais nota-se que houve maior contribuição no consumo de tecido vegetal (CTCV) de *M. ovata* nos primeiros dias e de *H. coronarium* nos dias subsequentes (Figura 4).

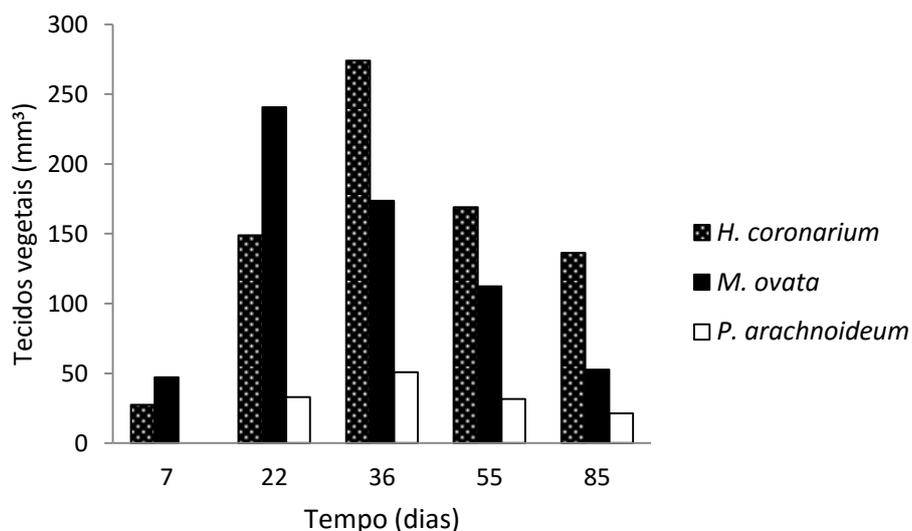


Figura 4. Contribuição das larvas de Chironomidae no consumo de tecido vegetal (CTCV) de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata* nos dias amostrais do experimento.

As CTCVs foram diferentes entre os táxons e variaram com a espécie vegetal (Tabela 7). As maiores CTCVs em *M. ovata* foi devido à contribuição das larvas de *Endotribelos* e *Polypedilum* durante todos os dias amostrais. *Endotribelos*, juntamente a *Stenochironomus*, também contribuiu com o consumo de *H. coronarium*. A maior CTCV de *P. arachnoideum* foi obtida pelas larvas de *Stenochironomus* seguidas de *Beardius* (Tabela 8).

Tabela 7. Valores de significância (p) das ANCOVAs, graus de liberdade (GL) e valores do teste *F* para a análise da contribuição no consumo dos tecidos vegetais dos táxons de Chironomidae que colonizaram os detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata*. Diferença significativa - $p < 0.05$ (negrito).

Variáveis	GL	<i>F</i>	<i>P</i>
Tempo (dias)	1	1,749	0,190
Espécies vegetais	2	20,935	$p < 0,001$
Táxons	6	18,385	$p < 0,001$
Espécies vegetais*Táxons	12	8,077	$p < 0,001$

Tabela 8. Contribuição total (mm³) por táxon de Chironomidae no consumo de tecidos vegetais de *H. coronarium* (HC), *P. arachnoideum* (PA) e *M. ovata* (MO) nos dias amostrais do experimento.

Tempo (dias)	Espécie Vegetal	Táxons					
		<i>Beardius</i>	<i>Endotribelos</i>	<i>Onconeura</i>	<i>Phaenopsectra</i>	<i>Polypedilum</i>	<i>Stenochironomus</i>
7	HC	0.00	13.00	0.31	0.00	14.25	0.00
22		1.62	34.30	0.30	0.00	31.83	81.00
36		18.40	135.00	0.66	0.00	39.07	81.00
55		61.68	32.00	0.50	0.00	8.00	67.00
85		4.11	56.00	0.00	0.00	16.36	60.00
7	PA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
22		2.31	4.00	1.61	0.00	0.14	25.00
36		23.00	4.64	0.33	0.00	0.88	22.00
55		1.97	0.00	0.00	0.00	0.60	29.00
85		14.05	0.00	0.32	0.00	0.89	6.00
7	MO	0.00	22.79	1.45	0.00	23.00	0.00
22		9.45	172.45	0.33	0.25	58.23	0.00
36		5.20	145.22	0.00	2.99	16.33	4.00
55		0.93	85.06	0.00	12.78	12.60	1.00
85		14.59	30.00	0.00	2.17	6.01	0.00

Discussão

Os detritos foliares dos leitos de riachos tropicais, além de ser fonte de carbono e nutrientes para macroinvertebrados também acumulam e disponibilizam MOPF (Mathuriau & Chauvet, 2002). As diferenças na quantidade de MOLC e acúmulo de MOPF (proveniente do sedimento do riacho e do próprio detrito) nas espécies de detritos vegetais dependem das características físicas das folhas (i.e., rugosidade da superfície ou presença de espículas), da sua fragmentação por macroinvertebrados e do grau de decomposição (Mathuriau & Chauvet, 2002). Além disso, a MOPF que adere ao detrito foliar pode promover um *input* de nutrientes que aumenta a atividade microbiana (Backer III et al., 2001; Debusk & Reddy, 2005; Goya et al., 2008) e serve como fonte alimentar para larvas de quironomídeos (Hoffman, 2005). Neste estudo, a abundância das larvas se relacionou com a interação da quantidade de detrito vegetal remanescente (MOLC) com a matéria orgânica aderida (MOPF). No entanto, diferenças taxonômicas na colonização entre as espécies vegetais e a ampla flexibilidade alimentar do grupo indicam que as larvas usaram os detritos das espécies vegetais de diferentes formas. *H. coronarium* e *M. ovata*, por exemplo, apresentaram abundâncias larvais similares mesmo com ofertas de diferentes quantidades de MOLC e MOPF.

De acordo com Berg (1995), os hábitos alimentares das larvas de quironomídeos podem ser influenciados pelas condições do local e, portanto, se existe uma fonte variada, uma dieta variada é também esperada. Conseqüentemente, muitos táxons são ubíquos sendo encontrados em muitos microhábitats, indicando que eles podem ajustar suas estratégias alimentares de acordo com o habitat (Reuss et al., 2014). As larvas de *Beardius*, *Endotribelos* e *Polypedilum*, consideradas fragmentadoras facultativas em outros estudos (Callisto et al., 2007; Ramseyer & Marchese, 2009; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012; Saito & Fonseca Gessner, 2014), apresentaram, no geral, maior quantidade de tecidos vegetais nos tratos digestivos quando este recurso também esteve em grandes quantidades na amostra. Sendo assim, a maioria das larvas aqui selecionadas mostrou plasticidade alimentar alta, consumindo todos os recursos disponíveis; fato já relatado em outros estudos (Nessimian & Sanseverino, 1998; Berg, 1995). No entanto, essas larvas fragmentadoras facultativas, juntamente com *Stenochironomus* exibiram seletividade alimentar, pois apresentaram maior quantidade de tecidos vegetais nos tratos digestivos quando comparado com a proporção deste recurso na amostra. É provável que a seletividade seja decorrente de características adaptativas dos táxons, do estado de decomposição e da espécie vegetal do detrito. Devido à grande quantidade destas larvas, é plausível concluir que as larvas fragmentadoras facultativas podem ter sido atraídas pelos tecidos vegetais em decomposição, mas também se alimentando de outros recursos ali aderidos (MOPF, por exemplo).

A proporção de itens alimentares nos tratos digestivos de macroinvertebrados é medida importante para caracterizar os grupos funcionais de alimentação (Cummins et al., 2005). No entanto, a participação das larvas de quironomídeos no consumo de detritos vegetais, e conseqüentemente na decomposição, pode ser melhor estimada quando se considera o tamanho das larvas e sua quantidade. Neste estudo, *Stenochironomus*, conhecido por construir galerias no interior de folhas, galhos e troncos submersos (Borkent, 1984; Trivinho-Strixino & Strixino, 1998; Valente-Neto et al., 2015) foi um táxon que contribuiu bastante para o consumo de *H. coronarium*. Isto deve ter ocorrido por dois motivos principais: 1) os detritos de *H. coronarium* apresentaram maior quantidade de MOLC remanescente e menor MOPF aderida, e assim, os tecidos vegetais estiveram mais disponíveis para o consumo pelas larvas estritamente minadoras. Ao contrário, isto não ocorreu nos detritos de *M. ovata* porque estavam envolvidos por quantidade grande de matéria orgânica aderida e menor MOLC

remanescente; 2) As larvas de *Stenochironomus* são aptas para consumir detritos rígidos (com alta concentração de lignina), como é esta espécie vegetal (Alonso-Amelot et al., 2001; capítulo I desta tese). Estas larvas têm mandíbulas e mento fortemente esclerosados (Trivinho-Strixino, 2014) e possuem enzimas e uma microbiota no trato digestivo que permite digerir lignina (Koroiva et al., 2013). *Endotribelos* também se destacou pelo maior consumo de tecidos vegetais em relação aos outros grupos, principalmente dos detritos de *M. ovata* e *H. coronarium*. Este grupo também possui mento e mandíbulas fortes e parece ter evitado os detritos de *P. arachnoideum* possivelmente pelos teores maiores de fenóis e taninos.

O processo de sucessão heterotrófica é caracterizado por uma sequência de modificações na colonização, devido a mudanças nas propriedades dos detritos foliares e condições de habitats os quais favorecem a instalação dos próximos colonizadores (Ligeiro et al., 2010; Gonçalves et al., 2012; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012). A variação nas CTCVs dos diferentes táxons fragmentadores durante a colonização pode ser um indicativo desta degradação sucessional. No geral, a colonização de detritos foliares por quironomídeos mostra uma clara organização temporal que é regulada por mudanças químicas na qualidade do detrito (Biasi et al., 2013). Isto foi observado principalmente nos detritos de *M. ovata* nos quais houve maior variação na CTCV durante o tempo (*Endotribelos* durante todo o período, *Polypedilum* no 22º dia e *Beardius* no 85º dia de colonização).

A análise da contribuição das larvas de Chironomidae no consumo de tecido vegetal, em geral pouco usada, mostrou resultados interessantes no presente estudo. No entanto, há outros fatores que devem ser considerados. Por exemplo, os riachos tropicais possuem espécies com muitos ciclos de vida por ano (multivoltinas) (Jackson & Sweeney, 1995). Isto significa que amostras com espécies multivoltinas de fragmentadores em riachos tropicais representam uma informação estática dos grupos. Portanto, eles provavelmente possuem mais biomassa e importância ecossistêmica ao longo do tempo do que as espécies univoltinas (Benke, 1984). Por exemplo, Jackson & Sweeney (1995) encontraram várias espécies de *Endotribelos*, *Polypedilum* e *Stenochironomus* que completam seus ciclos de vida em menos de um mês. Para o propósito do presente estudo, isto significa que as espécies destes gêneros podem ter completado mais de uma geração durante o experimento. Além disso, as larvas podem apresentar diferenças fisiológicas que podem influenciar nas taxas de ingestão e egestão

do alimento. Considerando isto, é plausível que a contribuição destes grupos seja ainda mais significativa do que a observada no presente estudo.

Pode-se concluir a partir dos procedimentos experimentais aqui adotados que os hábitos alimentares de quironomídeos diferiram entre as espécies vegetais e variaram de acordo com o tempo, quantidade de MOLC remanescente e MOPF aderida. Pelo fato das larvas consumidoras de detritos vegetais (principalmente fragmentadores facultativos ou estritos) ocorrerem em altas quantidades em associação com os detritos foliares, acredita-se que esta família (com seus diferentes táxons) poderia ser considerada como coparticipantes da decomposição nos sistemas aquáticos tropicais. Do ponto de vista dos espécimes, a presença de qualquer item no trato digestivo pode não significar uma nutrição adequada, mas sim a disponível. Isto poderá ser melhor avaliado em estudos complementares que relacionam o consumo vegetal com taxas de crescimento e duração do ciclo de vida (Nessimian & Sanseverino, 1998).

Referências

- Allan, J.D. & Castillo, M.M. (2007) Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters. pp. 197-227, Springer, Dordrecht.
- Alonso-Amelot, M. E. & Rodulfo-Baechler, S. (1996). Comparative spatial distribution, size, biomass and growth rate of two varieties of bracken fern (*Pteridium aquilinum* L. Kuhn) in a neotropical mountain habitat. *Vegetatio*, vol. 125, no. 2, p. 137-147.
- ASTM D2974-87-14. (2014). Standard Test Methods for Moisture, Ash, and Organic Matter of Peat and other Organic Soils, American Society for Testing & Materials, West Conshohocken, PA.
- Backer III, T. T., Lockaby, B. G., Conner, W. H., Meier, C. E., Stanturf, J. A. & Burke, M. K. (2001). Leaf litter decomposition and nutrient dynamics in four Southern forested floodplain communities. *Soil Science Society of America Journal* vol. 65, p. 1334–1347.
- Benke, A. C. (1984). Secondary production of aquatic insects. In Resh, V. H. & Rosenberg, D. M. (eds), *The ecology of aquatic insects*, pp. 289–322, Praeger, New York.
- Berg, H. B. (1995) Larval food and feeding behaviour. In: Armitage, P.D., Cranston, P.S. & Pinder, L.C.V. (eds.), *The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges*. pp. 1-584, Chapman & Hall, London.
- Biasi, C.; Tonin, A. M.; Restello, R. M. & Hepp, L. U. (2013). The colonization of leaf litter by Chironomidae (Diptera): The influence of chemical quality and exposure duration in a subtropical stream. *Limnologica*. vol. 43, p. 427-433.
- Borkent, A. (1984). The systematics and phylogeny of the *Stenochironomus* complex (*Xestochironomus*, *Harrisius* and) (Diptera: Chironomidae). *Memoirs of Entomological Society of Canada*, vol.128, p. 1-269.
- Callisto, M., Gonçalves Jr, J. F. & 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*, vol. 24, no. 2, p. 442–448.
- Chará-Serna, A. M.; Chará, J. D.; Zúniga, M. C.; Pearson, R. G. & Boyero, L. (2012). Diets of leaf litter associated invertebrates in three tropical streams. *Ann. Limnol.*, vol. 48, p. 139-144.

- Cheshire, K. I. M., Boyero, L. U. Z. & Pearson, R. G. (2005). Food webs in tropical Australian streams: shredders are not scarce. *Freshwater Biology*, vol. 50, p. 748–769.
- Choong, M. F., Lucas, P. W., Ong, J. S. Y., Pereira, B., Tan, H. T. W. & Turner, I. M. (1992). Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. *New Phytologist*, vol. 121, p. 597–610.
- Cuffney, T.F., Wallace J.B. & Lugthart, J. (1990). Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biology*, vol. 23, p. 281–299.
- Cummins, K. W. & Klug, M. J. (1979). Feeding Ecology of Stream Invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 10, p. 147-172.
- Cummins, K. W.; Merritt, R. W. & Andrade, P. C. N. (2005). The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in select streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, vol. 40, no. 1, p. 68-89.
- Debusk, W. F. & Reddy, K. R. (2005). Litter decomposition and nutrient dynamics in a phosphorus enriched everglades marsh. *Biogeochemistry*, vol. 75, p. 217–240.
- Galizzi, M. C. & Marchese, M. (2007). Decomposición de hojas de *Tessaria integrifolia* (Asteraceae) y colonización por invertebrados en un cauce secundario del río Paraná Medio. *Interciencia*, vol. 32, n. 8, p. 535-540.
- Galizzi, M. C., Zilli, F. & Marchese, M. (2012). Diet and functional feeding groups of Chironomidae (Diptera) in the Middle Paraná River floodplain (Argentina). *Iheringia, Série Zoologia*, vol. 102, p. 117-121.
- Gonçalves Jr., J. F.; Esteves, F. A. & Callisto, M. (2003) Chironomids colonization on *Nymphaea ampla* L. detritus during a degradative ecological succession experiment in a Brazilian coastal lagoon. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 15, no. 2, p. 21-27.
- Gonçalves Jr, J. F.; Rezende, R. S.; França, J. & Callisto, M. (2012). Invertebrate colonisation during leaf processing of native, exotic and artificial detritus in a tropical stream. *Marine and Freshwater Research*, vol. 63, p. 428-439.
- Goya, J. F., Frangi, J. L., Perez, C. & Tea, F. D. (2008). Decomposition and nutrient release from leaf litter in *Eucalyptus grandis* plantations on three different soils in Entre Ríos, Argentina. *Bosque*, vol. 29, p. 217–226.

- Graça, M. (2001). The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *International Review of Hydrobiology*, vol. 86, no. 4-5, p. 383-393.
- Hepp, L. U.; Biasi, C.; Milesi, S. V.; Veiga, F. O. & Restello, R. M. (2008). Chironomidae (Diptera) larvae associated to *Eucalyptus globulus* and *Eugenia uniflora* leaf litter in a subtropical stream (Rio Grande do Sul, Brazil). *Acta Limnológica Brasiliensia*. vol. 20, p. 345-350.
- Hoffmann, A. (2005). Dynamics of fine particulate organic matter (FPOM) and macroinvertebrates in natural and artificial leaf packs. *Hydrobiologia*, vol. 549, p. 167–178.
- Howard, J. J. (1988) Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology*, vol. 69, p. 250–260.
- Jackson, J. K. & Sweeney, B. W. (1995). Egg and larval development times for 35 species of tropical stream insects from Costa Rica. *Journal of North American Benthological Society*, vol. 14, p. 115–130.
- Janke, H. & Trivinho-Strixino, S. (2007) Colonization of leaf litter by aquatic macroinvertebrates: a study in a low order tropical stream. *Acta Limnológica Brasiliensia*, vol. 19, p. 109–115.
- Koroiva, R., Souza, C.W.O., Toyama, D., Henrique-Silva, F. & Fonseca-Gessner, A.A. (2013). Lignocellulolytic enzymes and bacteria associated with the digestive tracts of *Stenochironomus* (Diptera: Chironomidae) larvae. *Genetics and Molecular Research*, vol. 12, p. 3421-3434.
- Leite-Rossi, L. & Trivinho-Strixino, S. (2012) Are sugar cane leaf-detritus well colonized by aquatic macroinvertebrates? *Acta Limnológica Brasiliensia*, vol. 24, no.3, p. 303-313.
- Ligeiro, R., Moretti, M. S.; Gonçalves Jr, J. F. & Callisto, M. (2010). What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality inputs: exposure time or leaf species? *Hydrobiologia*, vol. 654, p. 125–136.
- Lowman, M. D. & Box, J. D. (1983). Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest trees. *Australian Journal of Ecology*, vol. 8, p. 17-25.
- Mathuriau, C. & Chauvet, E. (2002). Breakdown of leaf litter in a Neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 21, p. 384–396.
- Nessimian, J. L. & Sanseverino, A. (1998). Trophic functional characterization of chironomidae larvae (Diptera: Chironomidae) in a first order stream at the

- mountain region of Rio de Janeiro state, Brazil. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, vol. 26, p. 2115-2119.
- Paloheimo, J. E. (1979). Indices of food type preference by a predator. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, vol. 36, p. 470-473.
- Ramseyer, U. & Marchese, M. (2009). Leaf litter of *Erythrina crista-galli* L. (ceibo): trophic and substratum resources for benthic invertebrates in a secondary channel of the Middle Paraná River. *Limnetica*, vol. 28, p. 1 – 10.
- Reuss, N. S.; Ladislav, H.; Gaute, V.; Michelsen, A.; Pedersen, O. & Brodersen, K. P. (2014). Microhabitat influence on chironomid community structure and stable isotope signatures in West Greenland lakes. *Hydrobiologia*, vol.730, 59-77.
- Saito, V. S. & Fonseca-Gessner, A. A. (2014). Taxonomic compositions and feeding habits of Chironomidae in Cerrado streams (Southeast Brazil): impacts of land use changes. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 26, p. 35–46.
- Sanseverino, A. M.; Nessimian, J. L. & Oliveira, A. L. H. (1998). A fauna de Chironomidae (Diptera) em diferentes biótopos aquáticos na Serra do Subaio (Teresópolis, RJ). pp. 253-263. In Nessimian, J. L. & Carvalho, A. L. (eds). *Ecologia de Insetos Aquáticos. Series Oecologia Brasiliensis*, vol. V. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.
- Sanseverino, A. M. & Nessimian, J. L. (2008). Larvas de Chironomidae (Diptera) em depósitos de folhíço submerso em um riacho de primeira ordem da Mata Atlântica (Rio de Janeiro, Brasil). *Revista Brasileira de Entomologia*, vol. 52, p. 95–104.
- Shieh, S. H.; Hsu, C. B.; Wang, C. P. & Yang, P. S. (2007). Leaf breakdown in a subtropical stream riffle and its association with macroinvertebrates. *Zoological Studies*, vol. 46, p. 609–621.
- Silva-Matos, D. M. & Belinato, T. A. (2010). Interference of *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon. (Dennstaedtiaceae) on the establishment of rainforest trees. *Brazilian Journal of Biology*, vol. 70, p. 311-316.
- Silveira, L.S., Rosa, B.F., Gonçalves, E.A. & Alves, R.G. (2015) Influence of Pools and Riffles on Chironomidae Diversity in Headwater Streams of the Atlantic Forest. *Neotropical Entomology*, vol. 44, p. 423-429.
- Strixino, G. & Trivinho-Strixino, S. (2006). Herpobentos e Haptobentos de Lagoas Marginais da Estação Ecológica do Jataí (Luiz Antônio, SP). In Santos, J. E.;

- Pires, J. S. R. & Moschini, L. E. (eds), *Estudos Integrados em Ecossistema, Estação Ecológica do Jataí*. EDUFSCar, São Carlos, SP: 20–44.
- Tanaka, R. H. (1998). Prejuízos provocados pelas plantas aquáticas. In: Workshop Controle De Plantas Aquáticas, 1998, Brasília. Brasília: IBAMA. p. 36-38.
- Tomanova, S., Goitia, E. & Helesic, J. (2006) Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, vol. 556, p. 251-264.
- Trivinho-Strixino, S. & Strixino, G. (1998). Chironomidae (Diptera) associados a troncos de árvores submersos. *Revta Bras. Entomol.*, vol. 41, no. 2-4, p. 173-178.
- Trivinho-Strixino, S., (2014). Ordem Diptera. Família Chironomidae. Guia de identificação de larvas. In Hamada, N.; Nessimian J. L. & Querino, R. B. (eds), *Insetos Aquáticos na Amazônia Brasileira: Taxonomia, Biologia e Ecologia*, Vol. 1. Editora do INPA, Manaus: 457–660.
- Valente-Neto, F., Koroiva, R., Fonseca-Gessner, A. A. & Roque, F. O. (2015). The effect of riparian deforestation on macroinvertebrates associated with submerged woody debris. *Aquatic Ecology*, vol. 49, p. 115-125.
- Wantzen, K. M. & Wagner, R. (2006). Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 25, no. 1, p. 216-232.
- Webster, J. R. & Benfield, E. F. (1986). Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecological System*, vol. 27, p. 567-594.
- Wetzel, R. G. & Likens, G. E. (1991). *Limnological Analyses*: Springer-Verlag. 391 p.
- Woodward, G. & Hildrew, A.G. (2002). Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, vol. 71, p. 1063–1074.
- Vanotte, R. L.; Minshall, G. W.; Cummins, K. W.; Sedell, J. R. & Cushing, C. F. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 37, p. 817–822.
- Yule, C. M.; Leong, M. Y.; Liew, K. C.; Ratnarajah, L.; Schmidt, K.; Wong, H. M.; Pearson, R. G. & Boyero, L. (2009). Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 28, p. 404–415.

CAPÍTULO IV

Influência das larvas de Chironomidae (Diptera) na cinética da decomposição aeróbia de detritos foliares de *Hedychium coronarium*, *Pteridium arachnoideum* e *Magnolia ovata*

CAPÍTULO IV

Influência das larvas de Chironomidae (Diptera) na cinética da decomposição aeróbia de detritos foliares de *Hedychium coronarium*, *Pteridium arachnoideum* e *Magnolia ovata*

Resumo

A fragmentação de detritos vegetais por invertebrados pode acelerar a decomposição. Neste capítulo avaliou-se a influência das larvas de Chironomidae na cinética da decomposição dos detritos de *Hedychium coronarium*, *Pteridium arachnoideum* e *Magnolia ovata*. A expectativa era de que a densidade de larvas, em especial de fragmentadores, fosse maior nos detritos que apresentaram maior perda de massa. Pôde-se observar que as três espécies vegetais apresentaram comportamentos semelhantes no início da decomposição diferindo nas etapas posteriores. Nos detritos de *M. ovata* ocorreram as maiores perdas de massa vegetal (54%), seguida de *H. coronarium* (46%) e *P. arachnoideum* (22%). No entanto, apenas os detritos de *H. coronarium* apresentaram diferenças na perda de massa quando comparados os processos na presença (46%) e ausência das larvas (30%). Possivelmente, as características físicas e químicas dos detritos tenham influenciado. Pôde-se concluir que as larvas de Chironomidae podem acelerar a decomposição, mas a magnitude deste evento depende da espécie vegetal do detrito. Concluiu-se ainda que a contribuição relativa da microbiota e das larvas depende de fatores como a espécie vegetal e seus atributos os quais devem influenciar na extensão do condicionamento microbiano.

Introdução

A decomposição de detritos vegetais em córregos é um processo que depende das características foliares da vegetação ripária (i.e, características químicas e físicas) e das características intrínsecas do córrego (e.g. temperatura, pH, condutividade elétrica, sólidos totais e concentração de nutrientes) que influenciam na formação do biofilme, na decomposição microbiana e na colonização por macroinvertebrados (Wright & Covich, 2005; Leroy & Marks, 2006; Trevisan & Hepp, 2007). Os estágios de decomposição de material vegetal, a análise de fatores condicionantes e a participação da biota aquática neste processo têm sido analisados e discutidos por diferentes autores (Mason, 1980; Gessner et al., 1999; Cunha-Santino & Bianchini Jr., 2000; Cunha-Santino & Bianchini Jr., 2006; Abelho, 2001; Graça, 2001). No geral, a decomposição de detritos nos corpos de água é caracterizada por três fases distintas, que atuam simultaneamente: lixiviação, condicionamento e fragmentação (Gessner et al., 1999). A lixiviação é a transferência de matérias solúveis para a água (Cunha-Santino & Bianchini Jr, 2006) e ocorre pela ação da chuva ou do fluxo da água, levando a uma rápida redução do material solúvel (Mason, 1980). O condicionamento é a colonização do detrito foliar por microrganismos que promovem o decaimento do material através de metabolismo secundário e contribuem para a melhora da sua palatabilidade para os invertebrados fragmentadores (Gessner et al., 1999; Abelho, 2001). A comunidade microbiana é basicamente composta por fungos e bactérias (Gonçalves et al., 2006), sendo os fungos, especialmente hifomicetos aquáticos, de grande importância nesse processo em termos de biomassa e atividade (Hieber & Gessner, 2002; Gulis & Suberkropp, 2003; Pascoal et al., 2005; Abelho et al., 2005). A fragmentação do detrito é um processo que pode ocorrer por duas vias, ou pela sua ação conjunta: (1) fragmentação física por abrasão devido à ação da correnteza e (2) fragmentação biótica por degradação enzimática de microrganismos e pelo consumo do detrito por invertebrados fragmentadores, que transformam o substrato orgânico em matéria orgânica particulada (Gessner, et al., 1999; Abelho, 2001; Graça, 2001). Subsequentemente, o carbono orgânico dissolvido ou particulado é convertido em CO₂ e em outros componentes inorgânicos (mineralização) via oxidação (Gessner et al., 1999; Cunha-Santino & Bianchini Jr., 2000).

Uma idéia geral em ecologia de riachos é que os fragmentadores de riachos temperados têm maior influência na decomposição de detritos, enquanto em ambientes tropicais, a microbiota seria mais importante (Irons et al., 1994; Dudgeon & Wu, 1999; Wantzen & Wagner, 2006). Esta idéia é baseada na evidência da baixa abundância de fragmentadores em riachos tropicais comparado com os de região temperada. No entanto, estudos recentes têm mostrado que os fragmentadores de ambientes tropicais nem sempre são escassos e possivelmente, desempenham importante papel em vários riachos (Cheshire et al., 2005; Camacho et al., 2009; Yule et al., 2009; Encalada et al., 2010). Larvas de Chironomidae fragmentadoras, objeto do presente estudo, frequentemente são encontradas em grande número em folhedos de riachos (Sanseverino & Nessimian, 2008; Silveira et al., 2015) e em experimentos de colonização de detritos vegetais (Roque et al., 2007; Hepp et al., 2008; Ramseyer & Marchese, 2009; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012). Além disso, a colonização de detritos foliares por essas larvas parece exibir uma clara organização temporal que pode estar relacionada com a composição química do substrato vegetal (Biasi et al., 2013).

Diante da problemática apresentada, o presente capítulo visou analisar a influência das larvas de Chironomidae na cinética da decomposição de detritos. Devido à presença de grande quantidade destas larvas, em especial de fragmentadoras, em detritos foliares em decomposição (Gonçalves et al., 2003; Janke & Trivinho-Strixino, 2007), a hipótese é de que a perda de massa vegetal é maior e mais rápida nos detritos colonizados por estas larvas do que naqueles não colonizados.

Material e Métodos

Coleta e tratamento das folhas

As folhas das três espécies vegetais foram coletadas de exemplares adultos e posteriormente tratadas para simular o estado de senescência natural. Para uma melhor homogeneidade das amostras, os materiais foram selecionados, descartando-se aqueles que possuíam fungos na superfície ou marcas de herbivoria. O tratamento final (simulação da senescência) consistiu na desidratação das folhas em estufa a $\pm 45^{\circ}\text{C}$ até a estabilização da massa (Graça et al., 2005).

Montagem do experimento

O experimento consistiu na incubação de 5g das folhas desidratadas em dois tratamentos: 1) frascos de polietileno de 500 ml com 220-250 pequenos furos (\emptyset médio = 0,5 cm) e 2) frascos semelhantes ao primeiro, mas adicionando-se as folhas numa malha interna de tecido *voal* (Malha Fina (MF) - \emptyset médio = 0,3 mm) para dificultar a colonização pelas larvas. Os frascos foram depositados nos leitos dos quatro riachos em áreas de remanso por 85 dias, com três réplicas por espécie de detrito e tipo de malha, retiradas nos dias 1, 3, 7, 22, 36, 55 e 85 de incubação. Estes recipientes minimizam a perda de partículas foliares durante o experimento (Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012) (Figura 1).



Figura 1. Conjuntos de frascos de polietileno utilizados no experimento de colonização de detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata*.

Procedimentos para a retirada das amostras dos córregos e análises químicas

As amostras foram retiradas do córrego, colocadas em sacos plásticos com água do local e transportadas ao laboratório para os procedimentos analíticos. Os detritos provenientes da malha fina foram lavados, desidratados em estufa a 45°C e pesados. Os

dejetos da malha grossa foram lavados em um béquer de 2 litros e as folhas cuidadosamente analisadas. Os macroinvertebrados aderidos na superfície e inseridos no mesófilo foliar foram retirados. A água do béquer foi passada em peneira ($\varnothing = 0,210$ mm) e o material retido analisado sobre bandejas transluminadas para triagem dos invertebrados. Os dejetos da malha grossa também foram desidratados em estufa a 45°C até massa constante e pesados. O método para a obtenção da porcentagem de MOLC remanescente está descrito no capítulo I e foi utilizado para os dois tipos de tratamento (MF e MG).

Tratamento dos dados

Para a análise da perda de massa dos dejetos, foi utilizado um modelo cinético de primeira ordem (Bianchini Jr., 2003) que admite a heterogeneidade química dos dejetos (Equação 1). Esta abordagem considera que os dejetos em decomposição apresentam decaimento bifásico o qual é usualmente dividido em dois compartimentos (um lábil e um refratário), portanto obtendo as equações exponenciais duplas frequentemente usadas (Valdemarsen et al., 2014) para descrever este processo. A fração lábil é principalmente associada com o processo de lixiviação que compreende a liberação inicial de componentes solúveis (nutrientes inorgânicos, açúcares e aminoácidos); a fração refratária é relacionada com as fibras (celulose e lignina) do dejetto vegetal (Wright et al., 2013). Para a parametrização, foi utilizado o algoritmo iterativo de Levenberg-Marquardt (Press et al., 1993).

$$\text{MOP} = \text{MOPL} \cdot e^{-k_1 t} + \text{MOPR} \cdot e^{-k_2 t} \text{ (Eq. 1)}$$

Em que, MOP = matéria orgânica particulada (MOLC – *ash free dry mass*); MOPL = matéria orgânica particulada lábil; MOPR = matéria orgânica particulada refratária; k_1 = coeficiente de mineralização de MOP_L (dia^{-1}); k_2 = coeficiente de mineralização de MOP_R (dia^{-1}); e = logaritmo de base natural e t = tempo (dia).

Para detectar diferenças na porcentagem de massa remanescente (MOLC-variável dependente), foi utilizada uma ANCOVA com as espécies vegetais e os tipos de malha como variáveis categóricas e o tempo como co-fator. Para testar diferenças nos parâmetros de decaimento (i.e., MOPL, MOPR, k_1 e k_2) entre as espécies

vegetais e os diferentes tipos de malha, foi usada uma MANOVA. A velocidade de perda de massa foi representada pelos coeficientes de perda de massa k_1 e k_2 .

Para verificar a influência da densidade numérica de larvas de cada grupo funcional na quantidade de MOLC remanescente foi realizada uma análise de regressão múltipla usando os dados de massa remanescente como variável dependente e a densidade de larvas como variáveis contínuas preditoras.

Resultados

As intensas perdas de massa iniciais, representadas pelos coeficientes k_1 , foram semelhantes para as três espécies de detritos ($F_{3,6} = 1,52$; $p = 0,23$). Nos dias subsequentes, as perdas de massa, representadas por k_2 , foram maiores para *M. ovata*, seguida de *H. coronarium* e, por último, *P. arachnoideum* ($F_{3,6} = 27,36$; $p < 0,001$). A quantidade de massa remanescente também foi diferente entre os detritos e dias de colonização ($F_{3,4} = 50$; $p < 0,001$). No geral, o ranking obtido foi: *M. ovata* < *H. coronarium* < *P. arachnoideum*. No último dia amostral (85 dias) restaram em média $78,39\% \pm 6,28$ de massa remanescente de *P. arachnoideum*, $54,21\% \pm 14,07$ de *H. coronarium*, $46,43\% \pm 4,87$ de *M. ovata*. O detrito de *H. coronarium* foi o único que apresentou diferença na porcentagem de massa remanescente entre os dois tipos de malha utilizados, com perda maior no tratamento com MG ($F_{3,4} = 14,65$; $p = 0,001$). Não houve, porém, diferença na velocidade da perda de massa entre os dois tipos de malha ($p(k_1) = 0,22$; $p(k_2) = 0,28$). Os valores dos parâmetros de decaimento cinético e as curvas de perda de massa estão apresentados na tabela 1 e figura 2 respectivamente.

Tabela 1. Valores médios dos parâmetros de decaimento cinético para *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata*. MF = Malha Fina; MG = Malha Grossa.

Parâmetros	<i>H. coronarium</i>		<i>P. arachnoideum</i>		<i>M. ovata</i>	
	MF	MG	MF	MG	MF	MG
MOP _L (%)	8,76±1,95	16,58±13,16	12,73±0,86	12,96±1,02	23,32±4,74	28,44±3,10
k_1 (dia ⁻¹)	1,48±0,05	1,14±0,73	1,50±0,00	2,66±2,25	1,33±0,43	0,86±0,56
MOP _R (%)	90,20±2,03	81,23±16,38	86,62±0,98	86,55±0,83	75,75±4,83	69,76±5,06
k_2 (dia ⁻¹)	0,003±0,002	0,004±0,002	0,002±0,001	0,001±0,000	0,01±0,002	0,001±0,002
R ²	0,90±0,006	0,94±0,04	0,88±0,05	0,89±0,06	0,95±0,02	0,97±0,007

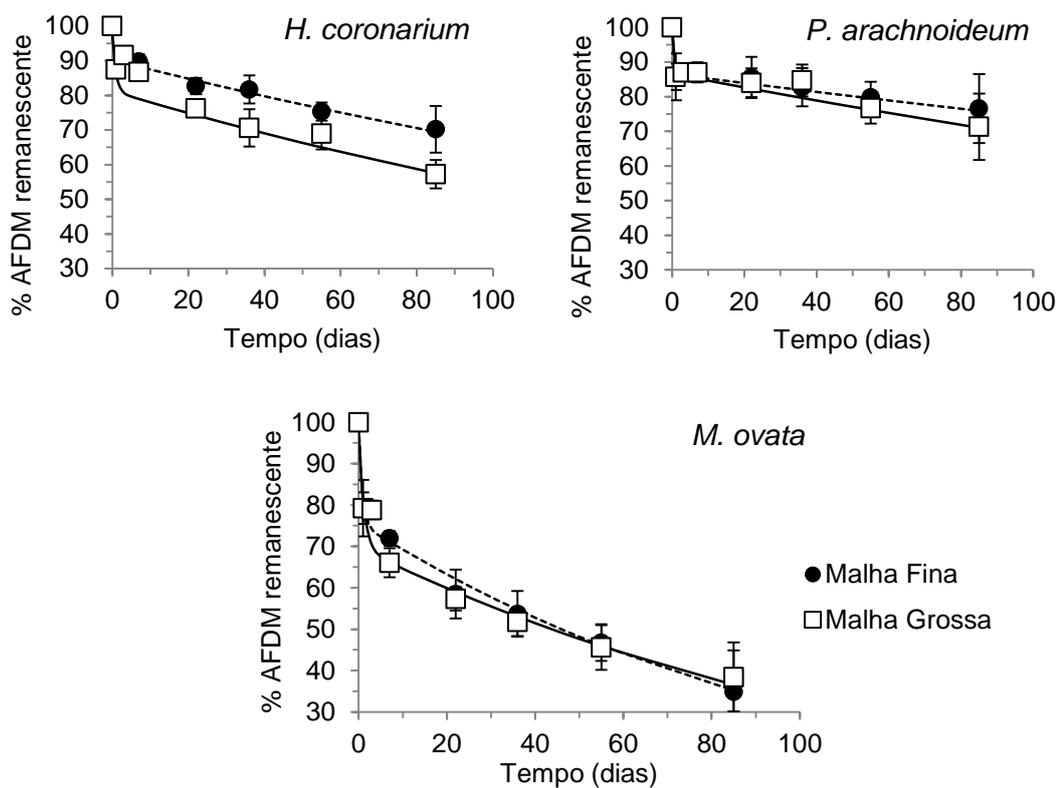


Figura 2. Curvas de decaimento cinético dos detritos de *H. coronarium*, *P. arachnoideum* e *M. ovata*. As linhas tracejadas representam as curvas de malha fina e as linhas contínuas as de malha grossa.

As densidades numéricas de larvas dos diferentes grupos funcionais constam no capítulo II desta tese. O resultado da regressão múltipla mostrou uma relação positiva entre a porcentagem de massa remanescente e a densidade numérica de larvas fragmentadoras nos detritos de *H. coronarium* e *M. ovata* e uma relação negativa entre as coletoras e a massa remanescente de *P. arachnoideum* (Tabela 2).

Tabela 2. Valores de significância obtidos para a análise de regressão múltipla entre MOLC remanescente e grupos funcionais de alimentação. β = valores de beta, Erro = erro padrão de β , t = valores do teste t para cada variável, p = valores de significância do teste t .

Espécie Vegetal	Grupos Funcionais	β_0	Erro	β_1	Erro	t	p
<i>H. coronarium</i>	Coletores	0.319	0.221	0.173	0.120	1.439	0.157
	Fragmentadores	0.207	0.154	0.367	0.028	0.130	0.045
	Predadores	-0.239	0.220	-0.170	0.157	-1.087	0.282
	Raspadores	-0.065	0.157	-0.563	1.355	-0.416	0.680
<i>P. arachnoideum</i>	Coletores	-0.556	0.153	-0.656	0.180	-3.645	0.001
	Fragmentadores	-0.188	0.126	-0.196	0.131	-1.494	0.142
	Predadores	0.258	0.150	0.455	0.265	1.718	0.093
	Raspadores	-0.211	0.124	-0.882	0.517	-1.704	0.095
<i>M. ovata</i>	Coletores	-0.351	0.240	-0.145	0.099	-1.462	0.150
	Fragmentadores	0.488	0.243	0.381	0.189	2.008	0.050
	Predadores	-0.355	0.257	-0.550	0.398	-1.380	0.174
	Raspadores	-0.026	0.154	-3.408	20.020	-0.170	0.866

Discussão

No início da decomposição, a lixiviação corresponde à liberação de componentes orgânicos e inorgânicos presentes no protoplasma e frações solúveis dos detritos (Davis III et al., 2003). Este processo ocorreu de forma semelhante nos detritos das três espécies vegetais nos primeiros dias de incubação quando foram liberados os carboidratos solúveis, os taninos e os fenóis. Posteriormente, devido ao maior teor de materiais de baixa degradabilidade (lignina, celulose e hemicelulose), a taxa de perda de massa diminuiu e diferiu entre as espécies vegetais. O mesmo comportamento de decaimento foi observado por Leite-Rossi & Trivinho-Strixino (2012) para os detritos de *M. ovata* e *Saccharum officinarum* e em vários outros estudos analisados por Bianchini Jr (1999).

Wright e Covich (2005) observaram que as taxas de decomposição de detritos foliares eram maiores quando os invertebrados estavam presentes, demonstrando a habilidade dos mesmos de influenciar no fluxo de energia e ciclo de nutrientes nos riachos. Além disso, esses autores observaram que as diferenças nas taxas de decomposição na presença e ausência dos invertebrados variavam dependendo da espécie vegetal do detrito. No presente estudo, a mais rápida decomposição dos detritos de *H. coronarium* na presença das larvas de Chironomidae mostra a importância da

família, em especial das larvas de *Stenochironomus* e *Endotribelos*, neste processo ecossistêmico. Dos outros invertebrados observados no presente estudo nenhum aparentava ser potencial fragmentador e poderiam estar raspando material depositado na superfície foliar ou usando o detrito como substrato contribuindo também com a decomposição (Dudgeon & Wu 1999, Ramirez & Hernandez-Cruz 2004). O movimento das larvas no interior das folhas, mesmo não fragmentadoras, podem promover maior oxigenação e influenciar no processo realizado pela microbiota. Além disso, a baixa perda de massa em *H. coronarium* também decorreu de efeitos antimicrobianos já conhecidos para a espécie (Chen et al., 2008; Aziz et al., 2009; Joy et al., 2007). Nos detritos onde as larvas de quironomídeos estiveram presentes, estes efeitos antimicrobianos reduziram a mineralização pela microbiota ressaltando a influência da fauna. Moitas (2014), em seu experimento de decomposição de detritos de *H. coronarium* em condições controladas, concluiu que os efeitos antimicrobianos podem selecionar microorganismos fermentadores em detrimento dos metanogênicos diminuindo a perda de massa vegetal.

P. arachnoideum é uma espécie conhecida pelo seu efeito tóxico em ambiente terrestre (Silva & Silva-Matos, 2006). No presente estudo, a semelhante e lenta perda de massa observada para seus detritos, na presença e ausência das larvas de quironomídeos, decorreu da maior quantidade de lignina e fenóis no detrito (Capítulo I). A maior quantidade destes compostos pode ter efeito negativo para ambas, microbiota e fauna, resultando na menor taxa de decomposição. Wright e Covich (2005), em estudo com exclusão de macroinvertebrados na decomposição de *Cecropia schreberiana*, observou que a grande quantidade de lignina nos detritos também diminuiu o processamento microbiano e Hepp et al. (2008) observou o efeito repelente de polifenóis de *Eucalyptus globulus* sobre as larvas de Chironomidae.

A perda de massa equivalente na ausência de invertebrados indica que os processos físicos e microbianos são também importantes para a decomposição de detritos (Irons et al., 1994; Dudgeon & Wu, 1999; Wright & Covich, 2005; Wantzen & Wagner, 2006). A microbiota foi a principal agente na mais rápida decomposição dos detritos de *M. ovata*. Embora esta espécie tenha apresentado elevada densidade de larvas de Chironomidae, não houve diferença na perda de massa na ausência das larvas. Isto indica que as mesmas características atrativas para as larvas poderiam ser também para a microbiota colonizadora. Comparando com a colonização em *H. coronarium*, possivelmente o menor tamanho das larvas em *M. ovata* e sua característica de onívoras

oportunistas, principalmente de *Endotribelos* e *Polypedilum*, tenham levado ao baixo consumo desse detrito vegetal. Como visto no capítulo III, as larvas podem ter sido atraídas pelo detrito vegetal, mas consumiram em grande quantidade outros recursos ali disponíveis (i. e, MOPF). Do ponto de vista dos microrganismos, como os detritos de *M. ovata* são muito disponíveis (i. e, baixa quantidade de lignina e fenóis), a fragmentação pelas larvas tiveram baixa importância para o seu consumo. Além disso, as nervuras das folhas de *M. ovata* são dispostas de forma reticular, o que facilita a abertura de várias frentes para a ação dos microrganismos na decomposição. Outra hipótese, como também sugerido por Dance et al. (1980) em estudo semelhante, seria a existência de pequenos invertebrados aptos a invadir as amostras de malha fina e contribuir para a sua decomposição. Para excluir este possível efeito, Rosemond et al. (1998) delineou um experimento com o uso de um campo elétrico para a exclusão dos macroinvertebrados e obteve perda de massa mais rápida quando na presença dos mesmos. No entanto, não é sabido o efeito deste campo elétrico sobre a microbiota colonizadora.

Diante das observações apresentadas neste estudo, foi possível concluir que a perda de massa na ausência das larvas indica que o processo independente de invertebrados pode ter uma importante função nos riachos estudados. Além disso, as larvas de Chironomidae podem influenciar na decomposição cuja magnitude depende da espécie vegetal do detrito. Portanto, a combinação do processo realizado pelas larvas com aquele pela microbiota parece contribuir com a rápida perda de massa observada em estudos com riachos tropicais. No entanto, a contribuição relativa dos dois processos depende de fatores como a espécie do detrito e atributos associados a eles que influenciam na extensão do condicionamento microbiano (Wright & Covich, 2005).

Referências

- Abelho, M. (2001). From litterfall to breakdown in streams: a review. *The Scientific World*, vol. 1, p. 656-680.
- Abelho, M.; Cressa, C. & Graça, M. (2005). Microbial biomass, respiration, and decomposition of *Hura crepitans* L. (Euphorbiaceae) leaves in a tropical stream. *Biotropica*, vol. 37, no. 3, p. 397-402.
- Aziz, M. A.; Habib, M. R. & Karim, M. R. (2009). Antibacterial and Cytotoxic Activities of *Hedychium coronarium* J. Koenig. *Research Journal of Agriculture & Biological Sciences*, vol. 5, p. 969-972.
- Bianchini Jr, I. (1999). Aspectos do processo de decomposição nos ecossistemas aquáticos continentais. In: POMPÊO, M. L. M. (Org.). *Perspectivas da Limnologia no Brasil*, São Luis: Gráfica e Editora União, 1999. p. 21-43.
- Bianchini Jr., I. (2003). Modelos de crescimento e decomposição de macrófitas aquáticas. In: THOMAZ, S. M.; BINI, L. M. (Ed.). *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. Maringá: EDUEM, p. 85–126.
- Biasi, C.; Tonin, A. M.; Restello, R. M. & Hepp, L. U. (2013). The colonization of leaf litter by Chironomidae (Diptera): The influence of chemical quality and exposure duration in a subtropical stream. *Limnologica*. vol. 43, p. 427-433.
- Camacho, R.; Boyero, L.; Cornejo, A.; Ibáñez, A. & Pearson, R. G. (2009). Local variation in shredder distribution can explain their oversight in tropical streams. *Biotropica*, vol. 4, p. 625–632.
- Cheshire, K. I. M., Boyero, L. U. Z. & Pearson, R. G. (2005). Food webs in tropical Australian streams: shredders are not scarce. *Freshwater Biology*, vol. 50, p. 748–769.
- Cunha-Santino, M. B. & Bianchini Jr, I. (2000). Decomposição aeróbia e anaeróbia de *Salvinia auriculata* da lagoa do Infernã. In: SANTOS, J. E.; PIRES, J. S. R. (Ed.). *Estudos Integrados em Ecossistemas - Estação Ecológica de Jatai*. São Carlos: RiMa. vol. 2, p. 631-643.
- Cunha-Santino, M. B. & Bianchini Jr., I. (2006). Modelos matemáticos aplicados aos estudos de decomposição de macrófitas aquáticas. *Oecologia Brasiliensis*, Rio de Janeiro, vol. 10, no. 2, p. 154-164.
- Dance, K. W. & Hynes, H. B. N. (1980). Some effects of agricultural land use on stream insect communities. *Environmental Pollution*, vol. 22, p. 19-28.

- Davis III, S. E.; Corronado-Molina, C.; Childers, D. L. & Day Junior, J. W. (2003). Temporally dependent C, N, and P dynamics associated with the decay of *Rhizophora mangle* L. leaf litter in oligotrophic mangrove wetlands of the Southern Everglades. *Aquatic Botany*, vol. 75, p. 199-215. [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00176-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00176-6)
- Dudgeon, D. & Wu, K. K. Y. (1999). Leaf litter in a tropical stream: food or substrate for macroinvertebrates? *Archiv für Hydrobiologie*, vol. 146, p. 65-82.
- Gessner, M. O.; Chauvet, E. & Dobson, M. (1999). A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*, vol. 85, no. 2, p. 377-384.
- Gonçalves Jr., J. F.; Esteves, F. A. & Callisto, M. (2003) Chironomids colonization on *Nymphaea ampla* L. detritus during a degradative ecological succession experiment in a Brazilian coastal lagoon. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 15, no. 2, p. 21-27.
- Gonçalves Jr., J. F., Graça, M. A. S. & Callisto, M., (2006). Leaf-litter breakdown in 3 streams in temperate, Mediterranean, and Tropical Cerrado Climates. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 25, no. 2, p. 344-355.
- Graça, M. (2001). The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *International Review of Hydrobiology*, vol. 86, no. 4-5, p. 383-393.
- Graça, M. A. S., Bärlocher, F. & Gessner, M. O. (2005). *Methods to Study Litter Decomposition: Practical guide*, ed. Springer, Netherlands, 329 p.
- Gulis, V. & Suberkropp, K. (2003). Leaf litter decomposition and microbial activity in nutrient-enriched and unaltered reaches of a headwater stream. *Freshwater Biology*, vol. 48, p. 123-134.
- Hepp, L. U.; Biasi, C.; Milesi, S. V.; Veiga, F. O. & Restello, R. M. (2008). Chironomidae (Diptera) larvae associated to *Eucalyptus globulus* and *Eugenia uniflora* leaf litter in a subtropical stream (Rio Grande do Sul, Brazil). *Acta Limnológica Brasiliensia*. vol. 20, p. 345-350.
- Hieber, M. & Gessner, M. O. (2002). Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology*, vol. 83, no. 4, p. 1026-1038.
- 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*, vol. 32, p. 401–411.

- Janke, H. & Trivinho-Strixino, S. (2007). Colonization of leaf litter by aquatic macroinvertebrates: a study in a low order tropical stream. *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 19, p. 109–115.
- Joy, B., Rajan, A. & Abraham, E. (2007). Antimicrobial activity and chemical composition of essential oil from *Hedychium coronarium*. *Phytother. Res.*, vol. 21, p. 439–443.
- Leite-Rossi, L. & Trivinho-Strixino, S. (2012) Are sugar cane leaf-detritus well colonized by aquatic macroinvertebrates? *Acta Limnologica Brasiliensia*, vol. 24, no.3, p. 303-313.
- Leroy, C. J. & Marks, J. C. (2006). Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, vol. 51, p. 605-617.
- Mason, C. F. (1980). *Decomposição*. São Paulo: Editora Pedagógica e Universitária; Editora da Universidade de São Paulo, 63 p.
- Moitas, M. L. (2014). Decomposição Anaeróbia de *Hedychium coronarium* J. Koenig e *Urochloa subquadripara* (Trin.) R. D. Webster em meios com Zn e Pb. *Dissertação*. Universidade Federal de São Carlos – SP, 103p.
- Pascoal, 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*, vol. 24, no. 4, p. 784-797.
- Press, W. H.; Teukolsky, S. A.; Vetterling, W. T. & Flannery, B. P. (1993). *Numerical recipes in C: the art of scientific computing*. New York: Cambridge University Press.
- Ramirez, A. & Hernandez-Cruz, L. R. (2004). Aquatic insect assemblages in shrimp-dominated tropical streams, Puerto Rico. *Biotropica*, vol. 36, p. 259-266.
- Ramseyer, U. & Marchese, M. (2009). Leaf litter of *Erythrina crista-galli* L. (ceibo): trophic and substratum resources for benthic invertebrates in a secondary channel of the Middle Paraná River. *Limnetica*, vol. 28, p. 1 – 10.
- Roque, F. O.; Trivinho-Strixino, S.; Milan, L. & Leite, J. G. (2007). Chironomid species richness in low-order streams in the Brazilian Atlantic Forest: a first approximation through a Bayesian approach. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 26, no. 2, p. 221-231.
- Sanseverino, A. M. & Nessimian, J. L. (2008). Larvas de Chironomidae (Diptera) em depósitos de folhicho submerso em um riacho de primeira ordem da Mata

- Atlântica (Rio de Janeiro, Brasil). *Revista Brasileira de Entomologia*, vol. 52, p. 95–104.
- Rosemond, A. D.; Pringle, C. M. & Ramirez, A. (1998). Macroconsumer effects on insect detritivores and detritus processing in a tropical stream. *Freshwater Biology*, vol. 39, p. 515-523.
- Silva, U. S. R. & Silva-Matos, D. M. (2006). The invasion of *Pteridium aquilinum* and the impoverishment of the seed bank in fire prone areas of Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, vol. 15, no. 9, p. 3035-3043.
- Silveira, L.S., Rosa, B.F., Gonçalves, E.A. & Alves, R.G. (2015) Influence of Pools and Riffles on Chironomidae Diversity in Headwater Streams of the Atlantic Forest. *Neotropical Entomology*, vol. 44, p. 423-429.
- Trevisan, A. & Hepp, L. U. (2007). Dinâmica de componentes químicos vegetais e fauna associada ao processo de decomposição de espécies arbóreas em um riacho do norte do Rio Grande do Sul, Brasil. *Neotropical Biology and Conservation*, vol. 2, no. 1, p. 55-60.
- Valdemarsen, T., Quintana, C. O., Kristensen E. & Flindt, M. R. (2014). Recovery of organic-enriched sediments through microbial degradation: implications for eutrophic estuaries. *Marine Ecology Progress Series* vol. 503, p. 41–58.
- Wantzen, K. M. & Wagner, R. (2006). Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 25, no. 1, p. 216-232.
- Wright, M. S. & Covich, A. P. (2005). The effect of macroinvertebrate exclusion on leaf breakdown rates in a tropical headwater stream. *Biotropica*, vol. 37, no. 3, p. 403-408.
- Wright, E. L., Black, C. R., Cheesman, A. W., Turner, B. L. & Sjögersten, S. (2013). Impact of simulated changes in water table depth on ex situ decomposition of leaf litter from a neotropical peatland. *Wetlands*, vol. 33, p. 217–226.
- Yule, C. M.; Leong, M. Y.; Liew, K. C.; Ratnarajah, L.; Schmidt, K.; Wong, H. M.; Pearson, R. G. & Boyero, L. (2009). Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. *Journal of the North American Benthological Society*, vol. 28, p. 404–415.

Conclusão Geral

Diante das observações apresentadas na presente tese, pode-se concluir:

- a composição química do detrito vegetal influencia na sua decomposição e difere entre as espécies vegetais estudadas principalmente na quantidade de materiais refratários e alelopáticos.
- a composição química do detrito vegetal influencia na colonização por larvas de Chironomidae em aspectos como a densidade, participação dos grupos funcionais e estrutura taxonômica.
- a qualidade nutricional dos detritos determinou a sucessão das larvas e os seus hábitos alimentares. O forrageamento também dependeu da quantidade de matéria orgânica remanescente e do material aderido à ela.
- a família Chironomidae (com seus diferentes táxons) pode ser considerada como coparticipante da decomposição nos sistemas aquáticos tropicais, pelo fato de que as larvas consumidoras de detritos vegetais (principalmente fragmentadores facultativos ou estritos) ocorreram em altas quantidades em associação com os detritos foliares.
- A perda de massa na ausência das larvas indicou que o processo independente de invertebrados possui importante função nos riachos estudados.
- as larvas de Chironomidae podem acelerar a decomposição cuja magnitude depende da espécie vegetal do detrito. A combinação do processo realizado pelas larvas com o da microbiota deve contribuir com a rápida perda de massa observada em estudos com riachos tropicais. No entanto, a contribuição relativa dos dois processos depende de fatores como a espécie do detrito e dos atributos associados a eles que influenciam na extensão do condicionamento microbiano (Wright & Covich, 2005).

Anexos

Anexo 1. Protocolo de avaliação física de riachos para a obtenção dos escores de integridade ambiental dos pontos de coleta no córrego da Ema.

1) Padrão de uso da terra além da zona de vegetação ribeirinha	7) Estrutura do barranco do rio
1. cultivos agrícolas de ciclo curto (1)	1. barranco instável com solo e areia soltos, facilmente perturbável (1)
2. pasto (7)	2. barranco com solo livre e uma camada esparsa de grama e arbustos (4)
3. cultivos agrícolas de ciclo longo (15)	3. barranco firme, coberto com grama e arbustos (6)
4. vegetação com espécies pioneiras (20)	4. firme, coberto de grama, arbustos e raízes (10)
5. floresta ombrófila íntegra (30)	
2) Largura da mata ciliar	8) Escavação sob o barranco
1. vegetação arbustiva e ciliar ausente (1)	1. escavações severas ao longo do canal, com queda de barrancos (1)
2. mata ciliar ausente com alguma vegetação arbustiva (5)	2. escavações frequentes (3)
3. mata ciliar bem definida de 1 a 5 m de largura (10)	3. escavações apenas nas curvas e constrições (6)
4. mata ciliar bem definida entre 5 e 30 m de largura (17)	4. pouca ou nenhuma evidência, ou restrita a áreas de suporte de raízes (10)
5. mata ciliar bem definida com mais de 30 m de largura (22)	9) Leito do rio
6. continuidade da mata ciliar com a floresta adjacente (30)	1. fundo uniforme de silte e areia livres, substrato de pedra ausente (1)
3) Estado de preservação da mata ciliar	2. fundo de silte, cascalho e areia em locais estáveis (5)
1. cicatrizes profundas com barrancos ao longo do seu comprimento (1)	3. fundo de pedra facilmente móvel, com pouco silte (10)
2. quebra frequente com algumas cicatrizes e barrancos (10)	4. fundo de pedras de vários tamanhos, agrupadas, com interstício óbvio (15)
3. quebra ocorrendo em intervalos maiores que 50 m (15)	10) Áreas de corredeiras e poções ou meandros
4. mata ciliar intacta sem quebras de descontinuidade (30)	1. meandros e áreas de corredeiras/poções ausentes ou rio canalizado (1)
4) Estado da mata ciliar dentro de uma faixa de 10 m	2. longos poções separando curtas áreas de corredeiras, meandros ausentes (5)
1. vegetação constituída de gramíneas e poucos arbustos (1)	3. espaçamento irregular (10)
2. mescla de gramíneas com algumas árvores pioneiras e arbustos (5)	4. distintas, ocorrendo em intervalos de 5 a 7 vezes a largura do rio (15)
3. espécies pioneiras mescladas com árvores maduras (10)	11) Vegetação aquática
4. mais de 90% da densidade é constituída de árvores não pioneiras ou nativas (15)	1. algas emaranhadas no fundo, plantas vasculares dominam o canal (1)
5) Dispositivos de retenção	2. emaranhados de algas, algumas plantas vasculares e poucos musgos (4)
1. canal livre com poucos dispositivos de retenção (1)	3. emaranhados de algas, algumas plantas vasculares semi aquáticas ou aquáticas ao longo da margem (6)
2. dispositivo de retenção solto movendo-se com o fluxo (4)	4. quando presente consiste de musgos e manchas de algas (10)
3. rochas e ou troncos presentes, mas preenchidos com sedimento (6)	
4. canal com rochas e/ou troncos firmemente colocadas no local (10)	12) Detritos
6) Sedimentos do canal	1. sedimento fino anaeróbio, nenhum detrito bruto (1)
1. canal dividido em tranças ou rio canalizado (1)	2. nenhuma folha ou madeira, matéria orgânica bruta e fina com sedimento (3)
2. barreira de sedimento e pedras, areia e silte comuns (4)	3. pouca folha e madeira, detritos orgânicos finos, floculentos, sem sedimento (5)
3. algumas barreiras de cascalho e pedra bruta e pouco silte (6)	4. principalmente folhas e material lenhoso com sedimento (7)
4. pouco ou nenhum alargamento resultante de acúmulo de sedimento (10)	5. principalmente folhas e material lenhoso sem sedimento (10)

Anexo 2. Protocolo de avaliação física de riachos para a obtenção dos escores de integridade ambiental dos pontos de coleta no córrego do Espreado.

1) Padrão de uso da terra além da zona de vegetação ribeirinha	7) Estrutura do barranco do rio
1. cultivos agrícolas de ciclo curto (1)	1. barranco instável com solo e areia soltos, facilmente perturbável (1)
2. pasto (7)	2. barranco com solo livre e uma camada esparsa de grama e arbustos (4)
3. cultivos agrícolas de ciclo longo (15)	3. barranco firme, coberto com grama e arbustos (6)
4. vegetação com espécies pioneiras (20)	4) firme, coberto de grama, arbustos e raízes (10)
5) floresta ombrófila íntegra (30)	
2) Largura da mata ciliar	8) Escavação sob o barranco
1. vegetação arbustiva e ciliar ausente (1)	1. escavações severas ao longo do canal, com queda de barrancos (1)
2. mata ciliar ausente com alguma vegetação arbustiva (5)	2. escavações frequentes (3)
3. mata ciliar bem definida de 1 a 5 m de largura (10)	3. escavações apenas nas curvas e constrições (6)
4. mata ciliar bem definida entre 5 e 30 m de largura (17)	4) pouca ou nenhuma evidência, ou restrita a áreas de suporte de raízes (10)
5) mata ciliar bem definida com mais de 30 m de largura (22)	9) Leito do rio
6. continuidade da mata ciliar com a floresta adjacente (30)	1. fundo uniforme de silte e areia livres, substrato de pedra ausente (1)
3) Estado de preservação da mata ciliar	2) fundo de silte, cascalho e areia em locais estáveis (5)
1. cicatrizes profundas com barrancos ao longo do seu comprimento (1)	3. fundo de pedra facilmente móvel, com pouco silte (10)
2. quebra frequente com algumas cicatrizes e barrancos (10)	4. fundo de pedras de vários tamanhos, agrupadas, com interstício óbvio (15)
3. quebra ocorrendo em intervalos maiores que 50 m (15)	10) Áreas de corredeiras e poções ou meandros
4) mata ciliar intacta sem quebras de descontinuidade (30)	1. meandros e áreas de corredeiras/poções ausentes ou rio canalizado (1)
4) Estado da mata ciliar dentro de uma faixa de 10 m	2. longos poções separando curtas áreas de corredeiras, meandros ausentes (5)
1. vegetação constituída de gramíneas e poucos arbustos (1)	3) espaçamento irregular (10)
2. mescla de gramíneas com algumas árvores pioneiras e arbustos (5)	4. distintas, ocorrendo em intervalos de 5 a 7 vezes a largura do rio (15)
3. espécies pioneiras mescladas com árvores maduras (10)	11) Vegetação aquática
4) mais de 90% da densidade é constituída de árvores não pioneiras ou nativas (15)	1. algas emaranhadas no fundo, plantas vasculares dominam o canal (1)
5) Dispositivos de retenção	2. emaranhados de algas, algumas plantas vasculares e poucos musgos (4)
1. canal livre com poucos dispositivos de retenção (1)	3) emaranhados de algas, algumas plantas vasculares semi aquáticas ou aquáticas ao longo da margem (6)
2. dispositivo de retenção solto movendo-se com o fluxo (4)	4. quando presente consiste de musgos e manchas de algas (10)
3. rochas e ou troncos presentes, mas preenchidos com sedimento (6)	
4) canal com rochas e/ou troncos firmemente colocadas no local (10)	12) Detritos
6) Sedimentos do canal	1. sedimento fino anaeróbio, nenhum detrito bruto (1)
1. canal dividido em tranças ou rio canalizado (1)	2. nenhuma folha ou madeira, matéria orgânica bruta e fina com sedimento (3)
2. barreira de sedimento e pedras, areia e silte comuns (4)	3. pouca folha e madeira, detritos orgânicos finos, floculentos, sem sedimento (5)
3. algumas barreiras de cascalho e pedra bruta e pouco silte (6)	4. principalmente folhas e material lenhoso com sedimento (7)
4) pouco ou nenhum alargamento resultante de acúmulo de sedimento (10)	5) principalmente folhas e material lenhoso sem sedimento (10)

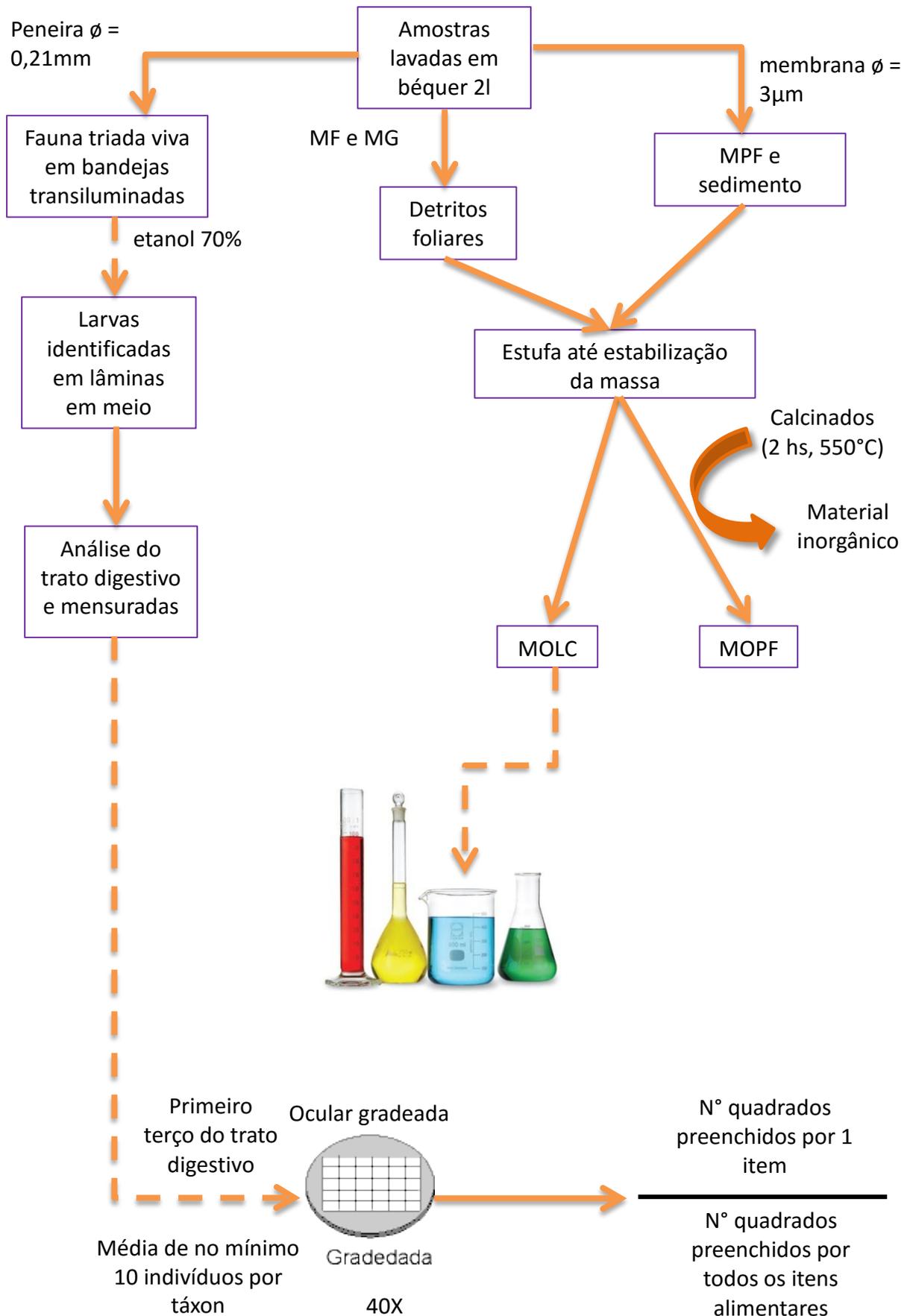
Anexo 3. Protocolo de avaliação física de riachos para a obtenção dos escores de integridade ambiental dos pontos de coleta no córrego do Fazzari.

1) Padrão de uso da terra além da zona de vegetação ribeirinha	7) Estrutura do barranco do rio
1. cultivos agrícolas de ciclo curto (1)	1. barranco instável com solo e areia soltos, facilmente perturbável (1)
2. pasto (7)	2. barranco com solo livre e uma camada esparsa de grama e arbustos (4)
3. cultivos agrícolas de ciclo longo (15)	3. barranco firme, coberto com grama e arbustos (6)
4. vegetação com espécies pioneiras (20)	4 firme, coberto de grama, arbustos e raízes (10)
5 floresta ombrófila íntegra (30)	
2) Largura da mata ciliar	8) Escavação sob o barranco
1. vegetação arbustiva e ciliar ausente (1)	1. escavações severas ao longo do canal, com queda de barrancos (1)
2. mata ciliar ausente com alguma vegetação arbustiva (5)	2. escavações frequentes (3)
3. mata ciliar bem definida de 1 a 5 m de largura (10)	3. escavações apenas nas curvas e constrições (6)
4. mata ciliar bem definida entre 5 e 30 m de largura (17)	4 pouca ou nenhuma evidência, ou restrita a áreas de suporte de raízes (10)
5 mata ciliar bem definida com mais de 30 m de largura (22)	9) Leito do rio
6. continuidade da mata ciliar com a floresta adjacente (30)	1. fundo uniforme de silte e areia livres, substrato de pedra ausente (1)
3) Estado de preservação da mata ciliar	2 fundo de silte, cascalho e areia em locais estáveis (5)
1. cicatrizes profundas com barrancos ao longo do seu comprimento (1)	3. fundo de pedra facilmente móvel, com pouco silte (10)
2. quebra frequente com algumas cicatrizes e barrancos (10)	4. fundo de pedras de vários tamanhos, agrupadas, com interstício óbvio (15)
3 quebra ocorrendo em intervalos maiores que 50 m (15)	10) Áreas de corredeiras e poções ou meandros
4. mata ciliar intacta sem quebras de descontinuidade (30)	1. meandros e áreas de corredeiras/poções ausentes ou rio canalizado (1)
4) Estado da mata ciliar dentro de uma faixa de 10 m	2. longos poções separando curtas áreas de corredeiras, meandros ausentes (5)
1. vegetação constituída de gramíneas e poucos arbustos (1)	3. espaçamento irregular (10)
2. mescla de gramíneas com algumas árvores pioneiras e arbustos (5)	4 distintas, ocorrendo em intervalos de 5 a 7 vezes a largura do rio (15)
3. espécies pioneiras mescladas com árvores maduras (10)	11) Vegetação aquática
4 mais de 90% da densidade é constituída de árvores não pioneiras ou nativas (15)	1. algas emaranhadas no fundo, plantas vasculares dominam o canal (1)
5) Dispositivos de retenção	2. emaranhados de algas, algumas plantas vasculares e poucos musgos (4)
1. canal livre com poucos dispositivos de retenção (1)	3. emaranhados de algas, algumas plantas vasculares semi aquáticas ou aquáticas ao longo da margem (6)
2. dispositivo de retenção solto movendo-se com o fluxo (4)	4 quando presente consiste de musgos e manchas de algas (10)
3. rochas e ou troncos presentes, mas preenchidos com sedimento (6)	
4 canal com rochas e/ou troncos firmemente colocadas no local (10)	12) Detritos
6) Sedimentos do canal	1. sedimento fino anaeróbico, nenhum detrito bruto (1)
1. canal dividido em tranças ou rio canalizado (1)	2. nenhuma folha ou madeira, matéria orgânica bruta e fina com sedimento (3)
2. barreira de sedimento e pedras, areia e silte comuns (4)	3. pouca folha e madeira, detritos orgânicos finos, floculentos, sem sedimento (5)
3. algumas barreiras de cascalho e pedra bruta e pouco silte (6)	4 principalmente folhas e material lenhoso com sedimento (7)
4 pouco ou nenhum alargamento resultante de acúmulo de sedimento (10)	5. principalmente folhas e material lenhoso sem sedimento (10)

Anexo 4. Protocolo de avaliação física de riachos para a obtenção dos escores de integridade ambiental dos pontos de coleta no córrego Vinte Nove.

1) Padrão de uso da terra além da zona de vegetação ribeirinha	7) Estrutura do barranco do rio
1. cultivos agrícolas de ciclo curto (1)	1. barranco instável com solo e areia soltos, facilmente perturbável (1)
2. pasto (7)	2. barranco com solo livre e uma camada esparsa de grama e arbustos (4)
3. cultivos agrícolas de ciclo longo (15)	3. barranco firme, coberto com grama e arbustos (6)
4. vegetação com espécies pioneiras (20)	4. firme, coberto de grama, arbustos e raízes (10)
5 floresta ombrófila íntegra (30)	
2) Largura da mata ciliar	8) Escavação sob o barranco
1. vegetação arbustiva e ciliar ausente (1)	1. escavações severas ao longo do canal, com queda de barrancos (1)
2. mata ciliar ausente com alguma vegetação arbustiva (5)	2. escavações frequentes (3)
3. mata ciliar bem definida de 1 a 5 m de largura (10)	3. escavações apenas nas curvas e constrições (6)
4. mata ciliar bem definida entre 5 e 30 m de largura (17)	4 pouca ou nenhuma evidência, ou restrita a áreas de suporte de raízes (10)
5 mata ciliar bem definida com mais de 30 m de largura (22)	9) Leito do rio
6. continuidade da mata ciliar com a floresta adjacente (30)	1. fundo uniforme de silte e areia livres, substrato de pedra ausente (1)
3) Estado de preservação da mata ciliar	2 fundo de silte, cascalho e areia em locais estáveis (5)
1. cicatrizes profundas com barrancos ao longo do seu comprimento (1)	3. fundo de pedra facilmente móvel, com pouco silte (10)
2. quebra frequente com algumas cicatrizes e barrancos (10)	4. fundo de pedras de vários tamanhos, agrupadas, com interstício óbvio (15)
3 quebra ocorrendo em intervalos maiores que 50 m (15)	10) Áreas de corredeiras e poções ou meandros
4. mata ciliar intacta sem quebras de descontinuidade (30)	1. meandros e áreas de corredeiras/poções ausentes ou rio canalizado (1)
4) Estado da mata ciliar dentro de uma faixa de 10 m	2. longos poções separando curtas áreas de corredeiras, meandros ausentes (5)
1. vegetação constituída de gramíneas e poucos arbustos (1)	3 espaçamento irregular (10)
2. mescla de gramíneas com algumas árvores pioneiras e arbustos (5)	4. distintas, ocorrendo em intervalos de 5 a 7 vezes a largura do rio (15)
3. espécies pioneiras mescladas com árvores maduras (10)	11) Vegetação aquática
4 mais de 90% da densidade é constituída de árvores não pioneiras ou nativas (15)	1. algas emaranhadas no fundo, plantas vasculares dominam o canal (1)
5) Dispositivos de retenção	2 emaranhados de algas, algumas plantas vasculares e poucos musgos (4)
1. canal livre com poucos dispositivos de retenção (1)	3. emaranhados de algas, algumas plantas vasculares semi aquáticas ou aquáticas ao longo da margem (6)
2. dispositivo de retenção solto movendo-se com o fluxo (4)	4. quando presente consiste de musgos e manchas de algas (10)
3. rochas e ou troncos presentes, mas preenchidos com sedimento (6)	
4 canal com rochas e/ou troncos firmemente colocadas no local (10)	12) Detritos
6) Sedimentos do canal	1. sedimento fino anaeróbico, nenhum detrito bruto (1)
1. canal dividido em tranças ou rio canalizado (1)	2. nenhuma folha ou madeira, matéria orgânica bruta e fina com sedimento (3)
2. barreira de sedimento e pedras, areia e silte comuns (4)	3. pouca folha e madeira, detritos orgânicos finos, floculentos, sem sedimento (5)
3 algumas barreiras de cascalho e pedra bruta e pouco silte (6)	4. principalmente folhas e material lenhoso com sedimento (7)
4. pouco ou nenhum alargamento resultante de acúmulo de sedimento (10)	5 principalmente folhas e material lenhoso sem sedimento (10)

Anexo 5. Fluxograma simplificado com os procedimentos experimentais pós-coleta.



Anexo 6. Artigo publicado com parte dos dados da tese.

Leite-Rossi, L. A.; Saito, V. S.; Cunha-Santino, M. B. & Trivinho-Strixino, S. (2015). How does leaf litter chemistry influence its decomposition and colonization by shredder Chironomidae (Diptera) larvae in a tropical stream? *Hydrobiologia*, DOI 10.1007/s10750-015-2626-1.

How does leaf litter chemistry influence its decomposition and colonization by shredder Chironomidae (Diptera) larvae in a tropical stream?

Luciene Aparecida Leite-Rossi^{1*}, Victor Satoru Saito¹, Marcela Bianchessi Cunha-Santino², Susana Trivinho-Strixino²

¹PPG-ERN – Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Universidade Federal de São Carlos, *Campus* de São Carlos, Rodovia Washington Luís, km 235 - SP-310, Zip code 13565-905, São Carlos - São Paulo - Brazil

²Depto. de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos, *Campus* de São Carlos, Rodovia Washington Luís, km 235 - SP-310, Zip code 13565-905, São Carlos - São Paulo, Brazil

*Author for correspondence; e-mail: luciene.rossi@yahoo.com.br, phone number: +55 (016) 33518316

Abstract

The nutritional quality of leaf litter can influence shredder chironomid larvae activities and affect leaf litter decomposition in tropical streams. The invasion of riparian areas by exotic plants may alter the nutritional quality of allochthonous material in streams, which would influence litter decomposition in these systems. We carried out

an *in-situ* experiment to verify the relationship between the initial leaf litter chemistry of two invasive plants (*Hedychium coronarium* and *Pteridium arachnoideum*) and a native one (*Magnolia ovata*) and the shredder chironomid larvae density and decomposition rates in a tropical stream. We found differences in the initial leaf litter chemistry and mass loss between leaf litter species. Differences in leaf litter chemistry influenced the colonization behavior by chironomid larvae. Larval densities differed among litter species, both taxonomically and functionally. The density of shredders was similar between *M. ovata* and *H. coronarium*, although they were colonized by different taxa: *Endotribelos* was more abundant in *M. ovata*, and *Stenochironomus* in *H. coronarium*. *P. arachnoideum* was colonized by fewer shredders probably due to its high secondary compounds and lignin concentration. The invasion of riparian areas by exotic plants can alter the colonization of chironomid shredder assemblages and therefore the decomposition rates in aquatic systems.

Key words: aquatic macroinvertebrate, decomposition, *Endotribelos*, invasive plants, lignin, *Stenochironomus*

Introduction

Many chemical compounds of leaves are related to defense mechanisms of plants developed during the evolutionary process (Biasi et al., 2013). For example, structural compounds, such as high concentrations of lignin and cellulose make leaves more rigid and protect them from herbivory, and consequently also from detritivores (Ardón & Pringle, 2008; Boyero et al., 2012). In addition, secondary compounds, such as polyphenols, have a repellent effect on organisms and thus inhibit colonization of detritus by microorganisms and invertebrates (Canhoto & Graça, 1999; Hepp et al., 2008). Moreover, leaves with low nutritional quality expressed by a high carbon:

nitrogen ratio and high concentration of secondary compounds could be less attractive to shredders and, therefore, would decompose slowly (Graça & Cressa, 2010). On the contrary, high nitrogen concentration in leaf litter stimulates the activity of fungi (Suberkropp & Chauvet, 1995; Menéndez et al., 2011), which therefore could make litter more attractive to invertebrates (Leroy & Marks, 2006; Graça & Cressa, 2010), increasing the litter decomposition rate. Thus, the interaction between leaf litter chemistry and invertebrate colonization directly affects the decomposition of plant leaves.

Given the above, leaves from different riparian species could have distinct dynamics of decomposition and colonization by microorganisms and invertebrates when they fall into streams. Biological invasions of riparian zones by exotic plants may have a strong effect on these dynamics (Ehrenfeld, 2010). Decomposition of detritus in streams involves leaching of soluble compounds, physical abrasion, microbial conditioning (by bacteria and fungi) and fragmentation by invertebrates (Graça, 2001; Shieh et al., 2007; Yule et al., 2009). In this process, invertebrate shredders transform coarse particulate organic matter into fine and dissolved particles (Vanotte et al., 1980; Allan & Castillo, 2007) releasing nutrients that may be used by other organisms (Graça, 2001; Tanaka et al., 2006). In temperate regions, the contribution and importance of invertebrate shredders to decomposition is well understood (Cuffney et al., 1990). The shredders most commonly found in these regions are gammarids (Amphipoda), nemourids (Plecoptera), limnephilids (Trichoptera) and some tipulids (Diptera) (Wantzen & Wagner, 2006). Many authors have reported a lack of similar shredders in tropical regions (Wantzen & Wagner, 2006; Gonçalves et al., 2007; Graça et al., 2015), but other studies have not supported this (e.g. Cheshire et al., 2005). Nevertheless, in

tropical streams the current knowledge is still that microorganisms, instead of shredders, are the most important players in the decomposition of detritus (Boyero et al., 2012).

However, the relevance of shredders in tropical and subtropical regions may be underestimated because studies that have evaluated the role of chironomid larvae on the decomposition of detritus (Wantzen & Wagner, 2006; Hepp et al., 2008) are much more unusual than those addressing other aquatic invertebrates (Canhoto & Graça, 1999; Graça, 2001; Cheshire et al., 2005; Ligeiro et al., 2010; Boyero et al., 2012; Gonçalves et al., 2012). Chironomid larvae are among the most abundant invertebrate taxa in streams (Sanseverino & Nessimian, 2008), showing high density and richness on leaf litter (Gonçalves et al., 2003; Janke & Trivinho-Strixino, 2007) and more life cycles per year than species from temperate streams (Jackson & Sweeney, 1995). However, most taxa are commonly classified as collectors and not as shredders (Merritt & Cummins, 1996). Nonetheless, observational and experimental studies have shown that a significant part of this fauna consists of shredder chironomids (i.e., *Beardius*, *Endotribelos*, *Phaenopsectra*, *Stenochironomus* and some *Polypedilum* species) (Callisto et al., 2007; Ramseyer & Marchese, 2009; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012; Saito & Fonseca-Gessner, 2014).

Given the above, we aimed to describe the initial leaf litter chemistry of two invasive plant species (*Hedychium coronarium* and *Pteridium arachnoideum*) and a native species (*Magnolia ovata*), and investigate its relation with shredder chironomid colonization and the consequent effects on the litter decomposition process in a tropical stream. Due to the high growth rate, dispersion and lack of natural enemies (Ziller, 2000; Valery et al., 2008), our first hypothesis is that the exotic species have more secondary and refractory compounds than the native one. Thus, assuming that the leaf litters with high concentrations of these compounds are more difficult to be consumed

by invertebrates, our second hypothesis is that exotic leaf litters are colonized by fewer shredder larvae than the native litter species. Therefore, our third hypothesis is that the leaf breakdown rates may be lower in the exotic litter due to a lack of shredders.

Material and Methods

Study site

The Fazzari stream is a first order stream located in the Tietê-Jacaré basin, situated in the Brazilian tropical savanna (21°58'08" S, 47°53'09"W). The Tietê-Jacaré basin is largely formed by deep to moderate quartzite sandy soils, with some purple eutrophic latosol (Tundisi et al., 2008). The study stream has a maximum depth of 0.60 m and a maximum width of 1.50 m (Siqueira & Trivinho-Strixino, 2005), and is well preserved (Riparian, Channel and Environmental Inventory (RCE) score = 162/195; Petersen, 1992). The experimental stretch has natural riparian vegetation, low water velocity ($0.28 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) and a sandy bed covered by plant detritus (leaves, branches, trunks, etc.) at different decomposition stages. Water physicochemical characteristics were measured using a multiparameter probe (YSI) on each sampling date. The stream had warm water ($18.91 \pm 1.46^\circ\text{C}$, mean \pm SD), low conductivity ($6.5 \pm 0.54 \mu\text{S}/\text{cm}$), low dissolved oxygen ($5.68 \pm 0.17 \text{ mg}/\text{L}$) and acidic pH (5.67 ± 0.21).

Plant species

Three plant species, commonly found in Brazil, with apparently different leaf nutritional characteristics (i.e., texture, color, presence of leaf spicules, signs of herbivory) (Lowman & Box, 1983; Howard, 1988; Choong et al., 1992) were selected: 1) *Magnolia ovata* (synonymy: *Talauma ovata*, Magnoliaceae), a native species commonly found in the tropical region of South America, which has a high capacity to

recruit and tolerate flooding. For this reason, it is indicated for mixed reforestation projects of degraded riparian areas (Lorenzi, 2002). It can reach 20–30 m in height and blooms from late October until December (Cazetta et al., 2002). We chose this native species due to its high representativeness in the stream studied and its high contribution to the litter standing stock. 2) *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae), a perennial species found in marshy environments, such as sub-humid woodlands. It is native to tropical Asia (Pio Correa, 1984), but is well adapted to the Americas, especially Brazil (Pio Correa, 1984; Lorenzi & Souza, 2001), where it is common throughout the coastal zone (Kissmann & Groth, 1991). It is considered harmful due to its rapid growth and dispersal, aggressively invading wetlands and marshy lowlands, lake shores, streams and drainage channels, forming dense populations and replacing the original vegetation (Lorenzi & Souza, 2001). Controlling it is difficult given its extremely efficient vegetative reproduction through rhizome fragments, which easily originate new plants (Kissmann & Groth, 1991). 3) *Pteridium arachnoideum* (Dennstaedtiaceae), of unknown origin, dominates large areas of native vegetation and is considered an aggressive invasive species of fern (Page, 1976; Marrs et al., 1998). It has large biomass and forms a canopy that limits the establishment of other species when it is above the trees (Marrs et al., 2000). It also has a fire resistant rhizome (Johnson, 2001) and large carbohydrate reserves (Marrs et al., 2000), it produces allelopathic compounds (Gliessman & Muller, 1978) and the litter decomposition rates are low under its canopy (Watt, 1940). *P. arachnoideum* is common in the South and Southeast of Brazil, and is often one of the first colonizers, dominating large areas after the occurrence of severe disturbances (Silva & Silva-Matos, 2006; Portela et al. 2009). The three plant species were found on stream banks contributing to the litter benthic standing stock (Kissman & Groth, 1991; Janke & Trivinho-Strixino, 2007; Silva-Matos et al., 2012).

Experimental procedures

Leaves of the three species were collected near the study stream in early flowering (fall). All leaves were collected in the senescent stage on adult plants, washed in running water to remove any material that could interfere with the determination of initial leaf litter mass (e.g. inorganic material, small animals, animal faeces), oven-dried at 45°C to a constant mass and cut into pieces (average length \pm SD = 10.4 \pm 3.62 cm). These procedures were adopted to better standardize the samples and assess the colonization by invertebrates (Bärlocher, 1997).

Prior to incubation, senescent leaves (triplicates) were ground to 1mm in a knife grinder for chemical analysis. The total phosphorus and nitrogen concentrations were determined by Vanadato-Molibdato (Sarruge & Haag, 1974) and micro-Kjeldahl methods (Coelho-Silva, 1967; Association of Official Agricultural Chemists, 1995), respectively. The soluble carbohydrate concentration was determined using the colorimetric method (Dubois et al., 1956). The total fiber and lignin concentrations were determined by a sequential analysis of neutral and acid detergents (Robertson & Van Soest, 1981; Mertens, 2002). The tannins and polyphenols concentrations were determined using the gravimetric method (Makkar et al., 1993).

The experiment consisted of incubating ca. 5 g of dried leaves inside 63 polythene bottles of 500 mL with 220–250 small holes (0.5 cm mean diameter) in pool areas for up to 85 days, with three replicates per leaf species taken after 1, 3, 7, 22, 36, 55 and 85 days of exposure. These bottles minimize the loss of fragments from the leaf detritus during exposure (Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012). Samples were removed from the stream, placed in plastic bags with stream water and transported to the laboratory for sorting procedures. The leaf litter was washed in a beaker (2 L),

attached macroinvertebrates were removed and immediately fixed in 70% ethanol and litter was oven-dried at 45°C to constant mass and weighed. Dry litter was combusted for two hours at 550°C and the ash was weighed. The remaining ash free dry mass (MOLC) was estimated as dry mass minus ash mass. Results were expressed as a percentage of MOLC remaining from the initial MOLC (Wetzel & Likens, 1991; American Society for Testing & Materials (ASTM), 2014). The water remaining in the beaker was sieved (0.21 mm mesh pore) under a low water flow and collected in a different beaker. The invertebrates retained were sorted and immediately fixed as above.

Chironomid larvae were identified using *Hoyer* mounted slides and identification keys (Trivinho-Strixino, 2014). The voucher specimens were deposited in the collection of the Laboratório de Ecologia de Insetos Aquáticos (LEIA) at the Federal University of São Carlos. Individuals were assigned to functional feeding categories (i.e., collectors, shredders and predators) according to Cummins et al. (2005), Strixino & Trivinho-Strixino (2006) and Saito & Fonseca-Gessner (2014) who made digestive tract analyses. Moreover, we observed digestive tracts to verify the presence of vegetal fibers in the shredders.

Data treatment

Differences in the initial leaf litter chemical composition were assessed by cluster analysis based on Bray-Curtis similarity matrix (1000 randomizations) of the concentration of chemical compounds (nitrogen, phosphorus, carbohydrates, total fiber, lignin, tannin and polyphenols, all in % dry mass), including the three replicates. The Kruskal-Wallis test with multiple comparisons was further used for each chemical compound to detect the specific differences among the leaf litter species.

Total Chironomid density, density of Chironomid functional feeding categories and density of shredder genera (dependent variables) were compared among leaf litter species and sampling days (independent variables) by two-way ANOVAs. To assess the influence of leaf litter species and sampling days on the functional feeding structure of the assemblage, we used the MANOVA/Wilks test (Scheiner, 2001; Gonçalves et al., 2012). Fisher LSD was used as the *post hoc* test to detect the specific differences for all of these tests.

For the description of the mass loss of leaf litter, we used the first-order kinetic model (Bianchini, Jr., 2003) that admits the chemical heterogeneity of the detritus (Equation 1). This approach considers that the decomposing detritus presented a biphasic decay that is usually divided into two compartments (a labile and a refractory), thus obtaining the double-exponential equations often used (Valdemarsen et al., 2014) to describe this process. The labile fraction is mainly associated to the leaching process that comprises the initial liberation of hydrosoluble compounds (inorganic nutrients, sugar and amino acids); the refractory fraction is related to the fibers (cellulose, lignin) from plant detritus (Wright et al., 2013). Moreover, the k_2 is related to the long term litter decomposition as the fibers (i.e. refractory material) are the fraction that remains in the sediments of aquatic systems and this is usually related with global k in studies that do not consider the heterogeneity of detritus and use the single-exponential decay approach in decomposition kinetics. For parameterization, we used the Levenberg-Marquardt algorithm (Press et al., 1993).

$$POM = POM_L \cdot e^{-k_1 t} + POM_R \cdot e^{-k_2 t} \text{ (Eq. 1)}$$

Where, POM = particulate organic matter (on MOLL basis); POM_L = labile particulate organic matter; POM_R = refractory particulate organic matter; k_1 =

coefficient of mass loss of POM_L (day⁻¹); k_2 = coefficient of mass loss of POM_R (day⁻¹); e = natural base logarithm and t = time (days).

To detect differences in the percentage of remaining mass (dependent variable), we used an ANCOVA with plant species as a categorical variable and time as co-factor. To test the differences in the parameter decay (i.e., POM_L, POM_R, k_1 e k_2) among leaf litter species, we used one-way ANOVA. The velocity of mass loss was represented by the coefficients of mass loss k_1 and k_2 .

Results

The cluster analysis showed that *M. ovata* and *H. coronarium* leaves had more similar chemical composition in relation to *P. arachnoideum* leaves (Fig. 1). *P. arachnoideum* leaves had the highest carbohydrate, tannin and polyphenols concentrations compared with the other species and higher lignin concentration than *M. ovata*. *H. coronarium* leaves had higher nitrogen and total fiber concentrations than *M. ovata* (Table 1). Phosphorus concentration was similar for all leaf species.

We recorded 3,102 macroinvertebrates associated with the leaf detritus of the three leaf litter species, including 2,010 chironomid larvae (65% total) of 24 genera (Table S1). We found 22 other taxa of macroinvertebrates, but none of them were shredders. The differences in larval density among litter species ($F_{2,6} = 11.67$, $p < 0.001$) and sampling dates ($F_{4,6} = 19.13$, $p < 0.001$) were significant. The maximum density of chironomid larvae was found after 55 days of colonization for all species. *M. ovata* showed the highest density during the study period, although significant differences were found only for day 55 (Fig. 2).

There was a significant difference in the functional structure of the chironomid assemblages among the sampling days (Wilks = 0.203, $F_{6,28} = 4.51$, $p = 0.002$). These

could be observed for the three functional feeding groups in *H. coronarium* and *M. ovata* leaf litters. *P. arachnoideum* leaf litter showed differences only in the collector group over time. *M. ovata* leaf species had the highest contribution of shredder and predator functional groups in relation to *H. coronarium* and *P. arachnoideum* ($p = 0.042$ and 0.002 , respectively) (Fig. 3A – C). The shredder density differed among plant species ($F_{10,30} = 9.45$, $p < 0.001$) and sampling days ($F_{20,30} = 2.03$, $p = 0.01$). *Beardius* Reiss & Sublette had a similar density among leaf species and sampling days. *Endotribelos* Grodhaus larvae density was higher in *M. ovata* than in *H. coronarium* and *P. arachnoideum* ($p_{HC \times PA} < 0.01$, $p_{HC \times MO} = 0.012$, $p_{MO \times PA} < 0.01$) and varied over time. *Phaenopsectra* Kieffer highlighted in *M. ovata* leaf litter ($p_{HC \times MO} = 0.006$, $p_{MO \times PA} = 0.006$) mainly on the 55th day. *Polypedilum* Kieffer did not vary over time or among leaf species and *Stenochironomus* were the most abundant chironomid shredder in *H. coronarium* ($p_{HC \times MO} < 0.001$, $p_{HC \times MO} < 0.001$) with a low variation over time (Fig. 3D – F).

Considering the POM (i.e., labile + refractory), *P. arachnoideum* detritus showed the greatest amount of mass remaining throughout the experiment, followed by *H. coronarium* and *M. ovata* (Fig. 4). There was a significant effect of litter species ($F_{3,7} = 3.24$, $p = 0.04$), incubation time ($F_{1,7} = 56.16$, $p < 0.001$) and the interaction between these two factors ($F_{3,7} = 3.47$, $p = 0.032$) on the litter mass remaining. Considering the different fractions, the detritus presented a considerable amount of water soluble compounds (POM_L) that were rapidly leached in the early days. Subsequently, the mass loss decreased until the end of the experiment, with $78\% \pm 6$ (mean \pm SD) of the initial mass remaining for *P. arachnoideum*, $54\% \pm 14$ for *H. coronarium* and $46\% \pm 5$ for *M. ovata*. Refractory and labile fractions significantly differed among litter species (POM_R: $F_{3,12} = 14.42$, $p = 0.001$; POM_L: $F_{3,12} = 18.01$, $p < 0.001$): *M. ovata* had the highest

amount of POM_L and *P. arachnoideum* and *H. coronarium* the highest amount of POM_R. The decay rate of POM_L (k_1) did not significantly differ among litter species ($F_{3,12} = 32.79$, $p = 0.08$). In turn, the decay rate for POM_R (k_2) significantly differed among litter species ($F_{3,12} = 74.03$, $p = 0.01$); *M. ovata* was the species with the highest decay rate for POM_R (Table 2). Therefore, the mass loss of the native species was higher and faster than that of the two invasive species (*P. arachnoideum* and *H. coronarium*).

Discussion

The secondary and structural chemical compounds are known for making leaf litter less palatable to invertebrates, as well as inhibiting the colonization by decomposer microorganisms. This is because high lignin and cellulose concentrations make leaves more rigid (Ardón & Pringle, 2008; Boyero et al., 2012) and the polyphenols have a repellent effect towards organisms (Hepp et al., 2008). Some studies showed a negative relationship between polyphenols in *Eucalyptus grandis* leaves and invertebrates (Trevisan & Hepp, 2007) and between *Eucalyptus globulus* and *Eugenia uniflora* polyphenols and Chironomidae larvae (Hepp et al., 2008). However, Ardón & Pringle (2008) argued that polyphenols are quickly leached in the first days of decomposition, and are less important than the structural compounds in the colonization and decomposition of litter. In our study, the leaf chemical composition differed among the three plant species, mainly due to higher carbohydrate, lignin, tannin and polyphenols concentrations in *P. arachnoideum* leaves. These made its leaf litter less palatable to chironomid larvae than the other two plant species. The *H. coronarium* leaves presented higher nitrogen and total fiber concentrations than the native species, but had lower polyphenols concentration than the other invasive species. Therefore, *H. coronarium* leaf litter may be more available to shredder colonization than *P.*

arachnoideum leaf litter. The native species had the lowest concentration of all chemical compounds in relation to the invasive plant species, but was more accessible to shredder larvae due to less secondary and structural compound concentrations.

Chironomid assemblages colonizing detritus shows a clear temporal organization, which are generally regulated by chemical changes in the detritus quality (Biasi et al., 2013). In the first days of our experiment, the three litter species showed high concentrations of lignin and polyphenols that could limit the access of larvae to important nutrients (i.e., nitrogen, phosphorus and carbohydrates). *P. arachnoideum* was the species with the highest initial secondary compound concentrations and, consequently, with the lowest shredder chironomid densities during the experiment. Therefore, high secondary compound concentrations may slow down colonization by chironomid larvae. This feature may represent that the leaf litter are a long-term resource because it is more stable than the highly nutritious leaf litter (Haapala et al., 2001). During the intermediate period of decomposition, the lignin may be more available for fragmentation because most of the polyphenols present in the leaf detritus were released into the environment. If more nutrients become available, the detritus may be colonized by a greater number of larvae, as observed for *H. coronarium* and *M. ovata* leaf litters. Taxonomic differences and lower larvae density in *H. coronarium* in relation to *M. ovata* may be related to high initial total fibers and lignin concentration in *H. coronarium*. Finally, by the end of the experiment, the shredder density decreased, possibly because mainly refractory compounds remained due to the fact that other nutrients were consumed. It is likely that the degradation successional process was responsible for the result of the detritus colonization. This process is characterized by a sequence of changes in colonization, which modifies the properties of the detritus and the habitat conditions for subsequent settlers (Ligeiro et al., 2010; Gonçalves et al.,

2012; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012). For example, the collector density increased after 55 days in the three leaf species, probably because there was more fine particulate organic matter available due to shredder and microorganism activities.

A general idea in stream ecology is that shredders in temperate streams have a major influence on the decomposition process of litter, while in tropical environments, the microbiota is more important (Irons et al., 1994; Dudgeon & Wu, 1999; Dobson et al. 2002; Wantzen & Wagner, 2006). This idea is based on evidence of low abundance and richness of shredders in tropical compared to temperate streams. However, recent studies have shown that tropical shredders are not always scarce or species poor, and probably have an important role in various streams (Cheshire et al. 2005, Camacho et al. 2009, Yule et al., 2009; Encalada et al., 2010). Our results are in line with these recent studies as we found high densities of specialist chironomid shredders of leaf litter during the experimental period. *Stenochironomus*, a typically mining chironomid that builds galleries inside submerged leaves and stems (Borkent, 1984; Trivinho-Strixino & Strixino, 1998; Valente-Neto et al., 2015), showed higher densities in *H. coronarium* and *P. arachnoideum* leaf litter. This probably occurred because this taxon has strong and sclerotized mentum (Trivinho-Strixino, 2014) and has enzymes and a gut microbiota that can digest lignin (Koroiva et al., 2014), which probably allowed it to feed upon leaves irrespectively of its hardness. On the contrary, *Endotribelos* larvae seems to show a greater preference for soft plant material and is found inside fruit (Roque & Trivinho-Strixino, 2008) and easily degradable leaves (Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012) such as *M. ovata* leaf litter. Overall, our results showed evidence of how chemical differences among litter species guide distinct colonization processes by chironomids. This differential colonization, as well as these chemical

differences, explains the differential decomposition rates among the native and the exotic species.

In the first days of the experiment, we found a rapid and similar mass loss of both native and exotic plant species. This was due to the release of organic and inorganic components from the protoplasm and the soluble fractions of the detritus, such as carbohydrates, tannins and polyphenols (Davis III et al., 2003). After this initial process, we found that the native *M. ovata* had faster kinetic decay than the exotic species (*H. coronarium* and *P. arachnoideum*). Probably, replacing native species for invasive ones with different decay patterns will impact shredder chironomid assemblages by changing the food availability in streams. In fact, the same changes could cause positive impacts on certain chironomid species and negative ones on others. *Stenochironomus* larvae, for example, colonized one of the exotic species very well, while other taxa depended on conditioning of the exotic leaves. Other studies that found a lower kinetic decay of exotic species also suggested that the invasion of riparian areas by these exotic species could change the rate of decomposition in headwaters with consequences for the dynamic of organic carbon carried downstream (Royer et al. 1999).

We can conclude that the initial nutritional quality of the exotic detritus analyzed was different from that of the native detritus. Moreover, the nutritional properties of the detritus can determine the colonization and succession of chironomid larvae. As chironomid shredders are present at high densities in association with detritus, they should be considered co-participants of the decomposition process in tropical aquatic systems. Therefore, the invasion of native riparian forests by exotic plant species can change the participation of these larvae in the decomposition process of leaf litter. However, we suggest that future studies also use native species with characteristics

similar to those of the exotic plants considered to test if the effects of invasion by exotic species on stream ecosystems would depend on the litter quality of the native species.

Acknowledgments

The authors would like to thank the São Paulo Research Foundation (FAPESP) for the financial support and the scholarship awarded to the first author (Process 2012/13642-8). We are also grateful to three anonymous reviewers, the associate editor, Dr. Alaide Fonseca Gessner, Dr. Caroline Silva Neubern de Oliveira and Dr. Irineu Bianchini Jr. for their valuable comments and suggestions that improved this manuscript.

Ethical approval: All applicable international, national, and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed.

References

- Allan, J. D. & M. M. Castillo, 2007. *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. Springer, Dordrecht.
- Ardón, M. & C. M. Pringle, 2008. Do secondary compounds inhibit microbial and insect mediated leaf breakdown in a tropical rainforest stream, Costa Rica? *Oecologia* 155: 311–323.
- Association of Official Agricultural Chemists, 1995. *Official methods of analysis of the AOAC*. Arlington: AOAC International 1: 1–30.
- ASTM D2974-87-14, 2014. *Standard Test Methods for Moisture, Ash, and Organic Matter of Peat and other Organic Soils*, American Society for Testing & Materials, West Conshohocken, PA.

- Bärlocher, F., 1997. Pitfalls of traditional techniques when studying decomposition of vascular plant remains in aquatic habitats. *Limnetica* 13: 1–11.
- Bianchini Jr., I., 2003. Modelos de crescimento e decomposição de macrófitas aquáticas. In Thomaz, S. M. & L. M. Bini (eds.). *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*, EDUEM, Maringá: 85–126.
- Biasi, C., A. M. Tonin, R. M. Restello & L. U. Hepp, 2013. The colonization of leaf litter by Chironomidae (Diptera): the influence of chemical quality and exposure duration in a subtropical stream. *Limnologia* 43: 427–433.
- Borkent, A. 1984. The systematics and phylogeny of the *Stenochironomus* complex (*Xestochironomus*, *Harrisius* and *Stenochironomus*) (Diptera: Chironomidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 128: 1–269.
- Boyero, L., L. A. Bamuta, L. Ratnaraiah, K. Schmidt & R. G. Pearson, 2012. Effects of exotic riparian vegetation on leaf breakdown by shredders: a tropical-temperate comparison. *Freshwater Science* 31: 296–303.
- Callisto, M., J. F. Gonçalves Jr. & M. A. S. Graça, 2007. Leaf litter as a possible food source for chironomids (Diptera) in Brazilian and Portuguese headwater streams. *Revista Brasileira de Zoologia* 24: 442–448.
- Camacho, R., L. Boyero, A. Cornejo, A. Ibáñez & R. G. Pearson, 2009. Local variation in shredder distribution can explain their oversight in tropical streams. *Biotropica* 41: 625–632.
- Canhoto, C. & M. A. S. Graça, 1999, Leaf barriers to fungal colonization and shredders (*Tipula lateralis*) consumption of decomposing *Eucalyptus globulus*. *Microbial Ecology* 37: 163–172,

- Cazetta, E., P. Rubim, V. O. Lunardi, M. R. Francisco & M. Galetti, 2002. Frugivoria e dispersão de sementes de *Magnolia ovata* (Magnoliaceae) no sudeste brasileiro. *Ararajuba* 10: 199–206.
- Cheshire, K. I. M., L. Boyero & R. G. Pearson, 2005. Food webs in tropical Australian streams: shredders are not scarce. *Freshwater Biology* 50: 748–769.
- Choong, M. F., P. W. Lucas, J. S. Y. Ong, B. Pereira, H. T. W. Tan & I. M Turner, 1992. Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. *New Phytologist* 121:597–610.
- Coelho-Silva, J. F., 1967. Noções Sobre Análise de Alimentos. Imprensa Universitária da Universidade Rural do Estado de Minas Gerais, Viçosa.
- Cuffney, T. F., J. B. Wallace & J. Lugthart, 1990. Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biology* 23: 281–299.
- Cummins, K. W., R. W. Merritt & P. C. N. Andrade, 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in select streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40: 68–89.
- Davis III, S. E., C. Corronado-Molina, D. L. Childers & J. W. Day Junior, 2003. Temporally dependent C, N, and P dynamics associated with the decay of *Rhizophora mangle* L. leaf litter in oligotrophic mangrove wetlands of the Southern Everglades. *Aquatic Botany* 75: 199–215.
- Dobson, M., A. Magana, J. M. Mathooko, & F. K. Ndegwa. 2002. Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? *Freshwater Biology* 47: 909–919.

- Dubois, M., K. A. Gilles, J. K. Hamilton, P. A. Rebers & F. Smith, 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, Washington 28: 350–356.
- Dudgeon, D. & K. K. Y. Wu, 1999. Leaf litter in a tropical stream: food or substrate for macroinvertebrates? *Archiv für Hydrobiologie* 146: 65–82.
- Ehrenfeld, J. G., 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 59–80.
- Encalada, A. C., J. Calles, V. Ferreira, C. M. Canhoto & M. A. S. Graça, 2010. Riparian land use and the relationship between the benthos and litter decomposition in tropical montane streams. *Freshwater Biology* 55: 1719–1733.
- Gliessman, S. R. & C. H. Muller, 1978. The allelopathic mechanisms of dominance in bracken (*Pteridium aquilinum*) in southern California. *Journal of Chemical Ecology* 4: 337–362.
- Gonçalves Jr., J. F., F. A. Esteves & M. Callisto, 2003. Chironomids colonization on *Nymphaea ampla* L. detritus during a degradative ecological succession experiment in a Brazilian coastal lagoon. *Acta Limnologica Brasiliensia* 15: 21–27.
- Gonçalves, J. F., M. A. S. Graça & M. Callisto, 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., R. S. Rezende, J. França & M. Callisto, 2012. Invertebrate colonization during leaf processing of native, exotic and artificial detritus in a tropical stream. *Marine and Freshwater Research* 63: 428–439.
- Graça, M. A. S., 2001. The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *International Review of Hydrobiology* 86: 383–393.

- Graça, M. A. S., R. C. F. Ferreira & C. N. Coimbra, 2001. Litter processing along a stream gradient: the role of invertebrates and decomposers. *Journal of the North American Benthological Society* 20: 408–420.
- Graça, M. A. & C. Cressa, 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., V. Ferreira, C. Canhoto, A. C. Encalada, F. Guerrero-Bolãno, K. M. Wantzen & L. Boyero, 2015. A conceptual model of litter breakdown in low order streams. *International Review of Hydrobiology* 100: 1–12.
- Hepp, L. U., C. Biasi, S. V. Milesi, F. O. Veiga & R. M. Restello, 2008. Chironomidae (Diptera) larvae associated to *Eucalyptus globulus* and *Eugenia uniflora* leaf litter in a subtropical stream (Rio Grande do Sul, Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia* 20: 345–350.
- Howard, J. J. 1988, Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology* 69: 250–260.
- Irons, J. G., M. W. Oswood, R. J. Stout & C. M. Pringle, 1994. Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? *Freshwater Biology* 32: 401–411.
- Jackson, J. K. & B. W. Sweeney, 1995. Egg and larval development times for 35 species of tropical stream insects from Costa Rica. *Journal of North America Benthological Society* 14: 115–130.
- Janke, H. & S. Trivinho-Strixino, 2007. Colonization of leaf litter by aquatic macroinvertebrates: a study in a low order tropical stream. *Acta Limnologica Brasiliensia* 19: 109–115.
- Johnson, P. N., 2001. Vegetation recovery after fire on a southern New Zealand peatland. *New Zealand Journal of Botany* 39: 251–267.

- Kissmann, K. G. & D. Groth, 1991. Plantas infestantes e nocivas. Basf Brasileira, São Paulo: 590–593.
- Koroiva, R., C. W. O. Souza, D. Toyama, F. Henrique-Silva & A. A. Fonseca-Gessner, 2013. Lignocellulolytic enzymes and bacteria associated with the digestive tracts of *Stenochironomus* (Diptera: Chironomidae) larvae. *Genetics and Molecular Research* 12: 3421–3434.
- Leite-Rossi, L. A. & S. Trivinho-Strixino, 2012. Are sugar cane leaf-detritus well colonized by aquatic macroinvertebrates? *Acta Limnologica Brasiliensia* 24: 303–313.
- Leroy, C. J. & J. C. Marks, 2006. Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 51: 605–617.
- Ligeiro, R., M. S. Moretti, J. F. Gonçalves Jr & M. Callisto, 2010. What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality inputs: exposure time or leaf species? *Hydrobiologia* 654: 125–136.
- Lorenzi, H., 2002. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- Lorenzi, H. & H. Souza, 2001. Plantas Ornamentais, Instituto Plantarum, São Paulo.
- Lowman, M. D. & J. D. Box, 1983. Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest trees. *Australian Journal of Ecology* 8:17–25.
- Makkar, H. P. S., M. Bluemmel, N. K. Borowy & K. Becker, 1993. Gravimetric determination of tannins and their correlations with chemical and protein precipitation methods. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 61: 161–165.
- Marrs, R. H., S. W. Johnson & M. G. Le-Duc, 1998. Control of bracken and restoration of heathland VI. The response of bracken fronds to 18 years of continued

bracken control or 6 years of control followed by recovery. *Journal of Applied Ecology* 35: 479–490.

Marrs, R. H., M. G. Le-Duc, R. J. Mitchell, D. Goddard, S. Paterson & R. J. Pakeman, 2000. The ecology of bracken: its role in succession and implications for control. *Annals of Botany* 85: 3–15.

Menéndez, M., E. Descals, T. Riera & O. Moya, 2011. Leaf litter breakdown in Mediterranean streams: effect of dissolved inorganic nutrients. *Hydrobiologia* 669: 143–155.

Merritt, R. W. & K. W. Cummins, 1996. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa.

Mertens, D. R., 2002. Gravimetric determination of amylase-treated neutral detergent fiber in feeds with refluxing in beaker or crucibles: collaborative study. *Journal of AOAC International* 85:1217–1240.

Page, C. N., 1976. The taxonomy and phytogeography of bracken. *Botanical Journal of the Linnean Society* 73: 1–34.

Petersen Jr, R. C., 1992. The RCE: a riparian, channel, and environmental inventory for small streams in the agricultural landscape. *Freshwater Biology* 27: 292–306.

Pio Corrêa, M., 1984. *Dicionário das Plantas Úteis do Brasil e das Exóticas Cultivadas*. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Rio de Janeiro.

Portela, R. C. Q., D. M. S. Matos, L. P. Siqueira, M. I. G. Braz, L. Silva-Lima & R. H. Marrs, 2009. Variation in aboveground biomass and necromass of two invasive species in the Atlantic rainforest, Southeast Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 23: 571–577.

Press, W. H., S. A. Teukolsky, W. T. Vetterling & B. P. Flannery, 1993. *Numerical Recipes in C: the Art of Scientific Computing*. Cambridge University Press, New York.

- Ramseyer, U. & M. Marchese, 2009. Leaf litter of *Erythrina crista-galli* L. (ceibo): trophic and substratum resources for benthic invertebrates in a secondary channel of the Middle Paraná River. *Limnetica* 28: 1–10.
- Rice, W. R. (1989). Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* 43: 223–225.
- Robertson, J. B. & P. J. Van Soest, 1981. The detergent system of analysis and its application to human foods. In James, W. P. T. & O. Theander (eds), *The Analysis of Dietary Fiber in Food*. Marcel Deller, New York: 123–158.
- Roque, F. O. & S. Trivinho-Strixino, 2008. Four new species of *Endotribelos* Grodhaus, a common fallen fruit-dwelling chironomid genus in Brazilian streams (Diptera: Chironomidae: Chironominae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 43: 191–207.
- Royer, T. V., M. T. Monaghan & G. W. Minshall, 1999. Processing of native and exotic leaf litter in two Idaho (USA) streams. *Hydrobiologia* 400: 123–128.
- Saito, V. S. & A. A. Fonseca-Gessner, 2014. Taxonomic compositions and feeding habits of Chironomidae in Cerrado streams (Southeast Brazil): impacts of land use changes. *Acta Limnologica Brasiliensia* 26: 35–46.
- Sanseverino, A. M. & J. L. Nessimian, 2008. Larvas de Chironomidae (Diptera) em depósitos de folhiço submerso em um riacho de primeira ordem da Mata Atlântica (Rio de Janeiro, Brasil). *Revista Brasileira de Entomologia* 52: 95–104.
- Sarruge, J. R. & H. P. Haag, 1974. *Análises Químicas em Plantas*. Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz. Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Scheiner, S. M., 2001. Multiple response variables and multispecies interactions. In Scheiner, S. M. & J. Gurevitch (eds). *Design and Analysis of Ecological Experiments*. Oxford University Press, New York.

- Shieh, S. H., C. B. Hsu, C. P. Wang & P. S. Yang, 2007. Leaf breakdown in a subtropical stream riffle and its association with macroinvertebrates. *Zoological Studies* 46: 609–621.
- Silva, U. S. R. & D. M. Silva-Matos, 2006. The invasion of *Pteridium aquilinum* and the impoverishment of the seed bank in fire prone areas of Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* 15: 3035–3043.
- Silva-Matos, D. M., R. O. Xavier, F. C. S. Tiberio & R. H. Marrs, 2012. A comparative study of resource allocation in *Pteridium* in different Brazilian ecosystems and its relationship with European studies. *Brazilian Journal of Biology* 74: 156–165.
- Siqueira, T. & S. Trivinho-Strixino, 2005. Diversidade de Chironomidae (Diptera) em dois córregos de baixa ordem na região central do Estado de São Paulo, através da coleta de exúvias de pupa. *Revista Brasileira de Entomologia* 49: 531–534.
- Strixino, G. & S. Trivinho-Strixino, 2006. Herpobentos e haptobentos de lagoas marginais da estação ecológica de Jataí (Luiz Antônio, SP). In Santos, J. E., J. S. R. Pires & L. E. Moschini (eds). *Estudos Integrados em Ecossistema, Estação Ecológica de Jataí*. EDUFSCar, São Carlos, SP: 20–44.
- Suberkropp, K. & E. Chauvet, 1995. Regulation of leaf breakdown by fungi in streams: influence of water chemistry. *Ecology* 76: 1433–1445.
- Tanaka, M. O., A. C. A. Ribas & A. L. T. Souza, 2006. Macroinvertebrate succession during leaf litter breakdown in a perennial karstic river in Western Brazil. *Hydrobiologia* 568: 493–498.
- Trivinho-Strixino, S. & G. Strixino, 1998. Chironomidae (Diptera) associados a troncos de árvores submersos. *Revista Brasileira de Entomologia* 41: 173–178.
- Trivinho-Strixino, S., 2014. Ordem Diptera. Família Chironomidae. Guia de identificação de larvas. In Hamada, N., J. L. Nessimian & R. B. Querino (eds), *Insetos*

- Aquáticos na Amazônia Brasileira: Taxonomia, Biologia e Ecologia. Editora do INPA, Manaus 1: 457–660.
- Tundisi, J. G., T. Matsumara-Tundisi, D. C. Pareschi, A. P. Luzia, P. H. Von Haeling & E. H. Frollini, 2008. The Tietê/Jacaré watershed: a case study in research and management. *Estudos Avançados* 22: 159–172.
- Valdemarsen, T., C. O. Quintana, E. Kristensen & M. R. Flindt, 2014. Recovery of organic-enriched sediments through microbial degradation: implications for eutrophic estuaries. *Marine Ecology Progress series* 503: 41–58.
- Vanotte, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell & C. F. Cushing, 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 817–822.
- Valente-Neto, F., R. Koroiva, A. A. Fonseca-Gessner & F. O. Roque, 2015. The effect of riparian deforestation on macroinvertebrates associated with submerged woody debris. *Aquatic Ecology* 49: 115–125.
- Watt, A. S. 1940. Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*) I. The rhizome. *New Phytologist* 39: 401–422.
- Wantzen, K. M. & R. Wagner, 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society* 25: 216–232.
- Wetzel, R. G. & G. E. Likens, 1991. *Limnological Analyses*, Springer-Verlag, New York.
- Wright, E. L., C. R. Black, A. W. Cheesman, B. L. Turner & S. Sjögersten, 2013. Impact of simulated changes in water table depth on ex situ decomposition of leaf litter from a neotropical peatland. *Wetlands* 33: 217–226.

Yule, C. M., M. Y. Leong, K. C. Liew, L. Ratnarajah, K. Schmidt, H. M. Wong, R. G. Pearson & L. Boyero, 2009. Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. *Journal of the North American Benthological Society* 28: 404–415.

Tables

Table 1. Initial chemical characterization of *H. coronarium*, *P. arachnoideum* and *M. ovata* senescent leaves (values are % dry mass \pm SD). Comparisons among leaf species were made using the Kruskal-Wallis tests; degrees of freedom (df), H values and p values are given. Different superscript letters indicate significant differences among species ($p < 0.05$)

Compounds	<i>H. coronarium</i>	<i>P. arachnoideum</i>	<i>M. ovata</i>	df	H	p
Nitrogen	^a 2.167 \pm 0.034	^{ab} 1.691 \pm 0.009	^b 1.502 \pm 0.033	2	7.20	0.02
Phosphorous	^a 0.19 \pm 0.000	^a 0.055 \pm 0.034	^a 0.384 \pm 0.407	2	5.64	0.06
Carbohydrates	^a 6.552 \pm 0.324	^b 16.86 \pm 0.627	^a 5.124 \pm 0.206	2	7.20	0.02
Total Fiber	^a 80.225 \pm 1.022	^{ab} 73.999 \pm 1.118	^b 66.584 \pm 2.347	2	7.20	0.02
Lignin	^{ab} 27.409 \pm 1.112	^a 38.184 \pm 1.210	^b 18.84 \pm 0.461	2	7.20	0.02
Tannins	^a 3.961 \pm 0.105	^b 8.823 \pm 0.054	^a 2.704 \pm 0.037	2	7.20	0.02
Polyphenols	^a 2.98 \pm 0.114	^b 6.805 \pm 0.061	^a 2.194 \pm 0.033	2	7.20	0.02

Table 2. Values of the parameters obtained from the kinetic model used for *H. coronarium*, *P. arachnoideum* and *M. ovata* litter. POM_L = labile particulate organic matter (% DM \pm SD); k₁ = coefficient of mass loss of POM_L (d⁻¹, \pm SD); POM_R = refractory particulate organic matter (% DM \pm SD); k₂ = coefficient of mass loss of POM_R (d⁻¹, \pm SD). Chi² value and coefficient of determination for each species are also given.

Parameters	<i>H. coronarium</i>	<i>P. arachnoideum</i>	<i>M. ovata</i>
POM _L	10.93 \pm 1.25	12.32 \pm 3.01	27.38 \pm 1.92
k ₁	2.00 \pm 0.00	1.65 \pm 0.32	2.16 \pm 0.66
POM _R	88.75 \pm 1.17	87.52 \pm 3.31	73.26 \pm 1.21
k ₂	0.004 \pm 0.000	0.002 \pm 0.001	0.007 \pm 0.001
Chi ²	12.55	13.68	25.00
R ²	0.91	0.80	0.96

Figure captions

Fig. 1 Cluster analysis of the initial chemical composition of *H. coronarium* (HC), *P. arachnoideum* (PA) and *M. ovata* (MO) leaf litter.

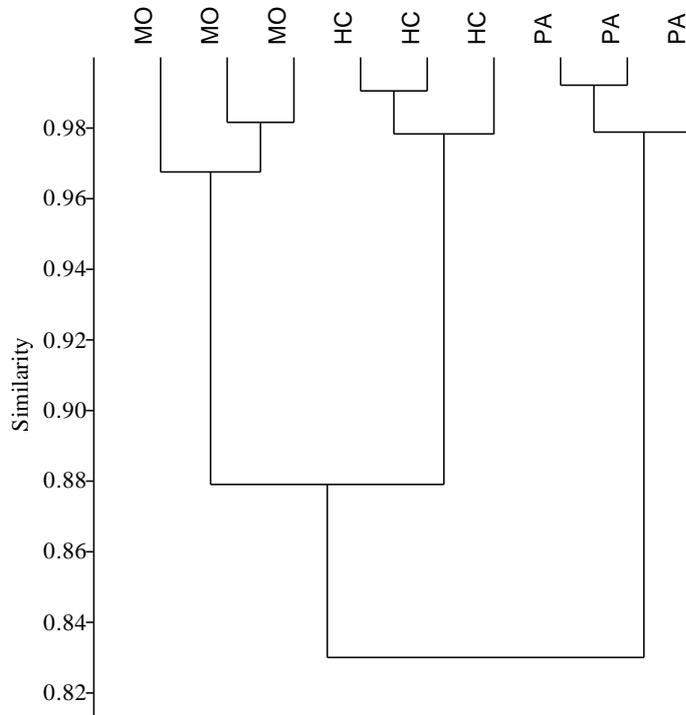


Fig. 2 Density of Chironomidae individuals in *H. coronarium*, *P. arachnoideum* and *M. ovata* leaf litter during the incubation period. Values are means \pm SD. Different letters indicate significant differences (2-way ANOVA followed by LSD Fisher *post hoc* test).

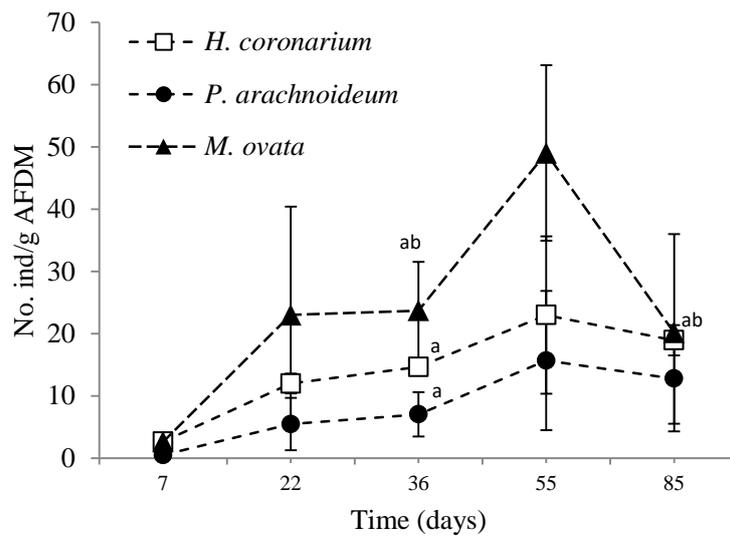


Fig. 3 Density of functional feeding groups (A, B and C) and selected shredder genera (D, E and F) of Chironomidae larvae during the incubation period. Values are means \pm SD. Different letters indicate significant differences (2-way ANOVA followed by LSD Fisher *post hoc* test).

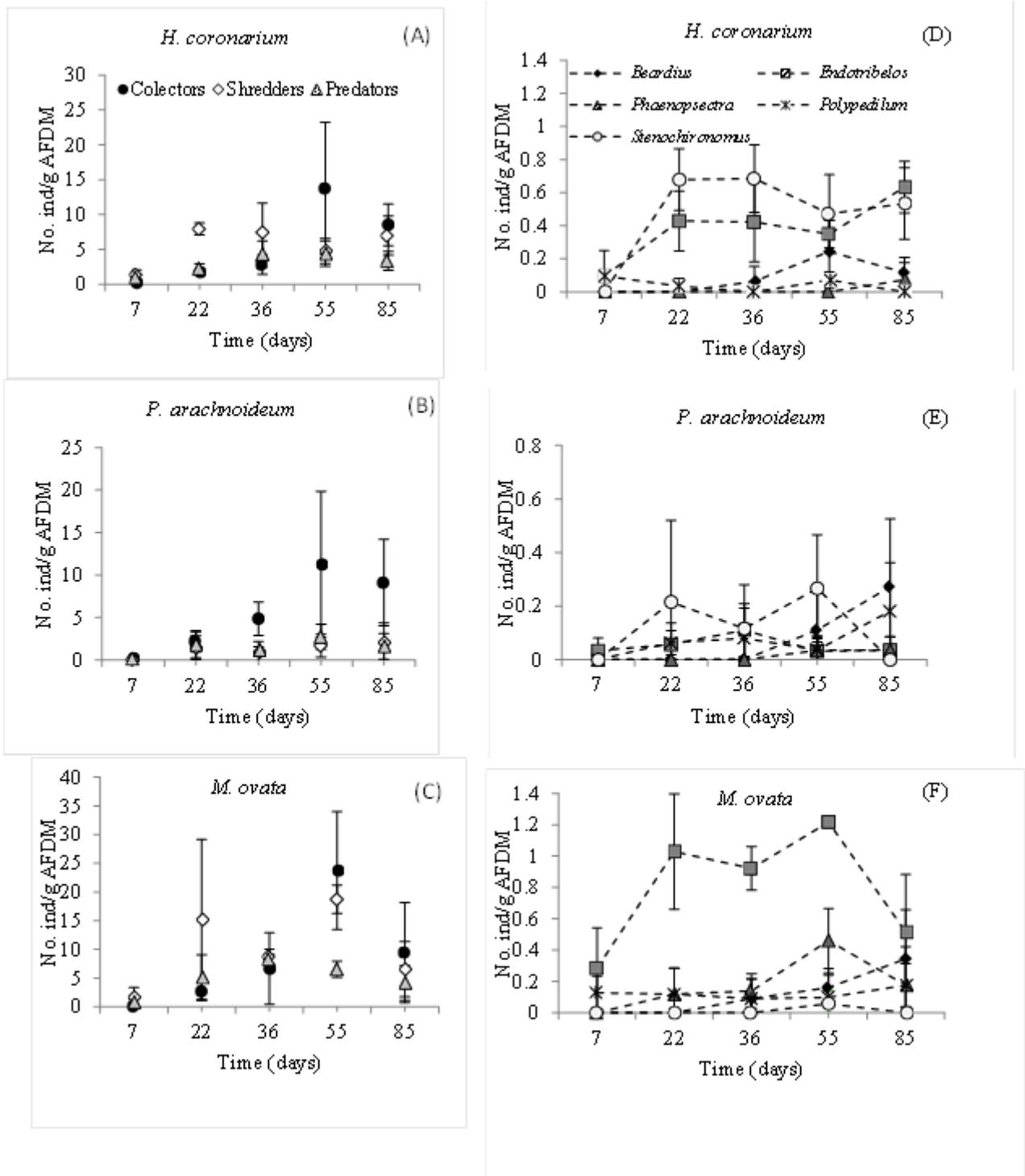
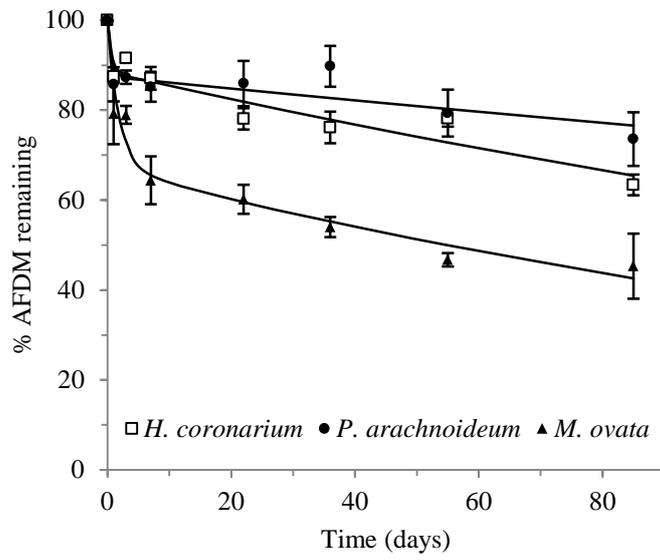


Fig. 4 Particulate organic matter remaining of *H. coronarium*, *P. arachnoideum* and *M. ovata* leaf litter during the incubation period. Values are means \pm SD. Data were fitted to the first order kinetic model.



Anexo 7. Manuscrito elaborado com parte dos dados da tese submetido na revista *Environmental Entomology*.

Feeding habits of Chironomidae (Diptera) larvae and their contribution to the consumption of vegetal tissues in decomposition in tropical streams

Chironomidae feeding in tropical streams

Luciene Aparecida Leite-Rossi¹; Erika Mayumi Shimabukuro¹; Hugo Henrique Lanzi Saulino¹; Marcela Bianchessi Cunha-Santino²; Susana Trivinho-Strixino¹

- 1- Laboratório de Ecologia de Insetos Aquáticos, Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos – UFSCAR. Rodovia Washington Luís, km 235, s/n, Zip code 13565-905. São Carlos, São Paulo, Brasil. Telephone number: +55 (016) 33518316. Email: luciene.rossi@yahoo.com.br
- 2- Laboratório de Bioensaios e Modelagem Matemática, Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos – UFSCAR. Rodovia Washington Luís, km 235, s/n, Zip code 13565-905. São Carlos, São Paulo, Brasil.

Abstract

1. Although many studies indicate that microorganisms are mainly responsible for the decomposition process in tropical streams, the real importance of shredders has been underestimated since most of the studies disregard taxa trophic information in genus or species levels.
2. Chironomid larvae, the most abundant insects in aquatic ecosystems and despite this the most taxonomically neglected group, are frequently considered opportunistic omnivores. Thus, the knowledge of the species' diet can provide important information about their ecological role.

3. We analyzed the gut content of Chironomidae larvae that colonized the leaf litter of two exotic vegetal species (*Hedychium coronarium* and *Pteridium arachnoideum*), which were incubated in four low order streams. We evaluated the quantity of plant tissue in the guts at different days of colonization to estimate the contribution of each taxon in the consumption of this food item. Moreover we analyzed the kinetics of decomposition of the two leaf litter species. Our expectations are that the consumption of plant tissue differs between vegetal species and over time due to differences in decomposition processes and that the decomposition process differs between the two treatments.
4. The consumption of plant tissue by Chironomidae genera was substantial for many taxa and differed temporarily and between vegetal species. The amount of remaining MOLC and the adhered FPOM was important to explain these differences. Since consumers of vegetal tissue (facultative or strict shredders) showed strong association with leaf litter, we highlight that Chironomidae should be considered co-participants of the decomposition process in tropical streams.

Keywords: colonization, decomposition, fragmentation *Endotribelos*, leaf-litter, shredders, *Stenochironomus*

Introduction

In the fragmentation process that facilitates the decomposition of leaf litter (Webster & Benfield, 1986; Graça, 2001; Shieh *et al.*, 2007; Yule *et al.*, 2009), shredder invertebrates transform coarse particulate organic matter into fine and dissolved particles (Vanotte *et al.*, 1980; Allan & Castillo, 2007) releasing nutrients that are available to other organisms (Graça, 2001; Tanaka *et al.*, 2006). In temperate regions, the contribution and importance of shredder invertebrates in the decomposition is well understood (Cuffney *et al.*, 1990) while for tropical environments they are not yet well established. Some authors have reported significant shredder contribution in the decomposition of leaf litter in tropical streams (Cheshire *et al.*, 2005; Janke & Trivinho-Strixino, 2007; Leite-Rossi & Trivinho Strixino, 2012), while others report their scarcity and higher contribution from microbiota in the process (Wantzen & Wagner, 2006;

Gonçalves *et al.*, 2007, 2012; Graça *et al.*, 2015). However, the relevance of shredders in tropical and subtropical regions may be underestimated, as these studies lack trophic information from many of the taxa in more specific levels, thereby generalizing their trophic classifications. Considering this question, studies evaluating the association of chironomid larvae with decomposing leaf litter (Watzen & Wagner, 2006; Hepp *et al.*, 2008) and their diet and consumption of plant detritus (Callisto *et al.*, 2007) are less common than those involving other aquatic invertebrates (Vanotte *et al.*, 1980; Graça, 2001; Ligeiro *et al.*, 2010). This is surprising as chironomid larvae are generally the most abundant group in streams (Sanseverino & Nessimian, 2008) showing high density and richness mainly in detritus (Gonçalves *et al.* 2003; Sanseverino & Nessimian, 2008; Silveira *et al.*, 2015).

Knowledge about the diet can provide important information of the ecological role of species in aquatic systems. Included in this information are interactions between species and their environment, life history strategies and their ecological roles which determine the community structure, diversity, abundance of organisms and resource distribution patterns in systems (Galizzi *et al.*, 2012). These consequently influence the ecosystem processes, such as the decomposition of plant detritus. Studies evaluating the role of chironomid larvae in decomposition consider as response variables the taxonomic composition, analysis of functional feeding groups, richness, abundance and density of larvae in plant detritus (Galizzi & Marchese, 2007; Hepp *et al.*, 2008; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012). However, information about the consumption of vegetal tissues in colonization experiments is rare. This information can be obtained from laboratory experiments (Callisto *et al.*, 2007) and from gut analysis of the larvae colonizing the detritus.

The Chironomidae larvae are known as opportunistic omnivores, eating a wide variety of items from different food categories (Cummins & Klug, 1979). Generally, the chironomid larvae eat five kinds of food: algae, debris and associated microorganisms, weeds, plant debris and invertebrates. Although some species are more or less restricted to one type of food, others may show some degree of food flexibility. This could be influenced by local conditions, for example, if a source of food varies, a varied diet is also expected (Berg, 1995; Reuss *et al.*, 2014) Feeding

flexibility is an important adaptation because it reduces the niche overlap and, therefore the inter and intraspecific competition (Woodward & Hildrew, 2002), which could be essential for the survival and colonization of macroinvertebrates worldwide (Tomanova *et al.*, 2006).

The attractiveness of certain leaf litter depends on the physical structure, microbial colonization stage and their level of degradation that varies with the exposure time in the stream (Ligeiro *et al.*, 2010; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012). In addition, fine particulate organic matter (FPOM) from the stream bed (allochthonous) or coarse particulate organic matter from own leaf litter (autochthonous) can be an additional attraction to the colonizing fauna since it is the main food source for collectors (Hoffman, 2005).

In this study, we analyzed the diet of chironomid larvae colonizers of leaf litter decomposition of two vegetal species (*Hedychium coronarium* Koenig and *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon). These species have different physical characteristics (i.e., texture, color, presence of leaf spicules, signs of herbivory (Lowman & Box, 1983; Howard, 1988; Choong *et al.*, 1992) and possibly also the amount of FPOM and CPOM which can influence the diet of larvae colonizing. Our main objective was to evaluate the quantity of plant tissues in the guts on different days of colonization to estimate the contribution of each taxon (CT) in the consumption of this food item. Moreover, we evaluated the kinetics of decomposition in the presence and absence of Chironomidae larvae. Due to possible differences between plant species, our expectation is that differences in the consumption of vegetal tissues influence the decomposition rates.

Material and Methods

Study sites

We set up the experiment in four streams of low order, placed in an area of Tropical Savanna in the southeast region of Brazil distributed in two hydrographic basins. These basins (Tietê-Jacaré and Jacaré-Guaçu) are largely formed by deep to moderate quartzite sandy soils, with some purple eutrophic latosol (Tundisi *et al.*, 2008). The bottom substrates from the Espiraiado, Fazzari and Vinte Nove streams consist of sand beds covered by plant detritus

(leaves, branches, trunks, etc.) at different decomposition stages (Siqueira & Trivinho-Strixino, 2005). The Ema stream has additional clay on the stream bed. During the study, the water's physical and chemical characteristics were measured using a multiparameter probe (YSI) and the environmental characteristics were evaluated by RCE (Riparian, Channel and Environmental Inventory - Petersen, 1992). The limnological variables were listed in the Table1.

Vegetal species

We selected two vegetal species commonly found in Brazil with apparently different leaf characteristics (i.e., texture, color, presence of leaf spicules, signs of herbivory) (Lowman & Box, 1983; Howard, 1988; Choong *et al.*, 1992): 1) *Hedychium coronarium* (Zingiberaceae), an alien perennial species of marshy environments, such as sub-humid woodlands (Pio Correa, 1984) and 2) *Pteridium arachnoideum* (Dennstaedtiaceae), an alien species, that have dominating large areas of native vegetation and is considered an aggressive invasive species of fern (Page, 1976; Marrs *et al.*, 1998). These two species were found in the stream banks studied contributing to the litter benthic standing stock (Kissman & Groth, 1991; Janke & Trivinho-Strixino, 2007; Silva-Matos *et al.*, 2012). Information about their major description are available in Watt (1940), Pio Correa (1984), Kissmann & Groth, (1991), Marrs *et al.* (2000), Johnson (2001), Lorenzi & Souza, (2001), Lorenzi (2002) Silva & Silva-Matos (2006) and Portela *et al.* (2009).

Experimental procedures

a) Procedures in field and laboratory

We collected leaves of *H. coronarium* and *P. arachnoideum* in the riparian forest located in studied streams. All the leaves were collected from adult plants in a mature stage, washed in running water, oven-dried at 45°C to constant weight and cut into fragments (average length = 10.4±3.62 cm). We adopted these procedures for better standardize the samples and assess the colonization by invertebrates (Bärlocher, 1997).

The experiment consisted of incubating ca. 5 g of dried leaves inside 84 polyethylene bottles of 500 mL with 220-250 small holes (half coarse mesh - diameter = 0.5 cm and half with fine mesh - diameter = 0.3 mm) in the stream bed pool areas for up to 85 days, with three replicates per leaf species being taken on the 1st, 3rd, 7th, 22nd, 36th, 55th and 85th day of exposure. These bottles minimize the loss of particles of fragmented leaves during the experiment (Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012).

We removed samples from the stream, placed them in plastic bags with stream water and transported the samples to the laboratory for sorting procedures. We washed leaf litter in a beaker (B1) (2 L), removed attached macroinvertebrates and immediately fixed them in 70% ethanol and oven dried the litter at 45°C to constant mass and weighed them. After this, we combusted dry litter for two hours at 550°C and weighed the ash. We estimated the litter ash free dry mass (MOLC) remaining as dry mass minus ash mass. Results were expressed through percentages of MOLC remaining from the initial MOLC (Wetzel & Likens, 1991; American Society for Testing & Materials (ASTM), 2014). The same procedure was made to fine mesh samples. The water remaining in the B1 was passed through a sieve (\emptyset mesh pore = 0.21 mm) under low water flow and collected in a new beaker (B2). We sorted the invertebrates retained and immediately fixed as above. After sorting, we filtered the remaining fine particulate matter plus remaining coarse particulate matter (FPM+CPM) from B2 and that retained in the sieve through a pre-weighed membrane (pore diameter = 3 μ m; Nalgon), oven-dried at 45°C to constant mass and weighed to determine the FPM dry mass. FPM dry mass was ignited as above and the ash mass was determined. We estimated FPOM (Fine Particulate Organic Matter) as FPM minus ash mass. Results were expressed by the FPOM percentage from the initial mass. Here we considered FPOM as the autochthonous and allochthonous organic matter together.

b) Larvae identification

We analyzed the larvae after placing them on slides with Hoyer medium and identified them using a special key (Trivinho-Strixino, 2014). We deposited the voucher specimens in the collection at the Laboratório de Ecologia de Insetos Aquáticos (LEIA) of the Universidade Federal de São Carlos.

c) *Description of taxa feeding habits*

We performed an analysis of the digestive tract on 10 specimens of each taxon, chosen randomly. We divided the content of the fore gut into eight categories: CPOM, FPOM, animal remains, plant tissues, filamentous algae, unicellular algae, fungi and others. We analyzed the specimens placed on slides with the aid of ocular micrometer gridded (Carl Zeiss, WH10X), and examined them at a magnification of 400x. We obtained the participation of each food item by relating the number of squares filled by the specific item and the total square completed by all food items. To characterize the feeding habits of each taxon, we used the average of the individuals, following the criteria of Strixino & Trivinho-Strixino (2006) and Saito & Fonseca-Gessner (2014).

d) *Analysis of the consumption of plant tissues*

We selected the taxa containing $\geq 25\%$ of plant tissues in the gut, and then we analyzed 10 specimens of each taxon for each sample day for each plant species. To assess the contribution of each taxon (CT) in the consumption of leaf litter of each plant species, we multiplied the taxon abundance in each sampling day by the volume occupied by the food item in the gut. To calculate the volume occupied by the food item, we used the method adopted by Cheshire *et al.* (2005). The total contribution of the consumption of leaf litter of the Chironomidae family was obtained by adding the CTs.

Data treatment

In order to compare differences in the percentage of MOLC and FPOM between leaf litter of the two vegetal species, considering the time as a co-factor, we used an analysis of covariance (ANCOVA) considering the percentages as dependent variables and the sampling days as covariables.

To verify differences in the larvae abundance, we used a GLM (General Linear Model), with *F* test significance, considering the abundance as a dependent variable, the vegetal species as categorical and the quantity of MOLC and FPOM as continuous variables.

We observed differences in the quantity of vegetal tissues in the guts of each taxon with an ANCOVA with *F* test significance, considering the percentage of vegetal tissues as a

dependent variable, the vegetal species as categorical and the time as cofactor. We verified too variations in the quantity of vegetal tissues in the guts (dependent variable) with the quantity of MOLC and FPOM in the leaf litter (continuous variable) using a GLM. To verify if there were feeding preferences for these two items, we used the adapted Paloheimo selectivity index (Paloheimo, 1979), according to Equation 1:

$$NFR_i = \left(\frac{r_i}{p_i}\right) / \left(\sum_{i=1}^n r_i/p_i\right)$$

Where: NFR_i = Normalized Foragio ratio; r_i = proportion of food item of type i in the consumer diet; p_i = proportion of food item of type i in the environment; and n = number of food types available.

The results may indicate a positive selection ($NFR_i > 1/n$) or negative selection ($NFR_i < 1/n$). When $NFR_i = 1/n$, there is no selection, i.e., the food item is consumed at the same proportion it is available in the environment.

In order to verify differences in the CTs, we also used an ANCOVA with F test too, considering the contribution (CT) as a dependent variable, the plant species and taxa as categorical variables and the time as covariable.

For the kinetic fittings of the mass loss of leaf litter, we used the first-order kinetic model (Bianchini, Jr., 2003) that admits the chemical heterogeneity of the detritus (Equation 1). This approach considers that the decomposing detritus presented a biphasic decay that is usually divided into two compartments (a labile and a refractory) and the remaining mass is fitted using a double-exponential equations (Valdemarsen et al., 2014) to describe this process. The labile fraction is mainly associated to the leaching process that comprises the initial dissolution of hydrosoluble compounds as inorganic nutrients, sugar and amino acids; the refractory fraction is related to the fibers (cellulose, lignin) from plant detritus (Wright et al., 2013). Moreover, the k_2 (Equation 1) is related to the long term litter decomposition as the fibers (i.e. refractory material - POM_R) are the fraction that remains in the sediments of aquatic systems and this is usually related with global k in studies that do not consider the heterogeneity of detritus and use the single-exponential decay approach in decomposition kinetics. For parameterization, we used the Levenberg-Marquardt algorithm (Press et al., 1993).

$$POM = POM_L \cdot e^{-k_1 t} + POM_R \cdot e^{-k_2 t} \text{ (Eq. 1)}$$

Where, POM = particulate organic matter (on MOLC basis); POM_L = labile particulate organic matter; POM_R = refractory particulate organic matter; k_1 = coefficient of mass loss of POM_L (day^{-1}); k_2 = coefficient of mass loss of POM_R (day^{-1}); e = natural base logarithm and t = time (days).

To detect differences in the mass loss among mesh types and sampling days, we used a MANOVA considering MOLC percentage from each plant species as dependent variable and the interaction between mesh types and sampling days as independent variable. To verify differences in the parameter decays among plant species and mesh types, we used a MANOVA considering the parameter values as dependent variable and the interaction between leaf species, mesh types and parameter types as independent variables.

We considered significant differences when $p < 0.05$ for all analyses.

Results

The ANCOVA analysis indicated that there was a significance difference in the FPOM amount between vegetal species ($F_{1,2}=12.28$; $p = 0.002$) and sampling days ($F_{1,3} = 8.35$, $p = 0.011$). *H. coronarium* was the species that presented a higher quantity of this matter. The MOLC quantity was also different between the vegetal species ($F_{2,7} = 3.24$; $p = 0.04$), sampling days ($F_{1,7} = 56.16$; $p < 0.001$) and the interaction between these two factors ($F_{2,7} = 3.47$; $p = 0.032$). *P. arachnoideum* showed a higher amount of remaining mass throughout the experiment. *H. coronarium* showed the highest relationship FPOM/MOLC (Table 2).

We identified 2,725 larvae where 1,675 were in the *H. coronarium* leaf litter and 960 in the *P. arachnoideum* (Supplementary 1). The GLM indicated that larvae abundance were different between vegetal species and varied significantly with MOLC and FPOM quantities and with interaction between these factors (Multiple R = 0.82) (Table 3).

From 17 taxa analyzed, 5 presented $\geq 25\%$ of the gut with vegetal tissues and only *Stenochironomus* and ate 100% of this food item. Most of the larvae consumed organic detritus (FPOM) and Tanypodinae larvae also presented animal remains (Fig. 1).

The GLM (Multiple R = 0.79) indicated that the percentages of vegetal tissue in the guts varied according to the interactions of the plant species with the quantity of MOLC ($F_{1,28}=19.34$;

p=0.047) and FPOM ($F_{1,28}=22.45$; p=0.041). The ANCOVAs showed that the participation of vegetal tissue in the *Beardius*, *Onconeura* and *Stenochironomus* larvae guts was not influenced by colonization time neither by vegetal species. To *Endotribelos* larvae, the participation of vegetal tissue in the guts was influenced by the time and vegetal species. To *Polypedilum* larvae, the participation was influenced only by vegetal species. Comparing food preference of the taxa by MOLC or FPOM, the Paloheimo selectivity index showed food preference of the *Beardius*, *Endotribelos* and *Onconeura* from 36th day for *H. coronarium* leaf litter; *Polypedilum* from 22nd day for *H. coronarium*. Moreover, *Beardius* presented preference by *P. arachnoideum* on 36th and 85th days; *Endotribelos* by this leaf litter on 22nd and 36th days and *Onconeura* on 85th day of the experiment (Table 4; Fig. 2).

Considering the abundance and relative participation of vegetal tissues in the guts, there was major consumption by Chironomidae larvae of *H. coronarium* leaf litter than by *P. arachnoideum* from 22nd day of colonization (Fig. 3). The CTs were different among taxa and varied with vegetal species (Table 5). The vegetal species CTs, mainly *H. coronarium*, were due to *Stenochironomus* contribution during all sampling days. *Beardius* and *Endotribelos* also contributed significantly to the consumption of *H. coronarium* on the 55th day and 36th and 85th days of colonization respectively; most *P. arachnoideum* CT was by *Beardius* and *Stenochironomus* larvae (Table 6).

Comparing the mass loss between the two vegetal species, the MANOVA test showed that only *H. coronarium* leaf litter presented high mass loss in the coarse mesh than in fine mesh treatment ($F_{1,13} = 21.51$; p < 0.001). The percentage of MOLC remaining varied according to sampling days on the two treatments and two leaf litter species (*H. coronarium* – $F_{6,13} = 43.82$; p < 0.001; *P. arachnoideum* – $F_{6,13} = 3.16$; p = 0.006) (Fig. 4). The mass loss coefficients (k_1 and k_2) showed that in the beginning the two leaf litter species lost rapidly and equally a considerable portion of soluble components ($k_1 - F_{3,6} = 1.52$; p = 0.23). Next, the velocity of mass loss decreased and differed between leaf species ($k_2 - F_{3,6} = 27.36$; p < 0.001). However, the velocity of mass loss did not differ between mesh types.

Discussion

The leaf litters in the tropical stream bottoms, besides being a source of carbon and nutrients for macroinvertebrates also accumulate and provide FPOM (Mathuriau & Chauvet, 2002). The differences in the quantity of MOLC and the accumulation of FPOM (from carried stream sediment and leaf litter) in leaf litter species studied depended on the fragmentation by macroinvertebrates, leaf physical features (surface roughness or the presence of spines on the leaf surface) and the decomposition level (Mathuriau & Chauvet, 2002). Moreover, the FPOM that adheres to leaf litter can improve an input of nutrients that may increase the micro biotic activity (Backer III *et al.*, 2001; Debusk & Reddy, 2005; Goya *et al.*, 2008) and serve as a food source for the chironomid larvae (Hoffman, 2005). In our study, the larvae abundance was related to the interaction of remaining vegetal tissue quantity (MOLC) with the organic matter quantity adhered (FPOM).

The variation in the vegetal tissue quantities in the larvae gut content derived mainly from forage selectivity and plasticity of some taxa. Although the vegetal tissues quantities in the guts of some taxa didn't varied with the time, the preference for vegetal tissues was highlighted with the time mainly for *Beardius*, *Endotribelos* and *Polypedilum* (for example in *H. coronarium* leaf litter) and *Stenochironomus* (in the two leaf litter species), when the larvae presented a higher quantity of leaf litter in the guts compared with the proportion of this resource in the sample. This was evidenced when the proportion of remaining MOLC in the sample was decreasing and the vegetal tissues quantities in the guts maintaining or increasing. Sometimes, taxa considered facultative shredders in other studies (Callisto *et al.*, 2007; Ramseyer & Marchese, 2009; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012; Saito & Fonseca-Gessner, 2014), as *Beardius*, *Endotribelos* and *Polypedilum*, often presented a higher quantity of vegetal tissues when this resource was also higher in the sample. Due to the high quantities of these larvae in our experiment, it is plausible to conclude that the facultative shredders seems to be attracted by vegetal tissues in decomposition also feeding on other resources adhered there (FPOM). Most of the larvae studied here, as in other studies (Nessimian & Sanseverino, 1998; Berg 1995) show low selectivity and high forage plasticity, thus consuming all resources

available. According to Berg (1995), chironomid feeding habits can be influenced by site condition, and therefore if there is a varied food source, a varied diet is also expected. Consequently, many Chironomidae taxa are ubiquitous, and are found in many microhabitats, suggesting that they can adjust their forage strategies according to the habitat (Reuss *et al.*, 2014).

The proportions of food items, such as vegetal tissues, in the macroinvertebrate guts is an important measure to characterize the feeding functional groups (Cummins *et al.*, 2005). However, the participation of the chironomid larvae in the consumption of the leaf litter, and consequently in the decomposition, can be better evaluated when we consider the quantity of larvae that ingested this item. In this study, *Stenochironomus*, miner taxa, known for constructing galleries inside submerged leaves, branches and trunks (Borkent, 1984; Trivinho-Strixino & Strixino, 1998; Valente-Neto *et al.*, 2015) was the taxa that contributed most to the consumption of *H. coronarium* and *P. arachnoideum*. This occurred, probably, because *Stenochironomus* larvae are adapted to consume hard detritus (high lignin concentration), as are these two vegetal species (Alonso-Amelot *et al.*, 2001; Leite-Rossi *et al.*, 2015). The *Stenochironomus* larvae have a strong and sclerotized mandible and mentum (Trivinho-Strixino, 2014) and have enzymes and a microbiota in the gut that can digest lignin (Koroiva *et al.*, 2013), which allow the consumption of these leaf litters. Moreover, the high quantity of phenolic compounds and leaf features of *P. arachnoideum* (Silva-Matos & Belinato, 2010) may have influenced less abundance of larvae and consequently less consumption than in *H. coronarium*.

The variation in the different shredder taxa CTs during the colonization period may be indicative of successional degradation. This process is characterized by a sequence of modifications in the colonization, whereby the leaf litter properties and habitat conditions are favourable for the next colonizers (Ligeiro *et al.*, 2010; Gonçalves *et al.*, 2012; Leite-Rossi & Trivinho-Strixino, 2012). In general, the colonization of leaf litters by chironomids shows a clear temporal organization which is regulated by chemical changes in the detritus quality (Biasi *et al.*, 2013). We observed this mainly in *H. coronarium* leaf litter where there was major

variation in the CT of the vegetal tissues over the time. For example, *Endotribelos* and *Beardius* increased the consumption in 36th day and decreased in the next days of the colonization while *Stenochironomus* kept its high consumption for all days decreasing only in the last day of the experiment.

The larvae Chironomidae contribution analysis in the vegetal tissues, in general unusual, showed interesting results in our study. However, there are other factors to be considered. For example, the tropical streams comprise species with many life cycles per year (multivoltines) (Jackson & Sweeney, 1995). This means that the samples of multivoltine shredders species abundance in tropical streams always has static information about the groups. Therefore, they probably have more biomass and ecosystem importance over time compared to univoltine species (Benke, 1984). For example, Jackson and Sweeney (1995) found several species of *Endotribelos*, *Polypedilum* and *Stenochironomus* that complete their life cycle in less than a month. For our purpose, it means that species of these genera could have almost three complete generations during the time of our experiment. Moreover, the larvae may present physiological differences that may have influenced in the ingest and egest rates. Considering this, it is plausible that the contribution of these groups is more significant than the one estimated in our study.

The differences between the mass loss between leaf litter species, in the presence and absence of Chironomidae larvae, showed that it depends on the consumption of vegetal tissues by shredders, microorganisms and consequently on the leaf characteristics. In fact, *H. coronarium* was the leaf litter more consumed by shredders and the one that showed major mass loss when the larvae were consuming vegetal tissues comparing with the samples where they were not. Other studies observed mining chironomids feeding on decomposing leaves and accelerating the rate of litter breakdown (Wantzen & Wagner, 2006; Gonçalves et al., 2007). Gonçalves et al. (2006) observed differences on decomposition rates between coarse and fine mesh to *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. leaves in temperate region, but not in the tropical Cerrado stream. In our experiment, as no difference in breakdown rates between coarse and fine mesh bags were observed in *P. arachnoideum* leaf litter, we conclude that the breakdown of this leaf

species is mainly a microbiological and physical process. Gonçalves et al. (2007) conclude the same with their experiment with *Protium brasiliense* (Spreng.) Engl. leaves.

It can be concluded from the experimental procedure adopted here that the Chironomid forage habits differed between vegetal species and varied according to the sampling time and quantities of MOLC and FPOM adhered. Because consumer larvae of leaf litters (mainly facultative or strict shredders) occur in high quantities in association with leaf litter, we highlight that this family (with the different taxa) should be considered as co-participants of the decomposition process in tropical aquatic systems. However, the presence of the larvae may not affect the decomposition rates. This may be better evaluated by quantification of the consumption of vegetal tissues and use of different meshes on the studies. In view of the specimens, the presence of any item in the guts does not mean an adequate nutrition. This may be better reflected by future studies which relate the vegetal consumption with growth rates and life cycle duration (Nessimian & Sanseverino, 1998).

Acknowledgments

The authors would like to thank the Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) for the financial support and scholarship to the first author (Process 2012/13642-8).

References

- Allan, J.D. & Castillo, M.M. (2007) Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters. pp. 197-227, Springer, Dordrecht.
- Alonso-Amelot, M.E., Oliveros, A., Calcagno, M.P. & Arellano, E. (2001) Bracken adaptation mechanisms and xenobiotic chemistry. *Pure and applied chemistry*, **73**, 549-553.
- ASTM D2974-87-14, (2014) Standard Test Methods for Moisture, Ash, and Organic Matter of Peat and other Organic Soils, American Society for Testing & Materials, West Conshohocken, PA.

- Backer III, T.T., Lockaby, B.G., Conner, W.H., Meier, C.E., Stanturf, J.A. & Burke, M.K. (2001) Leaf litter decomposition and nutrient dynamics in four Southern forested floodplain communities. *Soil Science Society of America Journal*, **65**, 1334–1347.
- Bärlocher, F. (1997) Pitfalls of traditional techniques when studying decomposition of vascular plant remains in aquatic habitats. *Limnetica*, **13**, 1–11.
- Benke, A.C. (1984) Secondary production of aquatic insects. In Resh, V. H. & D. M. Rosenberg (eds), *The ecology of aquatic insects*, pp. 289–322, Praeger, New York.
- Berg, H.B. (1995) Larval food and feeding behaviour. In: Armitage, P.D., Cranston, P.S. & Pinder, L.C.V. (eds.), *The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges*. pp. 1-584, Chapman & Hall, London.
- Bianchini Jr, I. (2003) Modelos de crescimento e decomposição de macrófitas aquáticas. In Thomaz, S. M. & L. M. Bini (eds), *Ecologia e Manejo de Macrófitas Aquáticas*. pp. 85-126, EDUEM, Maringá.
- Biasi, C., Tonin, A.M., Restello, R.M. & Hepp, L.U. (2013) The colonization of leaf litter by Chironomidae (Diptera): The influence of chemical quality and exposure duration in a subtropical stream. *Limnologica*, **43**, 427–433.
- Borkent, A. (1984) The systematics and phylogeny of the *Stenochironomus* complex (*Xestochironomus*, *Harrisius* and *Stenochironomus*) (Diptera: Chironomidae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, **128**, 1–269.
- Callisto, M., Gonçalves Jr., J.F. & 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.
- Cheshire, K.I.M., Boyero, L.U.Z. & Pearson, R.G. (2005) Food webs in tropical Australian streams: shredders are not scarce. *Freshwater Biology*, **50**, 748–769.
- Choong, M.F., Lucas, P.W., Ong, J.S.Y., Pereira, B., Tan, H.T.W. & Turner, I.M. (1992) Leaf fracture toughness and sclerophylly: their correlations and ecological implications. *New Phytologist*, **121**, 597–610.

- Cuffney, T.F., Wallace J.B. & Lugthart, J. (1990) Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biology*, **23**, 281–299.
- Cummins, K.W. & Klug, M.J. (1979) Feeding Ecology of Stream Invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**, 147-172.
- Cummins, K.W., Merritt, R.W. & Andrade, P.C.N. (2005) The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in select streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **40**, 68–89.
- Debusk, W.F. & Reddy, K.R. (2005). Litter decomposition and nutrient dynamics in a phosphorus enriched everglades marsh. *Biogeochemistry*, **75**, 217–240.
- Galizzi, M.C. & Marchese, M. (2007) Descomposición de hojas de *Tessaria integrifolia* (Asteracea) y colonización por invertebrados em um cauce secundário del río Paraná médio. *Interciência*, **32**, 535-540.
- Galizzi, M.C., Zilli, F. & Marchese, M. (2012) Diet and functional feeding groups of Chironomidae (Diptera) in the Middle Paraná River floodplain (Argentina). *Iheringia, Série Zoologia*, **102**, 117-121.
- Gonçalves Jr., J.F., Esteves, F.A. & Callisto, M. (2003). Chironomids colonization on *Nymphaea ampla* L. detritus during a degradative ecological succession experiment in a Brazilian coastal lagoon. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **15**, 21–27.
- Gonçalves, J.F., Graça, M.A.S. & Callisto, M. (2006) Litter breakdown dynamics at three streams in temperate, mediterranean and tropical Cerrado climates. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 344-355.
- Gonçalves, J.F., Graça, M.A.S. & Callisto, M. (2007) Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. *Freshwater Biology*, **52**, 1440–1451.
- Gonçalves, J.F., Rezende, R.S., França, J. & Callisto, M. (2012) Invertebrate colonization during leaf processing of native, exotic and artificial detritus in a tropical stream. *Marine and Freshwater Research*, **63**, 428–439.

- Goya, J.F., Frangi, J.L., Perez C. & Tea, F.D. (2008) Decomposition and nutrient release from leaf litter in *Eucalyptus grandis* plantations on three different soils in Entre Ríos, Argentina. *Bosque*, **29**, 217–226.
- Graça, M.A.S. (2001) The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *International Review of Hydrobiology*, **86**, 383–393.
- Graça, M.A., Ferreira, V., Canhoto, C., Encalada, A.C., Guerrero-Bolano, F., Wantzen, K.M. & Boyero, L. (2015) A conceptual model of litter breakdown in low order streams. *International Review of Hydrobiology*, **100**, 1–12.
- Hepp, L.U., Biasi, C., Milesi, S.V., Veiga, F.O. & Restello, R.M. (2008) Chironomidae (Diptera) larvae associated to *Eucalyptus globulus* and *Eugenia uniflora* leaf litter in a subtropical stream (Rio Grande do Sul, Brazil). *Acta Limnologica Brasiliensia*, **20**, 345–350.
- Hoffmann, A. (2005) Dynamics of fine particulate organic matter (FPOM) and macroinvertebrates in natural and artificial leaf packs. *Hydrobiologia*, **549**, 167–178.
- Howard, J.J. (1988) Leafcutting ant diet selection: relative influence of leaf chemistry and physical features. *Ecology*, **69**, 250–260.
- Jackson, J.K. & Sweeney, B.W. (1995) Egg and larval development times for 35 species of tropical stream insects from Costa Rica. *Journal of North America Benthological Society*, **14**, 115–130.
- Janke, H. & Trivinho-Strixino, S. (2007) Colonization of leaf litter by aquatic macroinvertebrates: a study in a low order tropical stream. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **19**, 109–115.
- Johnson, P.N. (2001) Vegetation recovery after fire on a southern New Zealand peatland. *New Zealand Journal of Botany*, **39**, 251–267.
- Kissmann, K.G & Groth, D. (1991) Plantas infestantes e nocivas. pp. 590–593, Basf Brasileira, São Paulo.
- Koroiva, R., Souza, C.W.O., Toyama, D., Henrique-Silva, F. & Fonseca-Gessner, A.A. (2013) Lignocellulolytic enzymes and bacteria associated with the digestive tracts of *Stenochironomus* (Diptera: Chironomidae) larvae. *Genetics and Molecular Research*, **12**, 3421–3434.

- Leite-Rossi, L.A. & Trivinho-Strixino, S. (2012) Are sugar cane leaf-detritus well colonized by aquatic macroinvertebrates? *Acta Limnologica Brasiliensia*, **24**, 303–313.
- Leite-Rossi, L.A., Saito, V.S., Cunha-Santino, M.B & Trivinho-Strixino, S. (2015) How does leaf litter chemistry influence its decomposition and colonization by shredder Chironomidae (Diptera) larvae in a tropical stream? *Hydrobiologia*, DOI 10.1007/s10750-015-2626-1.
- Ligeiro, R., Moretti, M.S., Gonçalves Jr, J.F. & Callisto, M. (2010) What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality inputs: exposure time or leaf species? *Hydrobiologia*, **654**, 125–136.
- Lorenzi, H., (2002) Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, pp. 1-368, Instituto Plantarum, Nova Odessa.
- Lorenzi, H. & Souza, H. (2001) Plantas ornamentais, pp. 1-791, Instituto Plantarum, São Paulo.
- Lowman, M.D. & Box, J.D. (1983) Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest trees. *Australian Journal of Ecology*, **8**, 17-25.
- Marrs, R.H., Johnson, S.W. & Le-Duc, M.G. (1998) Control of bracken and restoration of heathland VI. The response of bracken fronds to 18 years of continued bracken control or 6 years of control followed by recovery. *Journal of Applied Ecology*, **35**, 479–490.
- Marrs, R.H., Le-Duc, M.G., Mitchell, R.J., Goddard, D., Paterson, S. & Pakeman, R. J. (2000) The ecology of bracken: its role in succession and implications for control. *Annals of Botany*, **85**, 3–15.
- Mathuriau, C. & Chauvet, E. (2002) Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society*, **21**, 384–396.
- Nessimian, J.L. & Sanseverino, A. (1998) Trophic functional characterization of chironomidae larvae (Diptera: Chironomidae) in a first order stream at the mountain region of Rio de Janeiro state, Brazil. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, **26**, 2115-2119.
- Page, C. N. (1976) The taxonomy and phytogeography of bracken. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **73**, 1–34.

- Paloheimo, J.E. (1979) Indices of food type preference by a predator. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **36**, 470-473.
- Petersen Jr, R.C. (1992) The RCE: a riparian, channel, and environmental inventory for small streams in the agricultural landscape. *Freshwater Biology*, **27**, 292–306.
- Pio Corrêa, M. & Pena, L.A. (1984) Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas, pp. 1874-1934. Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Rio de Janeiro.
- Portela, R.C.Q., Matos, D.M.S., Siqueira, L.P., Braz, M.I.G., Silva-Lima, L. & Marrs, R.H. (2009) Variation in aboveground biomass and necromass of two invasive species in the Atlantic rainforest, Southeast Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, **23**, 571-577.
- Press, W.H., Teukolsky, S.A., Vetterling, W.T. & Flannery, B.P. (1993) Numerical Recipes in C: the Art of Scientific Computing. Cambridge University Press, New York.
- Ramseyer, U. & Marchese, M. (2009) Leaf litter of *Erythrina crista-galli* L. (ceibo): trophic and substratum resources for benthic invertebrates in a secondary channel of the Middle Paraná River. *Limnetica*, **28**, 1–10.
- Reuss, N.S., Ladislav, H., Gaute, V., Michelsen, A., Pedersen, O. & Brodersen, K.P. (2014) Microhabitat influence on chironomid community structure and stable isotope signatures in West Greenland lakes. *Hydrobiologia*, **730**, 59-77.
- Saito, V.S. & Fonseca-Gessner, A.A. (2014) Taxonomic compositions and feeding habits of Chironomidae in Cerrado streams (Southeast Brazil): impacts of land use changes. *Acta Limnologica Brasiliensia*, **26**, 35–46.
- Sanseverino, A.M. & Nessimian, J.L. (2008) Larvas de Chironomidae (Diptera) em depósitos de folhiço submerso em um riacho de primeira ordem da Mata Atlântica (Rio de Janeiro, Brasil). *Revista Brasileira de Entomologia*, **52**, 95–104.
- Shieh, S.H., Hsu, C.B., Wang, C.P. & Yang, P.S. (2007) Leaf breakdown in a subtropical stream riffle and its association with macroinvertebrates. *Zoological Studies*, **46**, 609–621.
- Silva, U.S.R. & Silva-Matos, D.M. (2006) The invasion of *Pteridium aquilinum* and the impoverishment of the seed bank in fire prone areas of Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, **15**, 3035-3043.

- Silva-Matos, D.M., Xavier, R.O., Tiberio, F.C.S. & Marrs, R.H. (2012) A comparative study of resource allocation in *Pteridium* in different Brazilian ecosystems and its relationship with European studies. *Brazilian Journal of Biology*, **74**, 156–165.
- Silva-Matos, D.M. & Belinato, T.A. (2010) Interference of *Pteridium arachnoideum* (Kaulf.) Maxon. (Dennstaedtiaceae) on the establishment of rainforest trees. *Brazilian Journal of Biology*, **70**, 311-316.
- Silveira, L.S., Rosa, B.F., Gonçalves, E.A. & Alves, R.G. (2015) Influence of Pools and Riffles on Chironomidae Diversity in Headwater Streams of the Atlantic Forest. *Neotropical Entomology*, **44**, 423-429.
- Siqueira, T. & Trivinho-Strixino, S. (2005) Diversidade de Chironomidae (Diptera) em dois córregos de baixa ordem na região central do Estado de São Paulo, através da coleta de exúvias de pupa. *Revista Brasileira de Entomologia*, **49**, 531–534.
- Strixino, G. & Trivinho-Strixino, S. (2006) Herpobentos e haptobentos de lagoas marginais da estação ecológica de Jataí (Luiz Antônio, SP). In Santos, J.E., Pires, J.S.R. & Moschini, L.E. (eds). *Estudos Integrados em Ecossistema*, pp. 20-44, Estação Ecológica de Jataí. EDUFSCar, São Carlos, SP.
- Tanaka, M.O., Ribas, A.C.A. & Souza, A.L.T. (2006) Macroinvertebrate succession during leaf litter breakdown in a perennial karstic river in Western Brazil. *Hydrobiologia*, **568**, 493–498.
- Tomanova, S., Goitia, E. & Helesic, J. (2006) Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in Neotropical streams. *Hydrobiologia*, **556**, 251-264.
- Trivinho-Strixino, S. & Strixino, G. (1998) Chironomidae (Diptera) associados a troncos de árvores submersos. *Revista Brasileira de Entomologia*, **41**, 173–178.
- Trivinho-Strixino, S. (2014) Ordem Diptera. Família Chironomidae. Guia de identificação de larvas. In Hamada, N., Nessimian, J.L. & Querino, R.B. (orgs), *Insetos Aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia*, pp. 457-660, Editora do INPA, Manaus.
- Tundisi, J.G., Matsumara-Tundisi, T., Pareschi, D.C., Luzia, A.P., Von Haeling, P.H. & Frollini, E.H. (2008). The Tietê/Jacaré Watershed: a Case Study in Research and Management. *Estudos avançados*, **22**, 159–172.

- Valdemarsen, T., Quintana, C.O, Kristensen, E. & Flindt, M.R. (2014) Recovery of organic-enriched sediments through microbial degradation: implications for eutrophic estuaries. *Marine Ecology Progress Series* **503**, 41-58.
- Valente-Neto, F., Koroiva, R., Fonseca-Gessner, A.A. & Roque, F.O. (2015) The effect of riparian deforestation on macroinvertebrates associated with submerged woody debris. *Aquatic Ecology*, **49**, 115-125.
- Vanotte, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.F. (1980) The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 817–822.
- Wantzen, K.M. & Wagner, R. (2006) Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 216–232.
- Watt, A.S. (1940) Contributions to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*) I. The Rhizome. *New Phytologist*, **39**, 401–422.
- Webster, J.R. & Benfield, E.F. (1986) Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecological System*, **17**, 567-594.
- Wetzel, R.G. & Likens, G.E. (1991) *Limnological Analyses*, pp. 1-391, Springer-Verlag, New York.
- Woodward, G. & Hildrew, A.G. (2002) Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 1063–1074.
- Wright, E.L., Black, C.R., Cheesman, A.W., Turner, B.L. & Sjögersten, S. (2013) Impact of simulated changes in water table depth on ex situ decomposition of leaf litter from a neotropical peatland. *Wetlands*, **33**, 217–226.
- Yule, C.M., Leong, M.Y., Liew, K.C., Ratnarajah, L., Schmidt, K., Wong, H.M., Pearson, R.G. & Boyero, L. (2009) Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. *Journal of the North American Benthological Society*, **28**, 404–415.

Tables

Table 1. Geographic coordinates and limnological variables of Ema, Espraiado, Fazzari and Vinte Nove streams measured in the experiment period. RCE - Riparian, Channel and Environmental Inventory score; WV = Water Velocity; T = Temperature; C = Conductivity; O = Oxygen.

Limnological variables	Streams			
	Ema	Espraiado	Fazzari	Vinte Nove
Coordinates	21°56'07"S, 47°56'37"W	21°53'00"S, 47°52'06"W	21°58'08"S, 47°53'09"W	21°54'54"S, 47°49'39"W
Basin	Jacaré-Guaçu	Tietê-Jacaré	Jacaré-Guaçu	Jacaré-Guaçu
RCE	127/195	158/195	162/195	136/195
Depth (m)	0.48±0.09	1±0.21	0.6±0.01	0.35±0.16
Width (m)	1±0.18	1±0.5	1.5±0.23	1.2±0.66
WV (m.s ⁻¹)	0.27±0.04	1.5±0.05	0.28±0.07	0.29±0.04
T (°C)	19.4±1.6	19.27±1.14	18.91±1.46	18.61±2.3
C (µS/cm)	17.16±1.5	11.33±0.82	6.5±0.55	5.33±0.51
O (mg/L)	6.32±0.4	6.04±0.14	5.68±0.17	5.55±0.25
pH	5.95±0.2	6.34±0.5	5.67±0.21	5.72±0.38

Table 2. Remaining MOLC (Ash Free Dry Mass) (g), FPOM+CPOM (Fine and Coarse Particulate Organic Matter) and the relationship between these two variables of the *H. coronarium* (HC) and *P. arachnoideum* (PA) leaf litters in the sampling days of the experiment.

Time (days)	Plant species	MOLC (g)	FPOM+CPOM (g)	MOLC/FPOM+CPOM
7		3,557 ± 0,073	-	-
22		2,808 ± 0,083	2,13 ± 0,819	1,318
36	HC	2,408 ± 0,423	7,831 ± 6,673	0,307
55		2,164 ± 0,291	9,309 ± 4,404	0,232
85		1,628 ± 0,309	8,364 ± 4,39	0,195
7		3,718 ± 0,053	-	-
22		3,576 ± 0,071	1,373 ± 0,187	2,605
36	PA	3,587 ± 0,105	5,286 ± 2,601	0,679
55		3,439 ± 0,178	9,728 ± 5,165	0,354
85		3,141 ± 0,21	9,088 ± 3,849	0,346

Table 3. Significance values (p) from F test and freedom degree (FD) from GLM in the analysis of Chironomidae taxa abundance in the *H. coronarium* and *P. arachnoideum* leaf litters; (*) p<0.05. MOLC – Ash Free Dry Mass; FPOM+CPOM – Fine and Coarse Particulate Organic Matter.

Variables	GL	F	p
Plant species	2	2,952	0.028*
MOLC	1	25,912	p<0.001*
FPOM+CPOM	1	13,486	p<0.001*
MOLC*FPOM+CPOM	1	8,953	p<0.001*

Table 4. Results for the ANCOVA tests, freedom degree (FD) and F values to analyse the percentages of vegetal tissues in the Chironomidae larvae guts in the *H. coronarium* and *P. arachnoideum*; (*) p<0.05.

Taxa	Variables	FD	F	p
<i>Beardius</i>	Time (days)	1	1,555	0,238
	Plant species	2	0,783	0,481
<i>Endotribelos</i>	Time (days)	1	7,548	0.019*
	Plant species	2	5,268	0.025*
<i>Onconeura</i>	Time (days)	1	5,926	0,063
	Plant species	2	1,463	0,273
<i>Polypedilum</i>	Time (days)	1	0,862	0,373
	Plant species	2	4,676	0.034*

Table 5. Values of significance (p) of the ANCOVAs, freedom degree (FD) and values of F to analysis of the contribution in the consumption of vegetal tissues by Chironomidae taxa which colonized *H. coronarium* and *P. arachnoideum* leaf litters. (*) p<0.05.

Variables	FD	F	P
Time (days)	1	1,74902	0,189632
Plant species	2	20,93535	p<0.001*
Taxa	6	18,38563	p<0.001*
Plant species*Taxa	12	8,0769	p<0.001*

Table 6. Total contribution (mm³) by Chironomidae taxa (CT) in the consumption of *H. coronarium* (HC) and *P. arachnoideum* (PA) vegetal tissues in sampling days of the experiment.

Time (days)	Plant species	Taxa				
		<i>Beardius</i>	<i>Endotribelos</i>	<i>Onconeura</i>	<i>Polypedilum</i>	<i>Stenochironomus</i>
7		0,00	10,54	0,26	20,89	0,00
22		13,17	11,76	0,25	27,29	4889,10
36	HC	176,38	337,63	0,51	34,20	4889,10
55		607,52	91,08	0,38	14,66	4044,07
85		39,61	179,31	0,00	22,58	3621,55
7		0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
22		19,67	0,16	1,30	0,37	1508,98
36	PA	230,05	11,46	0,28	3,33	1327,90
55		18,00	0,00	0,00	3,30	1750,42
85		130,71	0,00	0,26	10,17	362,16

Figures

Fig. 1. Relative participation of the food items in the taxa Chironomidae diet in the colonization experiment of *H. coronarium* and *P. arachnoideum* leaf litters.

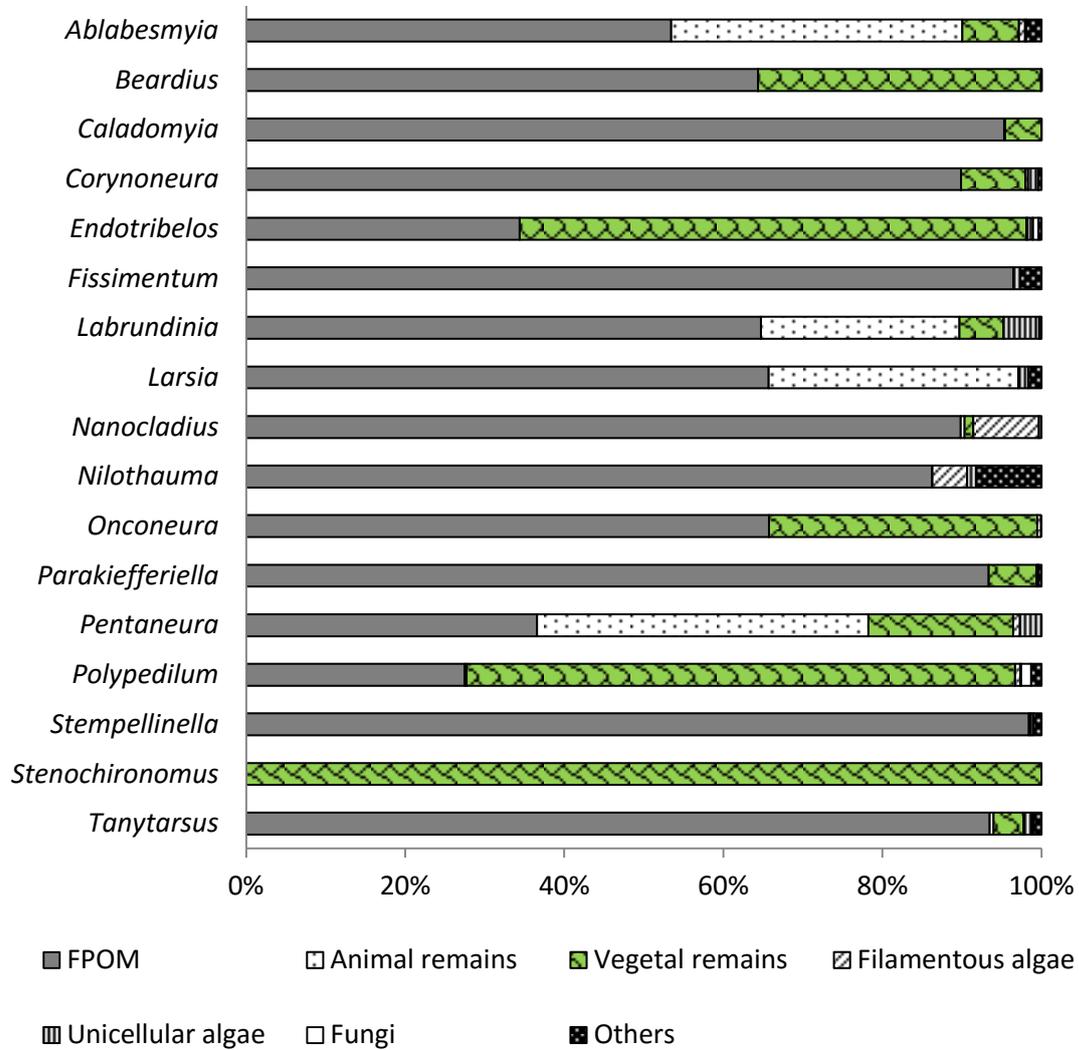
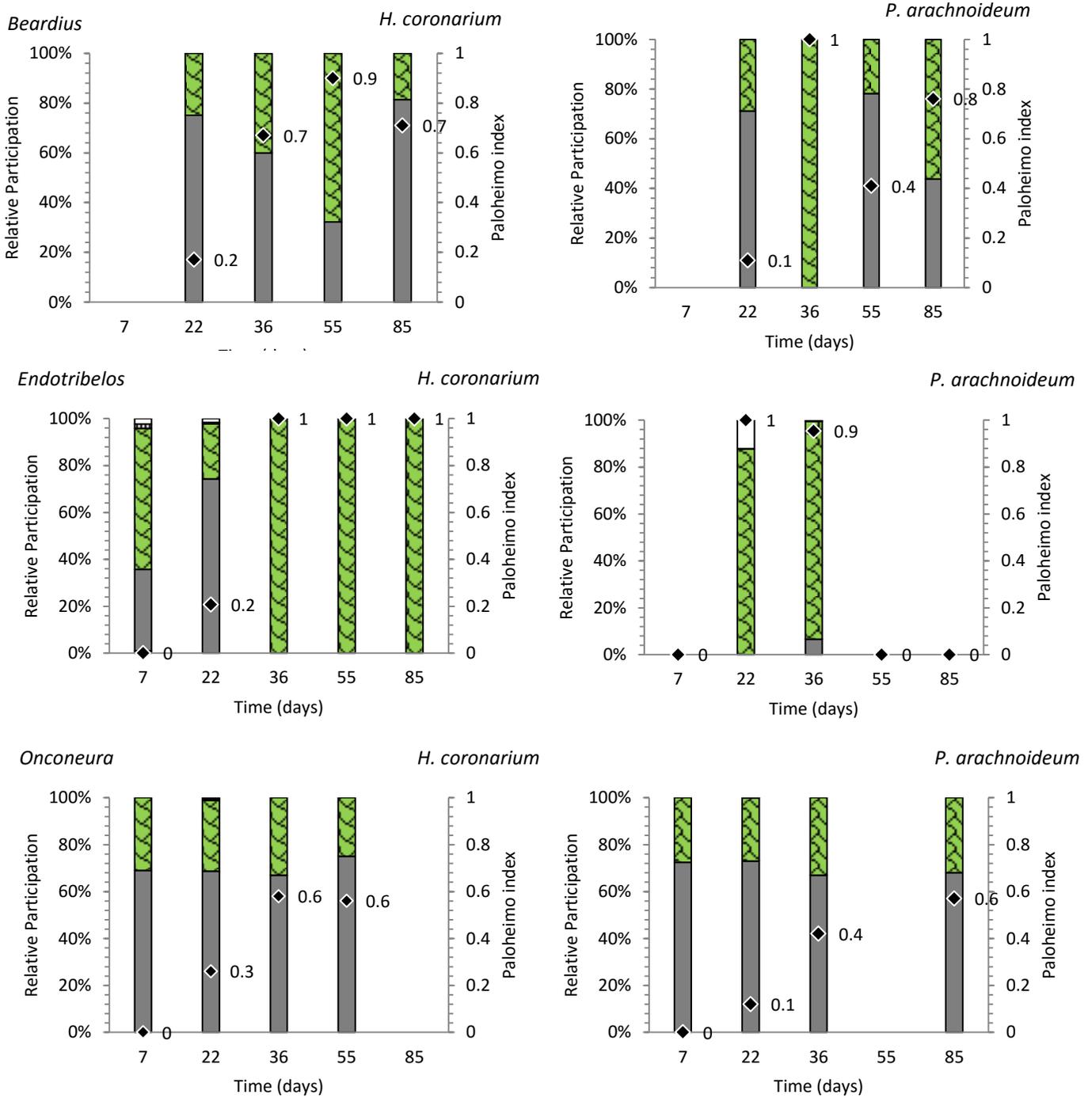
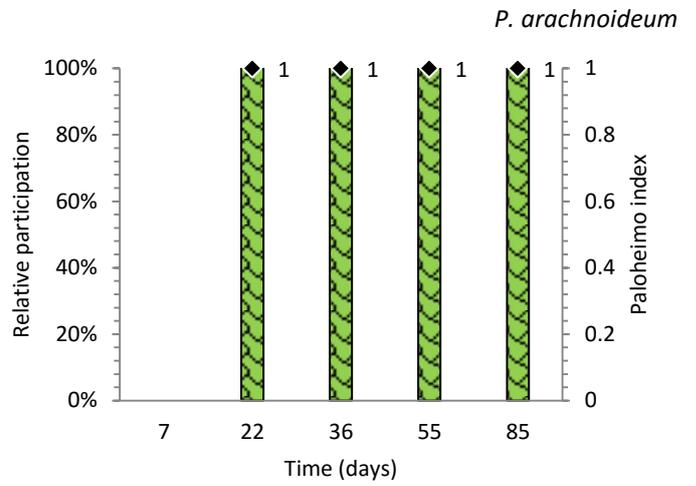
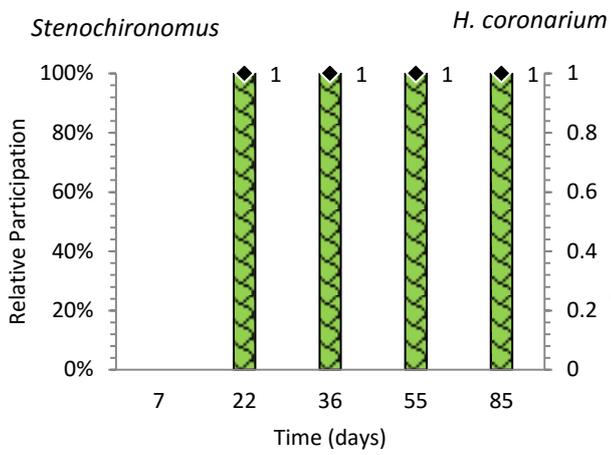
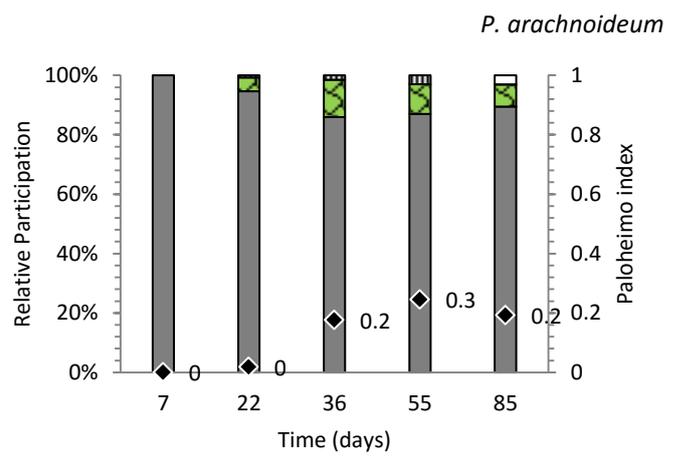
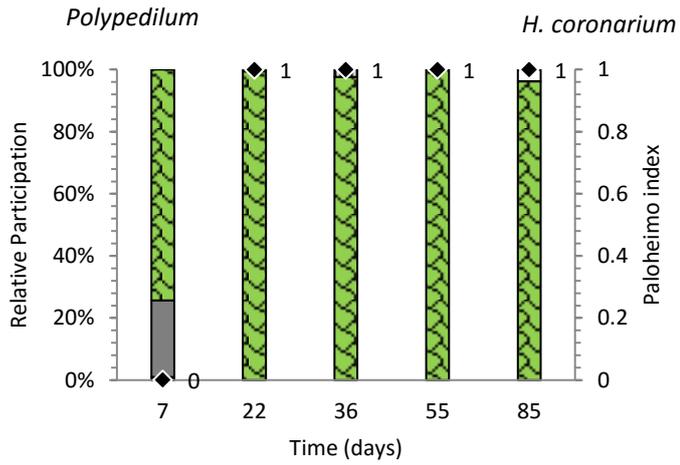


Fig. 2. Relative participation of food items in the guts of each Chironomidae taxa per sampling day and vegetal species (*H. coronarium* and *P. arachnoideum*) (columns) and Paloheimo selectivity index values to preference for vegetal tissues (points).





■ FPOM ■ Plant tissues ■ Animal remains ■ Filamentous algae ■ Unicellular algae □ Fungi ■ Others ◆ Paloheimo Index

Fig. 3. Chironomidae larvae contribution in the consumption of *H. coronarium* and *P. arachnoideum* tissues in the sampling days of the experiment.

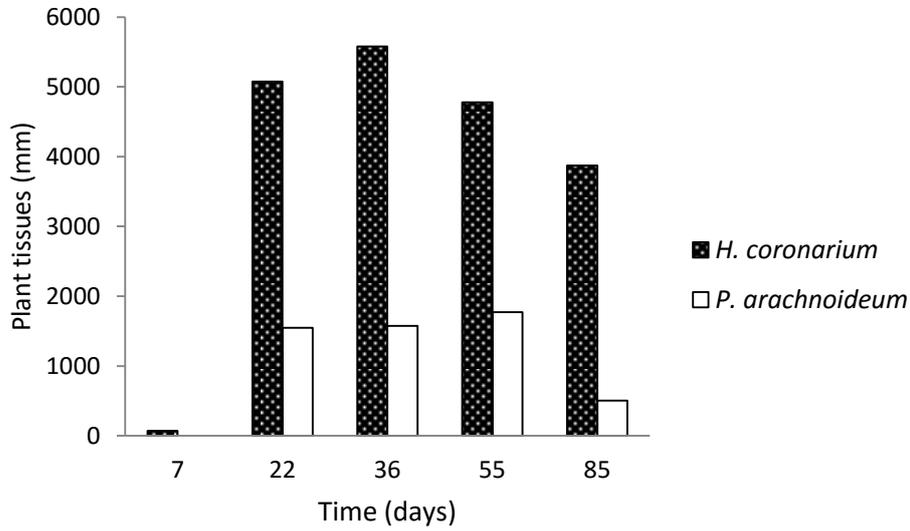


Fig. 4. Particulate organic matter remaining of *H. coronarium* and *P. arachnoideum* leaf litter during the incubation period from fine and coarse mesh treatments. Values are means \pm SD. Data were fitted to the first order kinetic model.

