



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Departamento de Ciências Ambientais
CURSO DE BACHARELADO EM GESTÃO E ANÁLISE AMBIENTAL
Rod. Washington Luis, Km. 235 – Cx. Postal. 676
CEP: 13565-905 – São Carlos – SP – Fone: (016) 3351-9776



PROJETO DE PESQUISA - MONOGRAFIA II

**REDISCUTINDO OS GRUPOS FUNCIONAIS ALIMENTARES EM
MACROINVERTEBRADOS DE RIACHOS DE MATA ATLÂNTICA**

Aluno: Laura Joia Venuso

Orientador: Dr. Victor Satoru Saito

**SÃO CARLOS - SP
2025**

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS AMBIENTAIS
CURSO DE BACHARELADO EM GESTÃO E ANÁLISE AMBIENTAL

**REDISCUTINDO OS GRUPOS FUNCIONAIS ALIMENTARES EM
MACROINVERTEBRADOS DE RIACHOS DE MATA ATLÂNTICA**

Laura Joia Venuso

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Departamento de Ciências Ambientais da Universidade Federal de São Carlos como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel em Gestão e Análise Ambiental.

Orientador: Dr. Victor Satoru Saito

Co-orientador: Dr. José Leonardo da Silva Mello

SÃO CARLOS-SP
2025

REDISCUTINDO OS GRUPOS FUNCIONAIS ALIMENTARES EM MACROINVERTEBRADOS DE RIACHOS DE MATA ATLÂNTICA

LAURA JOIA VENUSO

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado em 18 de Julho de 2025 ao Departamento de Ciências Ambientais da Universidade Federal de São Carlos como parte dos requisitos para obtenção do título de Bacharel em Gestão e Análise Ambiental.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho é resultado de muitas mãos, cabeças e corações que estiveram comigo ao longo do caminho. Mais do que uma exigência acadêmica, ele representa uma jornada de amadurecimento, descobertas e parceria. Agradeço, de forma sincera, a todas as pessoas que fizeram parte disso de alguma maneira.

Em primeiro lugar, agradeço ao meu orientador, Dr. Victor Satoru Saito, e ao meu coorientador, Dr. José Leonardo da Silva Mello, pela orientação, pelas oportunidades enriquecedoras e por me guiarem com paciência e firmeza ao longo de todo o processo. Suas contribuições foram essenciais para a construção deste trabalho e para minha formação como pesquisadora.

Aos professores e colegas do curso de Gestão e Análise Ambiental, que contribuíram com apoio, risadas e grande parceria durante a graduação. Em especial, agradeço aos amigos que estiveram presentes nos momentos bons e difíceis: Gabi, Cauã, Vic e Caio.

À FAPESP, pelo apoio financeiro ao projeto NSF/FAPESP - Biota - 2022/01452-1, que tornou possível a execução deste trabalho.

Agradeço à equipe com quem tive o privilégio de realizar as coletas em campo no Parque Estadual Intervales: Zé, Luizinho, Julia, Pedro e Erika — obrigada por compartilharem conhecimentos, cafézinhos e momentos especiais durante nossos dias de trabalho. Um agradecimento muito especial também aos mateiros do PEI, Luís Avelino, Eliana e Faustino, que nos auxiliaram com sua experiência nas coletas e nos momentos desafiadores em campo.

Sou especialmente grata ao Zé e à Erika, que me ensinaram e auxiliaram a identificar os macroinvertebrados aquáticos. O envolvimento, disponibilidade e paciência de vocês foram fundamentais para que este trabalho acontecesse.

Às meninas do laboratório, Nicole e Bela, que me ajudaram com as identificações de conteúdo estomacal dos macroinvertebrados, e em especial à Julia, que além de parceira de laboratório e graduação, se tornou minha amiga ao longo do nosso trabalho conjunto nas identificações taxonômicas e experiências em campo — muito obrigada pela parceria.

À minha mãe, por ser força e colo ao mesmo tempo — por nunca duvidar de mim, mesmo quando eu duvidava. À minha avó, por me entender e apoiar com suas palavras de amor e carinho, e pelos almoços às quartas-feiras que eu amo tanto. À Julinha, minha prima-irmã, por ser a presença que entende tudo com um olhar, por me fazer rir nos dias pesados e me acompanhar de um jeito que só a gente entende. E, com carinho e saudade, dedico também este trabalho à memória do meu pai — sua ausência se fez presente em pensamento e no meu coração em cada conquista, e espero que esse sonho, agora também realizado, o alcance de alguma forma.

Ao meu companheiro, Rafinha, por caminhar comigo lado a lado durante todos esses anos. Obrigada por tanto amor, pelo apoio incansável, pelas (muitas) conversas pacientes que me acalmaram, e por outras tantas pequenas grandes coisas que fizeram toda a diferença nos dias difíceis.

E a todas as pessoas que, de alguma forma, contribuíram para minha jornada na graduação e para que este trabalho se concretizasse — meu profundo agradecimento.

RESUMO

Os Grupos Funcionais Alimentares são utilizados para descrever o papel ecológico de macroinvertebrados aquáticos em ecossistemas lóticos, associando-os a estratégias de aquisição alimentar e tipos de recurso consumido. Essa classificação, embora relevante e de extrema importância para a compreensão de relações tróficas aquáticas, apresenta certa limitação ao assumir dietas fixas para esses táxons. Este estudo buscou rediscutir a aplicabilidade dos GFAs como preditores alimentares, a partir da análise do conteúdo estomacal de 17 táxons coletados em riachos do Parque Estadual Intervales. Além disso, foi avaliada a relação entre o aumento de biomassa individual e o consumo de tecido animal, como possível indicativo de mudanças tróficas associadas ao crescimento. Os resultados revelaram ampla diversidade nos conteúdos alimentares entre os grupos, com ocorrência de tecido animal inclusive entre táxons tradicionalmente não carnívoros, como Filtradores e Fragmentadores. Ademais, identificou-se uma tendência geral positiva na relação entre aumento de biomassa e carnivoría, embora estatisticamente significativa apenas para quatro táxons — dois Predadores e dois Filtradores. Esse padrão sugere que o crescimento corporal pode ampliar o espectro alimentar de certos organismos, influenciando sua posição trófica. Em outras palavras, a posição trófica de um indivíduo não é necessariamente estática, podendo variar ao longo do tempo em resposta a fatores ontogenéticos e contextuais. Esses achados contribuem para o refinamento do conceito de GFA, destacando a importância de interpretá-los como estratégias funcionais generalizadas e não como descritores rígidos de nicho alimentar.

Palavras-chave: Insetos aquáticos; Conteúdo estomacal; Riachos tropicais; Carnivoría.

ABSTRACT

Functional Feeding Groups are used to describe the ecological role of aquatic macroinvertebrates in lotic ecosystems, associating them with feeding acquisition strategies and types of consumed resources. This classification, although relevant and extremely important for understanding aquatic trophic relationships, presents certain limitations by assuming fixed diets for these organisms. This study aimed to revisit the applicability of FFGs as dietary predictors, based on stomach content analysis of 17 taxa collected from streams in Parque Estadual Intervales. Additionally, the relationship between individual biomass increase and consumption of animal tissue was evaluated as a possible indicator of trophic changes associated with growth. The results revealed a wide diversity in dietary contents among groups, including the presence of animal tissue even among taxa traditionally considered non-predatory, such as filtering-collectors and shredders. Furthermore, a general positive trend was identified between increased biomass and carnivory, although statistically significant only for four taxa — two predators and two filtering-collectors. This pattern suggests that body growth may broaden the dietary spectrum of certain organisms, influencing their trophic position. In other words, the trophic position of an individual is not necessarily static and may vary over time in response to ontogenetic and contextual factors. These findings contribute to refining the FFG concept, highlighting the importance of interpreting them as generalized functional strategies rather than rigid descriptors of dietary niche.

Keywords: Aquatic insects; Stomach content; Tropical streams; Carnivory.

LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1: Gráfico esquemático hipotético da relação entre Grupos Funcionais Alimentares e sua atividade de carnivoría..... | 13 |
| Figura 2: Gráfico esquemático hipotético da relação entre o nível de carnivoría e o tamanho individual de um Táxon..... | 14 |
| Figura 3: Fotografias dos conteúdos encontrados no trato estomacal dos indivíduos de macroinvertebrados aquáticos analisados, obtidas em microscópio óptico com aumento de 100x..... | 21 |
| Figura 4: Abundância relativa de cada um dos 17 táxons selecionados em relação ao total de indivíduos amostrados..... | 24 |
| Figura 5: Análise da ocorrência de atividade de carnivoría entre os táxons analisados, agrupados por Grupo Funcional Alimentar..... | 26 |
| Figura 6: Análise de conteúdo estomacal dos macroinvertebrados Coletores..... | 27 |
| Figura 7: Análise de conteúdo estomacal dos macroinvertebrados Filtradores..... | 28 |
| Figura 8: Análise de conteúdo estomacal dos macroinvertebrados Predadores..... | 29 |
| Figura 9: Análise de conteúdo estomacal dos macroinvertebrados Raspadores..... | 30 |
| Figura 10: Análise de conteúdo estomacal dos macroinvertebrados Fragmentadores..... | 31 |
| Figura 11. Análise da proporção de tecido animal no trato estomacal em relação ao crescimento corporal..... | 32 |
| Figura 12. Análise da proporção de tecido animal no trato estomacal individual em relação ao crescimento corporal..... | 33 |

LISTA DE TABELAS

| | |
|--|----|
| Tabela 1: Características taxonômicas e dados biométricos dos táxons selecionados. | 23 |
| Tabela 2: Táxons utilizados no trabalho e seus Grupos Funcionais Alimentares correspondentes, segundo Pereira et al. (2021)..... | 25 |
| Tabela 3 : Resultado das regressões beta da proporção de tecido animal no trato estomacal individual em relação ao crescimento corporal..... | 32 |

SUMÁRIO

| | |
|---|-----------|
| 1. INTRODUÇÃO..... | 11 |
| 2. OBJETIVOS..... | 14 |
| 2.1 OBJETIVO GERAL..... | 14 |
| 2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS..... | 14 |
| 3. PESQUISA BIBLIOGRÁFICA - item obrigatório para monografias..... | 14 |
| 3.1 CONCEITO DO RIO CONTÍNUO..... | 14 |
| 3.2 GRUPOS FUNCIONAIS ALIMENTARES..... | 15 |
| 3.3 CONCEITO DE ONIVORIA..... | 16 |
| 3.4 TEIAS ALIMENTARES..... | 17 |
| 3.5 TEIAS ALIMENTARES EM RIACHOS TROPICAIS..... | 18 |
| 4. METODOLOGIA..... | 19 |
| 4.1 ÁREA DE ESTUDO..... | 19 |
| 4.2 COLETA DE DADOS..... | 19 |
| 4.3 ANÁLISE DE DADOS..... | 22 |
| 5. RESULTADOS..... | 23 |
| 5.1 CARNIVORIA E GRUPOS FUNCIONAIS ALIMENTARES..... | 25 |
| 5.2 PREFERÊNCIA ALIMENTAR..... | 26 |
| 5.3 CARNIVORIA E TAMANHO CORPORAL..... | 31 |
| 6. DISCUSSÃO..... | 34 |
| 7. CONCLUSÃO..... | 36 |
| 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 38 |

1. INTRODUÇÃO

Riachos e rios são ecossistemas que possuem grande diversidade de organismos que são atores-chave nos processos biológicos importantes para o seu funcionamento e estabilidade, como ciclagem de nutrientes e transferência energética na cadeia alimentar (Vannote et al., 1980). Embora seja comum atribuir protagonismo a peixes, os macroinvertebrados possuem seu papel fundamental nesses ambientes, em especial, os indivíduos da classe Insecta (Serra et al., 2009), sendo considerados aquáticos aqueles que apresentam pelo menos um estágio de vida obrigatoriamente associado ao ambiente aquático (Hamada et al., 2014). Os insetos aquáticos representam cerca de 90% dos invertebrados de água doce, com grande diversidade de espécies, estratégias de vida, alimentação, habitat, necessidades e adaptações, e são extremamente úteis em programas de monitoramento da qualidade da água, por serem excelentes indicadores ambientais (Hamada et al., 2014).

Ao analisar o comportamento alimentar desses organismos aquáticos, é possível atribuir uma divisão em grupos funcionais, inicialmente descrita por Cummins em 1973, que categoriza os indivíduos a partir de sua preferência alimentar, e também das estratégias utilizadas por cada um para obtenção de alimento, chamada de Grupos Funcionais Alimentares (GFAs). Essa abordagem funcional representou um avanço significativo na época, em relação às classificações puramente taxonômicas, pois buscava entender como diferentes organismos participam dos processos ecológicos, independentemente de sua filogenia (Cummins, 1973). Vannote et al. (1980), em seu modelo do Contínuo Fluvial, demonstraram como as características físicas e químicas de rios e riachos variam longitudinalmente nos riachos, da nascente à jusante, criando habitats distintos que favorecem diferentes grupos funcionais ao longo do curso, e de acordo com Callisto et al. (2001), a composição das comunidades de macroinvertebrados está relacionada com essas variações ambientais, com composições específicas de GFAs em diferentes trechos do rio, em outras palavras, é possível observar, ao longo do gradiente longitudinal, as diferenças das comunidades em detrimento de alterações físicas, ou seja, dos diferentes tipos de recursos disponíveis.

A diferenciação dos GFAs baseia-se no tipo de alimento consumido e na estratégia de aquisição, permitindo classificar os organismos aquáticos em cinco categorias principais (Pereira et al., 2021; Cummins et al., 2005). Os Coletores-catadores (*gathering collectors*) (1) alimentam-se de partículas finas de matéria orgânica depositadas no substrato do rio, como detritos e material em decomposição, sendo frequentemente encontrados em áreas de baixa correnteza. Os Coletores-filtradores (*filtering-collectors*) (2) capturam partículas finas

suspensas na coluna d'água por meio de filtração passiva, como redes de seda, ou ativa, como a movimentação de apêndices filtradores. Os Raspadores (*scrapers*) (3) consomem biofilme composto por algas, bactérias, fungos e matéria orgânica adsorvida em superfícies submersas, como rochas, troncos e folhas. Os Predadores (*predators*) (4) caçam e consomem outros organismos vivos, ingerindo a presa inteira ou partes de seu corpo. Por fim, os Fragmentadores (*shredders*) (5) fragmentam e ingerem matéria orgânica grosseira, como folhas em decomposição, madeira morta e detritos vegetais, desempenhando um papel essencial na decomposição da matéria orgânica alóctone.

Apesar de extremamente útil para compreender a estrutura trófica, a abordagem baseada nos GFAs apresenta limitações ao atribuir preferências alimentares específicas a um grupo taxonômico. desse modo, assume-se que este táxon alimenta-se apenas de um tipo de recurso ao longo de toda sua vida, sendo que, na prática, não é apenas a estratégia alimentar que define a dieta de determinado indivíduo, tendo esse fator variando, inclusive, entre regiões tropicais e temperadas (Tomanova et al., 2006). No livro "Trophic Ecology" de James E. Garvey e Matt Whiles (2016), a onivoria é discutida no contexto das interações tróficas e da estrutura das teias alimentares. Os autores destacam que a onivoria é uma estratégia comum entre os consumidores e pode ocorrer em diversos níveis tróficos, desde herbívoros que ocasionalmente consomem presas animais, até predadores que também se alimentam de material vegetal. Assumindo o fato de que a onivoria acontece de maneira constante nos ecossistemas (De Attayde et al., 2006), emerge o questionamento acerca de como esse fenômeno ocorre em comunidades de macroinvertebrados, ao longo de diferentes pontos no gradiente longitudinal e ao longo da ontogenia individual.

Como hipótese central do trabalho tem-se que, ao contrário do que é descrito pela literatura, os Grupos Funcionais Alimentares não necessariamente definem o conteúdo consumido pelos táxons, mas sim, constituem, apenas, as estratégias utilizadas pelos organismos para adquirir recursos alimentares. A partir disso, supõe-se que nem todos os indivíduos ditos como Filtradores serão estritamente herbívoros ou mesmo que Predadores serão estritamente carnívoros, por exemplo, e sendo assim, o GFA não seria o único preditor da dieta de macroinvertebrados (Figura 1).

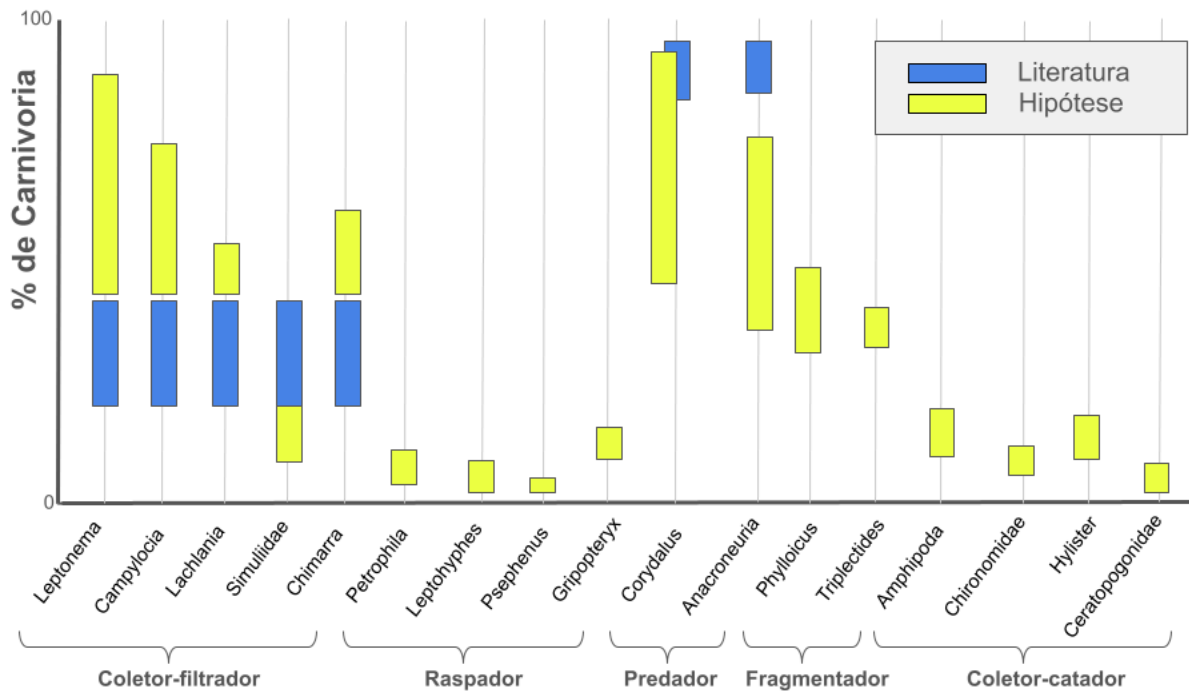


Figura 1: Gráfico esquemático hipotético da relação entre Grupos Funcionais Alimentares e sua atividade de carnivoría. Os GFA não devem definir perfeitamente a dieta dos organismos.

Um importante apontamento de Thompson et al. (2007), é de que a alimentação dos indivíduos em diferentes níveis tróficos pode suceder por mudanças na preferência alimentar ao longo do estágio de vida do indivíduo, ou até mesmo como uma forma de adaptação à disponibilidade de recursos.

De acordo com Woodward (2005), o aumento do tamanho corporal de um indivíduo, além de modificar sua capacidade de predação, também afeta a vulnerabilidade desse em relação a predadores maiores. Um indivíduo de maior tamanho corporal possui vantagens sobre indivíduos menores ao necessitar de menos energia para subjogá-lo, e o oposto ocorre em indivíduos pequenos na tentativa de adquirir presas maiores, o gasto energético ocorre de maneira desvantajosa nesse caso, devido à menor capacidade de manusear a presa. Desse modo, o crescimento corporal pode ampliar o leque de presas acessíveis para um organismo, permitindo, por exemplo, que indivíduos inicialmente herbívoros tenham a possibilidade de se tornarem ocasionalmente predadores, à medida que ficam maiores. Hipoteticamente, quanto maior o indivíduo em tamanho corporal, maiores serão as chances desse possuir tecido animal em sua dieta, tendo em vista a disponibilidade e adaptabilidade para o consumo desse tipo de recurso de acordo com o aumento de tamanho (Figura 2).

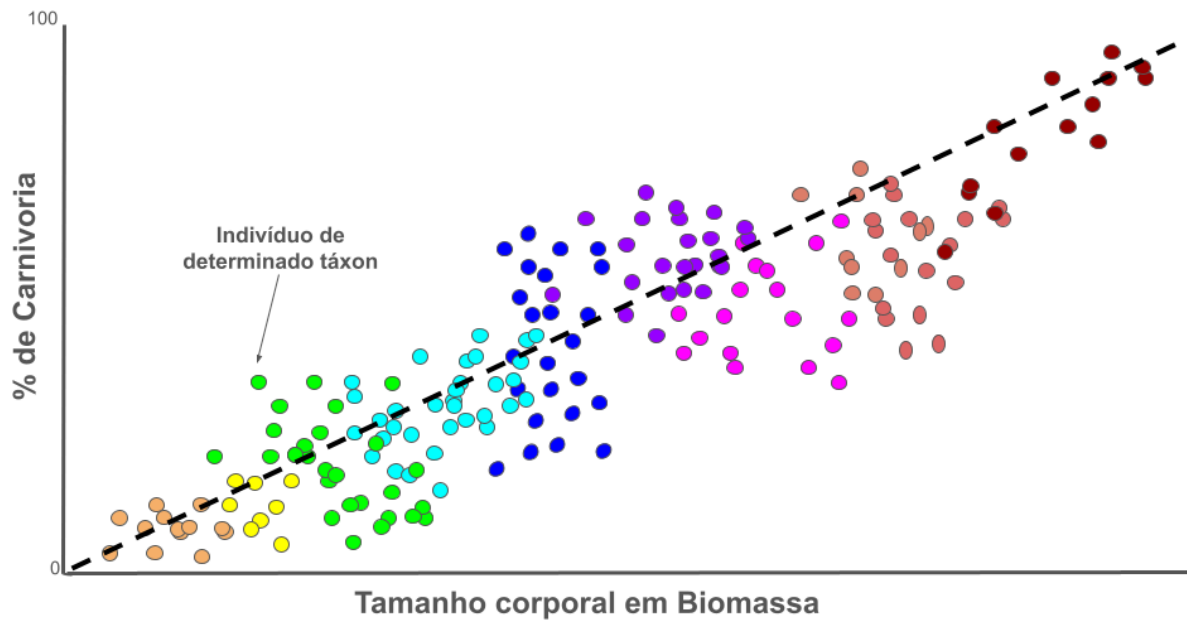


Figura 2: Gráfico esquemático hipotético da relação entre o nível de carnivoría e o tamanho individual de um Táxon. Ao longo de seu crescimento corporal, organismos maiores devem possuir maiores chances de conterem tecido animal como componentes em suas dietas.

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

O objetivo geral deste trabalho é investigar como os Grupos Funcionais Alimentares se distribuem entre diferentes níveis tróficos e compreender a relação entre o tamanho corporal de indivíduos macroinvertebrados aquáticos e sua atividade de carnivoría.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Compreender como os GFA se distribuem entre diferentes níveis tróficos;
- Caracterizar a relação entre carnivoría e crescimento corporal de cada táxon;
- Rediscutir o conceito de Grupos Funcionais Alimentares considerando a variação ontogenética de tamanho corporal dos macroinvertebrados.

3. PESQUISA BIBLIOGRÁFICA - item obrigatório para monografias

3.1 CONCEITO DO RIO CONTÍNUO

O conceito do Rio Contínuo, proposto por Vannote et al. (1980), descreve a dinâmica ecológica em ecossistemas fluviais enfatizando a continuidade longitudinal do rio. De acordo com este conceito, as teias alimentares, dos macroinvertebrados em particular, devem apresentar um gradiente longitudinal de dependência dos materiais alóctones (matéria orgânica proveniente do meio terrestre, como folhagens) em região de nascente, para materiais autóctones (matéria orgânica proveniente do próprio rio, como algas) nas regiões médias, e material suspenso em regiões vastas do rio (Doretto; Piano; Larson, 2020), sugerindo que os organismos e os processos ecológicos se adaptam às variações de energia ao longo do curso do riacho.

A partir da variação dos tipos de recursos ao longo do gradiente longitudinal, observa-se alterações funcionais na comunidade de macroinvertebrados aquáticos (Doretto; Piano; Larson, 2020). Nas zonas de cabeceira, onde predominam materiais alóctones, Fragmentadores apresentam maior abundância, já que estão adaptados ao processamento deste material; já nos trechos intermediários, caracterizados por uma maior incidência de luz e aumento da produção primária autóctone, ocorre maior presença de Raspadores e Filtradores (Vannote et al., 1980); e nas regiões distais, onde encontra-se maior quantidade de matéria orgânica fina, há maior abundância de organismos Filtradores e Coletores-Catadores, que aproveitam o material sedimentado ou em suspensão (Vannote et al., 1980).

Esse conceito é um grande marco na ecologia de ecossistemas, já que consiste na avaliação tanto de estruturas quanto das funções de ecossistemas lóticos, ligando os atributos físicos e geomorfológicos de riachos a padrões de biodiversidade, características funcionais e dinâmica metabólica individual, inferindo uma mudança longitudinal não só dos conteúdos alimentares, mas também, a mudança da composição de táxons de macroinvertebrados ao longo da rede hidrográfica (Doretto; Piano; Larson, 2020).

3.2 GRUPOS FUNCIONAIS ALIMENTARES

Os riachos apresentam grande biodiversidade, e ao analisar o comportamento alimentar dos macroinvertebrados aquáticos, é possível observar mudanças ao longo do gradiente do rio, conceituando estudos sobre a dinâmica das comunidades de riacho, bem como seu estado ecológico. A divisão dos grupos funcionais de alimentação foi descrita por Cummins em 1973. De acordo com Vannote et al. (1980), as interações tróficas afetam diretamente os processos ecológicos, influenciando fluxos e distribuição de energia na teia alimentar, sendo possível observar, ao longo da extensão do rio, as diferenças das comunidades em detrimento de alterações físicas do curso (Callisto et al., 2001). O uso de

Grupos Funcionais Alimentares (GFAs) permite avaliar atributos de ecossistemas de rios e riachos, como o estado trófico (autotrofia e heterotrofia), a estabilidade do habitat e o controle bottom-up, sendo considerada uma ferramenta eficiente para sua caracterização ecológica.

3.3 CONCEITO DE ONIVORIA

A onivoria é uma estratégia alimentar na qual um organismo consome recursos de dois ou mais níveis tróficos (Pimm & Lawton 1978), ou, de outra perspectiva, se alimenta de plantas e presas animais (Lincoln et al. 1998), essa flexibilidade dietética permite que os onívoros se adaptem a variações na disponibilidade de recursos, influenciando a dinâmica das cadeias alimentares e a estabilidade dos ecossistemas. Esse conceito impacta a simplicidade que se tem sobre as cadeias tróficas, já que implica o consumo de alimentos em vários níveis tróficos, seja pelo fato que organismos podem consumir diferentes tipos de recurso ao longo do seu estágio de vida, assim como por uma questão adaptativa à disponibilidade de recursos durante um estágio único da vida.

O modelo trófico-dinâmico, proposto por Lindeman (1942), descreve o fluxo de energia e biomassa entre os diferentes níveis tróficos de um ecossistema, como produtores, herbívoros e carnívoros. No entanto, algumas espécies não se encaixam rigidamente nesses níveis, pois consomem recursos de diferentes posições na cadeia alimentar. Dessa forma, as teias alimentares são vistas como redes interligadas, em vez de estruturas lineares. A onivoria pode ser avaliada pela diversidade da dieta de um organismo ou pela variação nos níveis tróficos dos recursos consumidos (Williams & Martinez, 2004). Quanto maior a presença de onívoros em um ecossistema, mais complexa se torna sua estrutura, reduzindo interações diretas entre predadores e presas e diminuindo a intensidade das cascatas tróficas (Polis & Strong, 1996; Bascompte et al., 2005). Assim, além de ser uma característica de algumas espécies, a onivoria influencia diretamente a organização das teias alimentares.

Segundo Wootton (2017), a onivoria é comum em ecossistemas de água doce e, conforme estudos empíricos, contribui para a estabilidade desses sistemas. Esse hábito alimentar oferece vantagens, permitindo que um organismo explore diferentes níveis tróficos. Ele pode se alimentar em níveis mais baixos, onde há maior disponibilidade de recursos, garantindo sobrevivência em períodos de escassez (France, 2012), ou em níveis mais altos, onde a qualidade nutricional dos alimentos é superior e os recursos são mais limitados (Diehl, 2003). A onivoria verdadeira, caracterizada pelo consumo de matéria vegetal e animal, exige adaptações fisiológicas, morfológicas e comportamentais para processar diferentes tipos de alimento (Lancaster et al., 2005). Por essa razão, a onivoria trófica, na qual um predador

consome presas de distintos níveis tróficos, é mais frequente do que a onivoria verdadeira (Kratina et al., 2012).

3.4 TEIAS ALIMENTARES

Define-se teia alimentar como sistemas ecológicos complexos, cuja estrutura reflete o funcionamento e as relações tróficas estabelecidas entre os organismos de uma comunidade biológica (Pimm, 1982). Diferentemente das cadeias alimentares, que detêm uma conceituação linear, as teias representam multidimensionalidade das relações tróficas, já que cada espécie pode ocupar diferentes níveis tróficos ao mesmo tempo, criando ao invés de uma linha, uma teia de interações (Pimm, 1982). Ademais, é importante notar que esta complexidade intrínseca é dinâmica, e não estática, sofrendo modificações contínuas em resposta a fatores bióticos e abióticos atuantes em diferentes escalas temporais e espaciais (Thompson & Dunne, 2012).

A dinâmica das teias tróficas pode ser compreendida através de três eixos principais. A priori, a variação climática sazonal exerce influência direta na disponibilidade de recursos, fator que altera os padrões de abundância e as distribuições das espécies (Pimm, 1982). Por exemplo, durante períodos de estiagem, onde a falta de chuva se alastra por um maior período, é possível observar a redução da produtividade primária resultando em um déficit de recursos aos demais níveis tróficos, afetando desde herbívoros até predadores de topo (Pimm, 1982).

A posteriori, as interações interespecíficas, ou seja, entre diferentes espécies, desempenham papel fundamental na estabilidade das redes tróficas. Estudos empíricos demonstram que as relações mutualísticas aumentam a resiliência das teias alimentares diante de distúrbios ambientais (Thompson & Dunne, 2012).

Por fim, os impactos antrópicos, que representam forte ameaça a integridade das teias alimentares. A fragmentação de habitats decorrente da expansão agrícola e urbana reduz a conectividade entre as populações, limitando o fluxo gênico, e tornando os organismos mais vulneráveis a eventos estocásticos (Thompson & Dunne, 2012).

Em resumo, as teias alimentares que apresentam maior número de conexões e complexidade, e com alta diversidade de espécies, apresentam maior capacidade de absorver impactos e passar por perturbações sem sucumbirem a um colapso.

3.5 TEIAS ALIMENTARES EM RIACHOS TROPICAIS

Os ecossistemas aquáticos tropicais apresentam teias alimentares de notável complexidade estrutural e funcional, nas quais os macroinvertebrados emergem como componentes fundamentais na mediação de fluxos de energia (Tamaris-Turizo et al., 2018).

A base energética desse tipo de ecossistema apresenta uma dualidade característica: enquanto em riachos de cabeceira, mais estreitos e florestados, predominam cadeias tróficas baseadas em matéria orgânica alóctone (principalmente folhas de árvores), nos trechos médios e inferiores, a jusante, mais largos e menos sombreados pelas copas, ocorre uma transição gradual para cadeias baseadas em matéria orgânica autóctone (utilizando algas e macrófitas) (Boyero, 2009). Essa variação longitudinal cria um contínuo trófico, no qual os macroinvertebrados desempenham papéis funcionais distintos em cada segmento do rio, modificando, também, a composição e estrutura da teia alimentar, que decorre da disponibilidade de recursos específica de cada trecho do riacho.

Essa diversidade de fontes nutricionais cria um sistema trófico particularmente rico e complexo, onde a energia disponível para os diferentes níveis da cadeia alimentar é significativamente ampliada. Como consequência, os riachos tornam-se ecossistemas altamente produtivos, capazes de suportar comunidades biológicas diversas e abundantes (Tamaris-Turizo et al., 2018). Os macroinvertebrados, ao processarem e disponibilizarem tanto a matéria orgânica produzida internamente quanto a importada de outros ambientes, funcionam como verdadeiros "engenheiros tróficos", otimizando a transferência de energia através dos diferentes níveis da rede alimentar (Allan et al., 2021).

A combinação de recursos autóctones e alóctones cria múltiplos nichos ecológicos e vias alternativas de fluxo energético, sendo responsável pela elevada biodiversidade encontrada nesses ecossistemas (Tamaris-Turizo et al., 2018). A capacidade dos macroinvertebrados de aproveitar e transformar essas diferentes fontes de matéria orgânica é, portanto, um fator fundamental para a manutenção da produtividade e da estabilidade desses ecossistemas aquáticos (Allan et al., 2021).

4. METODOLOGIA

4.1 ÁREA DE ESTUDO

Os dados utilizados nesta pesquisa foram obtidos no Parque Estadual Intervales, situado no município de Ribeirão Grande, no sul do estado de São Paulo. Essa unidade de conservação integra a Bacia Hidrográfica do Ribeira de Iguape, localizando-se entre os vales dos rios Paranapanema e Ribeira do Iguape (Fundação Florestal, 2001). O parque faz parte do

grupo de Unidades de Conservação de Proteção Integral e está inserido no Mosaico de Unidades de Conservação da Serra de Paranapiacaba, reconhecido como um dos mais importantes corredores ecológicos remanescentes da Mata Atlântica em São Paulo (Fundação Florestal, 2001).

O clima predominante na região é o subtropical úmido, caracterizado por uma distribuição relativamente homogênea das chuvas ao longo do ano (Trajano, 1996), com precipitações que variam entre 1.500 mm e 2.500 mm anuais (Plano de Manejo, 2008) e temperatura média em torno de 20°C (Fenton, et al., 1999). O domínio morfoclimático é típico da Mata Atlântica, bioma considerado um hotspot de biodiversidade global, devido à sua elevada riqueza de espécies e alto grau de endemismo (Ribeiro et al., 2009).

O Parque Estadual Intervales compõe, juntamente com as Unidades de Conservação vizinhas — Parque Estadual Carlos Botelho, o Parque Estadual Turístico do Alto do Ribeira (PETAR) e a Estação Ecológica de Xitué — um complexo contínuo de áreas protegidas que somam mais de 120 mil hectares (Galvani, et al., 2008). Além disso, o parque encontra-se inserido em áreas prioritárias para a conservação segundo o Zoneamento Ecológico-Econômico da Serra do Mar e integra a Reserva da Biosfera da Mata Atlântica, reconhecida pela UNESCO como Sítio do Patrimônio Mundial Natural, o que reforça sua relevância ecológica (Galvani, et al., 2008; Fundação Florestal, 2001).

4.2 COLETA DE DADOS

Os dados do trabalho foram coletados dentro do projeto NSF/FAPESP - Biota - 2022/01452-1, sob coordenação do orientador. Os indivíduos de macroinvertebrados utilizados foram coletados ao longo de todo o projeto, mensalmente entre agosto de 2023 e julho de 2024, utilizando os 5 riachos estudados: Roda d'água, Mirante, Água Comprida, Lajeado (2 trechos) e Carmo (3 trechos).

Para a coleta de macroinvertebrados aquáticos, foram utilizados amostradores do tipo Surber (30 × 30 cm de área de entrada, com malha de 250 µm), e amostradores do tipo Drift, com dimensões equivalentes (30 × 30 cm de área de entrada, com malha de 250 µm) e 1 m de profundidade, instalados na coluna d'água por 24 horas para captura de organismos em deriva na camada superficial. No total, foram contabilizadas 6 amostras (cinco Surbers e um Drift) em cada um dos 8 pontos ao longo de 12 meses, finalizando em 576 amostras no total.

As amostras obtidas durante o trabalho de campo foram acondicionadas em baldes plásticos e transportadas cuidadosamente até o local destinado à triagem, que foi realizada com os organismos ainda vivos, utilizando bandejas de coloração branca e iluminação

artificial adequada, o que permitiu uma melhor visualização dos indivíduos a olho nu. A metodologia de triagem com os organismos ainda em atividade proporciona maior eficiência na detecção, já que o movimento facilita a distinção dos indivíduos presentes. Após essa etapa, os macroinvertebrados foram separados e armazenados em tubos tipo Falcon contendo solução de etanol a 70%, visando à conservação adequada do material biológico. Então, as amostras foram encaminhadas ao laboratório, onde todos os organismos foram medidos individualmente e identificados até o menor nível taxonômico possível — família ou gênero — por meio do uso de estereomicroscópio, papel milimetrado e chaves de identificação específicas para macroinvertebrados aquáticos, conforme descrito por Hamada et al. (2014) e Hamada et al. (2018).

Posteriormente, foi conduzida uma análise do conteúdo estomacal com o objetivo de caracterizar a dieta dos macroinvertebrados aquáticos. Os organismos foram dissecados conforme o protocolo descrito por Rosi-Marshall et al. (2016), realizando-se uma cuidadosa abertura e manuseio do trato digestório para a retirada do conteúdo alimentar. De acordo com o tamanho dos indivíduos, o material extraído foi transferido para câmaras de Neubauer (para organismos menores) ou para câmaras de Sedgwick-Rafter (para organismos de maior porte), ambas projetadas com marcações milimétricas que facilitam a contagem e organização do material observado. As câmaras foram analisadas ao microscópio óptico, e o conteúdo alimentar foi classificado nas seguintes categorias: material de origem animal, vegetal, algas filamentosas, diatomáceas ou detrito amorfo (Figura 3), também com base nos critérios propostos por Rosi-Marshall et al. (2016). A proporção relativa de cada tipo de item foi estimada visualmente, considerando a área ocupada por cada categoria em um campo de observação de 4mm.

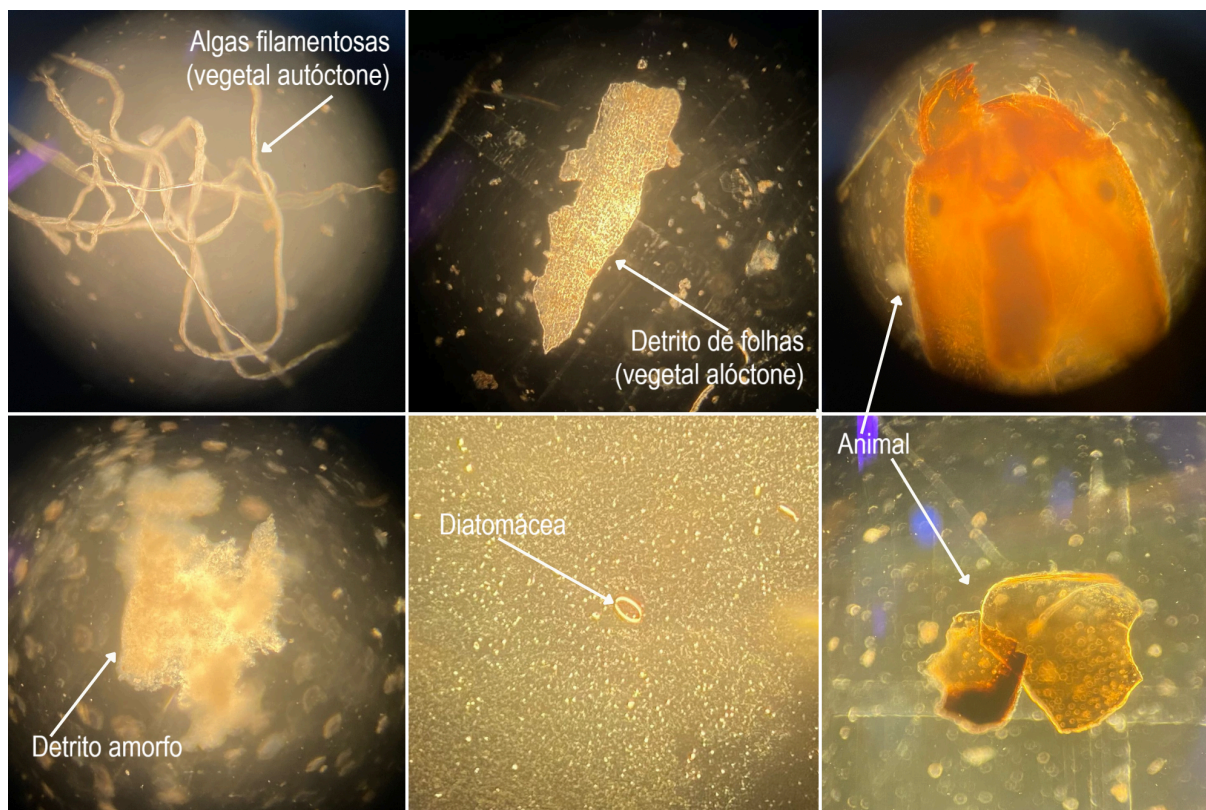


Figura 3: Fotografias dos conteúdos encontrados no trato estomacal dos indivíduos de macroinvertebrados aquáticos analisados, obtidas em microscópio óptico com aumento de 100x. Não há registro fotográfico de tecido de fungos pois apenas 4 indivíduos apresentaram essa categoria de conteúdo estomacal e a captura das imagens foi realizada em momento posterior.

Dos 116 táxons coletados, 17 foram selecionados para este estudo com base em critérios ecológicos que priorizam a representatividade dos organismos no funcionamento do ecossistema. Segundo Benke (1993), em pesquisas voltadas à compreensão do fluxo de energia em ambientes aquáticos, é comum concentrar as análises nos organismos mais abundantes na cadeia alimentar. Por esse motivo, foram utilizados no presente estudo os organismos com abundância superior a 1% e/ou que são representantes dos cinco Grupos Funcionais Alimentares e que desempenham papéis complementares em diferentes níveis tróficos.

Estabelecidos os critérios, foram selecionados os táxons atribuídos aos cinco Grupos Funcionais Alimentares, baseado no trabalho de Pereira et al. (2021) *Leptonema* (Hydropsychidae, Trichoptera), *Chimarra* (Philopotamidae, Trichoptera), *Campylocia* (Leptophlebiidae, Ephemeroptera), *Lachlania* (Oligoneuridae, Ephemeroptera) e Simuliidae para Filtradores; *Hylister* (Leptophlebiidae, Ephemeroptera), Amphipoda, Ceratopogonidae e Chironomidae para Coletores; *Corydalus* (Corydalidae, Megaloptera) e *Anacroneuria* (Perlidae, Plecoptera) para Predadores; *Psephenus* (Psephenidae, Coleoptera), *Leptohyphes*

(Leptoxyphidae, Ephemeroptera), *Gripopteryx* (Gripopterygidae, Plecoptera) e *Petrophila* (Crambidae, Lepidoptera) para Raspadores; e *Phylloicus* (Calamoceratidae, Trichoptera) e *Triplectides* (Leptoceridae, Trichoptera) para Fragmentadores.

4.3 ANÁLISE DE DADOS

4.3.1 OBJETIVO 1: Compreender como os GFA se distribuem entre diferentes níveis tróficos

Cada táxon identificado foi classificado em um Grupo Funcional Alimentar (GFA), de acordo com a categorização proposta por Pereira et al. (2021). Foi realizada uma abordagem complementar visando compreender melhor os padrões alimentares dos táxons, especialmente daqueles que consomem predominantemente detritos. Para isso, foram elaborados dois conjuntos de gráficos: o primeiro inclui todas as categorias de tecidos alimentares identificadas, refletindo o consumo total; já o segundo exclui a categoria "detrito", com o objetivo de destacar a variação entre os demais tipos de alimento (fungos, diatomáceas, algas, conteúdo vegetal alóctone e tecido animal). Nesse segundo conjunto, foram recalculados os percentuais de cada tipo de alimento com base apenas nos demais conteúdos alimentares presentes, permitindo uma comparação mais informativa entre os itens alimentares secundários.

Foi utilizado o software R (R Core Team, 2023, versão 4.4.1), com os seguintes pacotes: readxl (Wickham & Bryan, 2023), dplyr (Wickham Et Al., 2023), tidyr (Wickham & Henry, 2023), ggplot2 (Wickham, 2016) e gridExtra (Auguie Et Al., 2017).

4.3.3 OBJETIVO 2: Caracterizar a relação entre carnivoría e crescimento corporal de cada Táxon

Para analisar a atividade de carnivoría de cada táxon, os indivíduos foram identificados, medidos e, através de equações alométricas (Benke et al., 1999; Dekanov et al., 2022), tiveram suas biomassas individuais calculadas. Para investigar como a massa seca dos organismos influencia sua dieta carnívora, ajustamos um modelo de regressão beta, tendo a massa seca em miligramas (log-transformada) como variável preditora e a proporção de conteúdo animal como variável resposta. Como esta última está expressa em porcentagem (0 a 100%), a regressão beta foi escolhida por ser mais adequada a esse tipo de dado.

No entanto, como a regressão beta requer que os valores da variável resposta estejam estritamente entre 0 e 1, foi necessário aplicar uma transformação nos valores extremos (0 e 1). Essa correção, conforme recomendado por Smithson e Verkuilen (2006), desloca levemente esses valores para dentro do intervalo aberto (0, 1), permitindo a aplicação do modelo. Como a regressão beta requer que os valores da variável resposta estejam estritamente entre 0 e 1, foi necessário aplicar uma transformação nos valores extremos (0 e 1). Essa correção, conforme recomendado por Smithson e Verkuilen (2006), desloca levemente esses valores para dentro do intervalo aberto (0, 1), permitindo a aplicação do modelo.

Para essa análise foi utilizado o software R (R Core Team, 2023, Versão 4.4.1), com os pacotes: readxl (Wickham, 2023), dplyr e stringr (Wickham et al., 2023), purrr (Henry & Wickham, 2023), betareg (Zeileis et al. 2016), ggplot2 (Wickham, 2016) e ggrepel (Kassim & Larsen, 2024).

5. RESULTADOS

O presente estudo analisou um total de 620 indivíduos pertencentes a 17 grupos taxonômicos distintos de macroinvertebrados aquáticos (Tabela 1).

Tabela 1: Características taxonômicas e dados biométricos dos táxons selecionados. Os Grupos Funcionais Alimentares (GFA) são: Coletores-catadores (CC), Coletores-filtradores (CF), Raspadores (RP), Predadores (PD) e Fragmentadores (FG).

| Ordem | Família | Gênero | Táxon | GFA | Indivíduos Analisados | Biomassa min. (mg) | Biomassa máx. (mg) |
|---------------|-----------------|--------------------|--------------------|------------|------------------------------|---------------------------|---------------------------|
| Amphipoda | | | Amphipoda | CC | 11 | 0,132 | 3,579 |
| Coleoptera | Psephenidae | <i>Psephenus</i> | <i>Psephenus</i> | RP | 24 | 0,056 | 4,624 |
| Diptera | Ceratopogonidae | | Ceratopogonidae | CC | 24 | 0,0223 | 0,177 |
| | Chironomidae | | Chironomidae | CC | 30 | 0,009 | 0,936 |
| | Simuliidae | | Simuliidae | CF | 24 | 0,115 | 0,548 |
| Ephemeroptera | Leptohyphidae | <i>Leptohyphes</i> | <i>Leptohyphes</i> | RP | 26 | 0,002 | 0,263 |
| | Leptophlebiidae | <i>Hylister</i> | <i>Hylister</i> | CC | 22 | 0,037 | 1,295 |
| | Leptophlebiidae | <i>Campylocia</i> | <i>Campylocia</i> | CF | 28 | 0,388 | 32,16 |
| | Oligoneuriidae | <i>Lachlania</i> | <i>Lachlania</i> | CF | 15 | 0,219 | 17,32 |

| Ordem | Família | Gênero | Táxon | GFA | Indivíduos Analisados | Biomassa min. (mg) | Biomassa máx. (mg) |
|-------------|-----------------|---------------------|---------------------|-----|-----------------------|--------------------|--------------------|
| Lepidoptera | Crambidae | <i>Petrophila</i> | <i>Petrophila</i> | RP | 11 | 0,217 | 16,89 |
| Megaloptera | Corydalidae | <i>Corydalis</i> | <i>Corydalis</i> | PD | 108 | 0,115 | 891,3 |
| Plecoptera | Gripopterygidae | <i>Gripopteryx</i> | <i>Gripopteryx</i> | RP | 21 | 0,028 | 0,391 |
| | Perlidae | <i>Anacroneuria</i> | <i>Anacroneuria</i> | PD | 24 | 0,234 | 24,07 |
| Trichoptera | Calamoceratidae | <i>Phylloicus</i> | <i>Phylloicus</i> | FG | 24 | 5,432 | 54,8 |
| | Hydropsychidae | <i>Leptonema</i> | <i>Leptonema</i> | CF | 184 | 0,012 | 139,9 |
| | Leptoceridae | <i>Triplectides</i> | <i>Triplectides</i> | FG | 20 | 0,115 | 20,37 |
| | Philopotamidae | <i>Chimarra</i> | <i>Chimarra</i> | CF | 24 | 0,081 | 5,78 |

A seleção destes táxons específicos foi realizada mediante critérios que consideraram dois aspectos fundamentais: (1) a representatividade numérica na comunidade estudada, expressa pela abundância relativa (Figura 4), e (2) a importância ecológica enquanto representantes dos diferentes Grupos Funcionais Alimentares (GFA) característicos de ecossistemas lóticos (Tabela 2). Esta abordagem metodológica permite garantir que o conjunto selecionado abranja adequadamente tanto a estrutura taxonômica quanto a diversidade funcional da comunidade bentônica.

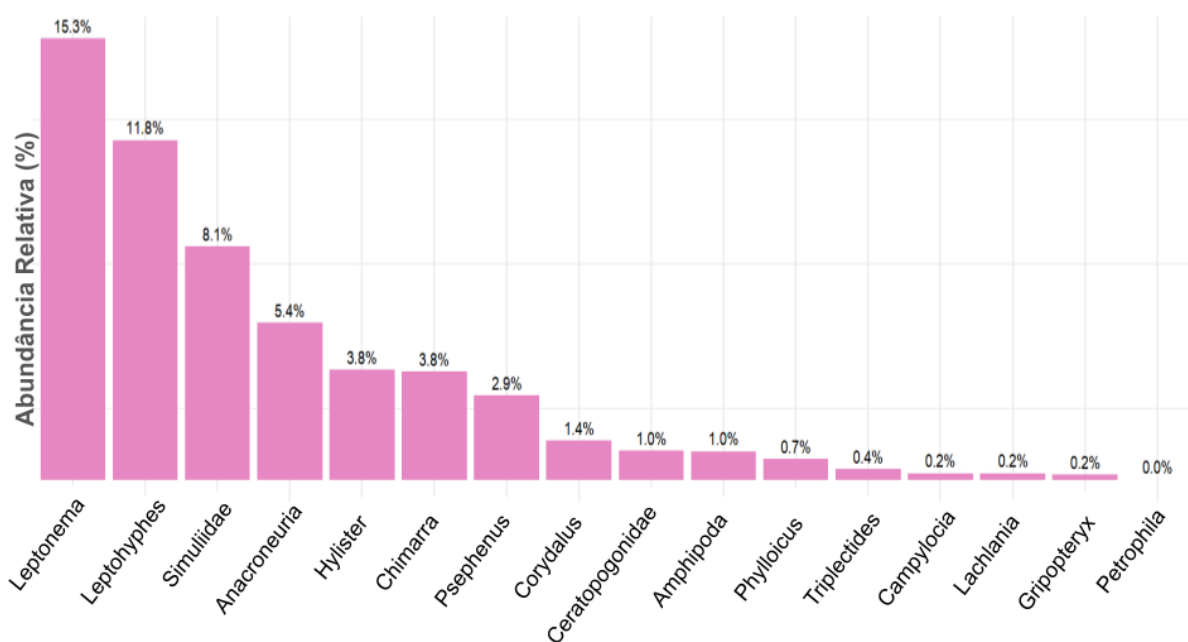


Figura 4: Abundância relativa de cada um dos 17 táxons selecionados em relação ao total de indivíduos amostrados.

Uma vez estabelecidos os grupos taxonômicos que seriam estudados a partir da abundância relativa, para garantir a representatividade dos dados analisados, foram atribuídos os respectivos Grupos Funcionais Alimentares a cada um destes, e notando a ausência de determinados Grupos, foram acrescentados à seleção táxons que apresentam menor abundância em relação aos primeiros, mas que detêm representatividade dos GFA faltantes e grande importância ecossistêmica (Tabela 2).

Tabela 2: Táxons utilizados no trabalho e seus Grupos Funcionais Alimentares correspondentes, segundo Pereira et al. (2021).

| Táxon | Grupo Funcional Alimentar |
|---------------------|----------------------------------|
| <i>Leptonema</i> | Coletor-filtrador |
| <i>Chimarra</i> | Coletor-filtrador |
| <i>Campylocia</i> | Coletor-filtrador |
| <i>Lachlania</i> | Coletor-filtrador |
| Simuliidae | Coletor-filtrador |
| <i>Hylister</i> | Coletor-catador |
| Amphipoda | Coletor-catador |
| Ceratopogonidae | Coletor-catador |
| Chironomidae | Coletor-catador |
| <i>Corydalis</i> | Predador |
| <i>Anacroneuria</i> | Predador |
| <i>Psephenus</i> | Raspador |
| <i>Leptohyphes</i> | Raspador |
| <i>Gripopteryx</i> | Raspador |
| <i>Petrophila</i> | Raspador |
| <i>Phylloicus</i> | Fragmentador |
| <i>Triplectides</i> | Fragmentador |

5.1 CARNIVORIA E GRUPOS FUNCIONAIS ALIMENTARES

Ao observar os dados de tecido animal identificados no trato estomacal de cada indivíduo, é possível perceber que os GFA que possuem alguma incidência de atividade carnívora são os Filtradores, com quatro de cinco táxons apresentando atividade de carnívora, Predadores, tendo todos os dois táxons apresentando atividade de carnívora, e Fragmentadores, tendo os dois táxons apresentando atividade de carnívora (Figura 5).

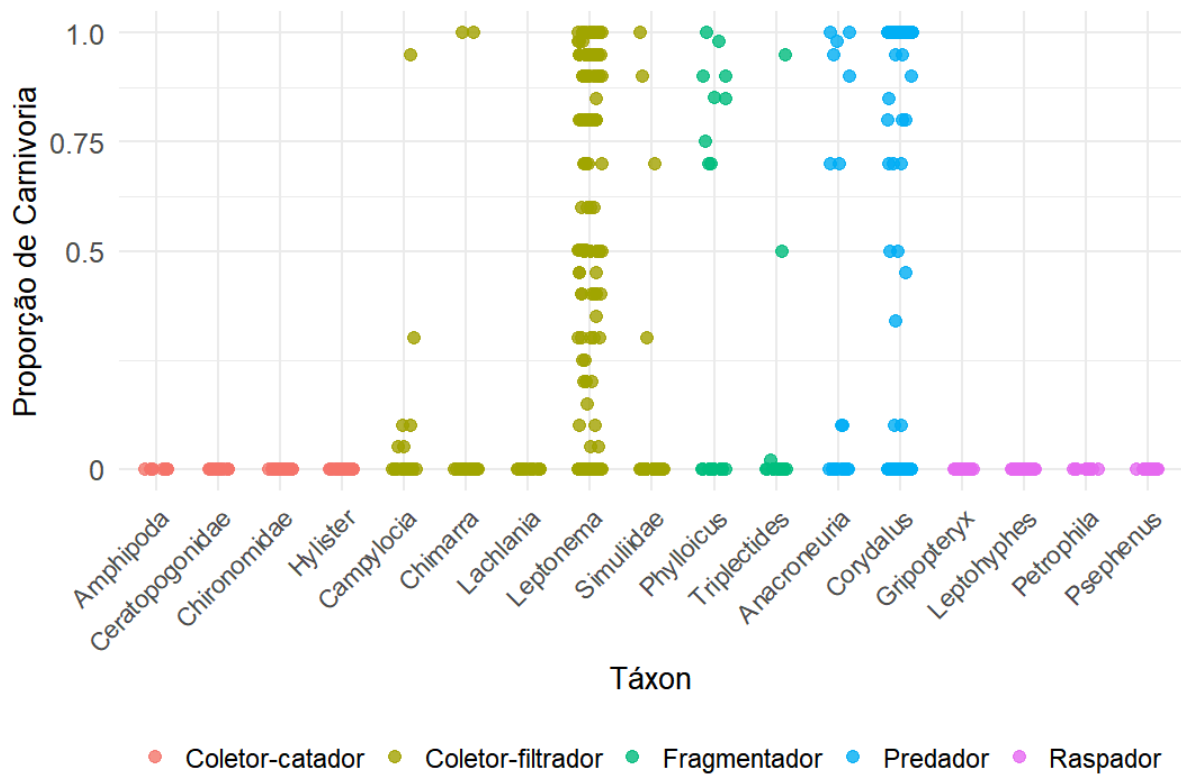


Figura 5: Análise da ocorrência de atividade de carnívora entre os táxons analisados, agrupados por Grupo Funcional Alimentar. Cada ponto da figura corresponde a um indivíduo analisado.

5.2 PREFERÊNCIA ALIMENTAR

A análise de preferência alimentar de cada grupo taxonômico consistiu na média percentual de cada categoria de tecido encontrado no trato estomacal dos indivíduos.

5.2.1 COLETORES CATADORES (*GATHERING-COLLECTORS*)

Para os Coletores, esperava-se a unanimidade da presença de detritos, porém, apesar da grande abundância deste recurso para todos os táxons deste GFA, também é possível observar a incidência de conteúdo vegetal, tanto alóctone quanto autóctone. Desconsiderando a presença de detritos, a fim de identificar os demais conteúdos assimilados pelos indivíduos

Coletores, nota-se que existe no consumo de conteúdo vegetal alóctone para Amphipoda, e de conteúdo vegetal autóctone para Ceratopogonidae, Chironomidae e *Hylister* (Figura 6).

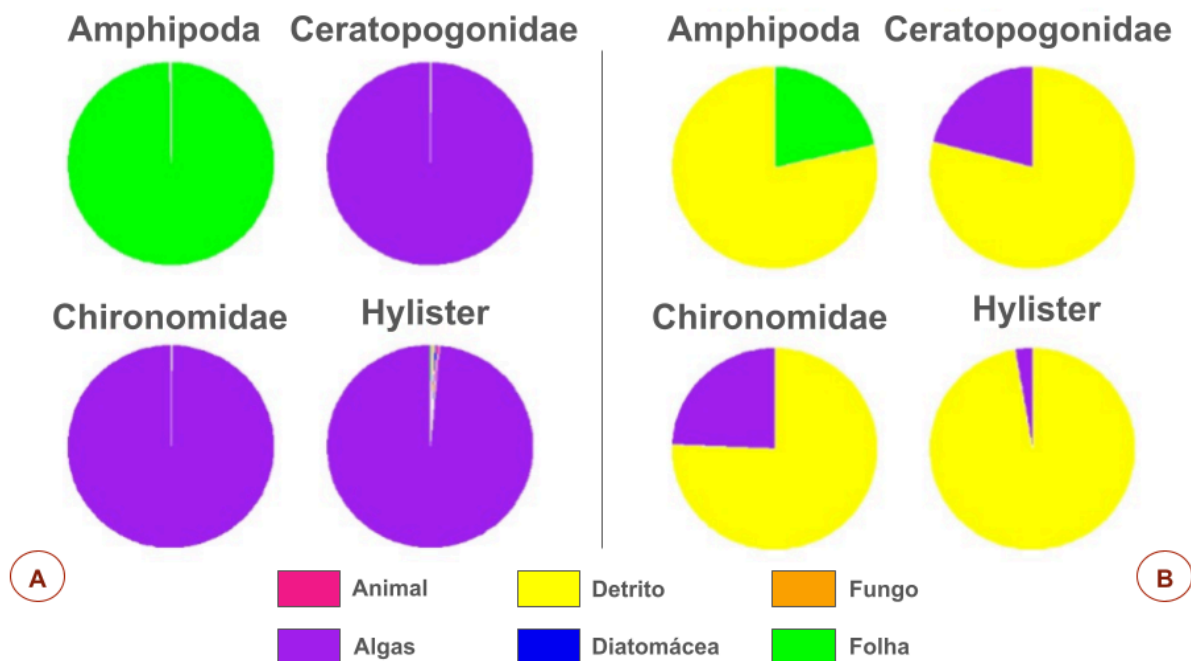


Figura 6: Análise de conteúdo estomacal dos macroinvertebrados Coletores-catadores. A) Análise desconsiderando o recurso “detrito” e B) Análise considerando todas as categorias de recurso.

5.2.2 COLETORES FILTRADORES (*FILTERING-COLLECTORS*)

Para os Filtradores, percebe-se certa preferência pelo consumo de detritos, com ocorrências de tecido animal para todos os táxons pertencentes ao GFA, de conteúdo vegetal autóctone e alóctone para *Campylocia* e *Leptonema*, e autóctone para *Chimarra*, *Lachlania* e Simuliidae. Desconsiderando os detritos, em todos os táxons percebe-se a presença de tecido animal, especialmente para *Campylocia*, *Chimarra*, *Leptonema* e Simuliidae. Houve grande incidência de conteúdo vegetal autóctone para *Chimarra*, *Lachlania* e Simuliidae, e de conteúdo vegetal alóctone para *Campylocia*, *Lachlania* e *Leptonema* (Figura 7).

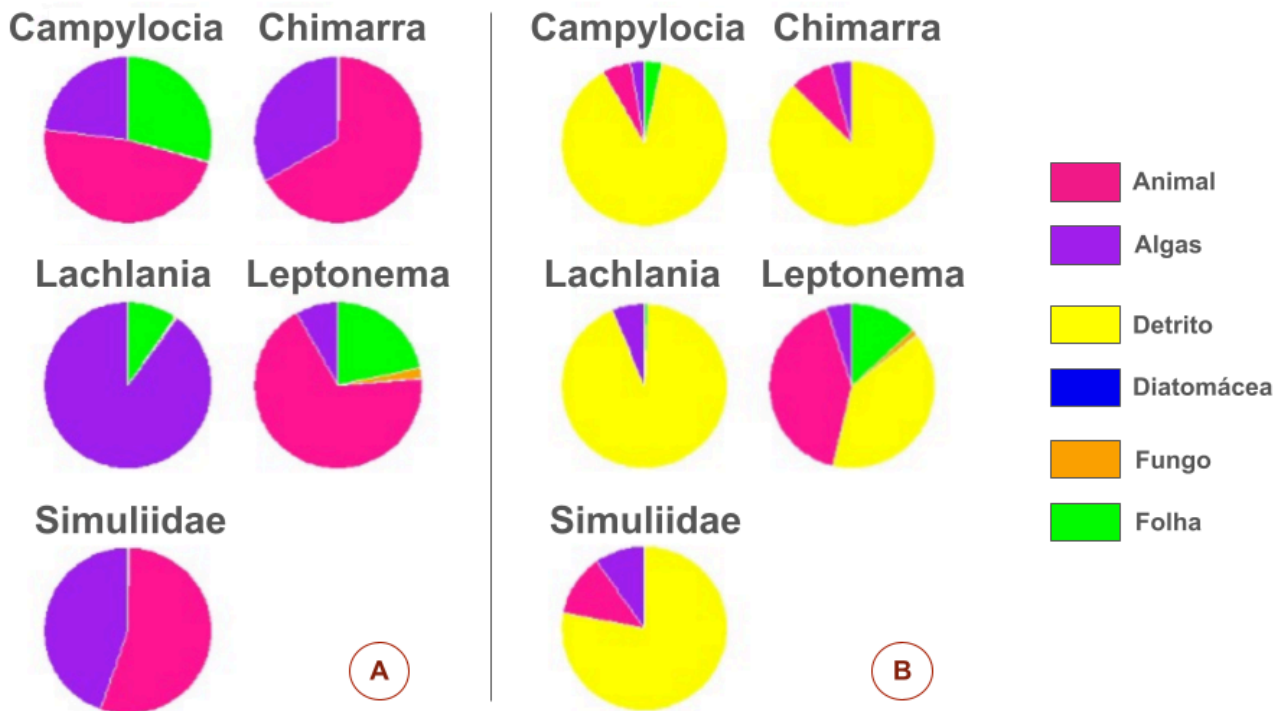


Figura 7: Análise de conteúdo estomacal dos macroinvertebrados Coletores-filtradores. A) Análise desconsiderando o recurso “detrito” e B) Análise considerando todas as categorias de recurso.

5.2.3 PREDADORES (*PREDATORS*)

Para os Predadores, embora as expectativas de predominância, ou unanimidade, de consumo de tecido animal, é possível perceber que a maior parte dos conteúdos consumidos consiste em detrito, seguido por tecido animal e depois vegetal autóctone para ambos os táxons, e com pequena presença de conteúdo vegetal alóctone para *Corydalus*. Desconsiderando o consumo de detrito, revela-se, então, predominância de consumo de tecido animal, seguida por conteúdo vegetal autóctone para ambos os táxons e incidência de conteúdo vegetal alóctone para *Corydalus* (Figura 8).

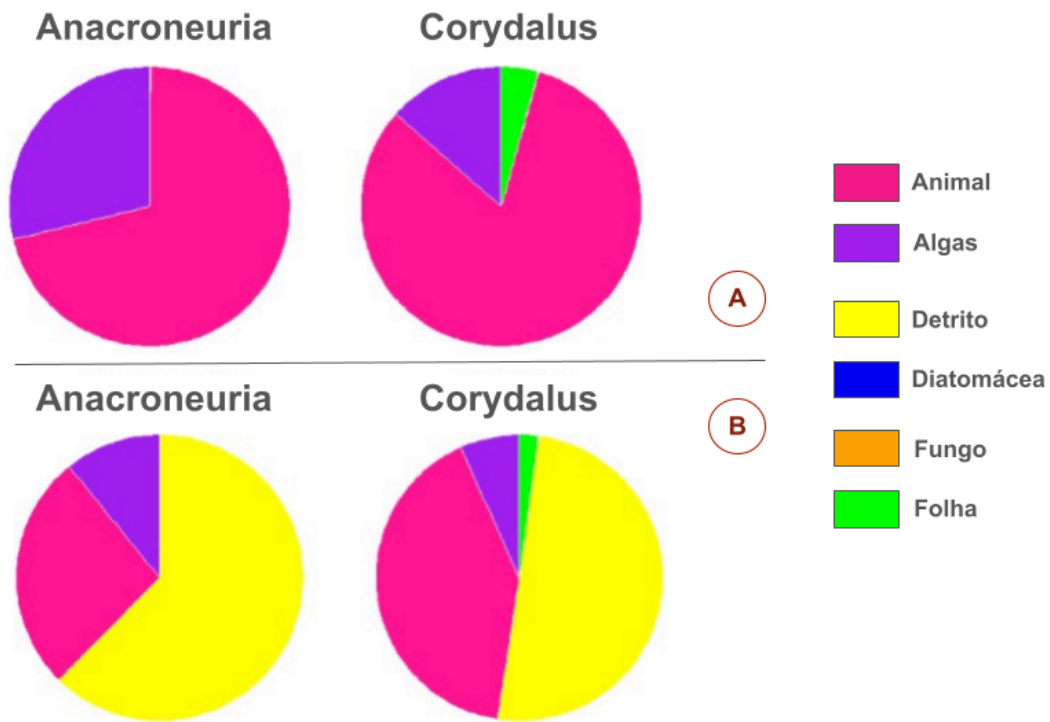


Figura 8: Análise de conteúdo estomacal dos macroinvertebrados Predadores. A) Análise desconsiderando o recurso “detrito” e B) Análise considerando todas as categorias de recurso.

5.2.4 RASPADORES (*SCRAPERS*)

Os indivíduos Raspadores também tiveram detrito como conteúdo estomacal predominante. *Petrophila* e *Psephenus* também apresentaram consumo de conteúdo vegetal autóctone, e somente para *Psephenus* também nota-se o consumo de diatomácea. Ao desconsiderar o consumo de detritos, percebe-se preferência por conteúdo vegetal autóctone para todos os táxons do GFA. Para *Gripopteryx* nota-se o consumo de todas as cinco categorias de recurso alimentar, mesmo que em menor quantidade em comparação ao recurso predominante, e *Psephenus* apresentou grande incidência de consumo de diatomácea (Figura 9).

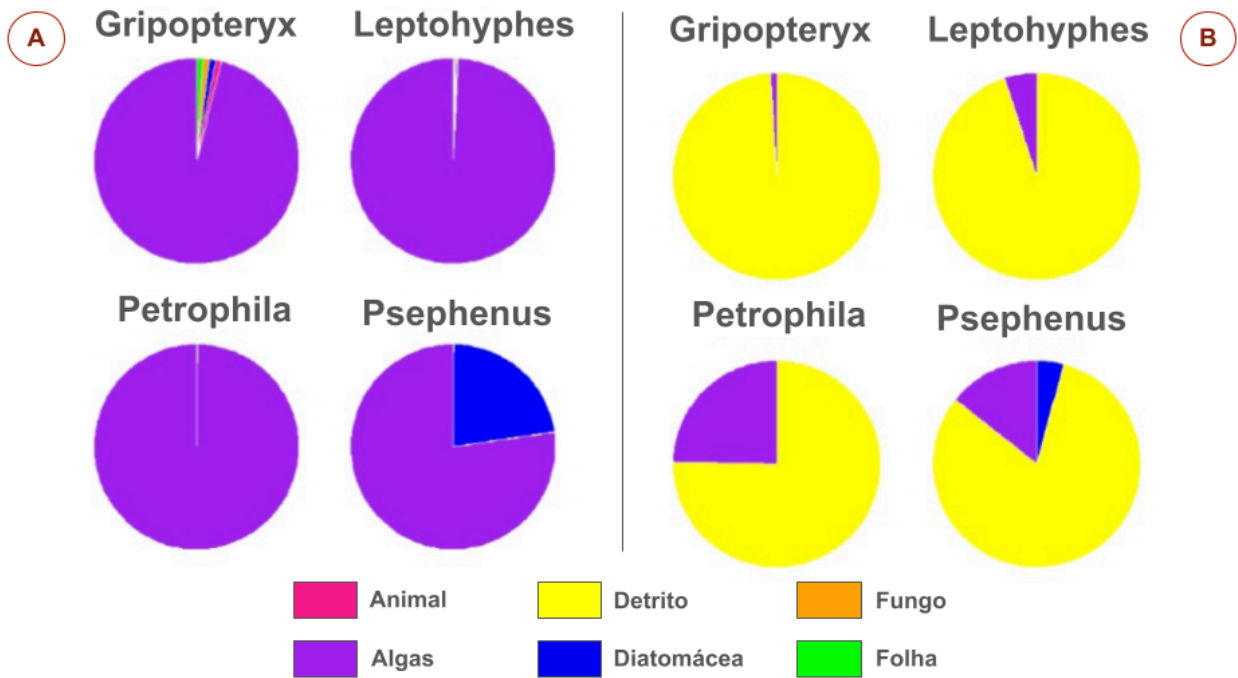


Figura 9: Análise de conteúdo estomacal dos macroinvertebrados Raspadores. A) Análise desconsiderando o recurso “detrito” e B) Análise considerando todas as categorias de recurso.

5.2.5 FRAGMENTADORES (*SHREDDERS*)

Os Fragmentadores apresentaram grande preferência por detritos, ademais, nota-se consumo de tecido animal para ambos, assim como consumo de conteúdo vegetal alóctone. Também percebe-se o consumo de conteúdo vegetal autóctone para *Triplectides*. Ao desconsiderar a predominância de consumo de detrito, *Phylloicus* apresenta grande preferência por tecido animal mas com ocorrência de conteúdo vegetal alóctone, enquanto *Triplectides* apresenta predileção por conteúdo vegetal alóctone, mas também com grande assimilação de conteúdo vegetal autóctone e tecido animal (Figura 10).

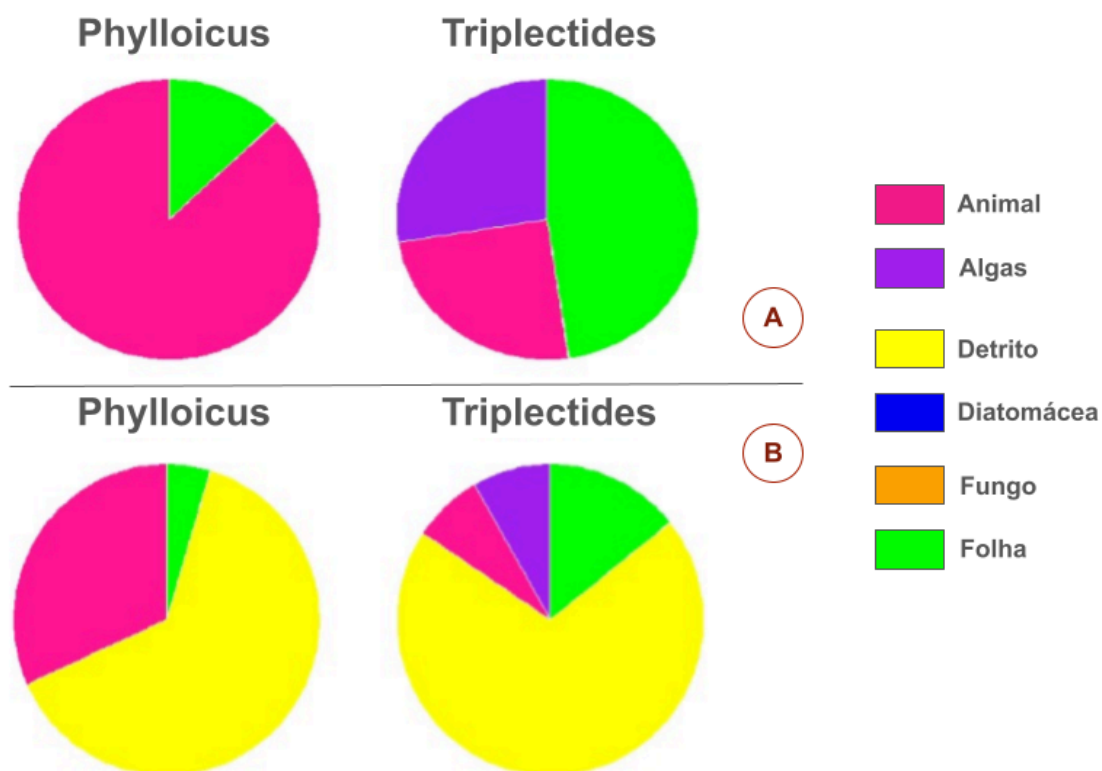


Figura 10: Análise de conteúdo estomacal dos macroinvertebrados Fragmentadores. A) Análise desconsiderando o recurso “detrito” e B) Análise considerando todas as categorias de recurso.

5.3 CARNIVORIA E TAMANHO CORPORAL

A análise de regressão beta para os Grupos Funcionais Alimentares tem como objetivo analisar a variação do consumo de tecido animal de acordo com o crescimento corporal de determinado táxon. Em primeiro momento, foi obtida uma única regressão beta para todos os indivíduos em análise no presente estudo, podendo observar que há tendência positiva para a proporção do nível de carnivoría geral de acordo com o aumento da biomassa corporal (Pseudo $R^2=0.25$, Estimate=0.19, $P<0.001$) (Figura 11).

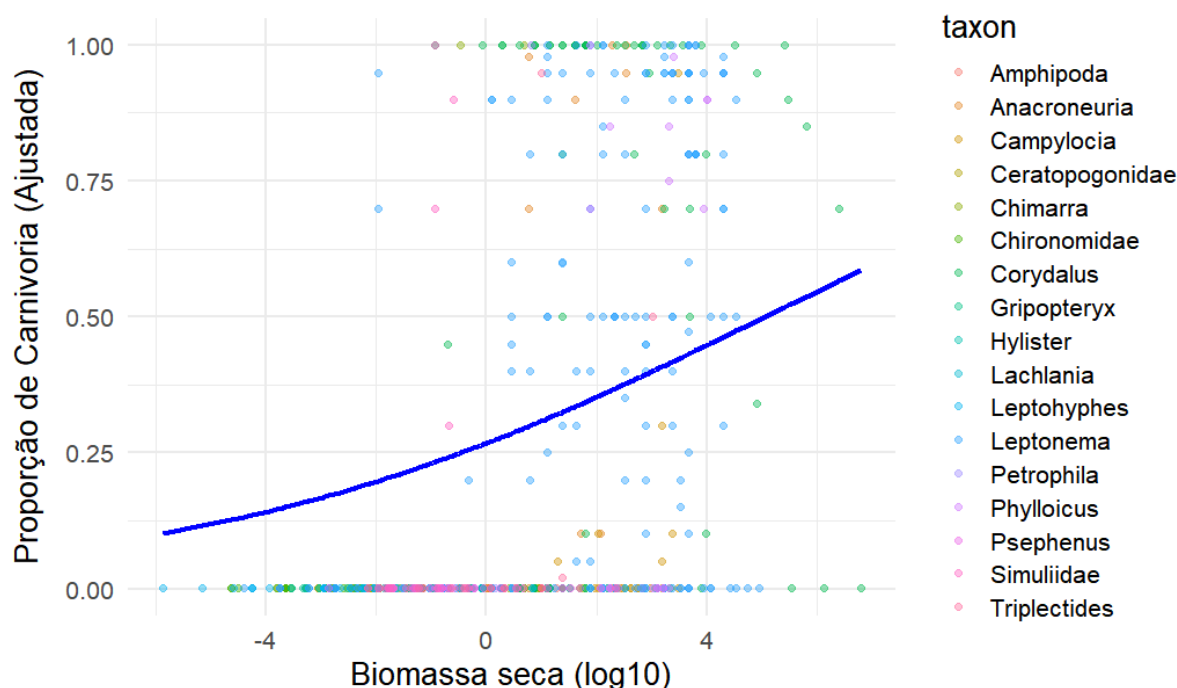


Figura 11. Análise da proporção de tecido animal no trato estomacal em relação ao crescimento corporal, expresso em Biomassa, para todos os grupos taxonômicos.

Posteriormente, foram formuladas Regressões Beta para cada táxon, relacionando a biomassa individual e a proporção de carnivoría (Tabela 3), sendo possível visualizar as relações significativas ou marginalmente significativas ($P < 0.079$) na Figura 12. Nota-se que apenas dois GFA possuem relação significativa, sendo os Filtradores e os Predadores (Figura 12). Dentre os Filtradores, somente *Leptonema* e Simuliidae apresentaram relação significativa, e dentre os Predadores, ambos *Anacroneuria* e *Corydalis* apresentaram relação significativa. Ou seja, para esses grupos taxonômicos em específico, quanto maior seu tamanho corporal, maior é o seu consumo de tecido animal.

Tabela 3 : Resultado das regressões beta da proporção de tecido animal no trato estomacal individual em relação ao crescimento corporal. Os Grupos Funcionais Alimentares (GFA) são: Coletores-catadores (CC), Coletores-filtradores (CF), Raspadores (RP), Predadores (PD) e Fragmentadores (FG). Os táxons com NA foram aqueles sem variação na carnivoría e, portanto, sem modelos de regressão.

| Táxon | GFA | Erro Padrão | Valor de T | P-valor |
|-------------------|-----|-------------|------------|---------|
| <i>Campylocia</i> | CF | 0.167 | 0.996 | 0.318 |
| <i>Chimarra</i> | CF | 0.220 | 0.229 | 0.818 |
| <i>Lachlania</i> | CF | NA | NA | NA |
| <i>Leptonema</i> | CF | 0.044 | 4.920 | <0.001 |

| Táxon | GFA | Erro Padrão | Valor de T | P-valor | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------|-----|--|-------------------|--------------|----|----|----|------------------|----|----|----|----|-------------------|----|-------|-------|-------|---------------------|----|-------|-------|-------|
| Simuliidae | CF | 0.565 | 1.751 | 0.079 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Amphipoda | CC | NA | NA | NA | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Ceratopogonidae | CC | NA | NA | NA | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Chironomidae | CC | NA | NA | NA | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hylister</i> | CC | NA | NA | NA | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Anacroneuria | PD | 0.217 | 1.826 | 0.067 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Corydalis | PD | 0.068 | 2.898 | 0.003 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Gripopteryx</i> | RP | NA | NA | NA | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Leptohyphes</i> | RP | NA </tr <tr> <td><i>Petrophila</i></td> <td>RP</td> <td>NA</td> <td>NA</td> <td>NA</td> </tr> <tr> <td><i>Psephenus</i></td> <td>RP</td> <td>NA</td> <td>NA</td> <td>NA</td> </tr> <tr> <td><i>Phylloicus</i></td> <td>FG</td> <td>0.377</td> <td>1.131</td> <td>0.258</td> </tr> <tr> <td><i>Triplectides</i></td> <td>FG</td> <td>0.192</td> <td>1.078</td> <td>0.281</td> </tr> | <i>Petrophila</i> | RP | NA | NA | NA | <i>Psephenus</i> | RP | NA | NA | NA | <i>Phylloicus</i> | FG | 0.377 | 1.131 | 0.258 | <i>Triplectides</i> | FG | 0.192 | 1.078 | 0.281 |
| <i>Petrophila</i> | RP | NA | NA | NA | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Psephenus</i> | RP | NA | NA | NA | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Phylloicus</i> | FG | 0.377 | 1.131 | 0.258 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Triplectides</i> | FG | 0.192 | 1.078 | 0.281 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

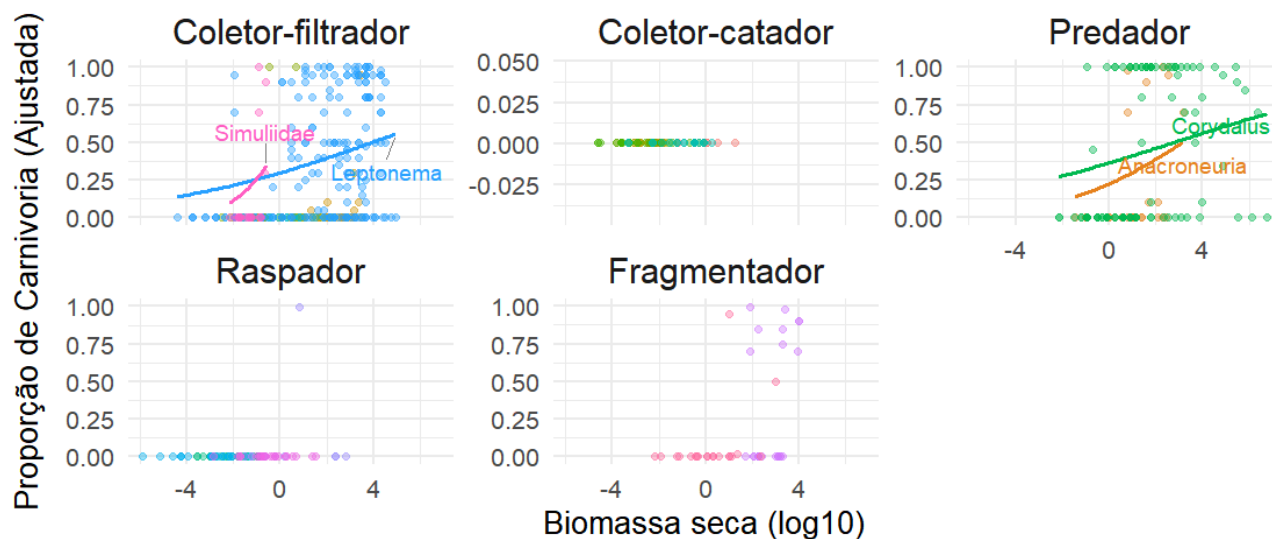


Figura 12. Análise da proporção de tecido animal no trato estomacal individual em relação ao crescimento corporal, expresso em Biomassa. Os modelos indicados correspondem aos valores preditos por regressões beta para os táxons com relações estatisticamente significativas ($P < 0.05$), ou marginalmente significativas ($P < 0.079$).

6. DISCUSSÃO

A presente investigação sobre os hábitos alimentares de macroinvertebrados aquáticos em riachos neotropicais revelou uma estrutura trófica complexa, caracterizada por uma diversidade de conteúdos estomacais que extrapola as classificações funcionais convencionais. A análise do conteúdo alimentar evidenciou que os táxons estudados apresentam dietas variadas, com predominância de detrito em muitos casos, mas também com ocorrência de outros tipos de alimento, como conteúdos vegetais autóctones e alóctones, diatomáceas, fungos e tecido animal. Essa pluralidade não se distribui de forma uniforme entre os grupos, mas sim de maneira táxon-específica, com algumas categorias apresentando maior diversidade de itens consumidos e outras demonstrando certa especialização ou seletividade. De modo geral, observamos que a estratégia funcional de determinados grupos não refletiu, necessariamente, na composição real de suas dietas. Além disso, observamos quatro táxons (*Leptonema*, Simuliidae, *Anacroneuria* e *Corydalus*) com uma correlação significativa entre o aumento do tamanho corporal e o consumo de tecido animal, sugerindo que a ontogenia influencia o posicionamento trófico para alguns grupos taxonômicos, mas não necessariamente representa um fator determinante universal entre os macroinvertebrados estudados.

A primeira hipótese do trabalho propôs que os Grupos Funcionais Alimentares (Cummins, 1973; Cummins et al., 2005; Pereira et al., 2021; Ramirez, 2014), embora amplamente utilizados como ferramenta para inferência trófica, não determinam de forma estrita o tipo de recurso consumido pelos macroinvertebrados, mas que podem servir como uma indicação da estratégia utilizada para adquirir alimento. Os dados obtidos sustentam essa hipótese ao evidenciar que diversos táxons, mesmo pertencendo a grupos tradicionalmente associados a tipos específicos de recurso, apresentaram composição alimentar mais diversificada do que o previsto. Um exemplo claro disso são os Filtradores, que, apesar de teoricamente consumirem apenas partículas em suspensão (Pereira et al., 2021) — majoritariamente detrito — apresentaram em todos os táxons analisados alguma proporção de tecido animal, com destaque para *Campylocia*, *Chimarra*, *Leptonema* e Simuliidae. A presença de tecido animal nesses casos pode ser explicada pelo fato de que a filtração de partículas não é seletiva e pode incluir fragmentos de origem animal ou até pequenos organismos vivos (Ramirez, 2014; Cummins et al., 1979; Wallace & Merritt, 1980). Da mesma forma, os Fragmentadores, que têm como estratégia alimentar o corte e a mastigação de folhas alóctones em decomposição (Pereira et al., 2021; Ramirez, 2014; Cummins et al., 1979; Wallace & Merritt, 1980), apresentaram em ambos os táxons — *Phylloicus* e

Triplectides — consumo de tecido animal em proporções importantes, especialmente quando o detrito foi desconsiderado nas análises. Esses resultados demonstram que a dieta real é moldada por uma combinação de fatores (Tomanova et al., 2006), incluindo a disponibilidade ambiental dos recursos (Pimm, 1982; Vannote et al., 1980; Thompson et al., 2007), a plasticidade comportamental dos organismos (Bridier et al., 2021) e eventuais variações ontogenéticas (Thompson et al., 2007; Tomanova et al., 2006). Isso significa que as estratégias morfológicas de aquisição de alimento permanecem relevantes, mas não devem ser tratadas como sinônimos do tipo de recurso assimilado pelos grupos taxonômicos.

A segunda hipótese partiu da ideia de que o tamanho corporal dos macroinvertebrados poderia estar associado ao aumento de sua atividade carnívora, a partir do pressuposto de que indivíduos maiores teriam maior capacidade de manipular e subjugar presas, além de serem menos vulneráveis à predação (Woodward, 2005). Essa expectativa foi parcialmente confirmada pelos dados, uma vez que a análise geral indicou uma tendência positiva entre o aumento da biomassa corporal e a proporção de atividade carnívora. Além disso, quatro táxons — *Leptonema*, Simuliidae, *Anacroneuria* e *Corydalus* — apresentaram relações estatisticamente significativas entre a biomassa individual e a proporção de tecido animal consumido. No caso de *Anacroneuria* e *Corydalus*, classificados como Predadores, o padrão observado está em consonância com a literatura, já que sua morfologia e comportamento predatório são favorecidos pelo aumento do tamanho (Woodward, 2005; Woodward & Hildrew, 2002). Já *Leptonema* e Simuliidae, ambos tradicionalmente classificados como Filtradores, surpreendem ao apresentar essa relação positiva, sugerindo que, conforme crescem, esses organismos passam a consumir maiores proporções de tecido animal, conforme evidenciado pela identificação visual desses fragmentos no conteúdo estomacal. A presença de tecido animal nesses grupos, observada mesmo em indivíduos não classificados como Predadores, reforça a ideia de que a ontogenia pode alterar, ao menos parcialmente, a posição trófica de determinados táxons (Thompson & Dunne, 2012; Tomanova et al., 2006). Por outro lado, a ausência de correlação significativa nos demais grupos indica que o crescimento corporal, por si só, não é suficiente para prever alterações tróficas generalizadas, por exemplo, os Fragmentadores começaram a apresentar tecido animal em seu trato estomacal a partir de determinado tamanho corpóreo (Figura 12), sugerindo que existe um tamanho mínimo para que essa estratégia comece a ser incorporada.

Os achados deste trabalho reforçam questionamentos já existentes sobre a rigidez do conceito de Grupos Funcionais Alimentares, principalmente por atestar que a classificação funcional nem sempre corresponde à diversidade trófica encontrada no conteúdo estomacal dos macroinvertebrados de riacho (Yule, 1996; Ramirez, 2014). A ocorrência de tecido animal

em grupos taxonômicos classificados como Filtradores e Fragmentadores, ou então, a pluralidade de categorias de alimento consumidas em táxons pertencentes a diferentes GFA, demonstram que as estratégias de aquisição de alimento, ainda que úteis para a compreensão funcional desses organismos, não definem de maneira precisa a dieta que é realmente assimilada por esses táxons. Essa dissociação entre estratégia funcional e conteúdo alimentar real sustenta a ideia já trazida por autores como Ramirez (2014), que argumenta que os Grupos Funcionais Alimentares devem ser compreendidos como eixos de aquisição trófica, e não como a predição do consumo estrito de determinado nicho alimentar. Portanto, esses dados, mesmo que não inaugurem tal discussão, oferecem evidências empíricas e concretas, obtidas em campo e por meio de análise estomacal individual, de que a onivoria e a flexibilidade alimentar são fatores recorrentes nos ecossistemas de riachos (De Attayde et al., 2006; Wootton, 2017).

Com isso, pode-se assumir que existem flutuações na estrutura trófica desses ambientes, pois de acordo com a disponibilidade de recursos e a estratégia taxonômica de forrageamento, os indivíduos podem assumir diferentes posicionamentos na cadeia alimentar (Rosi-Marshall & Wallace, 2002; Thompson et al., 2007). Adicionalmente, a relação entre biomassa positiva e consumo de tecido animal em determinados táxons – *Leptonema*, *Simuliidae*, *Anacroneuria* e *Corydalis* – representa uma contribuição importante deste estudo. Mesmo que esse padrão não tenha se repetido nos demais grupos taxonômicos analisados, ele fornece indícios importantes de que o tamanho corporal pode alterar os padrões alimentares devido às novas possibilidades alimentares, influenciando diretamente a posição desses indivíduos na teia alimentar. Em outras palavras, como demonstrado pela análise, a posição trófica de um indivíduo não é obrigatoriamente estática ao longo do tempo, podendo ser influenciada por características contextuais e ontogenéticas. Isso indica que a adoção de classificações tróficas rígidas pode mascarar variações importantes dentro de um mesmo táxon, comprometendo a compreensão mais refinada das dinâmicas alimentares em comunidades aquáticas.

7. CONCLUSÃO

O presente estudo teve como objetivo compreender como os Grupos Funcionais Alimentares (GFAs) se distribuem entre diferentes níveis tróficos e qual a relação entre o tamanho corporal de macroinvertebrados aquáticos e sua atividade de carnivoría. A partir de análise de conteúdo estomacal de diferentes táxons, foi possível identificar padrões alimentares que desafiam certos modelos funcionais tradicionais, e contribuir para uma

compreensão mais flexível e contextualizada das relações tróficas nesses ecossistemas. A análise de conteúdo estomacal de indivíduos dos Grupos Funcionais Alimentares revelou que a não se pode determinar, de maneira estrita, o tipo de alimento consumido por cada grupo taxonômico, mas que os GFA podem refletir estratégias de aquisição alimentar, que podem variar de acordo com a ontogenia, disponibilidade de recursos, a plasticidade comportamental dos organismos, entre outros fatores. Embora a literatura frequentemente associe cada GFA a uma dieta específica, os dados obtidos reafirmam, como já apontado por Ramírez (2014), que táxons tradicionalmente considerados herbívoros também podem apresentar atividade carnívora. De modo geral, observou-se uma significativa pluralidade nos conteúdos alimentares entre os diferentes grupos, com variações marcantes na composição da dieta mesmo entre indivíduos pertencentes ao mesmo GFA, indicando que a funcionalidade não varia somente entre os Grupos, mas também, de maneira intra-taxonômica. Ademais, os resultados obtidos de uma associação parcial entre o aumento da biomassa e a ampliação ou possibilidade da dieta carnívora em alguns táxons, corroboram a ideia inicial de que o comportamento alimentar é mais flexível e dinâmico do que o modelo funcional tradicional sugere. Longe de invalidar o uso dos GFAs, porém, evidencia-se, a partir dos dados aqui apresentados, a necessidade de interpretá-los como estratégias tróficas, e não como descritores de nicho alimentar.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AUGUIE, Baptiste. **gridExtra: Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics**. R package version 2.3, 2017. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra>.

ALLAN, J. David; CASTILLO, María M.; CAPPS, Krista A. Stream ecology: structure and function of running waters. **Springer Nature**, 2021.

BASCOMPTE, Jordi; MELIÁN, Carlos J. Simple trophic modules for complex food webs. **Ecology**, v. 86, n. 11, p. 2868-2873, 2005.

BENKE, A. C. Concepts and patterns of invertebrate production in running waters. **SIL Proceedings**, 1922-2010, v. 25, n. 1, p. 15-38, 1993. DOI: 10.1080/03680770.1992.11900056.

BENKE, Arthur C. et al. Length-mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeastern United States. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 18, n. 3, p. 308-343, 1999.

BOYERO, Luz et al. Are tropical streams really different? **Journal of the North American Benthological Society**, v. 28, n. 2, p. 397-403, 2009.

BRIDIER, Guillaume et al. Food source diversity, trophic plasticity, and omnivory enhance the stability of a shallow benthic food web from a high-Arctic fjord exposed to freshwater inputs. **Limnology and Oceanography**, v. 66, p. S259-S272, 2021.

CALLISTO, Marcos; MORENO, P.; BARBOSA, F. A. Habitat diversity and benthic functional trophic groups at Serra do Cipó, Southeast Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 61, p. 259-266, 2001.

CRIBARI-NETO, Francisco; ZEILEIS, Achim. **Beta Regression in R**. *Journal of Statistical Software*, v. 34, n. 2, p. 1-24, 2010. DOI: 10.18637/jss.v034.i02. Disponível em: <https://doi.org/10.18637/jss.v034.i02>.

CUMMINS, Kenneth W.; KLUG, Michael J. Feeding ecology of stream invertebrates. **Annual review of ecology and systematics**, v. 10, p. 147-172, 1979.

CUMMINS, Kenneth W.; MERRITT, Richard W.; ANDRADE, Priscila C. N. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 40, n. 1, p. 69-89, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1080/01650520400025720>.

CUMMINS, Kenneth W. Trophic relations of aquatic insects. **Annual Review of Entomology**, v. 18, n. 1, p. 183-206, 1973.

DE ATTAYDE, José Luiz; ISKIN, Michel; CARNEIRO, Luciana. O papel da onivoria na dinâmica das cadeias alimentares. **Oecologia Brasiliensis**, v. 10, n. 1, p. 4, 2006.

DEKANOVÁ, Vladimíra; VENARSKY, Michael Patrick; BUNN, Stuart Edward. Length–mass relationships of Australian aquatic invertebrates. **Austral Ecology**, v. 47, n. 1, p. 120-126, 2022.

DIEHL, Sebastian. The evolution and maintenance of omnivory: dynamic constraints and the role of food quality. **Ecology**, v. 84, n. 10, p. 2557-2567, 2003.

DORETTO, Alberto; PIANO, Elena; LARSON, Courtney E. The River Continuum Concept: lessons from the past and perspectives for the future. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 77, n. 11, p. 1853-1864, 2020.

FENTON, M. Brock et al. The diet of bats from Southeastern Brazil: the relation to echolocation and foraging behaviour. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 16, p. 1081-1085, 1999.

FRANCE, Robert L. Omnivory, vertical food-web structure and system productivity: stable isotope analysis of freshwater planktonic food webs. **Freshwater Biology**, v. 57, n. 4, p. 787-794, 2012.

FUNDAÇÃO FLORESTAL. 2001. Intervalos: fundação para a conservação e a produção florestal do estado de São Paulo. Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo.

GALVANI, Emerson et al. Avaliação da temperatura do ar no perfil topoclimático do Parque Estadual Intervalos–SP, entre as altitudes de 150 a 950 metros. In: **SEMINÁRIO LATINO-AMERICANO DE GEOGRAFIA FÍSICA**, 2008.

GARVEY, James E.; WHILES, Matt. **Trophic ecology**. CRC Press, 2016.

HAMADA, Neusa et al. **Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia**. Manaus: Editora do INPA, 2014.

HAMADA, Neusa; THORP, James H.; ROGERS, D. Christopher (Ed.). **Thorp and Covich's freshwater invertebrates: Volume 3: Keys to neotropical Hexapoda**. Academic Press, 2018.

LINCOLN, Roger J.; BOXSHALL, Geoffrey Allan; CLARK, Paul F. A dictionary of ecology, evolution and systematics. 1982.

LINDEMAN, Raymond L. The trophic-dynamic aspect of ecology. **Ecology**, v. 23, n. 4, p. 399-417, 1942.

PIMM, S. L.; LAWTON, John H. On feeding on more than one trophic level. **Nature**, v. 275, n. 5680, p. 542-544, 1978.

PIMM, Stuart L.; PIMM, Stuart L. Food webs. **Springer Netherlands**, 1982.

POLIS, Gary A.; STRONG, Donald R. Food web complexity and community dynamics. **The American Naturalist**, v. 147, n. 5, p. 813-846, 1996.

RAMÍREZ, Alonso; GUTIÉRREZ-FONSECA, Pablo E. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. **Revista de Biología Tropical**, v. 62, p. 155-167, 2014.

RIBEIRO, Mariela Domiciano; TERESA, Fabrício Barreto; CASATTI, Lilian. Use of functional traits to assess changes in stream fish assemblages across a habitat gradient. **Neotropical Ichthyology**, v. 14, p. e140185, 2016.

ROSI-MARSHALL, Emma J. et al. Methods for quantifying aquatic macroinvertebrate diets. **Freshwater Science**, v. 35, n. 1, p. 229-236, 2016.

ROSI-MARSHALL, Emma J.; WALLACE, J. Bruce. Invertebrate food webs along a stream resource gradient. **Freshwater biology**, v. 47, n. 1, p. 129-141, 2002.

SERRA, A. F.; SILVA, J. R.; OLIVEIRA, L. R. A importância dos macroinvertebrados aquáticos na dinâmica dos ecossistemas. **Revista Brasileira de Ecologia**, v. 14, n. 2, p. 123-134, 2009.

SLOWIKOWSKI, Kirill. **ggrepel: Automatically Position Non-Overlapping Text Labels with 'ggplot2'**. R package version 0.9.6, 2024. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=ggrepel>.

SMITHSON, Michael; VERKUILEN, Jay. A better lemon squeezer? Maximum-likelihood regression with beta-distributed dependent variables. **Psychological methods**, v. 11, n. 1, p. 54, 2006.

TAMARIS-TURIZO, Cesar E.; PINILLA-A, Gabriel A.; MUÑOZ, Isabel. Trophic network of aquatic macroinvertebrates along an altitudinal gradient in a Neotropical mountain river. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 62, p. 180-187, 2018.

TOMANOVA, Sylvie; GOITIA, Edgar; HELEŠIĆ, Jan. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. **Hydrobiologia**, v. 556, p. 251-264, 2006.

THOMPSON, Ross M. et al. Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 27, n. 12, p. 689-697, 2012.

THOMPSON, Ross M. et al. Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs. **Ecology**, v. 88, n. 3, p. 612-617, 2007.

TRAJANO, Eleonora. Movements of cave bats in southeastern Brazil, with emphasis on the population ecology of the common vampire bat, *Desmodus rotundus* (Chiroptera). **Biotropica**, p. 121-129, 1996.

VANNOTE, Robin L. et al. The river continuum concept. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 37, n. 1, p. 130-137, 1980.

WALLACE, J. Bruce; MERRITT, Richard W. Filter-feeding ecology of aquatic insects. **Annual review of Entomology**, v. 25, n. 1, p. 103-132, 1980.

WICKHAM, Hadley. **ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis**. Springer-Verlag New York, 2016.

WICKHAM, Hadley; BRYAN, Jennifer. **readxl: Read Excel Files**. R package version 1.4.5, 2025. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=readxl>.

WICKHAM, Hadley; FRANÇOIS, Romain; HENRY, Lionel; MÜLLER, Kirill; VAUGHAN, Davis. **dplyr: A Grammar of Data Manipulation**. R package version 1.1.4, 2023. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.

WICKHAM, Hadley; VAUGHAN, Davis; GIRLICH, Martin. **tidyr: Tidy Messy Data**. R package version 1.3.1, 2024. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=tidyr>.

WICKHAM, Hadley; HENRY, Lionel. **purrr: Functional Programming Tools**. R package version 1.0.2, 2023. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=purrr>.

WILLIAMS, Richard J.; MARTINEZ, Neo D. Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: theory and data. **The American Naturalist**, v. 163, n. 3, p. 458-468, 2004.

WOOTTON, K. L. Omnivory and stability in freshwater habitats: Does theory match reality? **Freshwater Biology**, v. 62, n. 5, p. 821-832, 2017.

WOODWARD, Guy et al. Body size in ecological networks. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 20, n. 7, p. 402-409, 2005.

WOODWARD, G. U. Y.; HILDREW, Alan G. Body-size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. **Journal of Animal Ecology**, v. 71, n. 6, p. 1063-1074, 2002.

YULE, Catherine Mary. Trophic relationships and food webs of the benthic invertebrate fauna of two aseasonal tropical streams on Bougainville Island, Papua New Guinea. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, n. 4, p. 517-534, 1996.

Zeileis, A., Cribari-Neto, F., Gruen, B., Kosmidis, I., Simas, A. B., Rocha, A. V., & Zeileis, M. A. (2016). Package ‘betareg’. **R package**, 3(2).