

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE  
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

LARYSSA HELENA RIBEIRO PAZIANOTO

**Processamento de matéria orgânica em riachos tropicais: efeitos de planta exótica e da qualidade do detrito sobre a atividade dos decompositores**

Maringá  
2019

LARYSSA HELENA RIBEIRO PAZIANOTO

**Processamento de matéria orgânica em riachos tropicais: efeitos de planta exótica e da qualidade do detrito sobre a atividade dos decompositores**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Limnologia.

Área de concentração: Ecologia e Limnologia

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Evanilde Benedito

Coorientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Verônica Ferreira

Maringá  
2019

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"  
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

P348p

Pazianoto, Laryssa Helena Ribeiro, 1990-

Processamento de matéria orgânica em riachos tropicais : efeitos de planta exótica e da qualidade do detrito sobre a atividade dos decompositores / Laryssa Helena Ribeiro Pazianoto. -- Maringá, 2019.

110 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2019.

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Evanilde Benedito.

Coorientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Verônica Ferreira.

1. Ecologia de riachos - Detritos foliares - Decomposição. 2. Ecologia de riachos - Matéria orgânica - Processamento. 3. Plantas exóticas - Matéria orgânica - Decomposição. 4. Bactérias - Decomposição. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -577.6414  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

LARYSSA HELENA RIBEIRO PAZIANOTO

**Processamento de matéria orgânica em riachos tropicais: efeitos de planta exótica e da qualidade do detrito sobre a atividade dos decompositores**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Limnologia pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Evanilde Benedito (Presidente)  
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Prof. Dr. Wallace Pandolpho Kiffer Junior  
Universidade Vila Velha(UVV)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Vivian de Mello Cionek  
Universidade do Estado de Santa Catarina (UDESC)

Dr.<sup>a</sup> Bianca Ramos Meira  
Universidade Estadual de Maringá (UEM/PEA)

Dr. Luiz Felipe Machado Velho  
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Aprovada em: 18 de março de 2019.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. —Keshiyu Nakatanil, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico esta tese à minha mãe e irmãs  
Thálita e Carol (*in memoriam*), mulheres  
que me inspiram e me guiam.

## AGRADECIMENTOS

Gratidão ao universo e a vida, por todas as bênçãos, conquistas, vitórias e pessoas maravilhosas que tenho conhecido em minha jornada.

Aos meus pais por toda dedicação, amor, sabedoria infinita, compreensão, apoio e abraços apertados. Essa conquista é de vocês também! Obrigada!

À minha irmã Thálita pela parceria e torcida sempre e por ter me dado à alegria de ser tia dos melhores sobrinhos do mundo, Iago e Luna. Espero ser um exemplo para vocês.

À minha irmã Carol (*in memoriam*), pela eterna certeza de que está e estará sempre ao meu lado. Obrigada por iluminar meu caminho.

Ao Maurício, melhor parceiro de vida e de luta. Obrigada por ser o abraço carinhoso quando eu preciso e a razão quando é necessário. Obrigada pelo apoio e estímulo sempre e pela família e história linda que estamos escrevendo.

À bisteca, melhor cãopaneira! Obrigada pela alegria diária, as risadas e cada minuto que passou deitada ao meu lado enquanto eu escrevia esta tese.

À minha orientadora Evanilde Benedito pela oportunidade, compreensão, aprendizado e acima de tudo a confiança depositada em meu trabalho. Obrigada pela liberdade que sempre me proporcionou em buscar novos caminhos, sair da minha zona de conforto e acreditar no meu potencial. Obrigada pela parceria!

À minha co-orientadora Verónica Ferreira por todo o aprendizado e paciência. Foram 4 meses que valeram por uma vida. Obrigada pela racionalidade, pela ética, doação e disponibilidade ao próximo. Você é uma inspiração!

Um agradecimento especial à Xuxa, que além de mentora, tenho a sorte de ter como amiga. Gratidão por nossos caminhos terem se encontrado. Obrigada por ter me ensinado ciência, por me apresentar a Ecologia de Riachos e sempre acreditar no meu trabalho. Essa tese não seria possível sem você. Te admiro!

Ao Fabinho por tantos ensinamentos, compreensão e broncas. Obrigada pela paciência em explicar a mesma coisa dez vezes, por lidar com meu pensamento acelerado e por ser tão didático.

Aos professores que aceitaram participar da minha banca como titulares ou suplentes. Obrigada pela leitura e sugestões.

Aos amigos do Laboratório de Ecologia Energética, especialmente a Regi, Gislaine, Gustavo, Paty, Gi Pinha, Max e Luquinhas. Obrigada pela amizade, antes de tudo, mas também a parceria cotidiana, ajuda em campo, em laboratório, com análises e discussões científicas. Essa caminhada foi muito mais prazerosa ao lado de vocês.

À Érica Ikedo, a melhor técnica/amiga/parceira/cuidadora do laboratório. Obrigada pela sua dedicação, eficiência, competência e perfeccionismo sempre. Obrigada por ter escolhido nosso laboratório e por sempre trazer comida pra gente. Você com certeza estará sempre em meu coração e este trabalho não seria metade do que é sem você.

Às Lary's: Lary Negri, Lary Bia e Lary Kel. Vocês são as melhores amigas que alguém pode ter. Obrigada por todo o apoio sempre, pelas palavras carinhosas, ajuda em campo, em laboratório e em vida. Este trabalho tem um pedacinho de cada uma. Espero poder levá-las pra sempre comigo!

À Thais, minha irmã nordestina. Que alegria a vida ter unido nós duas. Que alegria ter compartilhado uma casa e dividir a vida com você. Obrigada por me ensinar diariamente e pela parceria constante.

À todos os laboratórios e responsáveis que emprestaram equipamentos para que eu pudesse desenvolver este trabalho. A base da ciência sem dúvida é a parceria.

À professora Mariza Barion Romagnolo pela ajuda no delineamento, identificação e escolha das espécies em campo. Sua ajuda foi o que iniciou essa tese, muito obrigada!

Ao Celsão e seu Ni. Obrigada por tornarem as idas a campo sempre tão agradáveis.

Ao Fernando Lansac-Toha, famoso Farofa! Pela ajuda com as análises e leitura criteriosa do capítulo 2.

Aos amigos do mestrado que não necessariamente seguiram no doutorado, mas que continuam fazendo parte dos meus dias através das divertidas conversas dos "Ecólogos de Verdade".

Ao professor José Francisco Gonçalves Jr. e aos parceiros do grupo Aquaripária que me receberam tão bem em Brasília e tanto me ensinaram!

Aos amigos do Laboratório de Ecologia de Insetos Aquáticos da Universidade de Vila Velha (Espírito Santo) por me receberem tão bem e por todo auxílio enquanto estive aí. Um agradecimento especial a Cinthia Casotti. Que bom que o destino te trouxe para aquele congresso

em Maringá, heim? Obrigada primeiramente pelo auxílio com a pesquisa e por ter se tornado essa pessoa tão especial na minha vida. Com certeza essa parceria vai longe cocota!

Aos amigos do IMAR-MARE da Universidade de Coimbra por toda ajuda e apoio durante meu doutorado sanduiche. Sem dúvida foi uma das melhores experiências da minha vida e vocês são parte disso.

Aos amigos do Happy de Coimbra (Milena, Murilo, Caio e outros...) e em especial à Conceição (minha mãe portuguesa), que literalmente salvou minha vida, me pegou pela mão e mostrou que a empatia é um dos melhores sentimentos. Que saudades!

A todos os funcionários do Nupélia pela competência e auxílio sempre que necessário. Em especial à Marlyze pelo sorriso sempre disponível, abraço apertado e palavras doces. Que alegria ter você por perto.

As meninas da secretaria do PEA: Aldenir, Jô e Bete, pela dedicação e presteza em nos ajudar sempre. O sucesso do curso sem dúvida não seria possível sem vocês.

Ao PEA/ UEM, pelo apoio logístico e de infraestrutura para a realização deste trabalho.

A Salete e João, pela competência, dedicação e excelente trabalho que desenvolvem na biblioteca.

Ao corpo docente do PEA, pelas valiosas contribuições científicas e por auxiliarem em minha formação profissional.

À CAPES-PROEX pela concessão da bolsa de doutorado e doutorado Sanduíche (PDSE).



## **Processamento de matéria orgânica em riachos tropicais: efeitos de planta exótica e da qualidade do detrito sobre a atividade dos decompositores**

### **RESUMO**

Riachos de cabeceira são ambientes de pequena dimensão, dependentes do ecótono adjacente e representam importantes fontes de recarga para as bacias de drenagem, bem como abrigo e áreas de reprodução e alimentação para diversos organismos. A entrada de material alóctone da vegetação ripária é a principal fonte de energia que, por meio do processamento realizado por organismos aquáticos, torna-se disponível para os demais níveis das teias tróficas. Dessa forma, modificações na composição da vegetação adjacente podem alterar o funcionamento ecossistêmico. Apesar da importância dos riachos, a invasão de suas zonas ripárias por plantas exóticas tem sido frequentemente associada a impactos decorrentes de atividades antropogênicas, tornando-os verdadeiros corredores de dispersão. Entretanto, a extensão dos impactos de plantas exóticas não depende apenas da sua presença, mas também de sua abundância e da qualidade nutricional do detrito produzido. Avaliar as relações impacto-abundância é importante, pois nem sempre as características que conferem elevado potencial invasor refletirão sobre o funcionamento ecossistêmico. A qualidade nutricional, por sua vez, afeta a colonização e atividade dos decompositores, pois detritos mais palatáveis (maior concentração de nutrientes) são preferencialmente colonizados e decompostos em maior velocidade. Invertebrados e microrganismos (bactérias e fungos) são os principais responsáveis pelo processamento da matéria orgânica, mas informações a respeito dos padrões de colonização e efeitos negativos de espécies exóticas ou da qualidade do detrito entre os grupos são escassas. Para responder tais questões, foram executados experimentos de decomposição *in situ* com auxílio de *litter bags*. Este método representa uma abordagem integrada, que considera efeitos bióticos e abióticos a longo prazo. Em um primeiro experimento buscou-se identificar os efeitos da espécie de planta exótica *Psidium guajava* L. (goiabeira) sobre as taxas de decomposição, colonização e atividade de hifomicetos aquáticos e invertebrados, em comparação com a nativa *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze (jequitibá-branco), considerando um gradiente entre as abundâncias das espécies nos *litter bags*. Na segunda abordagem, buscou-se avaliar com maior detalhe o compartimento microbiano, investigando os padrões de colonização entre bactérias e hifomicetos aquáticos durante o processamento da matéria orgânica, bem como a importância da qualidade nutricional na atividade desses microrganismos. Estudos que buscam compreender o funcionamento de ecossistemas aquáticos tropicais são necessários, principalmente aqueles que avaliam os efeitos da invasão de zonas ripárias por espécies de plantas exóticas, atividade cada vez mais frequente nos dias atuais e, possivelmente em cenários futuros.

**Palavras-chave:** Bactérias. Decomposição. Hifomicetos aquáticos. Invasões biológicas. Invertebrados.

## **Leaf litter breakdown in tropical streams: effects of exotic plant species and leaf litter quality on the decomposers activity**

### ***ABSTRACT***

Headwater streams are small environments dependent on the adjacent ecotone. They represent important water recharge sources for drainage basins, as well as, shelter, reproduction and feeding areas for organisms. The allochthonous material from riparian vegetation is the main source of energy, which becomes available through processing performed by aquatic organisms. Thus, modifications in the composition of the adjacent vegetation may alter the ecosystem functioning. Despite the importance of streams, invasion of riparian zones by exotic plant species has often been associated with impacts from anthropogenic activities, making them dispersion corridors. However, the extent of exotic plant species impacts depends not only on their presence, but also on their abundance and the leaf litter nutritional quality. Assessing impact-abundance relationships is important, because properties that confer high invasiveness will not always reflect on ecosystem functioning. In turn, leaf litter nutritional quality affects the colonization and decomposers activity, as more palatable leaves (higher nutrients concentration) are preferentially colonized and decomposed at a higher rate. Invertebrates and microorganisms (bacteria and fungi) are the main responsible for the organic matter processing, but information about the colonization patterns and the negative effects of exotic plant species or leaf litter nutritional quality between groups are scarce. In order to answer these questions, decomposition experiments were performed through litter bag technique. This method represents an integrated approach, which considers biotic and abiotic effects. In the first experiment, we investigated the effects of the exotic plant species *Psidium guajava* L. on the decomposition rates, colonization and aquatic hyphomycetes and invertebrate's activity and compared with the native *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze, considering a gradient between species abundances in litter bags. In the second approach, we evaluated the microbial compartment, investigating the colonization patterns between bacteria and aquatic hyphomycetes during the organic matter processing, as well as, the importance of leaf litter nutritional quality in the activity of these microorganisms. Studies that attempt to understand the functioning of tropical aquatic ecosystems are needed, especially those that evaluate invasion effects of riparian zones by exotic plant species, an increasingly frequent activity nowadays and in future scenarios.

**Keywords:** Aquatic hyphomycetes. Bacteria. Biological invasions. Decomposition. Invertebrates.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações científicas: *Forest Ecology and Management* e *Microbial Ecology*. Disponíveis em:

<<https://www.elsevier.com/journals/forest-ecology-and-management/0378-1127/guide-for-authors>>

<[https://www.springer.com/life+sciences/microbiology/journal/248?detailsPage=pltc\\_1809049](https://www.springer.com/life+sciences/microbiology/journal/248?detailsPage=pltc_1809049)>

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	14
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	18
<b>2</b>	<b>VARIAÇÕES NA ABUNDÂNCIA DO DETRITO: EFEITOS SOBRE O PROCESSAMENTO DA MATÉRIA ORGÂNICA E ATIVIDADE DOS DECOMPOSITORES</b> .....	23
<b>2.1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	25
<b>2.2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	29
2.2.1	Área de estudo.....	29
2.2.2	Caracterização dos riachos.....	30
2.2.3	Seleção das espécies de plantas e caracterização física e química do detrito.....	31
2.2.4	Desenho experimental.....	32
2.2.5	Produção de esporos pelos hifomicetos aquáticos.....	35
2.2.6	Invertebrados.....	35
2.2.7	Análise de dados.....	36
<b>2.3</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	38
2.3.1	Caracterização dos riachos.....	38
2.3.2	Caracterização física e química do detrito.....	39
2.3.3	Processamento da matéria orgânica.....	40
2.3.4	Hifomicetos aquáticos.....	42
2.3.5	Invertebrados.....	48
<b>2.4</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	53
<b>2.5</b>	<b>CONCLUSÃO</b> .....	58
	<b>REFERÊNCIAS</b> .....	58
<b>3</b>	<b>EFEITOS DA QUALIDADE NUTRICIONAL DO DETRITO SOBRE A DECOMPOSIÇÃO MICROBIANA EM RIACHOS TROPICAIS</b> .....	72
<b>3.1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	74
<b>3.2</b>	<b>MÉTODOS</b> .....	76
3.2.1	Área de estudo.....	76
3.2.2	Caracterização dos riachos.....	77
3.2.3	Seleção e caracterização dos detritos.....	78

3.2.4 Procedimento experimental.....	79
3.2.5 Abundância bacteriana.....	80
3.2.6 Esporulação pelos hifomicetos aquáticos.....	81
3.2.7 Análise de dados .....	81
<b>3.3 RESULTADOS .....</b>	<b>82</b>
3.3.1 Caracterização dos riachos .....	82
3.3.2 Caracterização física e química dos detritos .....	83
3.3.3 Decomposição da matéria orgânica.....	84
3.3.4 Bactérias.....	86
3.3.5 Hifomicetos aquáticos.....	87
<b>3.4 DISCUSSÃO .....</b>	<b>93</b>
<b>3.5 CONCLUSÃO .....</b>	<b>96</b>
<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>97</b>
<b>4 CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>104</b>
<b>APÊNDICE A - Tabela S1. Contribuição relativa (%) dos hifomicetos aquáticos .....</b>	<b>105</b>
<b>APÊNDICE B - Tabela S2. Classificação por família, grupo funcional e abundância total dos invertebrados bentônicos .....</b>	<b>107</b>
<b>ANEXO A – Artigos desenvolvidos durante o período do doutorado, que contribuíram com a execução desta tese.....</b>	<b>110</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

Riachos de cabeceira são ambientes de pequena dimensão, altamente dinâmicos e dependentes do ecótono adjacente para trocas de energia e matéria orgânica (VANNOTE et al., 1980; LAMBERTI et al., 2010; LISBOA et al., 2015). Embora apresentem tamanho reduzido, representam importantes fontes de recarga de água para os corpos aquáticos de maior porte (ALLAN; CASTILLO, 2007), garantem abrigo e áreas de reprodução e alimentação para diversos organismos, como invertebrados e peixes (VANNOTE et al., 1980; NAUS; ADAMS, 2018; KREUTZWEISER et al., 2019; WANG et al., 2019), além de atuarem diretamente na ciclagem e transferência de nutrientes em escala global (DALE et al., 2015; ZUO; KNOPS, 2018). Nestes ambientes, a entrada de material alóctone da vegetação ripária representa a principal fonte de energia para o sistema (WALLACE et al., 1997; GESSNER et al., 2010; FIORI et al., 2016) e, por meio do processamento realizado por organismos aquáticos a matéria orgânica particulada grossa (MOPG) é convertida em particulada fina (MOPF), tornando a energia disponível para os demais níveis das teias tróficas (GESSNER et al., 1999; PERKINS et al., 2010). Dessa forma, o processamento da matéria orgânica alóctone contribui para a manutenção da integridade ecológica dos riachos (GESSNER et al., 1999; TANK et al., 2010; GRAÇA et al., 2015) e, modificações na composição da vegetação adjacente, como a introdução de espécies exóticas, por exemplo, podem alterar o funcionamento ecossistêmico.

Caracterizadas como espécies que ocupam *habitats* fora de sua área de distribuição original (Elton, 1958), a invasão de zonas ripárias por espécies de plantas exóticas tem sido frequentemente associada aos impactos decorrentes de atividades antropogênicas, seja por introduções não-intencionais, ou substituição de espécies nativas por aquelas de interesse econômico (TRUMBORE et al., 2015; PRÄVÄLIE, 2018). Considerando características que conferem elevada invasibilidade a algumas exóticas (i.e. resistência a *stress* hídrico e elevada produção de sementes), somado as particulatidades das zonas ripárias que favorecem o estabelecimento das espécies como a presença de um microclima favorável e de distúrbios naturais que reduzem a competição (PLANTY-TABACCHI et al., 1996; FUTOSHI et al., 2000; HOOD & NAIMAN, 2000; CHYTRÝ et al., 2008; KOMINOSKI et al., 2013), os riachos representam verdadeiros corredores de dispersão para espécies exóticas que podem substituir completamente as comunidades nativas (RICHARDSON et al., 2007; EHRENFELD, 2010; KOMINOSKI et al., 2013). Entretanto, a extensão dos impactos de plantas exóticas sobre o

funcionamento de ambientes aquáticos não depende apenas da sua presença, mas também de fatores como a abundância no ambiente (YOKOMIZO et al., 2009; RICCIARDI et al., 2013; SOFAER et al., 2018), das comunidades envolvidas no processamento e características do detrito produzido (KOMINOSKI et al., 2013; FERREIRA et al., 2016), bem como das propriedades dos riachos invadidos (MENÉNDEZ et al., 2011; ROBERTS et al., 2016).

Diversos autores têm avaliado o impacto de espécies de plantas exóticas em experimentos de decomposição utilizando abundâncias similares entre nativas e exóticas ou comparando as taxas de decomposição entre locais invadidos e não invadidos, desconsiderando variações nas abundâncias das espécies (VILÁ et al., 2011; GALLARDO et al., 2016). Tais medidas dificultam a obtenção de informações precisas sobre os impactos das exóticas, pois as características que conferem elevado potencial invasor podem não afetar significativamente o funcionamento ecossistêmico (CATFORD et al., 2016; SOFAER et al., 2018). Se a espécie exótica for muito semelhante às nativas residentes, em termos de fenologia ou qualidade foliar, por exemplo, os efeitos sobre o funcionamento ecossistêmico serão mínimos, considerando que existirá elevada redundância funcional entre as espécies (BOTTOLLIER-CURTET et al., 2011; ROBERTS et al., 2016).

Entretanto, evidências na literatura têm, frequentemente, associado impactos negativos de espécies exóticas sobre as comunidades aquáticas com a qualidade nutricional do detrito produzido e liberado. A concentração de compostos estruturais como celulose e lignina, nutrientes (nitrogênio, fósforo e potássio) ou compostos secundários como taninos e polifenóis, por exemplo, são utilizadas como parâmetros para caracterizar os detritos quanto à reduzida ou elevada qualidade nutricional (GONÇALVES et al., 2007). De maneira geral, detritos com elevadas concentrações de lignina e celulose ou de compostos secundários são considerados altamente refratários, pois poucos organismos possuem enzimas capazes de degradá-los. Por outro lado, detritos com elevadas concentrações de nutrientes, especialmente nitrogênio e fósforo, são preferencialmente colonizados pelos organismos aquáticos e decompostos em maior velocidade (LIGEIRO, et al., 2010; CASAS et al., 2013; FERREIRA et al., 2015; FRAINER et al., 2015; LÓPEZ-ROJO et al., 2018). Dessa forma, pode-se concluir que, dependendo das características físicas e químicas do detrito produzido por determinada espécie exótica, os efeitos esperados sobre os sistemas aquáticos podem estar mais associados a qualidade nutricional das

folhas do que propriamente a sua origem (nativa ou exótica) (HLADYZ et al., 2009; CASAS et al., 2013; CASOTTI et al., 2015; MEDINA-VILLAR et al., 2015; KUGLEROVÁ et al., 2017).

Entre os organismos responsáveis pela fragmentação e processamento da matéria orgânica destacam-se os microrganismos (bactérias e fungos) e os invertebrados (GESSNER et al., 1999; HIEBER; GEESNER, 2002; PERKINS et al., 2010), que podem ser distintamente afetados pela qualidade do detrito. No caso dos microrganismos, tanto bactérias, quanto fungos, são beneficiados por detritos com maiores concentrações de nutrientes (GRAÇA et al., 2015; LÓPEZ-ROJO et al., 2018; REZENDE et al., 2018). Entretanto, compostos refratários como lignina e celulose, podem favorecer a colonização por fungos em fases iniciais, que de uma forma geral apresentam maior capacidade degradativa destes elementos se comparados as bactérias, dado à presença e atividade de enzimas digestivas (GONÇALVES et al., 2006; ROMANÍ et al., 2006; GÜSEWELL; GESSNER, 2009). Sendo assim, uma elevada biomassa de bactérias é esperada nos tempos finais do processamento, favorecidas por elementos de fácil solubilização e/ou sub-produtos do metabolismo fúngico (DUARTE et al., 2010; ARTIGAS et al., 2011). A concentração de nutrientes do detrito parece ser importante também para os invertebrados (HLADYZ et al., 2009; TANK et al., 2007), porém a dureza foliar pode ser mais relevante na fase de colonização, uma vez que valores elevados dificultam ou mesmo impedem a fragmentação das folhas (GRAÇA; ZIMMER, 2005; ROBERTS et al., 2016; KIFFER et al., 2018). Independente do grupo avaliado, informações sobre os fatores que determinam a colonização ou atividade dos organismos aquáticos ainda são escassas, principalmente em ambientes tropicais, onde experimentos de decomposição envolvendo mais de um grupo de decompositores não são frequentes, dificultando a compreensão sobre o funcionamento ecossistêmico nesta região (FINDLAY, 2010; GRAÇA et al., 2016).

Considerando o exposto é evidente a necessidade de se avaliar o efeito geral da qualidade do detrito sobre a colonização e atividade dos organismos aquáticos, além dos fatores que afetam esta qualidade, como a invasão de zonas ripárias por espécies exóticas. Para tanto, foram executados experimentos de decomposição *in situ* com auxílio de *litter bags*. Tal metodologia representa uma abordagem integrada, por agrupar efeitos bióticos e abióticos a longo prazo, que contribuem para o melhor entendimento da qualidade dos corpos aquáticos.

Em um primeiro experimento buscou-se identificar os efeitos da espécie de planta exótica *Psidium guajava* L. (goiabeira) sobre as taxas de decomposição, colonização e atividade de



hifomicetos aquáticos e invertebrados em comparação com a nativa *Cariniana estrellensis*(Raddi) Kuntze (jequitibá-branco), considerando um gradiente entre as abundâncias das espécies nos *litter bags*. Com a escolha do gradiente de abundância, buscou-se simular possíveis cenários de invasão por *P. guajava*, com o objetivo de identificar o grau de abundância em que a espécie exótica modifica potencialmente o funcionamento dos ambientes, e no qual medidas de controle ou manejo seriam mais adequadas. Considerando o reduzido efeito verificado para os invertebrados no primeiro experimento, em uma segunda abordagem o compartimento microbiano foi avaliado com maior detalhe. Para tanto, foram investigados os padrões de colonização entre bactérias e hifomicetos aquáticos durante o processamento da matéria orgânica, bem como a importância da qualidade nutricional na atividade desses microrganismos. Estes estudos contribuem para o maior entendimento dos processos ecossistêmicos e funcionamento de ambientes aquáticos tropicais, com ênfase para os efeitos da invasão de zonas ripárias por espécies de plantas exóticas, atividade cada vez mais frequente nos dias atuais e cenários futuros.

## REFERÊNCIAS

- ALLAN, J.D.; CASTILLO, M.M. **Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters**. The Netherlands: Springer, 2007. 444 p.
- ARTIGAS J.; GAUDES A.; MUNOZ I.; ROMANÍ A.M.; SABATER S. Fungal and bacterial colonization of submerged leaf litter in a Mediterranean stream. **International Review of Hydrobiology**, v.96, p.221–234, 2011.
- BOTTOLLIER-CURTET, M.; CHARCOSSET, J.Y.; PLANTY-TABACCHI, A.M.; TABACCHI, E. Degradation of native and exotic riparian plant leaf litter in a floodplain pond. **Freshwater Biology**, v.56, p.1798–1810, 2011.
- CASAS, J.J.; LARRAÑAGA, A.; MENÉNDEZ, M.; POZO, J.; BASAGUREN, A.; MARTÍNEZ, A.; PÉREZ, J.; GONZÁLEZ, J.M.; MOLLÁ, S.; CASADO, C.; DESCALS, E.; ROBLAS, N.; LÓPEZ-GONZÁLEZ, J.A.; VALENZUELA, J.L. Leaf litter decomposition of native and introduced tree species of contrasting quality in headwater streams: how does the regional setting matter? **Science of the Total Environment**, v.458–460, p.197–208, 2013.
- CASOTTI, C.G.; KIFFER, W.P.; MORETTI, M.S. Leaf traits induce the feeding preference of a shredder of the genus *Triplectides kolenati*, 1859 (Trichoptera) in an Atlantic Forest stream, Brazil: a test with native and exotic leaves. **Aquatic Insects**, v.36, p.43–52, 2015.
- CATFORD, J.A.; BAUMGARTNER, J.B.; VESK, P.A.; WHITE, M.; BUCKLEY, Y.M.; MCCARTHY, M.A. Disentangling the four demographic dimensions of species invasiveness. **Journal of Ecology**, v.104, p.1745–1758, 2016.
- DALE, S.E.; TURNER, B.L.; BARDGETT, R.D. Isolating the effects of precipitation, soil conditions, and litter quality on leaf litter decomposition in lowland tropical forests. **Plant Soil**, v.394, p.225–238, 2015.
- DUARTE, S.; PASCOAL, C.; ALVES, A.; CORREIA, A.; CASSIO, F. Assessing the dynamic of microbial communities during leaf decomposition in a low-order stream by microscopic and molecular techniques. **Microbiological Research**, v.165, p.351–362, 2010.
- EHRENFELD, J.G. Ecosystem consequences of biological invasions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.41, p.59–80, 2010.
- ELTON, C.S. **The Ecology of Invasions by Animals and Plants**. London: Methuen, 1958. 81 p.

- FERREIRA, V.; CHAUVET, E.; CANHOTO, C. Effects of experimental warming, litter species, and presence of macroinvertebrates on litter decomposition and associated decomposers in a temperate mountain stream. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v.72, p.206–216, 2015.
- FINDLAY, S. Stream microbial ecology. **Journal of the North American Benthological Society**, v.29, p.170-181, 2010.
- FIORI, L.F.; CIONEK, V.M.; SACRAMENTO, P.A.; BENEDITO, E. Dynamics of leaf fall from riparian vegetation and the accumulation in benthic stock in Neotropical streams. **Revista Árvore**, v.40, p.89-96, 2016.
- FRAINER, A.; JABIOL, J.; GESSNER, M.O.; BRUDER, A.; CHAUVET, E.; MCKIE, B.G. Stoichiometric imbalances between detritus and detritivores are related to shifts in ecosystem functioning. **Oikos**, v.125, p.861–871, 2015.
- GALLARDO, B.; CLAVERO, M.; SÁNCHEZ, M.I.; VILÁ, M. Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. **Global Change Biology**, v.22, p.151–163, 2016.
- GESSNER, M.O.; CHAUVET, E.; DOBSON, M.A. A perspective on leaf litter breakdown in streams. **Oikos**, v.85, p.377–384, 1999.
- GESSNER, M.O.; SWAN, C.M.; DANG, C.K.; MCKIE, B.G.; BARDGETT, R.D.; WALL, D.H.; HÄTTENSCHWILER, S. Diversity meets decomposition. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 25, p.372–380, 2010.
- GONÇALVES JR., J.F.; FRANÇA, J.S.; MEDEIROS, A.O.; ROSA, C.A. & CALISTO, M. Leaf breakdown in a tropical stream. **International Review of Hydrobiology**, v.91, p.164-177, 2006.
- GONÇALVES JR., J.F.; GRAÇA, M.A.S. & CALLISTO, M. Litter decomposition in a Cerrado savannah stream is retarded by leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders. **Freshwater Biology**, v.52, p.1440-1451, 2007.
- GRAÇA, M.A.S.; ZIMMER, M. Leaf toughness. In: GRAÇA, M.A.S.; BÄRLOCHER, F.; GESSNER, M.O. (Eds.). **Methods to study litter decomposition: A practical guide**. Dordrecht: Springer, 2005, p.121–125.
- GRAÇA, M.A.S.; FERREIRA, V.; CANHOTO, C.; ENCALADA, A.C.; GUERRERO-BOLAÑO, F.; WANTZEN, K.M.; BOYERO, L. A conceptual model of litter breakdown in low order streams. **International Review of Hydrobiology**, v.100, p.1–12, 2015.

- GRAÇA, M.A.S.; HYDE, K.; CHAUVET, E. Aquatic hyphomycetes and litter decomposition in tropical - subtropical low order streams. **Fungal Ecology**, v.19, p.182-189, 2016.
- GÜSEWELL, S.; GESSNER, M.O. N: P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. **Functional Ecology**, v.23, p.211–219, 2009.
- HIEBER, M.; GESSNER, M.O. Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leafbreakdown based on biomass estimates. **Ecology**, v.83, p.1026–1038, 2002.
- HLADYZ, S.; GESSNER, M.O.; GILLER, P.S.; POZO, J.; WOODWARD, G. Resource quality and stoichiometric constraints on stream ecosystem functioning. **Freshwater Biology**, v.54, p.957–70, 2009.
- KIFFER JR, W.P.; MENDES, F.; CASOTTI, C.G.; COSTA, L.C.; MORETTI, M.S. Exotic *Eucalyptus* leaves are preferred over tougher native species but affect the growth and survival of shredders in an Atlantic Forest stream (Brazil). **PlosOne**, v.13, e0190743, 2018.
- KOMINOSKI, J.S.; SHAH, J.J.F.; CANHOTO, C.; FISCHER, D.G.; GILING, D.; GONZÁLEZ, E.; GRIFFITHS, N.A.; LARRAÑAGA, A.; LEROY, C.J.; MINEAU, M.M.; MCELARNEY, Y.R.; SHIRLEY, S.M.; SWAN, C.M.; TIEGS, S.D. Forecasting functional implications of global changes in riparian plant communities. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v.11, p.423–432, 2013.
- KREUTZWEISER, D.; NISBET, D.; SIBLEY, P.; SCARR, T. Loss of ash trees in riparian forests from emerald ash borer infestations has implications for aquatic invertebrate leaf-litter consumers. **Canadian Journal of Forest Research**, v.49, p.134-144, 2019.
- KUGLEROVÁ, L.; GARCÍA, L.; PARDO, I.; MOTTIAR, Y.; RICHARDSON, J.S. Does leaf litter from invasive plants contribute the same support of a stream ecosystem function as native vegetation? **Ecosphere**, v.8, p.1-18, 2017.
- LAMBERTI, G.A.; CHALONER, D.T. & HERSHEY, A.E. Linkages among aquatic ecosystems. **Journal of the North American Benthological Society**, v.29, p.245-263, 2010.
- LIGEIRO, R.; MORETTI, M.S.; GONÇALVES JR., J.F. & CALLISTO, M. What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality litter inputs: exposure time or leaf species? **Hydrobiologia**, v.654, p.125-136, 2010.
- LISBOA, L.K.; SILVA, A.L.L.; SIEGLOCH, A.E.; GONÇALVES-JR, J.F. & PETRUCIO, M.M. Temporal dynamics of allochthonous coarse particulate organic

- matter in a subtropical Atlantic rainforest Brazilian stream. **Marine and Freshwater Research**, v.66, p.674-680, 2015.
- LÓPEZ-ROJO, N.; MARTÍNEZ, A.; PÉREZ, J.; BASAGUREN, A.; POZO, J.; BOYERO, L. Leaf traits drive plant diversity effects on litter decomposition and FPOM production in streams. **PlosOne**, v.13, e0198243, 2018.
- MEDINA-VILLAR, S.; ALONSO, A.; ALDANA, B.R.V.; PÉREZ-CORONA, E.; CASTRO-DÍEZ, P. Decomposition and biological colonization of native and exotic leaf litter in a Central Spain stream. **Limnetica**, v.34, p.293-310, 2015.
- NAUS, C.J.; ADAMS, S.R. Fish nursery habitat function of the main channel, floodplain tributaries and oxbow lakes of a medium-sized river. **Ecology of Freshwater Fish**, v.27, p.4-18, 2018.
- PERKINS, D.M.; REISS, J.; YVON-DUROCHER, G.; WOODWARD, G. Global changes and food webs in running waters. **Hydrobiologia**, v.657, p.181-198, 2010.
- PRÄVÄLIE, R. Major perturbations in the Earth's forest ecosystems. Possible implications for global warming. **Earth-Science Reviews**, v.185, p.544-571, 2018.
- REZENDE, R.S.; LEITE, G.F.M.; RAMOS, K.; TORRES, I.; TONIN, A.M.; GONÇALVES JR., J.F. Effects of litter size and quality on processing by decomposers in a tropical savannah stream. **Biotropica**, v.50, p.578-585, 2018.
- RICHARDSON, D.M.; HOLMES, P.A.; ESLER, K.J.; GALATOWITSCH, S.M.; STROMBERG, J.C.; KIRKMAN, S.P.; PYSEK, P.; HOBBS, R.J. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. **Diversity and Distributions**, v.13, p.126-139, 2007.
- ROBERTS, M.; STRAUCH, A.M.; WIEGNER, T.; MACKENZIE, R.M. Leaf litter breakdown of native and exotic tree species in two hawaiian streams that differ in flow. **Pacific Science**, v.70, p.209-222, 2016.
- ROMANÍ, A.M.; FISCHER, H.; MILLE-LINDBLOM, C.; TRANVIK, L.J. Interactions of bacteria and fungi on decomposing litter: differential extracellular enzyme activities. **Ecology**, v.87, p.2559-2569, 2006.
- SOFAER, H.R.; JARNEVICH, C.S.; PEARSE, I.S. The relationship between invader abundance and impact. **Ecosphere**, v.9, p.1-18, 2018.

TANK, J.L.; BERNOT, M.J.; ROSI-MARSHALL, E.J. Nitrogen limitation and uptake. In: HAUER, F.R.; LAMBERTI, G.A. (Eds.). **Methods in stream ecology**. San Diego: Academic Press, p.213–238, 2007.

TANK, J.L.; ROSI-MARSHALL, E.J.; GRIFFITHS, N.A.; ENTREKIN, S.A.; STEPHEN, M.L. A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. **Journal of the North American Benthological Society**, v.29, p.118–146, 2010.

TRUMBORE, S.; BRANDO, P.; HARTMANN, H. Forest health and global change. *Science*, v.349, p.814–818, 2015.

VANNOTE, R.L.; MINSHALL, G.W.; CUMMINS, K.W.; SEDELL, J.R.; CUSHING, C.E. The river continuum concept. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v.37, p.130–137, 1980.

VILÁ, M.; ESPINAR, J.L.; HEJDA, M.; HULME, P.E.; JAROSIK, V.; MARON, J.L.; PERGL, J.; SCHAFFNER, U.; SUN, Y.; PYSEK, P. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. **Ecology Letters**, v.14, p.702–708, 2011.

WALLACE, J.B.; EGGERT, S.L.; MEYER, J.L.; WEBSTER, J.R. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. **Science**, v.277, p.102–104, 1997.

WANG, S.; TANG, J.P.; SU, L.H.; FAN, J.J.; CHANG, H.Y.; WANG, T.T.; WANG, L.; LIN, H.J.; YANG, Y. Fish feeding groups, food selectivity, and diet shifts associated with environmental factors and prey availability along a large subtropical river, China. **Aquatic Sciences**, v.81, 2019.

ZUO, X.; KNOPS, J.M.H. Effects of elevated CO<sub>2</sub>, increased nitrogen deposition, and plant diversity on aboveground litter and root decomposition. **Ecosphere**, v.9, e02111, 2018.

## 2 Variações na abundância do detrito: efeitos sobre o processamento da matéria orgânica e atividade dos decompositores

### RESUMO

Plantas exóticas podem afetar o funcionamento de ambientes aquáticos alterando a quantidade e qualidade do material alóctone disponível aos riachos, mas pouca atenção tem sido dada a potencial influência da diferença na abundância das espécies sobre o processamento da matéria orgânica. Avaliou-se o efeito da espécie de planta exótica *Psidium guajava* L. (exótica - E) sobre as taxas de decomposição e atividade de invertebrados e hifomicetos aquáticos em comparação com a nativa *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze (nativa - N). Assumindo um gradiente entre as abundâncias de nativa e exótica, foram definidos cinco tratamentos (100% E, 75% E + 25% N, 50% E + 50% N, 75% N + 25% E e 100% N), com o objetivo de simular os efeitos da abundância relativa da exótica em diferentes cenários de invasão. As folhas das duas espécies diferiram significativamente nas características físicas e químicas, sendo a nativa caracterizada pelas maiores concentrações de nitrogênio e menor razão lignina:nitrogênio, enquanto a exótica apresentou maior concentração de fósforo e maior razão carbono:nitrogênio. Apesar de diferirem ao longo dos tempos de submersão, a riqueza de espécies e as taxas de esporulação dos hifomicetos aquáticos não foram significativamente afetadas pela presença da espécie exótica. Entretanto, a estrutura das comunidades diferiu significativamente entre os tratamentos, sendo *Triscelophorus acuminatus* Nawawi a espécie dominante nos tratamentos com maior porcentagem de nativa, e *Anguillospora longissima* (Sacc. & P. Syd.) Ingold naqueles com maior porcentagem de exótica. As comunidades de invertebrados bentônicos foram caracterizadas por indivíduos coletores (família Chironomidae), entretanto, nenhum dos atributos avaliados foi significativamente afetado pelo tempo de submersão ou pela presença da espécie exótica. As taxas de decomposição ( $k$ ) foram significativamente afetadas pela presença da espécie exótica, sendo progressivamente menores quanto maior a porcentagem de *P. guajava* no *litterbag*. Conclui-se que a exótica *P. guajava* tem o potencial de alterar o funcionamento ecossistêmico em riachos de cabeceira, por meio de modificações na estrutura da comunidade de hifomicetos aquáticos e conseqüente redução das taxas de decomposição. Ressalta-se a importância de considerar as relações abundância-impacto em trabalhos futuros, visto que tais informações podem auxiliar no desenvolvimento de recomendações de manejo eficientes.

**Palavras-chave:** ambiente tropical; decomposição; funcionamento ecossistêmico; hifomicetos aquáticos; invasão biológica; invertebrados.

## The impacts of an exotic plant on the processing of organic matter in streams depend on its abundance, but the effects differ between decomposers

### ABSTRACT

Exotic plants can affect the functioning of aquatic environments by altering the quantity and quality of the allochthonous material that reaches the streambed, but little attention has been given to the potential influence of the differences in the species abundance on the organic matter processing. We evaluated the effect of the exotic plant species *Psidium guajava* L. (exotic - E) on decomposition rates ( $k$ ) and decomposers activity (invertebrates and aquatic hyphomycetes) compared to the native *Cariniana estrellensis* (Raddi) Kuntze (native - N). We used a gradient between native and exotic species abundance. Five treatments were defined (100% E, 75% E + 25% N, 50% E + 50% N, 75% N + 25% E and 100% N) to simulate the relative abundance of exotic species in different invasion scenarios. The leaves of the two species differed significantly in the physical and chemical properties. The native species was characterized by the higher concentrations of nitrogen and lower lignin:nitrogen ratio, while the exotic species presented higher concentration of phosphorus and higher carbon:nitrogen ratio. Species richness and sporulation rates of aquatic hyphomycetes were not significantly affected by the presence of the exotic species, although they differed during submersion times. However, the community structure differed significantly among treatments, with *Triscelophorus acuminatus* Nawawi the dominant species in the treatments with the highest percentage of native species, and *Anguillospora longissima* (Sacc. & P. Syd.) Ingold in those with the highest percentage of exotic species. Invertebrate communities were characterized by collectors (Chironomidae family). However, none of the evaluated attributes were significantly affected by the submersion time or the presence of the exotic species. The decomposition rates were significantly affected by the presence of the exotic species, being progressively smaller when the percentage of *P. guajava* was higher in the bag. Our results showed that the exotic *P. guajava* has the potential to alter ecosystem functioning in headwater streams, through modifications in the aquatic hyphomycetes community structure and consequent reduction of decomposition rates. It is important to consider the abundance-impact relationships in future studies, since such information can help in the development of efficient management recommendations.

**Keywords:** aquatic hyphomycetes; biological invasion; decomposition; ecosystem functioning; invertebrates; tropical environment.



## 2.1 INTRODUÇÃO

A invasão de zonas ripárias por espécies exóticas de plantas pode gerar consequências devastadoras para os ecossistemas, sejam eles terrestres ou ambientes aquáticos dependentes de seu entorno (Boyero et al., 2012a). Em riachos de cabeceira, por exemplo, a entrada de material alóctone (notadamente folhas) representa a principal fonte de energia e nutrientes para o sistema (Wallace et al., 1997; Gessner et al., 2010; Fiori et al., 2016) e, por meio do processamento realizado por invertebrados fragmentadores e microrganismos (fungos e bactérias), essa energia torna-se disponível para os demais níveis das teias alimentares (Gessner et al., 1999; Perkins et al., 2010). Dessa forma, o processamento da matéria orgânica alóctone representa uma importante função ecossistêmica que contribui para a manutenção da integridade ecológica destes ambientes (Gessner et al., 1999; Tank et al., 2010; Graça et al., 2015) e, modificações na composição da vegetação ripária podem alterar a ciclagem de nutrientes e, conseqüentemente, o funcionamento ecossistêmico.

Ecossistemas ripários são ambientes altamente vulneráveis a invasão e dispersão de espécies exóticas (Planty-Tabacchi et al., 1996; Hood & Naiman, 2000; Boyero et al., 2012a). Além de apresentarem um microclima favorável e elevada concentração de nutrientes e umidade nos solos, que facilitam a germinação e o crescimento de algumas espécies, distúrbios naturais ou relacionados a atividades antropogênicas reduzem a competição e favorecem a colonização, aumentando a probabilidade de estabelecimento (Planty-Tabacchi et al., 1996; Futoshi et al., 2000; Hood & Naiman, 2000; Chytrý et al., 2008; Kominoski et al., 2013).

A direção e magnitude dos efeitos das espécies exóticas sobre os ambientes aquáticos são altamente dependentes do contexto (Vilá et al., 2011), influenciadas por

fatores tais como a estrutura das comunidades biológicas, características intrínsecas do riacho (i.e. temperatura e concentração de nutrientes) e características das espécies residentes e das exóticas (Menéndez et al., 2011; Ferreira et al., 2016). Por exemplo, se a espécie exótica apresentar atributos muito semelhantes aos das nativas, espera-se efeitos mínimos sobre o funcionamento ecossistêmico (Bottollier-Curtet et al., 2011; Roberts et al., 2016). Por outro lado, se forem muito distintas ou apresentarem elevado potencial invasor, presume-se fortes alterações na composição de espécies da vegetação, com redução da diversidade local ou redundância de características funcionais (Richardson et al., 2007; Kominoski et al., 2013). As espécies exóticas podem ainda diferir em relação a quantidade e composição química do detrito produzido e ao tempo de senescência das folhas, modificando a dinâmica de aporte e a qualidade do detrito disponível aos riachos (Abelho & Graça, 1996; Kominoski et al., 2013; Silva-Junior et al., 2014; Correa-Araneda et al., 2015; Kuglerová et al., 2017).

Evidências sobre os efeitos de espécies exóticas sobre a estrutura e composição de comunidades biológicas ou sobre o funcionamento dos ecossistemas têm se acumulado ao longo dos últimos anos (Vilá et al., 2011; Ferreira et al., 2016; Gallardo et al., 2016; Kennedy & El-Sabaawi, 2017), entretanto os resultados são contrastantes, sendo dependentes de diversas características. Por exemplo, Garcia et al. (2012), Martínez et al. (2013) e Fogelman et al. (2018) indicam redução nas taxas de decomposição de espécies de plantas exóticas em relação as nativas, mediadas por alterações funcionais nas comunidades de invertebrados associados. Por outro lado, outros trabalhos têm destacado estimulação das taxas de decomposição das exóticas em decorrência da maior atividade de hifomicetos aquáticos (Gomes et al., 2016) ou maior colonização por invertebrados (McNeish et al., 2012; Kuglerová et al., 2017), bem como ausência de efeitos significativos sobre as taxas

de decomposição das espécies exóticas ou mesmo sobre a atividade dos decompositores (Lacan et al., 2010; Hisabae et al., 2011; Ferreira et al., 2017).

Independente dos efeitos encontrados (redução ou estimulação), estes são frequentemente associados a qualidade nutricional do detrito. Martínez et al. (2013) afirmam que a maior densidade e biomassa de fragmentadores em folhas da nativa *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. em relação a exótica *Pinus radiata* D. Don são positivamente correlacionadas a maior concentração inicial de nitrogênio (N) na espécie nativa que, conseqüentemente, reflete em elevadas taxas de decomposição. Por outro lado, a elevada razão lignina:N e concentração de compostos fenólicos nas folhas de espécies nativas do Cerrado brasileiro limitam a sua decomposição enquanto que, maiores concentrações iniciais de nutrientes e menores de compostos estruturais (lignina e celulose) nas folhas de *Eucalyptus* spp. (exótica) favorecem a colonização e o processamento microbiano (Gomes et al., 2016). De fato, a qualidade nutricional do detrito tem sido indicada como fator determinante na sua decomposição, por controlar a atividade dos decompositores (Graça et al., 2015; Djukic et al., 2018; López-Rojo et al., 2018; Rezende et al., 2018). Geralmente, detritos de reduzida qualidade nutricional (elevadas concentrações de lignina, celulose e compostos fenólicos e menores concentrações de nutrientes) são decompostos mais lentamente do que detritos de elevada qualidade nutricional, preferidos pelos microrganismos e invertebrados (Ferreira et al., 2015; Frainer et al., 2015; López-Rojo et al., 2018). Isto indica que os efeitos de uma espécie exótica sobre os sistemas aquáticos podem estar mais associados a características físicas e químicas de suas folhas do que propriamente a sua origem (nativa ou exótica) (Hladyz et al., 2009; Casas et al., 2013; Casotti et al., 2015; Medina-Villar et al., 2015; Kuglerová et al., 2017).

Sabe-se ainda que os impactos de uma espécie exótica dependem diretamente de sua abundância no ambiente (Yokomizo et al., 2009; Ricciardi et al., 2013; Sofaer et al., 2018), ou seja, dependendo das características da espécie avaliada, seus efeitos podem ser tão prejudiciais quanto maior for sua abundância. Entretanto, a maioria dos estudos tem avaliado os impactos entre espécies nativas e exóticas utilizando abundâncias similares ou comparando locais invadidos e não invadidos, sem considerar possíveis variações na abundância das espécies (Vilá et al., 2011; Gallardo et al., 2016). Tais medidas dificultam a obtenção de informações precisas sobre os impactos de espécies exóticas, pois as características que conferem elevada capacidade de invasão ou abundância podem não refletir os impactos sobre o funcionamento ecossistêmico (Catford et al., 2016; Sofaer et al., 2018). Considerar as relações abundância-impacto podem auxiliar no manejo de exóticas apropriadamente, uma vez que permitem identificar as espécies com os piores efeitos e o nível de abundância em que medidas de controle deverão ser priorizadas.

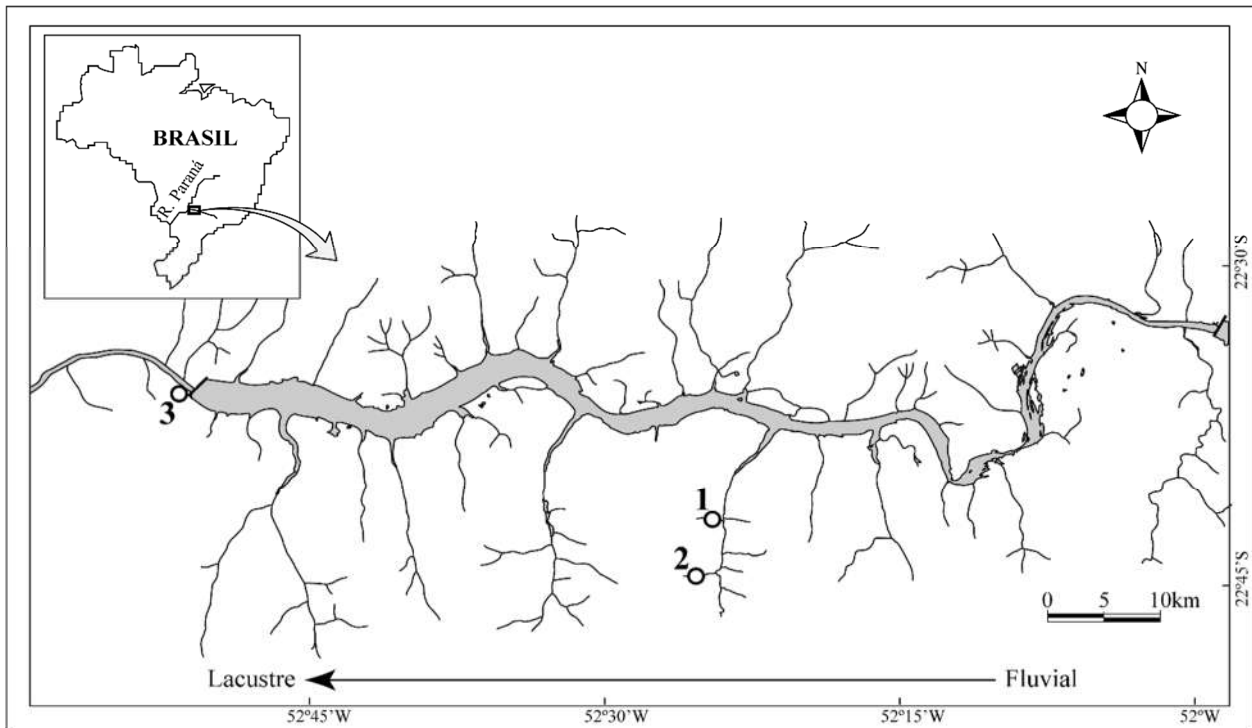
Neste contexto, objetivou-se investigar os efeitos de uma espécie de planta exótica sobre o processamento da matéria orgânica em riachos de cabeceira, por meio de experimentos de decomposição, considerando um gradiente entre as abundâncias relativas de espécies nativa e exótica constituintes do *litter bag*. Testou-se a hipótese de que a presença da espécie exótica afeta a atividade, diversidade, abundância e estrutura das comunidades dos decompositores (hifomicetos aquáticos e invertebrados) e o processamento da matéria orgânica, sob as predições de que quanto maior a proporção da espécie exótica no *litter bag*: 1) menor será a atividade reprodutiva e diversidade dos hifomicetos aquáticos; 2) menor será a diversidade e abundância dos invertebrados; 3) conseqüentemente, mais lento será o processamento da matéria orgânica. Espera-se ainda

que, 4) a presença da espécie exótica altere a estrutura taxonômica e funcional das comunidades dos decompositores.

## **2.2 MATERIAL E MÉTODOS**

### *2.2.1 Área de estudo*

Foram selecionados três riachos de 1ª ordem (Strahler, 1957), localizados na região Noroeste do estado do Paraná (Sul do Brasil), formadores da bacia do alto rio Paraná (22° 43' 05"S/52° 25' 15"W; 22° 46' 08"S/52° 26' 42"W; 22° 36' 09''S/52° 52' 54''W) (Fig. 1). A região é delimitada por rochas sedimentares da Formação Arenito Caiuá (Fernandes & Ribeiro, 2015) e está inserida no bioma Mata Atlântica, unidade fitogeográfica Floresta Estacional Semi-Decidual (Campos et al., 2000). De acordo com a classificação de Köppen o clima da região é do tipo Cfa com verões quentes, apresentando média anual de temperatura entre 20 e 22°C e média anual de precipitação entre 1300 e 1600 mm (Alvares et al., 2013). A seleção prévia dos riachos se deu pela caracterização da área com delimitação inicial das bacias hidrográficas de riachos de 1ª ordem, através de imagens SRTM para geração da rede hídrica e imagens Landsat 8 OLI para conferência, no ArcGis®. Os riachos amostrados foram selecionados por apresentarem mais de 50% de suas bacias de drenagem cobertas por vegetação e possuírem florestas ripárias em melhores condições de conservação, evitando assim efeitos adicionais de impactos comuns na região, como agricultura e pecuária.



**Fig. 1** Localização da área de estudo e dos riachos utilizados no experimento de decomposição (pontos 1, 2 e 3) na região Noroeste do Paraná, Brasil.

### 2.2.2 Caracterização dos riachos

Com o objetivo de caracterizar os riachos quanto às variáveis limnológicas, na instalação do experimento e durante todas as amostragens, foram tomadas as medidas de temperatura da água ( $^{\circ}\text{C}$ ), concentração de oxigênio dissolvido (% e  $\text{mg/L}$ ), pH, condutividade elétrica ( $\mu\text{s/cm}$ ) e turbidez (NTU) ( $n = 15$  por variável), com auxílio de termômetro analógico, oxímetro digital portátil (YSI® 550A), potenciômetros digitais portáteis (Digimed®) e turbidímetro digital portátil (LaMote®), respectivamente. Para a caracterização física, determinou-se a profundidade (cm), largura do canal (m) e velocidade da corrente (m/s) com auxílio de trena e fluxômetro (General Oceanics) ( $n = 15$  por variável). Para avaliar a composição química da água, água de cada riacho

(aproximadamente 1 litro) foi coletada em garrafas esterilizadas, mantidas resfriadas, filtrada em filtros de fibra de vidro (47 mm de diâmetro, 1.2 µm de poro; Whatman GF/C) e analisada quanto aos nutrientes totais (fósforo e nitrogênio) e dissolvidos (ortofosfato –  $\text{PO}_4^{3-}$ , nitrato –  $\text{NO}_3^-$  e amônia –  $\text{NH}_4^+$ ) (n = 5 por variável).

### 2.2.3 Seleção das espécies de plantas e caracterização física e química do detrito

Duas espécies foram selecionadas para este estudo: a nativa *Cariniana estrellensis*(Raddi) Kuntze, que é abundante nas florestas ripárias da região e recurso alóctone substancial para os riachos escolhidos (observação pessoal), e a exótica *Psidium guajava* L., que vem sendo constantemente introduzida na região de estudo pela população local. *Psidium guajava* é originária da região tropical, principalmente sul da América Central e norte da América do Sul (Pereira et al., 2003; Gutiérrez et al., 2008), e apesar de sua ampla distribuição no Norte do Brasil, é considerada exótica na área de estudo (IAP, 2015). A escolha desta espécie foi baseada ainda em trabalhos que indicam que *P. guajava* apresenta elevado potencial invasor, dado estratégias alelopáticas que garantem seu estabelecimento (Sanches et al., 2005; Chapla & Campos, 2010; 2011) e a elevada capacidade de dispersão de suas sementes, que favorece a propagação por corredores ripários (Heleno et al., 2013). O investimento na produção de compostos alelopáticos pode contribuir para uma menor palatabilidade das folhas, afetando o uso deste detrito por fragmentadores e microrganismos decompositores, reduzindo conseqüentemente as taxas de decomposição foliar.

Folhas senescentes das duas espécies de plantas foram coletadas mensalmente de abril-julho de 2016, com auxílio de *litter traps* (2 m x 2 m; 1 cm de abertura) ancoradas às árvores (cerca de 2 m do chão) próximas umas das outras para evitar variações químicas

individuais associadas à diferenças edáficas e hidrológicas do ecossistema. As folhas foram secas a temperatura ambiente e armazenadas em caixas até posterior processamento. Com o objetivo de caracterizar as espécies quanto as propriedades físicas e químicas, subamostras de folhas ( $n = 3$  por espécie) foram maceradas e retidas em tela de 0,5 mm (Retsch MM 400, Haan, Alemanha) e tiveram determinadas suas concentrações de carbono (C) e nitrogênio (N) (IRMS Thermo Delta V advantage, Flash EA-1112 series; Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, EUA), fósforo (P; APHA, 1995), polifenóis totais e taninos (Graça et al., 2005) e lignina (Goering & Van Soest, 1970). Os resultados foram expressos em percentual de massa seca (% MS). Para cada cinco folhas de cada espécie de planta foram determinadas cinco medidas de dureza por folha ( $n = 25$  medidas por espécie) com auxílio de texturômetro (TA.XT Plus, Stable Micro Systems, Viena Court, Reino Unido), com resultados expressos como a massa (g) necessária para forçar uma agulha de ferro (7 mm<sup>2</sup> de superfície de contato) através da superfície foliar. A área foliar específica (AFE) foi determinada para três discos foliares (10 mm de diâmetro) por espécie, após secagem (60°C, 48h) e pesagem ( $\pm 0,01$  mg). Os resultados foram expressos em mm<sup>2</sup>mg<sup>-1</sup>.

#### 2.2.4 Desenho experimental

O experimento de decomposição ocorreu entre outubro e dezembro de 2016, com auxílio de *litter bags* de abertura de malha 10 mm (20 x 15 cm; Fig. 2), os quais permitem a entrada e estabelecimento dos diversos grupos de organismos decompositores (hifomicetos aquáticos e invertebrados bentônicos) e atende o objetivo de investigar o efeito da espécie exótica sobre a ação de toda a comunidade. Dado a variabilidade natural na abundância das espécies arbóreas no ambiente, e a fim de representar diferentes cenários de invasão, foram confeccionados *litter bags* com diferentes proporções das espécies nativa e exótica, além



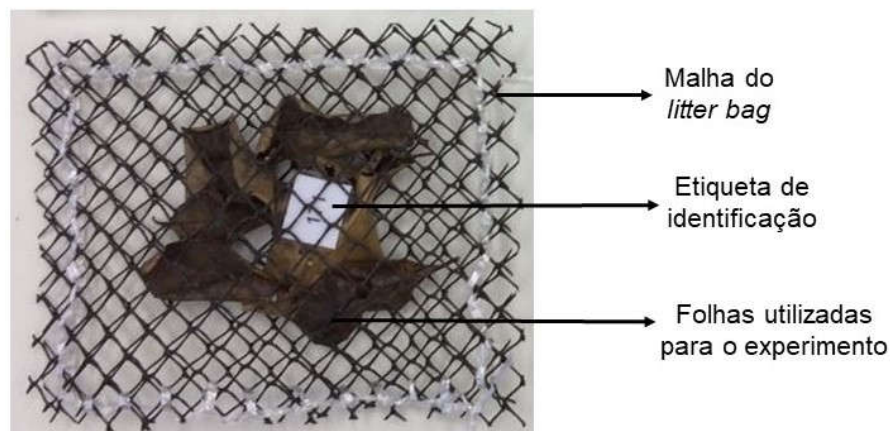
dos tratamentos individuais: 100E (100% exótica – 3 g), 75E/25N (75% exótica (2.25 g) + 25% nativa (0.75 g)), 50N/50E (50% de cada espécie – 1.5 g de cada), 75N/25E (75% nativa (2.25 g) + 25% exótica (0.75 g)) e 100N (100% nativa – 3g).

Na instalação do experimento, 12 *litter bags* por tratamento foram ancorados aos riachos e três *litterbags* foram retirados aleatoriamente após 15, 30, 45 e 60 dias de incubação (3 *litterbags* por tratamento x 4 tempos de retirada x 5 tratamentos x 3 riachos = 180 *litterbags* totais). Após cada tempo de retirada os *litter bags* foram acondicionados individualmente em sacos plásticos e transportados ao laboratório em caixas térmicas com gelo. As amostras permaneceram resfriadas a aproximadamente 4°C até processamento final, por um período máximo de 24 horas. Para correção do efeito do transporte e da manipulação, *litter bagsextras* (três por tratamento) foram conduzidos até o local do experimento e submersos, às margens dos riachos, por aproximadamente 10 min, retornados ao laboratório e processados como os demais. O peso seco (60 °C, 48 h) remanescente destas folhas no final do transporte e manipulação foi registrado e utilizado como fator de correção para todas as amostras.

Em laboratório as folhas de cada *litter bag* foram cuidadosamente lavadas com água destilada sobre uma peneira granulométrica (250 µm), para remoção de material fracamente aderido e retenção dos invertebrados bentônicos presentes em cada amostra (veja abaixo). Cada folha foi examinada sob microscópio estereoscópico para a remoção de possíveis organismos aderidos ao parênquima e, posteriormente, realizou-se a retirada de vários conjuntos de discos. Inicialmente, foram extraídos cinco discos (10 mm de diâmetro) de cada *litterbag* para obtenção da Massa Seca Livre de Cinzas (MSLC). Estes discos foram secos (60 °C, 48 h) e pesados em balança de precisão. Posteriormente, foram calcinados em mufla (500 °C, 4 h) e novamente pesados para obtenção do peso das cinzas. A MSLC foi

considerada como o peso seco dos discos excluindo o peso das cinzas e o valor final foi utilizado como fator de correção do peso de cinzas para cada *litterbag*. Discos foliares extras (10 mm de diâmetro) foram retirados para indução da produção de esporos pelos hifomicetos aquáticos, respeitando a porcentagem de cada espécie em cada tratamento. Dessa forma, para os tratamentos individuais (100E e 100N) retirou-se cinco discos por *litterbag* de diferentes folhas (para considerar a variação dentro de cada amostra); do tratamento 50N/50E retirou-se três discos de cada espécie; e dos tratamentos 75E/25N e 75N/25E retirou-se três discos da espécie com maior proporção e um disco da espécie com menor proporção.

Após retirada de todos os discos, o material restante das folhas foi seco (60 °C, 48 h) e pesado. Os discos utilizados para produção de esporos pelos hifomicetos aquáticos também foram secos (60 °C, 48 h) e pesados após o final da esporulação e o peso seco dos discos foi somado ao peso seco restante das folhas. A massa seca final de cada *litterbag* foi obtida pela diferença entre a massaseca inicial e a final, e os resultados foram expressos em percentual (%) de massa seca remanescente.



**Fig. 2** *Litter bag* de abertura de malha 10 mm (20 x 15 cm) utilizado no experimento de decomposição.

### 2.2.5 Produção de esporos pelos hifomicetos aquáticos

Os discos foliares foram incubados em *erlenmeyers* de 100 mL preenchidos com 40 mL de água destilada. Os *erlenmeyers* foram dispostos em agitadores orbitais (~100 rpm) por 48 h a 20 °C. Ao final do processo de esporulação as suspensões de esporos foram transferidas para tubos Falcon (50 mL), fixadas com 2 mL de formol 37% e armazenadas até posterior utilização. No momento da identificação foram adicionados 200 µL de Triton X-100 (0,5%), a amostra foi agitada com auxílio de barras magnéticas, para garantir a distribuição uniforme dos esporos e, por fim, uma alíquota entre 10 a 20 mL da suspensão (dependendo da densidade de esporos) foi retida em filtros de nitrato de celulose (25 mm de diâmetro, 5 µm de poro; Millipore SMWP, Millipore Corporation). Os filtros foram corados com corante azul de algodão 0,05% em ácido láctico 60% e os esporos foram contados e identificados em microscópio (Nikon ECLIPSE E200, 400x), de acordo com Graça et al.(2005) e Fiuza et al. (2017). As taxas de esporulação foram expressas em número de esporos liberados/mg de MS de folha/dia e a riqueza de espécies como número de espécies/amostra.

### 2.2.6 Invertebrados

As amostras provenientes da lavagem das folhas foram triadas e todos os indivíduos encontrados na triagem e no parênquima foliar foram armazenados em álcool 70% até posterior contagem e identificação. A identificação foi realizada até o nível de família, com o auxílio de chaves de identificação específicas (Pes et al., 2005; Mugnai et al., 2010; Segura et al., 2011; Hamada et al., 2014). Apenas aqueles indivíduos de baixa representatividade no processo de decomposição e com maior dificuldade na identificação foram mantidos a nível de grandes grupos (Gastropoda, Ostracoda, Bivalvia, Copepoda,

Hirudinea, Oligochaeta e Collembola). A riqueza de famílias foi expressa como número de famílias/amostra e a abundância total como número total de indivíduos/amostra.

Considerando que o processamento foliar é desempenhado por organismos funcionalmente adaptados, os invertebrados foram atribuídos aos seguintes grupos funcionais: coletores, filtradores, fragmentadores, raspadores e predadores. A maior parte das famílias foi classificada de acordo com Cummins et al. (2005), Tomanova et al. (2006) e Hamada et al. (2014). Cummins et al. (2005) avaliaram a estrutura trófica de invertebrados em riachos de Mata Atlântica na mesma região de estudo deste trabalho, permitindo comparações mais acuradas. As famílias pertencentes a Ordem Ephemeroptera foram classificadas de acordo com Baptista et al. (2006) e Shimano et al. (2012). A riqueza de grupos funcionais foi expressa como número de grupos funcionais/amostra e a abundância como número total de indivíduos/grupo funcional/amostra.

#### 2.2.7 Análise de dados

Na comparação entre as espécies de plantas nativa e exótica em relação as concentrações de C, N, P, polifenóis, taninos, lignina, e razão C:N, C:P e lignina:N, bem como aos valores de dureza foliar e AFE, utilizou-se ANOVA unifatorial.

A fração de massa seca remanescente (log-transformada) ao longo do tempo foi comparada entre os tratamentos por meio de ANCOVA (proporção das espécies nativa e exótica como fator categórico e o tempo como covariável), seguidos de teste de Tukey para comparações múltiplas. As taxas de processamento foliar ( $k/\text{dia}^{-1}$ ) foram calculadas para cada tratamento por meio de regressões lineares entre a fração de massa seca remanescente (log-transformada) e tempo do experimento (modelo exponencial negativo) com intercepto fixado na origem ( $a = 0$ ), de acordo com a seguinte equação:

$$M_t = M_0 * e^{-kt}$$

Onde  $M_t$  = massa (mg) no tempo  $t$  (dias),  $M_0$  = massa (mg) inicial,  $e$  = base do logaritmo Neperiano.

Devido a grande variação no número de indivíduos encontrados em cada *litter bag* (colocar a variação), o método da rarefação foi utilizado para calcular os valores de riqueza esperados em amostras com tamanhos padronizados (Gotelli & Colwell, 2001). As taxas de esporulação (log-transformada) e riqueza de espécie (log-transformada) dos hifomicetos aquáticos, bem como abundância total (log-transformada) e riqueza de famílias dos invertebrados foram comparadas entre os tratamentos por meio de ANOVA bifatorial (proporção das espécies nativa e exótica e tempo como fatores categóricos), seguidos de teste de Tukey para comparações múltiplas. Com o objetivo de testar se a estrutura das comunidades de hifomicetos aquáticos e de invertebrados (taxonômica e funcional) diferem entre os tratamentos foi aplicada PERMANOVA (Anderson, 2001; McArdle & Anderson, 2001). Foram utilizadas matrizes de dissimilaridade de Bray-Curtis, baseadas na taxa de esporulação específica dos hifomicetos e na abundância total e abundância por grupo funcional dos invertebrados, todos padronizados ( $\log(x+1)$ ). Teste par-a-par posterior foi utilizado quando detectadas diferenças significativas na PERMANOVA.

A normalidade (teste de Shapiro-Wilk) e homocedasticidade (teste de Levene) foram investigados e, quando necessário, as variáveis foram transformadas. As ANOVA's uni e bifatorial e ANCOVA foram conduzidas no STATISTICA 7.0<sup>®</sup>, enquanto a PERMANOVA no programa R (R Core Team, 2018), assumindo nível de significância de  $\alpha = 0,05$ .

## 2.3 RESULTADOS

### 2.3.1 Caracterização dos riachos

Durante o período do experimento os riachos apresentaram temperatura acima de 20°C, água bem oxigenada e pH levemente ácido (Tabela 1). As concentrações de nutrientes variaram de valores baixos a moderados, com exceção de nitrogênio total e nitrato no riacho 2, que foi caracterizado por concentrações elevadas, quando comparado a valores frequentemente observados para riachos Neotropicais (Tabela 1).

**Tabela 1.** Parâmetros físico-químicos e concentração de nutrientes (média  $\pm$  erro padrão) dos riachos utilizados durante o experimento de decomposição (outubro-dezembro de 2016).

Variáveis	Riacho 1	Riacho 2	Riacho 3
<i>Parâmetros físico-químicos (n = 15)</i>			
Temperatura (°C)	21,21 $\pm$ 0,28	22,85 $\pm$ 0,09	22,84 $\pm$ 0,13
Oxigênio dissolvido (%)	77,66 $\pm$ 0,88	82,31 $\pm$ 0,81	74,00 $\pm$ 1,08
Oxigênio dissolvido (mg/L)	6,91 $\pm$ 0,08	7,11 $\pm$ 0,08	6,37 $\pm$ 0,09
Ph	6,42 $\pm$ 0,04	6,28 $\pm$ 0,05	5,85 $\pm$ 0,08
Condutividade ( $\mu$ s/cm)	34,27 $\pm$ 0,19	40,90 $\pm$ 0,10	29,09 $\pm$ 0,22
Turbidez (UNT)	4,55 $\pm$ 0,34	0,72 $\pm$ 0,11	6,25 $\pm$ 1,28
Velocidade (m/s)	0,37 $\pm$ 0,02	0,45 $\pm$ 0,05	0,35 $\pm$ 0,04
Largura (m)	2,42 $\pm$ 0,09	2,01 $\pm$ 0,11	1,40 $\pm$ 0,07
Profundidade (cm)	21,93 $\pm$ 1,28	15,62 $\pm$ 1,19	13,18 $\pm$ 1,12
<i>Nutrientes (n = 5)</i>			
P total (mg/L <sup>-1</sup> )	0,057 $\pm$ 0,002	0,015 $\pm$ 0,000	0,016 $\pm$ 0,002
Ortofosfato (mg/L <sup>-1</sup> )	0,046 $\pm$ 0,006	0,014 $\pm$ 0,001	0,007 $\pm$ 0,001
N total (mg/L <sup>-1</sup> )	1,324 $\pm$ 0,031	2,734 $\pm$ 0,064	1,183 $\pm$ 0,030

Nitrato (mg/L <sup>-1</sup> )	0,180±0,023	2,428±0,095	0,151±0,013
Amônia (mg/L <sup>-1</sup> )	0,004±0,002	0,001±0,001	0,007±0,003

### 2.3.2 Caracterização física e química do detrito

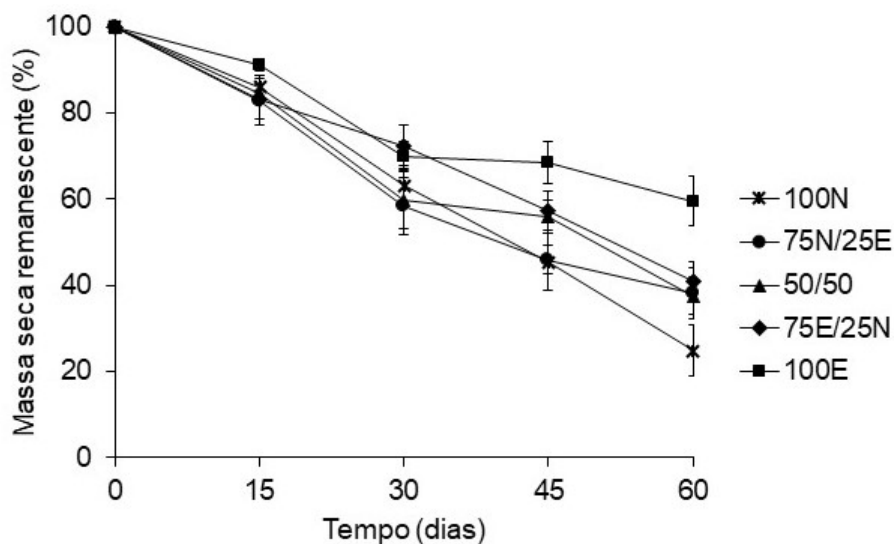
As folhas da espécie nativa *C. estrellensis* e da espécie exótica *P. guajava* diferiram significativamente nas suas características. As folhas da espécie nativa apresentaram maiores concentrações de C e N, maior razão C:P e menor razão lignina:N, enquanto a espécie exótica apresentou maior concentração de P e maior razão C:N (Tabela 2).

**Tabela 2.** Propriedades físicas e químicas (média ± erro padrão,  $n = 5$  para dureza foliar,  $n = 3$  para as demais variáveis) das folhas senescentes das espécies de plantas nativa e exótica utilizadas no experimento de decomposição (outubro-dezembro de 2016). MS = massa seca. Valores em negrito indicam diferenças significativas. Comparações entre as espécies foram feitas com ANOVA unifatorial.

Característica foliar	<i>C. estrellensis</i> (nativa)	<i>P. guajava</i> (exótica)	<i>p</i>
Carbono (% MS)	50,30 ± 0,38	47,48 ± 0,58	<b>0,015</b>
Nitrogênio (% MS)	1,50 ± 0,04	1,12 ± 0,02	<b>&lt;0,001</b>
Fósforo (% MS)	0,015 ± 0,002	0,055 ± 0,012	<b>0,031</b>
Carbono:nitrogênio (molar)	39,19 ± 1,31	49,49 ± 1,22	<b>0,004</b>
Carbono:fósforo (molar)	8401 ± 902	2377 ± 484	<b>0,004</b>
Lignina:nitrogênio (molar)	26,90 ± 0,77	35,57 ± 1,00	<b>0,002</b>
Polifenóis (% MS)	5,08 ± 0,79	5,69 ± 0,85	0,621
Taninos (% MS)	1,16 ± 0,02	1,25 ± 0,08	0,330
Lignina (% MS)	40,29 ± 0,37	39,83 ± 1,21	0,733
Dureza foliar (g)	503,81 ± 78,41	401,19 ± 21,76	0,242
Área foliar específica (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> )	7,06 ± 1,25	6,79 ± 0,97	0,871

### 2.3.3 Processamento da matéria orgânica

A massa remanescente caiu exponencialmente ao longo do período do experimento, exceto para o tratamento 100E, que estabilizou após 30 dias de incubação. Ao final do experimento, o tratamento 100N apresentou, em média, apenas 25% de massa remanescente, seguidos de 38% para 75N/25E e 50N/50E, 41% para 75E/25N, e 60% para 100E (Fig. 3).



**Fig. 3** Massa seca remanescente (%) associada aos tratamentos com diferentes porcentagens de espécies de plantas nativa e exótica durante experimento de decomposição por 60 dias. Valores representam a média  $\pm$  erro padrão ( $n = 9$ ). 100N - 100% nativa; 75N/25E - 75% nativa, 25% exótica; 50N/50E - 50% de cada espécie; 75E/25N - 75% exótica, 25% nativa; 100E - 100% exótica.

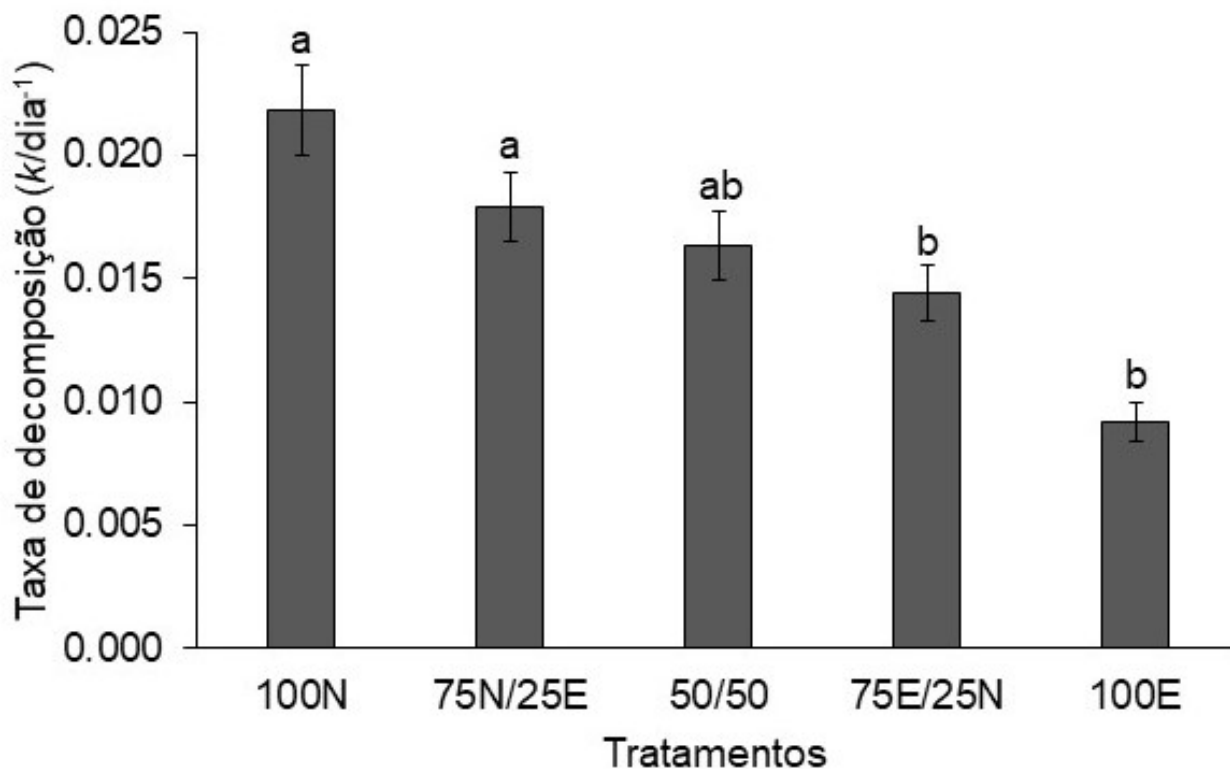
As taxas de decomposição ( $k/dia^{-1}$ ) variaram de 0,009 a 0,022 por dia e foram afetadas pela presença da planta exótica, visto que diferiram significativamente entre os tratamentos (ANCOVA,  $p = 0,004$ ; Tabela 3; Fig. 4), sendo progressivamente menores



quanto maior a porcentagem de espécie exótica no tratamento (teste de Tukey,  $p = 0,002$ ; Fig. 4).

**Tabela 3.** Resultados da ANCOVA executada sob a fração de massa seca remanescente (log-transformada) ao longo do tempo associadas aos tratamentos com diferentes porcentagens de espécies de plantas nativa e exótica durante experimento de decomposição por 60 dias. Valores em negrito indicam diferenças significativas. GL = grau de liberdade

Efeito	GL	F	<i>p</i>
Intercepto	1	1,966	0,163
Tempo	1	112,295	<b>&lt;0,001</b>
Tratamento	4	3,996	<b>0,004</b>
Erro	171		



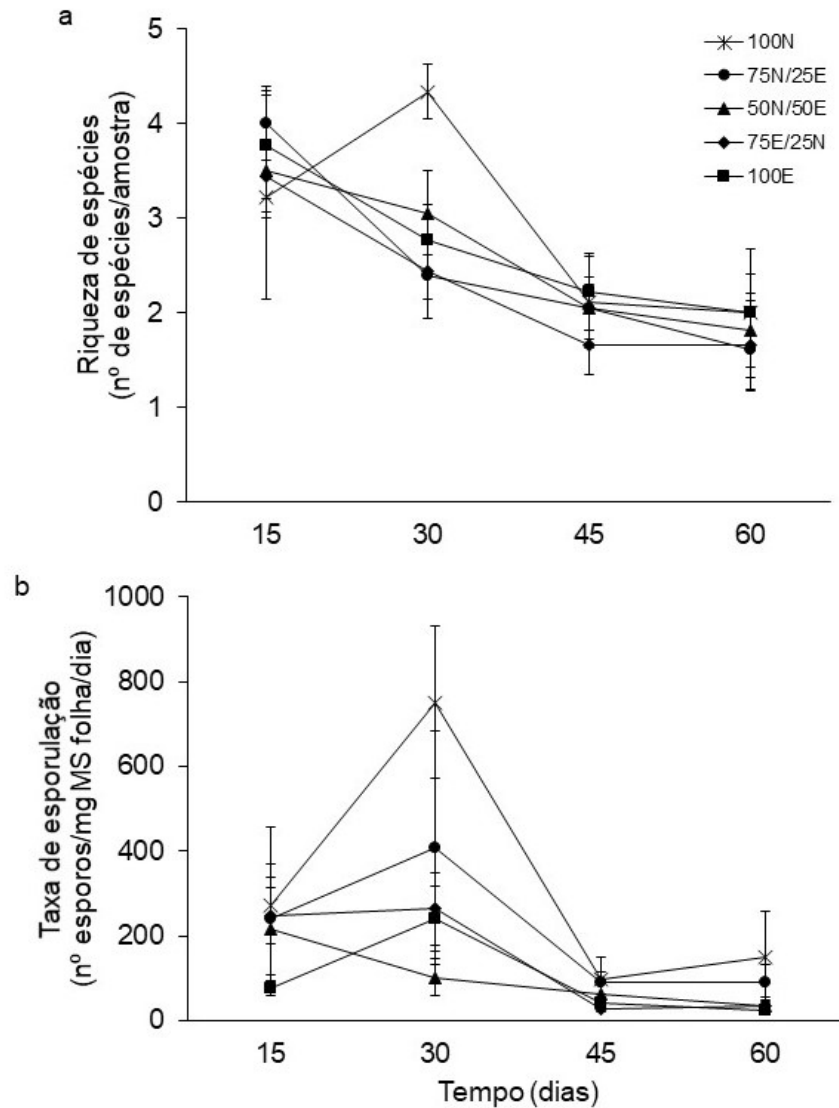
**Fig. 4** Taxas de decomposição ( $k/dia^{-1}$ ) associadas aos tratamentos com diferentes porcentagens de espécies de plantas nativa e exótica durante experimento de decomposição por 60 dias. Valores representam a média  $\pm$  erro padrão. Letras diferentes indicam diferença significativa no teste de Tukey ( $p < 0,05$ ). 100N - 100% nativa ( $R^2 = 0,75$ ); 75N/25E - 75% nativa, 25% exótica ( $R^2 = 0,67$ ); 50N/50E - 50% de cada espécie ( $R^2 = 0,66$ ); 75E/25N - 75% exótica, 25% nativa ( $R^2 = 0,73$ ); 100E - 100% exótica ( $R^2 = 0,63$ ).

#### 2.3.4 Hifomicetos aquáticos

Foram registradas 27 espécies de hifomicetos aquáticos, que variaram de 13 a 22 espécies entre os tratamentos, ao longo do experimento. O número de espécies por amostra diminuiu ao longo do período de incubação, com exceção do tratamento 100N que apresentou seu valor máximo aos 30 dias de submersão (Fig. 5a). A riqueza de hifomicetos foi significativamente afetada pelo tempo (ANOVA bifatorial,  $p < 0,001$ ), sendo os valores

aos 15 e 30 dias significativamente maiores do que aqueles verificados para os 45 e 60 dias (teste de Tukey,  $p < 0,001$ ; Fig. 5a). Por outro lado, a riqueza de espécies não foi afetada pela presença da planta exótica (ANOVA bifatorial,  $p = 0,577$ ), nem pela interação presença da espécie exótica x tempo (ANOVA bifatorial,  $p = 0,626$ ; Tabela 4).

Constatou-se uma média de 25 a 751 esporos por mg/folha/dia, apresentando valores máximos aos 30 dias de incubação (principalmente para os tratamentos com maior porcentagem da espécie nativa), após o qual decresceram e mantiveram-se relativamente estáveis até o final do experimento (Fig. 5b). Semelhante a riqueza de espécies, as taxas de esporulação variaram com tempo de submersão (ANOVA bifatorial,  $p < 0,001$ ), sendo significativamente maiores nos períodos iniciais do experimento (15 e 30 dias de submersão) (teste de Tukey,  $p < 0,001$ ; Fig. 5b). As taxas de esporulação não foram significativamente afetadas pela presença da exótica (ANOVA bifatorial,  $p = 0,285$ ), bem como na interação com o tempo (ANOVA bifatorial,  $p = 0,241$ ; Tabela 4).



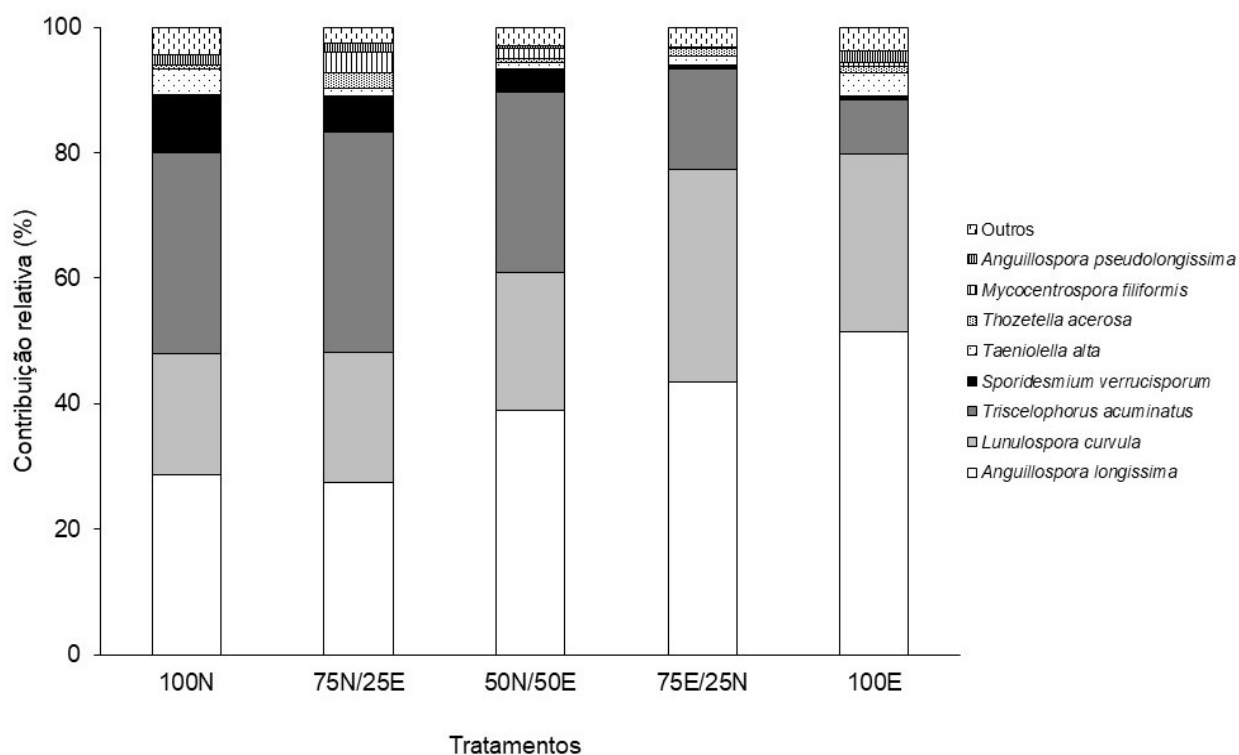
**Fig. 5** Riqueza de espécies (a) e taxa de esporulação (b) dos hifomicetos aquáticos associados aos tratamentos com diferentes porcentagens de espécies de plantas nativa e exótica durante experimento de decomposição por 60 dias. Valores representam a média  $\pm$  erro padrão ( $n = 9$ ). 100N - 100% nativa; 75N/25E - 75% nativa, 25% exótica; 50N/50E - 50% de cada espécie; 75E/25N - 75% exótica, 25% nativa; 100E - 100% exótica.

**Tabela 4.** Resultados das ANOVA's bifatoriais executadas para riqueza de espécies (log-transformada) e taxa de esporulação (log-transformada) dos hifomicetos aquáticos associados aos tratamentos com diferentes porcentagens de espécies de plantas nativa e exótica durante experimento de decomposição por 60 dias. Valores em negrito indicam diferenças significativas. GL = grau de liberdade

Efeito	GL	Riqueza de espécies		Taxa de esporulação	
		F	<i>p</i>	F	<i>P</i>
Intercepto	1	422,98	< <b>0,001</b>	1271,17	< <b>0,001</b>
Tempo	3	11,65	< <b>0,001</b>	14,87	< <b>0,001</b>
Tratamento	4	0,72	0,577	1,26	0,285
Tempo*Tratamento	12	0,82	0,626	1,27	0,241
Erro	146				

As maiores taxas de esporulação foram registradas para as espécies *Anguillospora longissima* (Sacc. & P. Syd.) Ingold, *Lunulospora curvula* Ingold e *Triscelophorus acuminatus* Nawawi, que juntas contribuíram com aproximadamente 87% dos esporos produzidos entre todos os tratamentos (38%, 25% e 24%, respectivamente) (Fig. 6; APÊNDICE A - Tabela S1). Os tratamentos com maior porcentagem da vegetação nativa foram dominados por *T. acuminatus* (100N = 32% e 75N/25E = 35%), seguidos de *A. longissima* (100N = 29% e 75N/25E = 27%). Para o tratamento 50N/50E e naqueles com maiores concentrações da planta exótica, observou-se resultado inverso, sendo estes dominados por *A. longissima* (50N/50E = 39%, 75E/25N = 43% e 100E = 51%), seguidos de *T. acuminatus* (50N/50E = 29%, 75E/25N = 16% e 100E = 8%). Não foi possível estabelecer relação direta com a contribuição de *L. curvula*, que variou de 19% a 34% entre os tratamentos (Fig. 6; APÊNDICE A - Tabela S1).

A estrutura da comunidade dos hifomicetos aquáticos diferiu significativamente entre os tratamentos (PERMANOVA,  $p = 0,001$ ; Tabela 5). No teste par-a-par posteriori, observou-se que, de maneira geral, a estrutura da comunidade nos tratamentos com maior porcentagem da espécie nativa diferiu significativamente daqueles com maior porcentagem da espécie exótica (Fig. 6; Tabela 5).



**Fig. 6** Contribuição relativa (%) dos hifomicetos aquáticos (baseado nas taxas de esporulação) associados aos tratamentos com diferentes porcentagens de espécies de plantas nativa e exótica durante experimento de decomposição por 60 dias. Outros: espécies que contribuíram com menos de 1% para a produção total de esporos. 100N - 100% nativa; 75N/25E - 75% nativa, 25% exótica; 50N/50E - 50% de cada espécie; 75E/25N - 75% exótica, 25% nativa; 100E - 100% exótica.

**Tabela 5.** Resultados da PERMANOVA executada para avaliar a estrutura da comunidade dos hifomicetos aquáticos (baseado nas taxas de esporulação) associados aos tratamentos com diferentes porcentagens de espécies de plantas nativa e exótica durante experimento de decomposição por 60 dias. Valores em negrito indicam diferenças significativas. GL = grau de liberdade

Efeito	GL	F	<i>P</i>
Tratamento	4	2,78	<b>0,001</b>
Resíduos	161		
Total	165		
<i>Testes par-a-par</i>			
100E x 75E/25N	1	1,10	0,324
Resíduos	67		
Total	68		
100E x 50N/50E	1	2,00	<b>0,016</b>
Resíduos	67		
Total	68		
100E x 75N/25E	1	3,88	<b>0,001</b>
Resíduos	67		
Total	68		
100E x 100N	1	4,35	<b>0,001</b>
Resíduos	67		
Total	68		
75E/25N x 50N/50E	1	0,99	0,430
Resíduos	67		

Total	68		
75E/25N x 75N/25E	1	2,29	<b>0,004</b>
Resíduos	67		
Total	68		
75E/25N x 100N	1	2,74	<b>0,003</b>
Resíduos	67		
Total	68		
50N/50E x 75N/25E	1	0,80	0,678
Resíduos	67		
Total	68		
50N/50E x 100N	1	2,23	<b>0,009</b>
Resíduos	67		
Total	68		
100N x 75N/25E	1	1,67	<b>0,049</b>
Resíduos	67		
Total	68		

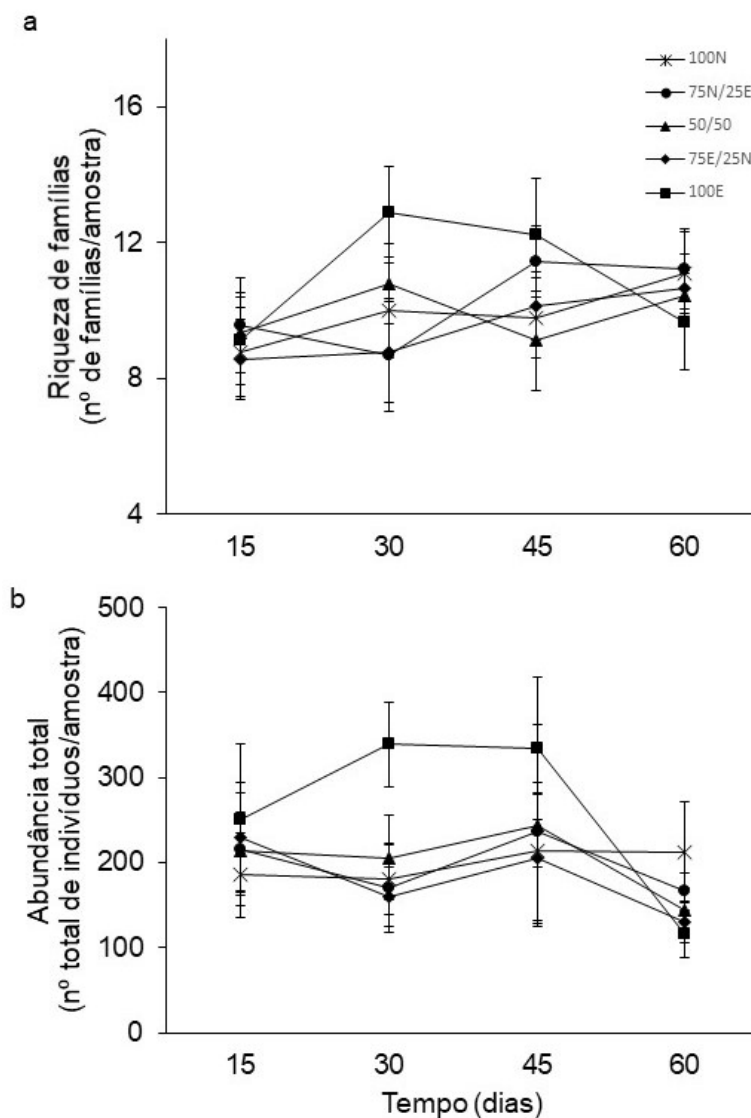
---

### 2.3.5 Invertebrados

Foram identificados 37.349 organismos, distribuídos em 50 famílias, que variaram de 35 a 45 famílias entre os tratamentos. Tanto a riqueza de famílias (Fig. 7a), quanto a abundância total (Fig. 7b) foram maiores para o tratamento 100E até o 45º dia, após o qual os valores decrescem, permanecendo menores que nos demais tratamentos até o final do experimento. Para os demais tratamentos, riqueza e abundância permaneceram relativamente estáveis ao longo de todo o período de incubação. Entretanto, nem a riqueza



de famílias, nem a abundância total diferiram significativamente entre os tratamentos (ANOVA bifatorial, riqueza:  $p = 0,588$ ; abundância:  $p = 0,412$ ), entre os períodos de retirada dos *litterbags* submersos (ANOVA bifatorial, riqueza:  $p = 0,203$ ; abundância:  $p = 0,108$ ) ou na interação com o tempo (ANOVA bifatorial, riqueza:  $p = 0,647$ ; abundância:  $p = 0,858$ ; Tabela 6).



**Fig. 7** Riqueza de famílias (a) e abundância total (b) dos invertebrados bentônicos associados aos tratamentos com diferentes porcentagens de espécies de plantas nativa e exótica durante experimento de decomposição por 60 dias. Valores representam a média  $\pm$

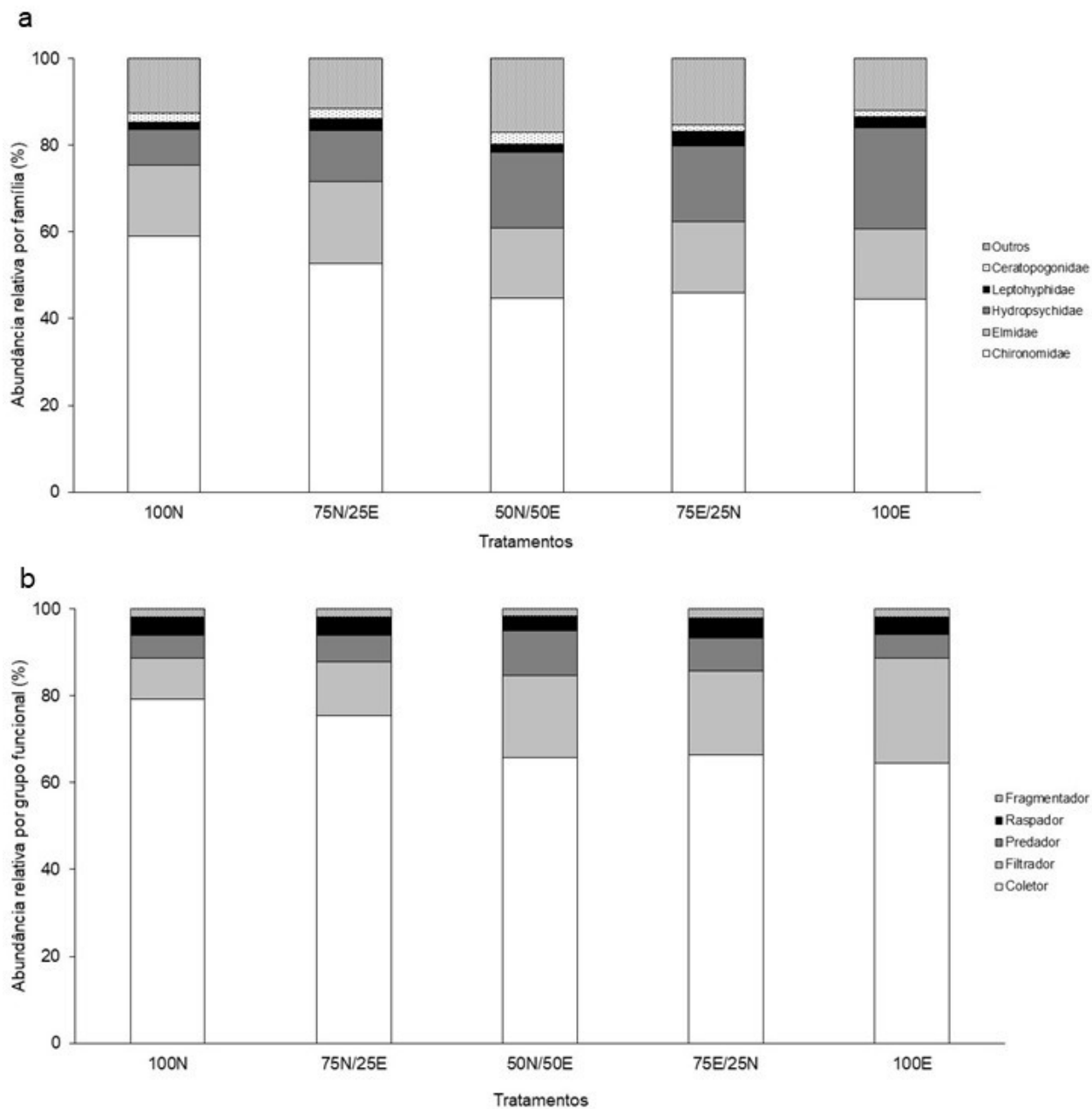
erro padrão ( $n = 9$ ). 100N - 100% nativa; 75N/25E - 75% nativa, 25% exótica; 50N/50E - 50% de cada espécie; 75E/25N - 75% exótica, 25% nativa; 100E - 100% exótica.

**Tabela 6.** Resultados das ANOVA's bifatoriais executadas para riqueza de famílias e abundância total (log-transformada) dos invertebrados associados aos tratamentos com diferentes porcentagens de espécies de plantas nativa e exótica durante experimento de decomposição por 60 dias. Valores em negrito indicam diferenças significativas. GL = grau de liberdade

Efeito	GL	Riqueza de famílias		Abundância total	
		F	<i>P</i>	F	<i>p</i>
Intercepto	1	1235,74	<b>&lt;0,001</b>	235,16	<b>&lt;0,001</b>
Tempo	3	1,55	0,203	2,06	0,108
Tratamento	4	0,70	0,588	0,99	0,412
Tempo*Tratamento	12	0,80	0,647	0,57	0,858
Erro	160				

As comunidades de invertebrados bentônicos foram caracterizadas por indivíduos da família Chironomidae (45–59% da abundância relativa entre todos os tratamentos), seguidos da família Elmidae, nos tratamentos com maior porcentagem da vegetação nativa (100N = 16% e 75N/25E = 19%) e da família Hydropsychidae no tratamento 50N/50E (17%) e naqueles com maior porcentagem da exótica (75E/25N = 18% e 100E = 23%) (Fig. 8a; APÊNDICE B - Tabela S2). A estrutura taxonômica da comunidade de invertebrados não foi afetada significativamente pela presença da exótica (PERMANOVA,  $p = 0,701$ ) (Fig. 8a; Tabela 7).

Em relação aos grupos funcionais, a maior parte dos invertebrados foi representada por organismos coletores (45–59% da abundância total entre os tratamentos), seguidos por filtradores (9–24%) e predadores (5–10%) (Fig. 8b; APÊNDICE B - Tabela S2). Entre os coletores, 68–75% dos organismos identificados pertenceram a Chironomidae, seguidos de Elmidae (21–25%). Entre os filtradores, 87–97% pertenceram a família Hydropsychidae (APÊNDICE B - Tabela S2). Entre os predadores, 21–40% pertenceram a família Ceratopogonidae (APÊNDICE B - Tabela S2). O grupo dos fragmentadores apresentou a menor contribuição entre os tratamentos (~2%), sendo representado por poucos indivíduos das famílias Calamoceratidae, Leptoceratidae, Odontoceridae e Sericostomatidae (APÊNDICE B - Tabela S2). A estrutura funcional dos invertebrados também não diferiu significativamente entre os tratamentos (PERMANOVA,  $p = 0,466$ ) (Fig. 8b; Tabela 7).



**Fig. 8** Abundância relativa (%) dos invertebrados bentônicos por família (a) e por grupo funcional (b) associados aos tratamentos com diferentes porcentagens de espécies de plantas nativa e exótica durante experimento de decomposição por 60 dias. Outros: famílias que contribuíram com menos de 2% da abundância relativa total. 100N - 100% nativa; 75N/25E - 75% nativa, 25% exótica; 50N/50E - 50% de cada espécie; 75E/25N - 75% exótica, 25% nativa; 100E - 100% exótica.

**Tabela 7.** Resultados da PERMANOVA executada para avaliar a estrutura taxonômica e funcional (log(x+1)-transformados) da comunidade dos invertebrados associados aos tratamentos com diferentes porcentagens de espécies de plantas nativa e exótica durante experimento de decomposição por 60 dias. GL = grau de liberdade

Efeito	GL	F	<i>p</i>
<i>Estrutura taxonômica</i>			
Tratamento	4	0,81	0,701
Resíduos	175		
Total	179		
<i>Estrutura funcional</i>			
Tratamento	4	0,99	0,466
Resíduos	175		
Total	179		

## 2.4 DISCUSSÃO

Apesar das inúmeras evidências de que as espécies exóticas alteram os processos ecossistêmicos em ambientes aquáticos (Ferreira et al., 2016; Kennedy & El-Sabaawi, 2017), até onde se sabe, poucos estudos têm investigado as possíveis relações abundância-impacto nos experimentos de decomposição (Gonçalves & Canhoto, 2009; Swan et al., 2009). Constatou-se que a presença da espécie exótica *P. guajava* tem potencial de alterar o funcionamento ecossistêmico por meio da redução das taxas de decomposição, o que suporta a hipótese do trabalho. Entretanto, ao contrário do predito, o efeito sobre os organismos decompositores diferiu entre os grupos avaliados.

Como observado, as taxas de decomposição foram progressivamente menores quanto maior a proporção da espécie de planta exótica nos tratamentos, apesar da aparente

reduzida influência dos invertebrados. Considerando isso, as taxas de decomposição parecem estar diretamente associadas a atividade decompositora dos hifomicetos aquáticos e às características intrínsecas dos detritos. Apesar das concentrações semelhantes de compostos estruturais e inibitórios da colonização biológica, notou-se que as folhas da nativa *C. estrellensis* apresentaram maiores concentrações iniciais de N e menores razões lignina:N e C:N. Estes fatores têm sido indicados como os principais responsáveis pelas taxas de decomposição, por favorecerem a colonização e atividade microbiana (Mathuriau & Chauvet, 2002; Hladyz et al., 2009; Muto et al., 2011; Ferreira et al., 2012; Garcia et al., 2012; Talbot & Treseder, 2012; Roberts et al., 2016), além de facilitarem a lixiviação de compostos solúveis e a abrasão (Gonçalves et al., 2012), acelerando conseqüentemente a perda de peso pelo detrito. Dessa forma, as menores concentrações de nutrientes e os maiores valores de razão lignina:N em *P. guajava* contribuíram para as menores taxas de decomposição registradas nos tratamentos com maior proporção da exótica, por limitarem a atividade dos hifomicetos aquáticos. Reduções nas taxas de decomposição entre diferentes espécies, como consequência de alterações na comunidade dos hifomicetos aquáticos, têm sido frequentemente verificadas (Pérez et al., 2014; Gomes et al., 2016), corroborando a influência da qualidade nutricional do detrito sobre a colonização e atividade dos decompositores aquáticos.

A riqueza de espécies e as taxas de esporulação dos hifomicetos aquáticos não foram significativamente afetadas pela presença da exótica, apesar dos valores ligeiramente maiores para os tratamentos com maior porcentagem de espécie nativa. Por outro lado, o efeito significativo verificado para o tempo de submersão está de acordo com o observado na literatura, caracterizado por maior atividade microbiana nas fases iniciais e intermediárias do processamento (Mathuriau & Chauvet, 2002; Pérez et al., 2014; Krevs et

al., 2017; Pérez et al., 2018), quando o detrito ainda apresenta quantidades significativas de nutrientes e compostos de fácil solubilização, essenciais para o desenvolvimento dos hifomicetos aquáticos, seja para produção de micélio ou formação de esporos. Com o decorrer do processamento e solubilização de moléculas lábeis (açúcares simples ou nutrientes), passam a predominar compostos estruturais (lignina e celulose) de difícil degradação, resultando em colonização seletiva que limita as espécies capazes de permanecer e utilizar o substrato (Güsewell & Gessner, 2009; Encalada et al., 2010) reduzindo, conseqüentemente, a riqueza e atividade reprodutiva dos fungos.

Apesar da ausência de efeitos na riqueza e taxas de esporulação, a estrutura taxonômica da comunidade dos hifomicetos aquáticos foi afetada pela presença da espécie exótica. Essa diferença foi caracterizada principalmente pela maior ocorrência de *T. acuminatus* nos tratamentos com maior porcentagem de nativa e de *A. longissima* naqueles com maior porcentagem de exótica, resultado que pode ser atribuído ao fato dos fungos apresentarem especificidade por determinados substratos (Laitung & Chauvet, 2005). Diversos autores têm demonstrado que os fungos possuem diferentes eficiências enzimáticas (Bisht, 2013) e requerimentos nutricionais (Danger et al., 2016; Brose et al., 2017) que, em conjunto, afetam a estrutura e atividade da comunidade e, conseqüentemente, as taxas de decomposição. Embora evidências apontem para elevada redundância funcional entre as comunidades microbianas (Allison & Martiny, 2008; Ferreira et al., 2017; Pérez et al., 2018), isto não parece ter ocorrido neste experimento, visto que a redução progressiva das taxas de decomposição foi acompanhada por mudanças na estrutura das comunidades de hifomicetos aquáticos entre os tratamentos.

Mudanças na composição ou estrutura das comunidades de hifomicetos aquáticos, bem como diferenças na composição física e química dos detritos, afetam diretamente os

invertebrados, uma vez, que estes são capazes de selecionar diferentes espécies de fungos e de substratos (Arsuffi & Suberkropp, 1988; Bärlocher & Brendelberger, 2004; Lecerf et al., 2005). Entretanto, aparentemente os invertebrados utilizaram os dois substratos de maneira semelhante, visto que nenhum dos atributos (riqueza de famílias, abundância total e estrutura taxonômica e funcional da comunidade) diferiu significativamente entre os tratamentos. Acredita-se que estes resultados possam ser atribuídos a três principais fatores.

Primeiramente, considerando a caracterização física e química dos detritos, as espécies nativa e exótica diferiram na concentração de nutrientes (C, N e P), o que é um fator importante na colonização pelos invertebrados (Rincón & Martínez, 2006; Hladyz et al., 2009; Tank et al., 2007). As duas espécies apresentaram, no entanto, semelhantes concentrações de lignina e de dureza foliar, que parecem ter maior relevância na ocorrência dos invertebrados, pois uma elevada dureza pode dificultar ou mesmo impedir a ação de fragmentação sobre o detrito (Li et al., 2009; Roberts et al., 2016; Kiffer et al., 2018). Sendo assim, a similaridade entre os substratos na concentração de compostos estruturais e dureza pode explicar a semelhante ocorrência e atividade dos invertebrados, prevenindo possíveis alterações na estrutura da comunidade, seja taxonômica ou funcionalmente. Ademais, sabe-se que invertebrados em ambientes tropicais coexistem com detritos de qualidade nutricional variada, incluindo diversas espécies com reduzida palatabilidade, nativas ou não (Bastian et al., 2007). Desta forma, invertebrados em ambientes tropicais seriam menos afetados pela presença de exóticas, que representam apenas uma porção do alimento ingerido, enquanto podem se locomover por diferentes bancos de detritos em busca de substratos mais palatáveis (Rowe & Richardson, 2001; Boyero et al., 2011; Boyero et al., 2012a). Por fim, nota-se que a estrutura funcional da comunidade foi caracterizada por indivíduos coletores (notadamente Chironomidae), além de reduzida



abundância de fragmentadores (convencionalmente reconhecidos como o principal grupo responsável pelo processamento da matéria orgânica), resultado comumente registrado para ambientes tropicais (Mathuriau & Chauvet, 2002; Boyero et al., 2012b; Martins et al., 2015), onde a decomposição microbiana parece predominar (Bruder et al., 2014; Alvim et al., 2015). Isto corrobora o conceito de que o detrito pode ser utilizado de várias formas pelos invertebrados ao longo do processamento, seja para fixação, reprodução, construção de abrigos ou obtenção de outros recursos alimentares que não necessariamente fragmentos das folhas (Moretti et al., 2009; Boyero, 2011). Dessa forma, a comunidade se mantém relativamente estável ao longo do tempo, impedindo alterações significativas na estrutura da mesma. Resultados semelhantes foram encontrados por outros autores (Larrañaga et al., 2006; Rezende et al., 2010; Hladyz et al., 2011; Boyero et al., 2012a; Gonçalves et al., 2012; Medina-Villar et al., 2015; Fogelman et al., 2018), que apontam que o efeito das espécies exóticas sobre os invertebrados pode ser dependente e variável, de acordo com características específicas dos organismos, substratos e sistemas avaliados, bem como da interação entre fatores.

Apesar de não ser possível verificar efeitos significativos sobre a estrutura da comunidade dos invertebrados, isto não significa que a presença da espécie exótica não afete outros parâmetros, como o *fitness* e *performance* dos indivíduos. Por exemplo, experimentos de preferência alimentar tem indicado redução nas taxas de crescimento ou sobrevivência e mudanças comportamentais de fragmentadores, quando alimentados com folhas de espécies exóticas (Going & Dudley, 2008; Davies & Boulton, 2009; Casotti et al., 2015; Correa-Araneda et al., 2017; Kiffer et al., 2018). A longo prazo, tais efeitos podem alterar drasticamente as populações de fragmentadores nos riachos invadidos por espécies exóticas, modificando conseqüentemente o funcionamento ecossistêmico.

## 2.5 CONCLUSÃO

Conclui-se que a exótica *P. guajava* tem o potencial de alterar o processamento da matéria orgânica em riachos de cabeceira, por meio de modificações na estrutura da comunidade de hifomicetos aquáticos e redução das taxas de decomposição. Entretanto, os efeitos se tornam significativos apenas a partir de uma abundância intermediária da exótica (tratamento 50N/50E), indicando que: 1) medidas de manejo e controle devem ser executadas nos estágios iniciais do processo de invasão, quando técnicas de remoção requerem esforços menores e são menos custosas e, 2) que a manutenção de espécies nativas na vegetação ripária pode minimizar os efeitos negativos das espécies exóticas, principalmente se as nativas forem espécies chave para o funcionamento do sistema avaliado ou representarem substrato de elevada qualidade nutricional. Sugere-se ainda, a execução de estudos adicionais que objetivem avaliar o impacto de espécies exóticas sobre a *performance* dos organismos aquáticos, através de medidas de consumo alimentar e/ou crescimento corporal, por exemplo, complementando medidas clássicas de estrutura de comunidade. Por fim, ressalta-se a importância de se considerar as relações abundância-impacto em trabalhos futuros, visto que tais informações podem auxiliar na tomada de medidas eficientes, direcionando esforços e recursos para os problemas mais urgentes.

## REFERÊNCIAS

Abelho, M., Graça, M.A.S., 1996. Effects of eucalyptus afforestation on leaf litter dynamics and macroinvertebrate community structure of streams in Central Portugal. *Hydrobiologia* 234, 195–204.

- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M, Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Z.* 22, 711–728.
- Alvim, E.A.C.C., Medeiros, A.O., Rezende, R.S., Gonçalves Jr., J.F., 2015. Leaf breakdown in a natural open tropical stream. *J Limnol* 74, 248–260.
- Allison, S.D., Martiny, J.B.H., 2008. Resistance, resilience, and redundancy in microbial communities. *PNAS* 105, 11512-11519.
- Anderson, M.J., 2001. A new method for non-parametricmultivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 35, 32–46.
- APHA, 1995. Standard methods for the examination of water and wastewater. Am. Public Health Assoc. APHA Wash, DC USA.
- Arsuffi, T.L., Suberkropp, K., 1988. Effects of fungal mycelia andenzymatically degraded leaves on feeding and performance of caddisfly (Trichoptera) larvae. *J N Am BentholSoc* 7, 205–211.
- Baptista, D.F., Buss, D.F., Dias, L.G., Nessimian, J.L., Silva, E.R., Moraes Neto, A.H.A., Carvalho, S.N., Oliveira, M.A., Andrade, L.R., 2006. Functional feeding groups of Brazilian Ephemeroptera nymphs: ultrastructure of mouthparts. *Ann Limnol–Int J Lim* 42, 87-96.
- Bärlocher, F., Brendelberger, H., 2004. Clearance of aquatichyphomycete spores by a benthic suspension feeder.*Limnol Oceanogr* 49, 2292–2296.
- Bastian, M., Boyero, L., Jackes, B., Pearson, R.G., 2007. Leaf litter diversity and shredder preferences in an Australian tropical rainforest stream. *Journal of Tropical Ecology* 23, 219–229.
- Bisht, S., 2013. Growth responses of aquatic hyphomycetes to different sources of carbon and nitrogen. *J Appl Nat Sci* 5, 313–317.

Bottollier-Curtet, M., Charcosset, J.Y., Planty-Tabacchi, A.M., Tabacchi, E., 2011. Degradation of native and exotic riparian plant leaf litter in a floodplain pond. *Freshwater Biol* 56, 1798–1810.

Boyero, L., Pearson, R.G., Dudgeon, D., Graça, M.A.S., Gessner, M.O., Albariño, R.J., Ferreira, V., Yule, C.M., Boulton, A.J., Arunachalam, M., Callisto, M., Chauvet, E., Ramírez, A., Chará, J., Moretti, M.S., Gonçalves Jr., J.F., Helson, J.E., Chará-Serna, A.M., Encalada, A.C., Davies, J.N., Lamothe, S., Cornejo, A., Castela, J., Li, A.O.Y., Buria, L.M., Villanueva, V.D., Zúñiga, M.C., Pringle, C.M., 2011. Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. *Ecology* 92, 1839–1848.

Boyero, L., 2011. Expression of a behaviourally mediated morphology in response to different predators. *Ecol Res* 26, 1065–1070.

Boyero, L., Barmuta, L.A., Ratnarajah, L., Schmidt, K., Pearson, R.G., 2012a. Effects of exotic riparian vegetation on leaf breakdown by shredders: a tropical–temperate comparison. *Freshw Sci* 31, 296–303.

Boyero, L., Pearson, R.G., Dudgeon, D., Ferreira, V., Graca, M.A.S., Gessner, M.O., Boulton, A.J., Chauvet, E., Yule, C.M., Albariño, R.J., Ramírez, A., Helson, J.E., Callisto, M., Arunachalam, M., Chará, J., Figueroa, R., Mathooko, J.M., Goncalves, Jr., J.F., Moretti, M.S., Chará-Serna, A.M., Davies, J.N., Encalada, A., Lamothe, S., Buria, L.M., Castela, J., Cornejo, A., Li, A.O.Y., M'erimba, C., Villanueva, V.D., Zúñiga, M.D.C., Swan, C.M., Barmuta, L.A., 2012b. Global patterns of stream detritivore distribution: implications for biodiversity loss in changing climates. *Glob Ecol Biogeogr* 21, 134–141.

Brosed, M., Jabiol, J., Gessner, M.O., 2017. Nutrient stoichiometry of aquatic hyphomycetes: Interstrain variation and ergosterol conversion factors. *Fungal Ecol* 29, 96–102.

- Bruder, A., Schindler, M.H., Moretti, M.S., Gessner, M.O., 2014. Litterdecomposition in a temperate and a tropical stream: The effects of species mixing litter quality and shredders. *Freshwater Biol* 59, 438–449.
- Campos, J.B., Romagnolo, M.B., Souza, M.C., 2000. Structure, composition and spatial distribution of tree species in a Remnant of the Semi-Deciduous Seasonal Alluvial Forest of the Upper Paraná River Floodplain. *Braz Arch Biol Technol* 43, 185-194.
- Casas, J.J., Larrañaga, A., Menéndez, M., Pozo, J.M., Basaguren, J.A., Martínez, A.A., Pérez, J.A., González, J.M., Mollá, S., Casado, C., Descals, E., Roblas, N., Lópezgonzález, J.A., Valenzuela, J.L., 2013. Leaf litter decomposition of native and introduced tree species of contrasting quality in headwater streams: How does the regional setting matter? *Sci Total Environ* 458-460, 197–208.
- Casotti, C.G., Kiffer, W.P., Moretti, M.S., 2015. Leaf traits induce the feeding preference of a shredder of the genus *Triplectides kolenati*, 1859 (Trichoptera) in an Atlantic Forest stream, Brazil: a test with native and exotic leaves. *Aquat Insects* 36, 43–52.
- Catford, J.A., Baumgartner, J.B., Vesk, P.A., White, M., Buckley, Y.M., McCarthy, M.A., 2016. Disentangling the four demographic dimensions of species invasiveness. *J Ecol* 104, 1745–1758.
- Chapla, T.E., Campos, J.B., 2010. Allelopathic evidence in exotic guava (*Psidium guajava* L.). *Braz Arch Biol Technol* 53, 1359-1362.
- Chapla, T.E., Campos, J.B., 2011. Soil seed bank during succession at an abandoned pasture in the upper Paraná river-floodplain, Brazil. *Acta Sci Biol Sci* 33, 59-69.
- Chytrý, M., Maskell, L.C., Pino, J., Pyšek, P., Vilà, M., Font, X., Smart, S.M., 2008. Habitat invasions by alien plants: a quantitative comparison between Mediterranean, subcontinental and oceanic regions of Europe. *J Appl Ecol* 45, 448–458.

- Correa-Araneda, F., Boyero, L., Figueroa, R., Sánchez, C., Abdala, R., Ruiz-García, A., Graça, M.A.S. 2015. Joint effects of climate warming and exotic litter (*Eucalyptus globulus* Labill.) on stream detritivore fitness and litter breakdown. *Aquat Sci* 77, 197–205.
- Correa-Araneda, F., Basaguren, A., Abdala-Díaz, R.T., Tonin, A.M., Boyero, L., 2017. Resource allocation tradeoffs in caddisflies facing multiple stressors. *Ecology and Evolution* 7, 5103–5110.
- Danger, M., Gessner, M.O., Bärlocher, F., 2016. Ecological stoichiometry of aquatic fungi: current knowledge and perspectives. *Fungal Ecol* 19, 100–111.
- Davies, J.N., Boulton, A.J., 2009. Great house, poor food: effects of exotic leaf litter on shredder densities and caddisfly growth in 6 subtropical Australian streams. *J N Am Benthol Soc* 28, 491–503.
- Djukic, I., et al. 2018. Early stage litter decomposition across biomes. *Sci Total Environ* 628 – 629, 1369-1394.
- Ehrenfeld, J.G., 2010. Ecosystem consequences of biological invasions. *Annu Rev Ecol Syst* 41, 59–80.
- Encalada, A.C., Calles, J., Ferreira, V., Canhoto, C.M., Graça, M.A.S., 2010. Riparian land use and the relationship between the benthos and litter decomposition in tropical montane streams. *Freshwater Biol* 55, 1719–1733.
- Fernandes, L.A., Ribeiro, C.M.M., 2015. Evolution and palaeoenvironment of the Bauru Basin (Upper Cretaceous, Brazil). *J South Am Earth Sci* 61, 71-90.
- Ferreira, V., Encalada, A.C., Graça, M.A.S., 2012. Effects of litter diversity on decomposition and biological colonization of submerged litter in temperate and tropical streams. *Freshwater Sci* 31, 945–962.

- Ferreira, V., Chauvet, E., Canhoto, C., 2015. Effects of experimental warming, litter species, and presence of macroinvertebrates on litter decomposition and associated decomposers in a temperate mountain stream. *Can J Fish Aquat Sci* 72, 206–216.
- Ferreira, V., Koricheva, J., Pozo, J., Graça, M.A.S., 2016. A meta-analysis on the effects of changes in the composition of native forests on litter decomposition in streams. *For Ecol Manage* 364, 27–38.
- Ferreira, V., Faustino, H., Raposeiro, P.M., Gonçalves, V., 2017. Replacement of native forests by conifer plantations affects fungal decomposer community structure but not litter decomposition in Atlantic island streams. *For Ecol Manage* 389, 323–33.
- Fiori, L.F., Cionek, V.M., Sacramento, P.A., Benedito, E., 2016. Dynamics of leaf fall from riparian vegetation and the accumulation in benthic stock in Neotropical streams. *Rev Árvore* 40, 89–96.
- Fiuza, P.O., Cantillo-Pérez, T., Gulis, V., Gusmão, L.F.P., 2017. Ingoldian fungi of Brazil: some new records and a review including a checklist and a key. *Phytotaxa* 306, 171–200.
- Fogelman, K.J., Bilger, M.D., Holt, J.R., Matlaga, D.P., 2018. Decomposition and benthic macroinvertebrate communities of exotic Japanese knotweed (*Fallopia japonica*) and American sycamore (*Platanus occidentalis*) detritus within the Susquehanna River. *J Freshwater Ecol* 33, 299–310.
- Frainer, A., Jabiol, J., Gessner, M.O., Bruder, A., Chauvet, E., McKie, B.G., 2015. Stoichiometric imbalances between detritus and detritivores are related to shifts in ecosystem functioning. *Oikos* 125, 861–871.
- Futoshii, N., Swanson, F.J., Wondzell, S.M., 2000. Disturbance regimes of stream and riparian systems—a disturbance-cascade perspective. *Hydrological Process* 14, 2849–2860.

- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez, M.I., Vilá, M., 2016. Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biol* 22, 151–163.
- García, L., Richardson, J.S., Pardo, I., 2012. Leaf quality influences invertebrate colonization and drift in a temperate rainforest stream. *Can J Fish Aquat Sci* 69, 1663–1673.
- Gessner, M.O., Chauvet, E., Dobson, M., 1999. A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos* 85, 377–384.
- Gessner, M.O., Swan, C.M., Dang, C.K., McKie, B.G., Bardgett, R.D., Wall, D.H., Hättenschwiler, S., 2010. Diversity meets decomposition. *Trends Ecol Evol* 25:372–80.
- Goering, H.K., Van Soest, P.J., 1970. Forage fiber analysis (apparatus, reagents, procedures and some applications). *Agricultural handbook*, USA.
- Going, B.M., Dudley, T.L., 2008. Invasive riparian plant litter alters aquatic insect growth. *Biol Invasions* 10, 1041–51.
- Gomes, P.P., Medeiros, A.O., Gonçalves Jr., J.F., 2016. The replacement of native plants by exotic species may affect the colonization and reproduction of aquatic hyphomycetes. *Limnologica*, 59, 124-130.
- Gonçalves, A.L., Canhoto, C., 2009. Decomposition of eucalypt and alder mixtures: responses to variation in evenness. *Fundam Appl Limnol* 173/174, 293-303.
- Gonçalves Jr., J.F., Rezende, R.S., Martins, N.M., Gregório, R.S., 2012. Leaf breakdown in an atlantic rain forest stream. *Austral Ecol* 37, 807–815.
- Graça, M.A.S., Bärlocher, F., Gessner, M.O., 2005. *Methods to study litter decomposition. A practical guide.* Springer, The Netherlands.



- Graça, M.A.S., Ferreira, V., Canhoto, C., Encalada, A.C., Guerrero-Bolaño, F., Wantzen, K.M., Boyero, L., 2015. A conceptual model of litter breakdown in low orderstreams. *Int Rev Hydrobiol* 100, 1–12.
- Güsewell, S., Gessner, M.O., 2009. N: P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. *Funct Ecol* 23, 211–219.
- Gutiérrez, R.M.P., Mitchell, S., Solis, R.V., 2008. *Psidium guajava*: A review of its traditional uses, phytochemistry and pharmacology. *J Ethnopharmacol* 117, 1-27.
- Hamada, N., Nessimian, J.L., Querino, R.B., 2014. *Insetos aquáticos na Amazônia brasileira: taxonomia, biologia e ecologia*. Manaus: Editora do INPA.
- Hauer, F.R., Lamberti, G.A., 2007. *Methods in stream ecology*, 2nd ed. Academic Press, San Diego.
- Heleno, R.H., Olesen, J.M., Nogales, M., Vargas, P., Traveset, A., 2013. Seed dispersal networks in the Galápagos and the consequences of alien plant invasions. *Proc R Soc B* 280, 20122112.
- Hisabae, M., Sone, S., Inoue, M., 2011. Breakdown and macroinvertebrate colonization of needle and leaf litter in conifer plantation streams in Shikoku, southwestern Japan. *J Forest Res* 16, 108–115.
- Hladyz, S., Gessner, M.O., Giller, P.S., Pozo, J., Woodward, G., 2009. Resource quality and stoichiometric constraints on stream ecosystem functioning. *Freshw Biol* 54, 957–70.
- Hladyz, S., Abjörnsson, K., Giller, P.S., Woodward, G., 2011. Impacts of an aggressive riparian invader community structure and ecosystem functioning in stream food webs. *J Appl Ecol* 48, 443–452.
- Hood, W.G., Naiman, R.J., 2000. Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. *Plant Ecol* 148, 105–114.

Instituto Ambiental do Paraná, 2015. Portaria IAP N<sup>a</sup> 058, de 15 de Abril de 2015. <http://www.iap.pr.gov.br/arquivos/File/2015/ListainvasorasPRcorrigida2015.pdf>. (acessado em 19/03/2018).

Kennedy, K.T.M., El-Sabaawi, R.W., 2017. A global meta-analysis of exotic versus native leaf decay instream ecosystems. *Freshwater Biol* 62, 977–989.

Kiffer Jr, W.P., Mendes, F., Casotti, C.G., Costa, L.C., Moretti, M.S., 2018. Exotic *Eucalyptus* leaves are preferred over tougher native species but affect the growth and survival of shredders in an Atlantic Forest stream (Brazil). *PlosOne* 13, e0190743.

Kominoski, J.S., Follstad Shah, J.J., Canhoto, C., Fischer, D.G., Giling, D., González, E., Griffiths, N.A., Larrañaga, A., LeRoy, C.J., Mineau, M.M., McElarney, Y.R., Shirley, S.M., Swan, C.M., Tiegs, S.D., 2013. Forecasting functional implications of global changes in riparian plant communities. *Front Ecol Environ* 11, 423–432.

Krevš, A., Kučinskienė, A., Mačkinitė, R., Manusadžianas, L., 2017. Microbial colonization and decomposition of invasive and native leaf litter in the littoral zone of lakes of different trophic state. *Limnologica* 67, 54–63.

Kuglerova, L., García, L., Pardo, I., Mottiar, Y., Richardson, J.S., 2017. Does leaf litter from invasive plants contribute the same support of a stream ecosystem function as native vegetation? *Ecosphere* 8, 1–18.

Lacan, I., Resh, V.H., McBride, J., 2010. Similar breakdown rates and benthic macroinvertebrate assemblages on native and *Eucalyptus globulus* leaf litter in Californian streams. *Freshwater Biol* 55, 739–752.

Laitung, B., Chauvet, E., 2005. Vegetation diversity increases species richness of leaf decaying fungal communities in woodland streams. *Archiv Für Hydrobiologie* 164, 217–235.

- Larrañaga, A., Larrañaga, S., Basaguren, A., Elozegi, A., and Pozo, J. 2006. Assessing impact of eucalyptus plantations on benthic macroinvertebrate communities by a litter exclusion experiment. *Ann Limnol Int J Limnol* 42, 1–8.
- Lecerf, A., Dobson, M., Dang, C.K., Chauvet, E., 2005. Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia* 146, 432–442.
- Li, A.O.Y., Ng, L.C.Y., Dudgeon, D., 2009. Effects of leaf toughness and nitrogen content on litter breakdown and macroinvertebrates in a tropical stream. *Aquat Sci* 71, 80–93.
- López-Rojo, N., Martínez, A., Pérez, J., Basaguren, A., Pozo, J., Boyero, L., 2018. Leaf traits drive plant diversity effects on litter decomposition and FPOM production in streams. *PlosOne* 13, e0198243.
- Martínez, A., Larrañaga, A., Pérez, J., Basaguren, A., Pozo, J., 2013. Leaf-litter quality effects on stream ecosystem functioning: a comparison among five species. *Fundam Appl Limnol* 183, 239–248.
- Martins, R.T., Melo, A.S., Gonçalves Jr., J.F., Hamada, N., 2015. Leaf-litter breakdown in urban streams of Central Amazonia: direct and indirect effects of physical, chemical, and biological factors. *Freshw Sci* 34, 716–726.
- Mathuriau, C., Chauvet, E., 2002. Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *J N Am Benthol Soc* 21, 384–396.
- McArdle, B.H., Anderson, M.J., 2001. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82, 290–297.
- McNeish, R.E., Benbow, M.E., McEwan, R.W., 2012. Riparian forest invasion by a terrestrial shrub (*Lonicera maackii*) impacts aquatic biota and organic matter processing in headwater streams. *Biol Invasions* 14, 1881–1893.

- Medina-Villar, S., Alonso, A., Aldana, B.R.V., Pérez-Corona, E., Castro-Díez, P., 2015. Decomposition and biological colonization of native and exotic leaf litter in a Central Spain stream. *Limnetica* 34, 293-310.
- Menéndez, M., Descals, E., Riera, T., Moya, O., 2011. Leaf litter breakdown in Mediterranean streams: effect of dissolved inorganic nutrients. *Hydrobiologia* 669, 143-155.
- Merrit, R.W., Cummins, K.W., 1996. An introduction to the Aquatic Insects of North America, 3th ed. Kendall/Hunt, Iowa.
- Moretti, M.S., Loyola, R.D., Becker, B., Callisto, M., 2009. Leaf abundance and phenolic concentrations codetermine the selection of case-building materials by *Phylloicus* sp. (Trichoptera, Calamoceratidae). *Hydrobiologia* 630, 199-206.
- Mugnai, R., Nessimian, J.L., Baptista, D.F., 2010. Manual de identificação de invertebrados aquáticos do estado do Rio de Janeiro. Technical Books Editora, Rio de Janeiro.
- Muto, E.A., Kreutzweiser, D.P., Sibley, P.K., 2011. Overwinter decomposition and associated macroinvertebrate communities of three deciduous leaf species in forest streams on the Canadian Boreal Shield. *Hydrobiologia* 658, 111–126.
- Pereira, F.M., Carvalho, C.A., Nachtigal, J.C., 2003. Século XXI: nova cultivar de goiabeira de dupla finalidade. *Rev Bras Frutic* 25, 498-500.
- Pérez, J., Galán, J., Descals, E., Pozo, J., 2014. Effects of fungal inocula and habitat conditions on alder and eucalyptus leaf litter decomposition in streams of northern Spain. *Microb Ecol* 67, 245-255.
- Pérez, J., Martínez, A., Descals, E., Pozo, J., 2018. Responses of aquatic hyphomycetes to temperature and nutrient availability: a cross-transplantation experiment. *Microb Ecol* 76, 328-339.

- Perkins, D.M., Reiss, J., Yvon-Durocher, G., Woodward, G., 2010. Global changes and food webs in running waters. *Hydrobiologia* 657, 181–198.
- Pes, A.M.O., Hamada, N., Nessimian, J.L., 2005. Chaves de identificação de larvas para famílias de gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. *Ver Bras Entomol* 49, 181-204.
- Planty-Tabacchi, A.M., Tabacchi, E., Naiman, R.J., Deferrari, D., Décamps, H., 1996. Invasibility of species-rich communities in riparian zones. *Conserv Biol* 10, 598–607.
- R Developmental Core Team. 2018. R: a language and environment to statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rezende, R.S., Gonçalves Jr., J.F., Petrucio, M.M., 2010. Leaf breakdown and invertebrate colonization of *Eucalyptus grandis* (Myrtaceae) and *Hirtella glandulosa* (Chrysobalanaceae) in two Neotropical lakes. *Acta Limnol Bras* 22, 23-34.
- Rezende, R.S., Leite, G.F.M., Ramos, K., Torres, I., Tonin, A.M., Gonçalves Jr., J.F., 2018. Effects of litter size and quality on processing by decomposers in a tropical savannah stream. *Biotropica* 50, 578–585.
- Ricciardi, A., Hoopes, M.F., Marchetti, M.P., Lockwood, J.L., 2013. Progress toward understanding the ecological impacts of nonnative species. *Ecol Monogr* 83, 263–282.
- Richardson, D.M., Holmes, P.A., Esler, K.J., Galatowitsch, S.M., Stromberg, J.C., Kirkman, S.P., Pysek, P., Hobbs, R.J. 2007. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity Distrib* 13, 126–139.
- Rincón, J., Martínez, I., 2006. Food quality and feeding preferences of *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae). *J North Am Benthol Soc* 25, 209–215.

- Roberts, M., Strauch, A.M., Wiegner, T., Mackenzie, R.M., 2016. Leaf litter breakdown of native and exotic tree species in two hawaiian streams that differ in flow. *Pacific Sci* 70, 209–222.
- Rowe, L., Richardson, J.S., 2001. Community responses to experimental food depletion: resource tracking by stream invertebrates. *Oecologia* 129, 473–480.
- Sanches, N.R., Cortez, D.A.G., Schiavini, M.S., Nakamura, C.V., Dias-Filho, B.P., 2005. An evaluation of antibacterial activities of *Psidium guajava*(L.). *Braz Arch Biol Technol* 48, 429-436.
- Segura, M.O., Valente-Neto, F., Fonseca-Gessner, A.A., 2011. Family level key to aquatic Coleoptera (Insecta) of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotrop* 11, 392-412.
- Sofaer, H.R., Jarnevich, C.S., Pearse, I.S., 2018. The relationship between invader abundance and impact. *Ecosphere* 9, 1-18.
- Strahler, A.N., 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans Am Geophys Union* 38, 913-920.
- Swan, C.M., Gluth, M.A., Horne, C.L., 2009. Leaf litter species evenness influences nonadditive breakdown in a headwater stream. *Ecology* 90, 1650-1658.
- Talbot, J.M., Treseder, K.K., 2012. Interactions among lignin, cellulose, and nitrogen drive litter chemistry–decay relationships. *Ecology* 93, 345–354.
- Tank, J.L., Bernot, M.J., Rosi-Marshall, E.J., 2007. Nitrogen limitation and uptake, in: Hauer, F.R., Lamberti, G.A. (Eds.), *Methods in stream ecology*. Academic Press, San Diego, pp. 213–238.
- Tank, J.L., Rosi-Marshall, E.J., Griffiths, N.A., Entekin, S.A., Stephen, M.L., 2010. A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *J N Am Benthol Soc* 29, 118–146.

- Tomanova, S., Goitia, E., Helesic, J., 2006. Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in Neotropical streams. *Hydrobiologia* 556, 251-264.
- Vilá, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarosík, V., Maron, J.L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., Pyšek, P., 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters* 14, 702–708.
- Wallace, J.B., Eggert, S.L., Meyer, J.L., Webster, J.R., 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* 277, 102–104.
- Yokomizo, H., Possingham, H.P., Thomas, M.B., Buckley, Y.M., 2009. Managing the impact of invasive species: the value of knowing the density–impact curve. *Ecological Applications* 19, 376–386.

### 3 Efeitos da qualidade nutricional do detrito sobre a decomposição microbiana em riachos tropicais

#### RESUMO

Compreender os fatores que controlam o funcionamento de ambientes aquáticos tem se tornado tema central na ecologia, sendo os riachos de cabeceira considerados como sistemas modelo para avaliações. Nestes ambientes, o processamento da matéria orgânica alóctone é a principal fonte de energia. Assim, modificações na composição de espécies da vegetação ripária podem afetar os processos ecossistêmicos por alterarem, principalmente, a quantidade e qualidade da matéria orgânica que atinge os riachos. Em ambientes tropicais, onde a abundância de invertebrados fragmentadores é reduzida, a decomposição microbiana tende a prevalecer. Entretanto, informações a respeito da contribuição relativa dos grupos envolvidos e dos fatores que controlam e afetam suas atividades, ainda são escassas. Avaliou-se o efeito da qualidade nutricional do detrito e do estágio de decomposição sobre a colonização e atividade de bactérias e hifomicetos aquáticos, com auxílio de *litter bags*, utilizando três espécies de plantas de características físicas e químicas distintas. A contribuição dos hifomicetos aquáticos foi maior nos estágios iniciais do processamento, sendo progressivamente substituídos pelas bactérias nos tempos finais. Tanto a abundância bacteriana, quanto a atividade dos hifomicetos aquáticos foram maiores para o detrito mais palatável, o que culminou nas maiores taxas de decomposição para o mesmo. Conclui-se que a qualidade nutricional do detrito afeta diretamente as comunidades microbianas e, conseqüentemente, as taxas de decomposição. Isto indica que pequenas alterações na vegetação ripária podem potencialmente afetar o funcionamento desses ambientes, ameaçando a biodiversidade aquática e a qualidade da água.

**Palavras-chave:** bactérias; funcionamento ecossistêmico; hifomicetos aquáticos; vegetação ripária.



## **Effects of leaf litter nutritional quality on microbial decomposition in tropical streams**

### ***ABSTRACT***

Understanding the factors that control the functioning of aquatic environments has become a central theme in ecology, and headwaters are model systems for assessments. In these environments, the allochthonous organic matter processing is the main energy source. Thus, changes in the composition of riparian vegetation species can affect the ecosystem processes because they alter mainly the quantity and quality of the organic matter that reaches the streambed. In tropical systems, where the abundance of shredder invertebrates is reduced, microbial decomposition tends to dominate. However, information about the relative contribution of groups involved and the factors that control and affect their activities are still scarce. We aimed to evaluate the effect of leaf litter nutritional quality and the decomposition stage on the colonization and activity of bacteria and aquatic hyphomycetes with litter bags, using three plant species with different physical and chemical characteristics. Aquatic hyphomycetes contribution was higher in the initial stages of processing, being progressively replaced by bacteria in the final stages. Both bacterial and aquatic hyphomycetes abundance and activity were higher for the more palatable leaf litter, which culminated in the higher decomposition rates for the same plant species. We can conclude that the leaf litter nutritional quality directly affects the microbial communities and, consequently, the decomposition rates. Small changes in riparian vegetation can potentially affect the ecosystem functioning, threatening aquatic biodiversity and water quality.

***Keywords:*** aquatic hyphomycetes; bacteria; ecosystem functioning; riparian vegetation.

### 3. 1 INTRODUÇÃO

Os fatores que controlam o funcionamento e a produtividade de ambientes aquáticos tem se tornado tema central em estudos ecológicos. Riachos de cabeceira heterotróficos representam sistemas modelo para o entendimento destes fatores, devido às fortes interações e dependência do ambiente terrestre adjacente (Lamberti et al., 2010; Lisboa et al., 2015). O processamento e transformação da matéria orgânica particulada grossa (MOPG – especialmente folhas) em particulada fina (MOPF), constitui a principal fonte de energia para as teias alimentares nesses ambientes (Wallace et al., 1997; Gessner et al., 2010; Fiori et al., 2016), sendo este processo influenciado por uma série de características dos riachos que, em contrapartida, são afetadas pelas condições das bacias de drenagem circundantes (Emilson et al., 2017). Modificações na composição de espécies da vegetação ripária, tais como invasões biológicas ou substituições induzidas (i.e., derrubada de florestas nativas para cultivo de espécies de interesse comercial e/ou estabelecimento de assentamentos urbanos), estão entre impactos recorrentes inflingidos às florestas ripárias de outras regiões do planeta (Trumbore et al., 2015; Prävälíe, 2018). Estas modificações afetam, principalmente, a quantidade e qualidade da matéria orgânica que atinge os riachos, devido a diferenças químicas, físicas e/ou fenológicas das diversas espécies de plantas que compõem a matriz vegetativa (Tank et al., 2010; Kominoski et al., 2013; Kuglerová et al., 2017). Uma vez que os organismos aquáticos são diretamente influenciados pelas características dos substratos, é crucial compreender as relações entre a qualidade nutricional do detrito e os decompositores, principalmente em um cenário de constantes perturbações. Tais interações podem determinar a colonização, atividade e estrutura das comunidades decompositoras e, conseqüentemente, a ciclagem de nutrientes e o funcionamento ecossistêmico (Hladyzet al., 2009; Ferreira et al., 2015a; Gomes et al., 2016).

Invertebrados fragmentadores são convencionalmente considerados como os principais responsáveis pela decomposição da matéria orgânica em riachos de cabeceira, dada sua capacidade em fragmentar grandes porções do detrito (Encalada et al., 2010; Tank et al., 2010). Porém, estudos prévios têm relatado reduzida abundância desse grupo funcional em ambientes tropicais (Boyero et al., 2012b; Martins et al., 2015), onde muitas vezes prevalece a decomposição microbiana desempenhada por bactérias e hifomicetos

aquáticos (Li et al., 2009; Boyero et al., 2012b; Bruder et al., 2014; Handa et al., 2014; Alvim et al., 2015; Tenkiano et al., 2017). Assim como os invertebrados fragmentadores, os microrganismos também são favorecidos em substratos de elevada qualidade nutricional. Um maior suprimento de nitrogênio e fósforo, por exemplo, pode estimular o crescimento e a reprodução microbiana (García et al., 2012; Talbot et al., 2012; Roberts et al., 2016), enquanto a toxicidade conferida por elevadas concentrações de compostos fenólicos pode suprimir o desenvolvimento dos microrganismos (Constabel et al., 2014).

Hifomicetos aquáticos são frequentemente considerados o principal grupo de microrganismos decompositores, pois sua biomassa geralmente excede a bacteriana em experimentos de decomposição (Hieber & Gessner, 2002; Pascoal & Cássio, 2004; Duarte et al., 2010). Ainda, os fungos apresentariam menor demanda nutricional, dado o reduzido metabolismo basal (Danger et al., 2016) e maior produção e diversidade de enzimas degradativas do que as bactérias (Romaní et al., 2006; Güsewell & Gessner, 2009), conferindo-lhes maior capacidade decompositora. Por outro lado, algumas evidências sugerem que as bactérias também seriam capazes de degradar e/ou catabolizar lignina e sub-produtos do metabolismo fúngico (Bugg et al., 2011; Bani et al., 2018), além de suprimir ou mesmo favorecer a atividade fúngica devido a produtos de seu próprio metabolismo (Gulis & Suberkropp, 2003a; Mille-Lindblom & Tranvik, 2003), indicando que este grupo não deveria ser negligenciado em estudos de decomposição.

Devido a característica de produzirem hifas filamentosas, que penetram o parênquima foliar facilitando sua degradação (Baldy et al., 1995; Baschien et al., 2009), os hifomicetos aquáticos predominariam nos estágios iniciais da decomposição, mesmo em elevadas concentrações de compostos refratários. Por outro lado, as bactérias, que permanecem superficialmente aderidas ao substrato (Baldy et al., 1995), prevaleceriam nos estágios finais, se beneficiando das modificações na matriz foliar e de compostos liberados pelo metabolismo fúngico (Allan, 1995; Baschien et al., 2009; Duarte et al., 2010; Artigas et al., 2011). Assim, informações a respeito das comunidades microbianas e suas atribuições no processamento da matéria orgânica em ambientes aquáticos permanecem inconclusivas, dificultando nossa capacidade de compreensão sobre o funcionamento e dinâmica desses ambientes (Emilson et al., 2017).

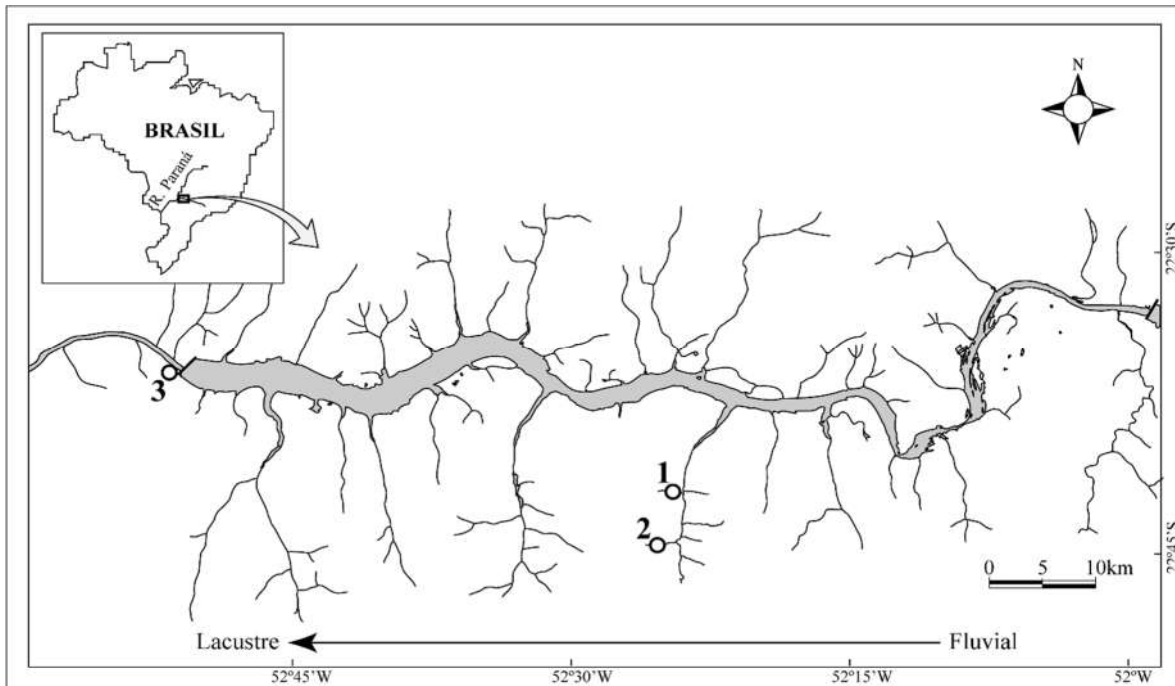
Sendo assim, considerando que a decomposição microbiana é resultado da ação combinada de fungos e bactérias, é importante elucidar a contribuição relativa dos grupos envolvidos, as interações entre eles durante o processamento, bem como os fatores que controlam e afetam suas atividades. Esclarecer as relações entre as características do substrato e a atividade e estrutura das comunidades microbianas, por exemplo, tem se tornado cada vez mais relevante, no que diz respeito ao entendimento de como impactos recentes tem afetado as teias alimentares e o funcionamento de ecossistemas aquáticos. Desta forma, o objetivo deste estudo foi avaliar como a qualidade nutricional do detrito afeta a colonização e atividade microbiana, bem como investigar as dinâmicas das comunidades de bactérias e hifomicetos aquáticos, durante os diferentes estágios da decomposição em riachos de cabeceira. Acredita-se que a qualidade nutricional do detrito determina a colonização, atividade e estrutura das comunidades microbianas e, conseqüentemente, as taxas de decomposição. Para tanto, testou-se as seguintes hipóteses: 1) a colonização e atividade de bactérias e hifomicetos aquáticos e, conseqüentemente as taxas de decomposição, serão maiores quanto maior a qualidade nutricional do detrito e, 2) a colonização e atividade dos hifomicetos aquáticos serão maiores nos estágios iniciais do processamento, e a estrutura das comunidades será afetada pelo estágio de decomposição; enquanto a colonização por bactérias será progressivamente maior nos estágios finais.

## **3.2 MÉTODOS**

### *3.2.1 Área de estudo*

O experimento de decomposição foi executado em três riachos de 1ª ordem (Strahler, 1957) localizados na região Sul do Brasil (22° 43' 05"S/52° 25' 15"W; 22° 46' 08"S/52° 26' 42"W; 22° 36' 09''S/52° 52' 54''W)(Fig. 1). Os riachos pertencem a Formação Arenito Caiuá, delimitada por rochas sedimentares (Fernandes et al., 2015) e estão inseridos no bioma Mata Atlântica, unidade fitogeográfica Floresta Estacional Semi-Decidual (Campos et al., 2000). O clima da região é do tipo Cfa com verões quentes de acordo com classificação de Köppen, com média anual de temperatura entre 20 e 22°C e precipitação anual média entre 1300 e 1600 mm (Alvares et al., 2013). A escolha dos

riachos baseou-se nas condições de preservação das bacias de drenagem, sendo selecionados os que apresentaram mais de 50% de cobertura vegetal, com o objetivo de reduzir os efeitos adicionais de impactos antrópicos comuns na região, como agricultura e pecuária.



**Fig. 1** Localização da área de estudo e dos riachos utilizados no experimento de decomposição (pontos 1, 2 e 3) na região Noroeste do Paraná, Brasil.

### 3.2.2 Caracterização dos riachos

Para caracterização limnológica dos ambientes, na instalação do experimento e durante todas as amostragens, foram tomadas as seguintes medidas: temperatura da água (°C), concentração de oxigênio dissolvido (% e mg/L), pH, condutividade elétrica ( $\mu\text{s}/\text{cm}$ ) e turbidez (NTU) ( $n = 15$  por variável), com auxílio de termômetro analógico, oxímetro digital portátil (YSI® 550A), potenciômetros digitais portáteis (Digimed®) e turbidímetro digital portátil (LaMote®), respectivamente. Para a caracterização física, determinou-se a profundidade (cm), largura do canal (m) e velocidade (m/s) com auxílio de trena e fluxômetro (General Oceanics) ( $n = 15$  por variável). Para avaliar a composição química da

água, aproximadamente 1 litro de água de cada riacho foi coletada em garrafas esterilizadas, mantidas resfriadas, filtradas em filtros de fibra de vidro (47 mm de diâmetro, 1.2 µm de poro; Whatman GF/C) e analisadas quanto aos nutrientes totais (fósforo e nitrogênio) e dissolvidos (ortofosfato –  $\text{PO}_4^{3-}$ , nitrato –  $\text{NO}_3^-$  e amônia –  $\text{NH}_4^+$ ) ( $n = 5$  por variável).

### 3.2.3 Seleção e caracterização dos detritos

Para o experimento de decomposição foram selecionadas as espécies *Cariniana estrellensis*(Raddi) Kuntze, *Sloanea guianensis* (Aubl.) Benth.e *Nectandra cuspidata* Nees & Mart. As três espécies são características da zona ripária da região de estudo, apresentando elevada abundância e relevante contribuição de folhas para os corpos aquáticos (Campos et al., 2000; Souza et al., 2009). Folhas senescentes das três espécies foram coletadas mensalmente no período entre abril-julho de 2016, com auxílio de *litter traps* ancoradas às árvores (2 m x 2 m; 1 cm de abertura). As folhas foram secas a temperatura ambiente e armazenadas até posterior utilização. Para caracterização das propriedades físicas e químicas, subamostras de folhas ( $n = 3$  por espécie) foram maceradas e retidas em tela de 0,5 mm (Retsch MM 400, Haan, Alemanha). Foram determinadas as concentrações de carbono (C) e nitrogênio (N) (IRMS Thermo Delta V advantage, Flash EA-1112 series; Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, EUA), fósforo (P) (APHA, 1995), polifenóis totais e taninos (Graça et al., 2005) e lignina (Goering & Van Soest, 1970). Os resultados foram expressos em percentual de massa seca (% MS). As medidas de dureza foliar foram obtidas para cada cinco folhas de cada espécie (5 medidas x 5 folhas,  $n = 25$  medidas por espécie) com auxílio de texturômetro (TA.XT Plus, Stable Micro Systems, Vieena Court, Reino Unido), com resultados expressos como a massa (g) necessária para forçar uma agulha de ferro (7 mm<sup>2</sup> de superfície de contato) através da superfície foliar.

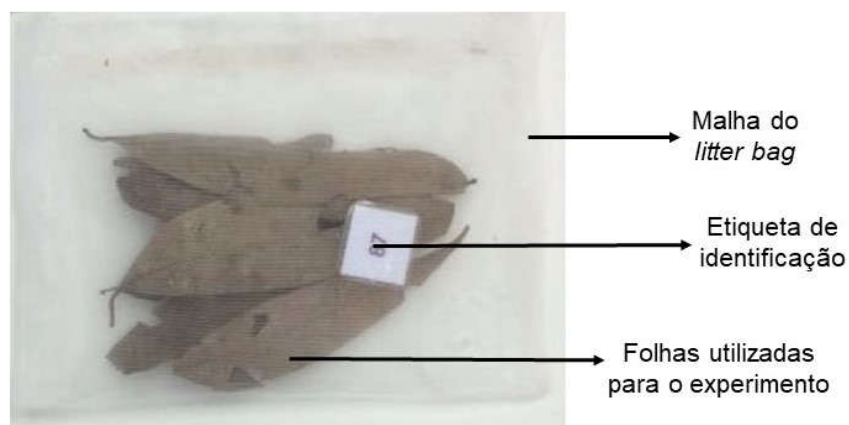
### 3.2.4 Procedimento experimental

O experimento de decomposição foi executado entre março e maio de 2017, com auxílio de *litter bags* de abertura de malha 0,5 mm (20 x 15 cm; Fig. 2), os quais evitam a entrada de grande parte dos invertebrados, permitindo o completo desenvolvimento e avaliação da comunidade microbiana (bactérias e hifomicetos aquáticos). Os *litter bags* foram preenchidos com  $3 \pm 0,1$  g de cada espécie, ancorados aos riachos e retirados aleatoriamente após 7, 15, 30, 45 e 60 dias de submersão (3 *litterbags* por espécie x 3 espécies x 3 riachos x 5 tempos de retirada = 135 *litterbags* ao todo). Foram confeccionados *litterbags* extras (três por tratamento) para correção das perdas por transporte e manipulação. Estes *litter bags* extras foram levados até o local do experimento e submersos por aproximadamente 10 minutos, retornados ao laboratório e processados como os demais. O peso seco dos fragmentos perdidos destas folhas durante o transporte e manipulação foi registrado e utilizado como fator de correção para todas as amostras.

Após cada período de retirada, os *litter bags* foram acondicionados individualmente em sacos plásticos e transportados ao laboratório em caixas térmicas com gelo. As amostras permaneceram resfriadas a aproximadamente 4°C até processamento final. Em laboratório as folhas de cada *litterbag* foram lavadas com água destilada sobre uma peneira granulométrica (250 µm), para remoção de material fracamente aderido e, posteriormente, procedeu-se a retirada de três conjuntos de cinco discos foliares (10 mm de diâmetro) de cada amostra. Um dos conjuntos de discos foi utilizado para obtenção da Massa Seca Livre de Cinzas (MSLC). Para isso, estes discos foram secos (60 °C, 48 h), pesados em balança de precisão, calcinados em mufla (500 °C, 4 h) e novamente pesados para obtenção do peso das cinzas. A MSLC foi considerada como o peso seco dos discos excluído o peso das cinzas, e o valor final foi utilizado como fator de correção do peso de cinzas para cada *litterbag*. Os dois conjuntos de cinco discos foliares excedentes foram utilizados para estimar a abundância bacteriana e para indução da produção de esporos pelos hifomicetos aquáticos.

Após retirada de todos os discos, o material restante das folhas foi seco (60 °C, 48 h) e pesado. Os discos utilizados para obtenção da abundância bacteriana e para produção de esporos pelos hifomicetos aquáticos também foram secos (60 °C, 48 h) e pesados após o

final dos procedimentos, e o peso seco dos discos foi somado ao peso seco restante das folhas. A massa seca final de cada *litterbag* foi obtida pela diferença entre a massa seca inicial e a final, e os resultados foram expressos em percentual (%) de massa seca remanescente.



**Fig. 2** *Litter bag* de abertura de malha 0,5 mm (20 x 15 cm) utilizado no experimento de decomposição.

### 3.2.5 Abundância bacteriana

Os discos foliares foram prontamente armazenados em 5 ml de formol 4%, até utilização. No momento das análises, as amostras foram sonicadas por aproximadamente 1 minuto (40 W, 40 KHz, Eco-sonics, Unique, Brasil) para separação das bactérias da superfície dos discos foliares. A abundância bacteriana foi estimada em citômetro de fluxo (FACSCalibur), após coloração de 400  $\mu$ l de amostra com 2  $\mu$ l de SYTO-13 (Molecular Probes; 2.5  $\mu$ mol L<sup>-1</sup> de concentração final). As bactérias foram detectadas plotando a dispersão lateral (SSC) contra a FL1 (fluorescência verde) e os dados foram processados com auxílio do software FlowJo versão 10. A abundância bacteriana foi expressa como número de células/mg de MS de folha.



### 3.2.6 Esporulação pelos hifomicetos aquáticos

Os discos foliares para indução da produção de esporos foram incubados em *erlenmeyers* de 100 ml preenchidos com 40 ml de água destilada. Os *erlenmeyers* foram dispostos em agitadores orbitais (~100 rpm) por 48 h a aproximadamente 20 °C. Ao final do processo a suspensão de esporos foi transferida para tubos Falcon (50 ml), fixadas com 2 ml de formol 37% e armazenadas até posterior utilização. No momento da filtração, foram adicionados 200 µl de Triton X-100 (0,5%) e a amostra foi agitada com auxílio de barras magnéticas, para garantir a distribuição uniforme dos esporos. Por fim, uma alíquota (~10 ml) da suspensão foi retida em filtros de nitrato de celulose (25 mm de diâmetro, 5 µm de poro; Millipore SMWP, Millipore Corporation). Os filtros foram corados com corante azul de algodão 0,05% em ácido láctico 60% e os esporos foram contados e identificados em microscópio (Nikon ECLIPSE E200, 400x), de acordo com (Graça et al., 2005; Fiuza et al., 2017). As taxas de esporulação foram expressas em número de esporos liberados/mg de MS de folha/dia.

### 3.2.7 Análise de dados

Para avaliar se as características foliares diferiam entre as espécies de plantas selecionadas, os valores de C, N, P, C:N, C:P, polifenóis, taninos, lignina, dureza foliar e lignina:N foram comparados entre as espécies por meio de ANOVA unifatorial, com teste *a posteriori* de Tukey para comparações múltiplas.

A fração de massa seca remanescente (log-transformada) ao longo do tempo foi comparada entre os tratamentos por meio de ANCOVA (espécie de planta como fator categórico e o tempo como covariável), seguidos pelo teste de Tukey para comparações múltiplas. As taxas de processamento foliar ( $k/\text{dia}^{-1}$ ) foram calculadas para cada espécie por meio de regressões lineares entre a fração de massa seca remanescente (log-transformada) e o tempo do experimento (modelo exponencial negativo), com intercepto fixado na origem ( $a = 0$ ), de acordo com a equação:

$$M_t = M_0 * e^{-kt}$$

Onde  $M_t$  = massa (mg) no tempo  $t$  (dias),  $M_0$  = massa (mg) inicial,  $e$  = base do logaritmo Neperiano.

A abundância bacteriana (log-transformada) e as taxas de esporulação (log-transformada) dos hifomicetos aquáticos foram comparadas entre as espécies de plantas com auxílio de ANOVA bifatorial (espécie de planta e tempo como fatores categóricos), seguidos de teste *posteriori* de Tukey para comparações múltiplas. Para verificar se a estrutura das comunidades de hifomicetos aquáticos diferiam entre as espécies de plantas foi aplicada PERMANOVA (Anderson, 2001; McArdle & Anderson, 2001), utilizando matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis, baseadas na taxa de esporulação específica dos hifomicetos (padronizados em  $\log(x+1)$ ). A mesma análise foi executada para verificar o efeito do estágio de decomposição (tempo de submersão) sobre a estrutura das comunidades de hifomicetos aquáticos. Neste caso, a PERMANOVA foi aplicada separadamente dentro de cada espécie de planta utilizada, considerando as diferenças entre os cinco tempos de submersão do experimento de decomposição. Teste par-a-par posterior foi utilizado quando detectadas diferenças significativas na PERMANOVA.

Previamente as análises, foram investigadas a normalidade (teste de Shapiro-Wilk) e homocedasticidade (teste de Levene). As ANOVA's uni e bifatorial e ANCOVA foram conduzidas no STATISTICA 7.0<sup>®</sup>, enquanto a PERMANOVA no programa R (R Developmental Core Team, 2018), assumindo nível de significância de  $p < 0,05$ .

### 3.3 RESULTADOS

#### 3.3.1 Caracterização dos riachos

Durante todo o experimento a água apresentou temperatura acima de 20°C, condutividade relativamente baixa, concentrações elevadas de oxigênio e pH variando de neutro a levemente ácido (Tabela 1). As concentrações de nutrientes variaram de valores muito baixos a moderados, com exceção de nitrogênio total e nitrato no riacho 2, que foi

caracterizado por concentrações elevadas, se comparado a outros riachos da região de estudo (Tabela 1).

**Tabela 1.** Caracterização dos riachos utilizados durante o experimento de decomposição (março-maio de 2017). Valores correspondem a média  $\pm$  erro padrão. n.d. = não detectável.

Variáveis	Riacho 1	Riacho 2	Riacho 3
<i>Parâmetros físicos e químicos</i>			
<i>(n = 21)</i>			
Temperatura (°C)	21,86 $\pm$ 0,19	23,09 $\pm$ 0,18	23,29 $\pm$ 0,18
Oxigênio dissolvido (%)	76,16 $\pm$ 8,02	84,42 $\pm$ 9,87	73,41 $\pm$ 8,03
Oxigênio dissolvido (mg/L)	6,71 $\pm$ 0,73	7,21 $\pm$ 0,85	6,27 $\pm$ 0,70
pH	6,58 $\pm$ 0,14	6,32 $\pm$ 0,17	5,97 $\pm$ 0,17
Condutividade ( $\mu$ s/cm)	43,77 $\pm$ 3,04	43,56 $\pm$ 3,19	31,00 $\pm$ 2,91
Velocidade (m/s)	0,35 $\pm$ 0,03	0,42 $\pm$ 0,04	0,31 $\pm$ 0,04
Largura (m)	2,57 $\pm$ 0,10	2,20 $\pm$ 0,10	1,35 $\pm$ 0,07
Profundidade (cm)	19,73 $\pm$ 1,76	17,59 $\pm$ 0,90	13,83 $\pm$ 1,17
<i>Nutrientes (n = 7)</i>			
P total (mg/L <sup>-1</sup> )	0,062 $\pm$ 0,004	0,016 $\pm$ 0,000	0,013 $\pm$ 0,001
Ortofosfato (mg/L <sup>-1</sup> )	0,050 $\pm$ 0,003	0,015 $\pm$ 0,001	0,009 $\pm$ 0,001
N total (mg/L <sup>-1</sup> )	1,231 $\pm$ 0,115	2,263 $\pm$ 0,280	1,036 $\pm$ 0,113
Nitrato (mg/L <sup>-1</sup> )	0,344 $\pm$ 0,072	2,163 $\pm$ 0,109	0,264 $\pm$ 0,051
Amônia (mg/L <sup>-1</sup> )	0,011 $\pm$ 0,005	n.d.	0,010 $\pm$ 0,002

### 3.3.2 Caracterização física e química dos detritos

Com exceção dos valores de P, C:N e C:P, as demais variáveis diferiram significativamente entre as espécies de plantas ( $p < 0,05$ ; Tabela 2). *Cariniana estrellensis* foi caracterizada pelos maiores valores de N, polifenóis, taninos e dureza, porém menor razão lignina:N. *Sloanea guianensis* apresentou as menores concentrações de C, N e

polifenóis, enquanto *N. cuspidata* foi caracterizada pelos maiores valores de C, lignina e razão lignina:N, apesar dos menores valores de dureza foliar e taninos (Tabela 2).

**Tabela 2.** Caracterização física e química (média  $\pm$  erro padrão,  $n = 3$ ) das folhas senescentes das espécies de plantas utilizadas no experimento de decomposição (março-maio de 2017). MS = massa seca. Valores em negrito indicam diferenças significativas. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as espécies. Comparações entre as espécies foram feitas com ANOVA unifatorial.

Característica foliar	<i>C. estrellensis</i>	<i>N. cuspidata</i>	<i>S. guianensis</i>	<i>p</i>
Carbono (% MS)	50,30 $\pm$ 0,38 <sup>a</sup>	50,91 $\pm$ 0,18 <sup>a</sup>	43,18 $\pm$ 0,28 <sup>b</sup>	<b>&lt;0,001</b>
Nitrogênio (% MS)	1,50 $\pm$ 0,04 <sup>a</sup>	1,35 $\pm$ 0,08 <sup>a</sup>	1,18 $\pm$ 0,05 <sup>b</sup>	<b>0,022</b>
Fósforo (% MS)	0,015 $\pm$ 0,002	0,014 $\pm$ 0,002	0,011 $\pm$ 0,001	0,304
Carbono:nitrogênio (molar)	39,19 $\pm$ 1,31	44,28 $\pm$ 2,48	42,74 $\pm$ 2,03	0,260
Carbono:fósforo (molar)	8401 $\pm$ 902	9647 $\pm$ 1755	9760 $\pm$ 764	0,699
Polifenóis (% MS)	5,08 $\pm$ 0,79 <sup>a</sup>	3,49 $\pm$ 0,09 <sup>a</sup>	1,94 $\pm$ 0,08 <sup>b</sup>	<b>0,019</b>
Taninos (% MS)	1,16 $\pm$ 0,02 <sup>a</sup>	0,93 $\pm$ 0,01 <sup>b</sup>	1,10 $\pm$ 0,02 <sup>b</sup>	<b>&lt;0,001</b>
Lignina (% MS)	40,29 $\pm$ 0,37 <sup>a</sup>	53,38 $\pm$ 1,88 <sup>b</sup>	40,08 $\pm$ 0,64 <sup>a</sup>	<b>&lt;0,001</b>
Dureza foliar (g)	503,81 $\pm$ 78,41 <sup>a</sup>	180,81 $\pm$ 27,56 <sup>b</sup>	328,47 $\pm$ 32,37 <sup>ab</sup>	<b>0,003</b>
Lignina:nitrogênio (molar)	26,90 $\pm$ 0,77 <sup>a</sup>	39,88 $\pm$ 3,22 <sup>b</sup>	33,96 $\pm$ 1,15 <sup>ab</sup>	<b>0,011</b>

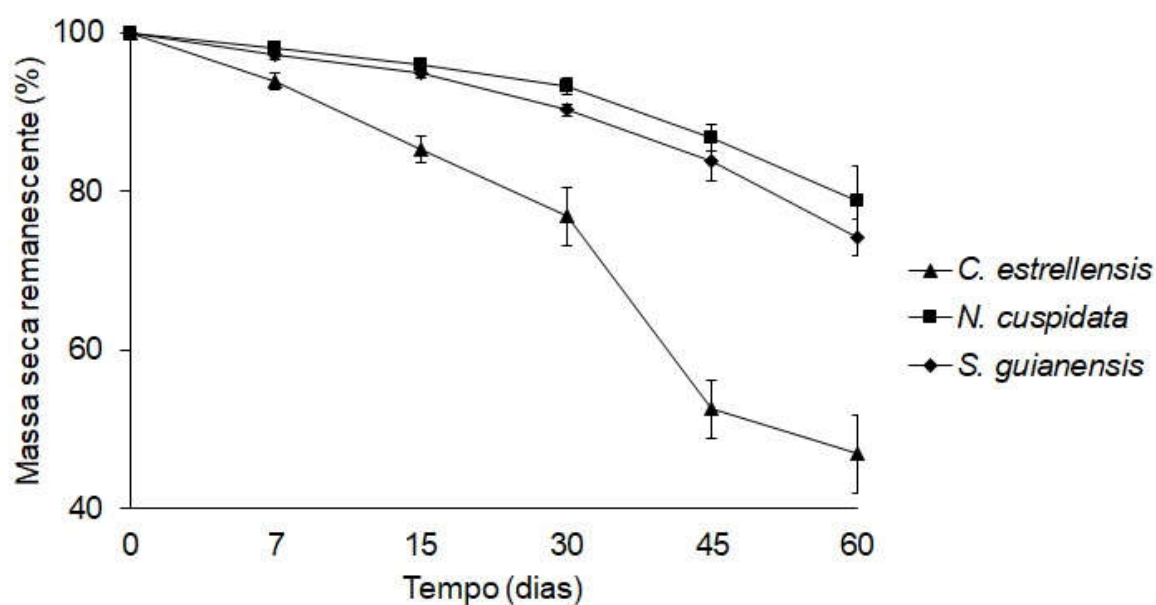
### 3.3.3 Decomposição da matéria orgânica

As taxas de decomposição seguiram o seguinte gradiente: *C. estrellensis* (0,0132/dia<sup>-1</sup>) > *S. guianensis* (0,0044/dia<sup>-1</sup>) > *N. cuspidata* (0,0036/dia<sup>-1</sup>), sendo significativamente maiores para *C. estrellensis* (ANCOVA,  $p < 0,001$ ; Tabela 3).

**Tabela 3.** Taxas de decomposição ( $k/\text{dia}^{-1}$ ) associadas as espécies de plantas utilizadas durante experimento de decomposição por 60 dias (março-maio de 2017).  $R^2$  = coeficiente de determinação da regressão. Letras diferentes indicam diferenças significativas (ANCOVA, seguida de teste de Tukey,  $p < 0,05$ ).

Espécies	$k$ ( $\text{dia}^{-1}$ )	Erro padrão	$R^2$	ANCOVA
<i>C. estrellensis</i>	0,0132	0,0008	0,80	a
<i>N. cuspidata</i>	0,0036	0,0003	0,70	b
<i>S. guianensis</i>	0,0044	0,0003	0,84	b

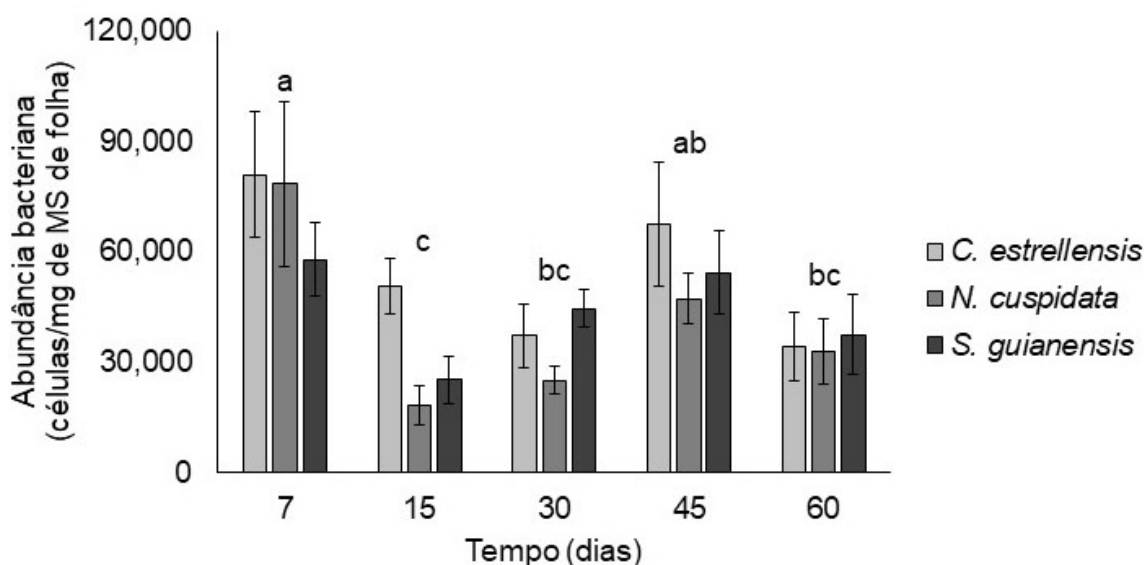
A perda de massa foi reduzida nos primeiros 30 dias de submersão, após o qual decresceu exponencialmente para *C. estrellensis*, que atingiu 47% de massa remanescente ao final do experimento. Para *N. cuspidata* e *S. guianensis* a perda de massa foi menos acentuada e seguiu padrão semelhante entre as espécies, atingindo 79% e 74% aos 60 dias de submersão, respectivamente (Fig. 3).



**Fig. 3** Massa seca remanescente (%) associada as espécies de plantas utilizadas durante experimento de decomposição por 60 dias (março-maio de 2017). Valores representam a média  $\pm$  erro padrão ( $n = 9$ ).

### 3.3.4 Bactérias

A abundância bacteriana variou de 18.302 – 80.992 células/mg de MS de folha entre os tratamentos. A abundância bacteriana média para *C. estrellensis* foi de 54.122 células/mg de MS de folha, que representou uma diferença marginalmente significativa em relação as outras duas espécies (ANOVA bifatorial,  $p = 0,056$ ), que apresentaram médias semelhantes de 40.671 células/mg de MS de folha para *N. cuspidata* e 44.067 células/mg de MS de folha para *S. guianensis* (Fig. 4; Tabela 4). A abundância bacteriana também diferiu ao longo do tempo, sendo significativamente maior no início do processamento (dia 7) (ANOVA bifatorial,  $p < 0,001$ ; Tabela 4), após o qual decresceu para todas as espécies e permaneceu estável até o término do experimento (Fig. 4). Não foi observada diferença significativa na interação entre a espécie de detrito e o tempo (ANOVA bifatorial,  $p = 0,203$ ; Tabela 4).



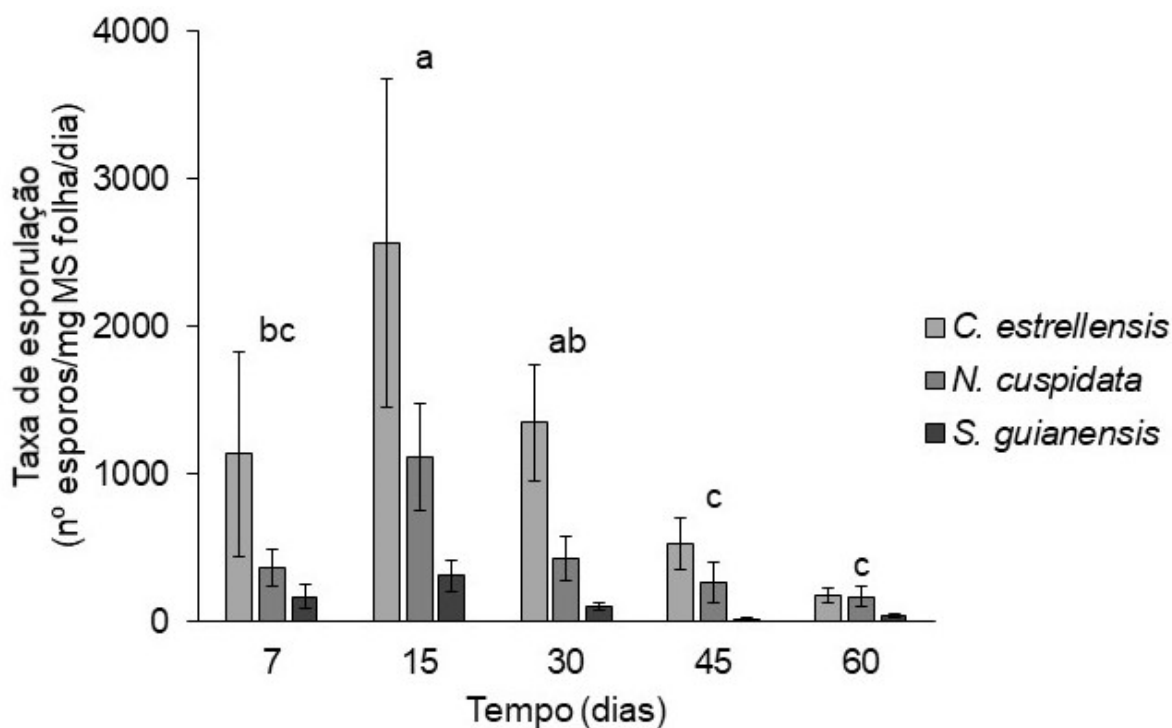
**Fig. 4** Abundância bacteriana (células/mg de MS de folha) associada às espécies de plantas utilizadas durante experimento de decomposição por 60 dias (março-maio de 2017). Valores representam a média  $\pm$  erro padrão ( $n = 9$ ). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tempos.

**Tabela 4.** Resultados da ANOVA bifatorial executada para abundância bacteriana (log-transformada) associada as espécies de plantas utilizadas durante experimento de decomposição por 60 dias (março-maio de 2017). Valores em negrito indicam diferenças significativas. GL = grau de liberdade

Efeito	GL	F	P
Intercepto	1	21429,10	<b>&lt;0,001</b>
Espécie	2	2,97	0,056
Tempo	4	6,14	<b>&lt;0,001</b>
Espécie*Tempo	8	1,41	0,203
Erro	96		

### 3.3.5 Hifomicetos aquáticos

As taxas de esporulação variaram de 18 a 2565 esporos por mg de MS de folha/dia e assim como a abundância bacteriana, a maior média foi observada para *C. estrellensis* (1148 esporos por mg de MS de folha/dia), o que representou diferença significativa em relação as outras duas espécies (ANOVA bifatorial,  $p < 0,001$ ; Tabela 5). Porém, ao contrário do observado para abundância bacteriana, a segunda maior taxa de esporulação média ocorreu em *N. cuspidata* (469 esporos por mg de MS de folha/dia), seguida de *S. guianensis* (127 esporos por mg de MS de folha/dia) (Fig. 5). As taxas de esporulação também foram afetadas pelo tempo de submersão (ANOVA bifatorial,  $p < 0,001$ ; Tabela 5), com valores significativamente maiores para os tempos iniciais do processamento (dias 7, 15 e 30) (teste de Tukey,  $p < 0,001$ ) (Fig. 5). Não foi verificada interação significativa entre a espécie de planta e o tempo de submersão (ANOVA bifatorial,  $p = 0,565$ ; Tabela 5).



**Fig. 5** Taxa de esporulação (nº de esporos por mg MS folha/dia) dos hifomicetos aquáticos associados as espécies de plantas utilizadas durante experimento de decomposição por 60 dias (março-maio de 2017). Valores representam a média  $\pm$  erro padrão ( $n = 9$ ). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tempos.

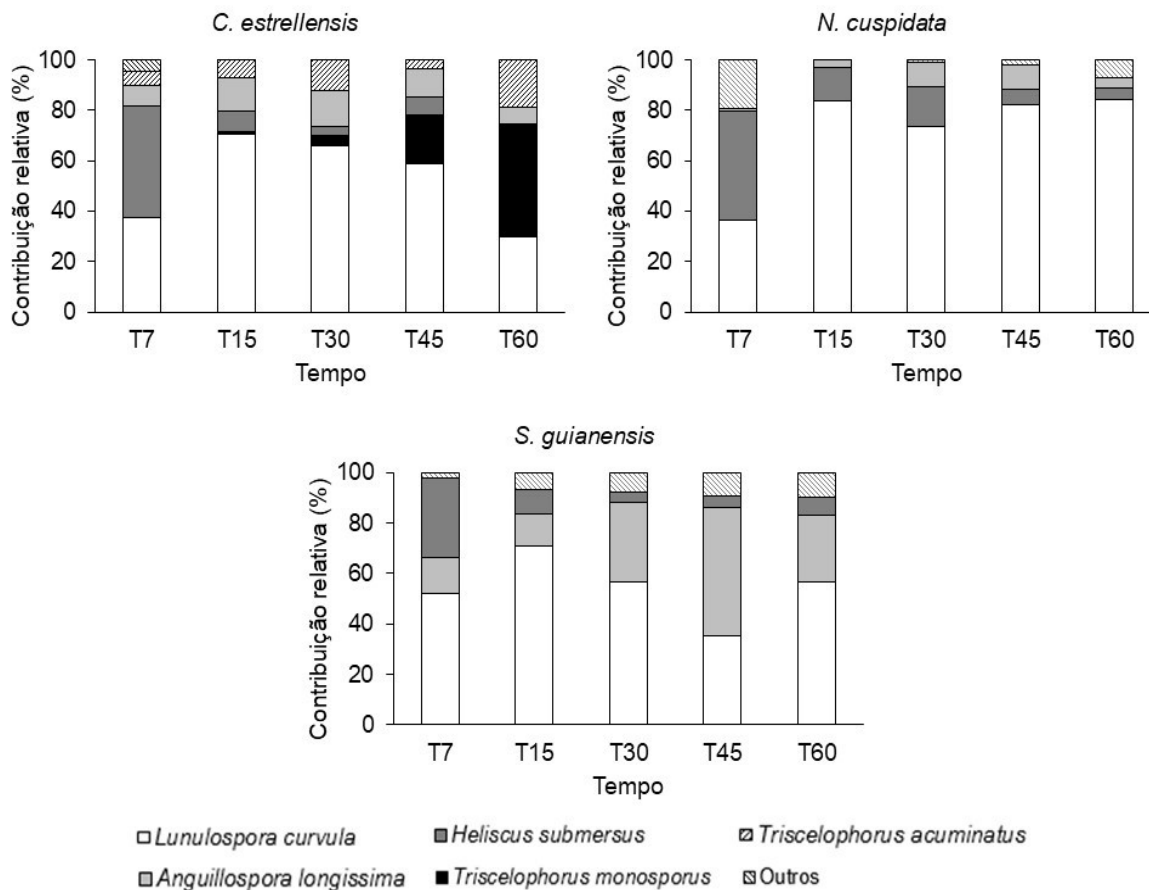
**Tabela 5.** Resultados da ANOVA bifatorial executada para as taxas de esporulação dos hifomicetos aquáticos (log-transformada) associados as espécies de plantas utilizadas durante experimento de decomposição por 60 dias (março-maio de 2017). Valores em negrito indicam diferenças significativas. GL = grau de liberdade

Efeito	GL	F	P
Intercepto	1	1526,79	<0,001
Espécie	2	9,84	<0,001
Tempo	4	22,74	<0,001
Espécie*Tempo	8	0,85	0,565
Erro	114		



As comunidades de hifomicetos aquáticos foram caracterizadas pelas espécies *Lunulospora curvula* Ingold, *Anguillospora longissima* (Sacc. & P. Syd.) Ingold e *Heliscus submersus* HJ. Huds., que juntas representaram aproximadamente 90% das taxas de esporulação considerando todas as três espécies de plantas (Fig. 6; Tabela 6). *Lunulospora curvula* dominou a comunidade em *N. cuspidata* (média de 71% da contribuição relativa), enquanto *C. estrellensis* foi caracterizada pela distribuição mais uniforme das espécies, sendo o único detrito a apresentar contribuição significativa de *Triscelophorus acuminatus* (cerca de 9%) e *Triscelophorus monospurus* (cerca de 13%) nos estágios finais do processamento (Fig. 6; Tabela 6).

A estrutura das comunidades de hifomicetos aquáticos diferiu significativamente entre as espécies de plantas utilizadas (PERMANOVA,  $p = 0,001$ ; Tabela 7), sendo esta diferença constatada entre todos os pares avaliados (teste par-a-par posteriori,  $0,001 < p < 0,003$ ; Tabela 7). A estrutura das comunidades também diferiu significativamente entre os tempos de submersão dentro de cada espécie (PERMANOVA,  $p = 0,001$  para *C. estrellensis* e *S. guianensis*;  $p = 0,005$  para *N. cuspidata*; Tabela 8). De maneira geral, para *C. estrellensis* as comunidades diferiram entre si entre todos os tempos de submersão (teste par-a-par posteriori,  $0,001 < p < 0,029$ ). Por outro lado, para *N. cuspidata* e *S. guianensis* foi possível diferenciar uma comunidade característica dos tempos iniciais (T7 e T15) dominada por *L. curvula* e *H. submersus*, daquelas dos tempos intermediário e finais da decomposição, caracterizadas pela maior dominância de *L. curvula* e *A. longissima* (T30, T45 e T60) (teste par-a-par posteriori,  $0,013 < p < 0,038$  para *N. cuspidata*;  $0,001 < p < 0,030$  para *S. guianensis*) (Fig. 6).



**Fig. 6** Contribuição relativa (%) dos hifomicetos aquáticos (baseado nas taxas de esporulação) associados as espécies de plantas utilizadas durante experimento de decomposição por 60 dias (março-maio de 2017). Outros: espécies que contribuíram com menos de 5% para a produção total de esporos.

**Tabela6.** Contribuição relativa (%) dos hifomicetos aquáticos (baseado nas taxas de esporulação) associados as espécies de plantas utilizadas durante experimento de decomposição por 60 dias (março-maio de 2017). \*Espécies em negrito representam as que mais contribuíram com a produção total de esporos.

Espécies	<i>C. estrellensis</i>					<i>N. cuspidata</i>					<i>S. guianensis</i>				
	7	15	30	45	60	7	15	30	45	60	7	15	30	45	60
<i>Anguillospora crassa</i>		0,04													
<b><i>Anguillospora longuissima</i></b>	<b>8,24</b>	<b>12,77</b>	<b>14,31</b>	<b>11,21</b>	<b>6,43</b>	<b>1,06</b>	<b>2,65</b>	<b>9,51</b>	<b>9,92</b>	<b>4,33</b>	<b>14,10</b>	<b>12,57</b>	<b>31,43</b>	<b>51,19</b>	<b>26,46</b>
<b><i>Heliscus submersus</i></b>	<b>44,37</b>	<b>8,50</b>	<b>3,83</b>	<b>7,29</b>	<b>0,33</b>	<b>42,97</b>	<b>13,61</b>	<b>15,64</b>	<b>5,74</b>	<b>4,63</b>	<b>31,63</b>	<b>9,74</b>	<b>4,00</b>	<b>4,51</b>	<b>6,94</b>
<b><i>Lunulospora curvula</i></b>	<b>37,44</b>	<b>70,55</b>	<b>66,05</b>	<b>58,82</b>	<b>29,98</b>	<b>36,52</b>	<b>83,62</b>	<b>73,69</b>	<b>82,35</b>	<b>84,07</b>	<b>52,21</b>	<b>70,84</b>	<b>56,62</b>	<b>35,18</b>	<b>56,81</b>
<i>Sporidesmium verrucisporum</i>	0,16					0,05					0,69				
<i>Taeniolella alta</i>	4,08					19,33					0,11				
<i>Triscelophorus acuminatus</i>	5,37	7,13	11,89	3,44	18,83	0,08			1,11	5,29	0,02		0,78	3,04	4,76
<i>Triscelophorus monosporus</i>		0,82	3,71	19,24	44,43			0,39	0,72	1,68		1,11	0,16	3,25	4,07
Espécie não-identificada	0,34	0,18	0,21				0,12	0,78	0,15		1,23	5,73	7,01	2,83	0,95

**Tabela 7.** Resultados da PERMANOVA executada para avaliar a estrutura da comunidade dos hifomicetos aquáticos (baseado nas taxas de esporulação) associados as espécies de plantas utilizadas durante experimento de decomposição por 60 dias (março-maio de 2017). Valores em negrito indicam diferenças significativas. GL = grau de liberdade

Efeito	GL	F	<i>p</i>
Tratamento	2	8,43	<b>0,001</b>
Resíduos	126		
Total	128		
<i>Testes par-a-par</i>			
<i>C. estrellensis</i> x <i>N. cuspidata</i>	1	3,80	<b>0,003</b>
Resíduos	84		
Total	85		
<i>C. estrellensis</i> x <i>S. guianensis</i>	1	7,75	<b>0,001</b>
Resíduos	85		
Total	86		
<i>S. guianensis</i> x <i>N. cuspidata</i>	1	6,23	<b>0,001</b>
Resíduos	83		
Total	84		

**Tabela 8.** Resultados da PERMANOVA executada para avaliar a estrutura da comunidade dos hifomicetos aquáticos (baseado nas taxas de esporulação) entre os tempos de submersão dentro de cada espécie de planta utilizada durante experimento de decomposição por 60 dias (março-maio de 2017). Valores em negrito indicam diferenças significativas. GL = grau de liberdade

Efeito	GL	F	P
<i>C. estrellensis</i>			
Tempos de submersão	4	3,04	<b>0,001</b>
Resíduos	39		
Total	43		
<i>N. cuspidata</i>			
Tempos de submersão	4	2,44	<b>0,005</b>
Resíduos	37		
Total	41		
<i>S. guianensis</i>			
Tempos de submersão	4	3,29	<b>0,001</b>
Resíduos	38		
Total	42		

### 3.4 DISCUSSÃO

A análise dos resultados suporta a premissa de que a qualidade nutricional influencia a atividade dos microrganismos e, conseqüentemente, as taxas de decomposição. Através de experimentos com comunidades naturais foi possível demonstrar como a atividade microbiana varia ao longo do processamento, as interações entre grupos e a influência das características do substrato sobre a estrutura das comunidades. As relações entre a qualidade do detrito e a atuação de invertebrados fragmentadores, são relativamente bem estabelecidas na literatura (Gonçalves et al., 2017; Arias-Real et al., 2018; Rezende et al., 2018). Entretanto, pouco se sabe sobre o

compartimento microbiano, principalmente em ambientes tropicais, onde experimentos com bactérias e hifomicetos aquáticos ainda são escassos (Findlay, 2010; Graça et al., 2016).

Entre os diferentes detritos utilizados, observou-se que, apesar dos elevados valores de dureza, *C. estrellensis* também foi o detrito caracterizado pelas maiores concentrações de nutrientes (nitrogênio e fósforo) e a menor razão lignina:N e C:N. Tais características tem sido indicadas como determinantes das taxas de decomposição, por favorecerem diretamente a abundância e atividade dos microrganismos, acelerando conseqüentemente a perda de peso dos detritos mais palatáveis (Graça et al., 2015; Djukic et al., 2018; López-Rojo et al., 2018; Rezende et al., 2018). Dessa forma, a reduzida qualidade nutricional em *N. cuspidata* e *S. guianensis* parece ter imposto dificuldades a atuação dos microrganismos nestes substratos, uma vez que possibilitou a colonização, mas afetou negativamente a atividade, pois os hifomicetos aquáticos, por exemplo, encontraram condições menos favoráveis a reprodução (considerando a formação e liberação de esporos). Como predito, a colonização e atividade dos microrganismos e, conseqüentemente, as taxas de decomposição foram maiores para o detrito considerado mais palatável, permitindo a confirmação da primeira hipótese do trabalho.

Os padrões de colonização ao longo do tempo seguiram o predito na segunda hipótese apenas para os hifomicetos aquáticos, que, de fato, exibiram as maiores taxas de esporulação nos tempos iniciais e intermediário do experimento (T7, T15 e T30). Entretanto, ao contrário do predito, além de exibir os maiores valores no primeiro tempo de retirada (T7), a abundância bacteriana decresceu e permaneceu relativamente estável até o final do experimento. Em comparação aos hifomicetos aquáticos, dados de literatura indicam que as bactérias apresentam altas taxas metabólicas, requerimento nutricional menor e tempo de geração curto (Prosser et al., 2007; Güsewell & Gessner, 2009; Attermeyer et al., 2013; Danger et al., 2016), o que confere o acúmulo de elevada biomassa em curto período de tempo, corroborando os valores de abundância registrados para T7 (Barton & Northup, 2011). Com o decorrer do processamento os grupos são selecionados, com decréscimo da abundância em direção aos tempos intermediário e final, permanecendo aqueles adaptados em utilizar o substrato foliar para seu desenvolvimento. Por sua vez, as maiores taxas de esporulação verificadas para os hifomicetos aquáticos nos tempos iniciais, estão de acordo com o registrado por diversos autores em experimentos de decomposição (Ferreira et al., 2015b; Ferreira & Graça, 2016; Krevš et al., 2017; Jabiol et al., 2018), resultado diretamente associado às características dos substratos no início do processamento. Nesta fase,

independente da qualidade geral do detrito, as folhas ainda apresentam quantidades significativas de nutrientes e moléculas de fácil absorção (i.e., nitrogênio, fósforo e açúcares simples), essenciais ao desenvolvimento e reprodução dos fungos, pois favorecem a formação e liberação de esporos (Ferreira & Chauvet, 2011a; Gulis & Suberkropp, 2003, 2004). Vale destacar ainda que as bactérias podem facilitar o estabelecimento dos fungos nas etapas iniciais, uma vez que, através do acúmulo de biomassa garantem suprimento de N e P para as comunidades fúngicas (Romani et al., 2006; Frey-Klett et al., 2011).

Apesar da tendência do aumento da concentração de substâncias recalcitrantes nas etapas finais do processamento, a manutenção das comunidades bacterianas pode ser garantida pelas interações com os hifomicetos aquáticos. As bactérias podem, por exemplo, ser beneficiadas pela liberação de sub-produtos do metabolismo fúngico ou de matéria finamente particulada e de fácil degradação, liberada após processamento do detrito (Allan, 1995; Gulis & Suberkropp, 2003b; Gaudes et al., 2009), bem como pelo próprio crescimento fúngico, uma vez que, as hifas podem atuar como condutoras das células bacterianas para os tecidos mais internos do parênquima foliar (Kohlmeier et al., 2005; Baschien et al., 2009). Diferente dos fungos, que penetram o parênquima foliar pela formação de hifas, as bactérias podem permanecer apenas superficialmente aderidas ao substrato, absorvendo nutrientes diretamente da coluna da água (Baldy et al., 1995; Baschien et al., 2009). Nos riachos investigados neste estudo, a concentração de nutrientes da água não parece ter sido fator limitante ao crescimento bacteriano, contribuindo para os valores de abundância observados nas fases finais do experimento. Baseado nisso, apesar das interações entre os grupos ao longo do processamento, as bactérias e os hifomicetos aquáticos parecem ocupar nichos funcionalmente distintos durante o processamento da matéria orgânica, sendo os fungos colonizadores primários, responsáveis pelo processamento inicial de moléculas complexas e compostos estruturais, limitando a produção bacteriana neste estágio.

Além dos padrões de colonização observados, a estrutura das comunidades de hifomicetos aquáticos também foi alterada em função do estágio de decomposição. Este resultado está associado as modificações impostas aos detritos ao longo do tempo, que podem seletivamente estimular ou inibir alguns fungos, resultando em sucessão de espécies (Duarte et al., 2010). Uma vez que diferentes espécies de fungos podem apresentar distintos requerimentos nutricionais e até mesmo especificidade por certos substratos (Gulis, 2001; Danger et al., 2010; Brosed et al., 2017), pressupõe-se que determinadas espécies costumam representar colonizadores primários,

característicos dos estágios iniciais do processamento, enquanto outras seriam colonizadoras tardias (Gessner et al., 1993; Nikolcheva et al., 2003; Duarte et al., 2010). Avaliar e compreender a dinâmica na abundância de determinadas espécies é relevante, a medida que modificações na estrutura das comunidades ou perda de espécies podem afetar diretamente o funcionamento ecossistêmico (Lecerf & Richardson, 2010; Yu & Lu, 2017; Cao et al., 2018).

Por fim, é interessante destacar ainda que, apesar das quedas acentuadas nas taxas de esporulação pelos hifomicetos aquáticos nos estágios finais do processamento, foi a partir do T30 que ocorreram as perdas de massa mais significativas para os três detritos. Considerando o uso da malha fina, que limita a entrada dos invertebrados e reduz o efeito da abrasão pelo fluxo da água, tal resultado reforça a importância da atividade decompositora das bactérias nas fases finais do processamento, advertindo para a reduzida relevância que se tem atribuído a este grupo nos estudos de decomposição em ambientes aquáticos.

### **3.5 CONCLUSÃO**

Por meio da análise dos resultados deste estudo conclui-se que a qualidade nutricional do detrito afeta diretamente as comunidades microbianas e, conseqüentemente, as taxas de decomposição. Dessa forma, pequenas alterações na estrutura e composição de espécies da vegetação ripária podem modificar a ciclagem de nutrientes e o funcionamento desses riachos, ameaçando a biodiversidade aquática e a qualidade da água. Foi possível evidenciar ainda que, bactérias e hifomicetos aquáticos apresentam complexas interações, além de desempenharem funções distintas no processamento da matéria orgânica. Enquanto os hifomicetos aquáticos apresentam maior atividade nas fases iniciais do processamento, as bactérias representam colonizadoras tardias e não devem ser negligenciadas nos estudos de decomposição em ambientes aquáticos. Sugere-se que estudos futuros dediquem maior atenção ao compartimento microbiano, em conjunto com medidas tradicionais que envolvem os invertebrados aquáticos, principalmente em ambientes tropicais, onde tais experimentos ainda são escassos.



## REFERÊNCIAS

- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M, Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Z.* 22, 711–728.
- Alvim EACC, Medeiros AO, Rezende RS, Gonçalves Jr. JF (2015) Leaf breakdown in a natural open tropical stream. *J Limnol* 74: 248–260.
- Allan JD (1995) *Stream ecology: structure and function of running waters*. Chapman & Hall, London.
- Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol* 35:32–46.
- APHA (American Public Health Association) (1995) *Standard methods for the examination of water and wastewater*, 20th ed. APHA, USA.
- Arias-Real R, Menéndez M, Abril M, Oliva F, Muñoz I (2018) Quality and quantity of leaf litter: Both are important for feeding preferences and growth of an aquatic shredder. *PlosOne* 13:e0208272.
- Artigas J, Gaudes A, Muñoz I, Romani AM, Sabater S (2011) Fungal and bacterial colonization of submerged leaf litter in a Mediterranean stream. *Int Rev Hydrobiol* 96:221–34.
- Attemeyer K, Premke K, Hornick T, Hilt S, Grossart HP (2013) Ecosystem-level studies of terrestrial carbon reveal contrasting bacterial metabolism in different aquatic habitats. *Ecology* 94: 2754–2766.
- Baldy V, Gessner MO, Chauvet E (1995) Bacteria, fungi and the breakdown of leaf litter in a large river. *Oikos* 74:93–102.
- Bani A, Pioli S, Ventura M, Panzacchi P, Borruso L, Tognetti R, Tonon G, Brusetti L (2018) The role of microbial community in the decomposition of leaf litter and deadwood. *Appl Soil Ecol* 126:75-84.
- Barton LL, Northup DE (2011) *Microbial Ecology*. Wiley-Blackwell, EUA.
- Baschien C, Rode G, Böckelmann U, Götz P, Szewzyk U (2009) Interactions between hyphosphere-associated bacteria and the fungus *Cladosporium herbarum* on aquatic leaf litter. *Microb Ecol* 58:642–650.
- Bergfur J, Friberg N (2012) Trade-offs between fungal and bacterial respiration along gradients in temperature, nutrients and substrata: experiments with stream derived microbial communities. *Fungal Ecol* 5:45-52.

- Boyero L, Pearson RG, Dudgeon D, et al. (2012b) Global patterns of stream detritivore distribution: implications for biodiversity loss in changing climates. *Glob Ecol Biogeogr* 21:134–141.
- Brosed M, Jabiol J, Gessner MO (2017) Nutrient stoichiometry of aquatic hyphomycetes: Interstrain variation and ergosterol conversion factors. *Fungal Ecol* 29:96–102.
- Bruder A, Schindler MH, Moretti MS, Gessner M (2014) Litter decomposition in a temperate and a tropical stream: The effects of species mixing litter quality and shredders. *Freshw Biol* 59:438–449.
- Bugg TD, Ahmad M, Hardiman EM, Singh R (2011b) The emerging role for bacteria in lignin degradation and bio-product formation. *Curr Opin Biotechnol* 22:394–400.
- Campos JB, Romagnolo MB, Souza MC (2000) Structure, composition and spatial distribution of tree species in a Remnant of the Semi-Deciduous Seasonal Alluvial Forest of the Upper Paraná River Floodplain. *Braz Arch Biol Technol* 43:185-194.
- Cao XF, Chai LW, Jiang DL, Wang J, Liu YQ, Huang Y (2018) Loss of biodiversity alters ecosystem function in freshwater streams: potential evidence from benthic macroinvertebrates. *Ecosphere* 9:e02445.
- Chapman SK, Newman GS, Hart SC, Schweitzer JA, Koch GW (2013) Leaf Litter Mixtures Alter Microbial Community Development: Mechanisms for NonAdditive Effects in Litter Decomposition. *PlosOne* 8:e62671.
- Constabel CP, Yoshida K, Walker V (2014) Diverse ecological roles of plant tannins: Plant defense and beyond. In: Romani A, Lattanzio V, Quideau S (eds) *Recent Advances in Polyphenol Research*, Wiley Brackwell, Oxford, pp.115–142.
- Djukic I, et al. (2018) Early stage litter decomposition across biomes. *Sci Total Environ* 628 – 629:1369-1394.
- Emilson CE, Kreutzweiser DP, Gunn JM, Mykytczuk NCS (2017) Leaf-litter microbial communities in boreal streams linked to forest and wetland sources of dissolved organic carbon. *Ecosphere* 8:1-12.
- Encalada AC, Calles J, Ferreira V, Canhoto CM, Graça MAS (2010) Riparian land use and the relationship between the benthos and litter decomposition in tropical montane streams. *Freshw Biol* 55:1719-1733.

- Danger M, Gessner MO, Bärlocher F (2016) Ecological stoichiometry of aquatic fungi: current knowledge and perspectives. *Fungal Ecol* 19:100–111.
- Duarte S, Pascoal C, Alves A, Correia A, Cassio F (2010) Assessing the dynamic of microbial communities during leaf decomposition in a low-order stream by microscopic and molecular techniques. *Microbiol Res* 165:351–362.
- Ferreira V, Larrañaga A, Gulis V, Basaguren A, Elozegi A, Graça MAS, Pozo J (2015a) The effects of eucalypt plantations on plant litter decomposition and macroinvertebrate communities in Iberian streams. *For Ecol Manage* 335:129–138.
- Ferreira V, Chauvet E, Canhoto C (2015b) Effects of experimental warming, litter species, and presence of macroinvertebrates on litter decomposition and associated decomposers in a temperate mountain stream. *Can J Fish Aquat Sci* 72:206–216.
- Ferreira V, Graça MAS (2016) Effects of whole-stream nitrogen enrichment and litter species mixing on litter decomposition and associated fungi. *Limnologia* 58:69–77.
- Fernandes LA, Ribeiro CMM (2015) Evolution and palaeoenvironment of the Bauru Basin (Upper Cretaceous, Brazil). *J South Am Earth Sci* 61:71–90.
- Findlay S (2010) Stream microbial ecology. *J N Am Benthol Soc* 29:170–181.
- Fiori LF, Cionek VM, Sacramento PA, Benedito E (2016) Dynamics of leaf fall from riparian vegetation and the accumulation in benthic stock in Neotropical streams. *Rev Árvore* 40:89–96.
- Fiuza, P.O., Cantillo-Pérez, T., Gulis, V., Gusmão, L.F.P., 2017. Ingoldian fungi of Brazil: some new records and a review including a checklist and a key. *Phytotaxa* 306, 171–200.
- Frey-Klett P, Burlinson P, Deveau A *et al.* (2011) Bacterial-fungal interactions: hyphens between agricultural, clinical, environmental, and food microbiologists. *Microbiology and Molecular Biology Reviews: MMBR*, 75, 583–609.
- García L, Richardson JS, Pardo I (2012) Leaf quality influences invertebrate colonization and drift in a temperate rainforest stream. *Can J Fish Aquat Sci* 69:1663–1673.
- Gaudes A, Artigas J, Romání AM, Sabater S, Muñoz I (2009) Contribution of microbial and invertebrate communities to leaf litter colonization in a Mediterranean stream. *J N Am Benthol Soc* 28:34–43.
- Gessner MO, Thomas M, Jean-Louis AM, Chauvet E (1993) Stable successional patterns of aquatic hyphomycetes on leaves decaying in a summer cool stream. *Mycol Res* 97:163–172.

- Gessner MO, Swan CM, Dang CK, McKie BG, Bardgett RD, Wall DH, Hättenschwiler S (2010) Diversity meets decomposition. *Trends Ecol Evol* 25:372–80.
- Goering HK, Van Soest PJ (1970) Forage fiber analysis (apparatus, reagents, procedures and some applications). Agricultural handbook, USA.
- Gomes PP, Medeiros AO, Gonçalves Jr JF (2016) The replacement of native plants by exotic species may affect the colonization and reproduction of aquatic hyphomycetes. *Limnologia* 59:124–130.
- Gonçalves Jr JF, Couceiro SRM, Rezende RS, Martins RT, Ottoni-Boldrini BMP, Campos CM, Silva JS, Hamada N (2017) Factors controlling leaf litter breakdown in Amazonian streams. *Hydrobiologia* 792:195–207.
- Graça MAS, Bärlocher F, Gessner MO (2005) Methods to study litter decomposition. A practical guide. Springer, The Netherlands.
- Graça MAS, Ferreira V, Canhoto C, Encalada AC, Guerrero-Bolaño F, Wantzen KM, Boyero L (2015) A conceptual model of litter breakdown in low order streams. *Int Rev Hydrobiol* 100:1–12.
- Graça MAS, Hyde K, Chauvet E (2016) Aquatic hyphomycetes and litter decomposition in tropical - subtropical low order streams. *Fungal Ecol* 19:182–189.
- Gulis V (2001) Are there any substrate preferences in aquatic hyphomycetes? *Mycol Res* 105:1088–1093.
- Gulis V, Suberkropp K (2003a) Interactions between stream fungi and bacteria associated with decomposing leaf litter at different levels of nutrient availability. *Aquat Microb Ecol* 30:149–157.
- Gulis V, Suberkropp K (2003b) *Effect of inorganic nutrients on relative contributions of fungi and bacteria to carbon flow from submerged decomposing leaf litter. Microb Ecol* 45:11–19.
- Güsewell S, Gessner MO (2009) N: P ratios influence litter decomposition and colonization by fungi and bacteria in microcosms. *Funct Ecol* 23:211–219.
- Handa IT, Aerts R, Berendse F, Berg MP, Bruder A, Butenschoten O, Chauvet E, Gessner MO, Jabiol J, Makkonen M, McKie BG, Malmqvist B, Peeters ETHM, Scheu S, Schmid B, van Ruijven J, Vos VCA, Hättenschwiler S (2014) Consequences of biodiversity loss for litter decomposition across biomes. *Nature* 509:218–221.
- Hieber M, Gessner MO (2002) Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology* 83:1026–1038.

- Hladysz S, Gessner MO, Giller PS, Pozo J, Woodward G (2009) Resource quality and stoichiometric constraints on stream ecosystem functioning. *Freshw Biol* 54:957–70.
- Jabiol J, Cornut J, Tlili A, Gessner MO (2018) Interactive effects of dissolved nitrogen, phosphorus and litter chemistry on stream fungal decomposers. *FEMS Microb Ecol* 94:fy151.
- Kohlmeier S, Smits THM, Ford RM, Keel C, Harms H, Wick LY (2005) Taking the fungal highway: mobilization of pollutant-degrading bacteria by fungi. *Environ Sci Technol* 39:4640–4646.
- Kominoski JS, Shah JJF, Canhoto C, Fischer DG, Giling D, González E, Griffiths NA, Larrañaga A, LeRoy CJ, Mineau MM, McElarney YR, Shirley SM, Swan CM, Tiegs SD (2013) Forecasting functional implications of global changes in riparian plant communities. *Front Ecol Environ* 11:423–432.
- Krevš A, Kučinskienė A, Mačkinitė R, Manusadžianas L (2017) Microbial colonization and decomposition of invasive and native leaf litter in the littoral zone of lakes of different trophic state. *Limnologica* 67:54–63.
- Kuglerová L, García L, Pardo I, Mottiar Y, Richardson JS (2017) Does leaf litter from invasive plants contribute the same support of a stream ecosystem function as native vegetation? *Ecosphere* 8:1–18.
- Lamberti GA, Chaloner DT, Hershey AE (2010) Linkages among aquatic ecosystems. *J N Am Benthol Soc* 29:245–263.
- Lecerf A, Richardson JS (2010) Biodiversity-ecosystem function research: insights gained from streams. *River research and applications* 26:45–54.
- Li AOY, Ng LCY, Dudgeon D (2009) Effects of leaf toughness and nitrogen content on litter breakdown and macroinvertebrates in a tropical stream. *Aquat Sci* 71:80–93.
- Lisboa LK, Silva ALL, Siegloch AE, Gonçalves Jr. JF, Petrucio MM (2015) Temporal dynamics of allochthonous coarse particulate organic matter in a subtropical Atlantic rainforest Brazilian stream. *Mar Freshwater Res* 66:674–680.
- López-Rojo N, Martínez A, Pérez J, Basaguren A, Pozo J, Boyero L (2018) Leaf traits drive plant diversity effects on litter decomposition and FPOM production in streams. *PlosOne* 13:e0198243.
- Martins RT, Melo AS, Gonçalves JF Jr, Hamada N (2015) Leaf-litter breakdown in urban streams of Central Amazonia: direct and indirect effects of physical, chemical, and biological factors. *Freshw Sci* 34:716–726.

- McArdle BH, Anderson MJ (2001) Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82:290–297.
- Mille-Lindblom C, Tranvik LJ (2003) Antagonism between bacteria and fungi on decomposing aquatic plant litter. *Microb Ecol* 45:173–182.
- Mora-Gómez J, Elozegi A, Duarte S, Cássio F, Pascoal C, Romaní AM (2016) Differences in the sensitivity of fungi and bacteria to season and invertebrates affect leaf litter decomposition in a Mediterranean stream. *FEMS Microb Ecol* 92:fw121.
- Nikolcheva LG, Cockshutt AM, Bärlocher F (2003) Determining diversity of freshwater fungi on decaying leaves: comparison of traditional and molecular approaches. *Appl Environ Microbiol* 69:2548–2554.
- Pascoal C, Cássio F (2004) Contribution of fungi and bacteria to leaf litter decomposition in a polluted river. *Appl Environ Microbiol* 70:5266–5273.
- Prävalie R (2018) Major perturbations in the Earth's forest ecosystems: possible implications for global warming. *Earth-Sci Rev* 185:544–571.
- Prosser JI, Bohannan BJM, Curtis TP *et al.* (2007) The role of ecological theory in microbial ecology. *Nature Reviews Microbiology*, 5, 384–392.
- R Developmental Core Team (2018) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rezende RS, Leite GFM, Ramos K, Torres I, Tonin AM, Gonçalves Jr JF (2018) Effects of litter size and quality on processing by decomposers in a tropical savannah stream. *Biotropica* 50:578–585.
- Roberts M, Strauch AM, Wiegner T, Mackenzie RM (2016) Leaf Litter Breakdown of Native and Exotic Tree Species in Two Hawaiian Streams that Differ in Flow. *Pacific Sci* 70:209–222.
- Romaní AM, Fischer H, Mille-Lindblom C, Tranvik LJ (2006) Interactions of bacteria and fungi on decomposing litter: differential extracellular enzyme activities. *Ecology* 87:2559–2569.
- Souza MC, Kawakita K, Slusarski SR, Pereira GF (2009) Vascular flora of the Upper Paraná River floodplain. *Braz J Biol* 69:735–745.
- Strahler AN (1957) Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans Am Geophys Union* 38:931–920.
- Talbot JM, Treseder KK (2012) Interactions among lignin, cellulose, and nitrogen drive litter chemistry–decay relationships. *Ecology* 93:345–354.

- Tank JL, Rosi-Marshall EJ, Griffiths NA, Entekin SA, Stephen ML (2010) A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *J N Am Benthol Soc* 29:118–146.
- Tenkiano NSD, Chauvet E (2017) Tropical shift in decomposers' relative contribution to leaf litter breakdown in two Guinean streams. *Biotropica* 49:439–442.
- Trumbore S, Brando P, Hartmann H (2015) Forest health and global change. *Science* 349:814–818.
- Wallace JB, Eggert SL, Meyer JL, Webster, JR (1997) Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* 277:102–104.
- Wymore AS, Compson ZG, Liu CM, Price LB, Whitham TG, Keim P, Marks JC (2013) Contrasting rRNA gene abundance patterns for aquatic fungi and bacteria in response to leaf litter chemistry. *Freshw Sci* 32:663–672.
- Yu DD, Lu N (2017) Establishment of a comprehensive indicator system for the assessment of biodiversity and ecosystem services. *Landscape ecology* 32:1563–1579.

#### 4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O uso de abordagens integrativas em estudos ecológicos tem se mostrado cada vez mais eficiente em avaliar os processos e o funcionamento ecossistêmico. As modificações nas zonas ripárias vêm gerando diversos impactos negativos aos ecossistemas ao redor do planeta, que refletem, conseqüentemente, sobre a *performance* dos organismos e integridade dos corpos aquáticos. Dessa forma, ao associar respostas de organismos em diferentes níveis da teia trófica, a abordagem utilizada neste trabalho permitiu a identificação e melhor compreensão de parte destes impactos, visto pelas alterações na colonização e atividade dos decompositores e taxas de decomposição da matéria orgânica.

Foi possível verificar que os efeitos de uma espécie exótica sobre os ambientes aquáticos estão diretamente relacionados às características de suas folhas, além da sua abundância no ambiente. Isto indica que potenciais espécies invasoras devem ser avaliadas individualmente, considerando suas características intrínsecas. Tais avaliações permitirão a acurada identificação de espécies-alvo, aumentando a efetividade e reduzindo os custos de programas de manejo ou controle de exóticas.

Verificou-se ainda, a influência da qualidade nutricional do detrito sobre a atividade e estrutura das comunidades dos decompositores microbianos. Isso demonstra a importância de se considerar pequenas modificações na composição de espécies das zonas ripárias como agentes de alterações do funcionamento ecossistêmico. Estudos como este contribuem para a execução de medidas de reflorestamento, por exemplo, ao indicar a importância da manutenção de uma matriz vegetativa diversa, uma vez que diferentes organismos são adaptados a utilizarem diferentes recursos. Por fim, destaca-se a contribuição inicial deste trabalho em elucidar questões referentes ao compartimento microbiano, pouco estudado em regiões tropicais. Por meio da análise dos resultados obtidos para as comunidades de hifomicetos aquáticos e bactérias conclui-se que se faz necessário a inclusão destes grupos em estudos futuros, dada sua relevância para os processos e funcionamento ecossistêmico em ambientes tropicais.



**APÊNDICE A - Tabela S1.** Contribuição relativa (%) dos hifomicetos aquáticos (baseado nas taxas de esporulação) associados aos tratamentos com diferentes porcentagens de espécies de plantas nativa e exótica durante experimento de decomposição por 60 dias. Espécies em negrito representam as que mais contribuíram. AC = *Anguillospora crassa*, AL = *Anguillospora longuissima*, AP = *Anguillospora pseudolinguissima*, BT = *Brachiosphaera tropicalis*, CC = *Campylospora chaetoclada*, CA = *Centrospora aquatica*, CG = *Condylospora gigantea*, Cgra = *Culicidospora gravida*, EB = *Ellisembia bambusae*, FC = *Flagellospora curvula*, FP = *Flagellospora penicillioides*, Fcon = *Fusariella concinna*, HS = *Heliscus submersus*, IL = *Isthmophragmospora laevispora*, LU = *Lunulospora curvula*, MA = *Mycocentrospora acerina*, MF = *Mycocentrospora filiformis*, RI = *Repetophragma inflatum*, Sub = *Subulispora* sp., SV = *Sporidesmium verrucisporum*, TA = *Taeniolella alta*, Tace = *Thozetella acerosa*, TC = *Tricladium chaetocladium*, Tacu = *Triscelophorus acuminatus*, TD = *Triscelophorus deficiens*, Taqua = *Tumularia aquatica*, XA = *Xylomyces aquaticus*. S = riqueza (nº espécies/tratamento).

Espécies	100N				75N/25E				50N/50E				75E/25N				100E			
	15	30	45	60	15	30	45	60	15	30	45	60	15	30	45	60	15	30	45	60
AC	0,02				0,02				0,13				0,22				0,43			
<b>AL</b>	<b>37,11</b>	<b>37,23</b>	<b>17,33</b>	<b>18,13</b>	<b>35,03</b>	<b>34,12</b>	<b>26,64</b>	<b>11,08</b>	<b>37,78</b>	<b>42,31</b>	<b>24,17</b>	<b>54,87</b>	<b>41,97</b>	<b>53,00</b>	<b>33,56</b>	<b>46,07</b>	<b>65,62</b>	<b>56,75</b>	<b>37,36</b>	<b>45,56</b>
AP	6,25				4,82				0,98			0,61	0,11			0,37	0,42			7,33
BT	0,05				0,58				0,99				0,12							
CC										0,58		2,86		1,84	1,23			0,93	10,86	
CA		0,03																		
CG					0,02				1,39											
Cgra													0,07							
EB					0,23															
FC	12,50				2,00								1,10							

Espécies	100N				75N/25E				50N/50E				75E/25N				100E				
	15	30	45	60	15	30	45	60	15	30	45	60	15	30	45	60	15	30	45	60	
FP					2,54																
Fcon									0,69				1,71								
HS	0,05	0,37		0,08	0,46	0,21		0,26	3,93	0,34			1,13	0,77	0,31		0,38	0,39		0,50	
IL	3,13				0,16								0,21				0,10				
<b>LC</b>	<b>6,93</b>	<b>31,65</b>	<b>21,23</b>	<b>13,40</b>	<b>8,79</b>	<b>36,54</b>	<b>20,00</b>	<b>19,04</b>	<b>9,56</b>	<b>28,91</b>	<b>25,48</b>	<b>24,30</b>	<b>27,91</b>	<b>27,48</b>	<b>38,43</b>	<b>44,16</b>	<b>11,16</b>	<b>28,38</b>	<b>49,13</b>	<b>24,56</b>	
MA					0,36																
MF	0,07				12,17				6,18				0,98				2,78				
RI					1,11				0,00				0,85								
Sub					0,17				0,00				0,03								
SV	0,25	4,89	27,39	2,38		1,21	7,19	16,97	0,27	8,86	4,65	0,45	0,03	0,13	1,87			0,03	1,85		
TA	15,70		0,05		3,78	0,37			1,99	0,25	1,50		5,13	0,27			14,43	0,07			
Tace	1,56	0,28			9,19	0,13	0,07		3,02				2,90	1,65			1,96	1,92			
TC						0,20															
<b>Tacu</b>	<b>16,27</b>	<b>25,52</b>	<b>34,00</b>	<b>66,01</b>	<b>17,63</b>	<b>26,93</b>	<b>46,09</b>	<b>52,38</b>	<b>32,49</b>	<b>18,70</b>	<b>44,21</b>	<b>16,91</b>	<b>13,64</b>	<b>14,75</b>	<b>24,60</b>	<b>9,40</b>	<b>1,63</b>	<b>11,27</b>	<b>0,80</b>	<b>22,05</b>	
TD	0,07				0,72								0,07								
Taqua									0,14												
XA									0,41												
S		15					22				17				20					13	

**APÊNDICE B - Tabela S2.** Classificação por família, grupo funcional e abundância total dos invertebrados bentônicos associados aos tratamentos com diferentes porcentagens de espécies de plantas nativa e exótica durante experimento de decomposição por 60 dias. Ad = adulto, P = predador, R = raspador, Fi = filtrador, Fr = fragmentador, C = coletor. Famílias em negrito representam as que mais contribuíram. *S* = riqueza (nº famílias/tratamento).

Família	Grupo funcional	100N				75N/25E				50N/50E				75E/25N				100E			
		15	30	45	60	15	30	45	60	15	30	45	60	15	30	45	60	15	30	45	60
Aeshnidae	P							1													
Baetidae	R	5	58	26	3	9	15	29	11	19	11	1	8		2	31	12	2	17	14	3
Bivalvia	Fi			1								2		1						3	
Calamoceratidae	Fr	1	4	22	45	21	18	19	36	39	37	17	7	2	49	18	26	22	52	68	9
Calopterygidae	P	6	5	1	11	6	6	3	7	7	8	7	7	8	1	5	5	9	12	1	6
<b>Ceratopogonidae</b>	<b>P</b>	<b>17</b>	<b>27</b>	<b>57</b>	<b>52</b>	<b>14</b>	<b>3</b>	<b>71</b>	<b>45</b>	<b>28</b>	<b>57</b>	<b>65</b>	<b>51</b>	<b>3</b>	<b>16</b>	<b>38</b>	<b>2</b>	<b>47</b>	<b>37</b>	<b>31</b>	<b>15</b>
<b>Chironomidae</b>	<b>C</b>	<b>1273</b>	<b>115</b>	<b>125</b>	<b>665</b>	<b>96</b>	<b>899</b>	<b>139</b>	<b>624</b>	<b>881</b>	<b>1212</b>	<b>699</b>	<b>451</b>	<b>1148</b>	<b>566</b>	<b>723</b>	<b>561</b>	<b>948</b>	<b>1425</b>	<b>1461</b>	<b>335</b>
Coenagrionidae	P	1			1					3	1			2				1			
Collembola	R			1			3		1												6
Cordulidae	P	3				8				5				3				8			
Corydalidae	P				2																
Dixidae	C	1		1			1														2
Dryopidae Ad	R			2		1			1		2							2	1		
Dytiscidae	P	3								1											
<b>Elmidae</b>	<b>C</b>	<b>128</b>	<b>29</b>	<b>266</b>	<b>562</b>	<b>35</b>	<b>271</b>	<b>294</b>	<b>436</b>	<b>295</b>	<b>264</b>	<b>313</b>	<b>34</b>	<b>258</b>	<b>256</b>	<b>324</b>	<b>229</b>	<b>248</b>	<b>538</b>	<b>513</b>	<b>23</b>
Elmidae Ad	C	2	13	5	7	2	2	3	1	7	3	4	6	13	7	6			19	5	
Empididae	P	3	16	14	7	54	25	19	8	59	25	25	5	31	41	31	5	39	58	34	7



Família	Grupo funcional	100N				75N/25E				50N/50E				75E/25N				100E				
		15	30	45	60	15	30	45	60	15	30	45	60	15	30	45	60	15	30	45	60	
Naucoridae	P		1	1	1	1	2							3	1		1			1		
Odontoceridae	Fr	5	5	3	3	6	2	12		4	9	2	5	1	3	4	1	6	4	7	8	
Oligochaeta	C	2	13	16	33		33	19	53	4	13	5	49	2	32	9	21		43	27	16	
Ostracoda	Fi			1				5				2									3	
Perlidae	P	1	3	1	26	8	1	3	11	4	4	4	38	2	3	6	7	1	7	16	12	
Polycentropodidae	P					2				1		3		2								
Protoneuridae	P								4							2					1	
Psychodidae	C												3									
Sericostomatidae	Fr							2													1	
Simulidae	Fi	1	4	2	8	7	1	13	2	1	1	63	28	15	55	17	26	15	6	8	42	
Staphilinidae Ad	P			1		1											2			4	1	
Stratiomyidae	C				1	4		2	1				5		1		1		1		1	
Syrphidae	C											1										
Tabanidae	P			1					3				2								3	
Tipulidae	P	1	2	5	6			6	9	3	4	3		1	111	2	1	1	1	1	5	1
Veliidae	P					1	1					1									1	
<i>S</i>			40					43				35			36						45	

**ANEXO A – Artigos desenvolvidos durante o período do doutorado, que contribuíram com a execução desta tese**

1. CIONEK, V.M.; FOGAÇA, F.N.O.; MOULTON, T.P.; PAZIANOTO, L.H.R.; LANDGRAF, G.O.; BENEDITO, E. *Leaf litter breakdown as a functional indicator of land use impacts on Neotropical low order streams*. Em preparação, periódico alvo: *Freshwater Biology*.
2. SCOARIZE, M.M.R.; PINHA, G.D.; PAZIANOTO, L.H.R.; BENEDITO, E. *Beta-diversity of ingoldian fungi in subtropical streams: inside and outside a protected area*. Em preparação, periódico alvo: *Hydrobiologia*.
3. SCOARIZE, M.M.R.; PINHA, G.D.; PAZIANOTO, L.H.R.; BENEDITO, E. *Effects of micro and macroscale on the aquatic hyphomycete composition of subtropical streams*. Em preparação, periódico alvo: *The ISME Journal*.
4. CONTIERI, B.B.; PAZIANOTO, L.H.R.; FOGAÇA, F.N.O.; BENEDITO, E. *Exotic leaf litter alters the organic matter decomposition, but not the macroinvertebrate biodiversity*. Em preparação, periódico alvo: *Aquatic Sciences*.
5. PAZIANOTO, L.H.R.; SOLLA, A.; FERREIRA, V. *Leaf litter decomposition of sweet chestnut is affected more by oomycete infection of trees than by water temperature rise*. Submetido a *Fungal Ecology* (em fevereiro de 2019).
6. PAZIANOTO, L.H.R.; SOLLA, A.; FERREIRA, V. *Microbial leaf litter decomposition depends on the susceptibility of plant species to oomycete infection*. Em preparação, periódico alvo: *Microbial Ecology*.
7. DJUKIC, I., et al. Early stage litter decomposition across biomes. *Science of the Total Environment* 628 – 629, p.1369-1394, 2018.