

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Universidade Federal do Amazonas - UFAM

Efeitos dos macroconsumidores (peixes e camarões) sobre a
assembléia de insetos aquáticos e na taxa de degradação de folhas
em riachos de floresta de terra firme, Amazônia central

Victor Lemes Landeiro

**Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Biologia Tropical e Recursos
Naturais, convênio INPA/UFAM,
como parte dos requisitos para
obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas, área de
concentração Entomologia**

Manaus – Amazonas
2006

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Universidade Federal do Amazonas - UFAM

Efeitos dos macroconsumidores (peixes e camarões) sobre a
assembléia de insetos aquáticos e na taxa de degradação de folhas
em riachos de floresta de terra firme, Amazônia central

Victor Lemes Landeiro

Orientadora: Dra: Neusa Hamada
Co-orientador: Dr: Adriano S. Melo

**Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Biologia Tropical e Recursos
Naturais, convênio INPA/UFAM,
como parte dos requisitos para
obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas, área de
concentração Entomologia**

Manaus – Amazonas
2006

*“To bring science forward we need
both a precision of data and a
precision of concepts and theories”*
Kurt Jax – Oikos, 111: 641-648

A toda minha família

Ficha Bibliográfica:

Landeiro, V.L. 2006

Efeitos dos macroconsumidores (peixes e camarões) sobre a assembléia de insetos aquáticos e na taxa de degradação de folhas em riachos de floresta de terra firme, Amazônia central – 2006.

54p.f.

Dissertação (mestrado) – INPA/UFAM, Manaus, 2006.

1. Macroconsumidores 2. Degradação de folhas 3. Insetos aquáticos 4. Fragmentadores

CDD 19. ed. 574526322

SINOPSE:

Foi realizado um experimento de exclusão utilizando cercas elétricas para determinar os efeitos dos macroconsumidores (peixes e camarões) sobre a assembléia de insetos aquáticos e sobre a degradação de folhas submersas.

Palavras-chaves: degradação de folhas; macroconsumidores; insetos aquáticos; fragmentadores; riachos; Amazônia central.

Keywords: leaf decay; macroconsumers; aquatic insects; shredders, streams; central Amazonia.

Agradecimentos

- Aos Drs. Neusa Hamada e Adriano Sanches Melo pela orientação, apoio e conversas bastante produtivas que tivemos durante esses dois anos.
- Ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais, à Coordenação de Pesquisas em Entomologia pelo apoio financeiro, ao CNPq pela bolsa de mestrado e ao IBAMA pela concessão da autorização de coleta, fundamentais para a realização deste trabalho.
- Ao INPA, PPG-BTRN e aos professores da Entomologia e Ecologia que contribuíram para minha formação e planejamento deste trabalho. Aos Drs. Bruce Forsberg, Jansen Zuanon e Elizabeth Franklin Chilson pelas sugestões durante a minha aula de qualificação, bem como aos Dr. Karl Matthias Wantzen e Willian E. Magnusson pela avaliação do plano de trabalho.
- Ao Dr. Tim Moulton e seus alunos Marcelo e Ernesto pela ajuda com as cercas elétricas. Ao Dr. James March pelas informações e conselhos passados via e-mail.
- Aos assistentes de campo, Cardoso, Leo, e Junior pela ajuda nos trabalhos de campo.
- Aos Drs. Luis Mauricio Bini, Willian E. Magnusson, e Adriano S. Melo pela ajuda com as análises estatísticas e planejamento do trabalho.
- Aos Drs. Fernando Gertum Becker, Jorge Luiz Nessimian, Karl Matthias Wantzen, Timothy Peter Moulton e William Ernest Magnusson pela avaliação e sugestões para a versão final desta dissertação.
- Aos grandes amigos Daniel, Ana Maria, Ricardo, Bruno, Sheyla, Patrícia, Domingos, Jeferson e muitos outros que contribuíram, seja com amizade, sugestões ou críticas.
- Às turmas de 2003, 2004 e 2005 do curso de entomologia, pelo convívio e amizades.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	1
GRUPOS FUNCIONAIS DE ALIMENTAÇÃO	1
O CONCEITO DO RIO CONTÍNUO	1
FOLHAS COMO RECURSO.....	3
PROCESSO DE DEGRADAÇÃO DAS FOLHAS	4
EXPERIMENTOS AVALIANDO O PAPEL DE MACROCONSUMIDORES	8
MÉTODOS DE INCLUSÃO-EXCLUSÃO NO ESTUDO DO PAPEL DE MACROCONSUMIDORES	10
JUSTIFICATIVAS	12
OBJETIVO GERAL:	13
OBJETIVOS ESPECÍFICOS:	13
DESCRIÇÃO DO LOCAL DE ESTUDO.....	14
MÉTODOS.....	16
DESENHO EXPERIMENTAL.....	16
EXCLUSÃO DOS MACROCONSUMIDORES	16
PACOTES DE FOLHAS	19
ANÁLISE ESTATÍSTICA	24
RESULTADOS	26
EFEITO DOS MACROCONSUMIDORES SOBRE A DEGRADAÇÃO DAS FOLHAS	27
ASSEMBLÉIA DE INSETOS AQUÁTICOS.....	28
RELAÇÃO DA PORCENTAGEM DE PESO REMANESCENTE NAS FOLHAS COM A ABUNDÂNCIA DE INSETOS	29
DISCUSSÃO.....	34
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	41

Lista de Figuras

- Figura 1: Processo de degradação das folhas após sua queda em riachos..... 6
- Figura 2: Estrutura hierárquica organizando os fatores que controlam as taxas de degradação de folhas em riachos em diferentes escalas espaciais. O lado direito do esquema mostra a hierarquia de restrições, enquanto o lado esquerdo mostra a escala espacial correspondente na qual cada restrição atua. As setas mostram os fatores de escalas amplas afetando escalas mais restritas em relação à taxa de degradação das folhas. Traduzido de Royer & Minshall (2003). 8
- Figura 3: Mapa que compreende algumas áreas administradas pelo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), indicando a reserva do Km 41, local de estudo..... 15
- Figura 4: Procedimento de exclusão: A cerca foi construída com canos e joelhos de PVC de 20 mm de diâmetro, formando um quadrado com 40 cm de lado. Para criar o campo elétrico de exclusão foi utilizado fio de cobre preso por braçadeiras no interior da cerca. Como fonte de eletricidade foi utilizado um eletrificador de cercas elétricas, abastecido por uma bateria de automóvel de 12 Volts e 45 Amperes, que criava um campo elétrico no interior da cerca. As “pernas” da cerca foram fincadas ao substrato até que os tubos de PVC entrassem em contato com o substrato..... 17
- Figura 5: Formação do campo elétrico: O aparelho eletrificador possui uma saída de eletricidade e um retorno da energia não dissipada. Após o retorno, os elétrons são liberados pelo fio terra, neste caso, localizado no centro da cerca. Um fraco campo elétrico também se forma à jusante e à montante da cerca, mas sua intensidade é baixa e não afeta os organismos. Não existe um estudo sobre a uniformidade do campo elétrico dentro das cercas..... 18
- Figura 6: Esquema mostrando os riachos onde cada bloco foi montado bem como as distâncias entre eles. As letras do lado esquerdo do esquema indicam trilhas leste-oeste, enquanto os números no lado inferior indicam trilhas norte-sul. 19
- Figura 7: Proteção do equipamento: o eletrificador e a bateria foram protegidos dentro de sacos plásticos e pendurados a uma árvore na margem do riacho..... 19
- Figura 8: Confecção dos pacotes de folhas: as folhas eram posicionadas umas sobre as outras e presas pelo pecíolo com auxílio de uma braçadeira. Junto a esta braçadeira

havia um pedaço de 30 cm de linha de nylon, que foi utilizado, posteriormente, para amarrar os pacotes dentro das cercas.....	22
Figura 9: Pacotes de folhas amarrados no interior das cercas. a) detalhes dos pacotes amarrados ao fio de cobre, indicando a fita com a numeração do pacote; b) cerca elétrica com oito pacotes de folhas amarrados em seu interior.....	22
Figura 10: Estado físico das folhas após o experimento: a) marca de <i>Phylloicus</i> sp.; b), c) <i>Phylloicus</i> sp. e sua marca na folha.; d), e), f) folhas com furos característicos da ação de insetos fragmentadores.....	27
Figura 11: Diferenças entre os tratamentos quanto: a) peso remanescente das folhas; b) abundância de fragmentadores; c) Chironomidae minadores; d) Chironomidae não minadores; e) abundância geral sem Chironomidae; f) abundância de Copepoda. N.S. = não significativo.....	30
Figura 12: Disposição dos tratamentos revelada por um Escalonamento Multidimensional não Métrico (NMDS) com duas dimensões, baseado em dados com: a) maior peso para as espécies comuns ($S = 0,065$; $r^2 = 0,94$); b) maior peso para espécies comuns, ao retirar os Chironomidae ($S = 0,115$; $r^2 = 0,87$); c) ao retirar o peso das espécies comuns ($S = 0,173$; $r^2 = 0,70$); d) ao retirar o peso das espécies comuns e os Chironomidae ($S = 0,171$; $r^2 = 0,71$). A elipses indicam os blocos mais semelhantes segundo cada análise. C = tratamento controle; E = tratamento eletrificado. Os números indicam os blocos, posicionados de acordo com a Figura 6.....	32
Figura 13: Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) realizado sem retirar o efeito da variação entre blocos: a) dados de abundância (sem Chironomidae), transformados com $\log(x+1)$, coeficiente de distância de Sorensen Bray-Curtis ($S = 0,126$; $r^2 = 0,87$); b) dados de presença e ausência usando coeficiente de distância de Jaccard ($S = 0,201$; $r^2 = 0,59$). C = tratamento controle; E = tratamento eletrificado. Os números indicam os blocos posicionados de acordo com a figura 6.....	33

Lista de Apêndices

Apêndice 1: Degradação das folhas: PSI = Peso Seco Inicial estimado (gramas); PSF = Peso Seco Final (gramas); PPRF = Porcentagem de Peso Remanescente nas Folhas.	49
Apêndice 2: Total de indivíduos coletados em cada tratamento e, em negrito, a densidade de indivíduos por grama de peso remanescente das folhas	51

Resumo

Este trabalho teve como objetivo verificar os potenciais efeitos sobre a assembléia de insetos aquáticos e degradação de folhas causados pela exclusão de macroconsumidores (peixes e camarões). A diminuição na taxa de degradação e o aumento na abundância de alguns táxons eram esperadas na ausência de macroconsumidores, como observado em outros estudos em regiões tropicais e temperadas. Os efeitos dos macroconsumidores (peixes e camarões) sobre a degradação de folhas e sobre a assembléia de insetos aquáticos foram avaliados excluindo-os, utilizando cercas elétricas, de áreas de 1600 cm² em quatro riachos. O experimento foi realizado em blocos, cada um composto por dois tratamentos (controle e eletrificado) colocados em áreas de baixa velocidade em quatro riachos. Em cada riachos foram colocados dois blocos, resultando em oito réplicas. Para testar a abundância de alguns táxons foi usado teste t pareado e para avaliar a composição de táxons entre os tratamentos foi usada NMDS e CCA. Os fragmentadores mais abundantes foram *Triplectides* sp. e *Phylloicus* sp. e não diferiram entre os tratamentos. A abundância de Chironomidae (não minadores) foi maior no tratamento de exclusão, mas a dos minadores não diferiu entre os tratamentos. Os macroconsumidores afetaram negativamente os Chironomidae, contudo não ficou claro se foi por meio de predação ou bioturbação, oriunda do deslocamento dos macroconsumidores entre as folhas. Após 17 dias, o peso remanescente das folhas era menor nos tratamentos controles, sugerindo que os macroconsumidores afetaram positivamente o processo de degradação. Entretanto, os macroconsumidores não tiveram um efeito detectável sobre os fragmentadores, pois a abundância desses organismos não diferiu entre os tratamentos. Devido à falta de efeito sobre os fragmentadores, a diferença de 5,4% no peso final das folhas pôde ser atribuída aos macroconsumidores. Esta baixa diferença, apesar de significativa, indica grande participação dos insetos como fragmentadores. Conhecer, separadamente, os efeitos de insetos e macroconsumidores sobre a degradação das folhas pode ser um importante passo futuro nos estudos com degradação de folhas em riachos da Amazônia central.

Abstract

The objective of this study was to verify potential effects on the assemblage of aquatic insects and on leaf breakdown caused by exclusion of macroconsumers (fish and shrimp). A reduction in leaf breakdown and an increase in the abundance of aquatic insects were expected in the absence of macroconsumers, as observed in other studies in tropical and temperate streams. Macroconsumer effects on the leaf breakdown and on aquatic insect assemblages were evaluated by excluding the macroconsumers using electric fields in 1600-cm² square areas in four streams. The experiment was carried out in blocks, each composed of two treatments (control and electrified) placed in areas of low flow with few accumulated leaves. Each of the four streams studied contained two blocks, resulting in eight replicates. A paired *t* test was used to test for differences in the abundance of different taxa, while NMDS analysis and CCA were used to evaluate the community composition among treatments. The most abundant shredders were *Triplectides* sp. and *Phylloicus* sp.; the abundance of these groups did not differ between the treatments. Abundance of Chironomidae (non-miners) was higher in exclusion treatments, while leaf miners did not differ between treatments. Macroconsumers negatively affected Chironomidae; however, it was not clear whether this effect was exerted by means of predation or by means of Chironomidae being dislodged from leaves during foraging by macroconsumers. After 17 days the leaf weight remaining was less in control treatments, suggesting that the macroconsumers had positively affected leaf breakdown. Macroconsumers did not have a detectable effect on the abundance of shredders; therefore, the abundance of these organisms did not differ between treatments. Due to the lack of an effect on shredders, the difference between treatments of 5.4% in the final weight of leaves could be attributed to macroconsumer activity. This small but significant difference indicates a substantial participation of shredders in leaf breakdown. An important future step in studies of leaf breakdown in central Amazon streams will be to determine the role of insects and macroconsumers separately.

Introdução

Grupos funcionais de alimentação

Insetos aquáticos exercem um importante papel na dinâmica de nutrientes e no fluxo de energia em diversos níveis tróficos dos ambientes aquáticos (Allan, 1995). Diversas ordens de insetos ocorrem nos ambientes lóticos e lênticos, participando das mais variadas formas do funcionamento¹ destes sistemas. Merritt & Cummins (1996) classificaram os insetos aquáticos em grupos funcionais de alimentação de acordo com características morfológicas e comportamentais, o que facilitou o estudo de muitos processos ecológicos com os quais esses organismos estão envolvidos. Os cinco grupos mais comumente citados na literatura são, filtradores, coletores, predadores, fragmentadores e raspadores, podendo haver subdivisões dentro de cada grupo (Merritt & Cummins, 1996). Os fragmentadores se alimentam de folhas, gravetos e outros detritos que caem nos riachos. A gradativa fragmentação destes detritos forma partículas cada vez mais finas que posteriormente poderão ser consumidas por outros grupos funcionais (*e.g.* filtradores, coletores). Esta seqüência e outras características peculiares a uma bacia hidrográfica foram fundamentais para a elaboração de uma importante teoria da ecologia de rios, o Conceito do Rio Contínuo (Vannote *et al.*, 1980).

O conceito do Rio Contínuo

As fontes de energia primária que suprem os riachos podem ser de origem alóctone e/ou autóctone. A produção gerada pela fotossíntese de algas, musgos e plantas aquáticas (autóctone) é uma importante fonte de energia em riachos que recebem grande incidência

¹ O termo função/funcionamento (*function, functioning*) tem sido empregado com diversos significados na ecologia (Jax, 2005). O significado utilizado neste trabalho será o de relações de causa e efeito no funcionamento de processos do ecossistema.

de luz, que são geralmente mais largos e onde o dossel não cobre todo o canal ou naqueles que tiveram sua vegetação ripária retirada (Allan, 1995; Bunn *et al.*, 1999). Riachos pequenos, de primeira a terceira ordem, são caracterizados por pequena produção autóctone; porque são sombreados, a quantidade de luz que recebem não é suficiente para a fotossíntese e conseqüente produção autóctone. Neste tipo de ambiente, a maior fonte de energia é oriunda de fontes externas (alóctone), como folhas, galhos, troncos e restos de material animal, vindos do ambiente terrestre circundante (Cummins *et al.*, 1973; Benfield, 1996).

O grupo funcional dos fragmentadores é importante no processo de quebra da estrutura física da matéria orgânica particulada grossa ($> 1,0$ mm) (CPOM – *Coarse Particulated Organic Matter*). Esta quebra forma a matéria orgânica particulada fina ($0,25 < 1,0$ mm) (FPOM - *Fine Particulated Organic Matter*), que serve de alimento para outros grupos funcionais, como os filtradores e coletores.

O Conceito do Rio Contínuo preconiza um modelo de mudanças graduais que ocorrem enquanto a água flui de riachos de cabeceira até os rios maiores. Com o aumento do tamanho dos rios, a influência das florestas adjacentes diminui com conseqüentes mudanças nas comunidades biológicas (Vannote *et al.*, 1980). Se os pequenos riachos de cabeceira dependem prioritariamente da energia e dos nutrientes fornecidos pela floresta circundante, os fragmentadores devem constituir uma grande parte da comunidade de macroinvertebrados nestes locais. Os raspadores, aqueles que “raspam” algas da superfície do substrato, estariam quase que ausentes nos pequenos riachos, visto a baixa luminosidade, que limita o crescimento de algas. Com o aumento da largura dos riachos, mais luz solar entra na água, aumentando a produção de algas e plantas aquáticas. Este fato, combinado com a matéria fina produzida à montante, aumenta a energia do sistema,

contribuindo para uma maior diversidade de insetos e grupos funcionais. O aquecimento da água também cria nichos termais ao longo dos riachos, o que pode contribuir com o aumento da diversidade de espécies.

Quando os riachos já estão grandes o suficiente para serem chamados de rios, a luz solar aumenta ainda mais a produção de algas, tornando-as a fonte dominante de energia. Entretanto tal importância pode ser diminuída em rios com grande quantidade de partículas em suspensão. Os coletores (filtradores e catadores) capturam partículas finas na água e são importantes em grandes rios, onde está disponível a matéria orgânica fina que foi produzida e trazida dos riachos de cabeceira. Os predadores são comuns ao longo de todo o sistema.

Folhas como recurso

Historicamente, as folhas da vegetação ripária têm sido reconhecidas como a principal fonte de energia para pequenos riachos (Anderson & Sedell, 1979; Wallace *et al.*, 1997), constituindo a maior fonte de carbono orgânico que supre grande parte da produção secundária (Royer & Minshall, 2003). São importantes componentes da base de cadeias alimentares em locais com baixa produção primária autóctone. Nos pequenos riachos de água preta da Amazônia central o principal recurso é constituído por folhas submersas (Walker & Ferreira, 1985).

As folhas são importantes tanto para a fauna local (Cummins *et al.*, 1989) como para a fauna rio abaixo, como preconiza o Conceito do Rio Contínuo. A exclusão experimental do aporte de folhas do trecho de um riacho mostrou que esta fonte de energia é responsável por diversos processos à jusante (Baer *et al.*, 2001). A redução na abundância de fragmentadores e coletores-filtradores causa um declínio geral das comunidades que utilizam detritos. O número de predadores também diminui, em resposta ao declínio da

população de presas. Estes resultados forneceram fortes evidências de que a estrutura da comunidade à jusante é dependente da entrada de matéria alóctone à montante, bem como da presença de organismos fragmentadores, também à montante (Baer *et al.*, 2001).

Processo de degradação das folhas

A degradação das folhas resulta de ações físicas, químicas e biológicas, que variam em importância de acordo com o tipo de folha e do riacho (Webster & Benfield, 1986). Os processos envolvidos na degradação de folhas têm sido investigados há mais de 30 anos (Royer & Minshall, 2003). Vários fatores afetam o processo, agindo em diferentes escalas espaciais. Por exemplo, as enzimas produzidas por fungos aquáticos e bactérias agem na escala de moléculas e células das folhas, enquanto o consumo por macroinvertebrados² opera, geralmente, em escalas de folhas individuais ou de pequenos acúmulos de folhas (pacotes de folhas). Outros fatores, como temperatura, química da água e/ou composição da vegetação ripária, agem em escalas ainda maiores, como em microbacias (Royer & Minshall, 2003).

As pesquisas com degradação de folhas têm sido realizadas, em sua maioria, em corredeiras individuais ou em pequenos trechos de um riacho, o que dificulta o entendimento dos fatores que controlam este processo (Benfield, 1996). Um recente exame da literatura sobre o assunto indica que os fatores mais importantes que causam variação na taxa de degradação, dentro e entre riachos, são a qualidade das folhas, a temperatura, e a química da água, particularmente os nutrientes dissolvidos, e o tipo e a abundância de macroinvertebrados fragmentadores (Royer & Minshall, 2003).

² Macroinvertebrados são os organismos invertebrados maiores que 0,1 cm.

A queda das folhas pode variar sazonalmente, tornando-se um fator importante para a fauna aquática. Em regiões temperadas, o aporte energético alóctone ocorre principalmente durante o outono, período em que ocorre abscisão das folhas de grande parte das espécies. Este aporte continua durante todo ano, porém em menor quantidade (Benfield, 1996). Nas regiões tropicais, o aporte de folhas para os riachos ocorre em taxas relativamente similares durante o ano inteiro, e a diversidade de plantas é maior (Stout, 1980; Covich, 1988; Crowl *et al.*, 2001; Wantzen *et al.*, 2002; Williams, 2002). Apesar disto, alguns autores relatam baixa abundância de insetos aquáticos fragmentadores em regiões tropicais (Fittkau, 1964; Covich, 1988; Benstead, 1996; Rosemond *et al.*, 1998; Dobson *et al.*, 2002), porém, os riachos da Austrália apresentam alta abundância de fragmentadores (Cheshire *et al.*, 2005). Varias razões para a baixa abundância de fragmentadores em regiões tropicais são apontadas. Entre elas, destacam-se a dureza das folhas (Walker, 1995), seu alto conteúdo de taninos (Wantzen *et al.*, 2002), baixa qualidade nutricional (Benstead, 1996; Furch & Junk, 1997) e a troca dos detritívoros típicos das zonas temperadas por organismos maiores, tais como camarões e peixes, nas zonas tropicais (Henderson & Walker, 1986; Rosemond *et al.*, 1998). A degradação das folhas é um processo que está positivamente relacionado à abundância e à riqueza de espécies fragmentadoras (Jonsson *et al.*, 2001).

O processo de degradação inicia-se logo após a queda das folhas na água, quando ocorre a lixiviação de parte dos nutrientes solúveis restantes³ na folha. O subsequente ataque por bactérias e fungos aumenta a palatabilidade das folhas para os fragmentadores, etapa comumente chamada de condicionamento das folhas. Posteriormente, as folhas são colonizadas por invertebrados que participam da degradação através da fragmentação e

³ Grande parte dos nutrientes solúveis é reabsorvida pela planta durante o processo de abscisão.

ingestão. Forças físicas geradas pelo fluxo da água e/ou pela bioturbação⁴ também exercem um papel importante neste processo (Benfield, 1996). Um fator que também afeta o processo é a capacidade de retenção de folhas apresentada por cada riacho. Caso o aporte de folhas para o riacho seja alto, mas a retenção de folhas seja baixa, as folhas não poderão ser facilmente utilizadas como alimento ou hábitat (Webster *et al.*, 1999; Lepori *et al.*, 2005).

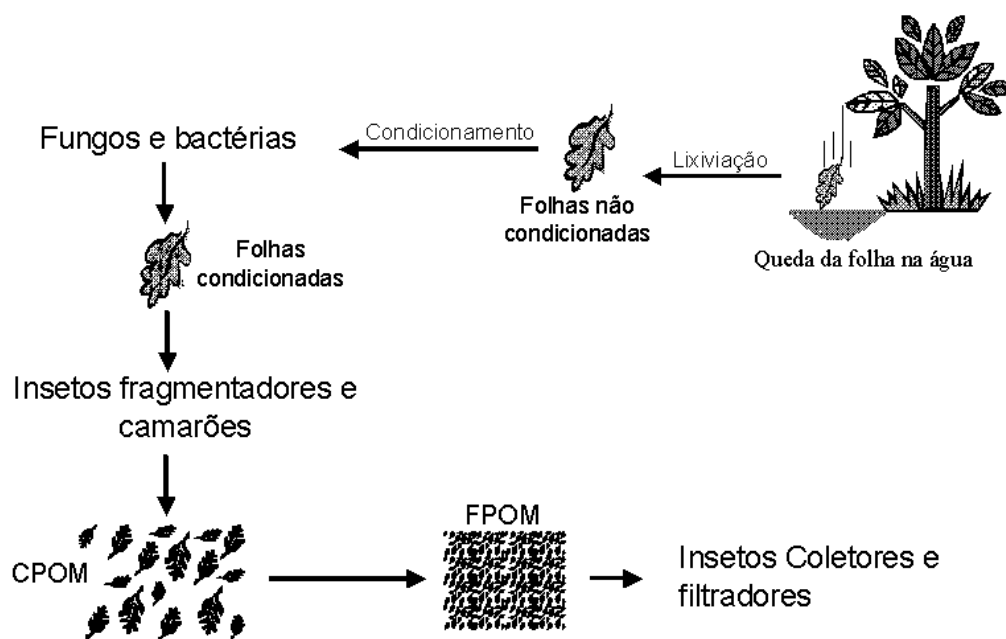


Figura 1: Processo de degradação das folhas após sua queda em riachos.

O processo de degradação de folhas é ilustrado na Figura 1. A lixiviação e conseqüente perda de peso logo após a queda das folhas é uma etapa pouco significativa e nem sempre ocorre (Benstead, 1996; Gessner *et al.*, 1999). Quando as folhas caem verdes podem continuar seu metabolismo e reter seus nutrientes solúveis por vários dias (Bärlocher, 1997). Além disso, as folhas podem cair fora da água ou ficar presas no dossel, onde o processo de degradação e perda de nutrientes pode começar antes que elas caiam na

⁴ Bioturbação é a perturbação causada no substrato resultante do movimento de organismos, resultando em suspensão de sedimentos, deslocamento de organismos menores e engenharia de ecossistemas.

água. Estas etapas, apesar de parecerem sucessivas, ocorrem simultaneamente, sem que uma dependa da outra (Gessner *et al.*, 1999).

A alta temperatura da água dos riachos tropicais (Sioli, 1975; Covich, 1988) favorece uma rápida colonização microbial das folhas (Irons *et al.*, 1994), o que teoricamente gera um subsequente aumento de seu consumo por fragmentadores (Benstead, 1996). Entretanto, os fungos tropicais talvez não causem um aumento na quantidade de proteínas das folhas submersas, como ocorre em alguns riachos de regiões temperadas, embora possam, provavelmente, exercer um importante papel no aumento de seu conteúdo calórico digerível (Padgett, 1976). Irons *et al.* (1994) sugeriram a existência de uma relação inversa entre a importância dos insetos fragmentadores e da atividade microbial ao longo de um gradiente latitudinal (ou termal). Em regiões tropicais, o papel dos insetos fragmentadores no processo de degradação tem sido questionado por diversos autores (Dobson *et al.*, 2002; Wantzen *et al.*, 2002). Conseqüentemente, nas latitudes menores haveria maior importância dos microorganismos e menor dos fragmentadores no processo de degradação das folhas.

Royer & Minshall (2003) prevêm que os diferentes fatores que controlam a degradação de folhas ocorram ao longo de diferentes escalas espaciais (Fig. 2). Por exemplo, no trecho de um riacho espera-se que a variação na taxa de degradação entre manchas (*patches*) seja decorrente de diferenças entre estas, como alimentação dos invertebrados, atividade microbial e fragmentação física. Fatores como estabilidade do hábitat e interações competitivas podem causar uma variação adicional entre manchas. Em uma escala espacial maior, como uma bacia hidrográfica, as fontes de variação resultam das diferenças entre os riachos, como a qualidade das folhas, a química da água, a temperatura e a velocidade da água. Esses fatores podem ser influenciados por níveis ainda mais

ampos, como paisagem/bioma, que são afetados pela geologia e o clima, os quais exercem influências locais no processo de degradação das folhas (Royer & Minshall, 2003).

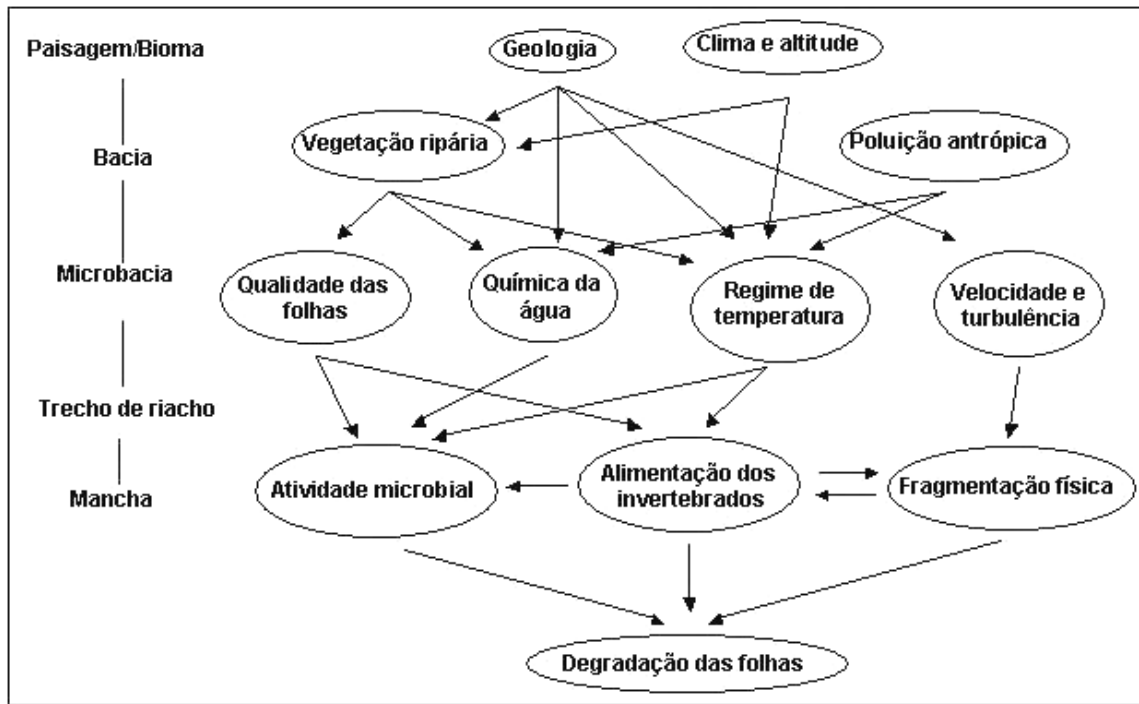


Figura 2: Estrutura hierárquica organizando os fatores que controlam as taxas de degradação de folhas em riachos em diferentes escalas espaciais. O lado direito do esquema mostra a hierarquia de restrições, enquanto o lado esquerdo mostra a escala espacial correspondente na qual cada restrição atua. As setas mostram os fatores de escalas amplas afetando escalas mais restritas em relação à taxa de degradação das folhas. Traduzido de Royer & Minshall (2003).

Experimentos avaliando o papel de macroconsumidores

Recentemente, muita atenção tem sido dada à importância de efeitos *bottom-up* e *top-down* controlando a dinâmica de populações (Power, 1992; Hunter, 1992; Nyström *et al.*, 2003), bem como na proteção da integridade dos ecossistemas aquáticos como alvo de um manejo sustentável dos recursos (Benstead *et al.*, 1999). O controle top-down sobre as interações entre baixos níveis tróficos tem sido considerado um dos principais mecanismos do balanço natural dos ecossistemas. Este controle causa uma redução no tamanho das populações de herbívoros, conseqüentemente gerando um aumento na produção primária (Polis, 1999), resultando no efeito denominado cascata trófica (Carpenter *et al.*, 1985).

Interações entre espécies de diferentes grupos funcionais, como predadores e detritívoros, têm importante influência sobre o funcionamento do ecossistema (Loreau, 2000) bem como na estrutura de comunidades. Os efeitos oriundos dessa interação podem ocorrer de forma direta (e.g. predação, competição) e/ou indireta (e.g. bioturbação, engenharia de ecossistemas) (Flecker, 1996; Charlebois & Lamberti, 1996; Stutzner *et al.*, 2003).

Atualmente, diversos estudos têm avaliado a influência dos macroconsumidores⁵ sobre assembléias de insetos aquáticos e sobre processos ecológicos. Os efeitos de camarões e lagostins (Charlebois & Lamberti, 1996; Pringle & Hamazaki, 1998; Usio, 2000; Schofield *et al.*, 2001; March *et al.*, 2002; Visoni & Moulton, 2003; Zhang *et al.*, 2004) e de peixes detritívoros e insetívoros (Flecker, 1992; Petty & Grossman, 1996; Benstead, 1996; Dahl, 1998a; 1998b; Usio *et al.*, 2001; Zhang *et al.*, 2004) sobre a comunidade de insetos aquáticos, processos ecológicos e fatores abióticos têm sido bastante estudados. Os resultados destes estudos mostraram que os macroconsumidores podem atuar como “espécies chave” no funcionamento de ecossistemas (Menge *et al.*, 1994).

Camarões de água doce exercem um importante papel na estruturação de comunidades bentônicas (Pringle & Hamazaki, 1998). Seus efeitos variam de acordo com o tipo de alimentação de cada espécie, dependendo portanto da biota local (March *et al.*, 2001; 2002). Os camarões que ocorrem em acúmulos de folhas na Amazônia Central (*Macrobrachium inpa* Kensley & Walker, *Macrobrachium nattereri* Heller e *Pseudopalaemon amazonensis* Ramos-Porto) são onívoros, embora predominantemente predadores, notavelmente de larvas de Chironomidae (Henderson & Walker, 1986).

⁵ A definição de macroconsumidores é relativa ao tamanho dos organismos de uma determinada cadeia trófica, onde os macroconsumidores são os maiores organismos. Entretanto, não há uma medida mínima para que um organismo seja considerado um macroconsumidor.

Estudos em Porto Rico e na Costa Rica mostraram que os camarões afetam a comunidade de algas e de insetos (Pringle *et al.*, 1993; Pringle, 1996), a quantidade e a qualidade da matéria orgânica bentônica (aquela que está depositada no fundo) (Benstead *et al.*, 1999), a cobertura de sedimentos orgânicos e minerais (Pringle & Blake, 1994) e as taxas de degradação de folhas submersas (Rosemond *et al.*, 1998; March *et al.*, 2001; Crowl *et al.*, 2001). Os efeitos de algumas espécies de peixes em diversos riachos, como é o caso do *Prochilodus mariae* Eigenmann na Venezuela (Flecker, 1996), sobre o acúmulo de sedimentos e matéria orgânica são semelhantes aos efeitos de alguns camarões (Pringle & Blake, 1994; March *et al.*, 2001; de Souza & Moulton, 2005).

Entretanto, relativamente pouco se conhece sobre os efeitos de macroconsumidores onívoros em cadeias alimentares onde a base dos recursos é constituída de folhas submersas, especialmente seus efeitos sobre a degradação de folhas e insetos associados (March *et al.*, 2001; Crowl *et al.*, 2001). Os riachos que fluem pelas florestas da Amazônia Central recebem apenas 5 a 10% da radiação solar incidente no dossel (Sioli, 1975), o que teoricamente torna estes riachos dependentes de fontes alóctones de energia. Diversos táxons que ocorrem na Amazônia Central utilizam os acúmulos de folhas como hábitat (e.g. Trichoptera, Chironomidae, Ephemeroptera e camarões) (Henderson & Walker, 1986).

Métodos de inclusão-exclusão no estudo do papel de macroconsumidores

Os experimentos que avaliam o efeito de espécies sobre processos ecológicos ou sobre outras espécies têm empregado basicamente duas formas de inclusão-exclusão: gaiolas teladas e cercas elétricas. As gaiolas são construídas com malhas que evitam a passagem dos organismos a serem estudados, mas que permitem a passagem dos organismos menores que a malha (Charlebois & Lamberti, 1996; Usio, 2000; Motta &

Uieda, 2002; Visoni & Moulton, 2003; Zhang *et al.*, 2004). A metodologia de exclusão elétrica foi criada por Pringle & Blake (1994), e posteriormente utilizada em diversos trabalhos (e.g. Pringle & Hamazaki, 1997; 1998; Rosemond *et al.*, 1998; March *et al.*, 2001; Schofield *et al.*, 2001; Moulton *et al.*, 2004; de Souza & Moulton, 2005).

As principais vantagens e desvantagens de cada metodologia baseiam-se na forma como cada aparato de exclusão é construído. Os artefatos utilizados na construção das gaiolas de inclusão-exclusão alteram a taxa de sedimentação no interior das gaiolas, além de alterar o fluxo da água e incidência de luz que passa através das malhas (Walde & Davies, 1984; Motta & Uieda, 2002). Problemas como esses podem dificultar a interpretação dos dados. A deposição de sedimentos é diferente dentro das gaiolas teladas, enquanto fora acumula mais matéria orgânica grossa, dentro o acúmulo de matéria fina é maior (Walde & Davies, 1984). O baixo custo e a possibilidade da implantação de um tratamento de inclusão (além do de exclusão) são as principais vantagens do uso de gaiolas teladas.

As cercas elétricas evitam os problemas apresentados pelos artefatos utilizados na construção das gaiolas teladas. A velocidade da água e a sedimentação dentro e fora das cercas elétricas não diferem, como ocorre com as gaiolas (Pringle & Blake, 1994). Deste modo, o uso de cercas elétricas confere mais realismo ao experimento. Entretanto, o uso de cercas elétricas se restringe a tratamentos de exclusão, impossibilitando tratamentos de inclusão. O alto custo e a logística de campo são, provavelmente, os fatores que mais restringem o uso de cercas elétricas.

Inicialmente as cercas elétricas foram usadas apenas para excluir organismos grandes, maiores que 1,5 cm (Pringle & Blake, 1994). Posteriormente, o uso de aparelhos eletrificadores mais potentes permitiu também a exclusão de pequenos organismos (Brown

et al., 2000; Opsahl *et al.*, 2003). Duas intensidades de pulso podem ser utilizadas para excluir tanto os organismos grandes (baixa intensidade) como os organismos menores (alta intensidade) (Moulton *et al.*, 2004). Com isso, a intensidade do choque pode ser alterada para excluir apenas a fauna desejada, e deve ser adequadamente regulada para evitar exclusões indesejadas. Como não existe um aparelho para medir a intensidade do choque embaixo da água, a única maneira para encontrar o ponto ideal do choque é por meio de experimentos piloto baseados em tentativa e erro (Moulton *et al.*, 2004). Portanto, conhecer o aparelho eletrificador e saber configurá-lo, para excluir apenas a fauna desejada, pode evitar erros nos resultados.

Justificativas

Nos últimos anos foram realizados vários estudos sobre taxonomia, biologia e ecologia de insetos aquáticos na Amazônia Central, constituindo um importante banco de informações que podem ser utilizadas na avaliação de impactos sofridos por esses grupos na região (e.g. Cargin-Ferreira & Forsberg, 2000; Hamada *et al.*, 2002; Hamada & Oliveira, 2003; Hamada & Couceiro, 2003; Holzenthal & Pes, 2004; Pes *et al.*, 2005; Couceiro *et al.*, 2006). Contudo, não existem estudos que tenham avaliado experimentalmente o papel ecológico desempenhado por comunidades bentônicas em riachos da Amazônia Central. O crescimento desenfreado dos municípios do Amazonas causa o desmatamento e a poluição de diversos riachos, além de afetar tanto o funcionamento dos processos ecológicos quanto a composição de espécies. A construção de barragens e o desvio de água afetam a distribuição de camarões adultos e causa grande mortalidade de suas larvas, bem como as de outros organismos migratórios (Benstead *et al.*, 1999). As barragens das hidrelétricas constituem, portanto, um importante impacto sobre os riachos da Amazônia Central,

afetando também, os processos que ocorrem a montante das barragens. Conhecer o papel das espécies em seu ambiente natural é um passo importante para medir futuras conseqüências de ações antrópicas, tal como fornecer informações úteis para a criação de planos de manejo e preservação da natureza.

Conhecer o papel das espécies em processos ecológicos, como a produção primária, decomposição e ciclo dos nutrientes, pode i) gerar hipóteses sobre o funcionamento do ecossistema, ii) prever potenciais conseqüências da perda ou introdução de espécies causadas por ações antrópicas, iii) fornecer informações que podem ser importantes para gestores ambientais na elaboração de planos de manejo e estratégias de conservação, e iv) fornecer informações para futuros estudos de ecologia aquática na região Amazônica.

Objetivos

Objetivo geral:

Avaliar o papel dos macroconsumidores na degradação de folhas e seus efeitos sobre a assembléia de insetos aquáticos que utilizam pacotes de folhas como recurso alimentar e/ou refúgio, bem como incrementar o conhecimento sobre o processo de degradação de folhas em riachos da Amazônia Central.

Objetivos específicos:

i) Testar a hipótese de que os macroconsumidores afetam negativamente a abundância de insetos aquáticos, principalmente os fragmentadores, que habitam pacotes de folhas submersas.

ii) Testar a hipótese de que os macroconsumidores afetam positivamente (aceleram) a degradação das folhas.

Descrição do local de estudo

O estudo foi realizado em quatro riachos localizados na reserva do km 41 (Fig. 3-4), uma das reservas administradas pelo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) e localizada a 100 Km ao norte de Manaus, Amazonas, Brasil. Esses quatro riachos fazem parte da bacia de drenagem do Rio Urubu, sendo três de primeira ordem e um de segunda. Em geral, eles apresentam fundo de areia e folhas submersas como substrato, suas águas são relativamente quentes, com média anual de 24°C, e sofrem pouca variação térmica diária e anual (23-26°C) (Santos & Ferreira, 1999). Na Amazônia central, a grande maioria dos riachos de terra firme apresenta águas ácidas, com pH variando de 3,8 a 4,4 devido à presença de ácidos húmicos e fúlvicos (Sioli, 1984). As árvores da vegetação ripária impedem que cerca de 90 % da luz incidente no dossel atinja a superfície da água (Sioli, 1975), de forma que a produção de macrófitas aquáticas e de algas perifíticas seja quase inexistente (Walker, 1995).

A precipitação média anual no local varia de 1900 a 2500 mm, sendo que os meses de junho a novembro compreendem a estação seca, apresentando menos de 100 mm de precipitação ao mês (Gascon & Bierregaard, 2001). Durante os períodos de seca, os riachos ficam mais estáveis, pois, devido à baixa precipitação, ocorrem menos enchentes. As águas dos riachos da reserva do km 41 são transparentes ao longo de todo o ano, podendo ficar um pouco turvas durante eventos de alta vazão (enchentes), ocasionada, principalmente, pela suspensão de matéria orgânica (observação pessoal).

Nos riachos da Amazônia Central, a assembléia de peixes é composta principalmente por pequenos Characiformes e Siluriformes, cujas espécies são, geralmente, as mais frequentes e abundantes (Sabino & Zuanon, 1998; Lowe-McConnell, 1999; Mendonça, 2002; Bührnheim & Fernandes, 2003). As espécies de peixes mais abundantes em riachos

de primeira a terceira ordem são: *Pyrrhulina brevis* Steindachner, *Bryconops inpai* Knöppel, *Hemigrammus pretoensis* Géry e *Hyphessobrycon* cf. *agulha* Fowler, que são insetívoros alóctones, e *Hyphessobrycon* sp.1 e *Hyphessobrycon melazonatus* Durbin, que são insetívoros generalistas (Anjos, 2005). A assembléia de camarões que ocorre na região do estudo é composta por três espécies: *Macrobrachium inpa*, *Macrobrachium nattereri* e *Pseudopalaemon amazonensis*. As três espécies são onívoras e possuem uma dieta similar, composta por tecidos vegetais, larvas de insetos aquáticos (notavelmente de Chironomidae) e terrestres, microcrustáceos e peixes (Kensley & Walker, 1982).

O experimento foi realizado em trechos de riacho com baixa velocidade, para evitar que a força da água causasse algum distúrbio durante o experimento (e.g. desprender um pacote de folhas, ou uma cerca inteira, *ver abaixo*). A profundidade e a largura dos locais em que o experimento foi realizado variaram de 8-30 cm, e 1-2,5 m respectivamente. A média da condutividade foi de 10,3 $\mu\text{S}/\text{cm}$, e variou pouco entre os sítios (8,9 – 11,3 $\mu\text{S}/\text{cm}$). Não foram realizadas medidas de pH que geralmente é baixo e varia pouco entre os riachos de terra firme da Amazônia central (3,8-4,4) (Sioli, 1984).

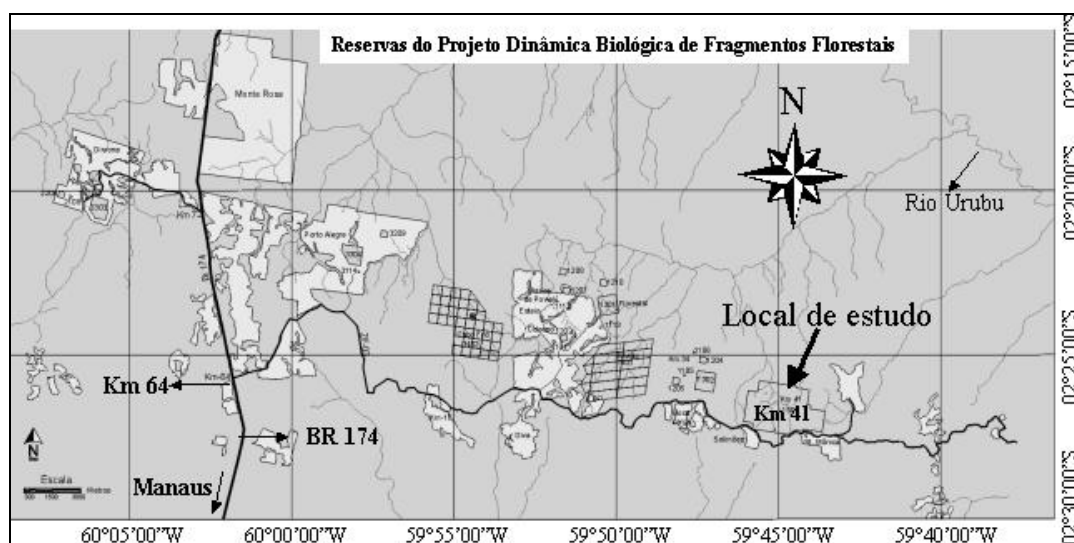


Figura 3: Mapa que compreende algumas áreas administradas pelo Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF), indicando a reserva do Km 41, local de estudo.

Métodos

Desenho experimental

Para avaliar o efeito dos macroconsumidores na degradação de folhas submersas e sobre a assembléia de insetos aquáticos, foi realizado um experimento de exclusão, com dois tratamentos dispostos de forma pareada: i) exclusão dos macroconsumidores por meio de cerca com eletricidade e ii) acesso dos macroconsumidores (Controle) com cerca sem eletricidade. Este experimento foi planejado de forma pareada para eliminar fontes indesejáveis de variabilidade (Box *et al.*, 1978). Os tratamentos de cada bloco foram montados em condições físicas e bióticas, tais como velocidade da água, profundidade e composição de espécies (e.g. peixes, camarões, insetos), o mais semelhantes possível.

Exclusão dos macroconsumidores

O experimento foi realizado no período de 8 a 24 de maio de 2005. Os tratamentos foram desenhados para excluir (ou permitir) o acesso de peixes e camarões, ou outros organismos relativamente grandes, a áreas quadrangulares com lados de 40 cm (cerca elétrica) via pulso elétrico. O pulso era gerado por um eletrificador de cercas elétricas (JFL, modelo Shock 8 Express, Brasil) que emitia um pulso a cada segundo, com duração de aproximadamente 110 μ s e tensão de 8000 Volts. A energia do pulso de saída é de 1,2 Joules e a corrente máxima de 1,4 Amperes, porém, estes valores podem variar em cercas instaladas dentro da água. O eletrificador era abastecido por uma bateria de automóvel de 12 Volts e 45 Amperes. Em experimento piloto, as baterias ligadas a um eletrificador duraram em média 15 dias.

Cada cerca elétrica foi construída com quatro tubos de PVC, unidos por joelhos também de PVC, formando um quadrado com lados de 40 cm. Um espeto de madeira de 30

cm foi preso em cada joelho, que posteriormente seriam inteiramente fincados ao substrato para fixar as cercas, evitando seu deslocamento (Fig. 4). Dois fios de cobre encapados foram ligados ao eletrificador. Um deles (fio de alta tensão) foi ligado ao conector de “saída” de alta tensão do aparelho, percorria três lados do interior da cerca e retornava ao aparelho, no conector de “retorno” de alta tensão. Duas partes desse fio (40 cm cada) foram desencapadas em lados opostos da cerca. No conector de aterramento do aparelho foi ligado o segundo fio (fio terra), que foi aderido ao centro da cerca, de forma paralela e equidistante às porções desencapadas do primeiro fio. A porção do fio terra que percorria o interior da cerca também foi desencapada, agindo como eletrodo positivo, enquanto as porções desencapadas do fio de alta tensão agiam como eletrodos negativos, formando um campo elétrico no interior das cercas.

O aparelho eletrificador foi configurado para emitir um pulso elétrico de baixa intensidade. A intensidade ideal do pulso para excluir os macroconsumidores foi atingida por tentativa e erro, configurando o aparelho diversas vezes até que apenas os macroconsumidores ($> 1,5$ cm) fossem excluídos e nenhum inseto fosse afetado. As Figuras 4 e 5 fornecem mais detalhes sobre o procedimento de exclusão elétrica.

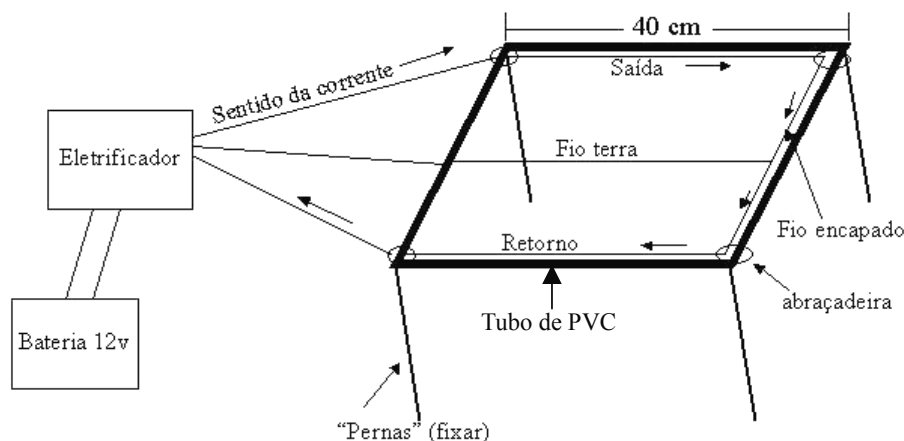


Figura 4: Procedimento de exclusão: A cerca foi construída com canos e joelhos de PVC de 20 mm de diâmetro, formando um quadrado com 40 cm de lado. Para criar o campo elétrico de exclusão

foi utilizado fio de cobre preso por braçadeiras no interior da cerca. Como fonte de eletricidade foi utilizado um eletrificador de cercas elétricas, abastecido por uma bateria de automóvel de 12 Volts e 45 Amperes, que criava um campo elétrico no interior da cerca. As “pernas” da cerca foram fincadas ao substrato até que os tubos de PVC entrassem em contato com o substrato.

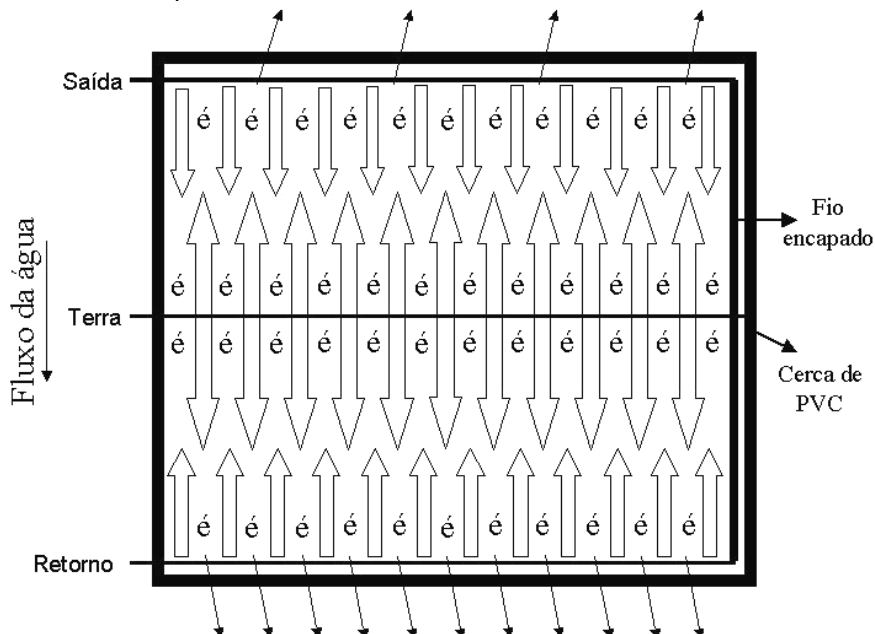


Figura 5: Formação do campo elétrico: O aparelho eletrificador possui uma saída de eletricidade e um retorno da energia não dissipada. Após o retorno, os elétrons são liberados pelo fio terra, neste caso, localizado no centro da cerca. Um fraco campo elétrico também se forma à jusante e à montante da cerca, mas sua intensidade é baixa e não afeta os organismos. Não existe um estudo sobre a uniformidade do campo elétrico dentro das cercas.

Oito réplicas de cada bloco (controle e exclusão) foram instaladas em áreas de baixa velocidade, duas por riacho. Entre cada bloco, de um mesmo riacho, foi mantida uma distância mínima de 100 m (Fig. 6). Dentro de um bloco, as cercas foram colocadas a uma distância de 30 cm, uma à montante da outra. Os eletrificadores e as baterias foram colocados dentro de sacos plásticos e pendurados em árvores às margens dos riachos, garantindo proteção contra chuvas e/ou enchentes (Fig. 7). Após as duas cercas estarem posicionadas e fixas no substrato o sorteio com uma moeda definiu qual delas seria eletrificada.

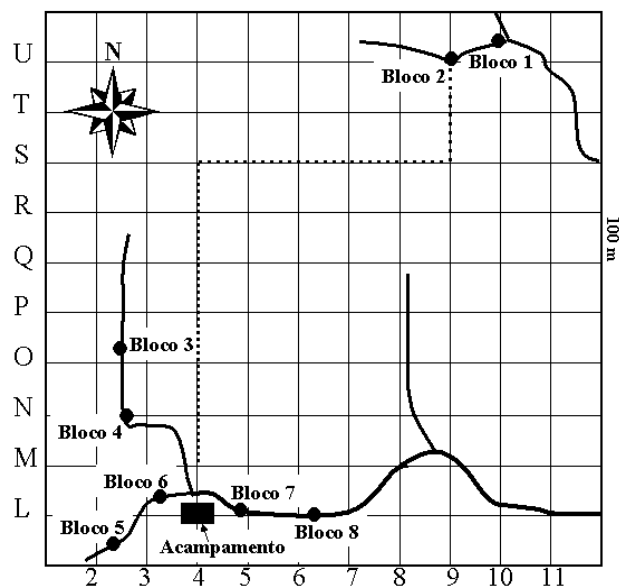


Figura 6: Esquema mostrando os riachos onde cada bloco foi montado bem como as distâncias entre eles. As letras do lado esquerdo do esquema indicam trilhas leste-oeste, enquanto os números no lado inferior indicam trilhas norte-sul.



Figura 7: Proteção do equipamento: o eletrificador e a bateria foram protegidos dentro de sacos plásticos e pendurados a uma árvore na margem do riacho.

Pacotes de folhas

Para avaliar se os macroconsumidores afetam a degradação de folhas submersas, oito pacotes de folhas foram amarrados dentro de cada cerca. Esses pacotes foram confeccionados com folhas verdes da espécie *Mabea speciosa* (Euphorbiaceae), coletadas de apenas uma árvore. Esta medida foi tomada para garantir maior similaridade entre os tratamentos, evitando o acúmulo de variação devido a efeitos estocásticos, como variação

na composição química das folhas entre diferentes indivíduos, ou de folhas coletadas no chão, caso fossem usadas folhas “naturalmente caídas”.

Em geral, os estudos que analisam os processos de degradação de folhas utilizam folhas que são coletadas diretamente no chão, após terem caído naturalmente (e.g. Cummins *et al.*, 1989; Chauvet *et al.*, 1993; Carlisle & Clements, 2005). Entretanto, alguns estudos utilizaram folhas verdes coletadas pouco antes da abscisão (e.g. March *et al.*, 2001). O principal aporte de folhas para os riachos é composto por folhas que caem naturalmente após a abscisão. Contudo, folhas verdes que caem em riachos, durante tempestades, ventos fortes, queda de árvores, etc (Casas & Gessner, 1999) constituem um importante adicional para o desenvolvimento e crescimento dos insetos fragmentadores, apesar de não substituir completamente as folhas que caem após a abscisão (Kochi & Kagaya, 2005).

Mabea speciosa foi escolhida para este trabalho, principalmente, por ser uma espécie comum próximo a riachos (Ribeiro *et al.*, 1999). Observações de folhas em decomposição dentro dos riachos e a execução de um experimento piloto, destinado a observar a decomposição de sete espécies de plantas, também determinaram esta escolha. Neste piloto, as folhas de *M. speciosa* apresentaram uma rápida degradação (em dez dias apresentaram marcas em mais de 60% da área foliar).

As folhas foram coletadas no dia 2 de maio de 2005 em uma árvore próxima a um dos riachos do estudo. No laboratório foram lavadas em água corrente, para livrá-las de musgos e poeira, e colocadas sobre uma mesa para escorrer o excesso de água. Folhas que apresentavam galhas ou buracos não foram utilizadas. Após secarem por 3 horas sobre uma mesa, tempo suficiente para escorrer e/ou evaporar a água, as folhas foram pesadas em uma balança com precisão de 0,001g (Mettler Toledo, modelo PB3003, Suíça) em porções de

7,021 ± 0,010g de peso úmido (PU). As folhas de cada porção foram presas pelo pecíolo, com uma braçadeira plástica que continha um pedaço de linha de nylon (≈ 30 cm de comprimento) e uma etiqueta numerada de acordo com a ordem de confecção dos pacotes (Figs. 8-9a). A linha de nylon foi utilizada para amarrar os pacotes dentro das cercas no início do experimento (Fig. 9b).

Depois que um pacote era confeccionado o número de folhas presente naquele pacote era anotado e este guardado em uma caixa plástica com capacidade para 16 pacotes. No total foram confeccionados 168 pacotes. O peso seco inicial dos pacotes foi estimado através de um fator de correção criado a partir de 16 pacotes. Estes 16 pacotes foram colocados para secar em uma estufa a 55°C durante 48 horas e pesados para obter seu peso seco (PS). O fator de correção foi calculado através da seguinte fórmula: $FC = 1 / (\sum (PU_i / PS_i)) / N$, onde FC é o fator de correção, PU_i o peso úmido do pacote i , PS_i o peso seco do pacote i e N o número de pacotes utilizados na estimativa.

O peso seco de cada pacote foi estimado multiplicando seu peso úmido pelo fator de correção. Como transcorreu muito tempo entre a confecção do primeiro pacote de folhas e o último (18 horas), as folhas utilizadas nos últimos pacotes poderiam ter sido mais secas que as primeiras, assim uma maior biomassa de folhas seria necessária para atingir o peso úmido de ≈7,023g. Isso causaria uma diferença na biomassa de folhas entre os primeiros pacotes confeccionados e os últimos. Por esse motivo, tanto os pacotes de folhas usados na estimativa como os usados no experimento foram escolhidos ao acaso, retirando-se um pacote de cada uma das 17 caixas plásticas que abrigavam os pacotes de folhas.



Figura 8: Confeção dos pacotes de folhas: as folhas eram posicionadas umas sobre as outras e presas pelo pecíolo com auxílio de uma braçadeira. Junto a esta braçadeira havia um pedaço de 30 cm de linha de nylon, que foi utilizado, posteriormente, para amarrar os pacotes dentro das cercas.

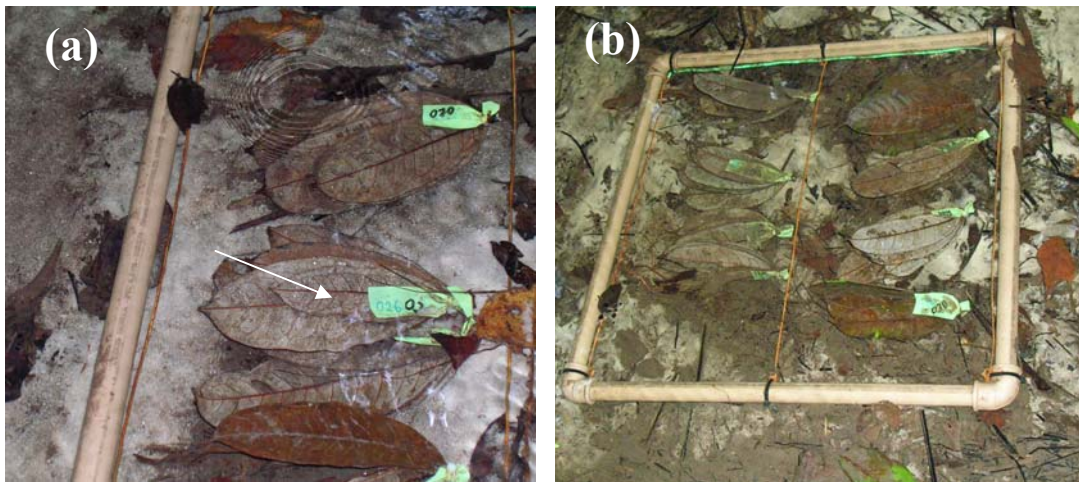


Figura 9: Pacotes de folhas amarrados no interior das cercas. a) detalhes dos pacotes amarrados ao fio de cobre, indicando a fita com a numeração do pacote; b) cerca elétrica com oito pacotes de folhas amarrados em seu interior.

Dos 168 pacotes confeccionados, 128 foram utilizados no experimento, 16 para obter o fator de correção e 24 extras, para substituir os pacotes que eventualmente fossem danificados durante o transporte. Como os pacotes não foram danificados, os pacotes extras foram utilizados para acompanhar o processo de degradação durante o experimento. Para isso, foram distribuídos em quatro sítios (6 por sítio) dentro de um mesmo riacho. Estes pacotes foram coletados após 1, 2, 4, 7, 10 e 13 dias. A observação dos pacotes extras ao longo do experimento evitou que o experimento fosse terminado antes que uma degradação

considerável das folhas fosse obtida (cerca de 30%), ou após as folhas já estarem totalmente degradadas. Os pacotes extras não foram analisados.

Durante o experimento, foram realizadas observações noturnas e diurnas, para observar a presença de macroconsumidores nos controles e verificar a eficiência do aparelho de exclusão. A carga das baterias foi medida todos os dias utilizando um multímetro (Mininpa, modelo ET-1110, Brasil). Antes que atingissem uma carga crítica ($\approx 11,50$ V) as baterias foram substituídas por outras com carga máxima ($\approx 12,60$ V).

Para coletar o material, os eletrificadores foram desligados e a cerca a jusante era sempre a primeira a ser amostrada, para evitar qualquer distúrbio sobre a outra cerca. Cada pacote de folhas foi coletado cuidadosamente com as mãos e colocado individualmente em um saco plástico de estanque (Whirlpak[®]). Após a coleta, o material foi acondicionado em uma caixa térmica com gelo até ser transportado e analisado no laboratório. O tempo gasto entre o transporte e a análise de todo material foi de aproximadamente 48 horas. No laboratório, as folhas foram lavadas e os insetos presentes em cada pacote foram conservados em álcool 80%, para posterior contagem e identificação. As folhas foram observadas individualmente sob microscópio estereoscópio (aumento de 40X, luz transmitida) para contar o número de Chironomidae minadores presentes em cada folha. Os minadores não foram retirados das folhas, pois a manipulação para retirá-los da camada mesofílica, causa danos físicos indesejáveis às folhas (fragmentação). Adicionalmente, mesmo que fossem retirados, restariam partículas oriundas de sua alimentação (e.g. fezes), contribuindo para o peso final das folhas. Após a contagem dos minadores, os pacotes foram colocados em envelopes de jornal (20 X 10 cm) e levados à estufa a 55°C durante 48 horas, para obter o peso seco final (PSF). A degradação de cada pacote de folhas foi

estimada através da porcentagem de peso remanescente após o experimento. A degradação dentro do tratamento foi estimada através da média da porcentagem de peso remanescente nos oito pacotes de cada tratamento.

Os insetos foram identificados até o menor nível taxonômico possível, sob microscópio estereoscópio (aumento de 40X, luz incidente), utilizando diversas chaves de identificação (e.g. Merritt & Cummins, 1996; Pes *et al.*, 2005).

Análise estatística

As diferenças entre os tratamentos eletrificados e os controles, quanto à degradação das folhas, abundâncias de fragmentadores, Chironomidae minadores e Chironomidae não minadores (grupo mais abundante), Copepoda e a abundância geral (sem Chironomidae), foram testadas com teste t pareado. Para determinar se a abundância dos táxons encontrados tinha relação com a porcentagem de peso remanescente nas folhas (PPRF) foi utilizada a correlação de Pearson.

A técnica de ordenação de Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS – *Nonmetric Multidimensional Scaling*) foi utilizada para comparar os tratamentos eletrificados e controles quanto à abundância dos táxons encontrados no experimento (39). Para esta análise foram utilizadas duas planilhas: i) planilha com os dados da abundância dos táxons encontrados em cada tratamento; ii) planilha com dados de presença e ausência dos táxons em cada tratamento. A planilha “i” foi inicialmente transformada através da divisão pela abundância total do bloco (e.g. Controle1 + Elétrico1). Esta transformação retirou a variabilidade entre blocos, facilitando a visualização das diferenças entre os tratamentos. O NMDS também foi realizado após uma segunda transformação sobre a planilha “i” que diminuía o peso das espécies comuns na análise (divisão pelo máximo).

Não foi realizada nenhuma transformação sobre a planilha “ii”. O índice de Bray-Curtis (planilha “i”) e o índice de Jaccard (planilha “ii”) foram utilizados para medir a similaridade entre os tratamentos.

O NMDS foi realizado utilizando o programa PC-ORD (McCune & Mefford, 1999). O número máximo de interações foi programado para ser de 200 e o critério de estabilidade de 0,005. Se os macroconsumidores afetassem a estrutura da assembléia de insetos aquáticos, os tratamentos eletrificados seriam mais semelhantes entre si do que com os controles, separando-os na representação gráfica. O NMDS é freqüentemente recomendado para resumir e comparar a estrutura de assembléias entre amostras, por causa de sua capacidade de redução da dimensionalidade, mantendo grande parte da originalidade dos dados (Legendre & Legendre, 1998). O quanto o resultado de um NMDS pode se adequar à matriz de similaridade original (*goodness of fit*) entre as amostras é freqüentemente medida pela estatística arbitrária do STRESS (S), e os valores de S menores que 0,2 geralmente são considerados aceitáveis (Clarke, 1993).

Para verificar se a maior parte da variação encontrada era explicada pelos tratamentos ou pelos blocos foi realizada uma Análise de Correspondência Canônica (CCA). Esta análise foi realizada utilizando o pacote vegan (Oksanen *et al.*, 2005) para o programa de estatística R (R Development Core Team, 2005). Nesta análise foi utilizada a planilha “i”, com a abundância dos táxons encontrados em cada tratamento e uma terceira planilha (iii) com a abundância dos táxons encontrados em cada bloco (controle + elétrico).

Resultados

O experimento foi finalizado após 17 dias, tempo suficiente para que ocorresse aproximadamente 30% de degradação das folhas dos pacotes extras. As baterias foram trocadas uma única vez, após 12 dias, quando estas ainda continham $\approx 11,90$ volts de carga. A troca com cargas ainda relativamente altas nas baterias foi feita por precaução. Nenhum macroconsumidor foi observado no interior das cercas elétricas durante as observações diurnas e noturnas. Em média, dois camarões eram vistos nos controles durante cada observação (amplitude 0 – 5 indivíduos; Tabela 1). Durante o período noturno, alguns camarões entraram nas cercas eletrificadas ao tentarem fugir do feixe de luz da lanterna, de onde foram rapidamente excluídos, após um ou dois pulsos elétricos, com exceção de uma situação onde um camarão ficou “pulando” dentro da cerca durante oito pulsos (cerca de 8 segundos). Já os peixes entravam na área da cerca, porém, sempre no alto da coluna d’água, nunca no fundo nem próximo aos pacotes de folhas. A espécie de camarão mais comum nos sítios do estudo foi *M. nattereri*.

Tratamento	N	Média	Mínimo	Máximo	Variância	Desvio Padrão
Controle 1	11	2,1	1	4	1,83	1,35
Controle 2	11	1,8	1	3	0,41	0,64
Controle 3	11	1,5	1	2	0,28	0,53
Controle 4	11	3,1	1	4	1,26	1,12
Controle 5	11	2,6	0	5	3,12	1,76
Controle 6	11	2	1	3	0,57	0,75
Controle 7	11	2	1	5	2	1,41
Controle 8	11	1	0	3	1,14	1,06

Tabela 1: Estatística descritiva do número de camarões observados dentro do controle de cada bloco. Foram realizadas 11 observações (N).

O peso seco estimado para cada pacote, a partir do fator de correção, foi de $3,234 \text{ g} \pm 0,004$. Nenhum pacote de folhas foi perdido durante o experimento e todos os pacotes removidos continham todas as folhas colocadas inicialmente.

Efeito dos macroconsumidores sobre a degradação das folhas

A observação visual do estado físico das folhas após o experimento não mostrou evidência da ação dos macroconsumidores. Tanto as folhas dos tratamentos controles como as folhas dos tratamentos eletrificados apresentavam o mesmo padrão de fragmentação. Apenas os tecidos não condutores foram removidos, deixando as folhas com pequenos furos (1-3 mm) e fragmentos utilizados na confecção dos abrigos de *Phylloicus* sp. (Fig. 10a-f). Após um dia de imersão, os pacotes de folhas extras já apresentavam marcas da ação de insetos fragmentadores.

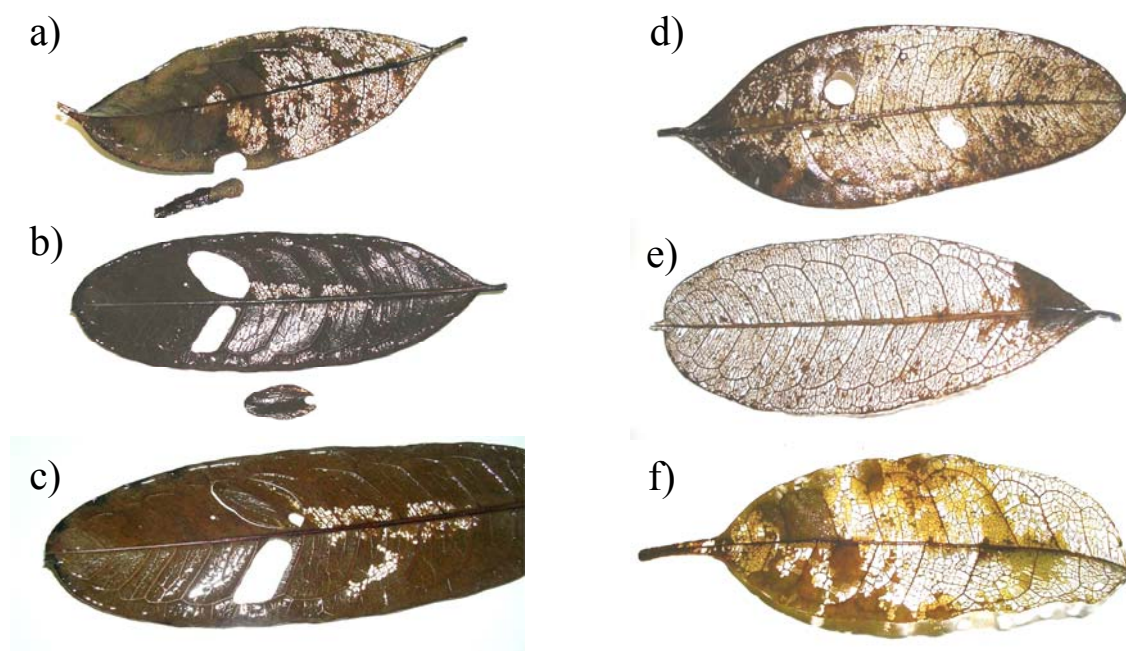


Figura 10: Estado físico das folhas após o experimento: a) marca de *Phylloicus* sp.; b), c) *Phylloicus* sp. e sua marca na folha.; d), e), f) folhas com furos característicos da ação de insetos fragmentadores.

A porcentagem de peso remanescente nas folhas (PPRF) variou muito dentro e entre os blocos do experimento (48,5–71,9% nos controles; 53,8-76,3% nos eletrificados; Apêndice 1). A média da porcentagem de peso perdido nos tratamentos controle foi de

35%, enquanto nos tratamentos eletrificados foi de 29,5%. Os tratamentos diferiram significativamente quanto ao processo de degradação das folhas, ($t = -4,482$; $gl = 7$; $p = 0,002$; Fig. 11a). A degradação nos tratamentos controle foi aproximadamente 5,4% (média da diferença entre os tratamentos) mais rápida que nos eletrificados.

Assembléia de insetos aquáticos

Foram coletados 29.514 macroinvertebrados aquáticos (Apêndice 2), sendo 11.794 nas cercas controles e 17.720 nas cercas eletrificadas. Destes, a grande maioria era da família Chironomidae (21.135 não minadores e 3.161 minadores), e o fragmentador mais abundante foi *Triplectides* sp. (Trichoptera). A tabela 2 apresenta a estatística descritiva das principais variáveis utilizadas para comparar os tratamentos.

Variáveis	N	Média	Mínimo	Máximo	Variância	Desvio Padrão
PPRF	16	67,723	48,5	76,3	56,8	7,53
Chironomidae	16	1320,938	706	2804	375765,8	612,99
C. minadores	16	197,562	10	412	17265,3	131,39
Fragmentadores (<i>Triplectides</i> e <i>Phylloicus</i>)	16	48,875	12	122	1491,2	38,61
Copepoda	16	63,938	0	159	2409,7	49,08

Tabela 2: Estatística descritiva das principais variáveis utilizadas para comparar os tratamentos. N = número de observações.

Triplectides sp. e *Phylloicus* sp. foram agrupados como fragmentadores e sua abundância não foi significativamente diferente entre os tratamentos ($t = -0,766$; $gl = 7$; $p = 0,468$ Fig. 11b). A abundância de minadores também não diferiu significativamente entre os tratamentos ($t = -1,467$; $gl = 7$; $p = 0,185$), embora, nos tratamentos controle pareça ter havido um declínio em sua abundância (Fig. 11c). A abundância dos Chironomidae não minadores foi significativamente maior nos tratamentos eletrificados ($t = -4,058$; $gl = 7$; $p = 0,004$, Fig. 11d). Em média, as cercas eletrificadas tinham cerca de 700 indivíduos da

família Chironomidae a mais que as cercas controle. A abundância geral dos outros macroinvertebrados (excluindo os Chironomidae) não diferiu entre os tratamentos ($t = 0,677$; $df = 7$; $p = 0,519$, Fig.11e).

Relação da porcentagem de peso remanescente nas folhas com a abundância de insetos

Utilizando correlação de Pearson a abundância de dois grupos diretamente relacionados à degradação das folhas apresentou correlação com a porcentagem de peso remanescente nas folhas (PPRF). Quanto menor era a PPRF maior era a abundância de fragmentadores ($n=16$; $r = -0,57$; $t = -2,65$; $p = 0,018$) e quanto menor era a PPRF menor era a abundância de Chironomidae minadores ($n= 16$; $r = 0,65$; $t = 3,26$; $p = 0,005$). Os Chironomidae não minadores não apresentaram relação significativa com a PPRF ($r = 0,35$; $t = 1,43$; $p = 0,17$), sugerindo que sua abundância não está diretamente relacionada com a PPRF, o que indica que sua menor abundância nos tratamentos controle não foi devido à menor quantidade de folhas presentes nestes tratamentos ao final do experimento.

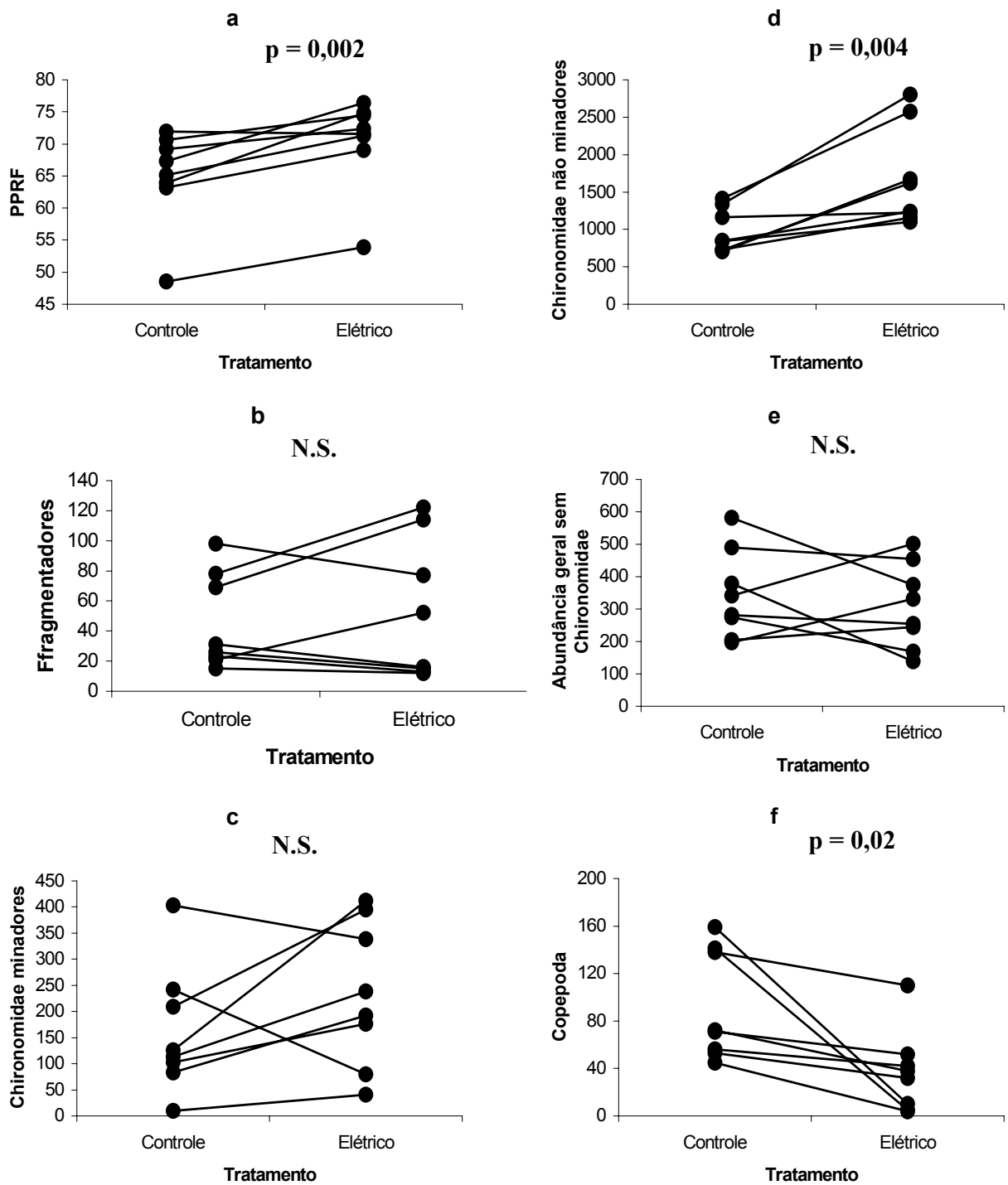


Figura 11: Diferenças entre os tratamentos quanto: a) peso remanescente das folhas; b) abundância de fragmentadores; c) Chironomidae minadores; d) Chironomidae não minadores; e) abundância geral sem Chironomidae; f) abundância de Copepoda. N.S. = não significativo.

Em geral, utilizando a assembléia geral de insetos aquáticos como descritora não houve diferença significativa entre os tratamentos. Quando a estrutura da assembléia foi analisada sem retirar o peso das espécies comuns, os tratamentos apresentaram diferenças na composição de espécies (Fig. 12a). Contudo, ao retirar os Chironomidae não minadores da análise os tratamentos não diferiram (Fig. 12b). Após retirar o peso das espécies comuns também não houve separação dos tratamentos, tanto considerando os Chironomidae na análise (Fig. 12c), quanto os retirando (Fig. 12d). Isso indica que o maior efeito dos tratamentos ocorreu sobre a assembléia de Chironomidae, mais abundantes nos tratamentos controle, e que a maioria dos outros táxons encontrados não foram afetados.

Ao retirar o peso das espécies comuns, houve a separação dos blocos do experimento, tanto com Chironomidae quanto sem, mostrando que a variabilidade natural entre blocos (locais) é maior que a variabilidade causada pela exclusão dos macroconsumidores. Adicionalmente, os blocos dentro de um mesmo riacho não foram agrupados próximos um ao outro, sugerindo que a variação entre blocos não foi devido aos diferentes riachos amostrados (Figs. 12c-d).

Os resultados da CCA mostraram que a porcentagem de variação explicada pelos blocos sempre foi maior que a explicada pelos tratamentos. Usando dados brutos de abundância, 59% da variação foi explicada pelos blocos e 5,8% pelos tratamentos. Quanto os dados foram transformados para retirar o efeito da variação entre blocos (planilha “i”) 69% da variação foi explicada pelos blocos e 22,5% pelos tratamentos, sem retirar os Chironomidae; e 64% explicado pelos blocos e 8% pelos tratamentos, ao retirar os Chironomidae.

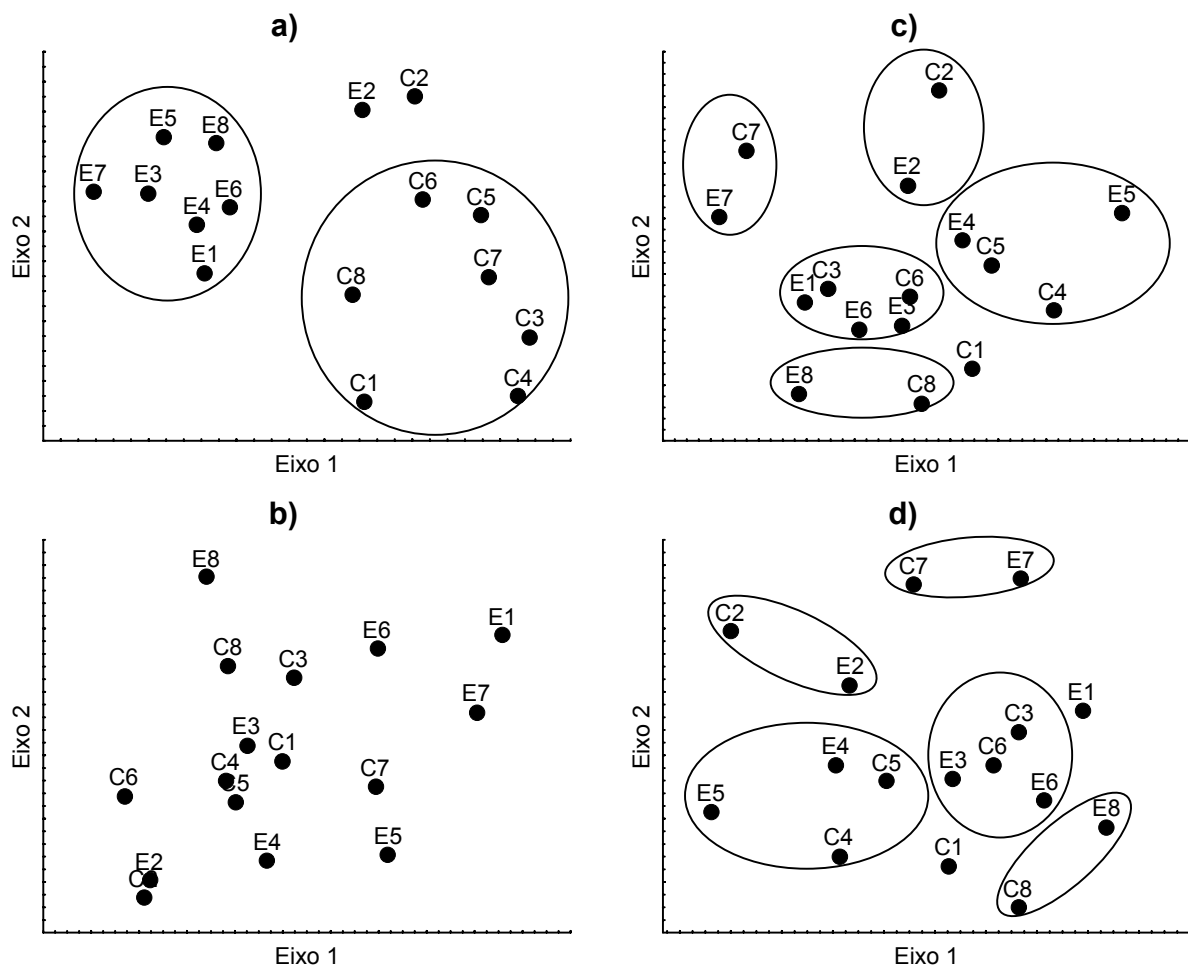


Figura 12: Disposição dos tratamentos revelada por um Escalonamento Multidimensional não Métrico (NMDS) com duas dimensões, baseado em dados com: a) maior peso para as espécies comuns ($S = 0,065$; $r^2 = 0,94$); b) maior peso para espécies comuns, ao retirar os Chironomidae ($S = 0,115$; $r^2 = 0,87$); c) ao retirar o peso das espécies comuns ($S = 0,173$; $r^2 = 0,70$); d) ao retirar o peso das espécies comuns e os Chironomidae ($S = 0,171$; $r^2 = 0,71$). A elipses indicam os blocos mais semelhantes segundo cada análise. C = tratamento controle; E = tratamento eletrificado. Os números indicam os blocos, posicionados de acordo com a Figura 6.

Sem retirar o efeito da variação entre blocos, o NMDS também foi eficiente em separar os blocos do experimento, e não os tratamentos, agrupando cada tratamento próximo a seu par, sugerindo também a existência de maior variação entre blocos que entre tratamentos (Fig. 13a). Usando dados de presença e ausência, a composição de táxons também não foi um atributo capaz de distinguir os tratamentos, além de não separar os blocos do experimento (Fig. 13b).

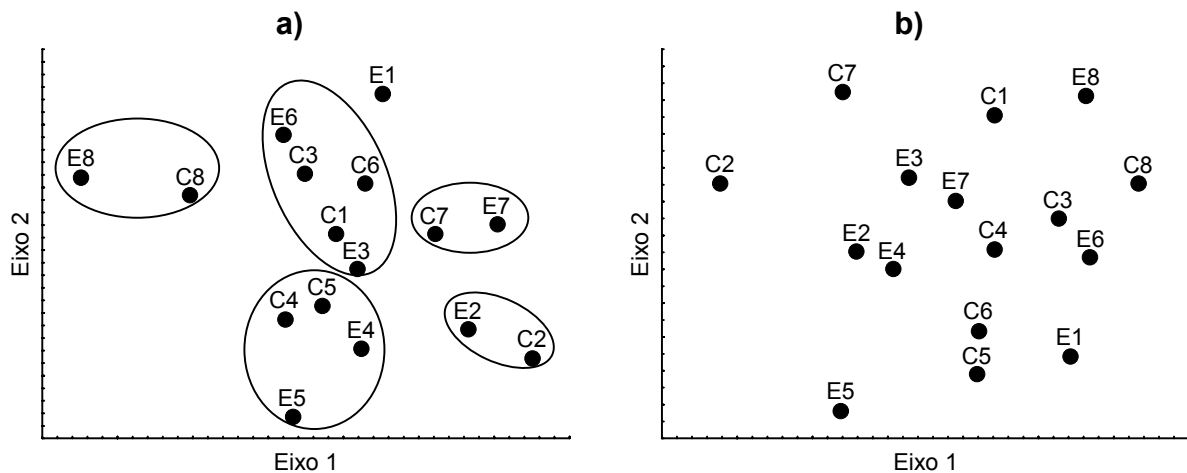


Figura 13: Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) realizado sem retirar o efeito da variação entre blocos: a) dados de abundância (sem Chironomidae), transformados com $\log(x+1)$, coeficiente de distância de Sorensen Bray-Curtis ($S = 0,126$; $r^2 = 0,87$); b) dados de presença e ausência usando coeficiente de distância de Jaccard ($S = 0,201$; $r^2 = 0,59$). C = tratamento controle; E = tratamento eletrificado. Os números indicam os blocos posicionados de acordo com a figura 6.

O eixo 1 do NMDS da Figura 12a foi significativamente correlacionado com a abundância de Chironomidae (minadores e não minadores), Copepoda e com a abundância total em cada tratamento ($r = -0,69$; $p = 0,003$; $r = -0,53$; $p = 0,036$; $r = 0,64$; $p = 0,007$; $r = -0,68$; $p = 0,004$, respectivamente). Esses resultados sugerem que o eixo 1 representa um gradiente de abundância, posicionando os tratamentos com maior abundância à esquerda do gráfico. Dentre estes, copepoda foi o único grupo positivamente correlacionado com o eixo 1, indicando que sua abundância era sempre menor no tratamento controle. Isto foi confirmado com um teste t pareado ($t = 2,86$; $df = 7$; $p = 0,02$, Fig. 11f)

Discussão

Segundo Rosemond *et al.* (1998), distinguir os efeitos dos macroconsumidores dos efeitos dos insetos na degradação das folhas pode depender de quanto os macroconsumidores participam diretamente da degradação das folhas (consumo direto das folhas e/ou fragmentação durante a alimentação sobre os insetos); e quanto a remoção dos insetos, causada pelos macroconsumidores, resulta em menores taxas de degradação. Como, neste estudo, os macroconsumidores não causaram uma diminuição na abundância dos insetos fragmentadores, foi possível separar indiretamente seus efeitos. Neste caso, a diferença de 5,4% no peso remanescente entre os dois tratamentos pôde ser atribuída aos macroconsumidores, valor que sugere baixa participação dos peixes e camarões da Amazônia Central no processo de degradação de folhas. Este resultado contrasta com aqueles obtidos em outras regiões, onde alguns macroconsumidores podem ser responsáveis por até 50% da degradação das folhas, como é o caso do lagostim *Pacifastacus leniusculus* Dana, no Canadá (Zhang *et al.*, 2004).

Como observado em outros estudos, a assembléia de macroconsumidores reduziu significativamente a abundância de Chironomidae, indicando que esse grupo pode constituir um importante recurso alimentar para vários organismos (Flecker, 1996; Pringle & Hamazaki, 1997; Pringle & Hamazaki, 1998; March *et al.*, 2002; Creed & Reed, 2004; Motta & Uieda, 2005). A menor abundância de Chironomidae na presença dos macroconsumidores pode ter ocorrido apenas pela menor quantidade de folhas remanescente nos tratamentos não eletrificados. Entretanto, não foi encontrada uma relação significativa entre a abundância de Chironomidae e a porcentagem de peso remanescente das folhas, sugerindo que a abundância de Chironomidae foi reduzida pela ação dos macroconsumidores. Os Chironomidae (não minadores) são sésseis e provavelmente foram

diretamente consumidos pelos macroconsumidores ou deslocados das folhas durante o forrageamento dos macroconsumidores.

Em contraste aos Chironomidae sésseis, a composição dos outros táxons presentes nos pacotes de folhas não foi afetada pelos macroconsumidores. Ao retirar os Chironomidae das análises e utilizando dados de abundância, independente das transformações realizadas, o NMDS sempre foi uma indicativa de que os macroconsumidores não afetaram a abundância ou a presença da maioria dos táxons encontrados. Em todos os casos, os tratamentos eletrificados foram mais similares com os controles do mesmo bloco, do que com os tratamentos eletrificados dos outros blocos. O NMDS realizado com dados de presença e ausência (Fig. 13b) sugere que a maior fonte de variação entre os blocos é devido à abundância das espécies, pois, baseado na composição, não houve separação dos blocos, como houve com os dados de abundância.

A grande maioria dos Trichoptera da área de estudo constrói abrigos, os quais podem tê-los protegido contra a predação, fato observado em outros Trichoptera (Johansson, 1991; Nislow & Molles, 1993; Stevens *et al.*, 1999). Os Ephemeroptera são bastante móveis e ágeis e, portanto, estariam aptos a evitar a predação pelos macroconsumidores. Adicionalmente, os acúmulos de folhas criam refúgios, que podem ser utilizados pelos insetos contra predação por peixes (Holomuzki & Hoyle, 1990; Reice, 1991). Reice (1991) observou que os peixes reduzem a densidade de insetos em pedras, mas não em pacotes de folhas. Esse fato pode ter contribuído para a falta de efeitos dos macroconsumidores sobre a maioria dos táxons encontrados. Entretanto, um estudo na Nova Zelândia mostrou que os efeitos de lagostins foram muito mais evidentes em pacotes de folhas do que em cadeias alimentares baseadas em algas (Usio & Townsend, 2002), contrariando a hipótese de que os impactos de predadores de topo sejam maiores em ambientes nos quais os microhábitats

têm menor complexidade (Power *et al.*, 1992; Diehl, 1992). Contudo, lagostins e camarões geralmente habitam acúmulos de folhas, onde também forrageiam, o que potencializa seus efeitos sobre esses microhábitats.

A falta de efeito sobre os insetos fragmentadores pode ser explicada pelo comportamento desses insetos. *Triplectides* sp. ocupa gravetos ociosos e *Phylloicus* sp. constrói abrigos portáteis com pedaços e folhas. Estes abrigos podem proporcionar proteção a estes organismos, evitando sua predação pelos macroconsumidores. O mesmo pode ter ocorrido com os Chironomidae minadores [não afetados significativamente pelos macroconsumidores] que habitam o tecido foliar, estando, portanto, menos suscetíveis à predação ou deslocamento (Rosemond *et al.*, 1998). Embora não significativa, houve uma tendência de diminuição na abundância de Chironomidae minadores na presença de macroconsumidores (Fig. 11c). A relação positiva entre a abundância de minadores e a PPRF ($r = 0,657$) poderia ser explicada pelo fato dos macroconsumidores afetarem a degradação das folhas indiretamente, por exemplo, ao predação os minadores, pois os dois únicos blocos (1 e 8) onde a abundância de minadores foi maior na presença de macroconsumidores são os que possuem as menores diferenças na degradação das folhas (Figs. 11a,c). Ou então, essa relação positiva poderia ser resultante apenas do peso dos minadores presentes nas folhas, uma vez que esses insetos não foram retirados das folhas antes de serem pesadas.

Os efeitos causados pelos macroconsumidores não sugerem a existência de cascata trófica. Esse fato pode ter ocorrido porque os macroconsumidores não afetaram os consumidores intermediários (fragmentadores). Adicionalmente, a degradação das folhas relacionada com os macroconsumidores foi apenas de 5,4%. Esse baixo efeito sobre as folhas não causou um grande declínio na disponibilidade de recursos e conseqüentemente

não causou uma diminuição na abundância de fragmentadores. Estes resultados corroboram as predições de que cascatas tróficas são raras em riachos tropicais caracterizados pela presença de macroconsumidores onívoros (e.g camarões), pois estes afetam múltiplos níveis tróficos, como os recursos basais e consumidores (Diehl, 1993; Pringle & Hamazaki, 1998; Rosenfeld, 2000). Rosenfeld (2000) sugeriu que cascatas tróficas ocorrem com maior intensidade em cadeias tróficas com algas na base do que nas que têm detritos. Em geral, os raspadores de algas são mais suscetíveis a predação do que os fragmentadores, pois forrageiam na superfície dos substratos, o que os torna presas mais fáceis que os fragmentadores, que habitam os interstícios dos acúmulos de folhas (Ruetz III & Newman, 2002).

Os pequenos riachos da Amazônia Central têm uma extensa cobertura vegetal, evitando a entrada de luz solar. Estes riachos oligotróficos são altamente dependentes da matéria alóctone advinda da floresta circundante, onde as folhas compreendem a maior fonte energética. A forma com que esses recursos são utilizados em riachos tropicais é bastante discutida, e a participação dos insetos fragmentadores é contestada. Irons *et al.* (1994) sugeriram que a degradação das folhas nos trópicos é exercida principalmente pela ação microbiana de fungos e bactérias, e não pela ação de organismos fragmentadores, como normalmente ocorre nos riachos das regiões temperadas. Adicionalmente, vários autores têm registrado uma grande pobreza de insetos fragmentadores em regiões tropicais (Rosemond *et al.*, 1998; Wantzen *et al.*, 2002). O baixo número de táxons de insetos fragmentadores encontrados no presente estudo (dois, com exceção dos minadores) corrobora esta idéia. Entretanto, ao final do experimento, as folhas apresentavam muitas marcas de fragmentação (furos), além da relação negativa entre fragmentadores e PPRF, sugerindo que a degradação foi exercida principalmente pela ação de organismos

fragmentadores, no caso, *Triplectides* sp. e *Phylloicus* sp. Vários indicadores corroboram essa idéia, incluindo a alta densidade de *Triplectides* sp. encontrada no interior das cercas, 35 em média (amplitude de 2-112 indivíduos), a relação negativa observada entre a abundância de fragmentadores e a PPRF; o estado físico das folhas após os 17 dias de experimento e a baixa taxa de fragmentação atribuída aos macroconsumidores (5,4%).

A abundância de fragmentadores normalmente apresenta uma relação positiva com a degradação das folhas (Benfield & Webster, 1985). Entretanto, em alguns riachos de floresta boreal da Suécia, a influência da abundância no processo de degradação é menor que a da riqueza de espécies (Jonsson *et al.*, 2001). Isso contradiz a hipótese da redundância de espécies, a qual sugere que a alta abundância pode compensar a baixa riqueza de espécies (Walker, 1992). O fato dos fragmentadores não terem aumentado na ausência de macroconsumidores e das taxas de degradação terem sido menores com a exclusão dos macroconsumidores, indica a falta de redundância ecológica entre os macroconsumidores e insetos fragmentadores da Amazônia Central, pois os insetos fragmentadores não compensaram a ausência dos macroconsumidores no processo de degradação das folhas.

O processo de degradação de folhas também varia de acordo com os fragmentadores que ocorrem num determinado trecho de riacho (Wallace *et al.*, 1997; Crowl *et al.*, 2001). Essas relações de especificidade de espécies são um exemplo de como a diversidade de espécies e o funcionamento do ecossistema podem estar relacionados (Jones & Lawton, 1995). A perda de espécies pode resultar em diferentes respostas sobre o funcionamento do ecossistema. Diversas espécies podem participar do processo de degradação das folhas, e caso uma delas seja perdida, o processo pode ou não ser alterado. Um estudo realizado em riachos artificiais no Canadá manipulando a densidade de dois fragmentadores (*Pteronarcys* sp. - Plecoptera e *Lepidostoma* sp. - Trichoptera), mostrou que a perda de

Pteronarcys foi compensada pelo aumento na abundância de *Lepidostoma*, enquanto a perda de *Lepidostoma* resultou em baixas taxas de degradação (Ruesink & Strivastava, 2001).

Os macroconsumidores podem afetar a composição de espécies apenas modificando o substrato onde forrageiam, por exemplo, pela suspensão de sedimentos através de bioturbação (Flecker, 1996; Pringle & Hamazaki, 1997; 1998; March *et al.*, 2002; de Souza & Moulton, 2005), causando o efeito conhecido como engenharia de ecossistemas (Jones *et al.*, 1994), no qual algumas espécies modificam o ambiente favorecendo outras espécies. Alguns camarões e peixes podem modificar a composição de algas perifíticas e quantidade de sedimentos, reduzindo a quantidade de algas filamentosas, beneficiando alguns Ephemeroptera. Isso pode explicar a maior abundância de copépodes nos tratamentos controle, onde a quantidade de sedimentos pode ter sido reduzida pelos macroconsumidores.

Os resultados encontrados neste estudo são semelhantes à outros estudos realizados em riachos tropicais, onde os macroconsumidores possuem fortes efeitos sobre a abundância de Chironomidae não minadores (Pringle & Blake, 1994; Flecker, 1996; Rosemond *et al.*, 1998; March *et al.*, 2001; 2002; Zhang *et al.*, 2004). Contudo, os efeitos encontrados aqui foram mais similares aos efeitos encontrados no estudo de Mantel & Dudgeon (2004), que trabalharam em dois riachos de floresta na China. Eles realizaram dois experimentos e observaram que a degradação das folhas foi afetada pelos macroconsumidores em apenas um destes dois experimentos, enquanto os Chironomidae foram afetados nos dois experimentos. Já a composição de espécies, como descritora, não foi afetada em nenhum dos dois. Esses autores apontaram como provável causa dessa falta de efeitos o tamanho da área de exclusão utilizada no experimento (8-40 m²) e à alta

heterogeneidade dos substratos presentes nos remansos estudados, fato que pode ter oferecido uma gama maior de refúgios para as presas, moderando os efeitos dos predadores. A maioria dos estudos foram realizados em áreas menores que 1 m². Entretanto, o estudo aqui apresentado também foi realizado em uma escala espacial pequena, reforçando e corroborando os resultados de Mantel & Dudgeon (2004).

Em resumo, os efeitos exercidos pelos macroconsumidores afetaram principalmente a assembléia de Chironomidae, não sendo detectáveis sobre a maioria dos táxons encontrados. A degradação das folhas foi mais rápida na presença dos macroconsumidores, indicando a participação desses organismos no processo de degradação. Estas respostas indicam que os macroconsumidores exercem um papel importante nos riachos da Amazônia Central e que sua remoção pode afetar o funcionamento do ecossistema. O desenho experimental usado neste experimento não permitiu concluir como os macroconsumidores afetaram a degradação das folhas e a abundância de Chironomidae, se de forma direta (consumo) ou indireta (bioturbação).

O progresso no conhecimento dos efeitos causados pelos macroconsumidores no funcionamento do ecossistema na Amazônia Central requer mais esforços experimentais e descritivos. Distinguir os efeitos exercidos por camarões daqueles exercidos pelos peixes é um passo importante para conhecer quais destes organismos possuem um papel mais expressivo nos riachos da Amazônia Central. O processo de degradação das folhas nos cursos d'água na Amazônia Central ainda permanece praticamente desconhecido e futuras pesquisas são necessárias para mostrar os principais organismos que atuam neste processo (e.g. fungos, bactérias, insetos). Novos experimentos manipulativos podem fornecer informações sobre a forma como os macroconsumidores afetam a degradação das folhas e os Chironomidae, se de forma direta ou indireta.

Referências Bibliográficas

- Allan,D.J. 1995. *Stream ecology: structure and function of running waters*, Chapman & Hall, 388pp.
- Anderson,N.H. & Sedell,J.R. 1979. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Annual Review of Entomology*, 24: 351-377.
- Anjos, M. B. dos. 2005. Estrutura de comunidades de peixes de igarapés de terra firme na Amazônia Central: composição, distribuição e características tróficas. INPA/UFAM, Dissertação de Mestrado, 68pp.
- Baer,S.G.; Siler,E.R.; Eggert,S.L. & Wallace,J.B. 2001. Colonization and production of macroinvertebrates on artificial substrata: upstream-downstream responses to a leaf litter exclusion manipulation. *Freshwater Biology*, 46: 347-365.
- Bärlocher, F. 1997. Pitfalls of traditional techniques when studying decomposition of vascular plant remains in aquatic habitats. *Limnetica*, 13: 1-11.
- Benfield,E.F. 1996. Leaf breakdown in stream ecosystems. In: *Methods in stream ecology*, 579-589, Academic Press, New York.
- Benfield,E.F. & Webster,J.R. 1985. Influence of shredder abundance and stream order on leaf breakdown in an Appalachian mountain stream. *Freshwater Biology*, 15: 113-120.
- Benstead,J.P. 1996. Macroinvertebrates and the processing of leaf litter in a tropical stream. *Biotropica*, 28: 367-375.
- Benstead,J.P.; March,J.G.; Pringle,C.M. & Scatena,F.N. 1999. Effects of a low-head dam and water abstraction on migratory tropical stream biota. *Ecological Applications*, 9: 656-668.
- Box,G.E.P., Hunter,W.G., Hunter,J.S. 1978. *Statistics for experimenters: an introduction to design, data analysis, and model building*, John Wiley & Sons, 654pp.
- Brown,G.G.; Norris,R.H.; Maher,W.A. & Thomas,K. 2000. Use of electricity to inhibit macroinvertebrate grazing of epilithon in experimental treatments in flowing water. *Journal of the North American Benthological Society*, 19: 176-185.
- Bührnheim,C.M. & Fernandes,C.C. 2003. Structure of fish assemblages in Amazonian rain-forest streams: Effects of habitats an locality. *Copeia*, 2: 255-262.
- Bunn,S.E.; Davies,P.M. & Mosisch,T.D. 1999. Ecosystem measures of river health and their response to riparian and catchment degradation. *Freshwater Biology*, 41: 333-345.
- Cargin-Ferreira,E. & Forsberg,B.R. 2000. Trophic structure of macroinvertebrate communities in the Jau River system. *Brazilian Journal of Ecology*, 3: 55-80.

- Carlisle,C.M. & Clements,W.H. 2005. Leaf litter breakdown, microbial respiration and shredder production in metal-polluted streams. *Freshwater Biology*, 50: 380-390.
- Carpenter,S.R.; Kitchell,J.F. & Hodgson,J.R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35: 634-639.
- Casas,J.J. & Gessner,M.O. 1999. Leaf litter breakdown in a Mediterranean stream characterised by travertine precipitation. *Freshwater Biology*, 41: 781-793.
- Charlebois,P.M. & Lamberti,G.A. 1996. Invading crayfish in a Michigan stream: direct and indirect effects on periphyton and macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 15: 551-563.
- Chauvet,E.; Giani,N. & Gessner,M.O. 1993. Breakdown and invertebrate colonization of leaf litter in two contrasting streams: significance of oligochaetes in a large river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50: 488-495.
- Cheshire,K.; Boyero,L. & Pearson,R.G. 2005. Food webs in tropical Australian streams: shredders are not scarce. *Freshwater Biology*, 50: 748-769.
- Clarke,K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.
- Couceiro,S.R.M. & Hamada,N. 2003. An illustrated Key to nymphs of Perlidae (Insecta, Plecoptera) genera in Central Amazonia, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 47: 477-480.
- Covich,A.P. 1988. Geographical and historical comparisons of neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *Journal of the North American Benthological Society*, 7: 361-386.
- Creed,R.P.Jr. & Reed,J.M. 2004. Ecosystem engineering by crayfish in a headwater stream community. *Journal of the North American Benthological Society*, 23: 224-236.
- Crowl,T.A.; McDowell,W.H.; Covich,A.P. & Johnson,S.L. 2001. Freshwater shrimp effects on detrital processing and nutrients in a tropical headwater stream. *Ecology*, 82: 775-783.
- Cummins,K.W.; Petersen,R.C.; Howard,F.O.; Wuycheck,J.C. & Holt,V.I. 1973. The utilization of leaf litter by stream detritivores. *Ecology*, 54: 336-345.
- Cummins,K.W.; Wilzbach,M.A.; Gates,D.M.; Perry,J.B. & Taliaferro W.B. 1989. Shredders and Riparian Vegetation: Leaf litter that falls into streams influences communities of stream invertebrates. *BioScience*, 39: 24-30.
- Dahl,J. 1998a. Effects of a benthivorous and a drift-feeding fish on a benthic stream assemblage. *Oecologia*, 116: 426-432.
- Dahl,J. 1998b. The impact of vertebrate and invertebrate predators on a stream benthic community. *Oecologia*, 117: 217-226.

- de Souza, M.L. & Moulton, T.P. 2005. The effects of shrimps on benthic material in a Brazilian island stream. *Freshwater Biology*, 50: 592-602.
- Diehl, S. 1992. Fish predation and benthic community structure: the role of omnivory and habitat complexity. *Ecology*, 73: 1646-1661.
- Diehl, S. 1993. Relative consumer sizes and the strengths of direct and indirect interactions in omnivorous feeding relationships. *Oikos*, 68: 151-157.
- Dobson, M.; Magana, A.; Mathooko, J.M. & Ndegwa, F.K. 2002. Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics? *Freshwater Biology*, 47: 909-919.
- Fittkau, E.J. 1964. Remarks on limnology of central-Amazon rain-forest streams. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 15: 1092-1096.
- Flecker, A.S. 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams. *Ecology*, 73: 438-448.
- Flecker, A.S. 1996. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology*, 77: 1845-1854.
- Furch, K., Junk, W.J. 1997. The chemical composition, food value, and decomposition of herbaceous plants, leaves and leaf litter of the floodplain forests. In: *The Central Amazon Floodplain - Ecology of a Pulsing System*, 187-206, Springer, Berlin.
- Gascon, C., Bierregaard, R.O. 2001. The biological dynamics of forest fragments project. In: *Lessons from Amazonia, the ecology and conservation of a fragmented forest*, 31-42, Yale University Press, New Haven.
- Gessner, M.O.; Chauvet, E. & Dobson, M. 1999. A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*, 85: 377-384.
- Hamada, N.; McCreddie, J.W. & Adler, P.H. 2002. Species richness and spatial distribution of blackflies (Diptera: Simuliidae) in streams of Central Amazonia, Brazil. *Freshwater Biology*, 47: 31-40.
- Hamada, N. & Oliveira, S.J. 2003. Food items of larva of *Rimanella arcana* (Odonata: Amphipterygidae) in Central Amazonia, Brazil. *Entomotropica*, 187: 153-155.
- Henderson, P.A. & Walker, I. 1986. On the leaf litter community of the Amazonian blackwater stream Tarumazinho. *Journal of Tropical Ecology*, 2: 1-17.
- Holomuzki, J.R. & Hoyle, J.D. 1990. Effects of predatory fish presence on habitat use and diel movement on the stream amphipod, *Gammarus minus*. *Freshwater Biology*, 24: 509-517.
- Holzenthal, R.W. & Pes, A.M.O. 2004. A new genus of long-horned caddisfly from the Amazon basin (Trichoptera: Leptoceridae: Grumichellini). *Zootaxa*, 621: 1-16. *Zootaxa*, 621: 1-16.

- Hunter,M.D. 1992. The relative Contributions of Top-down and bottom-up forces in population an community ecology. *Ecology*, 73: 724-765.
- Irons,J.G.; Oswood III,M.W.; Stout,R.J. & Pringle,C.M. 1994. Latitudinal patterns in leaf litter brakdown: is temperture really important? *Freshwater Biology*, 32: 401-411.
- Jax,K. 2005. Function and "functioning" in ecology: what does it mean? *Oikos*, 111: 641-648.
- Johansson,A. 1991. Caddis larvae cases (Trichoptera, Limnephilidae) as antipredatory devices against brown trout and sculpin. *Hydrobiologia*, 211: 185-194.
- Jones,C.G. & Lawton,J.H. 1995. *Linking species & ecosystems*, Chapman & Hall, 387pp.
- Jones,C.G.; Lawton,J.H. & Shachak,M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.
- Jonsson,M.; Malmqvist,B. & Hoffsten,P.O. 2001. Leaf litter breakdown rates in boreal streams: does shredder species richness matter? *Freshwater Biology*, 46: 161-171.
- Kensley,B. & Walker,I. 1982. Palaemonid Shrimps from the Amazon Basin, Brazil (Crustacea: Decapoda: Natantia). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 362: 1-28.
- Kochi,K. & Kagaya,T. 2005. Green leaves enhance the growth and development of a stream macroinvertebrate shredder when senecent leaves are available. *Freshwater Biology*, 50: 656-667.
- Legendre,P. & Legendre,L. 1998. *Numerical ecology*, Elsevier, 856pp.
- Lepori,F.; Palm,D. & Malmqvist,B. 2005. Effects of stream restoration on ecosystem functioning: detritus retentiveness and decomposition. *Journal of Applied Ecology*, 42: 228-238.
- Loreau,M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91: 3-17.
- Lowe-McConnell,R.H. 1999. *Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais*, Edusp, 533pp.
- Mantel,S.K. & Dudgeon,D. 2004. Effects of *Macrobrachium hainanense* predation on benthic community functioning in tropical Asian streams. *Freshwater Biology*, 49: 1306-1319.
- March,J.G.; Benstead,J.P.; Pringle,C.M. & Ruebel,M.W. 2001. Linking shrimp assemblages with rates of detrital processing along an elevational gradient in a tropical stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58: 470-478.
- March,J.G.; Pringle,C.M.; Townsend,M.J. & Wilson,A.I. 2002. Effects of freshwater shrimp assemblages on benthic communities along an altitudinal gradient of a tropical island stream. *Freshwater Biology*, 47: 377-390.

- McCune, B. and Mefford, M. J. 1999. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 4, MjM Software, Gleneden Beach, OR.
- Mendonça, F. P. 2002. Ictiofauna de igarapés de terra-firme: estrutura de comunidades de duas bacias hidrográficas, Reserva Florestal Adolpho Ducke, Amazônia Central. INPA - UFAM, Dissertação de Mestrado, 43pp.
- Menge, B.A.; Berlow, E.L.; Blanchette, C.A.; Navarrete, S.A. & Yamada, S.B. 1994. The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs*, 64: 249-286.
- Merritt, R.W. & Cummins, K.W. 1996. *An Introduction to the Aquatic Insects of the North America*, Kendall/Hunt Publishing Destespany, 862pp.
- Motta, R.L. & Uieda, V.S. 2002. Avaliação de um modelo experimental para biomanipulação em riachos de fundo arenoso-lodoso. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 14: 23-33.
- Motta, R.L. & Uieda, V.S. 2005. Food web structure in a tropical stream ecosystem. *Austral Ecology*, 30: 58-73.
- Moulton, T.P.; de Souza, M.L.; Silveira, R.M.L. & Krsulovic, F.A.M. 2004. Effects of ephemeropterans and shrimps on periphyton and sediments in a coastal stream (Atlantic forest, Rio de Janeiro, Brazil). *Journal of the North American Benthological Society*, 23: 868-881.
- Nislow, K.H. & Molles, M.C. 1993. The influence of larval case design on vulnerability of *Limnephilus-Frijole* (Trichoptera) to predation. *Freshwater Biology*, 29: 411-417.
- Nyström, P.; McIntosh, A.R. & Winterbourn, M.J. 2003. Top-down and bottom-up processes in grassland and forested streams. *Oecologia*, 136: 596-608.
- Oksanen, J., Kindt, R., and O'Hara, R. B. 2005. vegan: Community Ecology Package. version 1.6-10,
- Opsahl, R.W.; Wellnitz, T. & Poff, N.L. 2003. Current velocity and invertebrate grazing regulate stream algae: results of an *in situ* electrical exclusion. *Hydrobiologia*, 499: 135-145.
- Padgett, D.E. 1976. Leaf decomposition by fungi in a tropical rainforest stream. *Biotropica*, 8: 166-178.
- Pes, A.M.O.; Hamada, N. & Nessimian, J.L. 2005. Chaves de identificação de larvas para famílias e gêneros de Trichoptera (Insecta) da Amazônia Central, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 49: 181-204.
- Petty, J.T. & Grossman, G.D. 1996. Patch selection by mottled sculpin (Pisces: Cottidae) in a Southern Appalachian stream. *Freshwater Biology*, 35: 261-276.
- Polis, G.A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos*, 86: 3-15.

- Power, M.E. 1992. Top-down and Bottom-up forces in food webs: do plants have primacy. *Ecology*, 73: 733-746.
- Power, M.E.; Marks, J.C. & Parker, M.S. 1992. Variation in the vulnerability prey to different predators: community-level consequences. *Ecology*, 73: 2218-2223.
- Pringle, C.M. 1996. Atyid shrimps (Decapoda: Atyidae) influence the spatial heterogeneity of algal communities over different scales in tropical montane streams, Puerto Rico. *Freshwater Biology*, 35: 125-140.
- Pringle, C.M. & Blake, G.A. 1994. Quantitative effects of Atyid Shrimp (Decapoda: Atyidae) on the depositional environment in a tropical stream: Use of electricity for experimental exclusion. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51: 1443-1450.
- Pringle, C.M.; Blake, G.A.; Covich, A.P.; Buzby, K.M. & Finley, A. 1993. Effects of omnivorous shrimp in a montane tropical stream: sediment removal, disturbance of sessile invertebrates and enhancement of understory algal biomass. *Oecologia*, 93: 1-11.
- Pringle, C.M. & Hamazaki, T. 1997. Effects of Fishes on algal response to storms in a tropical stream. *Ecology*, 78: 2432-2442.
- Pringle, C.M. & Hamazaki, T. 1998. The role of omnivory in a neotropical stream: separating diurnal and nocturnal effects. *Ecology*, 79: 269-280.
- R Development Core Team. 2005. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Reice, S.R. 1991. Effects of detritus loading and fish predation on leafpack breakdown and benthic macroinvertebrates in a woodland stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 10: 42-56.
- Ribeiro, J.E.L.S., Hopkins, M.J.G., Vicentini, A., Sothers, C.A., Costa, M.A.S., Brito, J.M., Souza, M.A.D., Martins, L.H.P., Lohmann, L.G., Assunção, P.A.C.L., Pereira, E.C., Silva, C.F., Mesquita, M.R., Procópio, L.C. 1999. *Flora da reserva Ducke: guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central*, INPA, 816pp.
- Rosemond, A.D.; Pringle, C.M. & Ramírez, A. 1998. Macroconsumer effects on insect detritivores and detritus processing in a tropical stream. *Freshwater Biology*, 39: 515-523.
- Rosenfeld, J. 2000. Effects of fish predation in erosional and depositional habitats in a temperate stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57: 1369-1379.
- Royer, T.V. & Minshall, G.W. 2003. Controls on leaf processing in streams from spatial-scaling and hierarchical perspectives. *Journal of the North American Benthological Society*, 22: 352-358.

- Ruesink, J.L. & Strivastava, D.S. 2001. Numerical and per capita responses to species loss: mechanisms maintaining ecosystem function in a community of stream insect detritivores. *Oikos*, 93: 221-234.
- Ruetz III, C.R. & Newman, R.M. 2002. Top-down control in a detritus-based food web: fish, shredders, and leaf breakdown. *Oecologia*, 132: 307-315.
- Sabino, J.L. & Zuanon, J. 1998. A stream fish assemblage in Central Amazônia: distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyol.Explor.Freshwaters*, 8: 201-210.
- Santos, G.M., Ferreira, E.J.G. 1999. Peixes da Bacia Amazônica. In: *Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais*, -366, Edusp, São Paulo.
- Schofield, K.A.; Pringle, C.M.; Meyer, J.L. & Sutherland, A.B. 2001. The importance of crayfish in the leaf breakdown of *Rhododendron* leaf litter. *Freshwater Biology*, 46: 1204.
- Sioli, H. 1975. Tropical River: The Amazon. In: *River Ecology*, 461-488, University Of California Press, Berkeley.
- Statzner, B.; Peltret, O. & Tomanova, S. 2003. Crayfish as a geomorphic agents and ecosystem engineers: effect of a biomass gradient on baseflow and flood-induced transport of gravel and sand in experimental streams. *Freshwater Biology*, 48: 147-163.
- Stevens, D.J.; Hansell, M.H.; Freel, J.A. & Monaghan, P. 1999. Developmental trade-offs in caddis flies: increased investment in larval defence alters adult resource allocation. *Proceedings of Royal Society of London*, 266: 1049-1054.
- Stout, J. 1980. Leaf Decomposition Rates in Costa Rican lowland tropical rainforest streams. *Biotropica*, 12: 264-272.
- Usio, N. 2000. Effects of crayfish on leaf processing and invertebrate colonisation of leaves in a headwater stream: decoupling of a trophic cascade. *Oecologia*, 124: 608-614.
- Usio, N.; Konishi, M. & Nakano, S. 2001. Is invertebrate shredding critical for collector invertebrates? A test of the Shredder-collector facilitation hypothesis. *Ecological Research*, 16: 319-326.
- Usio, N. & Townsend, C.R. 2002. Functional significance of crayfish in stream food webs: roles of omnivory, substrate heterogeneity and sex. *Oikos*, 98: 512-522.
- Vannote, R.L.; Minshall, G.W.; Cummins, K.W.; Sedell, J.R. & Cushing, C.E. 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- Visoni, S.B.C. & Moulton, T.P. 2003. Effects of shrimp on periphyton and sediments in Atlantic forest streams: an exclusion experiment. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 15: 19-26.

- Walde,S.J. & Davies,R.W. 1984. Invertebrate predation and lotic prey communities: evaluation of in situ enclosure/exclosure experiments. *Ecology*, 65: 1206-1213.
- Walker,B.H. 1992. Biodiversity and Ecological Redundancy. *Conservation Biology*, 6: 18-23.
- Walker,I. 1995. Amazonian Streams and Small Rivers. In: *Limnology in Brazil*, 167-193.
- Walker,I. & Ferreira,M.J.N. 1985. On the population dynamics and ecology of the shrimp species (Crustacea, Decapoda, Natantia) in the Central Amazonian river Tarumã Mirim. *Oecologia*, 66: 264-270.
- 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.
- Wantzen,K.M.; Wagner,R.; Suetfeld,R. & Junk,W.J. 2002. How do plant-herbivore interactions of trees influence coarse detritus processing by shredders in aquatic ecosystems of different latitudes? *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 28: 1-7.
- Webster,J.R. & Benfield,E.F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 17: 567-594.
- Webster,J.R.; Benfield,E.F.; Ehrman,T.P.; Schaeffer,M.A.; Tank,J.L.; Hutchens,J.J. & D'Angelo,D.J. 1999. What happens to allochthonous material that falls into streams? A synthesis of new and published information from Coweeta. *Freshwater Biology*, 41: 687-705.
- Williams,J.L. 2002. Effects of the tropical Freshwater shrimp *Caridina weberi* (Atyidae) on leaf litter decomposition. *Biotropica*, 34: 616-619.
- Zhang,Y.; Richardson,J.S. & Negishi,J.N. 2004. Detritus processing, ecosystem engineering and benthic diversity: a test of predator-omnivore interference. *Journal of Animal Ecology*, 73: 756-766.

Apêndice I: Degradação das folhas: PSI = Peso Seco Inicial estimado (gramas); PSF = Peso Seco Final (gramas); PPRF = Porcentagem de Peso Remanescente nas Folhas.

Tratamento	PSI	PSF	PPRF	Média PPRF
Controle1	3,23	2,41	74,47	70,65%
	3,24	2,24	69,19	
	3,24	2,14	66,02	
	3,24	2,26	69,95	
	3,24	2,43	75,10	
	3,24	2,01	61,97	
	3,23	2,36	72,84	
	3,23	2,45	75,62	
Controle2	3,24	1,91	59,14	48,52%
	3,24	1,47	45,44	
	3,24	1,79	55,34	
	3,24	1,28	39,39	
	3,24	1,45	44,94	
	3,24	1,82	56,17	
	3,23	1,53	47,26	
	3,24	1,31	40,48	
Controle3	3,23	2,41	74,66	69,16%
	3,24	2,44	75,52	
	3,23	2,34	72,55	
	3,23	1,98	61,36	
	3,24	1,89	58,34	
	3,24	2,01	61,91	
	3,23	2,29	70,91	
	3,24	2,53	78,01	
Controle4	3,23	2,20	68,10	63,18%
	3,23	1,92	59,36	
	3,23	1,81	56,03	
	3,24	2,04	63,10	
	3,23	2,08	64,16	
	3,23	1,78	55,15	
	3,24	2,17	66,86	
	3,24	2,35	72,64	

Tratamento	PSI	PSF	Degrad	Média PPRF
Elétrico1	3,24	2,41	74,30	74,46%
	3,23	2,44	75,66	
	3,24	2,28	70,42	
	3,24	2,22	68,71	
	3,23	2,48	76,52	
	3,24	2,43	74,95	
	3,23	2,60	80,45	
	3,24	2,42	74,68	
Elétrico2	3,24	1,81	55,89	53,89%
	3,23	1,63	50,36	
	3,24	1,47	45,53	
	3,24	1,87	57,80	
	3,23	1,95	60,36	
	3,24	1,89	58,37	
	3,24	2,06	63,67	
	3,24	1,27	39,10	
Elétrico3	3,23	2,28	70,50	72,38%
	3,24	2,23	68,75	
	3,24	2,47	76,21	
	3,24	2,31	71,43	
	3,23	2,30	70,95	
	3,24	2,24	69,16	
	3,23	2,54	78,46	
	3,23	2,38	73,56	
Elétrico4	3,23	2,20	67,95	69,00%
	3,23	2,33	72,24	
	3,23	2,30	71,00	
	3,24	2,49	77,02	
	3,24	1,74	53,88	
	3,23	2,25	69,57	
	3,23	2,25	69,69	
	3,24	2,29	70,65	

Continuação...

Tratamento	PSI	PSF	Degrad	Média PPRF
Controle5	3,23	1,76	54,55	63,92%
	3,24	1,96	60,47	
	3,23	2,01	62,18	
	3,24	2,18	67,38	
	3,23	2,35	72,56	
	3,24	2,01	62,11	
	3,23	1,94	59,87	
	3,24	2,34	72,25	
Controle6	3,23	2,16	66,77	65,13%
	3,24	2,13	65,89	
	3,23	2,34	72,46	
	3,23	1,93	59,65	
	3,24	2,31	71,33	
	3,24	1,58	48,87	
	3,23	2,35	72,65	
	3,24	2,05	63,40	
Controle7	3,23	2,25	69,74	67,32%
	3,23	2,22	68,72	
	3,24	2,10	64,91	
	3,23	2,40	74,17	
	3,23	2,00	61,77	
	3,23	2,10	65,16	
	3,24	2,31	71,21	
	3,24	2,04	62,90	
Controle8	3,23	2,17	67,06	71,93%
	3,24	2,43	74,88	
	3,24	2,48	76,71	
	3,23	2,37	73,26	
	3,23	2,36	73,19	
	3,24	1,84	56,83	
	3,24	2,34	72,27	
	3,24	2,63	81,28	

Tratamento	PSI	PSF	Degrad	Média PPRF
Elétrico5	3,23	2,23	68,90	74,78%
	3,24	2,49	76,90	
	3,23	2,44	75,52	
	3,24	2,43	75,12	
	3,23	2,62	80,96	
	3,23	2,47	76,48	
	3,24	2,35	72,67	
	3,23	2,32	71,73	
Elétrico6	3,24	2,07	64,04	71,29%
	3,24	2,24	69,02	
	3,23	2,22	68,75	
	3,23	2,38	73,66	
	3,24	2,52	77,74	
	3,24	2,32	71,74	
	3,23	2,40	74,12	
	3,23	2,30	71,27	
Elétrico7	3,23	2,30	71,13	76,37%
	3,24	2,48	76,63	
	3,24	2,51	77,57	
	3,23	2,34	72,46	
	3,24	2,46	75,95	
	3,24	2,57	79,34	
	3,23	2,60	80,36	
	3,23	2,51	77,53	
Elétrico8	3,24	2,39	73,82	71,59%
	3,23	2,35	72,62	
	3,23	2,16	66,62	
	3,23	2,30	71,33	
	3,24	2,37	73,33	
	3,23	2,30	71,25	
	3,23	2,29	70,85	
	3,23	2,36	72,88	

Apêndice 2: Total de indivíduos coletados em cada tratamento e, em negrito, a densidade de indivíduos por grama de peso remanescente das folhas .

	Chironomidae	Chironomidae minadores	Tabanidae	Corethrellidae	Simuliidae	Tipulidae	Ceratopogonidae	<i>Triplectides</i>	<i>Helicopsyche</i>
Controle1	731	403	0	0	0	1	10	12	2
	39,98	22,04	0	0	0	0,05	0,55	0,66	0,11
Elétrico1	1159	338	0	1	0	0	52	12	7
	60,15	17,54	0	0,05	0	0	2,70	0,62	0,36
Controle2	1163	10	0	1	0	0	10	70	0
	92,57	0,80	0	0,08	0	0	0,80	5,57	0
Elétrico2	1222	41	0	3	0	0	14	112	0
	87,59	2,94	0	0,22	0	0	1,00	8,03	0
Controle3	706	113	0	0	0	0	10	16	8
	39,45	6,31	0	0	0	0	0,56	0,89	0,45
Elétrico3	1668	238	0	3	0	0	14	31	0
	89,05	12,71	0	0,16	0	0	0,75	1,66	0
Controle4	725	209	0	1	0	0	8	54	4
	44,35	12,78	0	0,06	0	0	0,49	3,30	0,24
Elétrico4	1618	395	0	2	1	0	26	79	8
	90,65	22,13	0	0,11	0,06	0	1,46	4,43	0,45
Controle5	1410	83	0	1	0	0	27	61	10
	85,24	5,02	0	0,06	0	0	1,63	3,69	0,60
Elétrico5	2571	192	1	1	0	0	31	34	9
	132,88	9,92	0,05	0,05	0	0	1,60	1,76	0,47
Controle6	839	103	0	1	0	0	2	26	4
	49,78	6,11	0	0,06	0	0	0,12	1,54	0,24
Elétrico6	1098	176	0	0	0	0	5	5	4
	59,53	9,54	0	0	0	0	0,27	0,27	0,22
Controle7	1337	126	0	2	0	0	6	26	4
	76,76	7,23	0	0,11	0	0	0,34	1,49	0,23
Elétrico7	2804	412	0	10	0	0	34	13	2
	141,87	20,84	0	0,51	0	0	1,72	0,66	0,10
Controle8	845	242	0	0	2	0	5	7	21
	45,40	13,00	0	0	0,11	0	0,27	0,38	1,13
Elétrico8	1239	80	0	0	33	0	0	2	15
	66,90	4,32	0	0	1,78	0	0	0,11	0,81

Continuação...

	<i>Amphoropsycha</i>	<i>Neotrichia</i>	<i>Mortoniella</i>	<i>Phylloicus</i>	<i>Nectopsyche</i>	<i>Leptonema</i>	<i>Cyrnellus</i>	<i>Oecetis</i>	<i>Ecnomidae</i>	<i>Marilia</i>
Controle1	0	24	12	3	0	0	0	2	0	5
	0	1,31	0,66	0,16	0	0	0	0,11	0	0,27
Elétrico1	0	23	10	0	0	0	0	0	0	5
	0	1,19	0,52	0	0	0	0	0	0	0,26
Controle2	0	13	4	8	0	0	3	0	0	0
	0	1,03	0,32	0,64	0	0	0,24	0	0	0
Elétrico2	0	5	3	10	1	0	0	1	0	1
	0	0,36	0,22	0,72	0,07	0	0	0,07	0	0,07
Controle3	0	7	5	5	0	0	0	0	0	10
	0	0,39	0,28	0,28	0	0	0	0	0	0,56
Elétrico3	0	30	15	21	1	0	0	0	0	8
	0	1,60	0,80	1,12	0,05	0	0	0	0	0,43
Controle4	2	40	4	15	0	0	0	0	0	1
	0,12	2,45	0,24	0,92	0	0	0	0	0	0,06
Elétrico4	2	55	8	35	0	0	0	1	0	2
	0,11	3,08	0,45	1,96	0	0	0	0,06	0	0,11
Controle5	1	49	11	37	0	0	0	0	0	3
	0,06	2,96	0,67	2,24	0	0	0	0	0	0,18
Elétrico5	3	24	13	43	0	0	0	2	1	1
	0,16	1,24	0,67	2,22	0	0	0	0,10	0,05	0,05
Controle6	0	36	12	0	0	0	0	0	0	21
	0	2,14	0,71	0	0	0	0	0	0	1,25
Elétrico6	0	19	12	10	0	0	0	0	0	9
	0	1,03	0,65	0,54	0	0	0	0	0	0,49
Controle7	0	10	3	5	1	0	0	1	0	5
	0	0,57	0,17	0,29	0,06	0	0	0,06	0	0,29
Elétrico7	0	7	4	3	0	0	0	1	0	6
	0	0,35	0,20	0,15	0	0	0	0,05	0	0,30
Controle8	0	4	7	16	0	0	0	0	0	8
	0	0,21	0,38	0,86	0	0	0	0	0	0,43
Elétrico8	0	17	22	11	0	5	0	1	0	7
	0	0,92	1,19	0,59	0	0,27	0	0,05	0	0,38

Continuação...

	Leptophlebiidae	Leptohyphidae	Baetidae	Euthyplociidae	Caenidae	Gyrinidae	Elmidae	Perlidae	Coenagrionidae	Corduliidae	Aeshnidae
Controle1	72	13	39	0	0	0	2	4	0	0	0
	3,94	0,71	2,13	0	0	0	0,11	0,22	0	0	0
Elétrico1	20	15	8	0	0	0	1	0	1	0	0
	1,04	0,78	0,42	0	0	0	0,05	0	0,05	0	0
Controle2	153	20	7	3	0	0	1	0	0	0	0
	12,18	1,59	0,56	0,24	0	0	0,08	0	0	0	0
Elétrico2	120	17	8	0	0	0	6	0	1	0	0
	8,60	1,22	0,57	0	0	0	0,43	0	0,07	0	0
Controle3	26	11	17	0	0	0	2	1	1	0	0
	1,45	0,61	0,95	0	0	0	0,11	0,06	0,06	0	0
Elétrico3	45	33	33	0	0	0	7	3	1	0	0
	2,40	1,76	1,76	0	0	0	0,37	0,16	0,05	0	0
Controle4	64	3	18	0	0	2	4	2	0	0	0
	3,91	0,18	1,10	0	0	0,12	0,24	0,12	0	0	0
Elétrico4	95	21	49	1	0	0	2	0	1	0	0
	5,32	1,18	2,75	0,06	0	0	0,11	0	0,06	0	0
Controle5	131	30	29	1	0	0	1	3	1	0	2
	7,92	1,81	1,75	0,06	0	0	0,06	0,18	0,06	0	0,12
Elétrico5	144	2	23	2	0	0	7	0	2	1	2
	7,44	0,10	1,19	0,10	0	0	0,36	0	0,10	0,05	0,10
Controle6	71	26	21	0	0	0	2	0	1	0	0
	4,21	1,54	1,25	0	0	0	0,12	0	0,06	0	0
Elétrico6	23	14	17	0	0	0	1	1	1	0	0
	1,25	0,76	0,92	0	0	0	0,05	0,05	0,05	0	0
Controle7	107	18	20	0	0	1	0	0	0	0	0
	6,14	1,03	1,15	0	0	0,06	0	0	0	0	0
Elétrico7	46	18	29	0	0	0	0	1	1	0	0
	2,33	0,91	1,47	0	0	0	0	0,05	0,05	0	0
Controle8	32	2	21	0	1	0	3	3	0	0	0
	1,72	0,11	1,13	0	0,05	0	0,16	0,16	0	0	0
Elétrico8	15	7	49	0	0	0	4	2	1	0	0
	0,81	0,38	2,65	0	0	0	0,22	0,11	0,05	0	0

Continuação...

	Calopterigidae	Libellulidae	Collembola	Lepidoptera	Hirudinea	Hidracarina	Cladocera	Copepoda	Ostracoda
Controle1	1	0	0	0	0	25	2	45	1
	0,05	0	0	0	0	1,37	0,11	2,46	0,05
Elétrico1	0	0	0	0	0	9	0	4	0
	0	0	0	0	0	0,47	0	0,21	0
Controle2	0	1	0	0	1	27	19	138	11
	0	0,08	0	0	0,08	2,15	1,51	10,98	0,88
Elétrico2	0	0	0	0	0	33	4	110	6
	0	0	0	0	0	2,37	0,29	7,88	0,43
Controle3	0	1	0	0	0	6	0	71	0
	0	0,06	0	0	0	0,34	0	3,97	0
Elétrico3	0	3	1	0	0	29	1	52	1
	0	0,16	0,05	0	0	1,55	0,05	2,78	0,05
Controle4	0	0	0	0	0	46	0	72	1
	0	0	0	0	0	2,81	0	4,40	0,06
Elétrico4	1	1	0	0	0	61	1	38	12
	0,06	0,06	0	0	0	3,42	0,06	2,13	0,67
Controle5	0	0	1	0	0	22	1	159	0
	0	0	0,06	0	0	1,33	0,06	9,61	0
Elétrico5	0	0	0	0	0	12	1	10	6
	0	0	0	0	0	0,62	0,05	0,52	0,31
Controle6	0	0	0	0	0	14	1	141	0
	0	0	0	0	0	0,83	0,06	8,37	0
Elétrico6	0	0	1	0	0	12	0	5	0
	0	0	0,05	0	0	0,65	0	0,27	0
Controle7	0	2	0	0	1	12	3	53	1
	0	0,11	0	0	0,06	0,69	0,17	3,04	0,06
Elétrico7	0	0	0	1	1	18	22	32	5
	0	0	0	0,05	0,05	0,91	1,11	1,62	0,25
Controle8	0	1	0	0	0	16	0	56	0
	0	0,05	0	0	0	0,86	0	3,01	0
Elétrico8	0	0	0	0	1	9	1	42	0
	0	0	0	0	0,05	0,49	0,05	2,27	0