



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
Câmpus de São José do Rio Preto

Gustavo Henrique Migliorini

Efeitos da diversidade funcional de detritos sobre a estrutura de  
comunidades e o funcionamento de ecossistemas de fitotelmatas

São José do Rio Preto  
2014

Gustavo Henrique Migliorini

Efeitos da diversidade funcional de detritos sobre a estrutura de comunidades e o funcionamento de ecossistemas de fitotelmatas

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração – Ecologia e Comportamento, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero

São José do Rio Preto  
2014

Migliorini, Gustavo Henrique.

Efeitos da diversidade funcional de detritos sobre a estrutura de comunidades e o funcionamento de ecossistemas de fitotelmatas / Gustavo Henrique Migliorini. -- São José do Rio Preto, 2014

86 f. : il.

Orientador: Gustavo Quevedo Romero

Dissertação (Mestrado) – Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Ecologia aquática. 2. Ecossistemas aquáticos.  
3. Biodiversidade. 4. Fitotelmatas. 5. Bromélia. 6. Biodegradação.  
I. Romero, Gustavo Quevedo. II. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho". Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. III. Título.

CDU – 577.4

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca do IBILCE  
UNESP - Câmpus de São José do Rio Preto

Data de defesa: 27/03/2014

**BANCA EXAMINADORA**

**TITULARES**

**PROF. DR. Gustavo Q. Romero (Orientador)** \_\_\_\_\_

Universidade Estadual de Campinas - SP

**PROF. DR. Martín Francisco Pareja** \_\_\_\_\_

Universidade Federal de Lavras - MG

**PROF. DR. Marcelo da Silva Moretti** \_\_\_\_\_

Universidade Vila Velha - ES

**SUPLENTE**

**PROF. DR. João Vasconcellos-Neto** \_\_\_\_\_

Universidade Estadual de Campinas – SP

**PROF. DR. Sebastian F. S. Echeverry** \_\_\_\_\_

Universidade Estadual de Campinas - SP

### ***Dedicatória***

*Dedico este trabalho aos meus pais Antonio e Maria por todo o cuidado, incentivos e apoio – mesmo a longa distância - durante cada etapa e, principalmente, pela educação e valores morais necessários para poder conviver em sociedade. Ao meu irmão Felipe, pelo exemplo de determinação e esforço para alcançar todos os objetivos.*

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual Paulista – UNESP – Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas e todos os professores e funcionários, pela oportunidade de ser aluno desta grande academia.

À Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP pelo espaço e oportunidade para trabalhar e aprender com grandes pesquisadores.

Ao Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero por aceitar esta orientação e ensinar, a cada dia, os caminhos a seguir para tornar-me um profissional de qualidade. Seu modo de ver a ciência e entusiasmo em descobrir coisas novas é estimulante e me fizeram ainda mais gostar e me empolgar com a Ecologia.

Sou profundamente grato aos amigos do Laboratório de Interações Multitróficas (LIM) pela amizade, companheirismo e interesse em sempre ajudar um ao outro. Posso afirmar que este trabalho só foi concluído devido a estas pessoas. Especificamente, agradeço:

Ao Tiago Bernabé “Diabético” por ter me recebido em Campinas quando cheguei para iniciar minha nova jornada. Pela parceria durante todas as viagens e as várias idas e vindas da Ilha do Cardoso. Por todo o suporte com as coletas, técnicas de amostragem em bromélias, identificação de organismos.

Ao Thiago Gonçalves-Souza “Toyoyo” pela fundamental ajuda durante todas as etapas deste trabalho, desde desenho experimental, análises estatística (um verdadeiro monstro no R!!) e técnicas para escrita. E, obviamente, pela parceria na hora de beber uma gelada e “queimar” uma carne.

À Paula Munhoz de Omena, que idem ao Toyoyo, contribuiu imensamente para todo o desenvolvimento do meu trabalho.

Ao Pablo Antiqueira “Goidinho”, também pela grande contribuição com análises estatísticas e teorias ecológicas. Não posso esquecer-me da parceria para o fardinho de cerveja e joelho de porco assado logo após a academia, juntamente com o Diabético.

Aos amigos Alexandre “Supertramp”, Ana Z, Thais, Rafa, Camila Vieira, Fátima, Sandra e Gustavo Cauê, Maráisa, Andressa, Babi e Jennifer por todos os momentos, sejam eles discutindo sobre trabalho ou descontraído.

Em especial, agradeço ao Pablo Antiqueira, Gustavo Cauê, Tiago Bernabé e Sandra pela parceria musical na composição da grande obra “Forró do Supertramp” nas comodidades da Ilha do Cardoso. Esta canção é uma homenagem ao Alexandre “Supertramp” e alavancou multidões nos churrascos da turma.

Agradeço a Maraísa Braga e Adriano “Magrelo” pela ajuda no campo. Em especial agradeço ao Adriano, seja no trabalho ou nas pescarias em que ele não pega nada. Pela grande parceria no período em que ficamos na Ilha Cardoso dando o sangue, literalmente.

Aos amigos do departamento de Biologia Animal – UNICAMP, dos laboratórios “de borboletas” e “das formigas”. Em especial, à Mariane Ronque, que com muito zelo e carinho contribuiu essencialmente para a conclusão desta etapa.

Aos amigos, moradores e funcionários do Parque Estadual Ilha do Cardoso. À direção deste parque por permitir-nos desenvolver o trabalho neste maravilhoso lugar. Em especial agradeço aos amigos caiçaras Juninho, Dú, Noeli, Adriano, Serginho, Tiago, Ivo, Aldemir e os guardas do parque por todo o suporte durante os campos.

Aos amigos do futebol de quinta pelos grandes clássicos que a memorável Arena Bio tem nos propiciado.

Aos amigos de república: Décio, Nallaret, Fernanda, Suzana e Tamires pela boa convivência nos últimos dois anos. Em especial, agradeço ao Décio pela grande amizade que desenvolvemos e todos os momentos em que precisei de sua ajuda.

Aos amigos de São José do Rio Preto: Michel Garey, Rodrigo Zieri, Ferzona, Ferzinha por acolher em sua república nas idas a SJP. Ao Felipe Nuvoloni por resolver assuntos com a UNESP quando precisei.

Aos professores Dr. Fernando Rodrigues Silva (UFSCAR) e Dr. Rafael da Silva Oliveira (UNICAMP) pelos ótimos comentários e críticas na minha banca de qualificação.

À minha família por todo o imensurável apoio durante todo meu mestrado: Antonio, Maria, Felipe, Tia Ede, vó Iracema e vô Valdomiro, tio Miro e tia Marivete.

À Fundação de Apoio à Pesquisa e Extensão de São José do Rio Preto – FAPERP pelo auxílio concedido para participação em congresso internacional.

Este trabalho foi financiado pela CAPES e pela FAPESP (2012/20249-0).

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	1
	Mecanismos dos efeitos da diversidade.....	3
	Uso de microcosmos naturais.....	5
	Objetivos gerais e específicos.....	7
	Literatura citada.....	10
<b>2</b>	<b>CAPÍTULO 1</b> .....	16
	<b>Resumo</b> .....	18
	<b>Abstract</b> .....	19
<b>3</b>	<b>INTRODUÇÃO</b> .....	21
<b>4</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	26
	Área de estudo e organismos.....	26
	Obtenção de detritos e coleta de detritívoros.....	27
	Desenho experimental.....	28
	Experimento 1 – Colonização das bromélias.....	28
	Experimento 2 – Sobrevivência de detritívoros e processamento de detritos.....	30
	Análises estatísticas.....	31
<b>5</b>	<b>RESULTADOS</b> .....	33
<b>6</b>	<b>DISCUSSÃO</b> .....	35
	Efeitos da diversidade de detritos na colonização de bromélias.....	36
	Efeitos da diversidade de detritos na sobrevivência de larvas detritívoras.....	38
	Efeitos da diversidade de detritos no processamento de detritos por detritívoros.....	41
<b>7</b>	<b>CONCLUSÃO</b> .....	43
	<b>LITERATURA CITADA</b> .....	44
	<b>TABELAS E FIGURAS</b> .....	53
	<b>APÊNDICES</b> .....	63
	<b>SÍNTESE</b> .....	77

## INTRODUÇÃO GERAL

O termo *biodiversidade* engloba um amplo espectro de escalas bióticas, desde variação genética dentro de espécies até a distribuição de biomas no planeta (Wilson 1992; Gaston 1996; Mooney 2002). As principais pressões que conduzem diretamente à perda da biodiversidade global, como por exemplo, fragmentação de habitat, poluição, introdução de espécies exóticas e mudanças climáticas, vêm se intensificando ao longo do tempo (Chapin et al. 2000; Ehrlich & Wilson 1991). Com a crescente perda de biodiversidade, ocasionada pela transformação dos ambientes naturais pela atividade humana, tornou-se imperativo a compreensão dos efeitos da diversidade na manutenção do funcionamento dos ecossistemas. Neste contexto, vários estudos buscaram estabelecer a relação entre diversos componentes da diversidade biológica e funções ecossistêmicas. Relações entre diversidade de espécies e medidas de estabilidade ou desempenho dos ecossistemas têm sido ponderadas por ecólogos há muito tempo (Naeem et al. 1994, 1995; Tilman et al. 1996; Chapin et al. 1998; Tilman 1999; Loreau et al. 2001, 2002; Hooper et al. 2005). A crescente ameaça à biodiversidade global pela ocupação humana dos ecossistemas naturais e os consequentes impactos que aceleram processos de extinção e causam mudanças na composição biológica e riqueza de espécies tem gerado urgência para o entendimento de tais relações. Estimulados por essas modificações, estudos ecológicos relacionando biodiversidade e funcionamento de ecossistemas têm se tornado frequentes ao longo das últimas décadas (Balvanera et al. 2006; Cardinale et al. 2007).

Funcionamento ecossistêmico agrega processos no nível da comunidade ou ecossistema, e propriedades como produtividade, biomassa permanente, resistência à

invasão, dinâmica de teias tróficas, ciclagem de nutrientes, uso de recurso e transferência trófica (Chapin et al. 1998, Loreau et al. 2001). Inicialmente, experimentos que avaliaram os efeitos da biodiversidade em funções ecossistêmicas buscavam estabelecer se tais relações ocorriam (Naeem et al. 1995; Tilman et al 1996; Jonsson & Malmqvist 2000; Engelhardt & Richie 2001). Uma série de experimentos conduzidos em campos de gramíneas demonstrou que a identidade e o número de espécies de plantas podem influenciar fortemente o funcionamento ecossistêmico (Tilman 1999; Loreau et al. 2001; Hooper et al 2005; Tilman et al. 2006). Similarmente, experimentos em microcosmos de laboratório detectaram impactos ecossistêmicos generalizados ao modificar a biodiversidade em teias alimentares de muitos níveis (Naeem et al. 1994; Naeem & Li 1997; Petchey et a. 2002). Entretanto, o uso de riqueza e identidade de espécies como medida de diversidade, pode ter pouco poder de explicação, pois os processos ecossistêmicos e seus mecanismos são mais afetados por atributos funcionais dos organismos envolvidos do que sua identidade taxonômica (Díaz & Cabido 2001). Por definição, atributos funcionais são aqueles que influenciam propriedades ecossistêmicas ou respostas de espécies para condições ambientais. Compreender como alterações na riqueza de espécies e composição, e biodiversidade em geral, influenciam propriedades ecossistêmicas exige um entendimento dos atributos funcionais das espécies envolvidas (Hooper et al. 2005). Diversidade funcional refere-se à variação e ao valor dos atributos funcionais dos organismos que influenciam propriedades ecossistêmicas (Tilman 2001), e pode ser expressa por diferentes maneiras, incluindo o número e abundância relativa de grupos funcionais (e.g., Tilman et al. 1997; Hooper 1998), a variedade de interações com processos ecológicos (Martinez 1996), ou a diferença média entre espécies de acordo com atributos funcionalmente relacionados

(Walker et al. 1999). O conjunto total de atributos funcionais em uma comunidade é um dos principais determinantes de propriedades ecossistêmicas (Chapin et al. 1997; Chapin et al. 2000).

### *Mecanismos dos efeitos da diversidade*

Apesar da recente onda de interesse pela relação entre biodiversidade e funções ecossistêmicas, tal abordagem não é nova. Inicialmente, ecólogos reconheceram que a estrutura da comunidade pode afetar fortemente o funcionamento de ecossistemas. Vários trabalhos têm mostrado que a perda de espécies predadoras pode gerar impactos em cascata para plantas, alterando processos ecossistêmicos básicos (Estes & Palmisano 1974; Pace et al 1999; Borer et al 2005). Embora tenhamos muitas evidências de que reduzir o número de níveis tróficos afeta fortemente processos ecossistêmicos, pouco se sabe sobre como esses mesmos processos são afetados pelo número de espécies dentro de níveis tróficos (Duffy et al. 2007). A partir dessa nova abordagem, muitos trabalhos surgiram para tentar responder estas questões. Os primeiros estudos focaram em responder como a diversidade de plantas pode influenciar a produtividade e o uso de recurso. A maioria dos experimentos verificou que o aumento da diversidade de plantas aumenta a biomassa do produtor primário e a retenção de nutrientes (ver revisão em Hooper et al. 2005). Esses efeitos da biodiversidade foram atribuídos a dois tipos de mecanismos: efeitos de amostragem e complementaridade (Tilman et al. 1997; Loreau & Hector 2001, Hooper et al. 2005). Se a resposta de uma mistura de espécies é maior do que a resposta da espécie individual que apresenta o melhor desempenho isso pode ser tomado como uma evidência de que o efeito da riqueza não é referido estritamente

ao efeito de espécies dominantes e, sim, de que esteja ocorrendo alguma forma de complementaridade (Loreau & Hector 2001; Stachowicz et al. 2007). O uso de recursos diferentes, ou do mesmo recurso mas em tempos diferentes ou diferentes escalas no espaço pode resultar em maior desempenho da comunidade no uso dos recursos totais disponíveis. Essa complementaridade no uso dos recursos resulta da redução de competição interespecífica através da partição de nicho (Hooper et al. 2005). Porém, quando a presença de uma espécie particular controla a relação entre riqueza e função ecossistêmica, têm-se o efeito de amostragem. Esse efeito pode ocorrer devido a duas condições: (i) maior probabilidade de incluir uma espécie com um atributo particular (e.g., alta produtividade) em uma comunidade conforme a riqueza de espécies aumenta e (ii) a espécie que possui o melhor desempenho quando sozinha é também a competidora dominante em uma mistura de espécies (Tilman et al. 1997; Huston 1997). O efeito de amostragem foi generalizado para efeito de seleção o qual pode ser positivo ou negativo dependendo se a espécie que é dominante na policultura apresenta desempenho relativamente alto ou baixo, respectivamente, quando ocorre sozinha (Loreau & Hector 2001).

Espécies individuais também podem diferir nos seus efeitos sobre processos ecossistêmicos de maneiras diferentes e independentes. Tais diferenças funcionais entre espécies individuais ou combinações de espécies são frequentemente referidas como efeito de identidade ou composição (Stachowicz et al. 2007). De 99 estudos revisados por Stachowicz et al. (2007), 91 constataram efeitos de identidade, indicando que na maioria dos experimentos há um forte efeito de espécies particulares, independente do grupo taxonômico ou métrica de resposta. Por outro lado, nesta mesma revisão, verificaram que de 123 experimentos, em 85 foi encontrado efeito de riqueza. Este

mesmo padrão foi verificado para ambientes aquáticos e terrestres, onde foram detectados efeitos da riqueza que foram explicados como sendo efeitos da presença de espécies particulares nas policulturas (efeito de amostragem), já que uma mistura de espécies raramente supera a monocultura de melhor desempenho (Cardinale et al. 2006).

Embora nosso conhecimento sobre a relação diversidade-função esteja crescendo rapidamente, compreender as consequências da perda da biodiversidade em sistemas naturais complexos exige um maior aprofundamento nos processos que ocorrem tanto dentro como entre os níveis tróficos. Além disso, sabe-se que os mecanismos pelos quais os efeitos dessas alterações se manifestam podem diferir entre propriedades e tipos de ecossistemas (Hooper et al. 2005).

#### *Uso de microcosmos naturais*

Estudos que buscam o entendimento de processos ecológicos em comunidades e ecossistemas frequentemente são dificultados por diversos fatores (Lawton 1999). Geralmente é difícil definir um limite entre uma comunidade e outra dentro de um ecossistema e, além disso, pode haver diversas restrições logísticas para se estudar comunidades biológicas inteiras. Por conta disso, muitos trabalhos utilizam apenas um grupo taxonômico ou uma pequena parte de uma comunidade envolvendo espécies de um único nível trófico ou somente algumas espécies de diferentes níveis tróficos (DeVries et al. 1997,1999; Hooper & Dukes 2004; Schmitz 2008).

O uso de microcosmos naturais tem se tornado frequente por ecólogos devido às suas peculiaridades que o fazem útil para testar teorias em ecologia de comunidades

como, por exemplo, interações predador-presa, teorias de metacomunidade, efeitos da biodiversidade sobre processos ecológicos etc. Trata-se de sistemas de tamanho pequeno, o que permite muitas replicações em experimentos e possibilidade de remover estatisticamente os efeitos de covariáveis. Outras vantagens são o movimento restrito e a rápida dinâmica temporal, além da facilidade em manipular comunidades inteiras, adicionando ou removendo espécies (Srivastava et al. 2004). Alguns exemplos desses mini-ecossistemas são aqueles definidos como fitotelmatas, habitats aquáticos que se formam naturalmente em estruturas de plantas e passam a ser colonizados por diversos organismos (Srivastava et al. 2004). Alguns tipos de fitotelmatas são tanques formados pela disposição das folhas de bromélias (Fig. 1), cavidades em troncos de árvores e plantas carnívoras em forma de jarros (Kitching 2004).

Neste estudo utilizamos bromélias-tanque como modelo de microcosmo natural para testar os efeitos da diversidade de detritos foliares na estruturação das comunidades e em um importante processo para o funcionamento desses ecossistemas, a decomposição. Mais especificamente, avaliamos como a entrada desses recursos alóctones, provenientes de diferentes plantas adjacentes, pode afetar a colonização desses habitats e, a sobrevivência de insetos aquáticos detritívoros (Fig. 1). Além disso, avaliamos os efeitos relativos da diversidade de detritos sobre o processamento (decomposição) desses detritos pelos insetos detritívoros. Essa função não só é fundamental para a ciclagem dos nutrientes nesse sistema, como também para subsidiar a comunidade de artrópodes aquáticos e a própria bromélia (Armbruster et al. 2002; Ngai & Srivastava 2006). Os nutrientes liberados através desse processo são absorvidos por tricomas específicos localizados na base das folhas que formam os tanques de água (Benzing 1980).

### *Objetivos gerais e específicos*

Este estudo teve como objetivo avaliar, através de experimentos em campo, a influência da riqueza dos detritos foliares e dos seus atributos funcionais nos ecossistemas que se formam em fitotelmatas de bromélias e na comunidade associada. Mais especificamente, investigamos como os detritos e seus atributos afetam a sobrevivência de insetos detritívoros e o processamento de detritos pela comunidade de detritívoros. Também avaliamos como a colonização das bromélias e a composição dos colonizadores é moldada por esses recursos. Nós predizemos que maior diversidade de detritos foliares disponibiliza recursos mais diversos para colonizadores; desta maneira, espera-se que sobrevivência e riqueza de detritívoros sejam maiores quanto maior for a diversidade de detritos. Quando espécies de folhas quimicamente divergentes estão presentes no habitat, detritívoros podem adquirir diferentes recursos através do uso complementar dos recursos disponíveis (Gartner & Cardon 2004, Hättenschwiler et al. 2005). Por exemplo, concentrações de nutrientes variam entre espécies de folhas permitindo aos detritívoros aperfeiçoar o ganho de nutrientes quando colonizam misturas de detritos (Gessner et al. 2010) resultando em uma dieta mais rica e proporcionando melhor sobrevivência para os insetos detritívoros (Reiskind et al. 2009). Por outro lado, detritos podem conter compostos inibitórios (e.g., taninos) que prejudicam a processamento desses detritos por parte dos detritívoros e, conseqüentemente, a sobrevivência desses organismos (Coq et al. 2010). Ainda, o uso simultâneo dos diferentes tipos de detritos para aquisição de recursos complementares estimula o consumo total dos detritos, acelerando sua decomposição. A longo prazo isso poderia impulsionar as populações de detritívoros e acelerar ainda mais a decomposição

já que há uma variedade maior de recursos que podem atender diferentes espécies de detritívoros facilitando e acelerando o processo de decomposição (Gessner et al. 2010). Contudo, os efeitos de uma mistura de detritos podem ser causados pela presença de uma ou algumas espécies particulares que possuem fortes efeitos quando estão sozinhas (efeito de seleção; e.g., Huston 1997; Loreau & Hector 2001).

Neste trabalho abordamos as seguintes questões: (1) Detritos foliares mais diversos afetam a composição e riqueza de colonizadores em fitotelmatas de bromélias? (2) Maior diversidade de detritos favorece a sobrevivência de insetos aquáticos detritívoros em bromélias? (3) Bromélias que recebem maior diversidade de detritos apresentam maior velocidade de processamento desses detritos, pelos insetos aquáticos detritívoros?

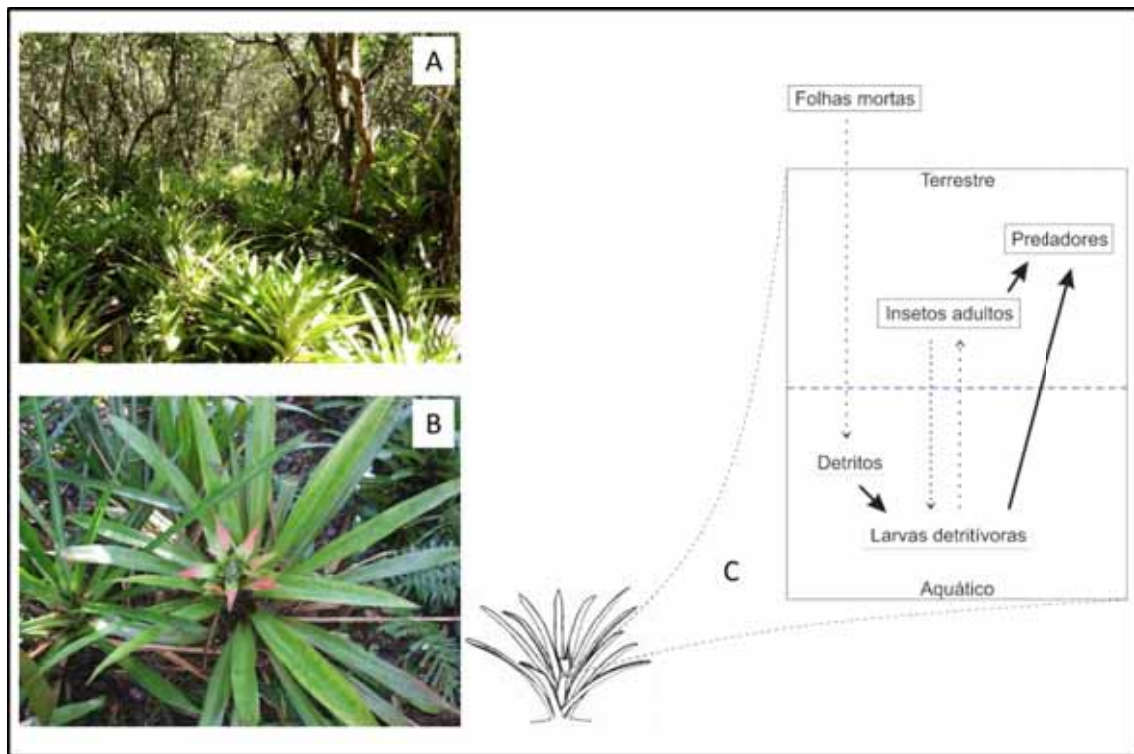


Fig. 1. A) Floresta de restinga com dossel e substrato coberto com bromélias *Quesnelia arvensis*. B) Bromélia *Quesnelia arvensis*. C) Representação do sistema de estudo e questões abordadas. Folhas mortas que caem das árvores e acumulam nos tanques das bromélias são a base da produção primária nesse sistema e podem influenciar os organismos colonizadores, a sobrevivência das larvas detritívoras e o funcionamento ecossistêmico.

## LITERATURA CITADA

- Armbruster, P., R. A. Hutchinson, and P. Cotgreave. 2002. Factors influencing community structure in a South America tank bromeliad fauna. *Oikos* 96:225–234.
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He J-S, Nakashizuka T, et al. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol. Lett.* 9: 1146–1156.
- Benzing, D. H. 1980. *The biology of the bromeliads*. Mad-River Press, Eureka, California. 106.
- Borer, E.T., Halpern, B.S. & Seabloom, E.W. 2006. Asymmetry in community regulation: Effects of predators and productivity. *Ecology* 82: 2813–2820.
- Cardinale, B. J., Srivastava, D. S., Duffy, J. E., Wright, J. P., Downing, A. L., et al. 2006. Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature* 443: 989–92.
- Cardinale, B. J., J. P. Wright, M. W. Cadotte, I. T. Carroll, A. Hector, D. S. Srivastava, M. Loreau, and J. J. Weis. 2007. Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 104:18123–18128.
- Chapin, F. S., III, B. H. Walker, R. J. Hobbs, D. U. Hooper, J. H. Lawton, O. E. Sala, and D. Tilman. 1997. Biotic control over the functioning of ecosystems. *Science* 277: 500–504.
- Chapin FS III, Sala OE, Burke IC, Grime JP, Hooper DU, et al. 1998. Ecosystem consequences of changing biodiversity. *BioScience* 48: 45–52.

- Chapin III, F. S. III. et. al. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Coq, S., Souquet, JM., Meudec, E., Cheynier, V. and Hättenschwiler, S. 2010. Interspecific variation in leaf litter tannins drives decomposition in a tropical rainforest of French Guiana. *Ecology* 91(7): 2080-2091.
- DeVries, P. J. & Walla, T. R. 2001. Species diversity and community structure in neotropical fruit-feeding butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 74:1–15.
- Duffy JE, Cardinale BJ, France KE, McIntyre PB, Th´ ebault E, Loreau M. 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: Incorporating trophic complexity. *Ecol. Lett.*10: 522–538.
- Ehrlich, P. R. & Wilson, E. O. 1991. Biodiversity Studies: Science and Policy. *Science*: 253: 758-762.
- Engelhardt, K. A. M., and M. E. Ritchie. 2001. Effects of macrophyte species richness on wetland ecosystem functioning and services. *Nature* 411:687–689.
- Estes, J.A. & Palmisano, J.F. 1974. Sea otters: their role in structuring nearshore communities. *Science* 185: 1058–1060.
- Gartner, T. B., Cardon, Z. G. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104:230–246.
- Gaston, K. J., editor. 1996. Biodiversity. A biology of numbers and difference. Blackwell, Oxford, UK.

- Gessner, M. O, Swan, C. M., Dang, C. K., McKie, B. G., Bardgett, R. D., Wall, D. H., Hättenschwiler, S. 2010. Diversity meets decomposition. *Trends Ecol Evol* 25:372–380.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V, Scheu, S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36:191–218.
- Hector A, Bazeley-White E, Loreau M, Otway S, Schmid B. 2002. Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. *Ecol. Lett.* 5: 502–11.
- Hooper, D. U. 1998. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology* 79: 704–719.
- Hooper, D. U., & Dukes, J. S. 2004. Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecol. Lett.* 7: 95–105.
- Hooper DU, Chapin FSI, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, et al. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75: 3–35.
- Huston, M. A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110: 449–460.
- Jonsson, M., & Malmqvist, B. 2000. Ecosystem process rate increases with animal species richness: evidence from leaf-eating, aquatic insects. *Oikos* 89: 519–523.
- Kitching, R. L. 2004. Food webs and container habitats: The natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 431 p.
- Lawton, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84:177–192.

- Loreau M, Hector A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412: 72–76.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, et al. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804–808.
- Loreau M, Naeem S, Inchausti P, eds. 2002. *Biodiversity and Ecosystem Functioning: Synthesis and Perspectives*. New York: Oxford Univ. Press.
- Martinez, N. D. 1996. Defining and measuring functional aspects of biodiversity. In: KJ Gaston, ed *Biodiversity: A biology of numbers and difference*, pp. 115-148. Blackwell Science, Oxford.
- Mooney, H. A. 2002. The debate on the role of biodiversity in ecosystem functioning. In: M. Loreau, S. Naeem and P. Inchausti, editors. *Biodiversity and ecosystem functioning*. Oxford University Press, Oxford, Uk.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton, and R. M. Woodfin. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734–737.
- Naeem, S., L. J. Thompson, S. P. Lawler, J. H. Lawton, and R. M. Woodfin. 1995. Empirical evidence that declining species diversity may alter the performance of terrestrial ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 347: 249–262.
- Naeem S, Li S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390: 507–509.
- Ngai, J. T. & Srivastava, D. 2006. Predators accelerate nutrient cycling in a bromeliad ecosystem. *Science* 314: 963.

- Pace, M.L., Cole, J.J., Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, 14: 483–488.
- Petchey, O. L., Casey, T., Jiang, L., McPhearson, P. T., Price, J. 2002. Species richness, environmental fluctuations, and temporal change in total community biomass. *Oikos* 99: 231–240.
- Reinskind, M. H., Krystle, G. L., Lounibos, L. P. 2009. Leaf species identity and combination affect performance and oviposition choice of two container mosquito species. *Ecological Entomology* 34: 447-456.
- Schmitz, O. J. 2008. Effects of predators hunting mode on grassland ecosystem function. *Science* 319: 952–319.
- Srivastava, D. S., Kolasa, J., Bengtsson, J., Gonzalez, A., Lawler, S. P., Miller, T. E., Munguia, P., Romanuk, T., Schneider, D.C., and Trzcinski, M. K.. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology & Evolution* 19: 379–384.
- Stachowicz, J., Bruno, J. F. & Duffy, J. E. 2007. Understanding the effects of marine biodiversity on communities and ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 739–766.
- Tilman, D. 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology* 77: 350–363.
- Tilman, D., Knops, J., Weldin, D. et al. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Tilman D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* 80: 1455–1474.

- Tilman, D. 2001. Functional diversity. In: Levin, S. A. (ed.), Encyclopedia of biodiversity. Academic Press, pp. 109-120.
- Tilman D, Reich P. B, Knops J. M. H. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* 441: 629–32.
- Walker, B., Kinzig, A. & Langridge, J. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2: 95–113.
- Wilson, E. O. 1992. *The diversity of life*. Norton, New York, USA.

# **CAPÍTULO I**

---

## **EFEITOS DA DIVERSIDADE FUNCIONAL DE DETRITOS SOBRE A ESTRUTURA DE COMUNIDADES E O FUNCIONAMENTO DE ECOSSISTEMAS DE FITOTELMATAS**

**Efeitos da diversidade funcional de detritos sobre a estrutura de comunidades e o funcionamento de ecossistemas de fitotelmatas**

Gustavo Henrique Migliorini<sup>1</sup>, Gustavo Quevedo Romero<sup>2</sup>

1 – Pós-graduação em Biologia Animal, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), CEP 15054-000, São José do Rio Preto, SP, Brasil.

2 – Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), CP 6109, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil.

## RESUMO

Entender os efeitos da biodiversidade sobre as comunidades e processos ecossistêmicos é fundamental diante das crescentes taxas de extinções e alterações nos ecossistemas naturais. A diversidade pode influenciar o consumo de recursos que regem processos ecossistêmicos através de dois mecanismos principais: (i) propriedades complementares de espécies incluindo partição de nicho e facilitação e (ii) fortes efeitos de espécies dominantes sobre a função de interesse (efeito de seleção). Detritos de matéria orgânica (e.g. folhas mortas) representam a base da produção primária em muitos ecossistemas. Os atributos funcionais dos detritos podem alterar o ambiente e influenciar a composição e a estruturação da comunidade associada, bem como o funcionamento ecossistêmico. Assim, investigamos se a diversidade de detritos afeta a colonização, a sobrevivência de insetos detritívoros e o processamento de detritos em fitotelmatas da bromélia *Quesnelia arvensis*. Manipulamos a diversidade de detritos em bromélias e avaliamos o impacto da identidade e atributos funcionais desses detritos sobre a comunidade de invertebrados aquáticos (colonização e sobrevivência) e em um processo ecossistêmico chave, a decomposição. A composição de colonizadores foi afetada pela diversidade de detritos. Esses resultados indicam que a disponibilidade de fontes diversas de recursos variados fornecem mais oportunidades aos detritívoros aquáticos e terrestres para aperfeiçoar a aquisição de nutrientes e se estabelecer no sistema. Os maiores níveis de sobrevivência dos Chironomidae foram detectados em duas monoculturas (espécies individuais dos detritos) e na policultura (mistura das espécies de detritos); ainda, a sobrevivência na policultura foi maior que a média das monoculturas. Estes resultados indicam haver, na policultura, um efeito de seleção positiva para Chironomidae. Outros detritívoros (Scirtidae e Trichoptera) não foram

afetados pela diversidade de detritos. Contrário ao que predizemos, a taxa de decomposição não foi afetada pela diversidade de detritos. Esse resultado pode ser explicado pelo fato que dos três detritívoros utilizados no experimento, dois (Scirtidae e Trichoptera) não foram afetados na sobrevivência. Estes dois devem ter, por complementaridade, ocupado o nicho do Chironomidae no consumo dos detritos. Nossos resultados destacam a importância de conhecer a diversidade de detritos na sobrevivência e estrutura de comunidades de detritívoros, como também no funcionamento de ecossistemas de bromélias; além disso, mostra que mudanças na composição de plantas circundantes às bromélias podem alterar a estrutura e a composição das comunidades nesses fitotelmatas.

*Palavras chave:* biodiversidade, atributos funcionais, comunidades bromelícolas, decomposição, macroinvertebrados detritívoros.

## **ABSTRACT**

Understanding the biodiversity effects on community and ecosystem processes is crucial in the face of growing extinction rates and shifts in natural ecosystems. Diversity can influence the consumption of resources governing ecosystem processes through two main mechanisms: (i) complementary properties of species, including niche partitioning and facilitation and (ii) strong dominant species effects on the function of interest (selection effect). Detritus of organic matter (e.g. dead leaves) are the base of primary production in many ecosystems. Detritus functional traits may alter the environment and influence the composition and structure of the associated community, as well as ecosystem functioning. Thus, we investigated if detritus diversity affects the

colonization and survival of detritivorous aquatic insects and the detritus processing in phytotelmata of tank bromeliads (*Quesnelia arvensis*). We manipulated the leaf litter diversity in bromeliads and evaluated the effects on the aquatic invertebrate community (colonization and survival) and a key ecosystem process, decomposition. The higher values of Chironomidae survival were detected for the polyculture (mixed leaf species) and two monocultures (single leaf species); also, the effect of polyculture is greater than the mean of the monocultures. These results indicate a positive selection effect for Chironomidae. Other detritivores (Scirtidae and Trichoptera) were not affected by detritus diversity. Contrary to prediction, decomposition rate was not affected by leaf detritus diversity. This can be explained by the fact that two of three detritivores were not affected in the survival. These two (Scirtidae and Trichoptera) must have, by complementarity, occupied the Chironomidae niche for the detritus consumption. The composition of aquatic and terrestrial colonizing arthropods was affected by detritus diversity. These results indicate that the availability of different resources from different types of litter provide more opportunities for aquatic and terrestrial detritivores to optimize nutrient acquisition and allows them to establish in the system. Our results highlight the importance of knowing detritus diversity in the communities structure and survival of detritivores, as well as the functioning of bromeliad ecosystems; furthermore, changes in plant composition surrounding bromeliads can alter the structure and composition of communities in these phytotelmatas.

**Keywords:** biodiversity, functional traits, bromeliad communities, decomposition, detritivorous macroinvertebrates.

## INTRODUÇÃO

Diversidade funcional é um conceito que liga espécies e ecossistemas através de mecanismos tais como complementaridade no uso de recursos e facilitação (Chapin *et al.* 2000; Loreau *et al.* 2001). Há um debate crescente de que os efeitos da diversidade sobre os processos ecossistêmicos deveriam ser conferidos aos atributos funcionais de cada espécie, mais do que o número de espécies por si só. Os tipos e a quantidade de atributos funcionais das espécies em um ecossistema afetam diretamente os fluxos de matéria e energia (Díaz & Cabido 2001). Em folhas de plantas, a diversidade funcional pode ser medida a partir de atributos, como área específica foliar, concentração de N e P, dureza, entre outras (Reich *et al.* 1999; Wright *et al.* 2005). Sabe-se que diferentes espécies de folhas possuem diferenças nas taxas de decomposição (Petersen & Cummins 1974) e suas características físicas e químicas têm sido relacionadas com tais diferenças (Graça 2001) ao influenciar os hábitos alimentares de insetos aquáticos detritívoros (Rincón & Martínez 2006). Por exemplo, estudos realizados com serapilheira demonstraram que área específica foliar tem efeitos positivos na taxa de decomposição (Cornelissen *et al.* 1999; Santiago 2007), enquanto a dureza exerce efeitos negativos (Cornelissen & Thompson 1997; Cornelissen *et al.* 1999).

As taxas nas quais espécies estão sendo extintas tem gerado crescente interesse em entender como a perda da biodiversidade poderia estar alterando ecossistemas e suas funções vitais (Chapin III *et al.* 2000; Cardinale *et al.* 2002). De acordo com a teoria ecológica atual, a diversidade de espécies pode influenciar o consumo de recursos que regem processos ecossistêmicos através de dois tipos de efeitos: (i) efeito de complementaridade, o qual ocorre por meio de partilha de recursos ou de interações de facilitação entre espécies. Esse efeito se refere aos mecanismos que resultam em um

maior desempenho de uma mistura de espécies do que seria esperado pela média do desempenho de cada espécie individual (Hooper & Vitousek 1997; Tilman *et al.* 1997; Loreau & Hector 2001; Duffy *et al.* 2007); e (ii) o efeito de seleção que se refere à maior probabilidade de ocorrer uma espécie altamente produtiva em uma mistura conforme aumenta a riqueza de espécies. Tal efeito se baseia no pressuposto de que a espécie mais produtiva é também o competidor mais forte, o qual vem a dominar a mistura e ter fortes efeitos positivos ou negativos sobre um dado processo ecossistêmico (Hooper & Vitousek 1997; Huston 1997; Tilman *et al.* 1997; Wardle 1999). Portanto, diferenças na composição de espécies podem levar a alterações nos ecossistemas se atributos de uma ou poucas espécies forem dominantes (Chapin 1980; Hooper & Vitousek 1997). Hooper & Vitousek (1997) observaram que o N inorgânico do solo diminuiu com o aumento da riqueza de grupos funcionais de plantas, porém, isso não ocorreu por uso complementar do nutriente resultante da riqueza de grupos funcionais de plantas e, sim pelos efeitos dominantes de um grupo funcional, as espécies anuais de início de temporada.

A transferência de recursos de um habitat para outro pode determinar mudanças na dinâmica de teias tróficas por fornecer subsídios para alguns consumidores (Henschel 2001). Tais recursos alóctones podem aumentar, direta ou indiretamente, a produtividade primária e causar respostas numéricas nos consumidores (efeito *bottom-up*) que, por sua vez, afetam a disponibilidade de recursos através das cascatas tróficas (Hunter & Price 1992, Polis *et al.* 1997, Schmitz *et al.* 2000, Denno *et al.* 2003). Esses subsídios podem ser detritos de origem animal (fezes, animais mortos) ou vegetal (folhas mortas, galhos) e formam a base para a estruturação trófica e sustentação de muitos ecossistemas (Polis & Strong 1996; Chapin *et al.* 2002; Moore *et al.* 2004).

Detritos influenciam comunidades fazendo-as suportar uma grande diversidade de espécies, uma grande biomassa de predadores e longas cadeias alimentares (Hairston & Hairston 1993). A quantidade de detritos que entra em um sistema determina a riqueza e abundância de detritívoros e, conseqüentemente, os diferentes níveis tróficos da cadeia (Chapin III *et al.* 2002). Conhecer os mecanismos da decomposição em ambientes aquáticos onde detritos foliares alóctones são a base da produtividade é especialmente importante para entender como se dá o fluxo de energia e a manutenção nesses sistemas (Webster & Benfield 1986; Gessner *et al.* 1999). A quebra de detritos pode ser afetada pela composição química do detrito, pela temperatura da água e concentração de nutrientes. Dessa forma, esse recurso alóctone é então incorporado a teia alimentar (Gessner *et al.* 1999, Moore *et al.* 2004). Em fitotelmatas de bromélias, os detritos não só suportam a comunidade de insetos associados, mas também servem como fonte de nutrientes para a própria bromélia (Ngai & Srivastava 2006).

Mudanças na biodiversidade podem gerar efeitos através de ecossistemas (e.g., terrestre para aquático). Em muitos sistemas aquáticos, como por exemplo, em riachos, a fonte de energia básica é oriunda da entrada alóctone de matéria orgânica (e.g., detritos foliares) proveniente das árvores que circundam as margens (Hauer & Lamberti 2007). Alterações na composição dessas espécies de árvores podem afetar as comunidades aquáticas que são subsidiadas com detritos, com potenciais conseqüências para o funcionamento ecossistêmico (Bastian *et al.* 2008). A maior parte do conhecimento que se tem a respeito da influência de detritos foliares alóctones provém de trabalhos realizados em riachos de regiões temperadas (Lecerf *et al.* 2005; Leroy & Marks 2006; Swan & Palmer 2006; Kominoski *et al.* 2007; Lecerf *et al.* 2007 ). Sabe-se que regiões temperadas e tropicais diferem fortemente em condições ambientais como

temperatura (Boyero et al. 2011a), qualidade de detritos foliares (Hättenschwiler et al. 2011) e na importância dos invertebrados detritívoros (Irons et al. 1994; Boyero et al. 2011b). Os poucos trabalhos realizados na região tropical concentraram seus esforços em avaliar os efeitos da diversidade no processo de decomposição dos detritos foliares em córregos, comparando os efeitos de monoculturas e misturas entre espécies de plantas nativas (Moretti et al 2007) e também exóticas (Gonçalves et al 2012). Pouco se sabe sobre como esses efeitos afetam a estruturação de comunidades (e.g., sobrevivência e colonização). Gonçalves et al (2012) testaram o efeito de identidade de três tipos de detritos (nativo, exótico e artificial) na colonização por invertebrados aquáticos detritívoros e constatou que esses organismos respondem diferentemente aos recursos oferecidos, provavelmente devido à composição química dos detritos. Semelhante ao que ocorre nos sistemas de riachos, em fitotelmatas de bromélias-tanque, sabe-se que a base da produtividade primária provém de recursos alóctones, como detritos foliares que caem das árvores circundantes e acumulam nas axilas foliares, sendo então consumidos por larvas de insetos aquáticos detritívoros e microrganismos (Kitching 2004). Diminuir a diversidade de espécies das árvores circundantes a esses sistemas poderia afetar a entrada de recursos e a eficiência dos detritívoros com potenciais consequências para o funcionamento desses ecossistemas. Entender essas relações é de grande valia especialmente para regiões tropicais onde o desmatamento é a principal ameaça para a biodiversidade (Brooks et al. 2002).

Neste estudo utilizamos bromélias *Quesnelia arvensis* como modelo de microcosmo natural. Fizemos experimentos de manipulação da diversidade de detritos diretamente nos fitotelmatas das bromélias para avaliar a sobrevivência e riqueza (via colonização) de artrópodes detritívoros, como também o funcionamento do ecossistema

(decomposição). Nós predizemos que maior diversidade de detritos foliares atue como uma fonte de recursos mais diversa para colonizadores; portanto, espera-se que sobrevivência e riqueza de detritívoros sejam maiores quanto maior for a diversidade de detritos. Detritívoros podem adquirir diferentes recursos provenientes dos diferentes tipos de detritos (uso complementar de recurso) quando espécies de folhas quimicamente divergentes estão presentes no habitat (Gartner & Cardon 2004, Hättenschwiler et al. 2005). Por exemplo, concentrações de N e P variam entre espécies de folhas. Isso fornece oportunidades aos detritívoros para aperfeiçoar o ganho de nutrientes quando colonizam misturas de detritos (Gessner et al. 2010). Além disso, essa variedade de recursos pode aprimorar o crescimento de microrganismos (Lecerf et al. 2005), que por sua vez aumentam em abundância ou diversidade (Rosenzweig 1995), resultando em uma dieta mais rica e proporcionando melhor sobrevivência para os insetos detritívoros (Reiskind et al. 2009). Ainda, o uso simultâneo dos diferentes tipos de detritos para aquisição de recursos complementares estimula o consumo total dos detritos, acelerando sua decomposição. Em longo prazo isso poderia impulsionar as populações de detritívoros e acelerar ainda mais a decomposição (Gessner et al. 2010) já que há uma variedade maior de recursos que podem atender diferentes espécies de detritívoros facilitando e acelerando o processo de decomposição (Kominoski 2007; Gessner et al. 2010).

Assim, buscamos responder as seguintes perguntas:

(1) diferentes tipos de detrito determinam composição diferente e maior riqueza de colonizadores em bromélias?

(2) bromélias que recebem diferentes tipos de detrito favorecem a sobrevivência dos insetos detritívoros?

(3) bromélias que recebem maior diversidade de detritos apresentam maior processamento desses detritos?

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### *Área de estudo e organismos*

Conduzimos o trabalho no Parque Estadual Ilha do Cardoso, município de Cananéia, situado no litoral sul do estado de São Paulo (25°03'S, 48°05'W), durante os meses de outubro a dezembro de 2012. Os experimentos foram desenvolvidos em uma área de restinga (Apêndice 1) caracterizada pela presença de árvores altas e dossel contínuo, com substrato coberto, predominantemente, por bromélias e orquídeas. A espécie de bromélia mais abundante é *Quesnelia arvensis* Mez. (Bromeliaceae), uma espécie de grande tamanho que pode acumular mais de três litros de água nos tanques formados pelas folhas. Uma ampla fauna de artrópodes está associada a esta espécie de bromélia, incluindo larvas de insetos aquáticos predadores (Tabanidae, Tanypodinae, Syrphidae, Zygoptera), larvas detritívoras (Trichoptera, Tipulidae, Scirtidae, Chironomidae, Syrphidae, Psychodidae) e larvas filtradoras (Culicidae). Também podem ser encontrados outros invertebrados, como Oligochaeta, Ostracoda, Hirudinea, Acari, Turbellaria e Araneae (Romero & Srivastava 2010). Nos experimentos, utilizamos 49 bromélias *Quesnelia arvensis* adquiridas de casa de vegetação a fim de se obter todas em tamanho e capacidade de armazenamento de água muito semelhantes e por estarem praticamente livres de colonizadores. Antes de serem utilizadas nos experimentos, lavamos as bromélias e as amarramos pela raiz em um varal (de ponta-cabeça), por 24 horas, a fim de que possíveis insetos fossem removidos.

### *Obtenção de detritos e coleta de detritívoros*

Os detritos utilizados correspondem a folhas mortas de seis espécies de árvores presentes na restinga, pertencentes às seguintes espécies (Couto & Cordeiro 2005; Apêndice 2): *Andira fraxinifolia* (Fabaceae), *Eugenia uniflora* (Myrtaceae), *Calophyllum brasiliensis* (Clusiaceae), *Ilex theezans* (Aquifoliaceae), *Psychotria nuda* (Rubiaceae), *Rapanea venosa* (Myrsinaceae). Tais espécies foram escolhidas pelo fato de serem abundantes no local dos experimentos e por apresentarem atributos ecológicos e filogenéticos distintos (Apêndice 2 e 7). Para obtenção dos detritos, quebramos galhos de cada espécie, sem separar das árvores, a fim de ocorrer a reabsorção dos fluídos/seivas pela planta e as folhas tornarem-se secas após cinco semanas, simulando a senescência. Pesamos as folhas em balança digital de precisão (0.001g). Antes de utilizar nos experimentos, colocamos as folhas em água por 24 horas para torná-las maleáveis e induzir a lixiviação do excesso de compostos químicos. Após os experimentos, coletamos amostras de folhas das plantas utilizadas para análises de concentração de carbono e nitrogênio foliar e concentração de fósforo e lignina (Apêndice 7). Tais análises foram realizadas no Laboratório de Ciclagem de Nutrientes e no Laboratório de Nutrição Animal, respectivamente, ambos no Centro de Energia Nuclear na Agricultura (CENA) – Universidade de São Paulo.

Para a coleta dos insetos detritívoros utilizados no experimento, utilizamos pinças e pipetas para retirada da água e folhas presentes nas axilas foliares das bromélias e, posteriormente, filtramos o material em peneiras geológicas de malha 0,125 mm e 1 mm, a fim de separar o material particulado grosso do material particulado fino, facilitando a coleta dos indivíduos e diminuindo o risco de perda dos organismos. Em seguida, transportamos o material para bandejas para triagem,

identificação dos grupos de interesse e armazenamento em potes contendo água de bromélia (Romero & Srivastava 2010).

### *Desenho experimental*

Para testar o efeito de atributos funcionais de detritos na estrutura da comunidade de insetos aquáticos bromelícolas e na decomposição de detritos desenvolvemos dois experimentos em sete blocos com sete bromélias em cada bloco (Apêndice 3), organizados em ordem crescente de acordo com a capacidade de armazenamento total (volume) das bromélias, ou seja, o primeiro bloco teve as bromélias com os menores volumes e o último bloco com os maiores volumes; desta forma, controlamos os efeitos dos tamanhos das bromélias por particionar as variâncias entre os blocos. Para medir o volume das bromélias, adicionamos água sobre as folhas e a quantidade que permaneceu nos tanques foi transferida para um recipiente para ser quantificada com proveta.

Instalamos coberturas de plástico sobre cada bloco para impedir a entrada de água da chuva e material orgânico como folhas e galhos que pudessem interferir nos objetivos dos experimentos. Entretanto, regamos as bromélias diariamente com água de nascente para evitar que os tanques ficassem secos.

### *Experimento 1 - Colonização das bromélias*

Para determinar o efeito da diversidade de detritos sobre a colonização de artrópodes aquáticos e terrestres em bromélias, conduzimos um experimento em blocos aleatorizados ( $n = 7$  blocos). Adicionamos 5 g de detritos em cada bromélia para avaliar

a colonização por diferentes grupos de invertebrados. Em cada bloco, aleatoriamente seis bromélias receberam uma espécie de folha (monocultura) e uma bromélia recebeu todas as espécies de folhas (policultura), seguindo um desenho substitutivo (i.e., biomassa detritos igual para monocultura e policultura). Este experimento teve duração de 50 dias e posteriormente retiramos as bromélias, separamos as folhas e lavamos cada uma para amostrar os invertebrados colonizadores. Após a lavagem, utilizamos peneiras geológicas de malha 0,125 mm e 1 mm para separar o material sólido da água. Em seguida, coletamos todos os indivíduos em bandejas brancas com auxílio de pinças e pipetas e os armazenamos em álcool 70% para posterior identificação em laboratório. Identificamos os organismos ao nível taxonômico mais específico possível utilizando chaves de identificação dos grupos e fotos de indivíduos já coletados na mesma área do estudo e que foram identificados por especialistas. Após as triagens e identificações, separamos os organismos colonizadores em insetos aquáticos detritívoros de ciclo de vida complexo e artrópodes colonizadores. Focamos nas respostas dos detritívoros de ciclo de vida complexo por corresponderem aos principais organismos aquáticos nas bromélias que consomem os detritos e, por constar substancialmente na literatura que os atributos funcionais dos detritos influenciam esses organismos (e.g., Bruder et al 2013). Quanto aos colonizadores terrestres, consideramos esses dados presumindo que possam haver, tanto efeitos diretos como indiretos dos detritos. Efeitos diretos estariam relacionados à detritívoros terrestres que habitam as folhas das bromélias para consumir partes dos detritos que poderiam não estar submersas nos tanques. Efeitos indiretos, estariam ligados aos predadores que ocorrem sobre as folhas das bromélias. Os tipos de detritos poderiam afetar esses organismos ao influenciar a comunidade de insetos aquáticos que servem como presa.

## *Experimento 2 – Sobrevivência dos detritívoros e processamento dos detritos*

Para testar se a sobrevivência de insetos aquáticos detritívoros e o processamento de detritos são afetados pela diversidade de detritos, conduzimos um experimento manipulando a diversidade de detritos e de detritívoros. Utilizamos dois tubos tipo falcon de 14 ml em cada bromélia; um dos tubos conteve oito indivíduos de *Polypedilum marcondesi* (Chironomidae; 4,5 a 6 mm de comprimento), dois de *Scyrtes* sp. (Scirtidae; 4 a 6 mm de comprimento), um *Phylloicus bromeliarum* (Trichoptera; 8 a 9 mm de comprimento) e 0,4 g de detrito. O outro tubo conteve somente 0,4 g de detrito para servir como controle no experimento de processamento dos detritos, totalizando 14 tubos por bloco. Estas quantidades de detritívoros foram escolhidas pela proporção em que, geralmente, são encontrados em bromélias (Diane S. Srivastava, com. pessoal). Estes tubos foram inseridos nas mesmas bromélias do experimento anterior, seguindo os tratamentos equivalentes em termos de tipos de detritos, por exemplo, tubo com *Ilex theezans* em bromélia com *Ilex theezans*, e assim para cada espécie de detrito e para o tratamento com a mistura de espécies (policultura), aqui também seguindo um desenho substitutivo (como acima).

Os tubos possuíam uma abertura na parte inferior coberta com um pedaço de tecido (i.e., organza) para evitar a entrada de outros insetos, e também permitir a circulação de água entre os tubos e água dos tanques das bromélias. Na extremidade superior de cada tubo, inserimos uma pequena bolsa de tecido, cobrindo a entrada do tubo para evitar a fuga dos adultos emergentes (Apêndice 4 e 5). Capturamos os insetos adultos que emergiram utilizando tubo para sucção e os armazenamos em tubos Eppendorf®. Este experimento teve duração de 30 dias. Ao final do experimento, retiramos os tubos, coletamos os insetos e os detritos. A sobrevivência dos insetos

detritívoros foi medida pelo número de sobreviventes ao final do experimento subtraído do número inicial que foi adicionado, transformando em porcentagem de sobrevivência.

Posteriormente, através de outro experimento verificamos o processamento de cada espécie de detrito em bromélias naturais da restinga e que já possuíam uma comunidade associada de insetos aquáticos detritívoros. Para isso, selecionamos 60 bromélias na restinga com tamanhos semelhantes medindo o volume total de cada uma. Em seguida, introduzimos detritos de cada uma das espécies de detritos (as mesmas do experimento anterior) em um fitotelmata de cada bromélia (Apêndice 6) replicando cada espécie 10 vezes. Previamente, as folhas foram secas, pesadas e costuradas, formando “sachês” de três folhas de cada espécie. Esse experimento teve duração de 60 dias. Ao final desse prazo, retiramos as folhas, secamos e pesamos novamente para avaliar a biomassa perdida. Medidas de pH e volume do tanque no qual foram colocadas as folhas, também foram obtidas.

O processamento dos detritos foi medido pela porcentagem de biomassa seca consumida de detritos, obtida a partir da subtração dos pesos iniciais e finais. Mais especificamente, utilizamos a seguinte fórmula:

$$\text{Biomassa processada relativa} = \frac{\text{peso inicial} - \text{peso final}}{\text{peso inicial}} \times 100$$

#### *Análises estatísticas*

Este estudo foi delineado em uma ANOVA de dois fatores com as monoculturas e policulturas de espécies de detritos (tratamentos) como variável preditora fixa, volume (capacidade total das bromélias para armazenar água) como preditora contínua e um

fator aleatório (bloco). Utilizamos modelos lineares de efeitos mistos (LME) para avaliar as diferenças na riqueza de colonizadores (detritívoros de ciclo de vida complexo e artrópodes terrestres) entre os diferentes tratamentos. Comparamos a composição de espécies colonizadoras por meio da análise multivariada permutacional (PERMANOVA). Essa análise utiliza métodos permutacionais para testar respostas simultâneas de uma ou mais variáveis para um ou mais fatores em um desenho experimental de ANOVA, particionando a variância com base em qualquer medida de distância (Anderson 2001). Primeiramente, testamos a homogeneidade das variâncias utilizando a função *betadisper* do pacote “vegan”, para em seguida analisar com a PERMANOVA (função *adonis*). Testes *a posteriori* (i.e., comparação par-a-par) foram executados através do programa PRIMER 6 & PERMANOVA+ (Anderson et al. 2009) para identificar entre quais tratamentos (monoculturas e policulturas) houveram diferenças na composição de colonizadores. Para os dados do experimento de sobrevivência de insetos detritívoros utilizamos modelos lineares de efeitos mistos (LME) em blocos aleatorizados para testar o efeito da diversidade de detritos na sobrevivência dos indivíduos da família Chironomidae. Devido à distribuição dos dados (binomial) e o desenho experimental em blocos aleatorizados, utilizamos modelos lineares generalizados de efeitos mistos (GLMM) para testar o efeito da diversidade de detritos na sobrevivência de Trichoptera e Scirtidae. Estas análises foram executadas no ambiente de programação R (R Core Team, versão 2.15.3) utilizando os pacotes *nlme* e *lme4*, respectivamente. Os dados do experimento de processamento de detritos nos tubos foram analisados com modelo linear de efeitos mistos (LME) devido ao desenho do experimento possuir efeito aleatório dos blocos. Aqui, a sobrevivência de detritívoros é a variável resposta, o tratamento (monoculturas e policulturas de detritos)

é a variável preditora fixa e o volume, a variável preditora contínua. O experimento de processamento de detritos em bromélias naturais foi delineado em ANOVA de um fator, onde o tratamento (espécies de detritos) é a variável preditora fixa e volume total, volume do tanque e pH são variáveis preditoras contínuas. Fizemos seleção de modelos utilizando o pacote *MuMIn* no R, para verificar o poder explicativo das variáveis para os resultados encontrados. Em seguida conduzimos uma análise de variância (ANOVA) utilizando modelos lineares de efeitos mistos através da função “lme” do pacote *nlme*. Análises exploratórias para verificar normalidade na distribuição dos dados e homogeneidade das variâncias foram realizadas *a priori*, através de gráficos de pontos e teste de homogeneidade de Fligner-Killeen, também no R.

## RESULTADOS

Foram amostradas 16 morfoespécies de insetos aquáticos detritívoros de ciclo de vida complexo e 31 de artrópodes terrestres (Apêndice 12 e 13). A riqueza de detritívoros de ciclo de vida complexo não foi afetada pela diversidade de detritos ( $F_{6,35}=1.03$   $p=0.42$ ; Tabela 1; Fig. 1); por outro lado, a riqueza de colonizadores terrestres foi menor em bromélias com detritos de folhas de *Ilex theezans* do que nos demais tratamentos ( $F_{6,35}=3.36$   $p=0.01$ ; Tabela 1; Fig. 2). A composição de espécies de detritívoros aquáticos de ciclo de vida complexo diferiu entre as espécies de detrito utilizadas ( $F_{6,41}=1.53$   $p=0.019$ ,  $r^2=0.17$ ; Tabela 2; Fig. 3), o mesmo ocorrendo para os terrestres ( $F_{6,41}= 1.40$   $p=0.030$ ,  $r^2=0.16$ ; Tabela 2; Fig. 4). Além disso, verificamos que o volume da bromélia afeta, tanto a composição de detritívoros de ciclo de vida complexo, como de organismos terrestres (Tabela 2). Para os primeiros, a composição de espécies diferiu entre as espécies *I. theezans* e *P. nuda* ( $t_{6,41}= 1.59$   $P=0.028$ ) e *I.*

*theezans* e *R. venosa* ( $t_{6,41}=1.76$   $P=0.013$ ). Para os organismos terrestres, as diferenças foram observadas entre os tratamentos *C. brasiliensis* e *E. uniflora* ( $t_{6,41}=1.90$   $P=0.014$ ), *C. brasiliensis* e *Ilex theezans* ( $t_{6,41}=1.59$   $P=0.023$ ), *E. uniflora* e policultura ( $t_{6,41}=1.42$   $P=0.026$ ), *I. theezans* e policultura ( $t_{6,41}=1.34$   $P=0.049$ ) (Fig. 3 e 4).

A diversidade de detritos afetou positivamente a sobrevivência de *P. marcondesi* ( $F_{6,35} = 4.60$ ,  $P = 0.0015$ ; Tabela 3; Fig. 5), sendo maior nas policulturas e nas monoculturas de *Psychotria nuda* e *Ilex theezans* (Fig. 5), e menores em *Eugenia uniflora* e *Andira fraxinifolia*. Especificamente, a sobrevivência de Chironomidae aumentou 83% em *I. theezans* em relação a *A. fraxinifolia*. A espécie *P. nuda* aumentou em 83% a sobrevivência de quironomídeos em relação a *A. fraxinifolia* e 84% em relação à *E.uniflora*. Já a policultura teve 84% mais sobreviventes que *E. uniflora*. e 41% mais que a média das monoculturas (Fig. 5). Por outro lado, a sobrevivência de *Scyrtes* sp. (LRT=6.12  $p=0.409$ ; Tabela 3; Fig. 6) e *P. bromeliarum* (LRT: 3.33  $p=0.766$ ; Tabela 3; Fig. 7) não foi afetada pela diversidade de detritos.

No experimento 2, a diversidade de detritos não influenciou no processamento pelos detritívoros no interior dos tubos (ANOVA:  $F_{6,77} = 0.41$ ,  $p = 0.86$ , Tabela 3; Fig. 8). Adicionalmente, a presença de insetos detritívoros não afetou o processamento de detritos, tendo efeito semelhante aos tubos sem esses insetos (ANOVA:  $F_{6,77} = 0.054$ ,  $p = 0.99$ ; Tabela 3; Fig. 8). Entretanto, a taxa de decomposição foi negativamente relacionada ao volume da bromélia ( $F_{1,96} = 48.27$ ,  $P < 0.001$ ,  $r^2 = 0.32$ ; Apêndice 9).

No segundo experimento onde avaliamos o processamento de cada espécie de detrito em bromélias naturais da restinga, a seleção de modelos indicou que as variáveis que melhor explicam os resultados são, por ordem de importância, os tratamentos (espécies de detritos), o volume total da bromélia e o volume do tanque. O pH da água

apresentou pouco poder explicativo para os resultados e não foi considerada no modelo final. O processamento de detritos variou entre as diferentes espécies de folhas de detrito ( $F_{5,52} = 69.64$ ,  $p < 0.0001$ ; Tabela 3; Fig. 9). *P. nuda* apresentou a maior porcentagem de massa processada (71.9%) e foi 22.3% mais processada do que o *C. brasiliensis*, com 16% de massa processada (Fig. 9). *A. fraxinifolia* e *C. brasiliensis* tiveram perda de massa semelhante, mas foram diferentes dos tratamentos restantes. O mesmo ocorreu para *E. uniflora*, *I. theezans* e *R. venosa* (Fig.9).

## DISCUSSÃO

A diversidade de detritos afetou a riqueza de organismos terrestres, mas não a riqueza de detritívoros de ciclo de vida complexo. Além disso, os resultados deste estudo mostram que a diversidade de detritos afeta moderadamente a comunidade de organismos colonizadores de bromélias. Tanto para os organismos de ciclo de vida complexo como para os terrestres, as diferenças encontradas na composição de espécies nos diferentes tratamentos (monoculturas e policulturas) possivelmente se devem aos padrões de ocorrência de espécies raras. Os organismos terrestres não apresentaram variações de abundância de acordo com o tipo de detrito. Por outro lado, os tipos de detrito afetaram a sobrevivência de uma das famílias de detritívoros (Chironomidae), sugerindo que o efeito dos tipos de detrito ocorre após a colonização nas bromélias, possivelmente causando mortalidade desses organismos. Ao contrário da nossa predição, o processamento dos detritos pelos detritívoros não foi influenciado pela diversidade de detritos. Isso pode ser explicado pelo fato da sobrevivência dos dois principais grupos de detritívoros (Scirtidae e Trichoptera) não ter sido afetada pelos detritos.

### *Efeitos da diversidade de detritos na colonização de bromélias*

Embora os tipos de detrito não influenciaram a riqueza dos detritívoros de ciclo de vida complexo, afetaram a riqueza de colonizadores terrestres. Considerando grande parte desses colonizadores foram Collembolas e aranhas, podemos sugerir ao menos duas possíveis explicações. Uma, pode ser o fato de os detritos influenciarem diretamente esses detritívoros terrestres (Collembola), os quais possivelmente colonizam bromélias para consumir partes dos detritos que podem não estar submersas nos tanques. A outra explicação está relacionada a efeitos indiretos dos detritos nos organismos terrestres. Grande parte dos colonizadores terrestres foi representada por aranhas que forrageiam ou constroem teias entre as folhas das bromélias predando, entre outras presas, adultos de insetos detritívoros que emergem dos fitotelmatas. Além disso, as teias das aranhas podem reduzir a riqueza, abundância e biomassa de larvas de insetos aquáticos nos fitotelmatas das bromélias ao reduzir a oviposição por adultos terrestres (Romero & Srivastava 2010). Adicionalmente, algumas aranhas comuns na área de estudo são capazes de mergulhar nos tanques e preda larvas de insetos detritívoros (Piccoli & Romero, dados não publicados). Os detritos afetaram moderadamente a composição de organismos colonizadores. Possivelmente, as diferenças na composição de espécies de detritívoros sejam determinadas pela composição química dos detritos. Entretanto, não podemos descartar a hipótese de que o efeito encontrado ocorreu devido a algumas espécies raras de detritívoros, uma vez que, dentre os organismos mais abundantes, somente a espécie *Psychodidae* sp. B teve os padrões de abundância afetados pelos tipos de detritos (Apêndice 10). Há evidências de que detritívoros de ciclo de vida complexo preferencialmente depositam seus ovos em tanques com detritos foliares que provavelmente resultam em maior crescimento e

sobrevivência larval (Trexler et al. 1998; Reinskind et al 2009), ou seja, ambientes de alta qualidade (Riesch et al. 2007). Porém, não se sabe ao certo como adultos podem diferenciar a qualidade dos detritos acumulados. Padrões semelhantes aos que encontramos foram verificados por Li et al. (2009), que observaram que a composição de macroinvertebrados colonizadores foi similar entre detritos de setes espécies, em um experimento realizado em um rio na China. Por outro lado, Motomori et al. (2001) verificou diferenças nos padrões de colonização de três espécies de macroinvertebrados detritívoros diante de detritos provenientes de três espécies de plantas. Esses padrões foram moldados, basicamente, por diferenças na qualidade física e química dos detritos (e.g., Gonçalves et al. 2012) .

Semelhante ao que ocorreu com os detritívoros de ciclo de vida complexo, possivelmente, os mesmos mecanismos estão moldando a comunidade de colonizadores terrestres (sendo a maioria composta por espécies raras). A maior parte dos colonizadores terrestres foi representada por colêmbolos e aranhas (Apêndice 11). Colêmbolos são detritívoros encontrados na serapilheira onde exercem importante papel na decomposição da matéria orgânica (Rusek 1998). Esses artrópodes devem estar associados às partes dos detritos que, eventualmente, não ficam submersas nos fitotelmatas. As aranhas foram representadas em sua maioria pelas famílias Corinnidae, Salticidae e Theridiidae. Aranhas das famílias Corinnidae e Salticidae caçam ativamente sobre as folhas das bromélias capturando entre outras presas, adultos que emergem dos tanques das bromélias (Romero & Srivastava 2010). Uma espécie da família Corinnidae, comum nas bromélias da restinga da Ilha do Cardoso, possui a habilidade de mergulhar e preda larvas de insetos aquáticos nos tanques da bromélia *Quesnelia arvensis*, além de adultos emergentes (Piccoli & Romero, dados não publicados).

O efeito do volume da bromélia (capacidade total de armazenamento de água) sobre a composição de espécies de ambos os grupos de colonizadores deve estar relacionado à influência do tamanho do habitat. Sabe-se que o tamanho do habitat pode influenciar a densidade e diversidade de espécies por determinar oportunidades para especialização ou probabilidades de imigrações (MacArthur & Wilson 1967). Em bromélias, o aumento da capacidade de armazenamento de água afeta as comunidades de insetos aquáticos ao diminuir a densidade desses organismos e reduzir a complexidade do habitat (Srivastava 2006).

#### *Efeitos da diversidade de detritos na sobrevivência de larvas detritívoras*

Nossos resultados mostram claramente que a diversidade de detritos pode afetar a sobrevivência de detritívoros e que algumas monoculturas específicas beneficiam a sobrevivência desses organismos. O efeito encontrado para a policultura pode ter sido influenciado pela presença das espécies *Psychotria nuda* e *Ilex theezans*, as quais mostram os maiores níveis para sobrevivência de *Polypedilum marcondesi* (Chironomidae) em monocultura. Portanto, estes resultados indicam um possível efeito de seleção da diversidade de detritos sobre a sobrevivência de *P. marcondesi*. Macroinvertebrados detritívoros se alimentam preferencialmente por detritos de alta qualidade, como por exemplo, altas concentrações de nitrogênio (Dudgeon et al. 1990; Hättenschwiller & Bretscher 2001; Hättenschwiller & Jørgensen 2010) e/ou baixa concentração de lignina, polifenóis ou taninos (Zimmer & Topp 2000), e esta seleção de detritos com melhor qualidade pode aumentar o efeito médio de uma mistura de detritos via efeitos de seleção. Por outro lado, as folhas utilizadas como detritos devem possuir atributos funcionais complementares que favoreceram a sobrevivência dos

quironomídeos na mistura de detritos. Detritívoros podem obter recursos diferentes quando detritos quimicamente divergentes estão presentes (Gartner & Cardon 2004, Hättenschwiler et al. 2005). Por exemplo, concentrações de N e P variam entre espécies de folhas permitindo aos detritívoros aperfeiçoar a aquisição de nutrientes quando existe uma mistura de detritos (Gessner et al. 2010). Porém, detritos potencialmente atrativos, por exemplo, devido a altas concentrações de N, podem conter compostos secundários (e.g., taninos ou alcaloides) que impedem que os animais se alimentem (revisão em Gessner et al. 2010).

No presente estudo, os maiores níveis de sobrevivência de *P. marcondesi* foram detectados para as monoculturas de *I. theezans* e *P. nuda*. A primeira espécie aparenta ser intermediária quanto aos atributos funcionais, ou seja, não possui valores altos de nenhum dos atributos medidos (Apêndice 7 e 8). Dessa forma podemos sugerir que embora *I. theezans* não seja um detrito de alta qualidade, também não apresenta características que afetam a sobrevivência de Chironomidae. Por outro lado, a espécie *P. nuda* apresenta valores altos de nitrogênio e área foliar específica (Apêndice 7 e 8). O primeiro atributo está relacionado com a qualidade do detrito enquanto o segundo indica o quanto a planta investe em defesa estrutural, particularmente defesas estruturais (físicas). Quanto maior o valor de área foliar específica, menor é o investimento (Cornelissen et al 2003). As monoculturas de *Andira fraxinifolia* e *Eugenia uniflora* apresentaram as menores porcentagens de sobrevivência para Chironomidae. Possivelmente a espécie *A. fraxinifolia* contém compostos secundários que afetam a alimentação e, conseqüentemente, a sobrevivência de Chironomidae. Compostos fenólicos e terpenos foram isolados da raiz de *A. fraxinifolia* (Silva et al. 2006). Apesar da espécie *E. uniflora* estar relacionada a alta concentração de fósforo foliar, a

sobrevivência do quironomídeo foi baixa nessa monocultura, indicando que algum atributo dessa espécie possui um efeito negativo maior do que a qualidade nutritiva representada pela concentração de fósforo. Sabe-se que o óleo essencial de *E. uniflora* contém compostos secundários como terpenos, relacionados a defesa química e atividades anti-microbianas (Auricchio & Bacchi 2003). *Calophyllum brasiliensis* e *Rapanea venosa* possuem valores altos de lignina, característica que dificulta o consumo por detritívoros e, possivelmente tenha afetado a sobrevivência dos quironomídeos por dificultar sua alimentação já que esse composto é resistente à degradação (Schindler & Gessner et al. 2009; Gessner et al. 2010). Apesar da policultura conter as espécies de detritos que em monocultura apresentaram baixa sobrevivência para o quironomídeo (*A. fraxinifolia* e *E. uniflora*) e que se sabe que devem conter compostos inibitórios (e.g., fenóis e terpenos), a resposta dessa mistura de detritos não foi influenciada negativamente por tais características. É possível que a toxicidade de certos tratamentos monoespecíficos seja moderada quando em misturas de espécies através de processos desconhecidos, como por exemplo, alterando o pH da água (Reinskind et al. 2009). Há evidências de que em misturas de detritos possa haver uma diluição geral de compostos secundários inibitórios, tais como compostos fenólicos (Bernay et al. 1994; Zimmer 2000).

Sabe-se que os microrganismos que colonizam detritos em sistemas aquáticos são também consumidos por insetos aquáticos detritívoros (Webster & Benfield 1986). A presença de múltiplas espécies de folhas pode servir como uma base de recursos mais diversa para microrganismos (Lecerf et al. 2005) aumentando, assim, a abundância e diversidade de fungos e bactérias, o que resulta em uma dieta superior para os detritívoros (Reinskind et al. 2009). Os mecanismos pelos quais insetos aquáticos

detritívoros podem adquirir recursos complementares ainda não estão bem claros, mas, provavelmente, envolvem mudanças no tempo de forrageamento sobre os detritos de acordo com sua qualidade, como foi observado em experimentos comparando as respostas para detrito de alta qualidade *versus* detrito de baixa qualidade (Kesavaraju et al. 2007).

Embora a sobrevivência de Chironomidae tenha sido afetada, *Scyrtes* sp. e *Phylloicus bromeliarum* não responderam aos diferentes tipos de detritos ou à mistura deles. Sugerimos que respostas para esses organismos necessitem de mais tempo para serem observadas visto que o desenvolvimento desses detritívoros é mais lento do que o dos quironomídeos (Cross et al. 2005). Um indicativo para essa diferença é o fato de nenhum indivíduo de *Scyrtes* sp. e *P. bromeliarum* ter se tornado adulto durante o experimento, enquanto que foram registrados 30 indivíduos adultos de *P. marcondesi*. Além disso, é possível que Scirtidae e Trichoptera sejam mais resistentes às variações nos atributos de detritos do que Chironomidae. Há evidências de que alguns detritívoros não são afetados por taninos presentes nos detritos, pois seu intestino alcalino é capaz de dissociar complexos tanino-proteína (Martin et al. 1980).

#### *Efeitos da diversidade de detritos no processamento de detritos por larvas detritívoras*

Nossos resultados do experimento de decomposição dos detritos apontam que a diversidade de detritos não influencia as taxas de processamento por insetos detritívoros. A principal explicação para não termos obtido respostas dos diferentes tratamentos (monoculturas e policulturas) é o fato de os dois principais detritívoros (*Scyrtes* sp. e *P. bromeliarum*) não terem sido afetados pela diversidade de detritos no experimento que mediu a sobrevivência desses organismos. Essas espécies,

possivelmente por complementaridade, devem ter ocupado o nicho do Chironomidae no consumo dos detritos, compensando seu efeito no processamento dos detritos. De acordo com a classificação em grupos funcionais de Cummins & Klug (1979), estes grupos pertencem aos raspadores e aos fragmentadores, respectivamente. Os fragmentadores preferencialmente consomem a matéria orgânica particulada grossa (CPOM ; > 1mm), enquanto que os raspadores estão adaptados a raspar a superfície das folhas. Outra possível explicação é que em curto prazo a atividade microbiana tenha um efeito maior do que os insetos detritívoros sobre o processamento de detritos, visto que nos tubos sem insetos detritívoros as taxas de processamento dos detritos foram semelhantes às taxas nos tubos com insetos. Sabe-se que microrganismos iniciam o processo de decomposição de detritos foliares após a queda e lixiviação condicionando essa matéria orgânica para o consumo pelos detritívoros (Webster & Benfield 1986). Porém, no segundo experimento, que mediu o processamento de detritos nas bromélias naturais da restinga, verificou-se que existe diferença na decomposição de detritos provenientes de espécies distintas. Sugerimos que as diferenças nas respostas encontradas entre os experimentos que mediram o processamento de detritos tenham sido causadas pela duração dos experimentos, já que o primeiro deles durou 30 dias e o segundo, 60 dias. Dessa forma, podemos sugerir que as respostas causadas por insetos aquáticos detritívoros necessitem de um prazo maior para serem observadas devido ao tempo necessário para o condicionamento desses detritos, ou seja, para se tornarem propícios ao consumo pelos detritívoros (Webster & Benfield 1986). Além disso, no nosso experimento, a diversidade de espécies de detritívoros foi limitada (três espécies), apesar de serem grupos funcionais diferentes. Sabe-se que a identidade (Vos et al. 2011) e diversidade (Jonsson & Malmqvist 2000) dos detritívoros também são fatores que

podem influenciar a decomposição. As diferenças na decomposição entre as espécies devem estar diretamente ligadas às variações nos atributos físicos e químicos desses detritos. Alguns padrões nas diferenças entre tratamentos foram semelhantes aos que foram verificados no experimento de sobrevivência de detritívoros, como por exemplo, em ambos os experimentos *A. fraxinifolia* apresentou respostas (sobrevivência e decomposição) com padrões semelhantes a *C. brasiliensis* e diferentes de *P. nuda*.

## CONCLUSÃO

Esse estudo demonstra que a diversidade de espécies de plantas que fornecem detritos é um fator crítico que influencia o desempenho e possivelmente a estruturação de comunidades de organismos que vivem nos tanques das bromélias. Além disso, nossos resultados fornecem indícios de que alguns atributos funcionais dos detritos podem afetar, tanto negativamente como positivamente, o desempenho de alguns insetos em comunidades de fitotelmatas. A diversidade de detritos pode ainda não ser um fator que determina padrões no processamento de detritos em sistemas bromelícolas, porém alertamos que nosso estudo avaliou esse efeito com base em apenas três espécies de insetos detritívoros (entre os mais comuns) que ocorrem nesse sistema. Outras investigações, de questões específicas como os efeitos diferentes espécies de detritívoros no processamento de detritos foliares provenientes de diferentes espécies de plantas, podem ser úteis para complementar o entendimento sobre funções ecossistêmicas em bromélias. Nossos resultados destacam a importância de conhecer a diversidade de detritos na sobrevivência e estrutura de comunidades de detritívoros, como também no funcionamento de ecossistemas de bromélias; além disso, mostram

que, mudanças na composição de plantas circundantes às bromélias podem alterar a estrutura e a composição das comunidades nesses fitotelmatas.

## LITERATURA CITADA

- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32-46.
- Anderson M, Gorley R, Clarke K (2009) PERMANOVA for PRIMER: Guide to software and statistical methods. Plymouth: PRIMER-E Ltd. 214 p.
- Auricchio, M. T. & Bacchi, E. M. Folhas de *Eugenia uniflora* L. (pitanga): propriedades farmacobotânicas, químicas e farmacológicas. *Rev. Inst. Adolfo Lutz* 62(1): 55-61.
- Bastian, M., Pearson, R. G. & Boyero, L. 2008. Effects of diversity loss on ecosystem function across trophic levels and ecosystems: A test in a detritus-based tropical food web. *Austral Ecology*. 33: 301-306.
- Bernays, E. A., Bright, K. L., Gonzalez, N., Angel, J. 1994. Dietary mixing in a generalist herbivore: test of two hypotheses. *Ecology* 75: 1997–2006.
- Boyero, L., Pearson, R. G., Gessner, M. O., Barmuta, L. A., Ferreira, V., Graça, M. A. S. et al. 2011a. A global experiment suggests climate warming will not accelerate litter decomposition in streams but might reduce carbon sequestration. *Ecol. Lett.* 14: 289–294.
- Boyero, L., Pearson, R. G., Dudgeon, D., Graça, M. A. S., Gessner, M. O., Albariño R. J. et al. 2011b. Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. *Ecology* 92: 1839–1848.

- Brooks, T.M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G. *et al.* 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16: 909-923.
- Bruder, A., Schindler, M. H., Moretti, M. & Gessner, M. O. 2013. Litter decomposition in a temperate and a tropical stream: the effects of species mixing, litter quality and shredders. *Freshwater Biology* 59: 438–449.
- Cardinale, B. J., Palmer, M. A. & Collins, S. L. 2002. Species diversity enhances ecosystem functioning through interspecific facilitation. *Nature* 415: 426-429.
- Chapin III, F. S. III. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11, 233–260.
- Chapin III, F. S. III. *et. al.* 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chapin III, F. S. III, Matson, P. A. & Mooney, H. A. 2002. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York: Springer-Verlag.
- Coq, S., Souquet, JM., Meudec, E., Cheynier, V. and Hättenschwiler, S. 2010. Interspecific variation in leaf litter tannins drives decomposition in a tropical rainforest of French Guiana. *Ecology* 91(7): 2080-2091.
- Cornelissen, J. H. C & Thompson, K. 1997. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants. *New Phytologist* 135: 109-114.
- Cornelissen, J. H. C., *et al.* 1999. Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143: 191-200.
- Cornelissen, J. H. C., *et al.* 2003. A handbook of protocols for standardizes and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335-380.

- Couto, O. S. & Cordeiro, R. M. S. 2005. Manual de Reconhecimento de Espécies Vegetais da Restinga do Estado de São Paulo. SMA, São Paulo.
- Cross, W. F., Johnson, B. R., Wallace, J. B. & Rosemond A. D. 2005. Contrasting response of stream detritivores to long-term nutrient enrichment. *Limnology and Oceanography* 50: 1730–1739.
- Cummins, K. W. & Klug, M. J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 147-172.
- Denno, R. F.; Gratton, C.; Döbel, H. & Finke, D. 2003. Predation risk affects relative strength of top-down and bottom-up impacts on insect herbivores. *Ecology* 84(4): 1032-1044.
- Díaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646-655.
- Duffy, J. E., Cardinale, B. J., France, K. E., McIntyre, P. B., Thébault, E., & Loreau, M. 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology letters* 10(6): 522–38.
- Dudgeon, D., Ma, H. H. T., Lam, P. K. S. 1990. Differential palatability of leaf litter to four sympatric isopods in a Hong Kong forest. *Oecologia* 84: 398–403.
- Gartner, T. B. & Cardon, Z. G. 2004. Decomposition dynamics in mixed-species leaf litter. *Oikos* 104: 230–246.
- Gessner, M. O.; Chauvet, E. & Dobson M. 1999. A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos* 85: 377–384.
- Gessner, M. O., Swan, C. M., Dang, C. K. *et al.* 2010. Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution*. 25: 372-380.

- Gonçalves, J. F., Rezende, R. S., França, J. & Callisto, M. 2012. Invertebrate colonisation during leaf processing of native exotic and artificial detritos in a tropical stream. *Marine and Freshwater Research* 63: 428-439.
- Graça, M. A. S. 2001. The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *International Review of Hydrobiology* 86: 383–393.
- Hauer, R. & Lamberti, G. A. 2007. Methods in stream ecology. 2<sup>a</sup> ed. Academic Press. San Diego, CA. 877.
- Hairston, N. G. Jr. & Hairston, N. G. Sr. 1993. Cause effect relationships in energy flow, trophic structure and interspecific interactions. *American Naturalist* 142: 379-441.
- Hättenschwiler, S. & Bretscher, D. 2001. Isopod effects on decomposition of litter produced under elevated CO<sub>2</sub>, N deposition and different soil types. *Global Change Biology* 7: 565–579.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., Scheu, S. 2005. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 191–218.
- Hättenschwiler, S. & Jørgensen H. B. 2010 Carbon quality rather than stoichiometry controls litter decomposition in a tropical rain forest. *Journal of Ecology* 98: 754–763.
- Hättenschwiler, S., Coq, S. & Handa, I. T. 2011. Leaf traits and decomposition in tropical rainforests: revisiting some commonly held views and towards a new hypothesis. *New Phytologist* 189: 950–965.
- Henschel, J.R., Mahsberg, D. & Stumpf, H. 2001. Allochthonous aquatic insects increase predation and decrease herbivory in river shore food webs. *Oikos* 93: 429-438.

- Hooper, D. U. & Vitousek, P. M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem process. *Science*. 277: 1302-1305.
- Hunter, M.D. & Price, P.W. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73(3): 724-732.
- Huston, M. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110(4): 449–460.
- Irons, J. G., Oswood, M. W., Stout, R. J. & Pringle, C. M. 1994. Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? *Freshwater Biology* 32: 401–411.
- Jonsson, M., and B. Malmqvist. 2000. Ecosystem process rate increases with animal species richness: evidence from leaf-eating, aquatic insects. *Oikos* 89:519–523.
- Kesavaraju , B., Yee, D. A. & Juliano, S. A. 2007. Interspecific and intra-specific differences in foraging preferences of container-dwelling mosquitoes. *Journal of Medical Entomology* 44: 215 – 221.
- Kitching, R. L. 2004. Food webs and container habitats: The natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 431 p.
- Kominoski, J.S., Pringle, C. M., Ball, B. A., Bradford, M. A., Coleman, D. C., Hall, D. B. & Hunter, M. D. 2007. Nonadditive effects of leaf litter species diversity on breakdown dynamics in a detritus-based stream. *Ecology* 88(5): 1167-1176.
- Lecerf, A., Dobson, M., Dang, C. K. & Chauvet, E. 2005. Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia* 146: 432-442.

- Lecerf, A., Risnoveanu, G., Popescu, C., Gessner, M. O. & Chauvet, E. 2007. Decomposition of diverse litter mixtures in streams. *Ecology* 88(1): 219-227.
- Leroy, C. J. & Marks, J. C. 2006. Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 51: 605-617.
- Li, A. O. Y., Ng, L. C. Y & Dundgeon, D. 2009. Effects of leaf toughness and nitrogen content on litter breakdown and macroinvertebrates in a tropical stream. *Aquat. Sci.* 71: 80-93.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., et al. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804–8.
- Loreau, M. & Hector, A. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412: 72-76.
- MacArthur, R. H., Wilson, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univeristy Press, Princeton.
- Martin, M. M., Martin, J. S., Kukor, J. J. & Merrit, R. W. 1980. The digestion of protein and carbohydrate by stream detritivore, *Tipula abdominalis* (Diptera, Tipulidae). *Oecologia* 46: 360-364.
- Motomori, K., Mitsuhashi, H. & Nakano, S. 2001. Influence of leaf litter quality on the colonization and consumption of stream invertebrate shredders. *Ecological Research* 16: 173-182.
- Riesch, R., Clifton, J., Fisher, J. Forney, A. et al. 2007. The role of habitat and nutrient quality on invertebrate dispersal and diversity. *Proc. Okla. Acad. Sci.* 87: 89-94.

- Moore, J. C., et al. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology letters* 7: 584-600.
- Moretti, M., Gonçalves, J. F. & Callisto, M. 2007. Leaf breakdown in two streams: Differences between single and mixed species packs. *Limnologica* 37: 250-258.
- Ngai, J. T. & Srivastava, D. 2006. Predators accelerate nutrient cycling in a bromeliad ecosystem. *Science* 314: 963.
- Petersen, R. C. & Cummins, K. W. 1974. Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biology* 4: 343-368.
- Polis, G.A & Strong, D.R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147: 813-846.
- Polis, G. A., Anderson, W. B. & Holt, R. D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecological Systematics* 28: 289-316.
- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Reich, P. B., Ellsworth, D. S., Walters, M. B., Vose, J. M., Gresham, C., Volin, J. C. & Bowman, W. D., 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80: 1955-1969.
- Reiskind, M. H., Greene, K. L. & Lounibos, L. P. 2009. Leaf species identify and oviposition choice of two container mosquito species. *Ecological Entomology* 34: 447-456.
- Rincón, M. & Martínez, I. 2006. Food quality and feeding preferences of *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae). *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25(1): 209-215.

- Romero, G. Q. & Srivastava, D. S. 2010. Food-web composition affects cross-ecosystems interactions and subsidies. *Journal of Animal Ecology* 79: 1122-1131.
- Rosenzweig, M. L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rusek, J. 1998. Biodiversity of Collembola and their functional role in the ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 7: 1207-1219.
- Santiago, L. S. 2007. Extending the leaf economics spectrum to decomposition: evidence from a tropical forest. *Ecology* 88: 1126-1131.
- Schindler, M. H. & Gessner, M. O. 2009. Functional leaf traits and biodiversity effects on litter decomposition in a stream. *Ecology* 90(6): 1641-1649.
- Silva, V. C., Alves, A. N., Santana, A. & Carvalho, M. G. 2006. Constituintes fenólicos e terpenóides isolados das raízes de *Andira fraxinifolia* (Fabaceae).
- Swan, C. M. & Palmer, M. A. 2006. Composition of speciose leaf litter alters stream detritivore growth, feeding and leaf breakdown. *Oecologia* 147: 469-478.
- Srivastava, D. S., Kolasa, J., Bengtsson, J., Gonzalez, A., Lawler, S. P., Miller, T. E., Munguia, P., Romanuk, T., Schneider, D. C. & Trczinski, M. K. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology and Evolution* 19: 379-384.
- The Angiosperm Phylogeny Group. 2002. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.

- Trexler , J. D., Apperson , C. S. & Schal , C. 1998. Laboratory and field evaluations of oviposition responses of *Aedes albopictus* and *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae) to oak leaf infusions. *Journal of Medical Entomology* 35: 967 –976.
- Tilman, D., Lehman, C. & Thompson, K. 1997. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 94: 1857-1961.
- Vos, V. C. A, van Ruijven, J., Berg, M. P., Peeters, E. T. H. M., Berendse, F. 2011. Macro-detritivore identity drives leaf litter diversity effects. *Oikos* 120: 1092–1098.
- Wardle, D. A. 1999. Is “sampling effect” a problem for experiments investigating function, *Oikos*: 87, 403–407.
- Webster, J. R., & Benfield E. F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 567–594.
- Wright, I. J., et al. 2005. Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist* 166 485-496.
- Zimmer, M. & Topp, W. 2000. Species-specific utilization of food sources by sympatric woodlice (Isopoda: Oniscidea). *Journal of Animal Ecology* 69: 1071–1082.

**TABELA 1.** Resultados do modelo linear de efeitos mistos (LME) mostrando os efeitos dos diferentes tipos de detritos (tratamento) e volume total sobre a riqueza de colonizadores de ciclo de vida complexo e terrestres. Significância em  $P \leq 0.05$ .

Riqueza	Ciclo de vida complexo			Terrestre		
	df	F	Valor de P	df	F	Valor de P
Tipos de detritos	6	1.048	0.411	6	3.368	<b>0.010</b>
Volume (L)	1	0.087	0.768	1	0.537	0.468

**TABELA 2.** Resultados da análise permutacional multivariada (PERMANOVA) das diferenças na composição de colonizadores entre os tipos de detritos (tratamento). Adicionamos detritos de seis espécies de folhas e uma mistura desses detritos para avaliar os efeitos sobre a colonização de bromélias após 50 dias. Significância em  $P \leq 0.05$ .

PERMANOVA	df	SS	MS	Pseudo-F	R <sup>2</sup>	P(perm)
<b>Ciclo de vida complexo</b>						
Tipos de detritos	6	1.3288	0.22146	1.5279	0.17061	<b>0.019</b>
Volume	1	0.5169	0.51690	3.5662	0.06637	<b>0.024</b>
Resíduos	41	5.9426	0.14494		0.76302	
Total	48	7.7883				
<b>Pair-wise test</b>	<b>t</b>	<b>P(perm)</b>				
<i>I. theezans</i> - <i>P. nuda</i>	1.5888	<b>0.028</b>				
<i>I. theezans</i> - <i>R. venosa</i>	1.7645	<b>0.013</b>				
<b>Terrestres</b>						
Tipos de detritos	6	2.7601	0.46002	1.4075	0.16536	<b>0.030</b>
Volume	1	0.5311	0.53108	1.6249	0.03182	<b>0.011</b>
Resíduos	41	13.4001	0.32683		0.80282	
Total	48	16.6913				
<b>Pair-wise test</b>	<b>t</b>	<b>P(perm)</b>				
<i>C. brasiliensis</i> - <i>E. uniflora</i>	1.9055	<b>0.014</b>				
<i>C. brasiliensis</i> - <i>I. theezans</i>	1.5922	<b>0.023</b>				
<i>E. uniflora</i> -Policultura	1.4295	<b>0.026</b>				
<i>I. theezans</i> -Policultura	1.3439	<b>0.049</b>				

**TABELA 3.** Resultados de LME e GLMM para sobrevivência de insetos detritívoros e processamento de detritos, com monoculturas e policulturas de espécies de detrito como variável independente e volume como covariável. O segundo experimento de processamento não conteve mistura das seis espécies detritos. Significância em  $P \leq 0.05$ .

<b><i>Sobrevivência</i></b>				
	Teste	df	Estatística	Valor de <i>P</i>
			Valor de <i>F</i>	
<i>Polypedilum marcondesi</i>	LME	6	4.60	<b>0.0015</b>
<i>Scyrtes</i> sp.	GLMM	6	LRT 6.12	0.409
<i>Phylloicus bromeliarum</i>	GLMM	6	LRT 3.33	0.766
<b><i>Processamento de detritos nos tubos</i></b>				
	Teste	df	Estatística	Valor de <i>P</i>
			Valor de <i>F</i>	
Tratamentos		6	0.41	0.867
Presença/ausência de detritívoros	LME	1	0.51	0.477
Volume		1	8.921	<b>0.0306</b>
<b><i>Processamento de detritos nas bromélias</i></b>				
	Teste	df	Estatística	Valor de <i>P</i>
			Valor de <i>F</i>	
Tratamentos		5	69.645	<b>&lt;0.0001</b>
Volume do tanque	LME	1	0.336	0.564
Volume total		1	7.095	<b>0.010</b>

## LEGENDAS DAS FIGURAS

**FIG. 1.** Riqueza de espécies de colonizadores de ciclo de vida complexo entre os tratamentos das diferentes espécies de detritos e comparando a média das monoculturas com a policultura. Adicionamos detritos de seis espécies de folhas e uma mistura desses detritos para avaliar os efeitos sobre a colonização de bromélias após 50 dias. Barras de erro significam EP.

**FIG. 2.** Riqueza de espécies de colonizadores terrestres entre os tratamentos das diferentes espécies de detritos e comparando a média das monoculturas com a policultura. Adicionamos detritos de seis espécies de folhas e uma mistura desses detritos para avaliar os efeitos sobre a colonização de bromélias após 50 dias. Barras de significam EP. (\*) indica significância estatística.

**FIG. 3.** Escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) representando a ordenação da comunidade de insetos aquáticos detritívoros de ciclo de vida complexo no espaço n-dimensional. Símbolos diferentes representam as comunidades de detritívoros nos diferentes tratamentos.

**FIG. 4.** Escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) representando a ordenação da comunidade de artrópodes terrestres no espaço n-dimensional. Símbolos diferentes representam as comunidades artrópodes terrestres nos diferentes tratamentos.

**FIG. 5.** Sobrevivência média de *Polypedium marcondesi* (Chironomidae). Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos. Analisamos os efeitos da diversidade de detritos foliares provenientes de seis espécies de folhas e uma mistura

dessas espécies sobre a sobrevivência de larvas de insetos aquáticos detritívoros que vivem em bromélias. Barras de erros significam EP. (\*) indica significância estatística.

**FIG. 6.** Sobrevivência média de *Scyrtes* sp. (Scirtidae). Analisamos os efeitos da diversidade de detritos foliares provenientes de seis espécies de folhas e uma mistura dessas espécies sobre a sobrevivência de larvas de insetos aquáticos detritívoros que vivem em bromélias. Barras de erros significam EP.

**FIG. 7.** Sobrevivência média de *Phylloicus bromeliarum* (Calamoceratidae). Analisamos os efeitos da diversidade de detritos foliares provenientes de seis espécies de folhas e uma mistura dessas espécies sobre a sobrevivência de larvas de insetos aquáticos detritívoros que vivem em bromélias. Barras de erros significam EP.

**FIG. 8.** Processamento dos detritos no experimento com tubos. Avaliamos os efeitos da diversidade de detritos foliares provenientes de seis espécies de folhas e uma mistura dessas espécies sobre a decomposição desses detritos pela atividade de larvas de insetos aquáticos detritívoros em tubos experimentais inseridos em bromélias. Duração do experimento: 30 dias. Barras de erros significam EP.

**FIG. 9.** Processamento de cada espécie de detrito nas bromélias naturais da restinga. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos. Avaliamos os efeitos da diversidade de detritos foliares provenientes de seis espécies de folhas sobre a decomposição desses detritos pela atividade de larvas de insetos aquáticos detritívoros, em bromélias naturais já colonizadas. Duração do experimento: 60 dias. Barras significam SE.

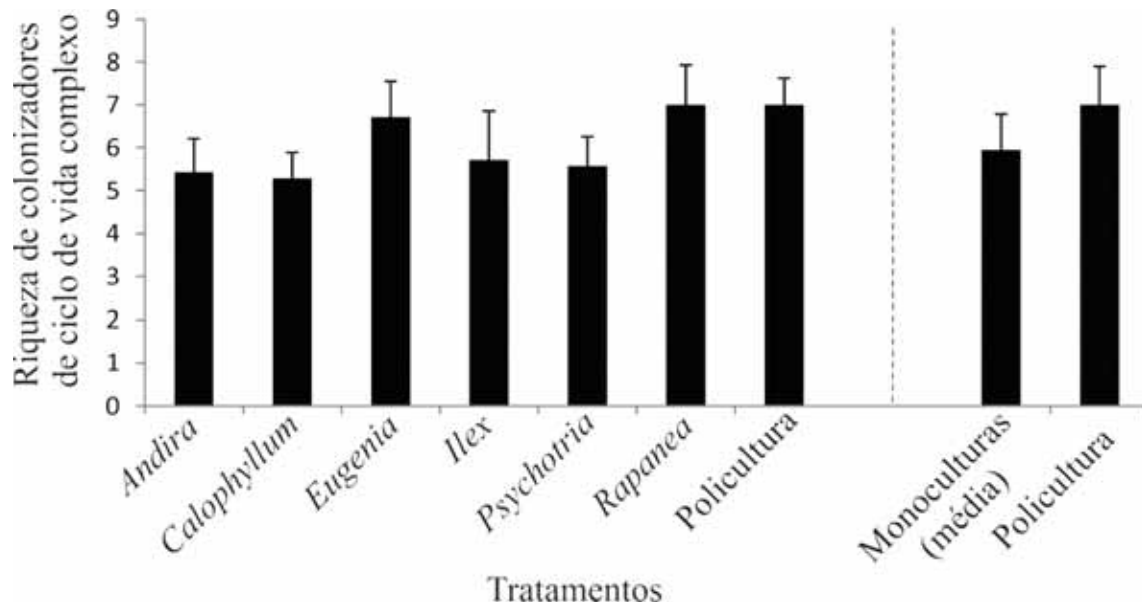


FIG. 1

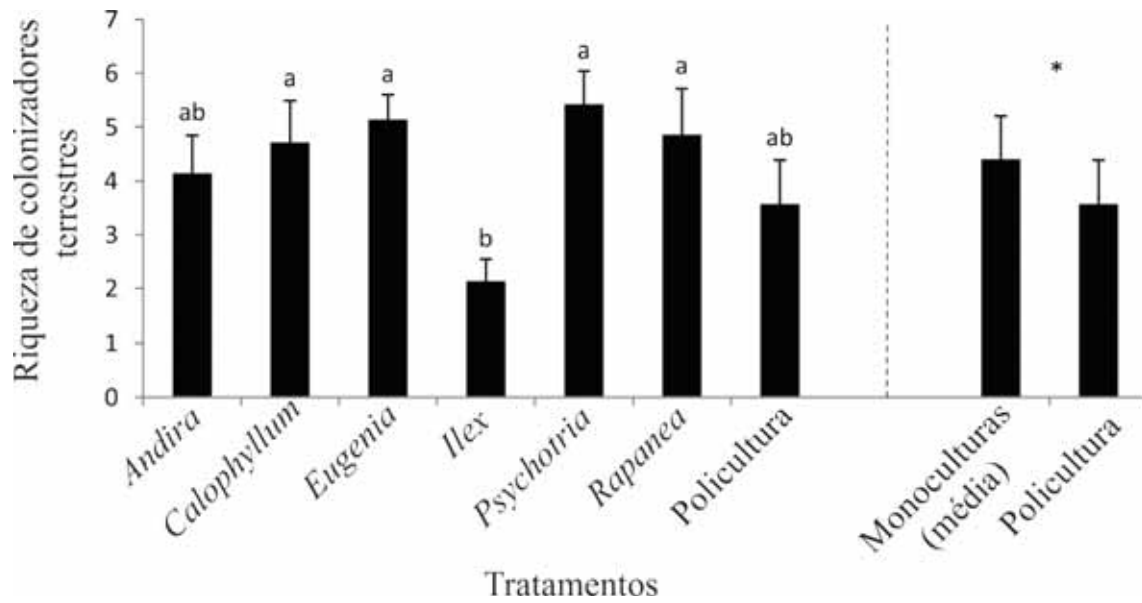


FIG. 2

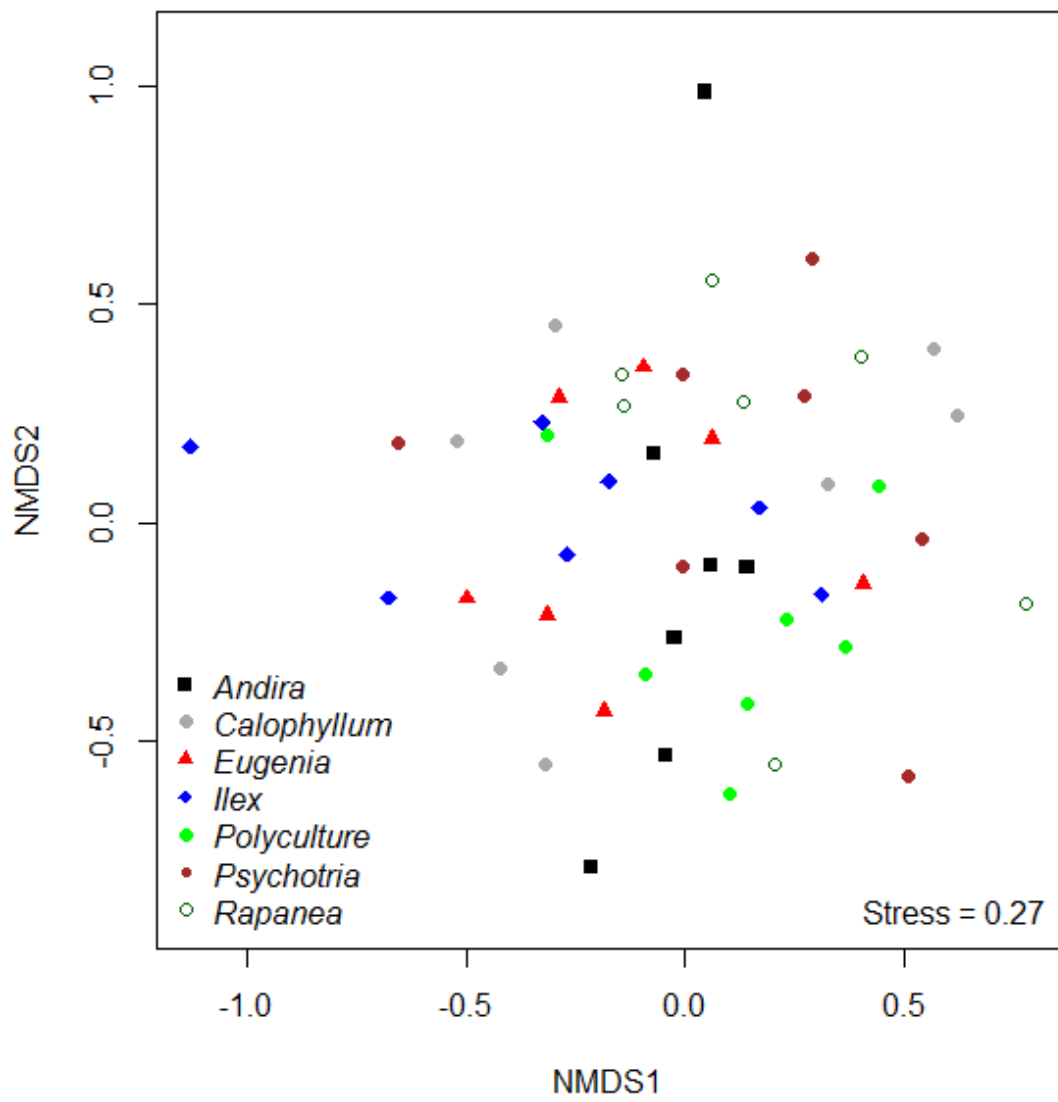


FIG. 3

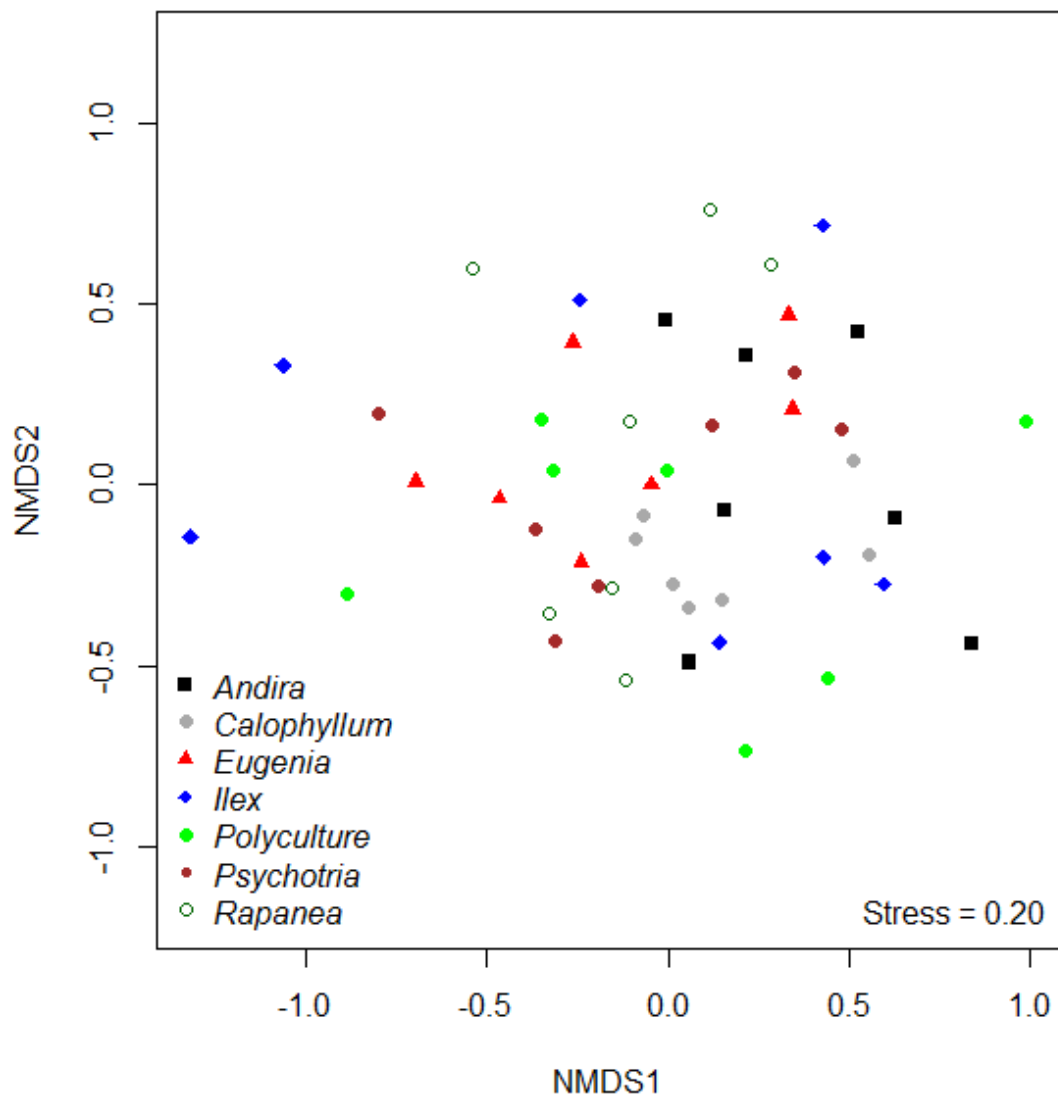


FIG. 4

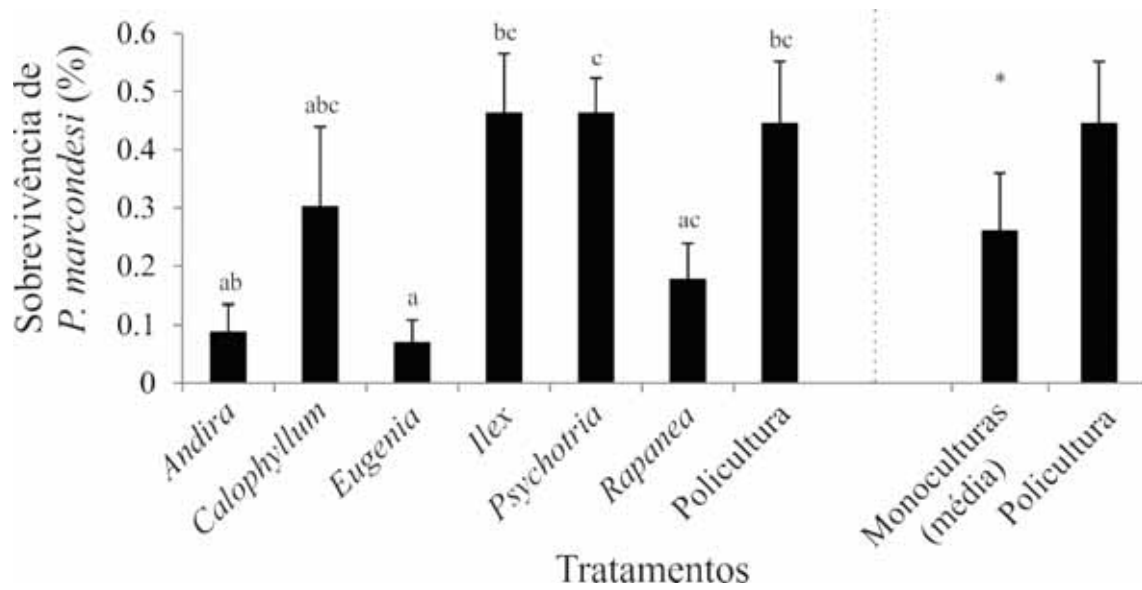


FIG. 5

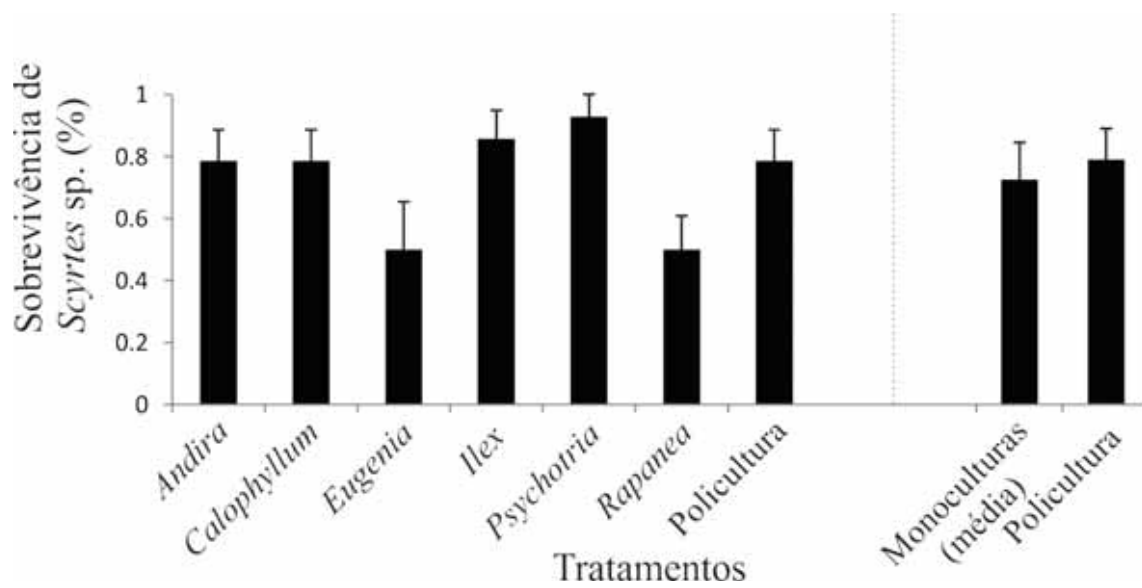


FIG. 6

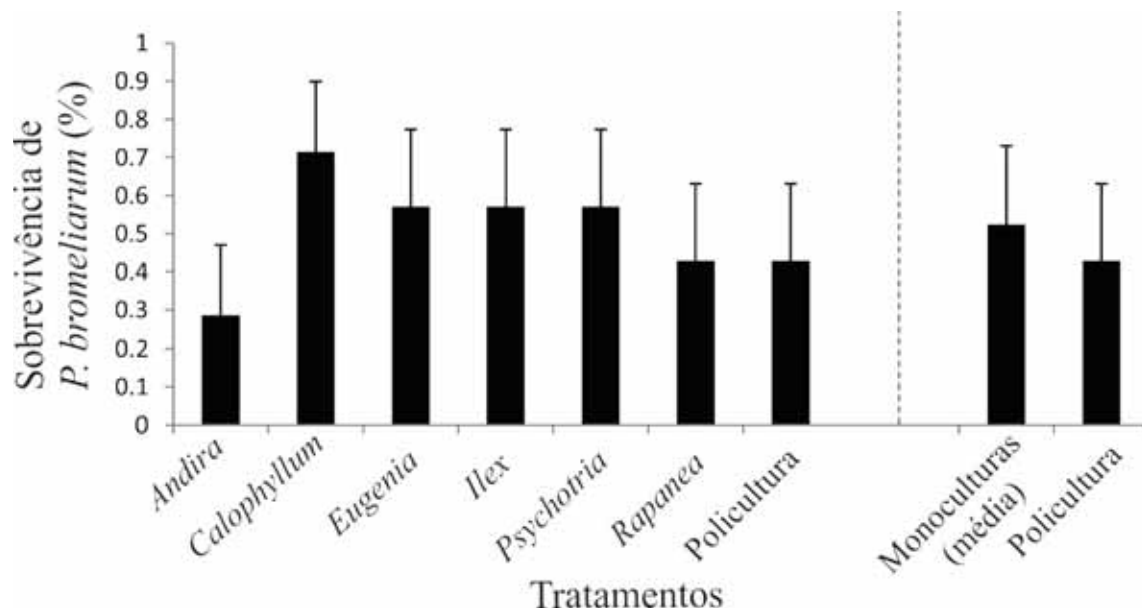


FIG. 7

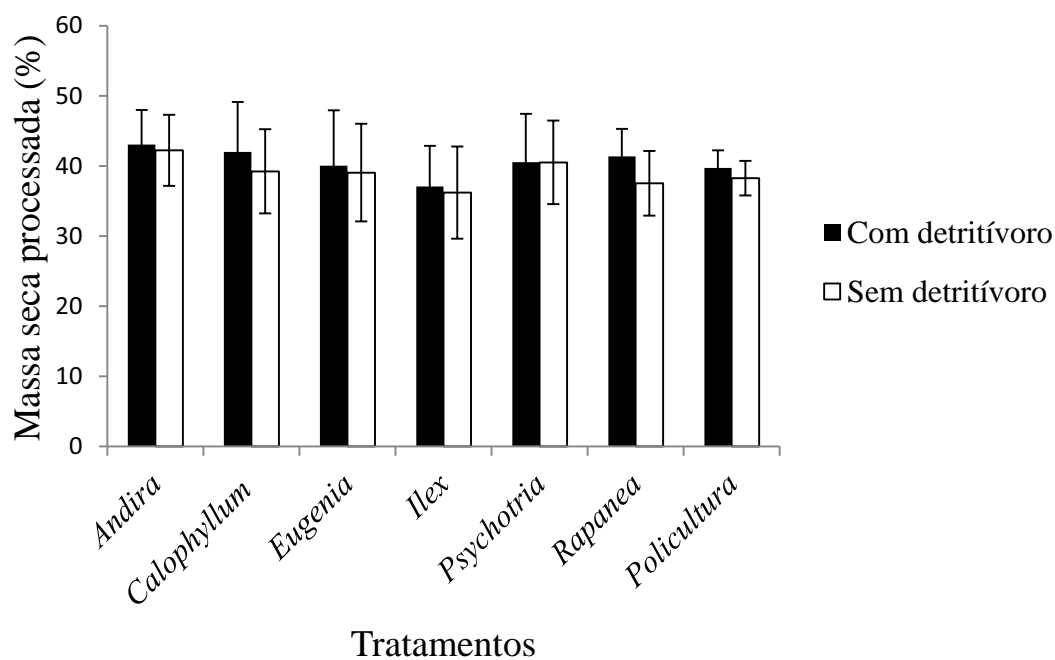
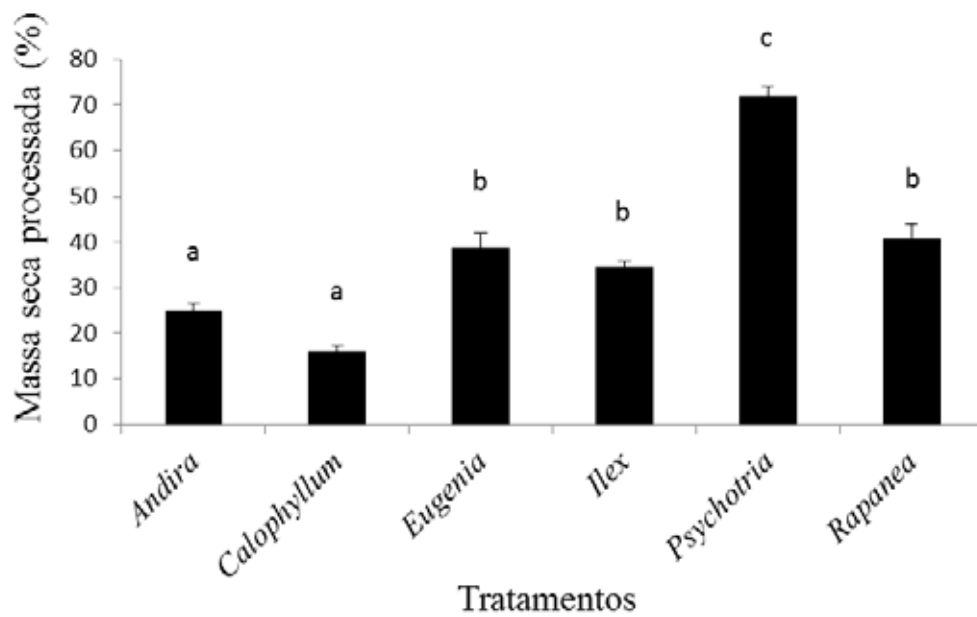


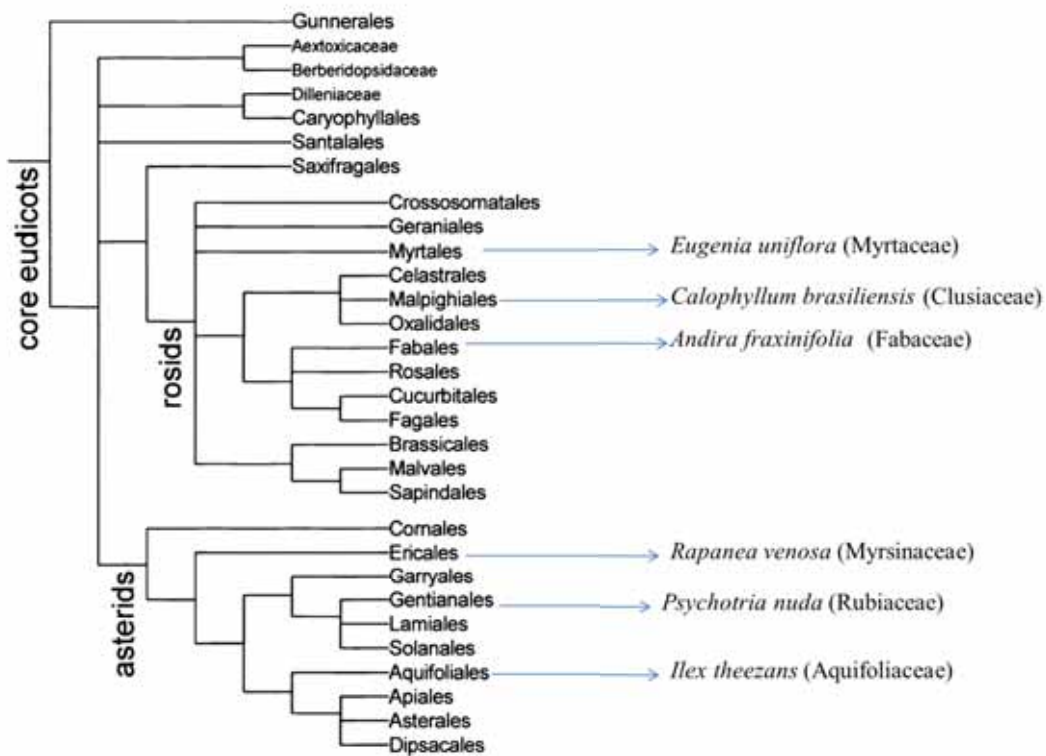
FIG. 8



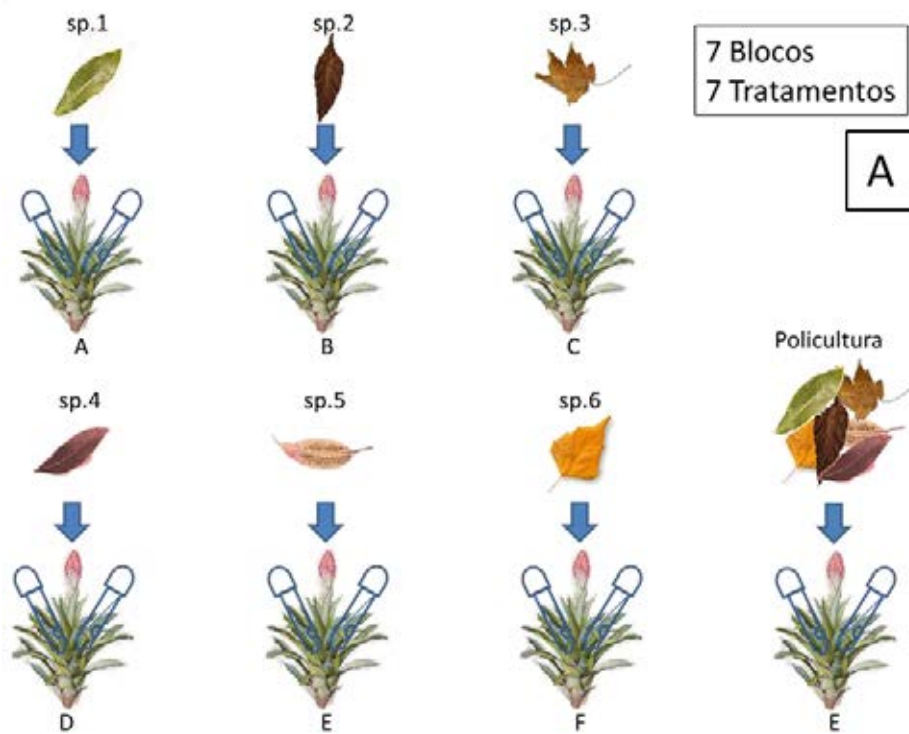
**FIG. 9**



**APÊNDICE 1.** Área de restinga fechada, situada no Parque Estadual Ilha do Cardoso, São Paulo, onde foram realizados os experimentos. Créditos: G. H. Migliorini.

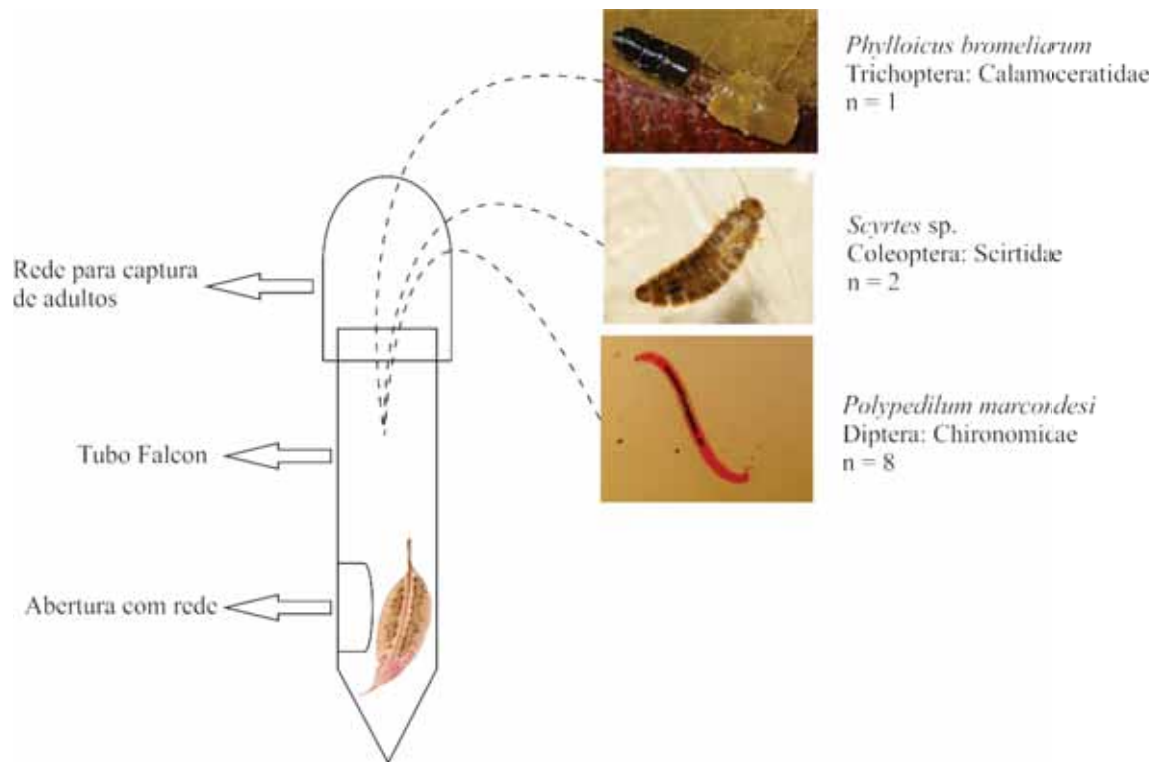


**APÊNDICE 2.** Filogenias das espécies de plantas das quais as folhas foram utilizadas como detritos. (Fonte: Angiosperm Phylogeny Group (APG II) 2002).



**APÊNDICE 3.** (A) Representação de um bloco experimental com as seis monoculturas, uma policultura e os tubos inseridos nas bromélias. De A a F adicionamos nas

bromélias 5g de detritos de cada espécie e na bromélia E, 5g da mistura das seis espécies de detritos. Adicionamos 0,4 g detritos em cada tubo e, em um dos tubos de cada bromélia, adicionamos larvas de insetos aquáticos detritívoros das espécies *Phylloicus bromeliarum* (Trichoptera: Calamoceratidae), *Scyrtes* sp. (Coleoptera: Scirtidae) e *Polypedilum marcondesi* (Diptera: Chironomidae) nas quantidades de um, dois e oito indivíduos, respectivamente. (B) Foto de um dos blocos experimentais com as sete bromélias contendo os tubos. Créditos: G. H. Migliorini.



**APÊNDICE 4.** Representação do tubo com detritívoros que utilizei no experimento de sobrevivência e decomposição de detritos.



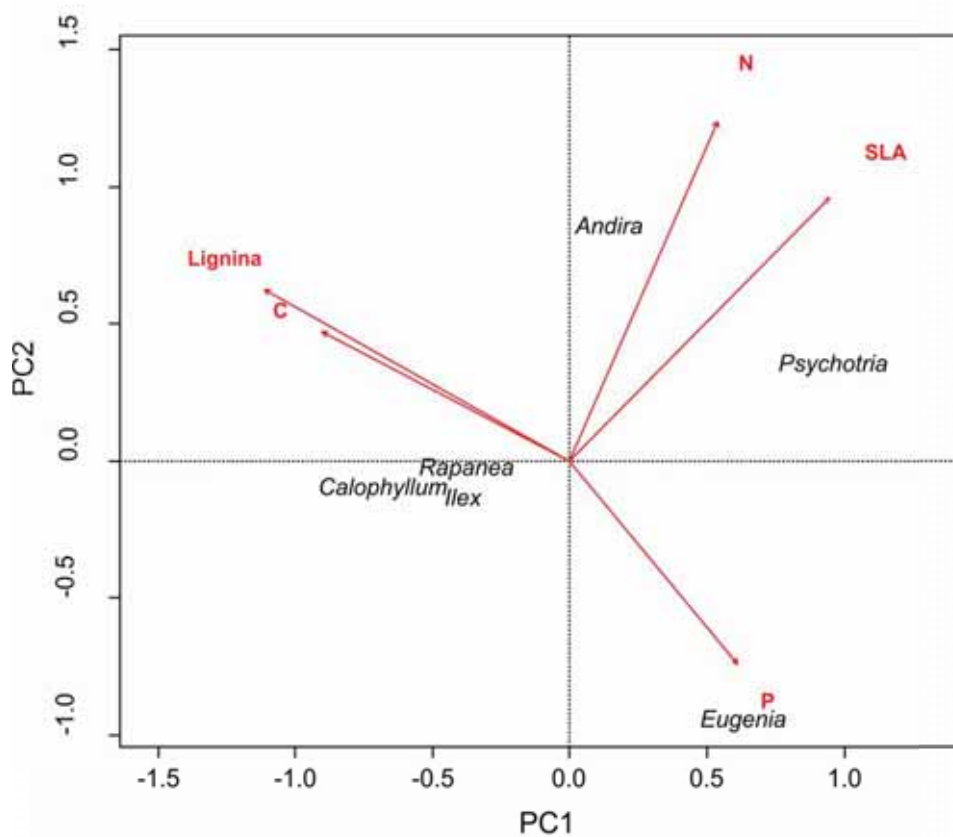
**APÊNDICE 5.** Bromélia *Quesnelia arvensis* com tubos experimentais inseridos. Adicionamos detritos diretamente nos tanques das bromélias para avaliar a resposta da colonização para a presença de diferentes espécies de detritos. Nos tubos avaliamos a sobrevivência de larvas detritívoras e o processamento de detritos. Créditos: G. H. Migliorini.



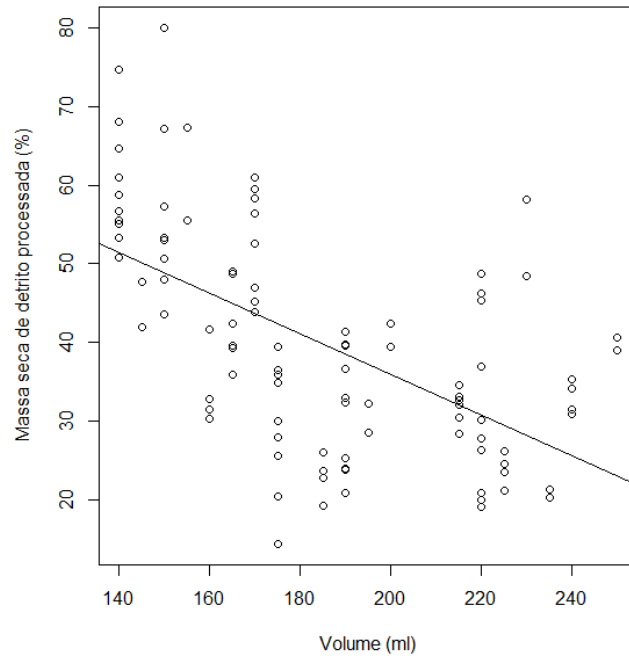
**APÊNDICE 6.** Bromélia *Quesnélia arvensis* do experimento de decomposição dos detritos em bromélias naturais da restinga. Adicionamos detritos diretamente em um dos tanques das bromélias para avaliar a decomposição das diferentes espécies de detritos. Créditos: G. C. Piccoli.

**APÊNDICE 7.** Atributos foliares das seis espécies utilizadas nos experimentos.

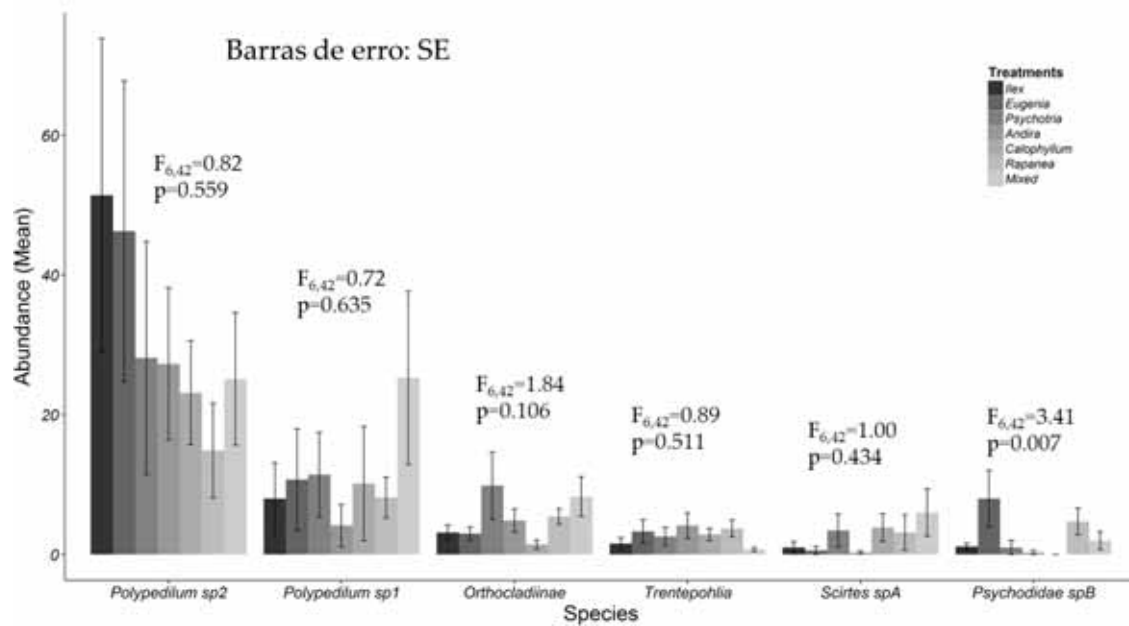
Espécies	C% % de massa seca	N% % de massa seca	SLA mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup>	P% g/kg de massa seca	Lignina g/kg de massa seca
<i>Andira fraxinifolia</i>	53.09	2.50	175.64	0.15	372.72
<i>Calophyllum brasiliensis</i>	52.27	1.09	63.98	0.06	387.54
<i>Eugenia uniflora</i>	49.50	0.93	97.77	0.26	125.91
<i>Ilex theezans</i>	52.55	1.37	75.32	0.12	310.37
<i>Psychotria nuda</i>	48.24	2.06	188.37	0.07	163.74
<i>Rapanea venosa</i>	50.03	1.01	107.55	0.06	430.31



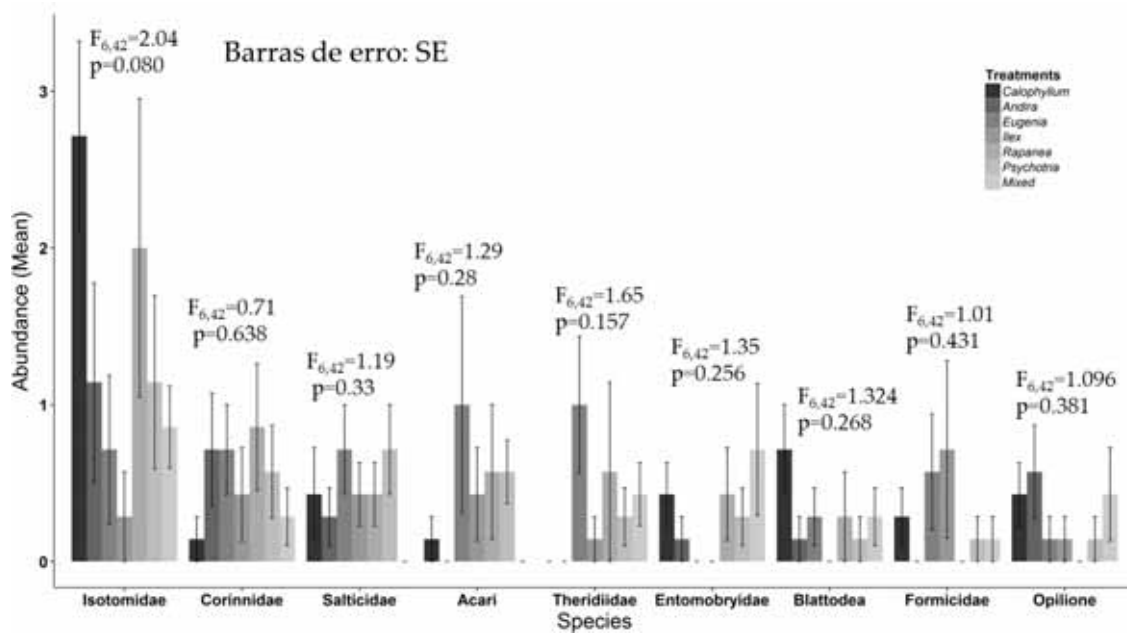
**APÊNDICE 8.** Análise de Componente Principais (PCA) resumando as correlações entre os cinco atributos funcionais medidos para todas as espécies de detritos. PC1 e PC2 explicam 41.6% e 35.6% da variação entre as espécies de detritos, respectivamente.



**APÊNDICE 9.** Relação entre a decomposição de detritos e o volume das bromélias. A quantidade de massa de detrito perdida diminui com o aumento do volume total das bromélias.



**APÊNDICE 10.** Grupos de colonizadores de ciclo de vida complexo, mais abundantes no experimento de colonização. A barra mais clara representa a policultura.



**APÊNDICE 11.** Grupos de colonizadores terrestres mais abundantes no experimento de colonização. A barra mais clara representa a policultura.

**APÊNDICE 12.** Lista de morfoespécies dos detritívoros colonizadores de ciclo de vida complexo.

Ordem	Família	Morfoespécie	Grupo funcional	Abundância
Diptera	Chironomidae	<i>Polypedilum kaigang</i>	Coletor	1514
Diptera	Chironomidae	<i>Polypedilum marcondesi</i>	Coletor	539
Diptera	Chironomidae	Orthocladiinae sp.	Coletor	252
Diptera	Limoniidae	<i>Tentrepohlia</i> sp.	Coletor	132
Coleoptera	Scirtidae	<i>Scyrtes</i> sp. A	Raspador	128
Diptera	Psychodidae	Psychodidae sp. B	Coletor	120
Diptera	Psychodidae	Psychodidae sp. E	Coletor	61
Diptera	Culicidae	<i>Culex</i> sp.	Filtrador	60
Diptera	Chironomidae	<i>Limnophies</i> sp.	Coletor	45
Diptera	Psychodidae	Psychodidae (Pupa)	Coletor	36
Diptera	Chironomidae	Chironomidae (Pupa)	Coletor	30
Diptera	Psychodidae	Psychodidae sp. A	Coletor	23
Diptera	Culicidae	<i>Wyeomyia</i> sp.	Filtrador	10
Diptera	Chironomidae	<i>Tanytarsus</i> sp.	Coletor	9
Diptera	Chironomidae	<i>Stenochironomus</i> sp.	Coletor	1
Diptera	Culicidae	<i>Anopheles</i> sp.	Filtrador	1

**APÊNDICE 13.** Lista de morfoespécies dos artrópodes colonizadores terrestres.

Ordem	Família	Morfoespécie	Grupo funcional	Abundância
Collembola	Isotomidae	Isotomidae sp.	Detritívoro	62
Araneae	Corinnidae	Corinnidae sp.	Predador	26
Araneae	Salticidae	Salticidae sp.	Predador	21
Acari		Acari		19
Araneae	Theridiidae	Theridiidae sp. 1	Predador	18
Collembola	Isotomidae	Entomobryidae sp.	Detritívoro	14
Hymenoptera	Formicidae	Formicidae sp.		13
Opilione		Opilione		13
Blattodea		Blattodea	Saprófago/detritívoro	13
Acari		Acari sp.1		10
Nematodea		Nematodea		10
Collembola	Sminthuridae	Sminthuridae sp.	Detritívoro	9
Pseudoescorpione		Pseudoescorpione	Predador	7
Acari		Acari sp.2		7
Araneae	Pisauridae	Pisauridae sp.	Predador	7
Araneae	Linyphidae	Linyphiidae sp.	Predador	7
Araneae	Theridiidae	Theridiidae sp. 2	Predador	5
Hemiptera	Tingidae	Tingidae sp.	Herbívoro	5
Araneae	Araneidae	Araneidae sp.	Predador	4
Araneae	Ctenidae	Ctenidae sp.	Predador	4
Araneae	Scytodidae	Scytodidae sp.	Predador	3
Araneae	Corinnidae	Corinnidae sp.1	Predador	3
Araneae	Lycosidae	Lycosidae sp.	Predador	2
Molusca		Molusca		2
Araneae	Corinnidae	Corinnidae sp.2	Predador	2
Araneae	Barychelidae	Barychelidae sp.	Predador	2
Araneae	Oonopidae	Oonopidae sp.	Predador	2
Orthoptera		Orthoptera		2
Isopoda		Isopoda		2
Araneae	Pholcidae	Pholcidae sp.	Predador	1
Araneae	Theridiidae	Theridiidae sp. 1	Predador	1
Coleoptera	Curcullionidae	Curcullionidae sp.	Herbívoro	1
Araneae	Clubionidae	Clubionidae sp.	Predador	1
Araneae	Theridiidae	<i>Dipoena</i> sp.	Predador	1
Collembola	Hypogastruridae	Hypogastruridae sp.	Detritívoro	1

## SÍNTESE

Neste trabalho manipulamos a diversidade de detritos foliares de diferentes espécies de plantas em bromélias para avaliar os efeitos sobre a colonização por diferentes grupos de artrópodes, a sobrevivência de larvas de insetos aquáticos detritívoros e o processo de decomposição desses detritos por larvas detritívoras em tubos experimentais. A riqueza de espécies de colonizadores detritívoros de ciclo de vida complexo não diferiu entre os diferentes tipos de detritos oferecidos. Porém, a riqueza de colonizadores terrestres foi afetada, mostrando que os efeitos dos detritos podem ultrapassar os limites aquáticos das bromélias. A composição de colonizadores aquáticos detritívoros e terrestres foi influenciada pelas diferentes espécies de detritos. Entretanto, as diferenças apontadas ambos os grupos devem-se, provavelmente, às diferenças nos padrões de colonização por espécies raras. A sobrevivência de detritívoros foi maior na mistura de detritos e em duas monoculturas específicas. Provavelmente, o mecanismo por trás do efeito da diversidade dos detritos na sobrevivência dos detritívoros corresponde a um efeito de seleção, conduzido pela presença das duas monoculturas de maior efeito na mistura de detritos. Ao contrário das nossas previsões iniciais, a decomposição de detritos não aumentou com a diversidade de detritos. A decomposição entre as diferentes espécies de detritos e a mistura delas foi similar no primeiro experimento onde esse processo foi avaliado dentro de tubos contendo os detritos e alguns detritívoros. Possivelmente isto ocorreu pelo fato de que a sobrevivência de dois dos três grupos de detritívoros não foi afetada. Porém, as diferentes espécies de detritos apresentaram diferenças nos padrões de decomposição em bromélias naturais. Podemos concluir de maneira geral que a diversidade de

espécies de plantas que circundam bromélias no solo e fornecem seus detritos podem ter efeitos determinantes na estruturação das comunidades da fauna de bromélias e no funcionamento desses ecossistemas.

Autorizo a reprodução xerográfica para fins de pesquisa

São José do Rio Preto, \_\_\_\_/\_\_\_\_/\_\_\_\_

---

Assinatura