



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

Fátima Carolina Recalde Ruiz

Recursos através dos ecossistemas: insetos aquáticos
emergentes subsidiam comunidades de aranhas ripárias

São José do Rio Preto

2014

Fátima Carolina Recalde Ruiz

Recursos através dos ecossistemas: insetos aquáticos
emergentes subsidiam comunidade de aranhas ripárias

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

Recalde Ruiz, Fátima Carolina.

Recursos através dos ecossistemas : insetos aquáticos emergentes subsidiam comunidade de aranhas ripárias / Fátima Carolina Recalde Ruiz. – São José do Rio Preto, 2014
88 f. : il., gráfs, tabs.

Orientador: Gustavo Quevedo Romero

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Ecologia das florestas tropicais. 2. Predação (Biologia)
3. Inseto – Comportamento. 4. Inseto aquático. 5. Inseto florestal.
6. Ecossistemas. 7. Florestas tropicais. I. Romero, Gustavo Quevedo. II. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho". Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. III. Título.

CDU – 634.0.15(213)

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

Data da defesa: 11/04/2014

COMISSÃO EXAMINADORA

TITULARES

PROF. DR. Gustavo Quevedo Romero _____

Universidade Estadual de Campinas, Campinas
Orientador

PROF^a. DR^a. Lilian Casatti _____

Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto

PROF^a. DR^a. Simone Aparecida Vieira _____

Universidade Estadual de Campinas, Campinas

SUPLENTE

DR. Lucas Kaminsky _____

Universidade Estadual de Campinas, Campinas

PROF. DR. João Vasconcellos-Neto _____

Universidade Estadual de Campinas, Campinas

Dedicatória

*Aos meus pais Isabel e Julián,
por terem me dado as oportunidades para chegar até
onde estou e fazer o que faço e, principalmente, por
terem me proporcionado o seu apoio em todo momento.*

*Ao meu sobrinho Miguelito,
por ser a razão da minha alegria e o meu suporte
emocional durante o percurso do
mestrado e ainda agora.*

Agradecimentos

É tanta gente para agradecer, tantos novos amigos, novos professores, novos colegas que fazem parte das excelentes experiências e aventuras no ao longo da minha estadia no Brasil.

Começando desde o início desta travessia, gostaria de agradecer a Organización de Estados Americanos (OEA) e ao Grupo Coimbra de Universidades Brasileiras (GCUB) que me deram a oportunidade de vir ao Brasil para que eu pudesse me aperfeiçoar no âmbito profissional e conhecer a valiosa cultura do país irmão.

À Universidade Estadual Paulista – UNESP – e ao corpo docente e discente, pelo aprendizado e por ter me dado as primeiras impressões (impresões boas demais!) deste país maravilhoso.

Ao Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero, por ter me orientado com dedicação e boa vontade. Gustavo é para mim a referência de como um pesquisador deve ser. Aprendi dele que, dentro do mundo da ciência, o entusiasmo e o compromisso devem estar em primeiro lugar, e que as vezes é preciso sacrificar momentos importantes para cumprir com o nosso trabalho como pesquisadores.

Aos professores que aceitaram fazer parte da minha banca de defesa: Prof. Dra. Lilian Casatti, Prof. Dra. Simone Vieira, Dr. Lucas Kaminsky e Prof. Dr. João Vasconcellos-Neto.

Seguindo a ordem cronológica, desde minha chegada ao Brasil, gostaria muito de expressar minha gratidão as primeiras pessoas com que fiz contato antes de chegar a este país lindo. À Prof. Dra. Lilian Casatti e à Angélica Pérez, por sua inestimável ajuda na minha chegada ao Brasil. Elas foram a conexão entre um mundo em “espanhol” e um mundo em “português” o que ajudou a me adaptar e valorizar as diferenças intrínsecas das nossas culturas.

Devo infinita gratidão a minha amiga Myriam Salazar que me hospedou no seu quarto (uma kitnet de praticamente 4x4 m) até eu conseguir uma casa definitiva em Campinas.

Devo agradecer aos pesquisadores Eduardo de Proença Barbosa e Sebastián Sendoya por terem contribuído com importantes identificações taxonômicas de Lepidoptera e Hymenoptera, respetivamente. Devo agradecer especialmente ao amigo Sebastian Sendoya por ter me ajudado também a esclarecer minhas dúvidas sobre as análises estatísticas usadas neste trabalho.

O amigo Dr. Thiago Gonçalves Sousa, além de ter me ajudado na coleta dos meus dados, contribuiu de maneira essencial com as análises estatísticas, as quais eu não tinha o menor conhecimento. A esta ajuda se somou o colega Pablo Antiqueira o qual sempre foi vítima das minhas perguntas frequentes sobre problemas estatísticos. Com a ajuda dos dois comencei a gostar da estatística aplicada em pesquisas ecológicas, que é um caminho difícil para ecólogos iniciantes. Além disso, o Thiago “Toyoyo” e o Pablo deram opiniões valiosas do manuscrito e ajudaram na correção do português.

Escrever em português não foi tarefa fácil não, muitas outras pessoas estiveram por trás das correções dos meus textos. As amigas e colegas Ana Z. Gonçalves e Paula M. Omena deram uma ajuda fundamental para que o meu texto hoje estivesse bem escrito. Além disso, as duas deram opiniões fundamentais sobre meus resultados, que me ajudaram a ter uma linha de pensamento coerente para a discussão.

Preciso agradecer também a Thaís Postali, a co-autora do capítulo, por dar sugestões importantes para o manuscrito. A Camila Vieira, Rafaela Marques, Tiago “Diabético” Bernabé, Sandra Benavides, Gustavo Migliorini (também conhecido como “Talhaerini” ou “Devagarini”) e Alexandre “Supertramp” Neutzling, simplesmente por serem ótimos colegas, e principalmente, por terem me ajudado com ideias diversas sobre meu trabalho, sobre meus problemas, sobre minha vida, sobre minhas noites,

dias, relações, doenças, etc. Opiniões realmente valiosas que fizeram dos meus dias mais divertidos e inesquecíveis.

Não posso esquecer da Maraísa que me ensinou o método para enviar minhas amostras a Davis. À Babi que pesou praticamente todas minhas amostras para obter dados precisos da biomassa dos indivíduos. Ao Adriano Mendonça que me hospedou na sua casa, com sua família, quando tive que ficar um tempo em São José do Rio Preto. À Fabianne Anibale que também compartilhou comigo sua casa para ficar durante as disciplinas da UNESP. E à todas aquelas pessoas que conheci aqui. Todas elas fazem parte do meu aprendizado e tenho certeza que farão parte das minhas boas lembranças do Brasil (além da boa comida, música, festas, filmes, e outro monte de coisas mais).

Por último, y ya en español, quiero agradecer a mi familia. A mi papá Julián, mi mamá Isabel, mis hermanas Chabela y Sol, mi cuñado Miguel, a tía Gady, tía Teresa y flia, mi abuela Luki, mi abuela Kika (Q.E.P.D.) y a todos los demás (que son como cien) que de alguna u otra forma me ayudaron a sobrellevar mi estadía lejos de ellos (por ejemplo, invitándome a Rio de Janeiro =P) y que dedicaron oraciones por mi bien y por el bien de toda la familia. Los amo. Simplemente gracias.

Este projeto foi financiado pela FAPESP

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	1
Cascatas tróficas e suas consequências sobre a dinâmica das teias alimentares	1
Subsídios através dos ecossistemas	3
Insetos aquáticos emergentes e os efeitos sobre as teias alimentares receptoras	5
Sistema de estudo	7
Objetivos gerais e específicos	8
2. LITERATURA CITADA	12
3. CAPÍTULO ÚNICO	20
Resumo	21
Abstract	23
Introdução	25
Materiais e Métodos	30
Área de estudo	30
Desenho experimental	31
Abundância de insetos aquáticos e terrestres nas armadilhas adesivas	32
Abundância e Biomassa de artrópodes terrestres	33
Análises isotópicas	34
Análises estatísticas	35
Resultados	37
Abundância de insetos aquáticos e terrestres nas armadilhas adesivas	37
Abundância e Biomassa de artrópodes terrestres	38
Porcentagem de C e N de presas aquáticas e terrestres na dieta dos predadores	42
Discussão	44
Conclusões	53
Literatura citada	54
Tabelas e Figuras	63
4. APÊNDICES	73

INTRODUÇÃO GERAL

As teias alimentares são compostas por fluxos de matéria e energia entre organismos. Vários autores chegaram ao consenso de que elas são entidades altamente complexas, inclusive em ambientes com condições abióticas extremas (Polis 1991). As múltiplas ligações entre organismos de diversos hábitos tróficos formam uma nuvem de interações que contribuem para a complexidade das teias alimentares (Darnell 1961, Paine 1980, Cohen et al. 1993, Polis e Strong 1996, Winemiller e Polis 1996). Esta complexidade se vê refletida nos processos que controlam a dinâmica das teias e que estão diretamente relacionados com as interações entre consumidores e recursos, como o caso das cascatas tróficas (Schmitz 1998, 2004, Polis et al. 2000, Terborgh et al. 2010).

Cascatas tróficas e suas consequências sobre a dinâmica das teias alimentares

Embora as teias alimentares sejam entidades altamente complexas, existem interações lineares compostas por níveis tróficos adjacentes que formam cadeias alimentares entre predadores, consumidores primários e produtores ou detritos (Paine 1980). Dependendo da magnitude dessas interações e das possíveis mudanças no tamanho das populações (e.g., perda de um nível trófico superior ou inferior), podem ocorrer efeitos diretos e indiretos que afetam o equilíbrio da cadeia alimentar. Por exemplo, as plantas podem exercer um efeito *bottom-up* sobre os níveis tróficos

superiores. Isto ocorre quando a produtividade primária sustenta as comunidades de herbívoros e estes, por sua vez, sustentam as comunidades de predadores (McNaughton et al. 1991, Terborgh et al. 2010). Por outro lado, as plantas podem não ser consumidas inteiramente pelos herbívoros. Deste modo, o efeito *bottom-up* é produzido pelos detritos vegetais que sustentam aos detritívoros e estes aos predadores (Polis e Hurd 1995, Barret et al. 2005). De forma simultânea aos efeitos *bottom-up* nas teias alimentares (Terborgh et al. 2010), os efeitos *top-down* ocorrem quando predadores regulam comunidades de níveis tróficos inferiores. Assim, herbívoros tem o potencial de renovação e crescimento alto dependente da produtividade primária, mas nem sempre atingem esse potencial devido ao controle da população de presas provocado pelos predadores (Terborgh et al. 2010). Quando predadores são excluídos, a comunidade de herbívoros cresce livremente, o que ocasiona danos sobre as plantas (Schmitz et al. 2000). Quando os predadores aumentam em abundância, exercem maior pressão de predação sobre os herbívoros, levando-os a reduzir a sua abundância e consequentemente a reduzir o dano sobre as plantas (Henschel et al. 2001).

Os efeitos em cascata também são produzidos pela entrada de recursos de outros ecossistemas. Estes recursos alóctones podem subsidiar os consumidores receptores (Polis e Strong 1996). Portanto, a entrada destes subsídios demonstra que os ecossistemas são permeáveis

e podem utilizar recursos derivados de ecossistemas adjacentes e exportar os recursos autóctones a outros ecossistemas.

Subsídios através dos ecossistemas

Atualmente, o fluxo de recursos entre ecossistemas (*subsídios*, daqui em diante) e seu efeito sobre a comunidade receptora é um dos temas mais estudados no âmbito das teias alimentares (Polis et al. 1997; Huxel e McCann 1998; Nakano e Murakami 2001; Paetzold et al. 2006; Muehlbauer et al. 2014). Este fluxo ocorre entre vários ecossistemas, e aumenta a produtividade do hábitat receptor, subsidiando assim aos consumidores (Polis et al. 1997, Marczak et al. 2007, Leroux e Loreau 2008, Richardson et al. 2010).

O tipo de entrada dos subsídios alóctones ao ecossistema receptor pode ser passivo ou ativo. No primeiro caso, o fluxo é aleatório causado por vento, gravitação ou simples difusão. No segundo caso, o fluxo é causado pela história natural dos organismos (Kraus et al. 2011; Polis et al. 1997). Alguns exemplos de entradas passivas e ativas são citados a seguir:

Entrada passiva

- Folhas secas das plantas ripárias ou a serapilheira arrastada por chuva ou vento. Estes detritos caem na água e servem de alimento para larvas de insetos aquáticos seja pela produção de biofilme ou por consumo direto (Richardson 1992, Wallace 1999).

- A matéria orgânica dissolvida que entra na água por meio das folhas terrestres (Pace et al. 2004) ou escoamento dos detritos do solo. Esta matéria orgânica carrega nutrientes utilizados pelo fitoplâncton e outros microrganismos aquáticos (Richardson et al. 2010).
- Insetos terrestres que caem na água por ação do vento ou pelo arrasto ocasionado pelas chuvas (e.g., insetos do solo). São ricos em nutrientes e por conseguinte, consumidos por predadores aquáticos como peixes (Nakano e Murakami 2001, Inoue et al. 2013). Estudos demonstram que essa entrada altera as cascatas tróficas nestes ecossistemas. Nakano e colaboradores (1999) observaram que quando a entrada destes insetos terrestres é reduzida, os peixes consomem mais artrópodes aquáticos, fazendo com que estes sejam reduzidos em abundância e aumente a biomassa do perifíton.
- Queda de pedaços de galhos ou troncos influenciam fortemente os consumidores aquáticos, formando biofilmes ou sendo consumidos diretamente (Benke e Wallace 2003, Eggert e Wallace 2007).
- Carcaças de organismos marinhos trazidas pela maré para as costas terrestres, são consumidos por detritívoros costeiros que, por sua vez, são consumidos pelos predadores terrestres (Polis e Hurd 1995, 1996).

Entrada ativa

- O consumo de peixes anádromos por ursos e aves transfere nutrientes alóctones para comunidades terrestres (Hilderbrand 1999).
- A entrada de nutrientes marinhos às ilhas por meio do guano das aves enriquece as plantas e por conseguinte, melhora as taxas de crescimento e reprodução dos herbívoros (Polis e Hurd 1996; Anderson e Polis 1999).
- Uma grande variedade de insetos apresenta uma fase larval aquática e uma fase adulta terrestre. A entrada desses insetos no ambiente terrestre é amplamente generalizada em ambientes ripários, e vêm sendo estudada há algumas décadas, pois representam um subsídio para a comunidade receptora terrestre (Jackson e Fisher 1986; Henschel et al. 2001; Lynch et al. 2002; Fukui et al. 2006; Marczak e Richardson 2007).

Insetos aquáticos emergentes e os efeitos sobre as teias alimentares receptoras

A principal característica dos insetos aquáticos emergentes que permite subsidiar a comunidade ripária é o ciclo de vida complexo deles, isto é, o estágio larval aquático e o estágio adulto terrestre (Jacobsen et al. 2008). Os insetos emergentes dos riachos são sabidamente predados por aves (Nakano e Murakami 2001, Murakami e Nakano 2002, Iwata et al. 2003), morcegos (Fukui et al. 2006), lagartos (Sabo e Power 2002),

aranhas (Henschel et al. 2001, Kato et al. 2003, Sanzone et al. 2003, Marczak e Richardson 2007, 2008; Greenwood e MacIntosh 2008) e insetos predadores (e.g., *besouros do solo*, Paetzold et al. 2006). A predação dos insetos aquáticos têm efeitos consideráveis sobre a dinâmica dos consumidores e das teias tróficas receptoras. Por exemplo, aumenta a abundância ou biomassa dos consumidores e afeta a magnitude das interações entre consumidor-recurso, como pode ser visto nos exemplos a seguir:

- Efeitos sobre a abundância local dos consumidores (Kato et al. 2003, Marczak e Richardson 2007). Kato e colaboradores (2003) fizeram um experimento de exclusão de insetos aquáticos emergentes, e observaram que as aranhas ripárias da família Tetragnathidae foram menos abundantes na área de exclusão. Eles demonstraram assim que o aporte destes insetos determina os padrões de distribuição destas aranhas.
- Efeitos indiretos sobre as plantas terrestres. Henschel e colaboradores (2001) observaram o efeito *bottom-up* da entrada de insetos aquáticos adultos sobre a comunidade de aranhas ripárias. Esta entrada aumentou a abundância das aranhas ripárias situadas nas margens do riacho e, por conseguinte, a abundância dos gafanhotos foi menor, fazendo com que a herbivoría diminuísse.
- Efeitos indiretos sobre os insetos terrestres. Ocorrem quando a entrada dos insetos aquáticos aumenta a abundância dos

predadores generalistas e, conseqüentemente, diminui a abundância dos insetos terrestres consumidos pelos mesmos predadores, evidenciando-se competição aparente entre ambas as presas (Holt 1977). Murakami e Nakano (2002) observaram que a emergência dos insetos aquáticos adultos subsidiou aves insetívoras, sendo a taxa de visitação maior em áreas próximas à margem do riacho. Observaram também que a população de lagartas herbívoras nestas áreas foi menor devido ao efeito *top-down* das aves sobre eles, concluindo assim que com um predador em comum, os insetos aquáticos têm um efeito indireto sobre a abundância das lagartas terrestres por meio da competição aparente entre eles.

Além disto, os sistemas rio-terra, onde estes subsídios atuam, são modelos apropriados para o estudo dos fluxos através dos ecossistemas. Isto devido a sua alta razão borda/área que permite acumular maior proporção de recursos alóctones e exportar facilmente recursos próprios às áreas ripárias adjacentes (Polis et al. 1997; Richardson et al. 2010)

Sistema de estudo

Vários estudos utilizaram as zonas ripárias como modelos apropriados para testar o efeito dos insetos aquáticos emergentes sobre as comunidades terrestres (Marczak e Richardson 2007; Chan et al. 2007; Fukui et al. 2006; Murakami e Nakano 2002; Nakano e Murakami 2001).

Estas zonas são áreas de encontro entre o ecossistema aquático e o terrestre e, como tal, possibilitam vários processos dos quais participam tanto elementos terrestres como aquáticos (Fig. 1; Gregory et al. 1991; Malanson 1993). A magnitude do intercâmbio de subsídios entre estes ecossistemas, e do efeito destes subsídios sobre a comunidade receptora depende da razão borda/área do riacho (Polis e Hurd 1996; Polis et al. 1997; Richardson et al. 2010) e da produtividade secundária de ambos os ecossistemas (Marczar et al. 2007), o que o faz um sistema amplamente utilizado em estudos sobre efeitos de subsídios. Assim, os sistemas aquáticos de florestas ripárias são retentores de detritos alóctones devido a sua maior concavidade (Leroux e Loreau 2008) em comparação com ecossistemas mais planos. Também, a rugosidade do leito (e.g., presença de rochas) permite reter detritos tanto terrestres como aquáticos. Especificamente, os riachos muito estreitos acumulam detritos terrestres em maior proporção que os mais largos. Isto permite que a produtividade secundária aumente, fazendo com que a emergência dos insetos aquáticos seja alta e possa subsidiar as comunidades ripárias (Nakano e Murakami 2001, Richardson et al. 2010).

Objetivos Gerais e Específicos

O objetivo deste trabalho é testar a importância dos insetos aquáticos emergentes na dinâmica predador-presa em uma floresta ripária tropical e, por conseguinte, na dinâmica da teia alimentar receptora. Holt (1977) apontou que, em ecossistemas com limitação de recursos, a

presença de duas espécies que compartilham um mesmo predador provoca a redução da população de uma das espécies, devido à pressão exercida pelo predador. Assim, se observa que entre as duas espécies existe uma competição aparente. Murakami e Nakano (2002) evidenciaram esse efeito em uma floresta ripária temperada. Aquí, a entrada de insetos aquáticos emergentes subsidiou às aves que, por sua vez, predaram com mais frequência às lagartas ripárias, ocorrendo uma “competição aparente” entre insetos aquáticos e insetos terrestres. Tendo em conta isto, nós predizemos que, com a exclusão dos insetos aquáticos emergentes, a abundância e biomassa dos artrópodes predadores irá diminuir. Por conseguinte, a abundância e biomassa dos insetos terrestres irá aumentar (Fig. 2). Porém, espera-se que este efeito seja fraco em florestas ripárias tropicais, onde a limitação de recursos é mínima devido à alta produtividade (Lieth 1973, McNaughton et al. 1991).

As perguntas que nós tentamos responder por meio deste trabalho são: Em uma floresta ripária tropical, (i) A abundância e biomassa dos artrópodes predadores ripários diminui por causa da exclusão dos insetos aquáticos emergentes? (ii) Os insetos terrestres aumentam sua abundância e biomassa na exclusão de insetos aquáticos emergentes? (iii) Em que proporção os insetos aquáticos emergentes contribuem para dieta dos predadores ripários?

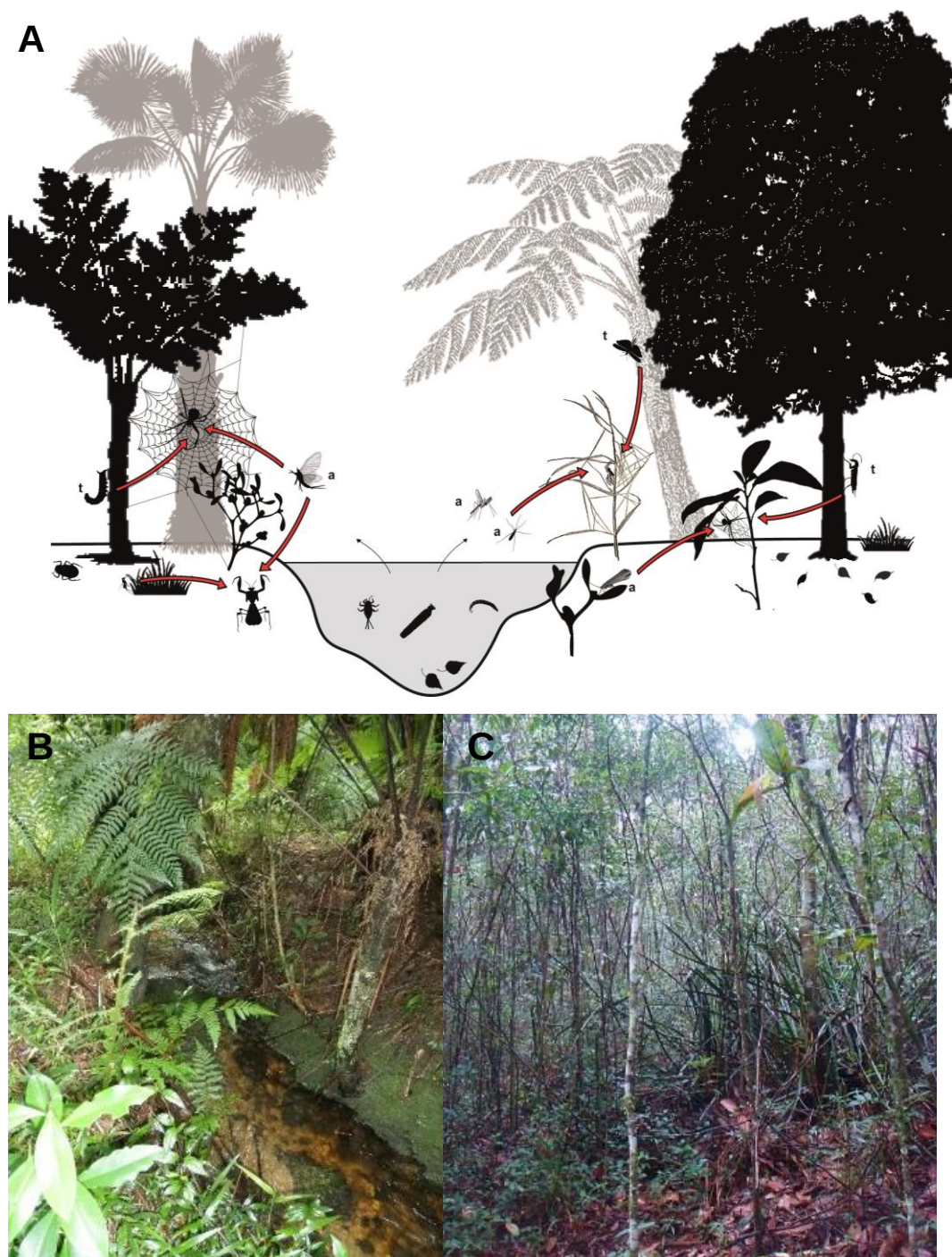


Fig. 1. A. Esquema de um riacho com a floresta ripária adjacente. Os insetos aquáticos adultos (a) emergem para a terra e são consumidos por predadores generalistas que também consomem insetos terrestres (t). B. Foto da transição riacho-terra e, C, da floresta ripária adjacente de uma área tropical onde a produtividade e diversidade é muito alta.

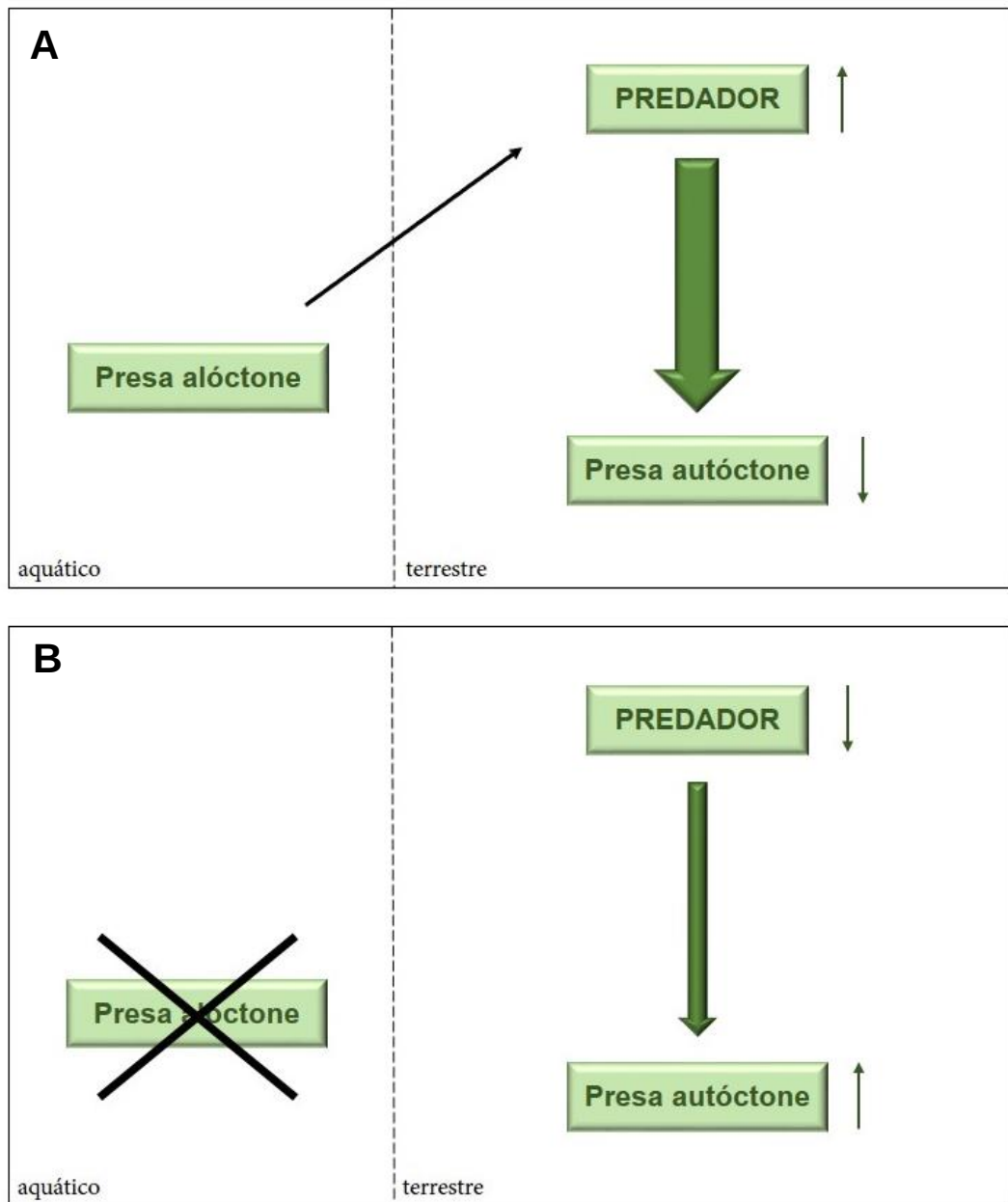


Fig. 2. A. No período de entrada de subsídios aquáticos para o ecossistema terrestre os predadores subsidiados aumentam em abundância e biomassa, aumentando a pressão de predação sobre as presas terrestres e, por conseguinte, diminuindo a abundância e biomassa destas. **B.** Se a entrada de subsídios é excluída, os predadores diminuem sua abundância e biomassa, diminuindo também a pressão de predação sobre as presas terrestres, fazendo com que a abundância e biomassa destas aumente.

LITERATURA CITADA

- Anderson, W. B. e Polis, G. A. 1999. Nutrient fluxes from water to land: seabirds affect plant nutrient status on Gulf of California islands. *Oecologia* 118: 324-332
- Barrett, K.; Anderson, W. B.; Wait, D. A.; Grismer, L. L.; Polis, G. A. e Rose, M. D. 2005. Marine subsidies alter the diet and abundance of insular and coastal lizard populations. *Oikos* 109: 145-153
- Benke, A. C. e Wallace, J. B. 2003. Influence of wood on invertebrate communities in streams and rivers. *American Fisheries Society Symposium* 37: 149-177
- Chan, E. K. W.; Zhang, Y. e Dudgeon, D. 2007. Contributoin of adult aquatic insects to riparian prey availability along tropical forest streams. *Marine and Freshwater Research* 58: 725-732
- Cohen, J. E.; Beaver, R. A.; Cousins, S. H.; DeAngelis, D. L.; Goldwasser, L.; Heong, K. L.; Holt, R. D.; Kohn, A. J.; Lawton, J. H.; Martinez, N.; O'Malley, R.; Page, L. M.; Patten, B. C.; Pimm, S. L.; Polis, G. A.; Rejmánek, M.; Schoener, T. W.; Schoenly, K.; Sprules, W. G.; Teal, J. M.; Ulanowicz, R. E.; Warren, P. H.; Wilbur, H. M. e Yodzis, P. 1993. Improving Food Webs. *Ecology* 74 (1): 252-258

- Darnell, R. M. 1961. Trophic spectrum of estuarine community, based on studies of lake Pontchartrain, Louisiana. *Ecology* 42(3): 553-568
- Eggert, S. L. e Wallace, J. B. 2007. Wood biofilm as a food resource for stream detritivores. *Limnol. Oceanogr.* 52 (3): 1239-1245
- Fukui, D.; Murakami, M.; Nakano, S. e Aoi, T. 2006. Effect of emergent aquatic insects on bat foraging in a riparian forest. *Journal of Animal Ecology* 75: 1252-1258
- Greenwood, M. J. e McIntosh, A. R. 2008. Flooding impacts on responses of a riparian consumer to cross-ecosystem subsidies. *Ecology* 89 (6): 1489-1496
- Gregory, S. V.; Swanson, F. J.; McKee, W. A. e Cummins, K. W. 1991. An ecosystem perspective of riparian zones. *BioScience* 41(8): 540-551
- Henschel, J. R., Mahsberg, D. e Stumpf, H. 2001. Allochthonous aquatic insects increase predation and decrease herbivory in river shore food webs. *Oikos* 93: 429-438
- Hilderbrand, G. V.; Schwartz, C. C.; Robbins, C. T.; Jacoby, M. E.; Hanley, T. A.; Arthur, S. M. e Servheen, C. 1999. The importance of meat, particularly salmon, to body size, population productivity, and conservation of North American brown bears. *Can. J. Zool.* 77: 132-138

- Holt, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12: 197-229
- Huxel, G. R. e McCann, K. 1998. Food web stability: The influence of trophic flows across habitats. *The American Naturalist* 152(3): 460-469
- Inoue, M., Sakamoto, S. e Kikuchi, S. 2013. Terrestrial prey inputs to streams bordered by deciduous broadleaved forest, conifer plantations and clear-cut sites in southwestern Japan: effects on the abundance of red-spotted masu salmon. *Ecology of Freshwater Fish* 22: 335-347
- Iwata, T., Nakano, S. e Murakami, M. 2003. Stream meanders increase insectivorous bird abundance in riparian deciduous forests. *Ecography* 26: 325-337
- Jackson, J. K. e Fisher, S. G. 1986. Secondary production, emergence, and export of aquatic insects of a Sonoran desert stream. *Ecology* 67(3): 629-638
- Jacobsen, D.; Cressa, C.; Mathooko, J. M. e Dudgeon, D. 2008. Macroinvertebrates: Composition, life histories and production. *In Tropical Stream Ecology*, Elsevier Inc, USA.
- Kato, C.; Iwata, T.; Nakano, S. e Kishi, D. 2003. Dynamics of aquatic insect flux affects distribution of riparian web-building spiders. *Oikos* 103: 113-120

- Kraus, J. M., Pletcher, L. T. e Vonesh, J. R. 2011. Variation in active and passive resource inputs to experimental pools: mechanisms and possible consequences for food webs. *Freshwater Biology* 56: 491-502
- Leroux, S. J. e Loreau, M. 2008. Subsidy hypothesis and strength of trophic cascades across ecosystems. *Ecology Letters* 11: 1147-1156
- Lieth, H. 1973. Primary Production: Terrestrial Ecosystems. *Human Ecology* 1(4): 303-332
- Lynch, R. J.; Bunn, S. E. e Catterall, C. P. 2002. Adult aquatic insects: Potencial contributors to riparian food webs in Australia's wet-dry tropics. *Austral Ecology* 27: 515-526
- Malanson, G. P. 1993. *Riparian Landscape*. Cambridge University Press, New York
- Marczak, L. B. e Richardson, J. S. 2007. Spiders and subsidies: results from the riparian zone of a coastal temperate rainforest. *Journal of Animal Ecology* 76: 687-694
- Marczak, L. B. e Richardson, J. S. 2008. Growth and development rates in a riparian spider are altered by asynchrony between the timing and amount of a resource subsidy. *Oecologia* 156: 249-258

- Marczak, L. B.; Thompson, R. M. e Richardson, L. S. 2007. Meta-analysis: Trophic level. Habitat, and productivity shape the food web effects of resource subsidies. *Ecology* 88(1): 140-148
- McNaughton, S. J.; Oesterheld, M.; Frank, D. A. e Williams, K. J. 1991. Primary and Secondary Production in Terrestrial Ecosystems. *In* Comparative Analyses of Ecosystems (Cole, J.; Lovett, G. e Findlay, S. eds.). Springer-Verlag, New York.
- Muehlbauer, J. D.; Collins, S. F.; Doyle, M. W. e Tockner, K. 2014. How wide is a stream? Spatial extent of the potential “stream signature” in terrestrial food webs using meta-analysis. *Ecology* 95(1): 44-55
- Murakami, M. e Nakano, S. 2002. Indirect effect of aquatic insect emergence on a terrestrial insect population through by birds predation. *Ecology Letters* 5: 333-337
- Nakano, S., Miyasaka, H. e Kuhara, N. 1999. Terrestrial-aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. *Ecology* 80 (7): 2435-2441
- Nakano, S. e Murakami, M. 2001. Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *PNAS* 98 (1): 166-170

- Pace, M. L.; Cole, J. J.; Carpenter, S. R.; Kitchell, J. F.; Hodgson, J. R.; Van de Bogert, M. C.; Bade, D. L.; Kritzberg, E. S. e Bastviken, D. 2004. Whole-lake carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature* 427: 240-243
- Paetzold, A.; Bernet, J. F. e Tockner, K. 2006. Consumer-specific responses to riverine subsidy pulses in a riparian arthropod assemblage. *Freshwater Biology* 51: 1103-1115
- Paine, R. T. 1980. Food Webs: Linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49 (3): 666-685
- Polis, G. A. 1991. Complex trophic interactions in deserts: An empirical critique of food-web theory. *The American Naturalist*, 138 (1): 123-155
- Polis, G. A. e Hurd, S. D. 1995. Extraordinarily high spider densities on islands: Flow of energy from the marine to terrestrial food webs and the absence of predation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 92: 4382-4386
- Polis, G. A. e Hurd, S. D. 1996. Linking Marine and Terrestrial Food Webs: Allochthonous Input from the Ocean Supports High Secondary Productivity on Small Islands and Coastal Land Communities. *The American Naturalist* 147 (3): 396-423
- Polis, G. A. e Strong, D. R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist* 147 (5): 813-846

- Polis, G. A., Anderson, W. B. e Holt, R. D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 289-316
- Polis, G. A.; Sears, A. L. W.; Huxel, G. R.; Strong, D. R. e Maron, J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Tree* 15 (11): 473-475
- Richardson, J. S. 1992. Food, microhabitat, or both? Macroinvertebrate use of leaf accumulations in montane stream. *Freshwater Biology* 27: 169-176
- Richardson, J. S., Zhang, Y. e Marczak, L. B. 2010. Resource subsidies across the land-freshwater interface and responses in recipient communities. *River. Res. Applic.* 26: 55-66
- Sabo, J. L. e Power, M. E. 2002. River-watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey. *Ecology* 83 (7): 1860-1869
- Sanzone, D. M.; Meyer, J. L.; Marti, E.; Gardiner, E. P.; Tank, J. L. e Grimm, N. B. 2003. Carbon and nitrogen transfer from a desert stream to riparian predators. *Oecologia* 134: 238-250
- Schmitz, O. J. 1998. Direct and Indirect Effects of Predation Risk in Old-Field Interaction Webs. *The American Naturalist* 151 (4): 327-342

- Schmitz, O. J.; Hambäck, P.A. e Beckerman, A. P. 2000. Trophic Cascades in Terrestrial Systems: A Review of the Effects of Carnivore Removals on Plants. *The American Naturalist* 155(2): 141-153
- Schmitz, O. J., Krivan, V. e Ovadia, O. 2004. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* 7: 153-163
- Terborgh, J.; Holt, R. D. e Estes, J. A. 2010. Trophic Cascades: What they are, how they work, and why they matter. *In* J. Terborgh e J. A. Estes, eds. *Trophic Cascades: Predators, prey, and the changing dynamics of nature*. Island Press, Washington.
- Wallace, J. B.; Eggert, S. L.; Meyer, J. L. e Webster, J. R. 1999. Effects of resource limitation on a detrital-based ecosystem. *Ecological Monographs* 69 (4): 409-442
- Winemiller K. O. e Polis, G. A. 1996. Food Webs: What do they tell us about the world?. Pp. 1-22. *In* G. A. Polis e K. O. Winemiller eds. *Food Webs. Integration of patterns and Dynamics*. Chapman e Hall.

**Recursos através dos ecossistemas: Insetos
aquáticos emergentes subsidiam comunidades de
aranhas ripárias**

Fátima C. Recalde R., Thais C. Postali & Gustavo Q. Romero

RESUMO

É amplamente sabido que os subsídios alóctones entram nas teias alimentares receptoras participando diretamente da dinâmica dos consumidores e indiretamente sobre as interações predador-presa. No entanto, este conhecimento se baseia em estudos feitos em florestas temperadas e por conseguinte ainda há lacunas no conhecimento dos sistemas tropicais, onde a abundância e variedade das presas é maior. Neste trabalho, buscamos descrever o efeito dos insetos aquáticos emergentes sobre a dinâmica predador-presa das teias alimentares terrestres presentes em zonas ripárias de uma floresta tropical. Para testar este efeito, utilizamos um desenho experimental de blocos aleatorizados. Deste modo, manipulamos a emergência de insetos adultos de um riacho, utilizando um tratamento de exclusão com uma cobertura plástica sobre o riacho e um tratamento de controle, onde permitimos a emergência natural dos insetos para a terra. Amostramos os insetos aquáticos emergentes com armadilhas adesivas e os artrópodes terrestres (predadores, fitófagos, onívoros, detritívoros) usando diversos métodos. A abundância de insetos aquáticos emergentes foi cinco vezes menor no tratamento de exclusão do que no tratamento de controle, mas como esperado, não houve diferenças nas abundâncias de insetos alados terrestres entre os tratamentos; insetos terrestres foram três vezes mais abundantes que os insetos aquáticos emergentes. PERMANOVA revelou que a abundância de predadores terrestres foi afetada pelo tratamento de exclusão de subsídios, mas não a biomassa. No entanto, análises univariadas mostraram que apenas 11,5% dos taxons de predadores (Anyphaenidae, Araneidae e Theridiidae) diminuíram sua abundância no tratamento de exclusão e o 7,7% deles (Araneidae e Theridiidae) diminuíram sua biomassa na exclusão. A abundância dos fitófagos, detritívoros e onívoros não foi afetada pela exclusão de subsídios, mas a biomassa dos fitófagos aumentou seis vezes no tratameto de exclusão. Embora apenas a abundância e biomassa de

uns poucos grupos de predadores terrestres tenham respondido à exclusão, observamos que predadores em geral derivaram ~ 80% de N e C de insetos aquáticos. Nossos resultados demonstram que subsídios aquáticos alóctones participam das teias alimentares receptoras ao proporcionar nutrientes aos consumidores receptores. No entanto, o efeito destes subsídios sobre a abundância e biomassa dos consumidores é fraco. Dado isto, nós sugerimos que a alta produtividade das florestas tropicais permite sustentar as populações fazendo com que apenas uma mínima quantidade de taxons dependam dos subsídios para regular suas populações.

Palavras chave: floresta ripária tropical, fluxo através dos ecossistemas, interface água-terra, insetos aquáticos emergentes, teias alimentares ripárias, dinâmica predador-presa, predador generalista, insetos terrestres, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, SIAR

ABSTRACT

It is widely known that input of allochthonous subsidies in recipient food webs directly participate in the dynamics of consumers and indirectly on predator-prey interactions. However, this knowledge is based on studies from temperate forests, thus there is still a gap in the knowledge of tropical systems where the abundance and diversity of terrestrial prey is high. In this study, we investigate the effects of emergent aquatic insects on predator-prey dynamics of tropical terrestrial food webs. To test this effect, we excluded allochthonous aquatic insects using greenhouse type exclosures, and allowed emergence of insects through unmanipulated stream reaches using a randomized design. Emergent aquatic insects and terrestrial flying insects were collected through sticky traps. Terrestrial arthropods in shrubs and ground were collected manually in nocturnal and diurnal surveys, and were classified in predators, phytophages, detritivores and omnivores. The abundance of aquatic insects was five times lower in exclosures than control, but there was no effect of treatment on abundance of terrestrial fly insects; abundance of terrestrial insects were three times more abundant than aquatic insects. PERMANOVA revealed that abundance of terrestrial predators, but not their biomass, was affected by exclosure treatment. Univariate analysis show that only 11.5% of predatory taxa (Anyphaenidae, Araneidae and Theridiidae) decreased its abundance in exclosure treatment and only 7.7% of them (Araneidae and Theridiidae) decreased its biomass. Abundance of phytophages, detritivores and omnivores was not affected by treatments, but the biomass of phytophages increased six times in exclosure treatment. Despite the abundance and biomass of only few predators were affected by exclosure, we observed that predators overall derived more than 80% of N and C of aquatic prey. Our results demonstrate that allochthonous subsidies participate on terrestrial food web by providing nutrients to recipient consumers. However, the effect of subsidies on abundance and biomass of consumers is weak. Thus, we suggest that large

productivity of tropics forest allows sustain the populations causing only a few taxa depend on the subsidies to regulate their populations.

Key words: Tropical riparian forest, cross ecosystem flux, water-land interface, emergent aquatic insect, riparian food webs, predator-prey dynamics, generalist predator, terrestrial insects, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, SIAR

INTRODUÇÃO

Os efeitos do fluxo de recursos entre ecossistemas diferentes vêm sendo estudados amplamente há algumas décadas (Polis e Hurd 1995, 1996; Henschel et al. 2001, Callaway e Hasting 2002; Baxter et al. 2005; Knight et al. 2005; Kraus et al. 2011; Atlas et al. 2013), especialmente entre ecossistemas adjacentes onde o intercâmbio destes recursos é mais comum (Polis e Hurd 1996, Nakano et al. 1999, Ballinger e Lake 2006). Evidências empíricas demonstram que estes subsídios alóctones podem ter efeitos diretos e indiretos sobre as teias alimentares receptoras. Isto depende da quantidade da entrada, da preferência do consumidor aos subsídios e das condições físicas e biológicas do ecossistema receptor (Huxel e McCann 1998, Marczak et al. 2007). Por exemplo, a entrada dos subsídios tem efeitos diretos sobre a abundância local (Kato et al. 2003, Barrett et al. 2005, Marczak e Richardson 2007) e a atividade de forrageamento (Murakami e Nakano 2002; Fukui et al. 2006) dos consumidores receptores quando estes são atraídos a zonas com alta entrada alóctone. Também, aranhas receptoras melhoram seu fitness ao ser subsidiadas na etapa adulta (Marczak e Richardson 2008) e a reprodução de predadores pode ser regulada por fatores espaço-temporais dos subsídios como a migração e o ciclo reprodutivo das presas (Giroux et al. 2012). Efeitos indiretos são evidenciados quando os consumidores subsidiados influenciam a dinâmica dos níveis tróficos inferiores ou superiores provocando cascatas tróficas. Quando níveis tróficos inferiores

como detritívoros são subsidiados pela entrada alóctone, sua abundância aumenta e, por conseguinte, aumenta a abundância dos predadores dos detritívoros (Polis e Hurd 1995, 1996, Marczak et al. 2007). Quando níveis tróficos superiores como predadores são subsidiados, podem ocorrer efeitos positivos e negativos sobre os níveis tróficos inferiores. Por exemplo, quando a preferência dos predadores pelas presas alóctones é alta (Huxel e McCann 1998), as presas autóctones experimentam menos pressão de predação e aumentam sua abundância (efeito positivo), consequentemente reduzindo as populações de produtores (efeito negativo) (Nakano et al. 1999). Também os predadores subsidiados podem reduzir as populações de presas autóctones (efeito negativo), o que diminui a herbivoria sobre os produtores (efeito positivo) (Henschel et al. 2001).

Marczak e colaboradores (2007) encontraram que os efeitos dos subsídios sobre as teias alimentares receptoras não só dependem das características intrínsecas dos subsídios (e.g., ciclo de vida complexo, sazonalidade do fluxo, etc.). Também, as condições físicas e biológicas do habitat receptor fazem dele um sistema aberto e heterogêneo. Assim, a razão perímetro/área é diretamente proporcional à entrada (Vannote 1980, Polis e Hurd 1996) e saída (Marczak et al. 2007, Richardson et al. 2010) de subsídios de um ecossistema, e a estrutura côncava de certos ecossistemas os fazem mais propensos a receber e reter recursos alóctones, comparado com ecossistemas elevados ou planos (Leroux e Loreau 2008). Em ecossistemas relativamente côncavos, como lagos ou

riachos, a entrada de subsídios é frequentemente passiva, como por exemplo, a queda de folhas e galhos (Richardson 1992, Eggert e Wallace 2007) e de organismos terrestres como insetos (Nakano e Murakami 2001, Inoue et al. 2013), que são recursos para os consumidores aquáticos. Ecossistemas com estrutura plana como pradarias ou florestas ripárias recebem também quantidades consideráveis de recursos alóctones. Nestes ecossistemas, a entrada dos subsídios é geralmente de forma ativa. Por exemplo, peixes anádromos são consumidos por ursos de ecossistemas terrestres (Hilderbrand 1999); os nutrientes marinhos são transportados por aves para as ilhas (Polis e Hurd 1996; Anderson e Polis 1999) e insetos aquáticos emergentes são consumidos por predadores ripários (Fukui et al. 2006, Marczak e Richardson 2007, Henschel et al. 2001). Muehlbauer e colaboradores (2014) mostraram que os riachos não se limitam às margens físicas, mas podem estender-se varios metros além delas (“biological stream width”) por meio da dispersão dos seus recursos (“stream signature”). Essa ampla dispersão estaria conduzida pelo vento, chuvas, marés e vetores biológicos (e.g., consumidores que se alimentam em um hábitat e defecam ou morrem em outros) (Cadenasso et al. 2003, Muehlbauer et al. 2014). O estudo de Muehlbauer e colaboradores (2014) também mostrou que, embora os subsídios viajem vários metros longe, a maioria fica perto das márgens dos riachos. Isto acarreta uma grande abundância de predadores generalistas, insetívoros e detritívoros nestas áreas.

O maior fluxo de recursos nos ecótonos é mediado pelos organismos vivos (Cadenasso et al. 2003) e em florestas ripárias, um dos principais recursos que contribui ativamente para as teias alimentares terrestres é a emergência de insetos aquáticos adultos (Baxter et al. 2005). Por terem ciclo de vida complexo (larvas aquáticas e adultos terrestres), na etapa adulta os insetos subsidiam predadores como aves (Nakano e Murakami 2001; Murakami e Nakano 2002; Iwata et al. 2003), morcegos (Fukui et al. 2006), lagartos (Sabo e Power 2002; Barrett et al. 2005), besouros (Paetzold et al. 2005) e aranhas (Henschel et al. 2001, Marczak e Richardson 2007; Jonsson e Wardle 2009) via transporte ativo. Os predadores terrestres generalistas tem a capacidade de consumir tanto insetos aquáticos emergentes como presas terrestres, vinculando assim ambas presas em uma relação indireta. Esta relação pode causar competição aparente entre as duas presas, que ocorre quando o predador subsidiado dizima a população de uma das presas devido à presença da outra presa (Holt 1977, 1984; Polis et al. 1997, Baxter et al. 2005). Em outras palavras, os insetos aquáticos emergentes geram um efeito *bottom-up* sobre os consumidores terrestres quando provocam o incremento das populações de predadores. Esse incremento acarreta um efeito *top-down* sobre as presas terrestres quando estas experimentam maior pressão de predação. Consequentemente, as populações destas presas decresce (Murakami e Nakano 2002; Baxter et al. 2005), evidenciando assim competição aparente entre ambas presas. Além dos efeitos sobre a

dinâmica das comunidades receptoras, os subsídios podem contribuir com nutrientes importantes na dieta dos consumidores (Sanzone et al. 2003). O carbono e o nitrogênio são elementos indispensáveis no aporte de energia para um organismo e ambos são obtidos principalmente pela alimentação (Peterson e Fry 1987, Martinelli et al. 2009). Os predadores generalistas ripários obtêm nutrientes principalmente dos insetos aquáticos emergentes e dos insetos terrestres. A assinatura isotópica dos organismos de origem aquática é facilmente diferenciada dos organismos de origem terrestre, podendo-se identificar a proporção de utilização das fontes alóctones e autóctones na alimentação dos consumidores (Peterson e Fry 1987, Sanzone et al. 2003, Akamatsu et al. 2004).

Neste estudo investigamos a importância dos insetos aquáticos emergentes na dinâmica predador-presa de uma floresta ripária tropical e, conseqüentemente, na dinâmica da teia alimentar receptora. Nós predizemos que, com a exclusão dos insetos aquáticos emergentes, a abundância e biomassa dos artrópodes predadores irá diminuir, e por conseguinte, a abundância e biomassa dos insetos terrestres irá aumentar (Fig. 2). No entanto, espera-se que este efeito seja fraco em florestas ripárias tropicais, onde a limitação de recursos é mínima devido à alta produtividade (McNaughton et al. 1991). Nós também predizemos que os insetos aquáticos adultos sejam uma peça importante na dieta dos consumidores terrestres ao aportar nutrientes essenciais. As perguntas que nós tentamos responder por meio deste trabalho são: Em uma floresta

riparia tropical, (i) A abundância e biomassa dos artrópodes predadores ripários diminui por causa da exclusão dos insetos aquáticos emergentes? (ii) Os insetos terrestres aumentam sua abundância e biomassa na exclusão de insetos aquáticos emergentes? E, (iii) Em que proporção os insetos aquáticos emergentes contribuem para dieta dos predadores ripários?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

Realizamos o estudo na Reserva Municipal Serra do Japi (23°13' S; 46°56' O), pertencente ao município de Jundiaí, estado de São Paulo, Brasil. A serra é caracterizada por altitudes que variam entre 700 m e 1300 m acima do nível do mar (Silveira Pinto 1992). É uma área com grande sazonalidade climática em função da altitude, com temperaturas médias que variam de 11,8°C e 15,3°C no mês de julho, o mais frio, e de 18,4°C e 22,2°C em janeiro, o mês mais quente. O período quente é caracterizado por ser uma época chuvosa que vai de dezembro a março, e o período frio, de junho a setembro, é a época seca, onde as chuvas decrescem consideravelmente (Silveira Pinto 1992). A vegetação da Serra é caracterizada por uma interface da Mata Atlântica e florestas mesófilas semidecíduas de altitude, sendo estas últimas as que ocupam a maior área da Serra do Japi (Leitão-Filho 1992). Nosso experimento foi realizado em

uma zona ripária de floresta e riacho, caracterizada por um dossel de porte médio a elevado, com vegetação arbustiva, samambaias e dominado por numerosas árvores jovens. As zonas ripárias são ambientes particulares por serem compostas por ecossistemas aquáticos e terrestres que aportam recíprocamente elementos originados em cada um destes ecossistemas (Malanson 1993, Nakano e Murakami 2001, Richardson et al. 2010). O sistema de riacho utilizado nasce na reserva. É um riacho estreito, o que permite acumular detritos terrestres em zonas rugosas das bordas e nas proximidades das rochas presentes no leito.

Desenho Experimental

No fim do ano 2008 e princípios do ano 2009, foram estabelecidos aleatoriamente quatro blocos sobre um sistema de riacho, todos incluindo parte do ecossistema aquático e parte da floresta ripária adjacente. Estes blocos foram separados aproximadamente 100 m entre eles para garantir a independência. Em cada bloco foram estabelecidos dois tratamentos de forma aleatória (i.e., um bloco pode começar com o tratamento A ou B, aleatoriamente): (i) Exclusão de insetos aquáticos emergentes, formado por uma cobertura semicircular plástica sobre 45 metros do riacho montada com vigas de tubos pvc e um revestimento plástico (ver Fig. 3), e (ii) Controle, consistindo em 45 metros de riacho sem cobertura, permitindo a emergência natural de insetos (Fig. 3). As coletas foram feitas dentro de duas parcelas de 5x3 m cada uma, uma de cada lado da margem do riacho, e distantes aproximadamente 1 m das margens do riacho.

Cada parcela foi estabelecida na região mediana dos 45 m de cada tratamento. Com essa distância garantimos a independência das parcelas do tratamento de exclusão em relação ao tratamento controle. A umidade e temperatura não diferiram entre os tratamentos ou entre as parcelas (ANOVA, umidade e temperatura: *entre tratamentos*: $F_{(1,44)}=0,017$, $P=0,89$ e $F_{(1,44)}=0,07$, $P=0,79$; *entre parcelas* $F_{(1,44)}=0,45$, $P=0,50$ e $F_{(1,44)}=0,20$, $P=0,65$; respectivamente).

Abundância de insetos aquáticos e terrestres nas armadilhas adesivas

Em março de 2012 (época chuvosa), três anos depois do estabelecimento do experimento, foram realizadas coletas de insetos aquáticos emergentes e dos artrópodes terrestres com uso de armadilhas adesivas. Uma armadilha adesiva foi instalada no interior de cada parcela, totalizando 16 armadilhas. Cada armadilha consistiu em um quadrado de plástico transparente com moldura de madeira de 16 X 16 cm de área, untado com resina adesiva Tanglefoot®. Estas foram penduradas a aproximadamente 1,50 m de altura entre os galhos dos arbustos, e as faces adesivas de cada armadilha ficaram apontadas em direções aleatorizadas. As armadilhas foram expostas no local por sete dias e foram recolhidas para estimar a abundância dos insetos voadores dentro de cada parcela. Estes foram contados, identificados até menor nível taxonômico possível e então classificados em aquáticos ou terrestres, segundo o ciclo de vida complexo ou simples.

Nós coletamos o substrato aquático no tratamento controle com peneiras finas e triamos os artrópodes aquáticos (maiormente larvas), os quais foram identificados até ordem. Estas amostras foram estocadas em freezer para posterior análise isotópica.

Abundância e biomassa de artrópodes terrestres

Em março de 2012 (época chuvosa) os artrópodes terrestres foram coletados manualmente no interior de cada parcela, usando três métodos distintos: (i) coleta noturna, na qual amostramos aleatoriamente todos os artrópodes que enxergamos por um período de 40 minutos sobre a vegetação e 20 minutos entre os detritos do solo (serapilheira); (ii) coleta diurna na vegetação, no qual foram sorteados seis arbustos no interior de cada parcela; as folhagens destes arbustos foram embrulhadas com uma sacola plástica e os ramos foram cortados rente a borda da sacola. Todo o material no interior da sacola foi triado em laboratório e os artrópodes foram coletados, pesados e identificados. A folhagem foi também pesada para estimativa da densidade de artrópodes (e.g., artrópode/biomassa de vegetação) e da biomassa ponderada de artrópodes (e.g., biomassa artrópodes/biomassa vegetação) ; (iii) coleta diurna na serrapilheira, onde coletamos em sacolas plásticas de 100 l amostras representativas de serapilheira em cada parcela. Cada amostra foi coletada com sua respectiva fauna que foi triada posteriormente no laboratório. A serapilheira foi pesada para estimativa da densidade de artrópodes (e.g., artrópode/biomassa de

serapilheira) e da biomassa ponderada de artrópodes (biomassa artrópodes/biomassa serapilheira).

Todos os artrópodes foram identificados até família, e separados em quatro guildas tróficas: predadores, fitófagos, detritívoros e onívoros.

Análises isotópicas

Logo após a coleta, os artrópodes aquáticos e terrestres foram congelados para conservar sua integridade isotópica. Uma vez identificados, foram secos em estufa a 60 °C por 48h e moídos para homogeneizar os tecidos e assim ter uma amostra representativa. Um pequeno valor da massa de cada indivíduo (1 mg ± 0.2 mg) foi enviado ao laboratório UC Davis Stable Isotopes Facility na Califórnia, Estado Unidos, onde os valores de $\delta^{13}\text{C}$ [= $(^{13}\text{C}:^{12}\text{C}_{\text{amostra}}/^{13}\text{C}:^{12}\text{C}_{\text{estandar}}) - 1 \times 1000$] e $\delta^{15}\text{N}$ [= $(^{15}\text{N}:^{14}\text{N}_{\text{amostra}}/^{15}\text{N}:^{14}\text{N}_{\text{estandar}}) - 1 \times 1000$] (Peterson e Fry 1987; Martinelli et al. 2009) foram determinados usando um analisador elementar PDZ Europa ANCA-GSL onde por combustão a 1000°C o N₂ e CO₂ foram separados das amostras, entrando logo no espectrometro de massas de razão isotópica (PDZ Europa 20-20, Sercon Ltd., Cheshire, UK). As razões isotópicas (δ) foram determinadas a partir de valores estándar de Pee dee Belamite (PDB) para o $\delta^{13}\text{C}$ e do ar atmosférico para o $\delta^{15}\text{N}$. O mesmo procedimento foi realizado com a folhagem das plantas terrestres e a serapilheira. Com isso pode-se comparar a abundância natural de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ presentes nos subsídios aquáticos e nos produtores e consumidores

terrestres, possibilitando quantificar a utilização desses subsídios na rede trófica e o fluxo de nutrientes através dos limites dos ecossistemas.

Análises estatísticas

As nossas variáveis dependentes foram a abundância e biomassa de aranhas e insetos terrestres e a razão isotópica (delta, δ) de ^{13}C e ^{15}N da comunidade terrestre e aquática. As nossas variáveis independentes foram o tratamento de exclusão e o controle (efeitos fixos), que categorizaram a entrada dos insetos aquáticos adultos à terra, e os blocos que foram efeitos aleatórios. Os parâmetros de normalidade e homocedasticidade foram inspecionados graficamente, mas a maioria dos nossos dados não cumpriu as premissas de testes paramétricos; portanto, usamos modelos lineares generalizados mistos (GLMM) para a maioria dos dados, usando famílias poisson, gaussiana ou gamma, dependendo da distribuição dos dados. Também, classificamos os dados de acordo com cada tipo de coleta: período (noturno, diurno) e substrato (vegetação, solo); por estes dados terem sido coletados usando métodos diferentes (ponderados por tempo de amostra ou biomassa de substrato), foram tratados independentemente. Para analisar a resposta multivariada da comunidade ripária aos tratamentos, utilizamos PERMANOVA disponível no pacote vegan (Oksanen et al. 2013) que é um teste diretamente análogo à MANOVA, mas para dados não paramétricos. As respostas univariadas de cada guilda trófica e de cada família de aranha ao tratamento foram analisadas usando GLMM por meio dos pacotes lme4 (Bates et al. 2013) e

glmmADMB (Fournier et al. 2012, Skaug et al. 2013). Utilizamos modelos mistos bayesianos do pacote SIAR (Parnell et al. 2010, Jackson et al. 2011) para determinar a porcentagem de utilização do $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ das fontes aquáticas e terrestres pelos predadores. Foram graficadas elipses padronizadas para determinar a área do nicho isotópico das comunidades terrestres. O nicho isotópico da comunidade pode determinar as características biológicas do nicho ecológico desta (Newsome et al. 2007). As elipses bayesianas plotadas em gráficos biespaciais (SIBER “Stable Isotope Bayesian Ellipses in R”, Jackson et al. 2011) são ferramentas infalíveis para determinar a área do nicho isotópico. Estas elipses abrangem aproximadamente 40% dos dados e indicam a média central do nicho isotópico da comunidade. O envoltório convexo ao redor das elipses indica a largura do nicho isotópico (Layman et al. 2007) mas, contrario às elipses, são muito sensíveis ao tamanho da amostra, portanto neste trabalho nós a utilizamos apenas para indicar o tamanho dos dados agrupados por tratamentos. Para determinar se os nichos isotópicos da comunidade em geral e de seus membros mudam devido a exclusão de subsídios, calculamos a porcentagem de sobreposição de ambas elipses. Assim, quando a porcentagem de sobreposição do nicho no controle e do nicho na exclusão é baixa, existe uma mudança na utilização de recursos por parte dos consumidores. Porém, quando a porcentagem é alta, os consumidores estão se alimentando dos mesmos recursos em ambos os tratamentos. Para analisar as diferenças das razões isotópicas dos

organismos entre tratamentos, utilizamos MANOVA com $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ como as nossas variáveis respostas. Todas as análises foram realizadas usando linguagem e pacote estatístico R (R Core Team 2013).

RESULTADOS

Abundância de insetos aquáticos e terrestres nas armadilhas adesivas

Os artrópodes aquáticos emergentes coletados nas armadilhas adesivas foram 5 vezes menos abundantes no tratamento de exclusão de subsídios que no controle ($F_{1,12}=21,57$, $P<0.001$; Fig.4). Já os artrópodes terrestres (recursos autóctones) não foram afetados pelo tratamento de exclusão ($F_{1,12}=0,096$, $P= 0.769$). Artrópodes terrestres foram duas vezes mais abundantes que os aquáticos no tratamento controle e três vezes mais abundantes no tratamento de exclusão (*tratamento controle*, $F_{(1,12)} = 13,44$, $P < 0.01$, razão aquático/terrestre = 0.52; *tratamento de exclusão* $F(1,12) = 44,24$, $P < 0.0001$, razão aquático/terrestre = 0,11), o que significa que a disponibilidade de presas terrestres foi maior na comunidade de estudo, independente do tratamento. Ao todo, 97,5% dos artrópodes aquáticos emergentes foram da ordem Diptera, especificamente as famílias Chironomidae (79,7%), Culicidae (19%) e Tipulidae (1,3%). Os artrópodes terrestres pertenceram às ordens Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera, Thysanoptera, Orthoptera, Lepidoptera e Blattodea, sendo os mais abundantes os himenópteros, e os menos abundantes os blatódeos.

Nestas armadilhas foram encontrados também artrópodes ápteros da ordem Araneae e Acari mas em uma proporção menor (Apêndice 1).

Abundância e biomassa de artrópodes terrestres

Os resultados das comunidades que habitam a vegetação, coletadas durante a noite e durante o dia, e as que habitam os detritos do solo, também coletadas nesses períodos, serão apresentados de forma individual pois os dados de abundância e biomassa foram ponderados pelo tempo, para as coletas noturnas, e pela biomassa da folhagem e da serapilheira coletada, para as coletas diurnas, portanto, não são comparáveis (ver Material e Métodos).

Coleta noturna na vegetação - A abundância dos artrópodes terrestres coletados na vegetação durante a noite diminuiu significativamente 1,3 vezes no tratamento de exclusão em relação ao controle (PERMANOVA, $R^2 = 0.22$ e $P = 0.044$), e as análises univariadas mostraram que apenas os predadores (e não fitófagos e onívoros) decresceram (1,4 vezes) em abundância com a exclusão dos subsídios alóctones ($z = -3,84$, $P < 0,001$; Fig.5A, Tabela 1). Em relação às famílias de predadores coletadas, 81,2% foram aranhas, distribuídas em 13 famílias identificadas (Apêndice 2). Em geral, estas famílias decresceram em abundância com exclusão dos recursos alóctones (PERMANOVA, $R^2=0.15$, $P=0.021$). Dessas 13 famílias, as mais abundantes foram, Anyphaenidae, Araneidae, Sparassidae e Theridiidae; no entanto, apenas

Anyphaenidae, Araneidae e Theridiidae diminuíram sua abundância (2,4, 1,3 e 1,7 vezes, respectivamente) no tratamento de exclusão (GLMMs univariados, Anyphaenidae: $P=0,048$; Araneidae: $P=0,048$; Theridiidae: $P=0,033$, Fig.6A). As demais famílias foram pouco abundantes e pode-se dizer que essa abundância foi insignificante para contribuir com a resposta geral dos predadores.

A biomassa da comunidade coletada sobre a vegetação não variou conforme os tratamentos (PERMANOVA $R^2 = 0,12$, $P = 0,118$), mas testes univariados mostraram que a biomassa dos predadores diminuiu 1,6 vezes no tratamento de exclusão ($z = -2,23$, $P = 0.025$) e que a biomassa dos fitófagos foi duas vezes maior neste tratamento, embora não tenha se observado diferença estatística ($z = 1,90$, $P = 0,058$, Tabela 1, Fig. 7A). Em conjunto, os táxons de predadores não diminuíram sua biomassa na exclusão (PERMANOVA, $R^2 = 0,07$, $P = 0,115$), mas analisando as respostas univariadas das famílias de aranhas mais abundantes, observamos que Theridiidae e Araneidae decresceram em biomassa na exclusão de subsídios. A primeira diminuiu quatro vezes sua biomassa (GLMM, $z = -2,66$, $P = 0.008$) e a segunda diminuiu sua biomassa 1,5 vezes no tratamento de exclusão ($z = -2,58$ e $P = 0,01$, Fig. 8A)

Coleta noturna no solo – Em geral, a comunidade noturna do solo não respondeu em abundância na exclusão dos recursos alóctones (PERMANOVA, $R^2 = 0,12$, $P = 0,328$), mas nos resultados das análises univariadas observamos que os predadores foram as únicas guildas a

decrecerem (1,4 vezes) em abundância no tratamento de exclusão (GLMM, $z = -2,37$, $P = 0.018$, Fig.5B, Tabela 2). Aqui foram coletadas também 13 famílias de aranhas, das quais Araneidae, Pisauridae, Ctenidae e Theridiidae foram as mais abundantes. Em conjunto, estas famílias não diminuíram sua abundância (PERMANOVA, $R^2 = 0.07$, $P = 0,35$), e as análises univariadas para cada uma destas famílias não mostraram diferenças significativas entre tratamentos (Fig. 6B), mas pode-se observar que Ctenidae respondeu marginalmente, decrescendo em abundância 2,2 vezes com a exclusão de presas aquáticas (GLMM, $z = -1,91$, $P = 0.057$).

A biomassa da comunidade de indivíduos coletados no solo não teve diferença na exclusão com respeito ao controle (PERMANOVA, $R^2 = 0,05$, $P = 0,655$) ao igual que a biomassa do conjunto de predadores, que não decresceu com a exclusão (PERMANOVA, $R^2 = 0,16$, $P = 0,099$, Tabela 1). As análises univariadas das quatro famílias mais abundantes não foram realizadas devido à heterocedasticidade e a grande quantidade de zeros nos dados, o que limitou os testes estatísticos disponíveis para analisar esse tipo de dados. A única família que teve dados suficientes para análises de biomassa foi Pisauridae, mas esta não diminuiu sua biomassa no tratamento de exclusão (GLMM, $z = -1,09$, $P = 0,27$, Fig. 8B)

Coleta diurna na vegetação - A comunidade diurna amostrada na vegetação manteve as suas abundâncias respectivas relativamente constantes entre os tratamentos (PERMANOVA, $R^2 = 0,07$, $P = 0,479$). Não houve efeito do tratamento de exclusão sobre a abundância dos indivíduos

das guildas tróficas desta comunidade (Tabela 1, Fig. 5C) nem sobre as famílias de aranhas de forma individual (PERMANOVA, $R^2 = 0,06$, $P = 0,323$, Fig. 6C).

A biomassa da comunidade total aumentou 2,7 vezes no tratamento de exclusão (PERMANOVA, $R^2 = 0,15$, $P = 0,023$) e as análises univariadas evidenciaram que a biomassa dos fitófagos encontrados sobre a folhagem dos arbustos foi em média 5,8 vezes maior no tratamento de exclusão (GLMM, $z = 3,66$, $P < 0,001$, Fig. 7C). Em conjunto, as famílias de predadores não diminuíram sua biomassa na exclusão de subsídios (PERMANOVA, $R^2 = 0,05$, $P = 0,493$, Fig 8C), e as análises univariadas não foram feitas devido ao pouco número de indivíduos em cada família de predador.

Coleta diurna no solo - A abundância geral dos indivíduos da serrapilheira não diminuiu com a exclusão de subsídios (PERMANOVA, $R^2 = 0,06$, $P = 0,305$) nem a sua biomassa geral (PERMANOVA, $R^2 = 0,04$, $P = 0,729$). Os indivíduos dentro de cada família foram pouco abundantes, portanto as análises univariadas não foram realizadas (Fig. 5D e Fig. 7D)

Porcentagem de C e N de presas aquáticas e terrestres na dieta dos predadores

A comunidade de artrópodes terrestres do sistema de estudo manteve as suas razões isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ constantes entre o tratamento de exclusão e o tratamento controle (MANOVA, Pillai = 0,007, $P = 0,15$), e as razões isotópicas dos predadores não tiveram diferença entre tratamentos (MANOVA, Pillai < 0,001, $P = 0,98$). Dentre as famílias de predadores que diminuíram sua abundância (Anyphaenidae, Araneidae e Theridiidae) e sua biomassa (Araneidae e Theridiidae) devido ao tratamento de exclusão, apenas a razão isotópica de Theridiidae mostrou uma significativa diferença entre tratamentos (MANOVA, Pillai = 0,15, $P = 0,046$).

Usando modelos mistos bayesianos do pacote SIAR, observamos que maior quantidade de C e N na dieta de todos os predadores da vegetação derivou de insetos aquáticos, independentemente do tratamento (Fig. 9). Em geral, os insetos aquáticos contribuíram com 85% do C e N na dieta dos predadores no controle e com 56% na exclusão. Os insetos terrestres foram utilizados em menor proporção (0,3% fitófagos e 15% onívoros no controle e 0,4% fitófagos e 44% onívoros na exclusão, Tabela 3). A família Araneidae foi a que obteve maior porcentagem de C e N dos insetos aquáticos tanto no tratamento controle (96,3%) como no tratamento de exclusão (93,5%), enquanto que Theridiidae foi a família que menos assimilou C e N dos insetos aquáticos com uma porcentagem de

46% no tratamento controle e 29,4% no tratamento de exclusão. As demais famílias de predadores assimilaram entre 46% e 51% no tratamento controle e entre 51% e 56,6% no tratamento de exclusão (Tabela 3).

Não foram observadas mudanças nos nichos isotópicos do total de predadores entre tratamentos (Fig. 10 A). Estas análises foram realizadas para predadores que habitam a vegetação, por serem mais abundantes e por terem respondido significativamente ao subsídio. A área de sobreposição do nicho do controle com o nicho da exclusão foi de 98,5%, o que demonstra que os nichos não tem diferenças entre tratamentos. Com respeito às famílias de predadores, os nichos isotópicos de Araneidae foram os que tiveram maior porcentagem de sobreposição (96%), o que indica que estas aranhas se alimentam dos mesmos recursos em ambos tratamentos (Fig. 10 C). A família com menor sobreposição dos seus nichos isotópicos com respeito aos tratamentos foi Theridiidae (42,7% (Fig. 10 E), indicando que o uso de recurso muda no tratamento de exclusão com relação ao tratamento de controle. Foi observado que a família Anyphaenidae teve grande diferença entre as áreas do nicho isotópico do controle e da exclusão, sendo esta última um subconjunto do nicho do controle. A área do nicho isotópico do tratamento de exclusão foi similar à área de sobreposição, fazendo com que toda a porcentagem de sobreposição (44,4%) corresponda à área do nicho da exclusão (Fig. 10 B). A família Sparassidae teve uma sobreposição de seus nichos de 82,8%.

Para esta família, o nicho isotópico na exclusão foi maior que no controle (Fig. 10 D).

DISCUSSÃO

Em geral, na comunidade ripária a biomassa e a abundância dos predadores que ocorrem na vegetação diminuiu devido a exclusão dos subsídios. Especificamente, a abundância de Anyphaenidae, Araneidae e Theridiidae e a biomassa de Araneidae e Theridiidae diminuiu em locais com exclusão de subsídios. No entanto, a diminuição desses grupos pode ter favorecido o forrageamento de fitófagos, uma vez que neste tratamento a biomassa deles foi maior. Predadores do solo diminuíram em abundância na exclusão de subsídios, mas nenhum táxon respondeu individualmente à exclusão. Os organismos presentes no solo deslocam-se em um ambiente estruturalmente complexo formado pela presença de serapilheira (Moore et al. 2004, Castro e Wise 2010) , onde, possivelmente, o acesso aos insetos alados torna-se restrito. Contudo, como poucos predadores reponderam a exclusão de subsídios (3 dos 26 táxons) podemos sugerir que o efeito dos subsídios em florestas tropicais é fraco, e que a alta produtividade de ambientes terrestres provê a capacidade intrínseca de sustentar grande parte de seus consumidores (McNaughton et al. 1991). Porém, observamos que, independente do tratamento, insetos aquáticos contribuem com nutrientes essenciais na dieta dos predadores mais do que os insetos

terrestres. Mas como mencionado anteriormente, a resposta individual de cada táxon de predador é diferente; observamos que apenas Araneidae obteve maior parte dos nutrientes dos insetos aquáticos. Os nossos resultados indicam que a entrada de insetos aquáticos emergentes subsidia as comunidades de predadores ripários e desencadeia uma pressão de predação sobre os insetos terrestres. Porém, este efeito é fraco já que apenas alguns táxons de predadores foram beneficiados pelo subsídio.

Apenas 11,5% dos táxons de predadores diminuíram sua abundância na exclusão de subsídios (três famílias de aranhas). Além disso, a biomassa de duas dessas três famílias de aranhas diminuiu neste tratamento. Estes resultados indicam que a entrada de subsídios aquáticos não é grande o suficiente para regular a biomassa nem a abundância do total de artrópodes terrestres. Vários estudos têm sugerido que ecossistemas altamente produtivos subsidiam ecossistemas adjacentes pouco produtivos, indicando que a diferença de produtividade entre ecossistemas adjacentes é um importante fator que determina a magnitude do efeito dos subsídios (Polis e Hurd 1995, 1996, Sanzone et al. 2003. No entanto, Marczak e Richardson (2007) demonstraram que em florestas ripárias temperadas, apesar da produtividade primária do ecossistema terrestre ser maior do que o ecossistema aquático, a abundância de insetos emergentes é maior que a dos insetos terrestres. Eles evidenciaram que esta entrada subsidia as aranhas ripárias. Em outro estudo, Marczak e colaboradores (2007) indicaram que o efeito dos subsídios é maior quando

estes entram para ecossistemas com baixo número de presas autóctones (i.e., a razão “subsídios/presas autóctones” esta relacionada positivamente com o efeito dos subsídios sobre os consumidores receptores). Em nosso sistema tropical, encontramos que os insetos aquáticos emergentes foram menos abundantes que os insetos terrestres. Florestas ripárias tropicais estão entre os ecossistemas terrestres mais produtivos, o que favorece o aumento da diversidade e abundância de espécies (McNaughton et al. 1991, Malanson 1993, Montagnini e Jordan 2005). Em geral, predadores generalistas tem interações com inúmeros tipos de presas, e no nosso sistema, observamos que eles consomem tanto presas aquáticas como terrestres. Este consumo fez com que os nutrientes dos consumidores sejam de diferentes origens (i.e., aquático e terrestre). No entanto, sugerimos que a alta produtividade secundária nas florestas ripárias tropicais permita sustentar as comunidades de predadores terrestres, fazendo com que o efeito dos subsídios sobre a abundância e biomassa de toda a comunidade (não apenas alguns táxons) seja fraco.

Dentro do grupo dos predadores ripários, aranhas das famílias Araneidae e Theridiidae, coletadas na vegetação, foram afetadas negativamente pela exclusão de subsídios. Estas aranhas se caracterizam por construir teias para a captura de presas (Foelix 2011). Nas nossas parcelas, as teias de apenas estes táxons ocuparam a maior parte do espaço de coleta e ficaram direcionadas mais frequentemente para o riacho (observação pessoal), o que facilita a captura dos insetos alados

(Blackledge 2013). Foi constatado que a abundância de aranhas da família Anyphaenidae também foi menor com a exclusão de subsídios. Os indivíduos desta família são caçadoras ativas sobre a vegetação (Dias et al. 2010), o que provavelmente permitiu capturar insetos aquáticos que pousaram nas folhas dos arbustos. Contudo, vários estudos sugeriram que o efeito dos subsídios é maior quando os predadores possuem predileção por recursos alóctones (Huxel e McCann 1998, Marczak et al. 2007). Kato e colaboradores (2003) demonstraram que a abundância de aranhas especializadas no consumo de insetos aquáticos emergentes (Tetragnathidae) foi positivamente relacionada com a entrada destes insetos. No entanto, Marczak e Richardson (2007) observaram que aranhas generalistas, como Araneidae e Linyphiidae, também podem responder aos subsídios quando a disponibilidade de presas aquáticas é maior que de presas terrestres. Como mencionado anteriormente, no nosso sistema de estudo a menor proporção de insetos aquáticos com relação a de insetos terrestres fez com que a resposta dos predadores seja limitada a poucos táxons de aranhas.

Foi observado também que predadores da vegetação potencialmente provocam efeitos em cascata em teias alimentares baseadas em plantas ("*green food webs*") por afetarem comunidades de fitófagos. Ao contrário do esperado, não foi observado efeitos nas teias alimentares baseadas em detritos ("*brown food webs*"), já que aranhas que vivem na serapilheira não afetaram comunidades de detritívoros (i.e.,

maioria onívoros, tais como baratas, grilos, besouros). Estudos atuais mostraram que predadores que ocorrem no solo podem ter efeitos *top-down* sobre a comunidade de detritívoros, afetando assim as teias alimentares “*brown*” (Zhao et al. 2013, Wu et al. 2014). Porém, estes estudos não testaram o efeito dos subsídios sobre estas teias, mas apenas o efeito da presença/ausência do predador. Efeitos de subsídios sobre teias alimentares baseadas em detritos foram observados em estudos em áreas costeiras (Polis e Hurd 1995, 1996). Recursos alóctones marinhos (i.e., matéria orgânica) são distribuídos de forma passiva, por meio das ondas do mar, e depositados na terra onde detritívoros forrageiam ativamente. Aranhas predadoras destes detritívoros são favorecidas pela maior oferta de recurso e, desse modo, são mais abundantes. Este efeito *bottom-up* mostra como subsídios marinhos são benéficos para predadores de áreas costeiras. No nosso sistema, não foi testada a entrada passiva de subsídios, mas observamos que a entrada ativa subsidia principalmente teias alimentares baseadas em plantas. Insetos aquáticos emergem e voam geralmente para localidades acima do solo (Armitage 1995), sendo capturados especialmente por predadores que habitam plantas de pequeno, médio e grande porte. Estes predadores, por sua vez, exercem efeitos negativos sobre os consumidores primários da vegetação, que são principalmente fitófagos. Acreditamos que a natureza do subsídio (i.e. fluxo ativo ou passivo) provavelmente direciona o efeito da entrada dos subsídios sobre as teias alimentares receptoras. Estudos comparando efeitos de

subsídios em teias alimentares “*green*” vs, teias alimentares “*brown*” são escassos para a interface entre ecossistema aquático e terrestre, e pode ser tema importante para futuras investigações.

Nossos resultados sugerem que a pressão de predação foi direcionada aos fitófagos, uma vez que as aranhas que ocorrem sobre a vegetação foram afetadas pelos subsídios. Este resultado sustenta a nossa predição de que insetos aquáticos emergentes têm efeitos indiretos sobre os insetos terrestres, por meio de uma competição aparente. A competição aparente ocorre quando duas presas que compartilham um mesmo predador interagem negativamente entre elas, através de uma interação indireta mediada pelo predador (Holt 1977, 1984). Observamos que tanto insetos aquáticos emergentes como insetos terrestres foram consumidos por aranhas. Insetos terrestres, por sua vez, foram os mais afetados pela pressão de predação, indicando que provavelmente a competição aparente entre ambas presas é assimétrica (i.e. efeitos indiretos mais fortes sobre uma presa) (Bonsall e Hassell 1997, Chaneton e Bonsall 2000, Van Veen et al. 2006). O efeito dos predadores sobre os subsídios não foi testado neste estudo. Porém, insetos emergentes se originam em ecossistemas aquáticos onde predadores registrados no nosso sistema têm pouco acesso. Portanto, é provável que os predadores estejam utilizando insetos aquáticos sem afetar a taxa de regeneração destes insetos (i.e. *donor control subsidies*) (Polis et al. 1997). Por outro lado, observamos que insetos fitófagos aumentaram sua biomassa no tratamento de exclusão,

onde aranhas foram menos abundantes. Estudos recentes evidenciaram que o risco de predação envolve uma mudança nas atividades dos fitófagos sobre as plantas (Sendoya et al. 2009, Romero et al. 2011, Rypstra e Buddle 2013). Na presença de predadores, o tempo de forrageamento dos fitófagos pode ser diminuído devido ao risco de predação (Romero et al. 2011). Além disso, foi demonstrado também que a presença das teias de aranhas faz com que fitófagos diminuam o forrageamento sobre as plantas (Rypstra e Buddle 2013). Deste modo, sugerimos que em áreas onde predadores são menos abundantes (i.e. onde predadores são menos subsidiados pela entrada de insetos aquáticos), o menor risco de predação aumente o tempo de forrageio dos fitófagos e, desse modo, aumente a biomassa dos indivíduos.

Os nossos resultados de abundância e biomassa mostram que apenas alguns táxons de predadores responderam ao subsídio. Porém, observamos que insetos aquáticos são a principal fonte de nutrientes como C e N para as aranhas ripárias. Estes elementos são importantes na ciclagem de nutrientes que permite sua utilização por outros níveis tróficos do ecossistema (e.g. plantas, herbívoros) (Chapin III et al. 2011). Evidências empíricas mostram que a comunidade de aranhas ripárias utilizam grandes proporções de insetos aquáticos emergentes na sua dieta (Collier et al. 2002, Sanzone et al. 2003, Akamatsu et al. 2003). Muehlbauer e colaboradores (2014) mostraram que, embora insetos aquáticos emergentes podem se deslocar muitos metros além das margens dos

riachos, a maior abundância deles é encontrada em áreas próximas às margens do rio, contribuindo com a disponibilidade de presas na área. Deste modo, a grande abundância de presas nestas áreas atrai predadores generalistas (Muehlbauer et al. 2014). Observamos que em áreas de exclusão de insetos aquáticos emergentes, os predadores são menos subsidiados e, desse modo, a proporção de C e N contribuído por insetos aquáticos decresce, porém esta proporção continua sendo maior que a dos insetos terrestres (Tabela 3). Isto indica que em locais com menor disponibilidade de presas aquáticas, as aranhas consumam mais insetos terrestres. Dentro dos táxons das aranhas que responderam aos subsídios (i.e., aranhas da vegetação), a família Theridiidae foi a única que utilizou maior proporção de insetos terrestres na sua dieta e mudou grandemente a porcentagem de contribuição destes na área de exclusão (de 46% e 29% de insetos aquáticos no controle e na exclusão, respectivamente). A família Araneidae foi a mais abundante entre os predadores ripários. Indivíduos desta família adquiriram mais do 93% de C e N de insetos aquáticos em ambos tratamentos. Outras famílias também receberam maior proporção de C e N de insetos aquáticos comparado com insetos terrestres. Estes resultados indicam que embora a disponibilidade de insetos aquáticos seja menor em áreas de exclusão, a maioria dos predadores utilizam principalmente insetos aquáticos como fonte de C e N. Talvez esta grande predação de insetos aquáticos emergentes se deva à fácil captura deles por médio das teias de aranha (Olive 1980, Blackledge 2013). Novamente,

indicamos que esta contribuição dos subsídios às áreas ripárias provoca fortes efeitos sobre as teias alimentares baseadas em plantas (“*green food webs*”) já que aranhas da vegetação foram as mais afetadas pela exclusão de subsídios.

Embora os predadores tenham mudado a utilização de insetos aquáticos emergentes no tratamento de exclusão (i.e., maior consumo de insetos terrestres com relação ao controle), os nichos tróficos deles não foram diferentes entre os tratamentos. Portanto, predadores que ocorrem no tratamento de exclusão continuam utilizando os mesmos tipos de recursos que os predadores do tratamento controle. Assim, embora a abundância de insetos aquáticos diminua na exclusão, estes ainda fazem parte do conjunto de recursos disponíveis para a utilização potencial dos predadores. No entanto, observamos que os táxons de predadores que utilizaram insetos aquáticos e terrestres em uma proporção similar (Anyphaenidae e Sparassidae) e os que utilizaram maior proporção de insetos terrestres (Theridiidae) mudaram seu nicho trófico na exclusão de subsídios. Bearhop e colaboradores (2004) indicaram que o tamanho do nicho trófico depende da variabilidade isotópica e da variação dos níveis tróficos das presas, assim como do trecho geográfico dos consumidores (e.g. diferentes habitats). No nosso sistema, presas terrestres foram fitófagos, detritívoros e onívoros, e o número de táxons terrestres foi muito maior do que de presas aquáticas (Apêndice 1 e Apêndice 2). Esta variação provavelmente provoca a mudança dos nichos isotópicos quando os

subsídios são escassos. Por outro lado, Araneidae teve maior dependência por insetos aquáticos, o que fez com que o nicho trófico desta família fosse similar em ambos tratamentos. Tendo em conta estes resultados, sugerimos que a entrada de subsídios em áreas ripárias ajude a estabilizar os nichos tróficos dos consumidores receptores. Estudos dos efeitos dos subsídios sobre os nichos tróficos dos consumidores receptores são escassos, especialmente em ecossistemas terrestres, e poderiam trazer resultados importantes para melhorar nossa compreensão da dinâmica trófica destas comunidades.

Conclusões

Insetos aquáticos emergentes subsidiam comunidades de predadores ripários em florestas tropicais. Porém, o efeito destes subsídios é fraco já que uma pequena parcela de predadores foi afetada. Os consumidores primários da vegetação (i.e. fitófagos) foram afetados pela pressão de predação dos predadores subsidiados. Sugerimos que teias alimentares baseadas em plantas (*“green food webs”*) respondem mais fortemente à entrada destes subsídios. Observamos que aranhas construtoras de teias foram os predadores mais abundantes na área de estudo. Isto sugere que, em comparação com insetos predadores e aranhas corredoras, a construção de teias proporciona um método eficaz para capturar a variedade de presas presentes nas zonas ripárias. Além disso, aranhas de teia são localizadas geralmente em alturas acima do solo (e.g., sobre plantas), onde insetos aquáticos voadores são mais

abundantes. Com estes resultados podemos concluir que, a alta heterogeneidade dos ecossistemas tropicais provavelmente dilui os efeitos dos subsídios sobre comunidade de artrópodes ripários, e que estudos individuais para cada táxon de predador ajudaria a entender melhor as consequências dos subsídios nas teias alimentares tropicais. Porém, acreditamos que os subsídios ajudam a estabilizar os nichos tróficos dos predadores que tem alta dependência por estes subsídios. No entanto, os predadores com menos dependência podem mudar os seus nichos tróficos quando os subsídios são limitados.

LITERATURA CITADA

- Akamatsu, F.; Toda, H. e Okino, T. 2004. Food source of riparian spiders analyzed by using stable isotope ratios. *Ecological Research* 19: 655-662
- Anderson, W. B. e Polis, G. A. 1999. Nutrient fluxes from water to land: seabirds affect plant nutrient status on Gulf of California islands. *Oecologia* 118: 324-332
- Armitage, P. D. 1995. Behaviour and ecology of adults. *In* The Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges (eds. Armitage, P. D.; Cranston, P. S. e Pinder, L. C. V.) Chapman & Hall, London.
- Atlas, W. I.; Palen, W. J.; Courcelles, D. M.; Munshaw, R. G. e Monteith, Z. L. 2013. Dependence of stream predators on terrestrial prey fluxes: food web responses to subsidized predation. *Ecosphere* 4 (6): 1-16

- Ballinger, A. e Lake, P. S. 2006. Energy and nutrient fluxes from rivers streams into terrestrial food webs. *Marine and Freshwater Research* 57: 15-28
- Barrett, K.; Anderson, W. B.; Wait, D. A.; Grismer, L. L.; Polis, G. A. e Rose, M. D. 2005. Marine subsidies alter the diet and abundance of insular and coastal lizard populations. *Oikos* 109: 145-153
- Bates, D.; Maechler, M. e Bolker, B. 2013. lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999999-2. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>
- Baxter, C. V., Fausch, K. D. & Saunders, C. 2005. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshwater Biology* 50: 201-220
- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldrons, S., Fuller, R. A. e MacLeod, H. 2004. Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73: 1007 – 1012
- Blackledge, T. A. 2013. Spider Silk: Molecular structure and function in webs. *In Spider Ecophysiology* (Wolfgang Nentwig, ed.) Springer, Berlin
- Bonsall, M. B. e Hassell, M. P. 1997. Apparent competition structures ecological assemblages. *Nature* 388: 371 – 373
- Cadenasso, M. L.; Pickett, S. T. A.; Weathers, K. C. e Jones, C. G. 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience* 53(8): 750-758
- Callaway, D. S. & Hastings, A. 2002. Consumer movement through differentially subsidized habitats creates a spatial food web with unexpected results. *Ecology Letters* 5: 329-332

- Castro, A. e Wise, D. H. 2010. Influence of fallen coarse woody debris on the diversity and community structure of forest-floor spiders (Arachnida: Araneae). *Forest Ecology and Management* 260: 2088-2101
- Chan, E.; Zhang, Y. e Dudgeon, D. 2007. Contribution of adult aquatic insects to riparian prey availability along tropical forest streams. *Marine and Freshwater Research* 58: 725-732
- Chaneton, E. J. e Bonsall, M. B. 2000. Enemy-Mediated apparent competition: Empirical patterns and the evidence. *Oikos* 88(2): 380 – 394
- Chapin, III, F. S.; Matson, P. A. e Vitousek, P. M. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Second Edition. Springer, New York
- Collier, K. J.; Bury, S. e Gibbs, M. 2002. A stable isotope study of linkages between stream and terrestrial food webs through spider predation. *Freshwater Biology* 47: 1651-1659
- Dias, S. C.; Carvalho, L. S.; Bonaldo, A. B. e Brescovit, A. D. 2010. Refining the establishment of guilds in Neotropical spiders (Arachnida: Araneae). *Journal of Natural History* 44(3-4): 219-239
- Eggert, S. L. e Wallace, J. B. 2007. Wood biofilm as a food resource for stream detritivores. *Limnol. Oceanogr.* 52 (3), pp. 1239-1245
- Foelix, R. F. 2011. *Biology of spiders*. Oxford University Press. New York
- Fournier, D. A.; Skaug, H. J.; Ancheta, J.; Ianelli, J.; Magnusson, A.; Maunder, M.; Nielsen, A. e Sibert, J. 2012. “AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear model”. *Optim. Methods Softw.* 27:233-249

- Fukui, D.; Murakami, M.; Nakano, S. e Aoi, T. 2006. Effect of emergent aquatic insects on bat foraging in a riparian forest. *Journal of Animal Ecology* 75: 1252-1258
- Giroux, M. A.; Berteaux, D.; Lecomte, N.; Gauthier, G.; Szor, G. e Bêty, J. 2012. Benefiting from a migratory prey: spatio-temporal patterns in allochthonous subsidization of an arctic predator. *Journal of Animal Ecology* 81: 533-542
- Henschel, J. R., Mahsberg, D. e Stumpf, H. 2001. Allochthonous aquatic insects increase predation and decrease herbivory in river shore food webs. *Oikos* 93: 429-438
- Hilderbrand, G. V.; Schwartz, C. C.; Robbins, C. T.; Jacoby, M. E.; Hanley, T. A.; Arthur, S. M. e Servheen, C. 1999. The importance of meat, particularly salmon, to body size, population productivity, and conservation of North American brown bears. *Can. J. Zool.* 77: 132-138
- Holt, R. D. 1977. Predation, Apparent Competition, and the Structure of Prey Communities. *Theoretical Population Biology* 12 (2): 197-229
- Holt, R. D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *The American Naturalist* 124(3): 377-406
- Huxel, G. R. e McCann, K. 1998. Food web stability: The influence of trophic flows across habitats. *The American Naturalist* 152(3): 460-469
- Inoue, M., Sakamoto, S. e Kikuchi, S. 2013. Terrestrial prey inputs to streams bordered by deciduous broadleaved forest, conifer plantations and clear-cut sites in southwestern Japan: effects on the abundance of red-spotted masu salmon. *Ecology of Freshwater Fish* 22: 335-347

- Iwata, T., Nakano, S. e Murakami, M. 2003. Stream meanders increase insectivorous bird abundance in riparian deciduous forests. *Ecography* 26: 325-337
- Jackson, A. L.; Inger, R.; Parnell, A. C. e Bearhop, S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80: 595-602
- Jonsson, M. e Wardle, D. 2009. The influence of freshwater-lake subsidies on invertebrates occupying terrestrial vegetation. *Acta Oecologica* 35: 698-704
- Kato, C.; Iwata, T.; Nakano, S. e Kishi, D. 2003. Dynamics of aquatic insect flux affects distribution of riparian web-building spiders. *Oikos* 103: 113-120
- Knight, T. M.; McCoy, M. W.; Chase, J. M.; McCoy, K. A. e Holt, R. D. 2005. Trophic cascades across ecosystems. *Nature* 437: 880-883
- Kraus, J. M., Pletcher, L. T. e Vonesh, J. R. 2011. Variation in active and passive resource inputs to experimental pools: mechanisms and possible consequences for food webs. *Freshwater Biology* 56: 491-502
- Layman, C. A.; Arrington, D. A.; Montaña, C. G. e Post, D. M. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* 88(1): 42 - 48
- Leitão-Filho, H. L. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. In *História Natural da Serra do Japi* (Morellato, L. P. C., ed.), Editora UNICAMP, Campinas, pp. 40-62
- Leroux, S. J. e Loreau, M. 2008. Subsidy hypothesis and strength of trophic cascades across ecosystems. *Ecology Letters* 11: 1147-1156

- Malanson, G. P. 1993. Riparian Landscape. Cambridge University Press. Cambridge
- Marczak, L. B. e Richardson, J. S. 2007. Spiders and subsidies: results from the riparian zone of a coastal temperate rainforest. *Journal of Animal Ecology* 76: 687-694
- Marczak, L. B. e Richardson, J. S. 2008. Growth and development rates in a riparian spider are altered by asynchrony between the timing and amount of a resource subsidy. *Oecologia* 156: 249-258
- Marczak, L. B.; Thompson, R. M. e Richardson, L. S. 2007. Meta-analysis: Trophic level, Habitat, and productivity shape the food web effects of resource subsidies. *Ecology* 88(1): 140-148
- Martinelli, L. A.; Ometto, J. P. H. B.; Ferraz, E. S.; Victoria, R. L.; de Camargo, P. B. e Moreira, M. Z. 2009. Desvendando questões ambientais com isótopos estáveis. Oficina de textos. São Paulo, Brasil.
- McNaughton, S. J.; Oesterheld, M.; Frank, D. A. e Williams, K. J. 1991. Primary and secondary production in terrestrial ecosystems. *In* Comparative Analyses of Ecosystems (eds. Jonathan Cole, Gary Lovett e Stuart Findlay). Springer-Verlag, New York.
- Montagnini, F. e Jordan, C. F. 2005. Tropical Forest Ecology: The basis for conservation and management. Springer Berlin, Germany
- Moore, J. C., Berlow, E. L., Coleman, D. C., de Ruiter, P. C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N. C., McCann, K. S., Melville, K., Morin, P. J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A. D., Post, D. M., Sabo, J. L., Scow, K. M., Vanni, M. J. e Wall, D. H. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7:584-600

- Muehlbauer, J. D.; Collins, S. F.; Doyle, M. W. e Tockner, K. 2014. How wide is a stream? Spatial extent of the potential “stream signature” in terrestrial food webs using meta-analysis. *Ecology* 95(1): 44-55
- Murakami, M. e Nakano, S. 2002. Indirect effect of aquatic insect emergence on a terrestrial insect population through by birds predation. *Ecology Letters* 5: 333-337
- Nakano, S. e Murakami, M. 2001. Reciprocal subsidies: Dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *PNAS* 98 (1): 166-170
- Nakano, S., Miyasaka, H. e Kuhara, N. 1999. Terrestrial-aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. *Ecology* 80 (7): 2435-2441
- Newsome, S. D.; Martinez del Rio, C.; Bearhop, S. e Phillips, D. L. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5(8): 429 - 436
- Oksanen, J.; Blanchet, F.G.; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P. R.; O'Hara, R. B.; Simpson, G. L.; Solymos, P.; Stevens, M. H. H. e Wagner, H. 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-8. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olive, C. W. 1980. Foraging specialization in orb-weaving spiders. *Ecology* 61(5):1133-1144
- Paetzold, A.; Schubert, C. e Tockner, K. 2005. Aquatic terrestrial linkages along a braided-river: Riparian arthropods feeding on aquatic insects. *Ecosystems* 8: 748-759
- Parnell, A. C.; Inger, R.; Bearhop, S. e Jackson, A. L. 2010. Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLoS ONE* 5(3): e9672. doi:10.1371/journal.pone.0009672

- Peterson, B. e Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 293-320
- Polis, G. A. e Hurd, S. D. 1995. Extraordinarily high spider densities on islands: Flow of energy from the marine to terrestrial food webs and the absence of predation. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 92: 4382-4386
- Polis, G. A. e Hurd, S. D. 1996. Linking Marine and Terrestrial Food Webs: Allochthonous Input from the Ocean Supports High Secondary Productivity on Small Islands and Coastal Land Communities. *The American Naturalist* 147 (3): 396-423
- Polis, G. A., Anderson, W. B. e Holt, R. D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 289-316
- Richardson, J. S. 1992. Food, microhabitat, or both? Macroinvertebrate use of leaf accumulations in montane stream. *Freshwater Biology* 27: 169-176
- Richardson, J. S., Zhang, Y. e Marczak, L. B. 2010. Resource subsidies across the land-freshwater interface and responses in recipient communities. *River. Res. Applic.* 26: 55-66
- Romero, G. Q.; Antiqueira, P. A. P. e Koricheva, J. 2011. A Meta-Analysis of Predation Risk Effects on Pollinator Behaviour. *PLoS ONE* 6(6): e20689. doi:10.1371/journal.pone.0020689
- Rypstra, A. L. e Buddle, C. M. 2013. Spider silk reduces insect herbivory. *Biology Letters* 9: 20120948. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2012.0948>
- Sabo, J. L. e Power, M. E. 2002. River-watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey. *Ecology* 83 (7): 1860-1869

- Sanzone, D. M.; Meyer, J. L.; Marti, E.; Gardiner, E. P.; Tank, J. L. e Grimm, N. B. 2003. Carbon and nitrogen transfer from a desert stream to riparian predators. *Oecologia* 134: 238-250
- Sendoya, S. F.; Freitas, A. V. L. e Oliveira, P. S. 2009. Egg-Laying Butterflies Distinguish Predaceous Ants by Sight. *The American Naturalist* 174(1): 134-140
- Silveira Pinto, H. 1992. Clima da Serra do Japi. In *História Natural da Serra do Japi* (Morellato, L.P.C., ed.). Editora UNICAMP, Campinas, pp. 30-39
- Skaug, H.; Fournier, D.; Nielsen, A.; Magnusson, A. e Bolker, B. 2013. Generalized Linear Mixed Models using AD Model Builder. R package version 0.7.7
- Van Veen, F. J. F.; Morris, R. J. e Godfray, C. J. 2006. Apparent competition, quantitative food webs, and the structure of phytophagous insect communities. *Annual Review of Entomology* 51: 187 - 208
- Vannote, R. L.; Minshall, G. W.; Cummins, K. W.; Sedell, J. R. e Cushing, C. E. 1980. The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 130-137
- Wu, X., Zhang, C., Griffin, J. N. e Sun, S. 2014. The brown-world role of insectivores: Frogs reduce plant growth by suppressing detritivores in an alpine meadow. *Basic and Applied Ecology* 15:66-74
- Zhao, C., Griffin, J. N. Wu, X. e Sun, S. 2013. Predatory beetles facilitate plant growth by driving earthworms to lower soil layers. *Journal of Animal Ecology* 82:749-758

Tabelas e Figuras

Tabela 1. Resultados das análises univariadas (GLMM) comparando as abundâncias e biomassas dos predadores e das presas terrestres no tratamento de exclusão de acordo com o período do dia e com o substrato habitado.

Guildas tróficas	Abundância		Biomassa	
	z	P	z	P
Período noturno, vegetação				
Predadores	-3,84	<0,001	2,23	0,025
Fitófagos	-0,08	0,930	1,90	0,058
Onívoros	-0,59	0,549	-1,77	0,077
Período noturno, solo				
Predadores	-2,37	0,018	-1,91	0,056
Fitófagos	0,53	0,590	-	-
Onívoros	0,50	0,620	-0,72	0,470
Período diurno, vegetação				
Predadores	0,12	0,910	1,17	0,240
Fitófagos	-1,64	0,100	3,66	<0,001
Onívoros	-0,19	0,850	0,16	0,870
Período diurno, solo				
Predadores	1,45	0,148	-	-
Fitófagos	-	-	-	-
Onívoros	0,78	0,432	-	-

Tabela 2. Resultado das análises univariadas (GLMM) das famílias de aranhas mais abundantes no período noturno sobre a vegetação e sobre o solo.

Aranhas	Abundância		Biomassa	
	z	P	z	P
Período noturno, vegetação				
Anyphaenidae	-1,97	0,048	-1,12	0,262
Araneidae	-1,97	0,048	-2,58	0,009
Theridiidae	-2,13	0,033	-2,59	0,009
Período noturno, solo				
Araneidae	0	0,999	-	-
Ctenidae	-1,91	0,057	-	-
Pisauridae	-0,52	0,602	-1,09	0,270
Theridiidae	-1,35	0,180	-	-

Tabela 3. Porcentagem de utilização de insetos terrestres e insetos aquáticos na dieta do total de predadores e das famílias de aranhas mais abundantes na área de estudo, coletadas sobre a vegetação. Entre parêntesis $\pm$ 95% IC

Predadores	% de presas na dieta					
	Fitófagos		Onívoros		Insetos aquáticos	
	<i>controle</i>	<i>exclusão</i>	<i>controle</i>	<i>exclusão</i>	<i>controle</i>	<i>exclusão</i>
TOTAL	0,3 (0-0,01)	0,4 (0-0,01)	15 (0-0,15)	44 (0-0,29)	85 (0,84-0,9)	56 (0,71-1)
Anyphaenidae	18 (0,01-0,33)	13 (0-0,27)	36 (0,1-0,6)	36 (0,1-0,57)	46 (0,21-0,8)	51 (0,28-0,8)
Araneidae	0,4 (0-0,01)	0,5 (0-0,01)	3 (0-0,1)	6 (0-0,26)	96 (0,9-1)	94 (0,09-0,2)
Sparassidae	4 (0-0,11)	5 (0-0,12)	45 (0,2-0,68)	39 (0,1-0,65)	51 (0,27-0,7)	56,5 (0,3-0,86)
Theridiidae	1,9 (0-0,05)	4 (0-0,12)	52 (0,18-0,8)	66 (0,38-0,9)	46 (0,14-0,8)	29 (0,01-0,5)

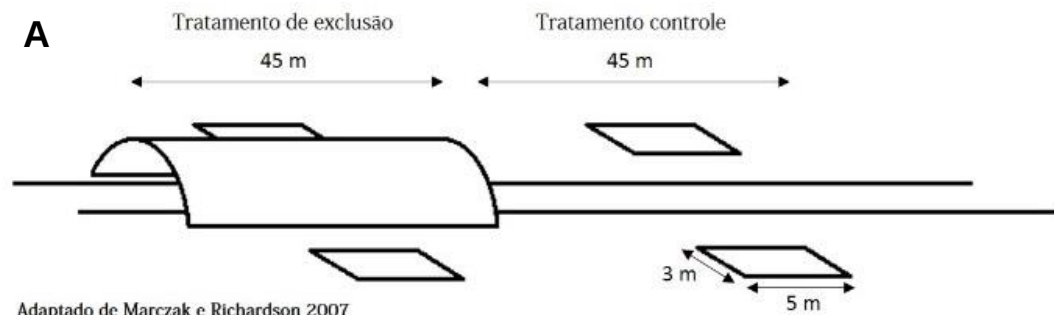


Fig. 3. (A) Esquema de um bloco mostrando o tratamento de exclusão de subsídios e o controle. Cada porção/tratamento tem 45 metros de comprimento sobre o riacho, e as coletas foram feitas dentro de parcelas de 5x3 metros estabelecidas na região mediana dentro de cada tratamento. (B) Tratamento de exclusão onde se observa a estrutura plástica sobre o riacho que impede a saída dos insetos aquáticos adultos. (C) Foto que ilustra o tratamento de controle representado pelo riacho aberto.

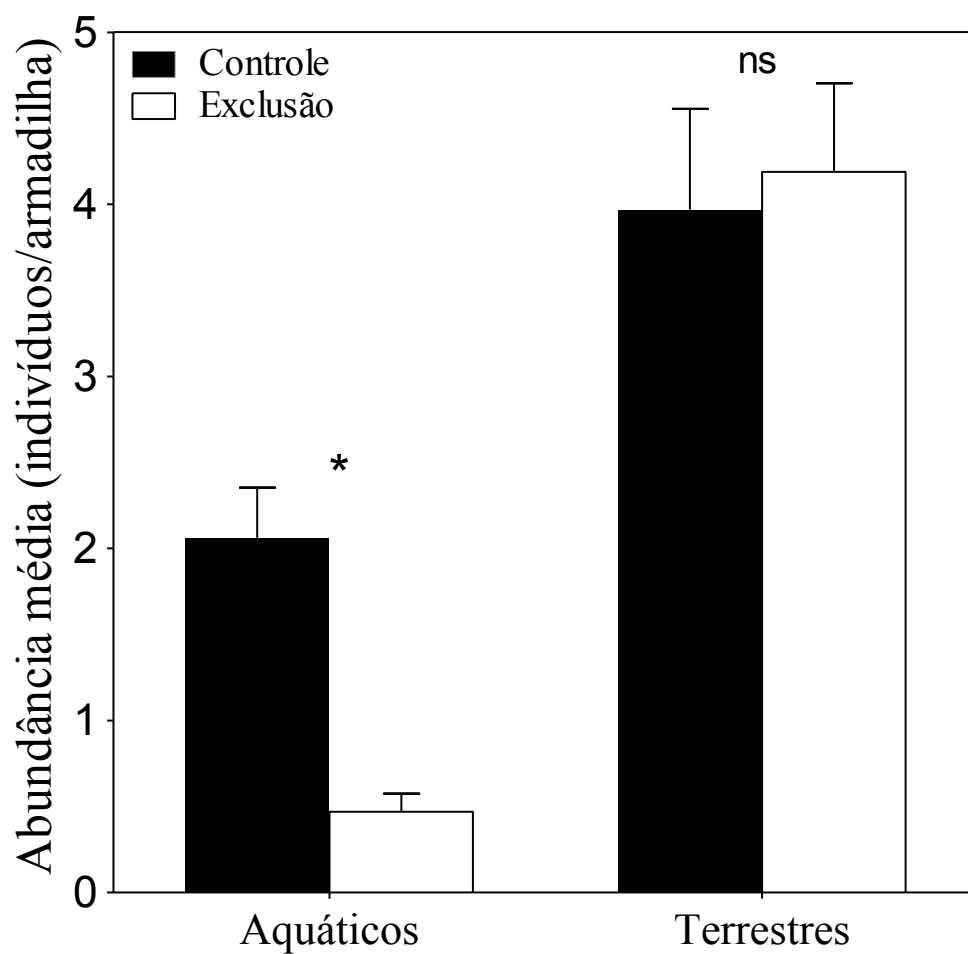


Fig. 4. Abundância média (± 1 EP) de indivíduos de artrópodes capturados nas armadilhas adesivas (* significa diferença estatística $P < 0.05$, ANOVA; **ns** indica resultados não significativos)

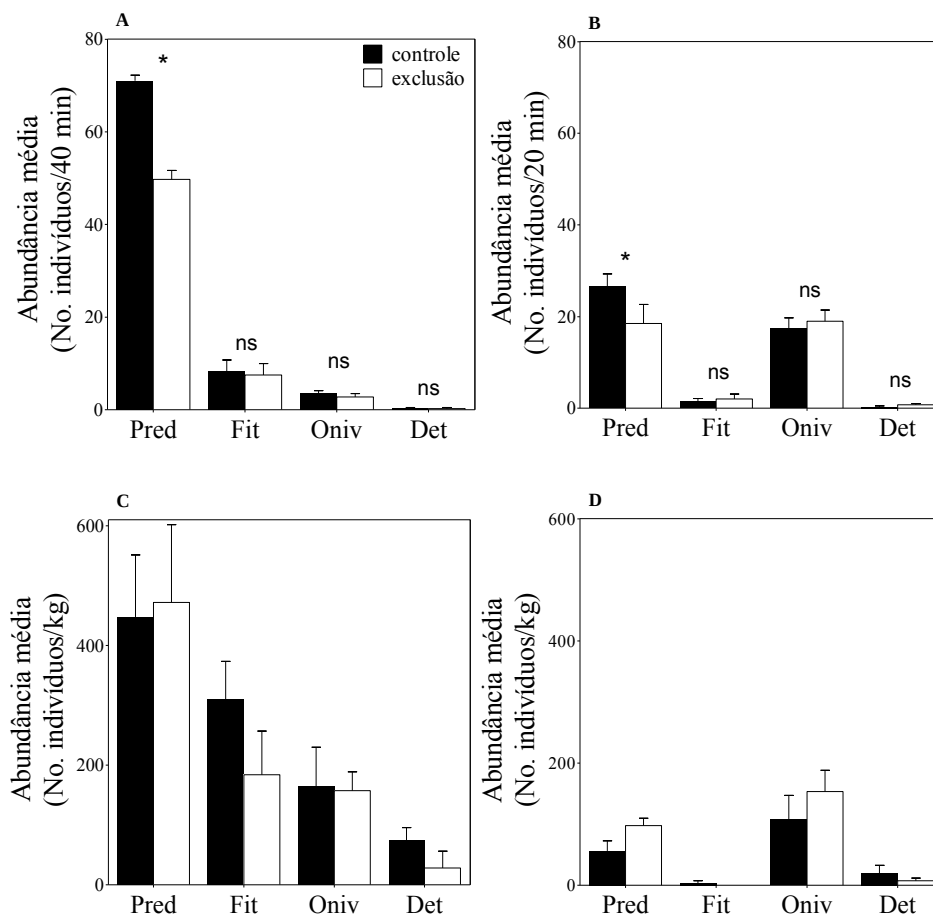


Fig. 5. Abundância média (± 1 EP) dos predadores e presas terrestres coletados **(A)** a noite sobre a vegetação e **(B)** a noite sobre o solo, **(C)** durante o dia sobre a vegetação e **(D)** durante o dia sobre o solo (* significa diferença estatística $P < 0.05$, GLMM, ns indica resultados não significativos). Pred = predadores, Fit = fitófagos, Oniv = onívoros, Det = detritívoros

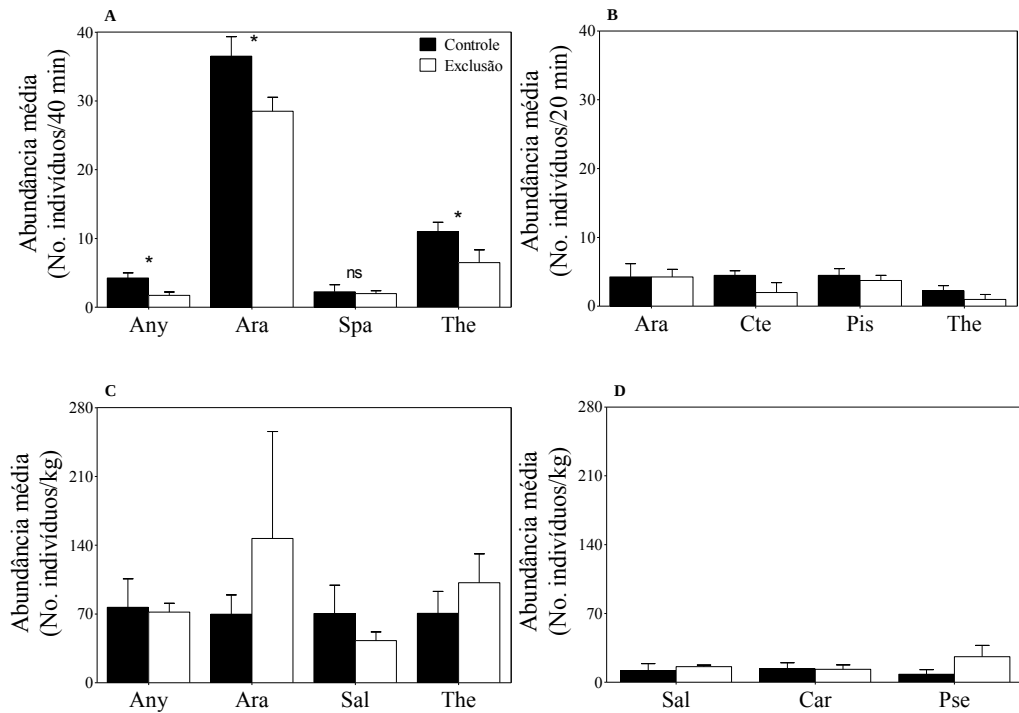


Fig. 6. Abundância média ($\pm$ EP) das famílias de aranhas mais abundantes no sistema de estudo coletadas durante a noite sobre **(A)** a vegetação e **(B)** sobre o solo e, durante o dia sobre **(C)** a vegetação e **(D)** sobre o solo (* significa diferença estatística $P < 0.05$, GLMM, ns indica resultados não significativos). Any=Anyphaenidae, Ara=Araneidae, Spa=Sparassidae, The=Theridiidae, Cte=Ctenidae, Pis=Pisauridae, Sal=Salticidae, Car=Carabidae, Pse=Pseudoscorpiones

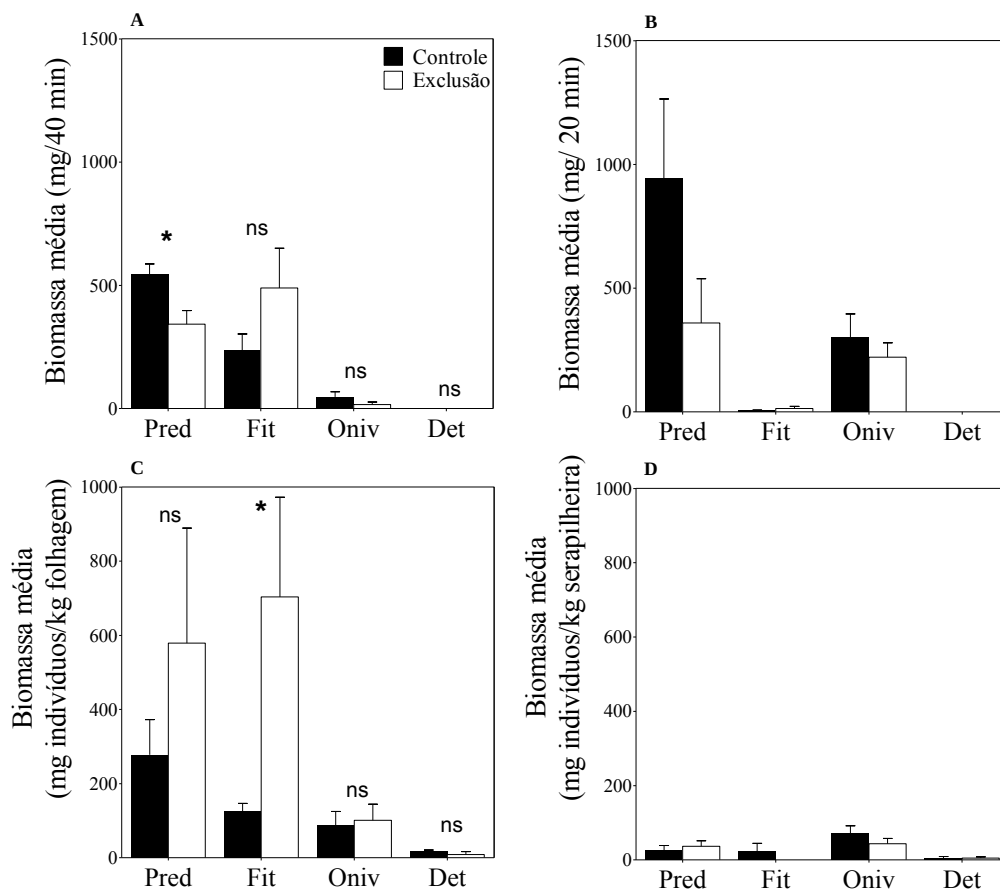


Fig. 7. Biomassa média (± 1 EP) dos predadores e presas terrestres coletados (A) a noite sobre a vegetação e (B) a noite sobre o solo, (C) durante o dia sobre a vegetação e (D) durante o dia sobre o solo (* significa diferença estatística $P < 0.05$, GLMM, ns indica resultados não significativos). Pred = predadores, Fit= fitófagos, Oniv = onívoros, Det = detritívoros

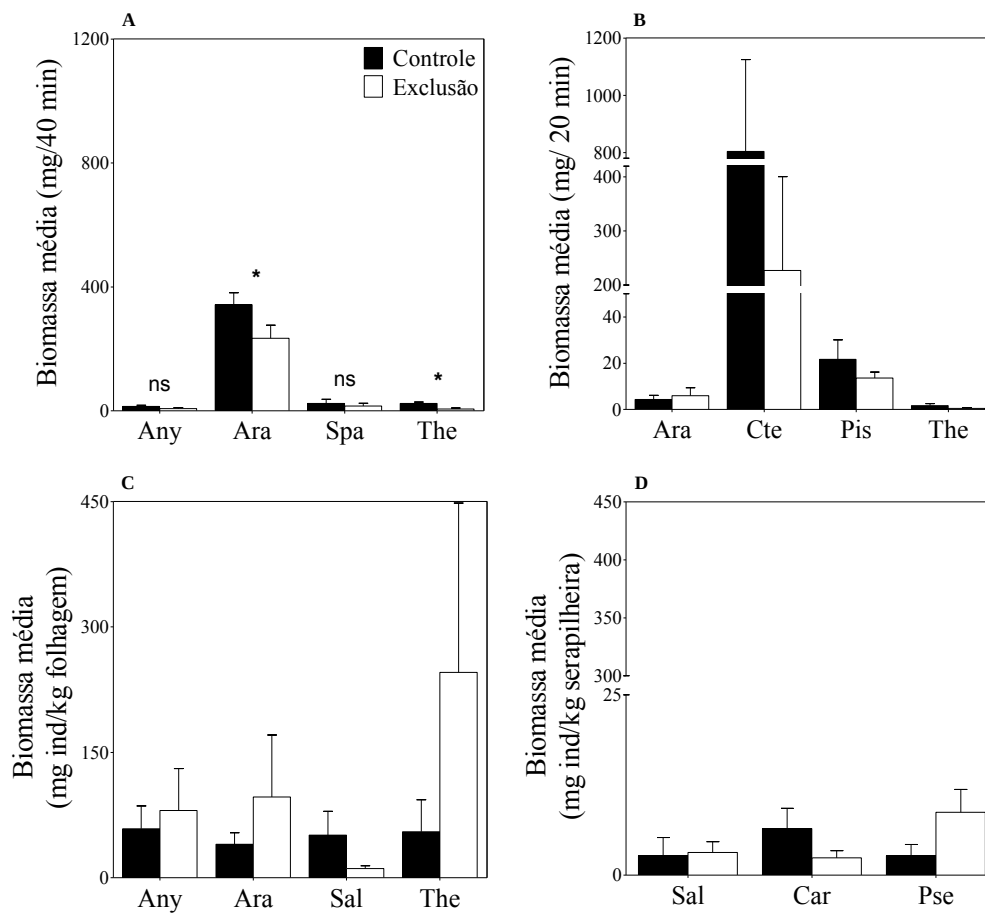


Fig. 8. Biomassa média ($\pm$ EP) das famílias de aranhas mais abundantes no sistema de estudo coletadas durante a noite sobre (A) a vegetação e (B) sobre o solo e, durante o dia sobre (C) a vegetação e (D) sobre o solo (* significa diferença estatística $P < 0.05$, GLMM, ns indica resultados não significativos). Any=Anyphaenidae, Ara=Araneidae, Spa=Sparassidae, The=Theridiidae, Cte=Ctenidae, Pis= Pisauridae, Sal=Salticidae, Car=Carabidae, Pse=Pseudoscorpionida

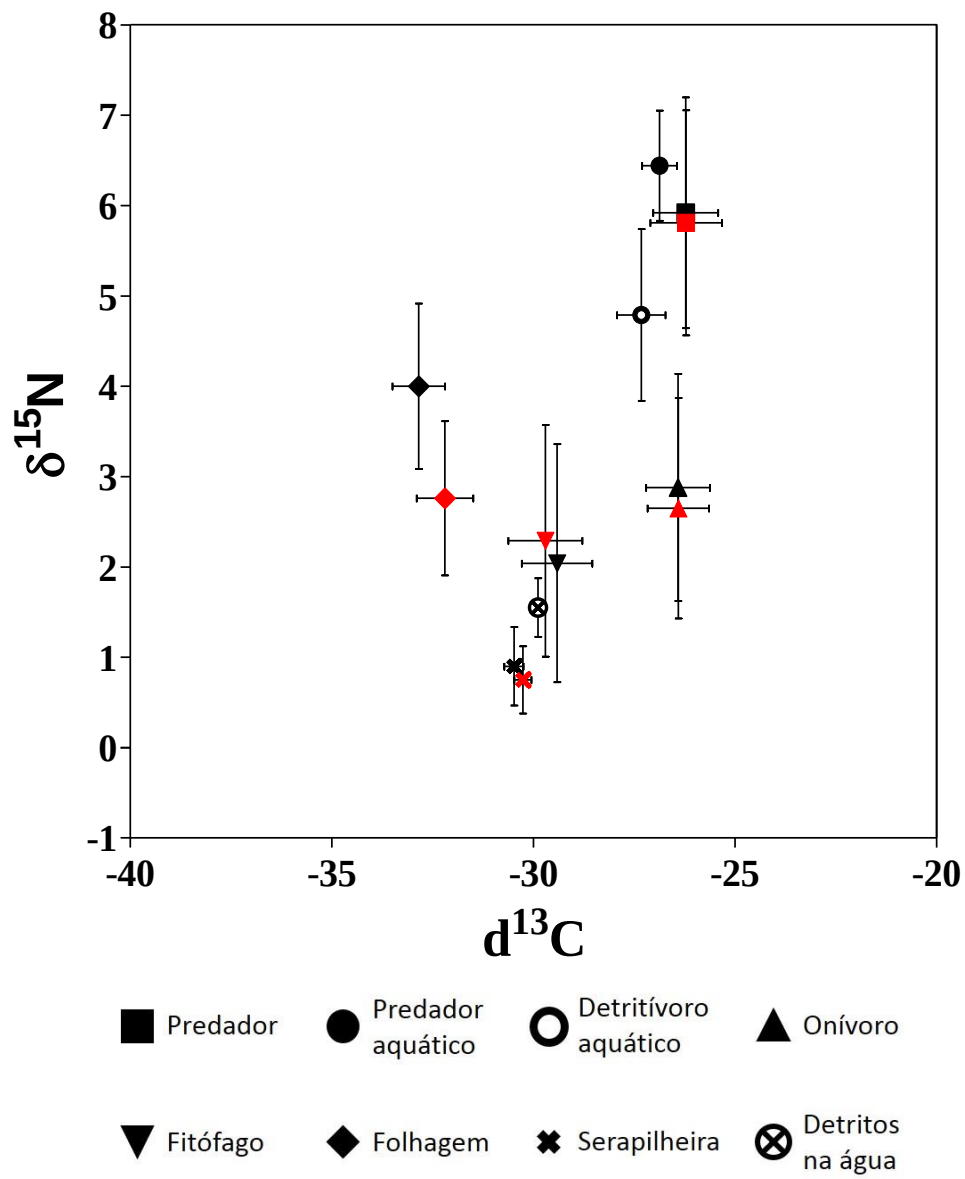


Fig. 9. Abundância natural de $\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$ (Média $\pm$ EP) dos organismos no tratamento de controle (símbolos pretos) e no tratamento de exclusão (símbolos vermelhos). *Nota:* Detritos na água são folhas secas de plantas terrestres que caem na água.

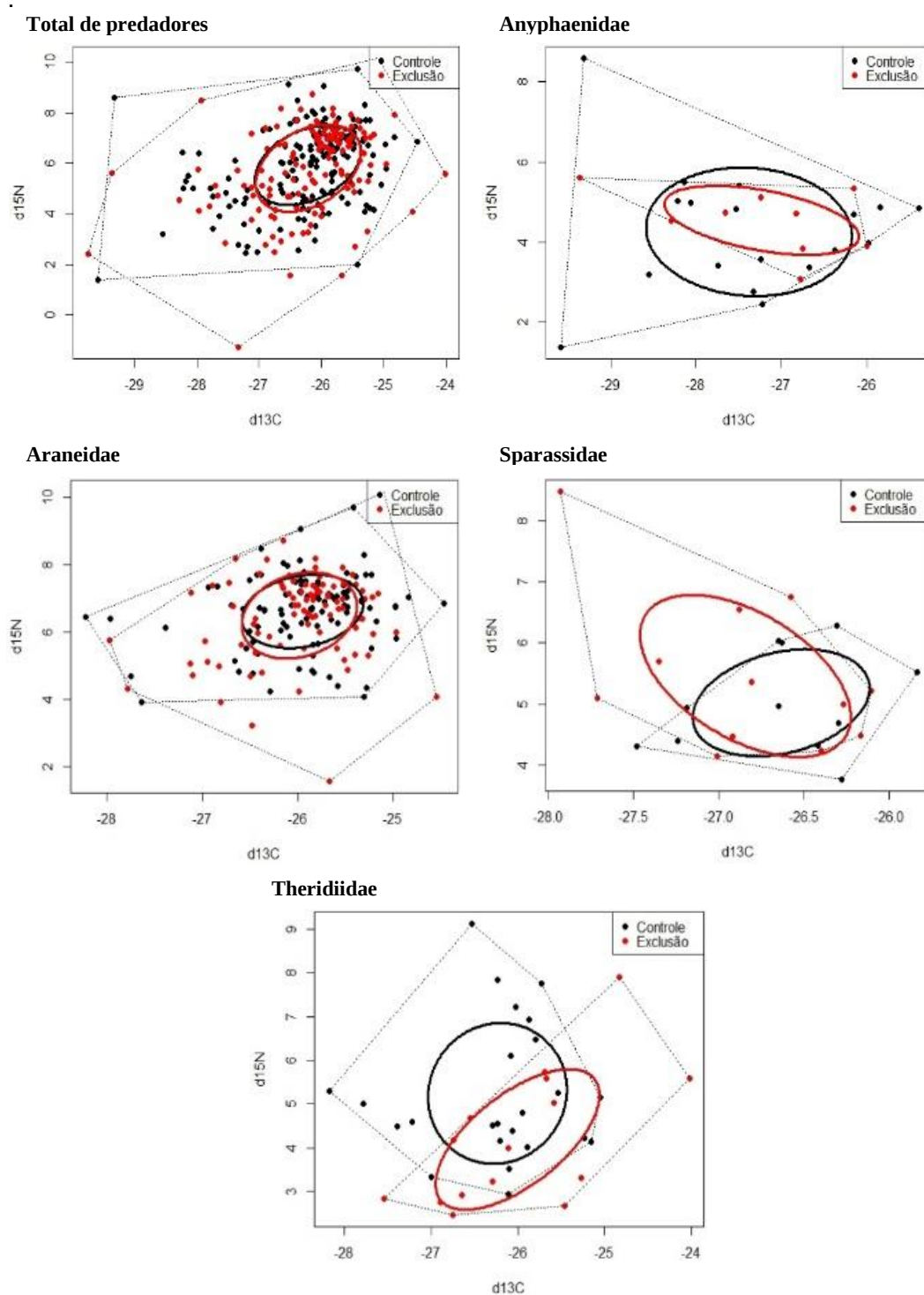


Fig. 10. Comparação dos nichos isotópicos de predadores subsidiados (Controle) e pouco subsidiados (Exclusão). As elipses representam a largura dos nichos isotópicos (40% dos dados) e a envoltória convexa (linha pontilhada) representa o total de dados da comunidade. Famílias mais abundantes são representadas neste gráfico

APÊNDICES

Apêndice 1. Táxons de artrópodes terrestres e aquáticos coletados nas armadilhas adesivas e suas respectivas abundâncias totais no sistema de estudo durante o período de coleta.

Ordem	Família	Classificação	Abundância total (indivíduos)
Acari		terrestre	1
Araneae		terrestre	12
Blattodea		terrestre	1
Coleoptera	Curculionidae	terrestre	5
Coleoptera	Erotylidae	terrestre	1
Coleoptera	Staphylinidae	terrestre	7
Coleoptera		terrestre	39
Diptera	Brachycera	terrestre	1
Diptera	Cecidomyiidae	terrestre	33
Diptera	Chironomidae	aquático	63
Diptera	Culicidae	aquático	15
Diptera	Drosophilidae	terrestre	1
Diptera	Muscidae	terrestre	2
Diptera	Phoridae	terrestre	22
Diptera	Tipulidae	aquático	1
Diptera		terrestre	4
Hemiptera	Aphididae	terrestre	1
Hemiptera	Cicadellidae	terrestre	1
Hemiptera	Miridae	terrestre	2
Hemiptera	Tingidae	terrestre	2
Hemiptera		terrestre	15
Hymenoptera	Braconidae	terrestre	6
Hymenoptera	Chalcidoidea	terrestre	38
Hymenoptera	Formicidae	terrestre	19
Hymenoptera		terrestre	7
Lepidoptera		terrestre	1
Orthoptera	Tettigonidae	terrestre	1
Orthoptera		terrestre	1
Psocoptera		aquático	2
Thysanoptera		terrestre	16

Apêndice 2. Número de indivíduos terrestres amostrados no sistema de estudo.

Ordem	Família	Guilda trófica	Período noturno		Período diurno	
			Vegetação (indivíduos/40 min)	Solo (indivíduos/20 min)	Vegetação (indivíduos/mg de folhagem)	Solo (indivíduos/mg serapilheira)
Araneae	Anyphaenidae	Predador	24	4	25	0
Araneae	Araneidae	Predador	261	29	23	2
Araneae	Corinnidae	Predador	6	7	1	1
Araneae	Ctenidae	Predador	0	26	0	0
Araneae	Deinopidae	Predador	6	0	0	0
Araneae	Gnaphosidae	Predador	0	0	0	1
Araneae	Idiopidae	Predador	0	1	0	0
Araneae	Lycosidae	Predador	0	5	0	0
Araneae	Mimetidae	Predador	17	1	4	0
Araneae	Miturgidae	Predador	1	0	0	0
Araneae	Nephilidae	Predador	2	0	0	0
Araneae	Pholcidae	Predador	1	1	0	0
Araneae	Pisauridae	Predador	0	33	0	2
Araneae	Salticidae	Predador	11	5	20	8
Araneae	Scytodidae	Predador	0	0	1	0
Araneae	Sparasidae	Predador	17	2	7	0
Araneae	Tetragnathidae	Predador	9	0	1	0
Araneae	Theridiidae	Predador	70	13	26	0
Araneae	Thomisidae	Predador	13	2	8	0
Araneae	Jovem	Predador	36	32	20	7
Acari		Onívoro	1	0	9	9
Blattodea	Blaberidae	Onívoro	2	6	0	2
Blattodea	Blattellidae	Onívoro	3	22	3	5

Ordem	Família	Guilda trófica	Período noturno		Período diurno	
			Vegetação (indivíduos/40 min)	Solo (indivíduos/20 min)	Vegetação (indivíduos/mg de folhagem)	Solo (indivíduos/mg serapilheira)
Blattodea	Blattidae	Onívoro	0	12	0	3
Blattodea	Polyphagidae	Onívoro	0	1	0	0
Blattodea		Onívoro	0	1	2	14
Chilopoda		Predador	0	0	0	5
Collembola		Detritívoro	0	4	14	9
Coleoptera	Carabidae	Predador	0	9	1	8
Coleoptera	Cantharidae	Predador	0	0	1	0
Coleoptera	Ceratocanthidae	Detritívoro	1	0	0	0
Coleoptera	Chrysomelidae	Fitófago	2	1	6	0
Coleoptera	Curculionidae	Fitófago	9	1	53	0
Coleoptera	Scarabeidae	Onívoro	1	4	0	0
Coleoptera	Staphylinidae	Onívoro	0	0	5	6
Coleoptera	Tenebrionidae	Fitófago	0	2	1	0
Coleoptera			2	1	8	15
Dermaptera			0	0	0	1
Diplopoda		Detritívoro	0	5	0	0
Diptera	Aulacigastridae	Fitófago	0	1	1	0
Diptera	Curtonotidae	Detritívoro	1	0	0	0
Diptera	Drosophilidae	Detritívoro	1	0	0	0
Diptera	Phoridae	Detritívoro	0	0	1	1
Diptera	Sciaridae	Onívoro	1	0	1	0
Diptera	Ulidiidae	Onívoro	1	0	1	0
Diptera			2	2	1	0

Ordem	Família	Guilda trófica	Período noturno		Período diurno	
			Vegetação (indivíduos/40 min)	Solo (indivíduos/20 min)	Vegetação (indivíduos/mg de folhagem)	Solo (indivíduos/mg serapilheira)
Hemiptera	Cercopidae	Fitófago	1	0	0	0
Hemiptera	Cicadellidae	Fitófago	6	0	5	0
Hemiptera	Cicadidae	Fitófago	1	0	0	0
Hemiptera	Cydnidae	Fitófago	0	1	0	0
Hemiptera	Derbidae	Fitófago	0	0	1	0
Hemiptera	Issidae	Fitófago	1	0	0	0
Hemiptera	Kinnaridae	Fitófago	3	0	0	0
Hemiptera	Membracidae	Fitófago	1	0	0	0
Hemiptera	Miridae	Fitófago	0	0	2	0
Hemiptera	Pentatomidae	Fitófago	1	0	0	0
Hemiptera	Psyllidae	Fitófago	0	0	1	0
Hemiptera	Reduviidae	Predador	1	1	0	0
Hemiptera	Tingidae	Fitófago	1	0	2	0
Hemiptera			2	0	13	0
Hymenoptera	Braconidae	Parasitoide	0	0	1	0
Hymenoptera	Diapriidae	Parasitoide	0	0	1	0
Hymenoptera	Formicidae	Onívoro	7	28	33	30
Hymenoptera	Ichneumonidae	Parasitoide	1	0	0	0
Hymenoptera	Monomachidae	Parasitoide	0	0	0	1
Hymenoptera			5	1	11	0
Lepidoptera	Geometridae	Fitófago	16	1	8	0
Lepidoptera	Notodontidae	Fitófago	1	1	0	0
Lepidoptera	Nymphalidae	Fitófago	3	0	1	0
Lepidoptera	Papilionidae	Fitófago	1	0	0	0
Lepidoptera	Sphingidae	Fitófago	1	0	0	0

Ordem	Família	Guilda trófica	Período noturno		Período diurno	
			Vegetação (indivíduos/40 min)	Solo (indivíduos/20 min)	Vegetação (indivíduos/mg de folhagem)	Solo (indivíduos/mg serapilheira)
Lepidoptera			5	2	3	0
Mantodea	Mantidae	Predador	3	0	0	0
Neuroptera	Chrysopidae	Onívoro	2	0	0	0
Opiliona		Onívoro	2	26	0	1
Orthoptera	Acridiidae	Fitófago	2	1	0	1
Orthoptera	Gryllacridiidae	Predador	5	4	2	0
Orthoptera	Gryllidae	Onívoro	4	48	3	7
Orthoptera	Rhaphidophoridae	Detritívoro	2	0	0	0
Orthoptera	Romaleidae	Fitófago	1	0	0	0
Orthoptera	Tetrigidae	Fitófago	0	4	0	0
Orthoptera	Tettigoniidae	Fitófago	12	0	0	0
Orthoptera			0	0	2	2
Phasmatodea	Heteronemiidae	Fitófago	0	1	0	0
Pseudoscorpionida		Predador	0	0	1	10
Psocoptera		Onívoro	1	1	4	0

Apêndice 3. Razão isotópica média $\pm$ EP de predadores que ocorrem na vegetação e de presas potenciais terrestres (fitófagos e onívoros) e aquáticas (larvas) destes predadores. A margem indica o valor menor e o valor maior dos dados dos grupos de organismos.

	<i>n</i>	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
		Média	EP	Amplitude	Média	EP	Amplitude
Predadores	295	-26,22	0.42	-29,75, -24,02	5,87	0.82	-1,27, 17,96
Fitófagos	51	-28,58	1.35	-34,78, -24,91	2,19	1.97	-8,83, 9,06
Onívoros	105	-24,46	0.53	-30,85, -24,21	3,57	1.16	-1,60, 10,33
L. aquáticas	62	-27,26	0.59	-30,19, -25,67	4,98	0.95	1,37, 8,32
Folhagem	16	-32,52	0.66	-34,83, -30,08	3,38	0.91	0,62, 6,94
Serapilheira	16	-30,37	0,24	-31,40, -29,57	0,82	0,41	-0,77, 2,16
Det. na água	4	-29,88	0,19	-30,35, -29,44	1,55	0,33	0,79, 2,29
<i>Aranhas</i>							
Araneidae	187	-25,97	0.31	-28,23, -24,47	6,55	0.59	1,57, 10,15
Anyphaenidae	27	-27,33	0.56	-29,59, -25,39	4,35	0.67	1,38, 8,59
Sparassidae	23	-26,74	0.27	-27,93, -25,84	5,25	0.54	3,77, 8,48
Theridiidae	39	-26,15	0.42	-28,18, -24,02	4,48	0.81	2,47, 9,12

Nota: L. aquáticas são as larvas aquáticas que emergem potencialmente subsidiando aos predadores. Det. na água são os detritos terrestres que foram acumulados no leito do riacho. *Aranhas* são os táxons de aranhas mais abundantes dentro do grupo do total de predadores que ocorrem na vegetação.