

Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”
Centro de Energia Nuclear na Agricultura

Decomposição foliar em riachos de diferentes usos do solo na Mata Atlântica

Leonardo de Aro Galera

Trabalho de Conclusão de Curso em Engenharia Agrônômica apresentado como parte das exigências para conclusão do Curso de Engenharia Agrônômica

Piracicaba

2015

Leonardo de Aro Galera
Graduando em Engenharia Agrônômica

Decomposição foliar em riachos de diferentes usos do solo na Mata Atlântica

Orientador:

Prof. Dr. Luiz Antonio Martinelli

Trabalho de Conclusão de Curso em Engenharia
Agrônômica apresentado como parte das exigências para
conclusão do Curso de Engenharia Agrônômica

Piracicaba

2015

FICHA CATALOGRÁFICA

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Prof. Luís Antonio Martinelli (Zebu), pela oportunidade, apoio e confiança.

À minha mãe Cláudia, meu padrasto Adilson, minhas irmãs Laura e Anna, minha avó Neusa, minha avó Carolina, meu avô Osvaldo, meu avô Otávio (*in memoriam*) e meu pai James (*in memoriam*), e toda a minha família, presentes ou não, minha base.

À minhas tias e meus tios, meus segundos pais.

À Patrícia, minha namorada, companheira e melhor amiga.

Aos colegas de laboratório, Frixópi, Banderas, Robson, Ettore, Raul, Taís e todos os outros. E em especial à Luciana, Fernanda e Aline, por tudo que aprendi (e pela paciência também).

Aos professores e técnicos do laboratório, Prof. Plínio, Toninha, Gui, Guga, e em especial à Fabiana, por toda a ajuda e ensinamento.

Aos meus amigos de Sorocaba, de toda uma vida.

Aos meus amigos da república Taverna, da república 10 Alqueires, da Wageningen University, e a todos os outros destes anos de ESALQ.

Ao CENA e à USP.

E à ESALQ, a gloriosa.

"I love deadlines. I love the whooshing noise they make as they go by."

Douglas Adams

SUMÁRIO

<u>RESUMO</u>	11
<u>ABSTRACT</u>	13
<u>1. INTRODUÇÃO</u>	15
1.1. OBJETIVO	16
1.2. HIPÓTESES	16
<u>2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA</u>	19
2.1. DECOMPOSIÇÃO FOLIAR EM RIACHOS	19
2.2. DECOMPOSIÇÃO DE PLANTAS C3 E C4	22
2.3. PERTURBAÇÕES NOS ECOSISTEMAS LÓTICOS	23
<u>3. MATERIAIS E MÉTODOS</u>	25
3.1. ÁREA DE ESTUDO	25
3.2. CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS DA ÁGUA	27
3.3. COLETA DO MATERIAL	29
3.4. ESTIMATIVA DE PERDA DE MASSA	30
3.5. ANÁLISES QUÍMICAS E ISOTÓPICAS	31
3.6. ANÁLISES ESTATÍSTICAS	31
<u>4. RESULTADOS</u>	33
4.1. TAXAS DE DECOMPOSIÇÃO	33
4.2. CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS DO MATERIAL VEGETAL DURANTE O PROCESSO DE DECOMPOSIÇÃO	35
4.2.1 CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS INICIAIS DO MATERIAL VEGETAL	35
4.2.2 VARIAÇÕES NAS CONCENTRAÇÕES DE CARBONO, NITROGÊNIO E RELAÇÃO C:N	35
4.2.3 VARIAÇÕES NAS COMPOSIÇÕES ISOTÓPICAS DO CARBONO ($\Delta^{13}\text{C}$) E DO NITROGÊNIO ($\Delta^{15}\text{N}$)	38
<u>5 DISCUSSÃO</u>	41

6	CONCLUSÃO	45
----------	------------------	-----------

7	REFERÊNCIAS	47
----------	--------------------	-----------

RESUMO

GALERA, L. A. **Decomposição foliar em riachos de diferentes usos do solo na Mata Atlântica** 2015. 52 p. Trabalho de Conclusão de Curso – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2015.

Os processos de produção e decomposição são particularmente importantes para a ciclagem dos nutrientes em ecossistemas lóticos, afetando as relações entre biodiversidade e suas funções e propriedades. No Brasil, existem poucas informações sobre a dinâmica destes processos nestes sistemas, apesar das grandes dimensões das bacias hidrográficas brasileiras, e da associação destas com a vegetação ripária. Sendo assim, o presente trabalho teve como objetivo a avaliação dos efeitos dos fatores reguladores da decomposição de matéria orgânica alóctone em sistemas aquáticos em dois riachos localizados em áreas distintas. Um em área de floresta conservada e outro localizado em área de pastagem. Os resultados obtidos contradizem a primeira hipótese na qual a espécie de gramínea C4 (*B. brizantha*), devido à alta relação C:N, alto teor de lignina e baixa concentração de nitrogênio, apresentaria menores taxas de decomposição quando comparada a espécie C3 (*M. schottiana*) e confirma a segunda hipótese que afirma que a decomposição de ambas as espécies seria maior no riacho situado na área de floresta, devido à menor competição por recursos entre microrganismos heterotróficos e autotróficos. A baixa densidade de autótrofos no riacho de floresta se dá pela pouca intensidade de luz que ocorre neste ambiente. Os microrganismos heterotróficos decompositores se beneficiaram deste fato pela maior disponibilidade de nutrientes, resultando em maiores taxas de decomposição no ambiente florestal. Com relação à decomposição das espécies, a *B. brizantha*, apesar de nutricionalmente pobre, com baixa concentração inicial de nitrogênio e alta razão C:N, foi a espécie que teve maior perda de massa nos riachos analisados, devido sua baixa concentração de lignina, composto mais recalcitrante encontrado no tecido vegetal.

Palavras-chave: Decomposição foliar. Floresta Atlântica. Pastagem. *Litter bags*.

ABSTRACT

GALERA, L. A. **Leaf decomposition in streams with different land uses in the Atlantic Forest** 2015. 52 p. Final Course Paper – Center of Nuclear Energy in Agriculture. University of São Paulo, Piracicaba, 2015.

The production and decomposition processes are particularly important for the nutrient cycling in lotic ecosystems as they interact with biodiversity and its functions and properties. In Brazil there are few information about the dynamics of those processes in those systems, despite of the big dimensions of the brazilian watersheds and of its association with the riparian vegetation. Thus, this work aimed the evaluation of the effects of the factors regulating allochthonous organic matter decomposition in aquatic systems in two streams located in different areas, being one of them in a pristine forested area and the other one in a pastureland area. The results found contradict the first hypothesis which stated that the C4 species (*B. brizantha*), due to its high C:N ratio, high lignin content and low nitrogen concentration was expected to have lower decomposition rates compared with the C3 species (*M. schottiana*) and confirm the second hypothesis which stated that the decomposition of both species would be higher in the forested stream, due to the smaller competition by resources between heterotrophs and autotrophs. The low density of autotrophs in the forested stream is due to the low light intensity in that environment. The decomposer microorganisms benefit of that fact due to the higher availability of nutrients, resulting in higher decomposition rates in the forested environment. With regard of the species decomposition, the *B. brizantha* despite of being nutritionally poor, with low nitrogen concentration and high C:N ratio, was the species with the bigger loss of mass in the analysed streams, caused by its low lignin concentration, the most recalcitrant vegetal tissue.

Keywords: Leaf decomposition. Atlantic Forest. Pastureland. Litter bags.

1. INTRODUÇÃO

A Mata Atlântica e seus ecossistemas associados cobriam inicialmente uma área de aproximadamente 1,5 milhões de km², distribuídos em 17 estados brasileiros, porém, atualmente este bioma está reduzido a 15% de sua cobertura original (SOS Mata Atlântica, 2015) e encontra-se seriamente ameaçado, principalmente pela conversão de florestas em áreas agrícolas, causando diversos impactos na composição química e na biodiversidade dos corpos d'água (Villela et al., 2002).

As florestas ripárias possuem uma grande influência na regulação do fluxo de energia e na ciclagem de nutrientes em riachos de cabeceira (Vannote et al., 1980). Devido à baixa incidência de luz, estes ambientes contam com baixa produtividade primária, dependendo do aporte de material alóctone (Brito et al., 2006). A dinâmica do ingresso de material alóctone em riachos tem fundamental importância para a manutenção e restauração de zonas ripárias, por isso a substituição de florestas ripárias por monoculturas causa drásticas mudanças nesses ecossistemas (Gonçalves Jr et al. 2013).

O material vegetal corresponde a mais de 50% do material orgânico particulado que entra nos riachos (Elosegi e Pozo, 2005) e sua decomposição é um processo de extrema importância na disponibilização de energia e nutrientes para os sistemas aquáticos (Moore et al., 2004).

O processo de decomposição do material vegetal pode ser dividido em três etapas: lixiviação, condicionamento e fragmentação (Bitar et al., 2002), sendo dependente dos fatores físicos e químicos, tanto da água quanto do material vegetal, além de fatores bióticos, como a composição e estrutura das comunidades microbianas e de invertebrados aquáticos (Gonçalves et al., 2013). Esse processo envolve desde a remoção de compostos solúveis, orgânicos e inorgânicos da folha, colonização microbiana por fungos e bactérias, até a maceração pelos microrganismos, a abrasão física do fluxo de água, e a ação dos macroinvertebrados fragmentadores (Gonçalves et al., 2013).

As matas ripárias que acompanham cursos d'água são essenciais à conservação de sistemas nativos, pois desempenham funções ecológicas muito importantes, como a manutenção dos leitos dos rios, a proteção das nascentes, a conservação do solo contra erosão e empobrecimento, a preservação do patrimônio genético, a manutenção de

condições favoráveis à fauna, e principalmente, a manutenção dos recursos hídricos (Aquino e Vilela, 2008).

O estudo da influência da conversão de florestas por pastagens em ecossistemas aquáticos da Mata Atlântica é importante no intuito de elucidar parte do impacto que estes ecossistemas sofrem com a ação antrópica. Como já citado, a situação deste bioma é crítica, por isso todo o esforço no intuito de conhecê-lo melhor para conservá-lo se justifica, além de contribuir no processo de tomada de decisão na conservação destes ambientes ao agregar conhecimento ao arcabouço teórico que o baseia.

1.1. Objetivo

O objetivo deste estudo foi analisar a decomposição foliar em dois riachos de diferentes matrizes de uso do solo, comparando um riacho em área de Floresta Ombrófila Densa Montana com um riacho em área de pastagem abandonada desde 2006, com a utilização de diferentes fontes alóctones: uma espécie de planta de ciclo fotossintético C3 (*Mollinedia schottiana*), abundante na região de floresta e uma espécie de gramínea exótica de ciclo fotossintético C4 (*Brachiaria brizantha*), comum em áreas de pastagem.

1.2. Hipóteses

As principais hipóteses desse estudo foram:

1) *As taxas de decomposição da espécie C4 são menores comparadas às da espécie C3 devido à diferença na qualidade nutricional.*

A espécie C4 possui maior teor de lignina (Lam et al. 2003), menor teor de nitrogênio e alta relação C:N (Guendehou et al., 2014), caracterizando um material menos palatável e digestível para os decompositores.

2) *As taxas de decomposição no riacho de floresta são maiores do que no riacho de pastagem.*

O riacho de pastagem possui maior produção primária devido à maior incidência solar, portanto, pode apresentar maior competição por nutrientes solubilizados entre os organismos autotróficos e heterotróficos. Desta forma a decomposição dos detritos

foliares seria menor, pois deixaria de haver o predomínio dos decompositores heterotróficos no ecossistema.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. Decomposição foliar em riachos

A decomposição é um processo no qual a matéria orgânica é reduzida em moléculas mais simples pela ação de fatores físicos, químicos e biológicos (Farjalla et al. 1999). Em sistemas aquáticos a decomposição é dividida em três fases (Abelho 2001): a lixiviação de compostos solúveis (Abelho op. cit.); o condicionamento, no qual os microrganismos colonizam e degradam o material (Boling et al. 1975); e a fragmentação, na qual ocorre abrasão física pelo fluxo de água do riacho e ação dos macroinvertebrados (Dobson e Frid 1998). Sendo assim, as taxas de decomposição podem variar em sistemas aquáticos conforme inúmeros fatores, como qualidade do detrito, temperatura da água, entre outros.

Riachos onde a vegetação ripária é escassa ou ausente possuem predominância da produção primária em detrimento da ação de decompositores heterotróficos, pelo aumento de incidência solar que propicia o desenvolvimento de organismos autotróficos (Webster e Meyer 1997). Este efeito também ocorre ao longo do rio, quando a largura do canal aumenta, e o efeito de sombreamento da vegetação ripária diminui (Vannote et al. 1980). Já riachos com vegetação ripária preservada, como é comum em riachos de cabeceira, têm o material alóctone como folhas, galhos e outros detritos, cujo aporte pode ocorrer de forma direta das árvores, ou por movimentos laterais em que ventos, chuvas e alagamentos carregam matéria orgânica particulada e dissolvida dos solos para os riachos (Jones 1997; Webster e Meyer 1997), como principal fonte de energia (Benfield 1997), o que promove um aumento nas taxas de decomposição dos detritos.

A lixiviação de compostos solúveis, como proteínas, aminoácidos, carboidratos e lipídeos é geralmente rápida (Gonçalves et al. 2013) e promove a perda de grande parte da massa inicial do material (Quinn et al. 2000).

O condicionamento é a fase na qual ocorre a colonização microbiana (Gonçalves et al. 2013) principalmente realizada por fungos e bactérias (Abelho 2001). Esta fase começa antes dos detritos atingirem o riacho (Abelho 2001) e acompanha a decomposição até o seu final. Neste momento, a ação dos microrganismos promove modificações químicas e estruturais que aumentam a palatabilidade e a qualidade nutricional do detrito para os invertebrados (Gonçalves et al. 2013). A degradação microbiana é frequentemente considerada a maior contribuinte para as taxas de decomposição em riachos (Bird e Kaushik 1992; Rader et al. 1994).

A fragmentação é resultante da abrasão física pelo fluxo de água do riacho, e pela ação dos invertebrados, principalmente do grupo trófico funcional fragmentador (Gonçalves et al. 2013).

Estes aspectos supracitados da decomposição são divididos em fases, porém podem se sobrepor durante a decomposição da matéria orgânica (Gessner et al. 1999).

A velocidade com que estes processos ocorrem durante a decomposição é limitada por algumas características químicas e físicas dos detritos e da água (Gonçalves et al. 2013), além de fatores bióticos, como a composição e estrutura das comunidades microbianas e de invertebrados aquáticos (Gonçalves et al. 2013).

Esta velocidade, ou taxa de decomposição, é classificada em rápida, média ou lenta (Petersen e Cummins 1974) com base no modelo matemático exponencial negativo simples para estimativa de perda de massa (Webster e Benfield 1986).

A composição química das folhas varia ao longo da decomposição (Abelho 2001). Após a lixiviação inicial de compostos solúveis, a degradação de polímeros estruturais ocorre em taxas distintas (Abelho 2001). Segundo Webster e Benfield (1986), a celulose e a hemicelulose são degradadas proporcionalmente à perda de massa. Enquanto as concentrações de lignina enriquecem, o que pode estar relacionado a sua lenta degradação (Boulton e Boon 1991), ou seja, os componentes mais refratários possuem taxa de decomposição menor do que os mais lábeis (Abelho 2001). E ainda existe um enriquecimento nos teores de fósforo e nitrogênio no detrito (Casas e Gessner 1999) durante a decomposição, devido à colonização microbiana (Abelho 2001).

Vários parâmetros da água influenciam nas taxas de decomposição de folhas. A velocidade da água, por exemplo, atua de forma direta sobre os detritos ao promover a fragmentação física do tecido foliar (Ferreira et al. 2006). Quanto à parte química, os fatores como pH, alcalinidade e disponibilidade de nutrientes afetam os hifomicetos aquáticos que atuam no condicionamento do material (Suberkropp 1992; Chamier 1992). Ambientes ácidos promovem uma menor taxa de decomposição comparados a ambientes neutros (McGeorge et al. 1991), justamente por diminuir a biomassa dos fungos associados aos detritos (Griffith e Perry 1994; Rowe et al. 1996).

Nos trópicos, as maiores temperaturas elevam a atividade biológica, ocasionando maiores taxas de decomposição (Graça et al. 2015). Diferenças na temperatura da água (Martinez et al., 2014) e a mudança de estações (Swan e Palmer, 2004; Ferreira et al.,

2006) também contribuem para a variação nas taxas de decomposição em uma mesma região.

Os polifenóis, principalmente os taninos, são os principais inibidores químicos dos detritos foliares e influenciam nas taxas de decomposição por possuírem um efeito tóxico sobre os decompositores (Gonçalves et al., 2013). Barreiras físicas, como a dureza das folhas, e a presença de ceras superficiais, também atuam diminuindo a taxa de decomposição (Read e Stokes 2006). Estes compostos afetam os decompositores microbianos e invertebrados, retardando a decomposição e influenciando negativamente na ciclagem de nutrientes (Graça et al. 2015). Além disso, as concentrações de nutrientes nas folhas vão influenciar no processo, ou seja, folhas ricas em nutrientes como nitrogênio e fósforo, com menor dureza e com baixo teor de polifenóis serão mais rapidamente decompostas em sistemas aquáticos (Gonçalves et al. 2013).

Assim como ocorre em muitos riachos tropicais, a predominância de material foliar de baixa qualidade em riachos com baixo teor de nutrientes disponíveis irá limitar a atividade de fungos, influenciando no condicionamento dos detritos e inviabilizando seu consumo pelos invertebrados aquáticos (Graça et al. 2015).

Segundo Mitre (2011), as dinâmicas de perda de carbono e de massa ocorrem de forma similar, pois mais de 50% do detrito é composto por carbono. O estudo ainda sugere que o processo de decomposição pode estar relacionado com a razão C:N e com as concentrações de carbono, polifenóis totais e taninos condensados, pois encontrou uma decomposição mais rápida nas plantas com menores concentrações de carbono, compostos secundários e menor razão C:N.

Os microrganismos atuam na decomposição de material orgânico vegetal ao produzirem enzimas que causam alterações estruturais e químicas nas folhas (Gonçalves et al. 2013). Os principais microrganismos decompositores são bactérias e fungos filamentosos, especialmente os hifomicetos (Suberkropp 1998), porém ainda podem-se citar os ciliados, os flagelados, as amebas e os nematoides (Díaz-Villanueva e Trochine 2005).

Estes microrganismos diminuem a ação de barreiras físicas e aumentam o valor nutricional dos detritos foliares, o que facilita as atividades alimentares dos invertebrados aquáticos (Benstead 1996; Abelho 2001). A diminuição destas barreiras físicas se dá pela ação de enzimas, secretadas principalmente por hifomicetos aquáticos, que maceram o

material foliar. Já o aumento no valor nutricional ocorre simplesmente devido à presença de colônias destes microrganismos associados ao tecido em decomposição (Chung e Suberkropp, 2009).

A participação das bactérias no processo de decomposição ainda é controversa (Gonçalves et al. 2013). Sabe-se que elas atuam na mineralização da matéria orgânica, e por isso são fundamentais (Gulis e Suberkropp 2003), porém enquanto alguns estudos apontam para uma maior importância das bactérias nos estágios finais da decomposição (Hieber e Gessner 2002; Das et al. 2007), outros apontam que em riachos tropicais elas seriam mais importantes nos estágios iniciais pela degradação de proteínas e açúcares simples (Gonçalves et al. 2013).

2.2. Decomposição de plantas C3 e C4

As plantas C4 diferem das plantas C3 não apenas em seus ciclos fotossintéticos como também em suas características anatômicas e fisiológicas (Hatch e Slack, 1970; Raven, et al. 1998).

As plantas C4 possuem a anatomia Kranz, que consiste na existência de dois tipos de células fotossintéticas: as células da bainha dos feixes vasculares que se encontram no entorno dos vasos da planta, e as células do mesófilo que se encontram no entorno da bainha do feixe vascular, totalizando duas camadas de tecido fotossintético (Berry e Patel 2008).

Com esta estrutura, a fotossíntese das plantas C4 vence a tendência da enzima RuBisCO em fixar o oxigênio no lugar do dióxido de carbono, evitando assim a fotorrespiração (Wang et al. 2012). Nestas plantas, o dióxido de carbono é fixado nas células do mesófilo por uma enzima chamada PEP carboxilase que evita a fixação de oxigênio (Wang et al. op. cit.). Assim, este carbono é transferido para as células da bainha, onde reagem com a RuBisCO no ciclo de Calvin, que é quando ocorre a produção de carboidratos (Wang et al. op. cit.). Já as plantas C3, utilizam o ciclo de Calvin diretamente na fixação do carbono, o que traz ineficiências para o processo (Wang et al. op. cit.).

A baixa qualidade nutricional (Caswell et al., 1973, Barbehenn e Bernays, 1992), como menores concentrações de nitrogênio (Caswell e Reed, 1975), maior razão C:N, maior concentração de lignina e a presença de barreiras físicas (Schiers et al. 2001), é

apontada por alguns autores como a razão das plantas C4 serem menos consumidas por alguns insetos em ambientes terrestres.

No ambiente aquático não é diferente (Petersen e Cummins, 1974; Bunn, 1986; Boulton e Boon, 1991; Benfield, 1996), a ausência de plantas C4 em teias alimentares aquáticas sugerem que estas possuem propriedades físicas ou químicas que previnem seu consumo por invertebrados aquáticos, ou que estes organismos consomem preferencialmente fontes de matéria orgânica de maior qualidade (Clapcott e Bunn 2003).

As diferenças na abundância natural do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) entre plantas C3 e C4 têm sido usadas na investigação da dinâmica da matéria orgânica em cadeias alimentares. Essas diferenças se dão devido a discriminação isotópica promovida por suas enzimas, e pela regulação da permeabilidade de seus estômatos (Schweizer et al. 1999). As plantas C3 têm valores de $\delta^{13}\text{C}$ por volta de -33 a -24 ‰, e as gramíneas C4 têm os valores de $\delta^{13}\text{C}$ em torno de -15 a -9 ‰ (Martinelli et al., 2009).

Através do princípio isotópico, pôde-se observar em alguns estudos a ausência de plantas C4 nas teias alimentares aquáticas tropicais na América do Sul (Hamilton et al. 1992; Forsberg et al. 1993) e na Austrália (Bunn et al. 1997), ou seja, os consumidores aquáticos não assimilaram carbono de espécie C4 diretamente.

2.3. Perturbações nos ecossistemas lóticos

Mudanças no uso do solo às margens de cursos d'água causam impactos fundamentais em ecossistemas aquáticos, afetando a biodiversidade, a estrutura de teias alimentares, a produção primária, a respiração no sistema, a taxa de decomposição, entre outros (Townsend e Riley 1999). O entendimento destes processos depende do conhecimento sobre as dinâmicas de energia e da matéria pelas cadeias alimentares lóticas (Townsend e Riley op. cit.).

Leite (2013) estudou o efeito da retirada da vegetação ripária na população de peixes em riachos de cabeceira no Cerrado. O estudo foi conduzido em cinco riachos de terceira ordem no Distrito Federal, onde três deles possuíam a vegetação ripária preservada e dois deles a vegetação ripária extensamente degradada. Os resultados demonstraram que a retirada da vegetação ripária nestes riachos impactou a estrutura da comunidade e dieta dos peixes, apresentando diferenças quando comparados aos riachos

com vegetação preservada. Desta forma pôde ser demonstrado que há uma forte dependência das espécies à entrada de matéria orgânica alóctone ao riacho.

Townsend e Riley (1999) estudaram um caso de mudança no uso do solo na Nova Zelândia, em que as áreas historicamente cobertas por vegetação nativa de gramíneas foram transformadas em plantações de coníferas e esta mudança ocasionou um aumento na taxa de deposição de matéria orgânica terrestre para os riachos e no declínio da produção autóctone destes ecossistemas devido ao sombreamento das árvores.

Shaftel et al. (2012), calcularam uma maior taxa de decomposição em riachos de vegetação ripária dominada por árvores de crescimento rápido ou fixadoras de nitrogênio, em riachos no Alaska, devido ao escoamento superficial e aos detritos ricos em nitrogênio, causando perturbações na atividade de microrganismos e invertebrados decompositores, podendo afetar todo o ecossistema.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Área de estudo

Como locais de estudo foram selecionados: um riacho em área com cobertura predominante de Floresta Ombrófila Densa Montana, denominado “riacho de floresta” ao longo do trabalho, e outro onde a cobertura do solo predominante é de gramínea forrageira exótica, denominado “riacho de pastagem”, abandonada desde 2006 e em processo de regeneração da floresta nativa (Figura 1).



Figura 1: Áreas do experimento: (A) riacho com cobertura florestal e (B) riacho com cobertura de pastagem.
(Foto: Augusto 2015).

Ambos os riachos se situam no Parque Estadual da Serra do Mar (PESM), Núcleo de Santa Virgínia, na região do litoral norte do Estado de São Paulo (Figura 2).



Figura 2: Mapa de localização do Parque Estadual de Serra do Mar, núcleo de Santa Virgínia. (Fonte: Wikipédia, 1997).

O PESM - Núcleo de Santa Virgínia abrange uma área de cerca de 17.500 ha, onde predomina a Floresta Ombrófila Densa Montana em altitudes que variam de 800 a 1.700 m (Veloso et al. 1991). Nesta região de escarpas e reversos da Serra do Mar, no Planalto de Paraitinga-Paraibuna, o relevo apresenta fortes declividades (24° a 37°). O clima, Subtropical Úmido [Cfa de acordo com a classificação de Köppen (1948)], possui temperatura média anual de 17°C (Salemi, 2009) e a precipitação média anual histórica (1973-2004) no município de Natividade da Serra, próximo ao núcleo, é de aproximadamente 2.300 mm (DAEE – SP). Nos meses mais secos, junho e agosto, a precipitação média mensal nunca é inferior a 60 mm. As temperaturas do ar e do solo são menores, decorrente da altitude mais elevada, e essa região é quase diariamente coberta por uma densa neblina que diminui a irradiação anual, especialmente no inverno (Joly et al., 2012).

A precipitação diária (Figura 3) foi medida no período do estudo pelo Laboratório de Clima e Biosfera – IAG/USP através de torre micrometeorológica instalada na área de estudo.

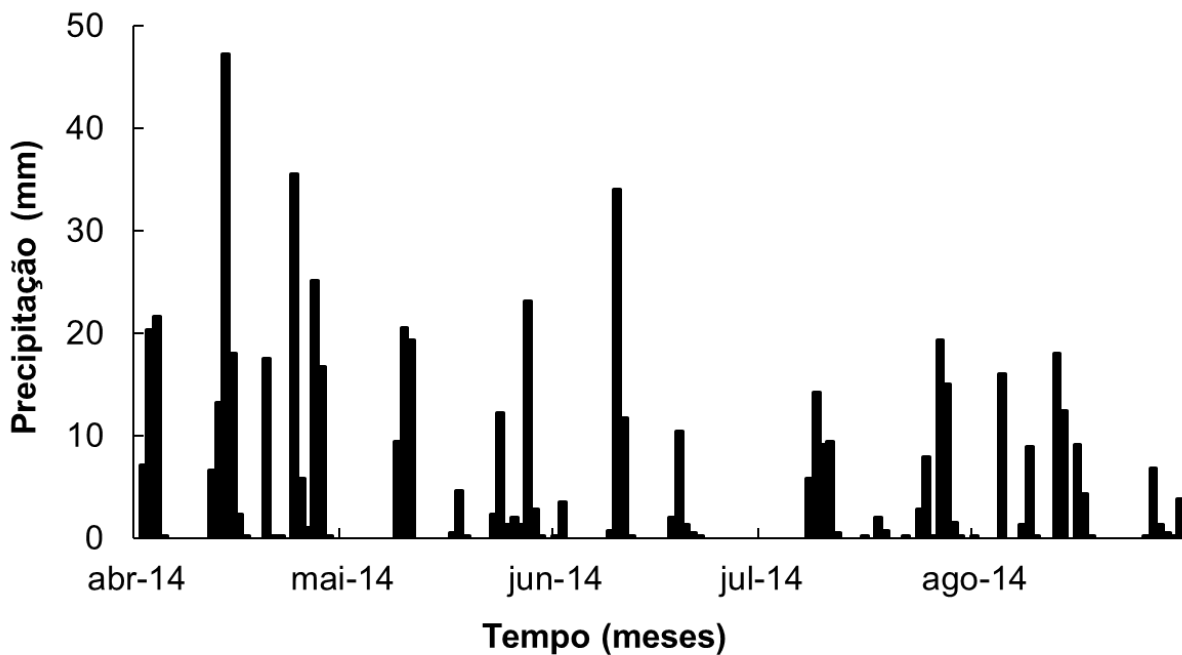


Figura 3: Precipitação diária (em mm) de abril de 2014 a agosto de 2014. Adaptado de Figueiredo (2015).

3.2. Características físico-químicas da água

As características físico-químicas da água dos riachos foram analisadas pela aluna Aline Fernandes Figueiredo, no trabalho de dissertação: “Avaliação da decomposição de plantas C3 e C4 em rios sob diferentes condições ambientais”, realizado nas mesmas áreas e durante o mesmo período desse estudo.

Amostras de água dos riachos foram analisadas em campo juntamente com as coletas dos litter bags, a fim de investigar a influência dos parâmetros físico-químicos da água no processo de decomposição. O oxigênio dissolvido foi medido através de eletrodo específico da marca Thermo Scientific Orion A223. Já o pH e a condutividade elétrica foram medidos pelo pHmetro e condutímetro YSI modelo 63 (Tabela 1).

Tabela 1: Parâmetros físico-químicos do riacho de pastagem ao longo de 90 dias de experimento. Para maiores detalhes ver Figueiredo (2015).

		Tempo (dias)					
		0	7	15	30	60	90
Floresta	pH	5,5	6,26	5,76	6,62	6,29	6,55
	CE (µS)	19,3	18,7	19,7	18	18,9	18,8
	O₂ (mg/l)	8,96	8,82	8,8	8,61	9,56	9,95
	O₂ (%)	94,2	89,1	92,5	86,3	92,4	93,4
Pastagem	pH	6,26	6,51	6,26	6,75	7,19	7,12
	CE (µS)	14,9	14,6	17	14,3	15	14,2
	O₂ (mg/l)	8,57	8,82	8,67	8,04	9,13	*
	O₂ (%)	90,4	91,4	93,6	82,2	92,8	*

*problemas técnicos com o aparelho

As medições de temperatura da água realizadas por Figueiredo (2015), foram avaliadas a cada meia hora durante todo o experimento, com o auxílio de um aparelho com sensor eletrônico (Levellogger Junior Edge).

Os valores de temperatura variaram entre 12°C e 20°C no riacho situado na pastagem e 11°C e 20°C no riacho situado na área florestada. Ao analisar a média móvel dos riachos da área florestada e da pastagem é possível perceber uma diminuição da temperatura dos riachos, sendo o riacho situado na pastagem com temperaturas superiores ao da área florestada durante todo o período avaliado (Figura 4: Média móvel da temperatura dos riachos situados nas áreas de floresta e pastagem durante o período de março de 2014 a agosto de 2014. Adaptado de Figueiredo (2015).

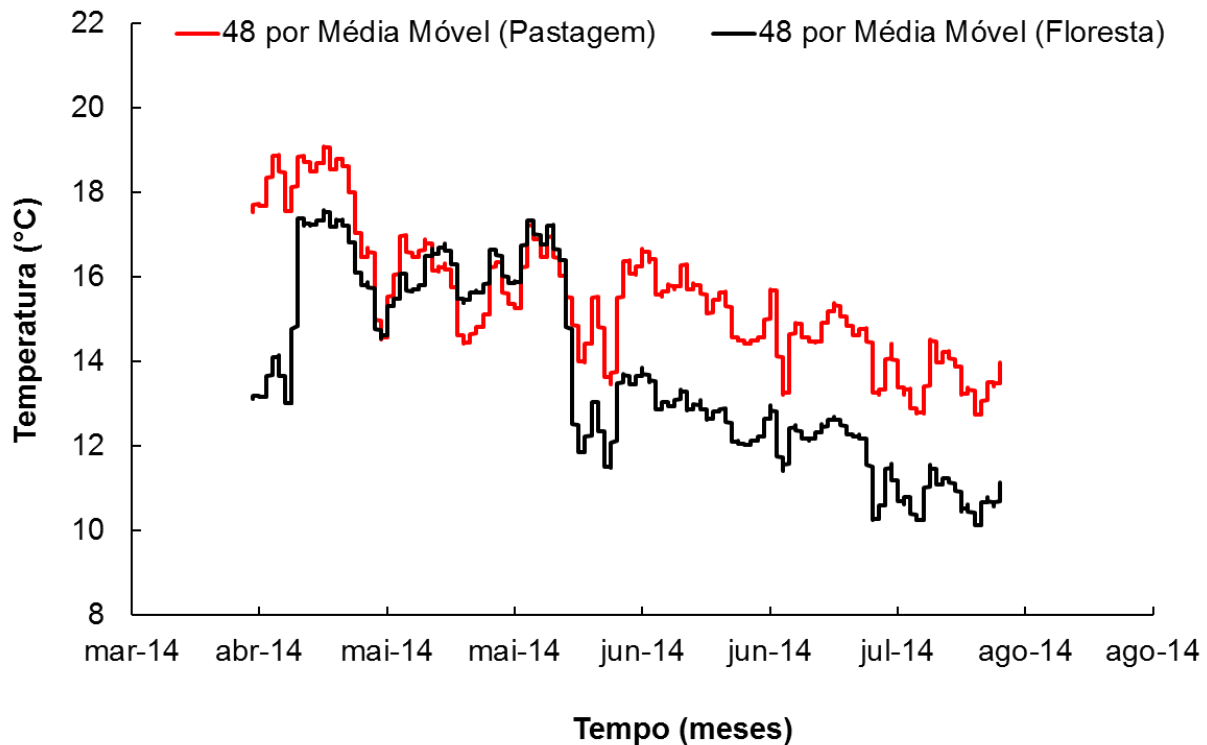


Figura 4: Média móvel da temperatura dos riachos situados nas áreas de floresta e pastagem durante o período de março de 2014 a agosto de 2014. Adaptado de Figueiredo (2015).

3.3. Coleta do material

O experimento de decomposição foliar foi realizado de abril a julho de 2014, sendo um trabalho complementar ao estudo da aluna de mestrado Fernanda Gaudio Augusto (“A influência dos macroinvertebrados aquáticos na decomposição foliar em riachos de floresta e pastagem na Serra do Mar, SP”).

Em cada riacho, foram colocados aleatoriamente três tratamentos, com quatro repetições de *litter bags* de 15 x 20 cm, com malha de abertura de 10 mm (Gimenes *et al.*, 2010), sendo um tratamento com uma espécie de gramínea C₄ (*Brachiaria brizantha*) e outro com uma planta C₃ (*Mollinedia schottiana*) de larga ocorrência na Floresta Ombrófila Densa Montana. Os *litter bags* foram dispostos no fundo dos riachos, presos a uma corrente e fixados por estacas (Figura 1).

Para o preenchimento dos *litter bags*, foram coletadas folhas verdes maduras diretamente das árvores da espécie *M. schottiana*, devido à dificuldade de coletar folhas após a sua abscisão na floresta Ombrófila Densa, pois o tempo do experimento não era longo o suficiente. Para a espécie *B. brizantha*, foi coletada folhas das touceiras pelo

mesmo motivo. Estas folhas foram secas em temperatura ambiente e colocadas nos *litter bags*, na quantidade de 3 g de folhas em cada um. Foi calculado um fator de correção de umidade das folhas através da razão entre o peso fresco e seco (após atingirem peso constante em estufa a 60°C) de sub-amostras das espécies (Figura 5).



Figura 5: Demonstrativo do processo de preenchimento dos litter bags. (Foto: Augusto 2015).

Os *litter bags* foram coletados em 7, 15, 30, 60 e 90 dias após suas instalações. As amostras foram acondicionadas individualmente em sacos plásticos, transportadas até o Laboratório de Ecologia Isotópica (CENA/USP). O material foi lavado e triado, sendo separado o material vegetal de outros detritos. As amostras vegetais foram secas em estufa a 60°C (até atingirem peso constante), para a determinação do peso seco remanescente da serapilheira.

3.4. Estimativa de perda de massa

As análises para o cálculo de perda de massa foram obtidas a partir do modelo exponencial proposto por Olson (1963), segundo a equação (1):

$$M_t = M_0 e^{-kt}, \quad (1)$$

Onde: M_t é a massa obtida em cada coleta; M_0 é a massa inicial (no tempo 0), k é a taxa de decomposição, t o tempo em dias.

Através do coeficiente (k) é possível classificar a perda de massa da serapilheira como “rápida” ($k > 0,01$), “média” ($k = 0,005 - 0,001$) ou “lenta” ($k < 0,005$) (Petersen e Cummins, 1974). Além disso, os coeficientes de perda de massa (k), estimados foram comparados entre folhagens e riachos.

3.5. Análises químicas e isotópicas

Após secas, as amostras vegetais foram trituradas em moinho tipo Willye (TE – 648) com malha 32 mesh (0,5 mm) para a obtenção de um pó fino e homogêneo e colocadas em cápsulas de estanhos para serem analisadas. Para determinação da abundância natural de ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) e ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) e das concentrações de N e C, as amostras foram introduzidas em um analisador elementar (Carlo Erba modelo 1110, Milão, Itália) passando por um espectrômetro de massas, para a determinação das razões isotópicas (IRMS Delta Plus; Finnigan Mat, San Jose, CA, EUA), calculado pela fórmula (2):

$$\delta^{13}\text{C} \text{ ou } \delta^{15}\text{N} = \left[\frac{\left(\frac{R_{\text{amostra}}}{R_{\text{padrão}}} \right)}{R_{\text{padrão}}} \right] 10^3, \text{ onde: } R = {}^{13}\text{C}:{}^{12}\text{C} \text{ ou } {}^{15}\text{N}:{}^{14}\text{N}. \quad (2)$$

Estas análises foram realizadas no Laboratório de Ecologia isotópica (CENA/USP).

3.6. Análises Estatísticas

As características químicas foliares mensuradas a cada coleta nos riachos foram testadas através do modelo linear generalizado (*general linear models*) seguido pelo teste de Tukey HSD ($\alpha < 0,05$).

As análises foram realizadas usando o pacote estatístico STATISTICA versão 13 para Windows (Statsoft, Inc. 2015).

4. RESULTADOS

4.1. Taxas de Decomposição

As taxas de decomposição (k) no riacho de floresta foram maiores quando comparado ao riacho de pastagem, para as duas espécies estudadas. Enquanto os valores de k foram $0,033 \text{ dia}^{-1}$ e $0,019 \text{ dia}^{-1}$, para a *B. brizantha* e *M. schottiana*, respectivamente, no riacho de floresta, no riacho de pastagem, foram de $0,018 \text{ dia}^{-1}$ e $0,011 \text{ dia}^{-1}$ para a *B. brizantha* e *M. schottiana*, respectivamente. Segundo a classificação de Petersen e Cummins (1974) a velocidade de decomposição nos dois riachos é classificada como rápida por terem valores de $k > 0,01 \text{ dia}^{-1}$ (Tabela 2).

A mesma diferença entre os riachos foi observada quanto ao tempo para decomposição de 50% ($t_{0,5}$) da massa foliar. Os detritos de *B. brizantha* perderam 50% de sua massa inicial em 21 dias no riacho de floresta e em 38 dias no riacho de pastagem, e os detritos de *M. schottiana* demoraram 36 dias para decompor 50% do material foliar no riacho de floresta e 63 dias no riacho de pastagem (Tabela 2).

Ao final do experimento, os percentuais de massa remanescente dos detritos foliares foram de 4,8 e 26,1% para a *B. brizantha* inseridos nos riachos de floresta e pastagem, respectivamente, e de 20,3 e 38,9% para a *M. schottiana* inseridos nos riachos de floresta e pastagem, respectivamente (Figura 6).

Portanto, a decomposição foi mais rápida no riacho de floresta comparado ao riacho de pastagem. A gramínea (*B. brizantha*) se decompôs mais rápido em relação a *M. schottiana* em ambos os riachos (Tabela 3; Figura 6). As maiores perdas de massa das espécies C3 e C4 ocorreram na primeira semana de decomposição, em média 30%, nos dois riachos estudados.

Tabela 2: Taxa de decomposição por dia (k) e tempo necessário para a decomposição de 50% da massa inicial ($t_{0,5}$), em dias, das espécies *B. brizantha* e *M. schottiana*, segundo Olson (1963).

	Riacho de Floresta		Riacho de Pastagem	
	<i>M. schottiana</i>	<i>B. brizantha</i>	<i>M. schottiana</i>	<i>B. brizantha</i>
k (dia⁻¹)	0,019	0,0330	0,011	0,018
t_(0.5) (dia⁻¹)	36,48	21,00	63,01	38,51
R²	0,91	0,92	0,60	0,50

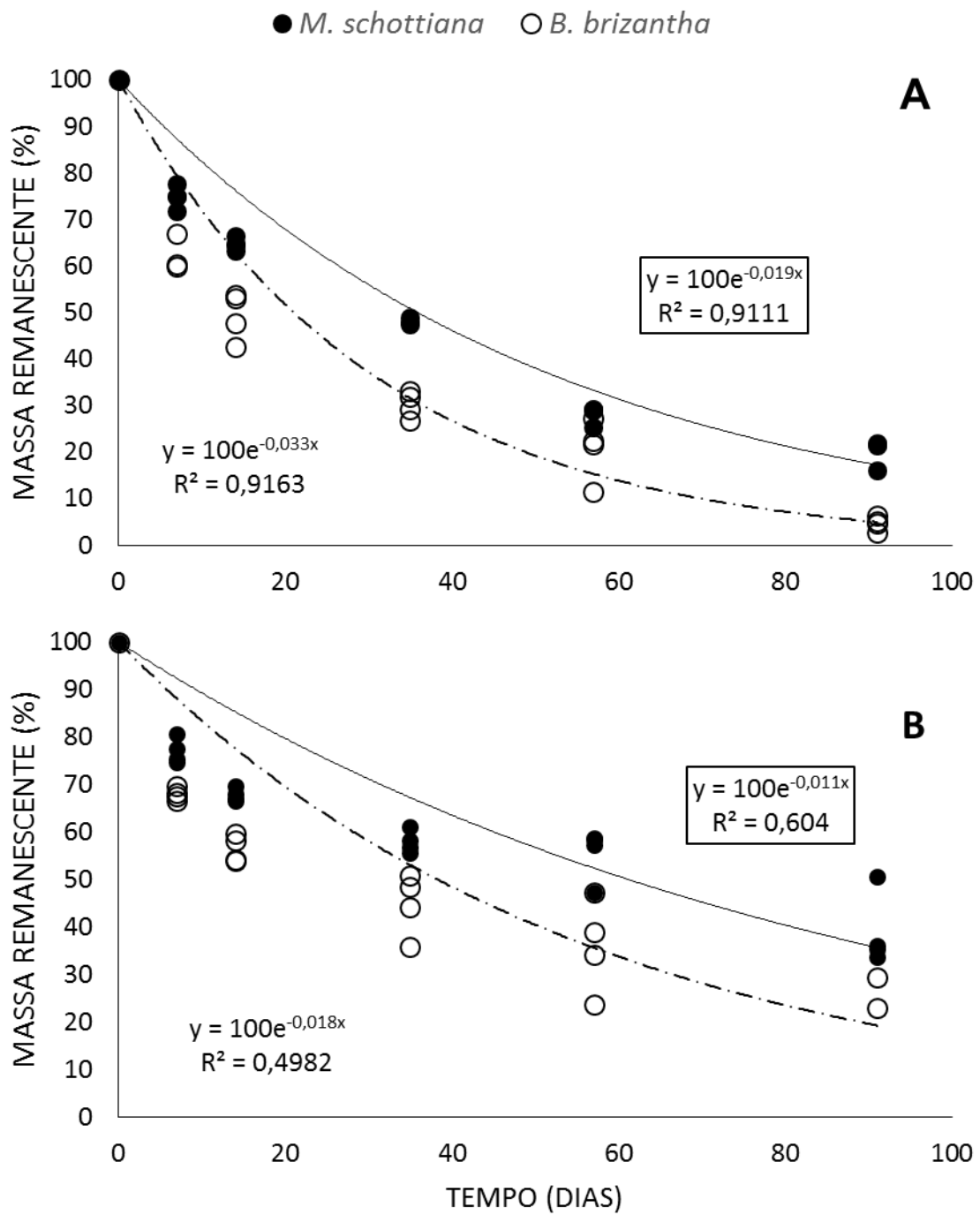


Figura 6: Massa remanescente foliar durante 91 dias de decomposição das espécies estudadas, no riacho de floresta (A) e riacho de pastagem (B). Os valores representam a porcentagem de massa remanescente das repetições de cada período de coleta; curva exponencial e k = decaimento diário calculado pelo modelo.

4.2. Características Químicas do Material Vegetal durante o Processo de Decomposição

4.2.1 Características Químicas Iniciais do Material Vegetal

A *M. schottiana* apresentou maior concentração inicial de carbono ($460,2 \text{ mg.g}^{-1}$) em relação a *B. brizantha* ($423,1 \text{ mg.g}^{-1}$) ($p < 0,05$), o mesmo ocorreu quanto às concentrações iniciais de nitrogênio ($32,3 \text{ mg.g}^{-1}$) da *M. schottiana* comparado a *B. brizantha* ($17,6 \text{ mg.g}^{-1}$) ($p < 0,05$). Desta forma a relação C:N inicial na *B. brizantha* (24,5) foi maior que a *M. schottiana* (14,3) ($p < 0,05$), caracterizando um resíduo com menor valor nutricional (Tabela 3).

Os valores iniciais de $\delta^{13}\text{C}$ foram de $-33,4 \text{ ‰}$ para a *M. schottiana* e de -13 ‰ para a *B. brizantha* ($p < 0,05$), este resultado era esperado, pois a primeira espécie é de ciclo fotossintético C3 e a segunda de ciclo fotossintético C4. Não houve diferença entre os valores iniciais de $\delta^{15}\text{N}$ da *M. schottiana* ($2,3 \text{ ‰}$) e *B. brizantha* ($1,8 \text{ ‰}$) ($p > 0,05$), apesar do $\delta^{15}\text{N}$ da *M. schottiana* ser maior (Tabela 3).

Tabela 3: Concentrações iniciais de carbono (C), nitrogênio (N), razão C:N e abundância natural do ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) e ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$) das espécies *Mollinedia schottiana* (C3) e *Brachiaria brizantha* (C4).

Características químicas	<i>M. schottiana</i>	<i>B. brizantha</i>
C (mg.g^{-1})	460,2	423,1
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-33,4	-13,0
N (mg.g^{-1})	32,3	17,6
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	2,3	1,8
C:N	14,3	24,5

4.2.2 Variações nas concentrações de carbono, nitrogênio e relação C:N

A concentração de carbono na gramínea (*B. brizantha*) diminuiu ao longo dos 91 dias de decomposição, em ambos os riachos, porém as concentrações de carbono na *M. schottiana* foram estáveis ao longo da decomposição no riacho de floresta, não houve perda significativa de carbono, com concentrações similares no início ($460,2 \text{ mg.g}^{-1}$) e

final ($440,1 \text{ mg.g}^{-1}$) do experimento ($p>0,05$), enquanto no riacho de pastagem, as concentrações de carbono diminuíram ao longo do experimento (Figura 7).

Comparando as concentrações iniciais e após 91 dias de decomposição, houve diferença nas espécies C3 e C4 decompostas no riacho de pastagem, e da gramínea (*B. brizantha*) no riacho de floresta ($p<0,05$).

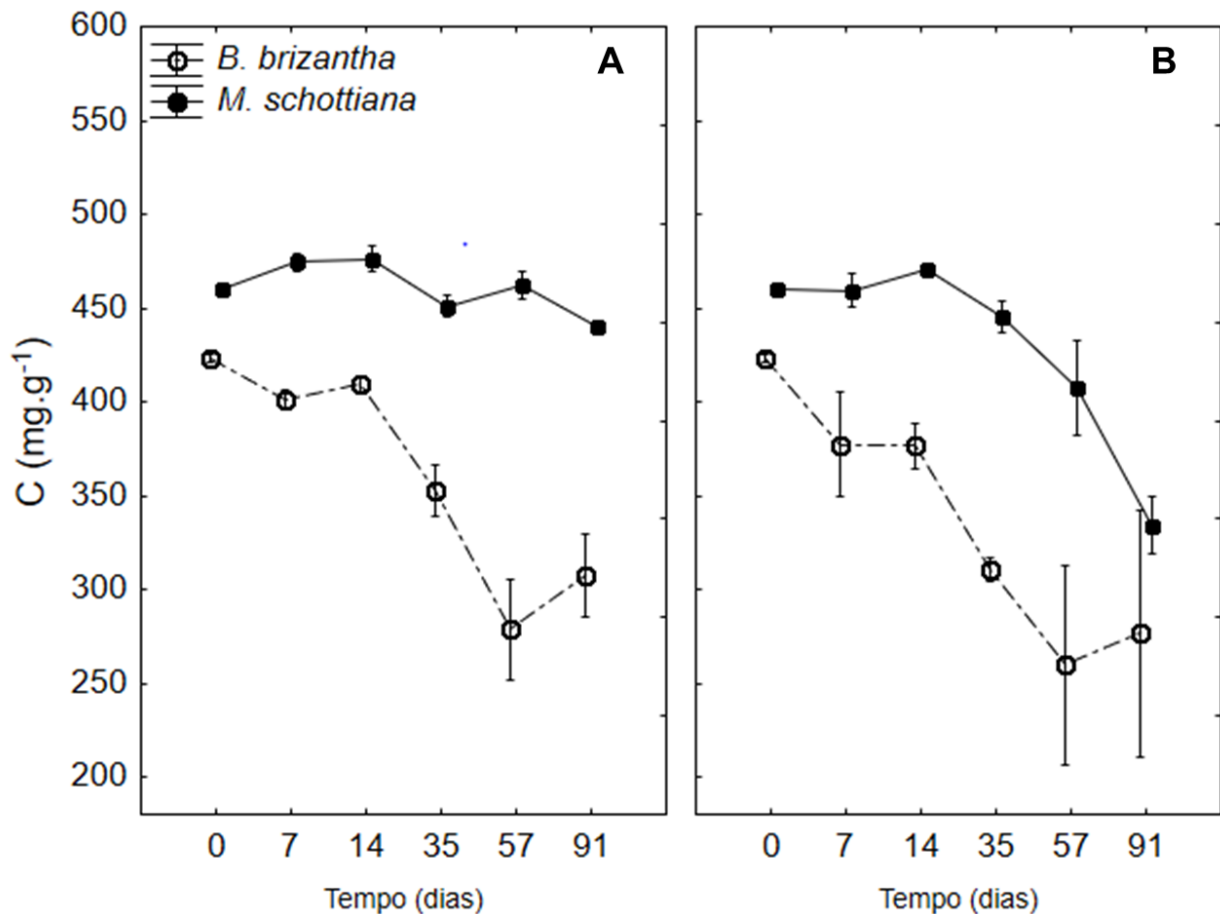


Figura 7: Variação temporal nas concentrações de carbono (C mg.g^{-1}) nos riachos de: (A) floresta, e (B) pastagem. Os valores representam a média \pm desvio-padrão.

Houve um maior enriquecimento nas concentrações de nitrogênio na *M. schottiana* nos primeiros 14 dias de decomposição nos dois riachos, e após esse período as concentrações de nitrogênio diminuíram chegando a $27,4 \text{ (mg.g}^{-1}\text{)}$ no riacho de pastagem após 91 dias de decomposição ($p>0,05$), enquanto no riacho de floresta, ao final do experimento, a concentração de nitrogênio foi de $32,7 \text{ mg.g}^{-1}$ similar a concentração inicial ($32,3 \text{ mg.g}^{-1}$) ($p>0,05$).

A concentração de N diminuiu na primeira semana de decomposição na espécie de gramínea (*B. brizantha*), e após esse período houve um leve enriquecimento entre 14 e 35 dias de decomposição, seguido de uma concentração mais estável até o final do experimento em ambos os riachos. Houve diferença entre a concentração inicial de nitrogênio na *B. brizantha* (17,6 mg.g⁻¹) e ao final de 91 dias de decomposição, chegando a valores de 12,0 e 10,6 mg.g⁻¹ no riacho de floresta e pastagem, respectivamente ($p < 0,05$).

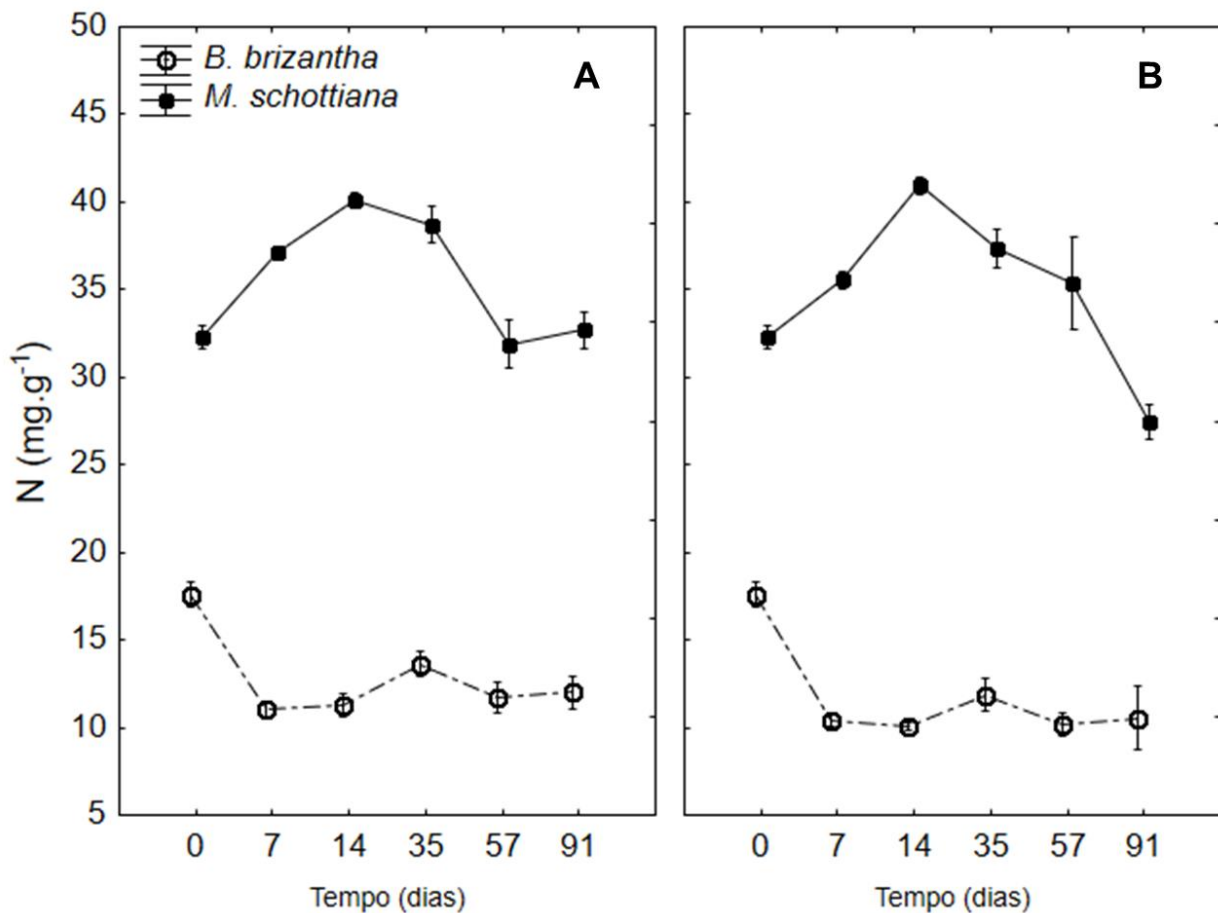


Figura 8: Variação temporal nas concentrações de nitrogênio (N mg.g⁻¹) nos riachos de: (A) floresta, e (B) pastagem. Os valores representam a média \pm desvio-padrão.

Houve um aumento aparente da razão C:N da *B. brizantha* após 35 dias de experimento, ($p > 0,05$), devido à perda de N, e após isto os valores diminuíram acompanhando o momento em que o C é degradado. A *M. schottiana* não teve a razão C:N alterada durante o experimento, para nenhum dos riachos ($p > 0,05$), devido às perdas proporcionais de C e N durante o experimento. Apesar de haver grande variação nos

valores de C:N da *B. brizantha* durante o experimento, seus valores iniciais e finais foram similares ($p > 0,05$).

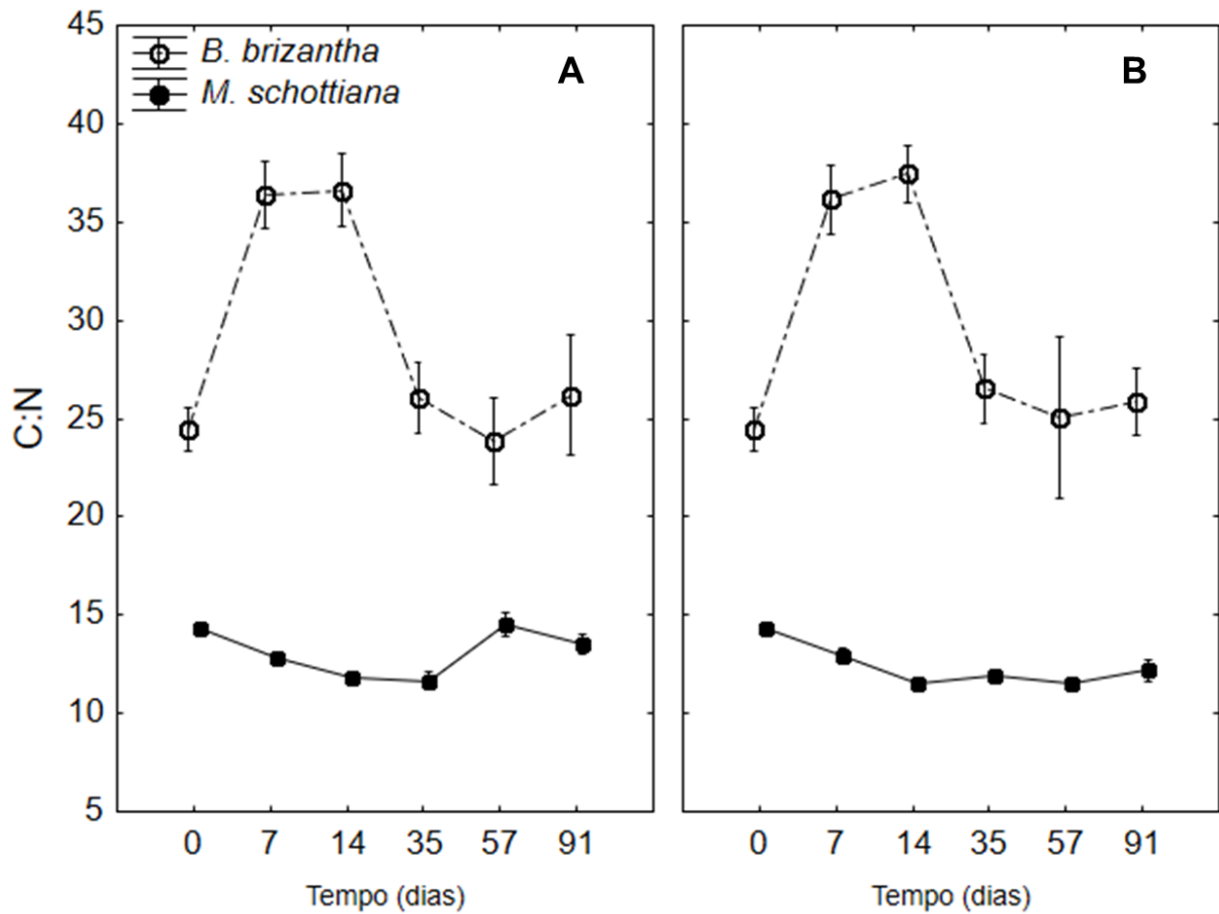


Figura 9: Variabilidade temporal da razão C:N dos resíduos vegetais nos riachos de: (A) floresta, e (B) pastagem. Os valores representam a média \pm desvio-padrão.

4.2.3 Variações nas composições isotópicas do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) e do nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$)

Um ligeiro empobrecimento no $\delta^{13}\text{C}$ ocorreu na *B. brizantha* a partir dos 14 dias, os valores foram de $-13,0\text{‰}$ para $-16,7\text{‰}$ ($p < 0,05$) no riacho de floresta, e para $-15,0\text{‰}$ ($p < 0,05$) no riacho de pastagem, enquanto não houve mudanças no $\delta^{13}\text{C}$ da *M. schottiana* durante todo o experimento (Figura 10).

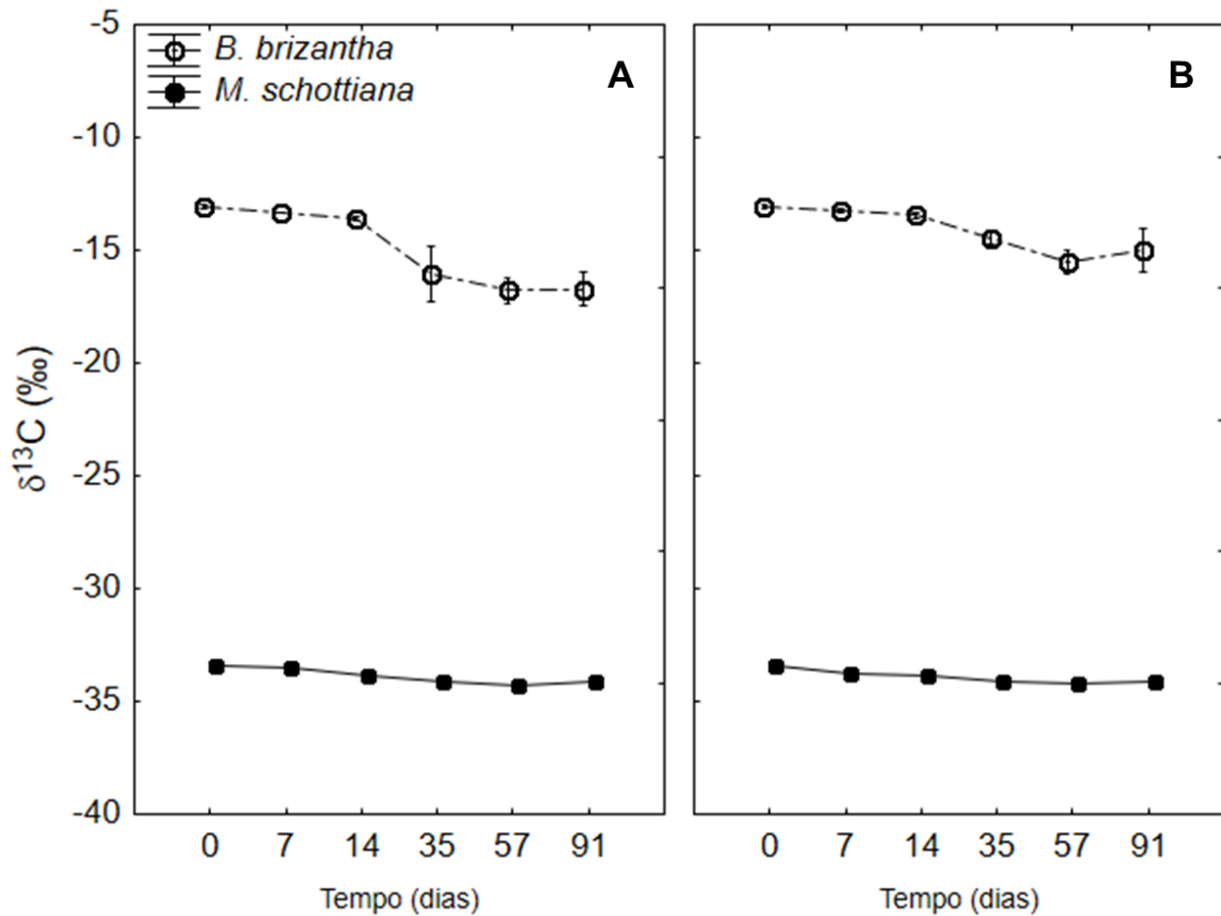


Figura 10: Variabilidade temporal da abundância natural do carbono ($\delta^{13}\text{C}$) no resíduo vegetal nos riachos de (A) floresta e de (B) pastagem. Os valores representam a média \pm desvio-padrão.

Houve um enriquecimento em $\delta^{15}\text{N}$ nos detritos foliares da *B. brachiaria* em ambos os riachos, enquanto não foram encontradas diferenças significativas entre os valores iniciais e finais de concentração de $\delta^{15}\text{N}$ na *M. schottiana*, também em ambos os riachos.

Os detritos de *B. brizantha* inseridos no riacho de floresta e de pastagem enriqueceram em $\delta^{15}\text{N}$ desde o início do experimento. Porém, os dados da *B. brizantha* na pastagem apresentaram desvio padrão muito alto, o que torna difícil analisá-los. A *M. schottiana* inserida no riacho de floresta enriqueceu em $\delta^{15}\text{N}$ na primeira semana e após esse período os valores foram estáveis (Figura 11) enquanto no riacho de pastagem, houve um enriquecimento no primeiro mês de decomposição, e após esse período, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ foram constantes até os 91 dias de decomposição.

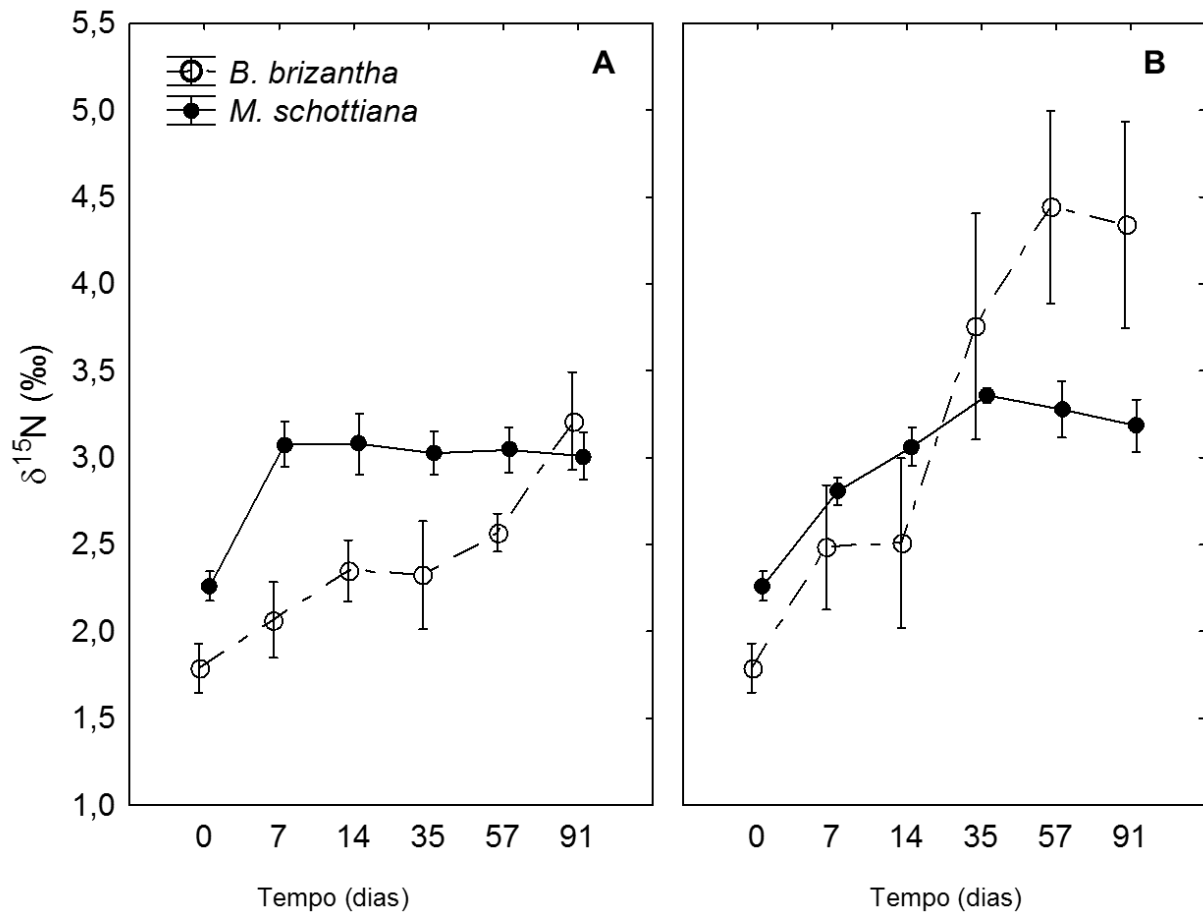


Figura 11: Variabilidade temporal da abundância natural do nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) no resíduo vegetal nos riachos de (A) floresta e de (B) pastagem. Os valores representam a média \pm desvio-padrão.

5. DISCUSSÃO

A primeira hipótese levantada foi de que as taxas de decomposição da espécie C4 seriam menores comparadas as da espécie C3, devido à diferença na qualidade nutricional, pois segundo alguns estudos, as espécies de gramíneas (C4) possuem maior teor de lignina (Barrière et al., 2003; Lam et al. 2003), menor teor de nitrogênio e alta relação C:N (Guendehou et al., 2014), caracterizando um material menos palatável e digestível para os decompositores. Apesar disso, a *B. brizantha* se compôs mais rápido em relação a *M. schottiana*.

Muitos estudos demonstram uma aparente ausência de carbono proveniente de plantas do tipo C4 dentro de cadeias alimentares aquáticas, apesar da sua grande contribuição na formação da matéria orgânica particulada dos rios, mostrando uma nítida preferência por carbono proveniente de plantas C3, devido a esta diferença na qualidade nutricional (Bunn et al., 1997; Clapcott e Bunn, 2003; Hepp et al., 2009; Warne et al., 2010; Augusto, 2015).

O trabalho de Figueiredo (2015) que ocorreu concomitante a esse estudo, no mesmo local e com as mesmas espécies, analisou a qualidade química inicial dos detritos foliares, e observou baixa qualidade nutricional na gramínea utilizada (*B. brizantha*) devido às menores concentrações de nitrogênio e fósforo, alta relação C:N, e concentração de polifenóis significativamente mais altas em relação a espécie C3 (*M. schottiana*). Porém as concentrações de lignina foram três vezes menores na *B. brizantha* comparada a *M. schottiana*, o que contrapõe vários estudos que demonstraram um alto teor de lignina em gramíneas (Coûteaux et al., 1995; Talbot e Tresender 2012).

Figueiredo (2015) sugere que a rápida decomposição da *B. brizantha* se deve provavelmente devido a esta baixa concentração de lignina, pois é o componente mais recalcitrante presente na parede celular das folhas (Grabber et al., 2004). Talbot e Tresender (2012) demonstram que a interação da lignina com os demais componentes das células como polissacarídeos (celulose e hemicelulose) e proteínas, pode retardar a perda de massa do detrito foliar pela diminuição da decomposição de tais compostos.

A lignina é degradada apenas por microrganismos muito especializados, pois o investimento energético requerido para isto é muito alto, o que faz com que a maioria dos microrganismos decompositores utilizem preferencialmente os carboidratos solúveis e de

baixo peso molecular, seguidos de compostos menos complexos como a celulose e hemicelulose (Loranger et al., 2002).

Foram também encontrados por Figueiredo (2015) maiores teores de fibras no tecido foliar da *M. schottiana*, quando comparada a *B. brizantha*, e a ausência de diferença significativa entre o teor inicial e final de lignina, o que confirma o aspecto mais recalcitrante das folhas desta espécie.

Existe uma relação direta entre as concentrações de celulose no tecido e a taxa de decomposição. A celulose é considerada uma fonte lábil de carbono, e estudos com gramíneas apresentando alto teor de celulose e baixo teor de lignina obtiveram altas taxas de decomposição (Schweizer et al., 1999).

Figueiredo (2015) concluiu que o fato da *B. brizantha* ter apresentado maior concentração de celulose e menor de lignina do que a *M. schottiana* determinou a perda de massa do resíduo, dado que 50% do detrito é composto de carbono. Isto pôde ser observado principalmente para a *B. brizantha* no presente trabalho, que foi a espécie com maiores taxas de decomposição (Tabela 2, Figura 6) e maiores perdas de carbono durante o experimento (Figura 7).

A lignina também pode influenciar na dinâmica de alguns compostos, uma vez que pode interagir com outras moléculas (Talbot et al., 2012). Não houve perdas significativas de nitrogênio pela espécie nativa (*M. schottiana*) (Figura 8) apesar desta possuir maior concentração inicial do nutriente ($>30 \text{ mg.g}^{-1}$) (Tabela 3). Craine et al., 2007 sugere que a menor perda de nitrogênio em resíduos ricos neste nutriente se deve a reações de condensação que este sofre dentro do tecido, sendo que moléculas ricas em nitrogênio podem se ligar à lignina, presente na parede celular, levando à inibição de sua decomposição. Juntando-se a isso o fato de que a *B. brizantha*, cuja concentração de lignina em seu tecido foi menor (Figueiredo 2015), teve perda significativa no teor de nitrogênio na primeira semana de decomposição ($p < 0,05$) (Figura 8), pode-se considerar estas reações de condensação como a explicação para esta ausência de perda de nitrogênio pela espécie C3.

As concentrações de N na *M. schottiana* aumentaram nos primeiros 14 dias ($p < 0,05$) (Figura 8), pois além de não perderem nitrogênio pelas reações com a lignina, há um incremento deste nutriente pela colonização microbiana (Silva et al., 2011).

Um grande aumento da razão C:N foi observado na *B. brizantha* até os 35 dias, devido à perda de N, e após isto, houve uma diminuição do valor. A razão C:N da *M. schottiana* se manteve estável durante o experimento nos dois riachos estudados, devido ao fato das concentrações de C e N diminuírem em proporções similares.

Ao longo da decomposição houve um empobrecimento de $\delta^{13}\text{C}$ no tecido da *B. brizantha* (Figura 10). De acordo com Benner et al. 1987 isto se deve à preferência dos microrganismos por determinados compostos como fonte de carbono. Componentes recalcitrantes, como a lignina, são empobrecidos em ^{13}C com relação ao tecido da planta, diferente dos compostos solúveis e polímeros, como os polissacarídeos (celulose e a hemicelulose), que são enriquecidos em ^{13}C e primeiramente consumidos no processo de decomposição. No entanto este processo não foi notado na *M. schottiana*, que não teve mudanças nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ durante o experimento (Figura 10). Uma possível explicação seria a influência da tirosina, importante precursor da lignina, que é um aminoácido empobrecido em $\delta^{13}\text{C}$ e pouco eficiente na síntese de lignina em coníferas e angiospermas, como a *M. schottiana* (Benner et al., 1987; Macko et al., 1987).

Além disso, observou-se um significativo enriquecimento de $\delta^{15}\text{N}$, conforme a decomposição avançou, principalmente na *B. brizantha* (Figura 11). Um dos processos que pode explicar esse enriquecimento é a perda preferencial de compostos empobrecidos em $\delta^{15}\text{N}$, por meio da mineralização de compostos nitrogenados lábeis. Outro processo possível seria o enriquecimento em $\delta^{15}\text{N}$ devido a presença de fungos decompositores, que costumam apresentar valores de $\delta^{15}\text{N}$ maiores que o substrato (Hogberg, 1997).

A segunda hipótese levantada foi de que as taxas de decomposição no riacho de floresta seriam maiores do que no riacho de pastagem, pois o riacho de pastagem possui maior produção primária devido à maior incidência solar, portanto, pode apresentar maior competição por nutrientes solubilizados entre os organismos autotróficos e heterotróficos (Crane e Grover, 2010). Desta forma a decomposição dos detritos foliares seria menor, pois deixaria de haver o predomínio dos decompositores heterotróficos no ecossistema (Roberts e Howarth, 2006).

Existem inúmeras evidências apontando para a existência de competição entre organismos autotróficos e heterotróficos por nutrientes e outros recursos (Brown et al. 1981; Van Niel et al. 1993; Crane e Grover, 2010). Além disso, Greenwood et al., (2007) relataram maiores taxas de decomposição foliar e maior biomassa de organismos

detrítivos através do incremento de nutrientes (N+P) em um riacho de cabeceira florestado nos Estados Unidos. Seus resultados demonstraram que a maior disponibilidade de nutrientes alterou os fluxos de energia e nutrientes na cadeia alimentar detritívora do riacho.

Paul et al. (2006) avaliaram a perda de massa foliar de *Acer barbatum* em doze riachos no estado da Georgia, EUA, dentre eles quatro florestados, três em áreas de agricultura, dois em áreas suburbanas e três em áreas urbanas. Os riachos inseridos em áreas com uso do solo agrícola obtiveram altas taxas de decomposição devido ao aumento da atividade biológica como resultado de uma maior disponibilidade de nutrientes.

Alguns autores sugeriram que a assimilação de nutrientes por fitoplâncton varia com a intensidade de luz (Lean e Nalewajko, 1976), o que não ocorre no caso das bactérias heterotróficas, levando a crer que o fitoplâncton é mais competitivo em ambientes com maior intensidade de luz (Roberts e Howarth, 2006), e que as bactérias são mais fortemente limitadas pelas concentrações de nutrientes em ambientes mais iluminados do que em mais sombreados (Cotner e Biddanda, 2002).

Ainda, pode-se concluir que em ambientes com menor intensidade de luz, bactérias têm vantagem sobre os autótrofos na competição por nutrientes que limitam o desenvolvimento dos dois grupos (Roberts e Howarth, 2006).

A baixa quantidade de biomassa autotrófica no riacho sombreado de floresta possibilitaria uma vantagem competitiva aos organismos heterotróficos, como os decompositores. Como já citado, estes organismos respondem positivamente à maior disponibilidade de nutrientes nos sistemas aquáticos, aumentando as taxas de decomposição (Greenwood et al. 2007).

Vale ainda ressaltar que o fato de terem sido registradas maiores temperaturas no riacho de pastagem (Figura 4), devido à maior incidência de luz solar, não foi determinante no aumento das taxas de decomposição, como encontrado em Augusto (2015). Encalada et al. (2010) sugere que as menores taxas de decomposição encontradas em riachos com maior incidência de luz podem ocorrer pelo aumento na quantidade de invertebrados que se alimentam de fitoplâncton, em detrimento dos fragmentadores.

6. CONCLUSÃO

Com os resultados do estudo chegam-se as seguintes conclusões, em relação às hipóteses colocadas:

- As taxas de decomposição da espécie C4 (*B. brizantha*) não foram menores do que as da espécie C3 (*M. schottiana*), contrariando a primeira hipótese. Acredita-se que as taxas de decomposição da *B. brizantha* foram superiores às da *M. schottiana* devido ao fato da primeira possuir três vezes menos lignina do que a segunda (Figueiredo 2015). Assim pode-se concluir que a lignina foi o principal fator de qualidade nutricional a influenciar nas taxas de decomposição das espécies.
- As taxas de decomposição no riacho de floresta foram maiores do que no riacho de pastagem, conforme sugerido pela segunda hipótese. Acredita-se que a baixa quantidade de organismos autotróficos no riacho de floresta tenha disponibilizado mais nutrientes para os heterotróficos decompositores, e com isso aumentado as taxas de decomposição deste riacho.

7. REFERÊNCIAS

- ABELHO, M. From Litterfall to Breakdown in Streams: A Review. **The Scientific World Journal**, v. 1, p. 656–680, 2001.
- AQUINO, F.G.; VILELA, M.F. **Importância das matas ripárias**. 2008. Artigo em Hypertexto. Disponível em: <http://www.infobibos.com/Artigos/2008_4/matas/index.htm>. Acesso em: 28/10/2015.
- AUGUSTO, F.G. **Macroinvertebrados aquáticos na decomposição de plantas C3 e C4 em riachos da Serra do Mar**, SP: comparação entre floresta e pastagem. 2015. 86 p. Dissertação (Mestrado) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2015.
- BARBEHENN R.V.; BERNAYS E.A. Relative nutritional quality of C3 and C4 grasses for a graminivorous lepidopteran Paratrytone melane (Hesperiidae). **Oecologia**, 92, 97–103. 1992.
- BARRIÈRE, Y.; GUILLET, C.; GOFFNER, D.; PICHON, M. Genetic variation and breeding strategies for improved cell wall digestibility in annual forage crops. A review. **Animal Research**, 52(3), 193-228, 2003.
- BENFIELD E.F. Leaf breakdown in stream ecosystems. In: **Methods in Stream Ecology** (Eds F.R. Hauer e G.A. Lamberti), pp. 579–589. Academic Press, New York. 1996.
- BENFIELD, E.F. Comparison of litterfall input streams. Stream Organic Matter Budgets. **Journal of the North American Benthological Society**, 16: 104-108. 1997.
- BENNER, R.; FOGEL, M.L.; SPRAGUE, E.K.; HODSON, R.E. Depletion of ¹³C in lignin and its implications for stable carbon isotope studies. **Nature**, London, v. 329, 708-710, 1987.
- BENSTEAD, J.P. Macroinvertebrates and the processing of leaf litter in a tropical stream. **Biotropica**, 28: 367-375. 1996.
- BERRY, J.O.; PATEL, M. Kranz Anatomy and the C4 Pathway. **Encyclopedia of life sciences (ELS)**, n. October 2015, p. 1–6, 2008.
- BIRD, G.A., KAUSHIK, N.K. Invertebrate colonization and processing of maple leaf litter in a forested and an agricultural reach of a stream. **Hydrobiologia** 234, 65–77. 1992.
- BITAR, A.L.; ANTONIO, R.M.; BIANCHINI JR., I. Degradação anaeróbia de folhas e galhos, cascas e serrapilheira. **Acta Limnologica Brasiliensia**, 14: 17-26, 2002.
- BOLING, J.R., R.H., GOODMAN, E.D., VAN SICKLE, J.A., ZIMMER, J.O., CUMMINS, K.W., PETERSEN, R.C., REICE, S.R. Toward a model of detritus processing in a woodland stream. **Ecology** 56, 141–151. 1975.
- BOULTON, A.J.; BOON, P.I. A review of methodology used to measure leaf litter decomposition in lotic environments: time to turn over an old leaf? **Aust. J. Mar. Freshwater Res.** 42, 1–43. 1991.
- BRITO, E.F.; MOULTON, T.P.; SOUZA, M.L.; BUNN, S.E. Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream, south-east Brazil. **Austral Ecology**, Nathan, v. 31, p. 623–633, 2006.
- BROWN, E.J.; BUTTON, D.K.; LANG, D.S. Competition between heterotrophic and autotrophic microplankton for dissolved nutrients. **Microbial Ecology**, v. 7, n. 3, p. 199–206, 1981.
- BUNN S.E. Origin and fate of organic matter in Australian upland streams. In: **Limnology in Australia** (Eds P. DeDeckker e W.D. Williams), pp. 277–291. CSIRO, Melbourne. 1986.

- BUNN S.E., DAVIES P.M., KELLAWAY D.M. Contributions of sugarcane and invasive pasture grass to the aquatic food web of a tropical lowland stream. **Marine and Freshwater Research**, 48, 173–179. 1997.
- CASAS, J. AND GESSNER, M.O. Leaf litter breakdown in a Mediterranean stream characterised by travertine precipitation. **Freshwater Biol.** 41, 781–793. 1999.
- CASWELL H.E., REED F.C., STEPHENSON S.F. E WERNER P. Photosynthetic pathways and selective herbivory: a hypothesis. **The American Naturalist**, 107, 465–480. 1973.
- CASWELL H.E.; REED F.C. Indigestibility of C4 bundle sheath cells by the grasshopper, *Melanoplus confusus*. **Annals of the Entomological Society of America**, 68, 686–688. 1975.
- CHAMIER, A.C. Water chemistry. In *The Ecology of Aquatic Hyphomycetes*. Bärlocher, F., Ed. Ecological Studies, Vol. 94. **Springer-Verlag**, Berlin. pp. 118–134. 1992.
- CHUNG, N., SUBERKROPP, K.: Contribution of fungal biomass to the growth of the shredder, *Pycnopsyche gentilis* (Trichoptera: Limnephilidae), **Freshwat. Biol.** 54, 2212–2224. 2009.
- CLAPCOTT, J.E.; BUNN, S.E. Can C4 plants contribute to aquatic food webs of subtropical streams? **Freshwater Biology**, v. 48, n. 6, p. 1105–1116, 2003.
- COTNER, J.B., BIDDANDA. A.N.D.B. Small players, large role: Microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic ecosystems. **Ecosystems** 5:105–121. 2002.
- COÛTEAUX, M. M.; BOTTNER, P.; BERG, B. Litter decomposition, climate and litter quality. **Trends in Ecology and Evolution**. 10, 63–66, 1995.
- CRAINE, J.M.; MORROW, C.; FIERER, N. Microbial nitrogen limitation increases decomposition. **Ecology**, v. 88, n. 8, p. 2105-2113, 2007.
- CRANE, K.W.; GROVER, J.P. Coexistence of mixotrophs, autotrophs, and heterotrophs in planktonic microbial communities. **Journal of Theoretical Biology**, v. 262, n. 3, p. 517–527, 2010.
- DAS, M.; ROYER, T.V.; LEFF, L.G. Diversity of fungi, bacteria, and actinomycetes on leaves decomposing in a stream. **Applied and Environmental Microbiology**, 73: 756-767. 2007.
- DÍAZ VILLANUEVA, V.; TROCHINE, C. The role of microorganisms in the diet of *Verger* cf. *limnophilus* (Trichoptera: Limnephilidae) larvae in a Patagonian Andean temporary pond. **Wetlands**, 25: 473-479. 2005.
- DOBSON, M. AND FRID, C. **Ecology of Aquatic Systems**. Longman, Essex. 1998.
- ELOSEGI, A.; POZO, J. Litter Input. Pp. 3-11. In: GRAÇA, M.A.S.; BARLOCHER, F.; GESSNER M.O. (eds.). *Methods to study litter decomposition: a practical guide*. **Springer**, Dordrecht, the Netherlands. 329p. 2005.
- ENCALADA, A.C.; CALLES, J.; FERREIRA, V.; CANHOTO, C.M.; GRAÇA, M. Riparian land use and the relationship between the benthos and litter decomposition in tropical montane streams. **Freshwater Biology**, Oxford, v. 55, p. 1719-1733, 2010.
- FARJALLA, V.F.; MARINHO, C.C.; ESTEVES, F.A. Uptake of oxygen in the initial stages of decomposition of aquatic macrophytes and detritus from terrestrial vegetation in a tropical coastal lagoon. **Acta Limnologica Brasiliensia**, 11: 185-193. 1999.
- FERREIRA, V.; GRAÇA, M.A.S.; DE LIMA, J.L.M.P.; GOMES, R. Role of physical fragmentation and invertebrate activity in the breakdown rate of leaves. **Archiv für Hydrobiologie**, 165: 493–513. 2006.

- FIGUEIREDO, A.F. **Avaliação da decomposição de plantas C3 e C4 em Rios sob diferentes condições ambientais**. 2015. 92 p. Dissertação (Mestrado) – Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2015.
- FORSBERG B.R., ARAUJO-LIMA C.A.R.M., MARTINELLI L.A., VICTORIA R.L. E BONASSI J.A. Autotrophic carbon sources for fish of the central Amazon. **Ecology**, 74, 643– 651. 1993.
- GESSNER, M.O.; CHAUVET, E.; DOBSON, M. A Perspective on leaf litter breakdown in stream. **Oikos**, 85: 377-384. 1999.
- GIMENES, K.Z.; CUNHA-SANTINO, M.B.; BIANCHINI JR, I. Decomposição de matéria orgânica alóctone e autóctone em ecossistemas aquáticos. **Oecologia Australis**, 14(4): 1036-1073; doi:10.4257/oeco.2010.1404.13, 2010.
- GONÇALVES, J.F.JR.; MARTINS, R.T.; OTTONI, B.M.P.; COUCEIRO, S.R.M. Uma visão sobre a decomposição foliar em sistemas aquáticos brasileiros. 2013. In: Hamada, N., Nessimian, J.L. & Querino, R.B. **Insetos Aquáticos na Amazônia Brasileira: taxonomia, biologia e ecologia**, 2013.
- GRABBER, J.H.; RALPH, J.; LAPIERRE, C.; BARRIÈRE, Y. Genetic and molecular basis of grass cell-wall degradability. I. Lignin–cell wall matrix interactions. **Comptes rendus biologiques**, 327(5), 455-465, 2004.
- GRAÇA, M.A.S. et al. A conceptual model of litter breakdown in low order streams. **International Review of Hydrobiology**, v. 100, n. 1, p. 1–12, 2015.
- GREENWOOD, J.L. et al. Nutrients stimulate leaf breakdown rates and detritivore biomass: bottom-up effects via heterotrophic pathways. **Oecologia**, v. 151, n. 4, p. 637–49, 2007.
- GRIFFITH, M.B.; PERRY, S A. Fungal biomass and leaf litter processing in streams of different water chemistry. **Hydrobiologia** 294, 51–61. 1994.
- GUENDEHOU, G.H.S.; SABIN G.H.; LISKI J.; TUOMI, M.; MOUDACHIROU, M.; SINSIN, B.; MAKIPAA, R. Decomposition and changes in chemical composition of leaf litter of five dominant tree species in a West African tropical forest. **Tropical Ecology** 55: 207-220, 2014.
- GULIS, V.; SUBERKROPP. K. Leaf litter decomposition and microbial activity in nutrient-enriched and unaltered reaches of a headwater stream. **Freshwater Biology**, 48: 123–134. 2003.
- HAMILTON S.K., LEWIS W.M.J., SIPPEL S.J. Energy sources for aquatic animals in the Orinoco River floodplain: evidence from stable isotopes. **Oecologia**, 89, 324–330. 1992.
- HATCH M.D.; SLACK C.R. **Photosynthetic CO₂-pathways**. **Annual Review of Plant Physiology**, 21, 141–162. 1970.
- HEPP, L.U.; DELANORA, R.; TREVISAN, A. Compostos secundários durante a decomposição foliar de espécies arbóreas em um riacho do sul do Brasil. **Acta Botânica Brasil**. 23, 407–413, 2009.
- HIEBER, M.; GESSNER, M.O. Contribution of stream detritívoros, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. **Ecology**, 83: 1026-1038. 2002.
- HOGBERG, P. 15N natural abundance in soil-plant systems. **New Phytologist**, v. 137, n. 95, p. 179–203, 1997.
- JOLY, C A. et al. Florística e fitossociologia em parcelas permanentes da Mata Atlântica do sudeste do Brasil ao longo de um gradiente latitudinal. **Biota Neotropica, Campinas**, v. 12, p. 123-145, 2012.

- JONES, J.B. Jr Benthic organic matter storage in streams: influence of detrital import and export, retention mechanisms, and climate. Stream Organic Matter Budgets. **Journal of the North American Benthological Society**, 16: 109-119. 1997.
- LAM, T.B.T.; IYAMA, K.; STONE, B.A. Hot alkali-labile linkages in the walls of the forage grass *Phalaris aquatica* and *Lolium perenne* and their relation to in vitro wall digestibility. **Phytochemistry**, 64(2), 603-607, 2003.
- LEAN, D.R.S., NALEWAJKO A.N.D.C. 1976. Phosphate exchange and organic phosphorus excretion by freshwater alga. **J. Fish. Res. Bd. Can.** 33:1312–1323
- LEITE, G.F.M. **Processos ecológicos em Zonas Ripárias: o efeito da integridade da vegetação ripária sobre as comunidades aquáticas em riachos de cabeceira**. 2013. 111 p. Dissertação - Departamento de Ecologia, Universidade de Brasília, Brasília. 2013.
- LORANGER G.; PONGE J. F.; IMBERT D.; LAVELLE P. Leaf decomposition in two semi-evergreen tropical forests: influence of litter quality. **Biology and Fertility of Soil** (in press). 2002.
- MACKO, S.A.; FOGEL, M.L.; HARE, P.E.; HOERING, T.C. Isotopic fractionation of nitrogen and carbon in the synthesis of amino acids by microorganisms. **Chemical Geology: Isotope Geoscience section** 65.1: 79-92. 1987.
- MARTINELLI, L.; OMETTO, J.P.; FERRAZ, E.; VICTORIA, R.; CAMARGO, P.B.; MOREIRA, M.Z. A composição isotópica do carbono na hidrosfera: desvendando questões ambientais com isótopos estáveis. **São Paulo: Oficina de Textos**, cap. 8, p. 80-91, 2009
- MARTINEZ, A., LARRANAGA, A., PEREZ, J., DESCALS, E., POZO, J.: Temperature affects leaf litter decomposition in low-order forest streams: Field and microcosm approaches, **FEMS Microbiol. Ecol.** 87, 257–267. 2014.
- MCGEORGE, J.E., JAGOE, C.H., RISLEY, L.S., MORGAN, M.D. Litter decomposition in low pH streams in the New Jersey Pinelands. **Verh. Int. Verein. Limnol.** 24, 1711–1714. 1991.
- MITRE, S.K. **Decomposição de detritos foliares alóctones e dinâmica de nutrientes em sistema lótico no Cerrado**. p. 107, 2011.
- MOORE, C.M. et al. Detritus, trophic dynamics, and biodiversity. **Ecology Letters**, 7:584–600. 2004.
- OLSON J.S. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. **Ecology**. 44(2): 322-330, 1963.
- PAUL, M.J.; MEYER, J.L.; COUCH, C.A. Leaf breakdown in streams differing in catchment land use. **Freshwater Biology**, v. 51, n. 9, p. 1684–1695, 2006.
- PETERSEN, R.C. AND CUMMINS, K.W. Leaf processing in a woodland stream. **Freshwater Biol.** 4, 343–368. 1974.
- QUINN, J.M., BURRELL, G.P., AND PARKYN, S.M. Influences of leaf toughness and nitrogen content on instream processing and nutrient uptake by litter in a Waikato, New Zealand, pasture stream and streamside channels. **N. Z. J. Mar. Freshwater Res.** 34, 253–271. 2000.
- RADER, R.B., MCARTHUR, J.V., e AHO, J.M. Relative importance of mechanisms determining decomposition in a southeastern blackwater stream. **Am. Midl. Nat.** 132, 19–31. 1994.
- RAVEN P.H., EVERT R.F.E., EICHHORN S.E. (Eds) **The Biology of Plants**, pp. 140–149. W H Freeman e Company, New York. 1998.

- READ, J., STOKES, A.: Plant biomechanics in an ecological context, **Am. J. Bot.** 93, 1546–1565. 2006.
- ROBERTS, B.J.; HOWARTH, R.W. Nutrient and light availability regulate the relative contribution of autotrophs and heterotrophs to respiration in freshwater pelagic ecosystems. **Limnology and Oceanography**, v. 51, n. 1, p. 288–298, 2006.
- ROWE, J.M., MEEGAN, S.K., ENGSTROM, E.S., PERRY, S.A., AND PERRY, W.B. Comparison of leaf processing rates under different temperature regimes in three headwater streams. **Freshwater Biol.** 36, 277–288. 1996.
- SALEMI, L.F. **Balanço de água e de nitrogênio em uma microbacia coberta por pastagem no litoral norte do Estado de São Paulo**. 2009. 86 f. Dissertação (Mestrado) –Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2009.
- SCHIERS J., BRUYN L.D. e VERHAGEN R. A test of the C3-C4 hypothesis with two grass miners. **Ecology**, 82, 410–421. 2001.
- SCHWEIZER, M.; FEAR, J.; CADISCH, G. Isotopic (^{13}C) Fractionation During Plant Residue Decomposition and its Implications for Soil Organic Matter Studies. **Rapid Communications in Mass Spectrometry**, v. 13, n. 13, p. 1284-1290, 1999.
- SHAFTTEL, R.S., KING, R.S., BACK, J.A.: Alder cover drives nitrogen availability. 2012. In: **Kenai lowland headwater streams**, Alaska, Biogeochemistry 107, 135–148. In: Graça et al. 2014.
- SILVA, D.S.; CUNHA-SANTINO, M.B. DE; MARQUES, E.E. Decomposição e dinâmica de liberação de nitrogênio e fósforo de frações vegetais de *Salvinia auriculata* Aubl. em um reservatório da Amazônia legal. **Acta Scientiarum**. Biological Sciences, v. 33, n. 1, p. 21–29, 2011.
- SOS MATA ATLANTICA – INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS INPE. **Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica período 2014-2015**. São José dos Campos: INPE, 2015.
- STATSOFT. **Statistica**. Tulsa: StatSoft, Disponível em: <http://www.statsoft.com> 2015.
- SUBERKROPP, K. Aquatic hyphomycete communities. In: **The Fungal Community: Its Organization and Role in the Ecosystem**. 2nd ed. Carroll, G.C. and Wicklow, D.T., Eds. Marcel Dekker, New York. pp. 729–747. 1992.
- SUBERKROPP, K. Effect of dissolved nutrients on two aquatic Hyphomycetess growing on leaf litter. **Mycological Research**, 102: 998-1002. 1998.
- SWAN, C.M., PALMER, M.A.: Leaf diversity alters litter breakdown in a Piedmont stream, **J. N. Am. Benthol. Soc.** 23, 15–28. 2004.
- TALBOT, J.M.; TRESEDER, K.K. Interactions among lignin, cellulose, and nitrogen drive litter chemistry-decay relationships. **Ecology**, 93(2), 345-354, 2012
- TALBOT, J.M.; YELLE, D.J.; NOWICK, J.; TRESEDER, K.K. Litter decay rates are determined by lignin chemistry. **Biogeochemistry**, v. 108, n. 1-3, p. 279-295, 2012.
- TOWNSEND, C.R.; RILEY, R.H. Assessment of river health: Accounting for perturbation pathways in physical and ecological space. **Freshwater Biology**, v. 41, n. 2, p. 393–405, 1999.
- VAN NIEL, E. et al. Competition between heterotrophic and autotrophic nitrifiers for ammonia in chemostat cultures. **FEMS Microbiology Letters**, v. 102, n. 2, p. 109–118, 1993.

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

VELOSO, H.P.; RANGEL FILHO, A.L.R.; LIMA, J.C.A. **Classificação da vegetação Brasileira adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.

VILLELA, F.S.; BECKER, F.G.; HARTZ, S.M. Diet of *Astyanax* species (Teleostei, Characidae) in an Atlantic forest river in southern Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 45, p. 223-232, 2002.

WANG, C. et al. Systematic Comparison of C3 and C4 Plants Based on Metabolic Network Analysis. **BMC Systems Biology**, v. 6, n. Suppl 2, p. S9, 2012.

WARNE, R.W.; PERSHALL, A.D.; WOLF, B.O. Linking precipitation and C3–C4 plant production to resource dynamics in higher-trophic-level consumers. **Ecology**, 91, 1628–1638, 2010.

WEBSTER, J.R.; BENFIELD, E.F. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** 17, 567–594. 1986.

WEBSTER, J.R.; MEYER, J.L. Organic matter budgets for streams: a synthesis. Stream Organic Matter Budgets. **Journal of the North American Benthological Society**, 16: 141-161. 1997.

WIKIPÉDIA. **Mapa Núcleo Santa Virgínia**. San Francisco, 1997. Disponível em: <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Mapa_nucleo_santa_virginia.jpg>. Acesso em: 14 ago. 2015.