



Universidade Federal do Rio Grande
Instituto de Ciências Biológicas
Pós-graduação em Biologia de
Ambientes Aquáticos Continentais



Partição de recursos: invertebrados selecionam diatomáceas perifíticas do biofilme?

Tauana Mores

Orientadora: Fabiana Schneck
Coorientadora: Edélti Faria Albertoni

Rio Grande
2021



Universidade Federal do Rio Grande
Instituto de Ciências Biológicas
Pós-graduação em Biologia de Ambientes
Aquáticos Continentais



Partição de recursos: invertebrados selecionam diatomáceas perifíticas do biofilme?

Aluna: Tauana Mores

Orientadora: Fabiana Schneck

Coorientadora: Edélti Faria Albertoni

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

Rio Grande
2021

Ficha Catalográfica

M843p Mores, Tauana.

Partição de recursos: invertebrados selecionam diatomáceas perifíticas do biofilme? / Tauana Mores. – 2021.
57 f.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Rio Grande – FURG, Programa de Pós-Graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Rio Grande/RS, 2021.

Orientadora: Dra. Fabiana Schneck.

Coorientadora: Dra. Edélti Faria Albertoni.

1. Algas Perifíticas 2. Conteúdo Estomacal 3. Grupos Funcionais 4. Insetos Aquáticos 5. Partição de Recursos
I. Schneck, Fabiana II. Albertoni, Edélti Faria III. Título.

CDU 582.26

Catálogo na Fonte: Bibliotecário José Paulo dos Santos CRB 10/2344



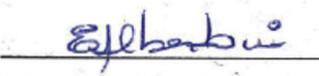
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE - FURG
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA DE AMBIENTES
AQUÁTICOS CONTINENTAIS

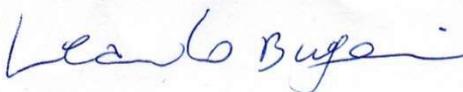


ATA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO EM BIOLOGIA DE AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS – N° 007/2021

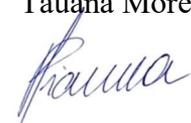
Às 14h (quatorze horas) do dia 21 (vinte e um) do mês de dezembro de 2021 (dois mil e vinte e um), via Webconferência (https://conferenciaweb.mrp.br/events/defesa_mestrado_tauanamores), reuniram-se docentes, discentes e comunidade em geral, para a Defesa Pública de Dissertação de Mestrado da acadêmica Tauana Morés. A dissertação intitulada “**Partição de recursos: invertebrados selecionam diatomáceas perifíticas do biofilme?**” foi avaliada pela Banca Examinadora composta pela Prof^a Dra. Fabiana Schneck (Orientadora e Presidente da Banca); Prof^a Dra Edélti Faria Albertoni (Coorientadora); Prof^o Dr. Leandro Bugoni (FURG) e Prof^a Dra. Danielle Petsch (UEM). Após a defesa e arguição pública, a Banca Examinadora reuniu-se, para deliberação final, e considerou a acadêmica **APROVADA**. Desta forma, a acadêmica concluiu mais uma das etapas necessárias para a obtenção do grau de **MESTRE EM BIOLOGIA DE AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS**. Nada mais havendo a tratar, às 16h10 (dezesesseis horas e dez minutos) foi lavrada a presente ata, que lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Banca Examinadora, pela Acadêmica e pelo Coordenador do Curso.


Prof^a Dra. Fabiana Schneck


Prof^a Dra. Edélti Faria Albertoni


Prof^o Dr. Leandro Bugoni


Prof^a Dra. Danielle Petsch


Tauana Morés

Prof^o Dr. Rogério Tubino Vianna
Coordenador do Curso

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Roselita e Nevio, que sempre me apoiaram e acreditaram em mim, e que são a base que me mantém em pé.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de mestrado.

À todos que fazem parte do PPGBAC e do Laboratório de Limnologia da FURG.

À minha orientadora Fabiana Schneck, pela paciência, incentivo nos momentos de desânimo e puxões de orelha. Por ter ido até a Universidade no meio da pandemia pra me ajudar a oxidar insetos e montar lâminas de diatomáceas. Obrigada por ter me ensinado tanto.

À minha coorientadora Edélti, por ter me acolhido no Laboratório de Limnologia ainda antes de iniciar o mestrado, pelas oportunidades e suporte.

À professora Liliana Rodrigues, por ter concedido espaço no Laboratório de Ecologia de Algas Perifíticas na Universidade Estadual de Maringá para a identificação das diatomáceas.

Aos amigos e colegas da turma de mestrado, Amanda, Andréa, Celomar, Gabriela, Felipe, Luiz, Patrícia, Raíssa, Tamires e Vinícius, pela parceria, almoços no RU e cafés compartilhados. A amizade de vocês foi muito importante e vai ficar marcada na minha vida.

Aos colegas do LAATM, *Stream Team* e Laboratório de Limnologia, pelos cafés e conversas, especialmente Cindy, Aline, Dani, Emanuela, Ana, Maiby e Mavi. Ao Cláudio e à Gabi, que se tornaram amigos muito especiais que me ajudaram e incentivaram, tanto na realização da dissertação quanto na vida.

À Thayze e ao Julio, amigos muito especiais que a FURG me possibilitou conhecer.

E por fim, mas não menos importante, à Roberta, Carol, Micheli, Victória e as Vitórias que, mesmo longe, sempre estiveram presentes nessa jornada.

RESUMO

A partição de recursos entre espécies coexistentes possui grande influência na estruturação de comunidades, mas em ambientes aquáticos ainda é pouco estudada em organismos bentônicos. Entre os organismos bentônicos de riachos, os insetos são importantes consumidores da comunidade perifítica, principalmente diatomáceas. Em vista disso, quantificamos a partição de recursos em insetos que se alimentam do biofilme perifítico em riachos, avaliando se os táxons diferem quanto à dieta (i.e., espécies de diatomáceas consumidas) e se os insetos selecionam seus recursos de acordo com os atributos funcionais das diatomáceas (i.e., perfil ocupado no biofilme perifítico, forma de aderência ao substrato e tamanho). Analisamos o conteúdo estomacal de 88 indivíduos pertencentes a oito táxons de insetos para a identificação das diatomáceas consumidas. Classificamos os insetos em grupos funcionais alimentares. Além disso, coletamos amostras da comunidade perifítica do riacho. Para analisar se a composição da dieta dos insetos diferiu entre os táxons realizamos uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) para dados de presença-ausência e abundância. Realizamos uma análise multivariada RLQ para identificar os padrões alimentares dos insetos e uma análise *fourth-corner* para avaliar a significância das relações entre os atributos funcionais dos insetos e das diatomáceas consumidas observadas na RLQ. Por fim, calculamos um índice de eletividade, para determinar se houve alimentação seletiva pelos insetos em função da posição das diatomáceas no biofilme perifítico. Nós observamos que há diferenças no consumo de diatomáceas entre táxons de insetos que se alimentam do biofilme perifítico e, mais importante, que há seleção e evitação de distintos grupos de diatomáceas por táxons pertencentes a um mesmo grupo funcional alimentar. Isso indica que, mesmo na fina camada de biofilme perifítico pode ocorrer competição por recursos e, conseqüentemente, a partição destes recursos.

Palavras-chave: algas perifíticas, conteúdo estomacal, grupos funcionais, insetos aquáticos, partição de recursos

ABSTRACT

Resource partitioning among coexisting species has a great influence on community structure, but this issue is still poorly-studied in benthic organisms within aquatic environments. Among the benthic organisms of streams, insects are important consumers of the periphytic community, mainly diatoms. The aim of this dissertation was to quantify resource partitioning among insects that feed on the periphytic biofilm, evaluating whether the taxa differ in terms of their diet (i.e. species composition of diatoms) and whether they select resources according to the diatom's functional traits (layer occupied within the biofilm, adherence form, and size). Gut contents of 88 insect individuals belonging to eight taxa were analyzed to identify consumed diatoms. Insects were classified into functional feeding groups. Furthermore, samples of the stream periphytic community were also collected. Principal Coordinates Analyses were performed for both presence-absence and abundance data to analyze whether the composition of the diet of insects differed among taxa. A RLQ multivariate analysis was used to identify insects' dietary patterns and a *fourth-corner* analysis to evaluate the significance of the associations between the insects' and diatoms' functional traits, observed in the RLQ. Finally, we calculated an electivity index to determine whether there was a selective feeding by insects as a function of the diatoms position in the periphytic biofilm. Results showed that there are differences in diatom consumption between insect taxa that feed on the periphytic biofilm and, more importantly, that there is selection and avoidance of different groups of diatoms by taxa belonging to the same functional feeding group. This indicates that even in the fine periphytic biofilm layer, competition for resources can occur and, consequently, resource partitioning.

Keywords: aquatic insects, functional groups, gut content, periphytic algae, resource partitioning

APRESENTAÇÃO

Esta dissertação segue o modelo sugerido pelo Programa de Pós-graduação em Biologia de Ambientes Aquáticos Continentais e está organizada em três partes. A primeira contém a introdução geral abordando conceitos de nicho e partição de recursos, além de uma descrição detalhada das comunidades de insetos bentônicos e perifítica. A segunda parte é composta pelo manuscrito, que será submetido à revista *Freshwater Biology*. O manuscrito segue as normas de formatação da revista, com exceção da língua exigida. E, por fim, a terceira parte apresenta considerações finais e perspectivas futuras do trabalho.

SUMÁRIO

RESUMO.....	4
ABSTRACT	5
APRESENTAÇÃO	6
INTRODUÇÃO GERAL	11
Partição de recursos	11
Comunidade bentônica	14
Perifíton.....	17
Objetivos	20
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	21
CAPÍTULO 1.....	28
Resumo	29
I. <i>Introdução</i>	30
II. <i>Métodos</i>	32
III. <i>Resultados</i>	37
IV. <i>Discussão</i>	43
Referências	46
MATERIAL SUPLEMENTAR.....	52
CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS.....	56

LISTA DE FIGURAS

INTRODUÇÃO GERAL

Figura 1. Adaptações morfológicas de duas famílias de raspadores (A) Ephemeroptera: Heptageniidae e (B) Trichoptera: Helicopsychidae, aos ambientes de águas correntes. (Imagens de (A) Jan Hamrsky e (B) The Atlas of Common Freshwater Macroinvertebrates of Eastern North America: macroinvertebrates.org) 15

Figura 2. Representação hipotética das principais formas de crescimento da comunidade perifítica. É esperado que diferentes modos de herbivoria sejam mais eficazes em formas de crescimento particulares (Adaptado de Allan e Castillo, 2007).
..... 16

Figura 3. Exemplos de formas de vida de diatomáceas. (A) Forma peduncular de *Gomphonema* aderida por pedúnculos de mucilagem (de Otago Regional Council e Manaaki Whenua), (B) Tubos de mucilagem em *Encyonema* (de <http://plankton.image.coocan.jp/>), (C) Almofadas de mucilagem de *Diatoma* (de Gerd Guenther) e (D) Colônia em forma de “estrelas” com células aderidas por mucilagem em *Asterionella* (de Janina Kownacka). 18

Figura 4. Imagem adaptada de Hauer & Lamberti (2007). O esquema mostra os grupos funcionais de diatomáceas (alto perfil, baixo perfil, móteis e planctônicas) de acordo com a posição ocupada no biofilme perifítico. 19

CAPÍTULO 1

Figura 1. Localização da área de coleta no Riacho Cadeia, sudeste do Rio Grande do Sul, Brasil. 33

Figura 2. A análise multivariada RLQ identifica correlações entre vários conjuntos de dados. (A) A RLQ relaciona uma tabela de atributos das diatomáceas (Q) e uma tabela de atributos das espécies de inseto (R), usando uma tabela de abundância relativa das espécies de diatomáceas encontradas no conteúdo estomacal de cada inseto (L) como link. (B) A análise Hill-Smith das variáveis R contra L (Gráfico 1) e

das variáveis Q contra L (Gráfico 2) pode ser combinada (Gráfico 3) para mostrar os componentes r (atributos dos insetos da Tabela R) e componentes q (atributos das diatomáceas da Tabela Q) como vetores dentro de um único biplot. Adaptado de Gámez-Virúés et al. (2015)..... 36

Figura 3. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) da (A) matriz de presença-ausência da dieta dos insetos (índice de Sørensen) e (B) matriz de abundância da dieta dos insetos (índice de Bray-Curtis)..... 38

Figura 4. Resultado dos primeiros dois eixos da análise RLQ: (A) coeficientes para os insetos e seus atributos, e (B) coeficientes para os atributos das diatomáceas. . 40

Figura 5. Índice de eletividade de Vanderploeg e Scavia (1979) por táxon de inseto. Valores positivos indicam seleção positiva, valores negativos indicam evitação e valores próximos de zero indicam alimentação aleatória/neutra. Caixas indicam os quartis, linhas dentro das caixas indicam a mediana, linhas fora das caixas mostram a distribuição dos dados. Os círculos indicam os valores de eletividade de cada indivíduo. ** Valores de P estatisticamente significativos após correção de Bonferroni para múltiplos testes ($P \leq 0,001$). 42

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1. Táxons de insetos bentônicos herbívoros cujo conteúdo estomacal foi analisado. Número de indivíduos analisados (n), largura média \pm desvio padrão do aparato bucal e grupo funcional alimentar..... 37

Tabela 2. Resultados dos testes globais de significância (F , r) entre os atributos dos insetos e das diatomáceas e os eixos da RLQ a partir da análise *fourth-corner*. Obs, valor observado da estatística; Padj, valor de P ajustado após correção de Benjamini e Hochberg para múltiplos testes. Valores significativos em negrito. Eixos R, atributos das diatomáceas *versus* eixos da RLQ com atributos dos insetos; Eixos Q, atributos dos insetos *versus* eixos da RLQ com atributos das diatomáceas 40

Tabela 3. Resultados dos testes globais de significância (r) entre os atributos dos insetos e das diatomáceas e os eixos da RLQ a partir da análise *fourth-corner*. Obs, valor observado da estatística; Padj, valor de P ajustado após correção de Benjamini e Hochberg para múltiplos testes. Valores significativos em negrito. Eixos R, atributos das diatomáceas *versus* eixos da RLQ com atributos dos insetos; Eixos Q, atributos dos insetos *versus* eixos da RLQ com atributos das diatomáceas 41

INTRODUÇÃO GERAL

Partição de recursos

Uma das maneiras fundamentais pelas quais indivíduos de espécies diferentes interagem é competindo entre si (Booth e Murray, 2008). Desde o início da disciplina Ecologia no século XIX, pesquisas têm apontado a competição por recursos como a principal interação que regula e estrutura populações e comunidades (Kneitel, 2008). Por exemplo, a competição interespecífica pode afetar a dinâmica das populações competidoras, quando indivíduos de uma espécie sofrem redução na fecundidade, sobrevivência ou crescimento, como resultado da exploração de recursos limitantes ou da interferência de indivíduos de outra espécie (Dhondt, 2012).

No início do século XX, Lotka e Volterra desenvolveram equações matemáticas que abordavam a dinâmica populacional de espécies concorrentes e as condições em que a extinção ou coexistência ocorreriam nessas populações, sugerindo que a coexistência de duas espécies competindo por um único recurso limitante seria impossível (Giacomini, 2007; Kneitel, 2018). Tal ideia ganhou força com os experimentos de Gause em 1934, cujos resultados corroboraram os modelos matemáticos de Lotka-Volterra ao demonstrar que duas espécies não poderiam ocupar exatamente o mesmo nicho, sem uma excluir a outra (Giacomini, 2007). Este fenômeno ficou conhecido como Princípio da Exclusão Competitiva ou Princípio de Gause, e postula que duas espécies não podem coexistir utilizando o mesmo recurso limitante. Hardin (1960) ampliou o conceito ao afirmar que competidores completos não podem coexistir, considerando, no entanto, que a diferenciação de nichos é a condição necessária para a coexistência.

Joseph Grinnell e Charles Elton foram os primeiros a propor um conceito para nicho, seguindo abordagens diferentes (Sales et al., 2021). O nicho “Grinnelliano” foi definido com relação aos requisitos ambientais, em que os fatores bióticos e abióticos determinam a existência de uma espécie em um determinado local, incluindo espécies competidoras (Grinnell, 1934). Já o nicho “Eltoniano” está focado no papel das espécies nas redes tróficas, ou seja, na relação das espécies com o ambiente, com os recursos alimentares e com outras espécies com as quais há interações negativas (Elton, 1927). O conceito clássico de nicho ecológico mais utilizado atualmente foi definido por Hutchinson (1957) como um hipervolume n -dimensional, em que n é o número de dimensões que constituem o nicho, formando um espaço multidimensional. Estas

dimensões são formadas por condições ou recursos que permitem a sobrevivência e reprodução das espécies em um determinado local, afetando diretamente o crescimento populacional (Hutchinson, 1957). Assim, o nicho ecológico de uma espécie expressa a relação do indivíduo com todos os aspectos do seu hábitat, tornando-se um dos pilares do pensamento ecológico (Begon et al., 2007).

O nicho trófico é uma das dimensões do nicho mais estudadas e representa a posição das espécies nas cadeias tróficas, sendo utilizado para caracterizar a estrutura de comunidades (Bearhop et al., 2004). Uma maneira de conhecer a relação entre espécies competidoras é através da medição da amplitude e do grau de sobreposição do nicho trófico. Para que haja uma coexistência estável, é necessário haver um limite na sobreposição dos nichos (MacArthur e Levins, 1967). Se um recurso alimentar compartilhado pelas espécies é limitante, ocorre competição interespecífica, o que pode resultar em nichos mais largos (com grande sobreposição de nicho) e competição interespecífica relativamente intensa (indicando a presença predominante de organismos generalistas), ou em nichos estreitos (com pouca sobreposição) e competição interespecífica relativamente fraca (predominância de organismos especialistas) (Mihuc, 1997; Begon et al., 2007). Uma maneira das espécies reduzirem a competição por recursos é através da diferenciação dos nichos, que permite uma maior flexibilidade na utilização destes recursos e a coexistência das espécies competidoras (MacArthur e Levins, 1967).

Uma maneira de diferenciar os nichos é através da análise da partição de recursos, que ocorre quando espécies competidoras que vivem exatamente no mesmo habitat coexistem utilizando os recursos de forma diferencial (Giacomini, 2007). Em ambientes aquáticos, a partição de recursos é frequentemente estudada em peixes e invertebrados pelágicos. Por exemplo, Garcia et al. (2018) verificaram diferenças marcantes na amplitude e sobreposição de nicho alimentar em duas espécies de *Mugil* (tainha) em ambiente estuarino e zona de arrebentação marinha, devido à diferença espacial na disponibilidade de recursos entre estes habitats. Os autores observaram que na zona de arrebentação marinha, caracterizada por baixa diversidade e alta abundância de recursos, as duas espécies de tainha exploraram as microalgas mais abundantes. Entretanto, após migrarem para o estuário, suas dietas se tornaram ricas pela maior diversidade de recursos, e seus nichos segregaram, provavelmente pela exploração de diferentes microhabitats estuarinos (Garcia et al., 2018). Já Masclaux et al. (2014) examinaram como o séston (i.e. plâncton e matéria orgânica alóctone) e o

epifítton (i.e., microalgas aderidas a plantas e a outras algas) eram usados como potenciais recursos alimentares por quatro espécies dominantes de cladóceros em uma planície de inundação rica em macrófitas. Ácidos graxos poli-insaturados foram analisados pelos autores nessas duas fontes alimentares para avaliar como o seu diferencial de absorção afetava a trajetória trófica de compostos essenciais destes recursos para os cladóceros. Os resultados mostraram que há partição de recursos entre os invertebrados estudados: enquanto *Eurycercus* alimenta-se preferencialmente do epifítton, *Daphnia* consome fitoplâncton e *Ceriodaphnia* e *Simocephalus* são capazes de forragear sobre ambos os recursos. Este estudo de Masclaux et al. (2014) demonstrou que o séston e o epifítton são duas importantes fontes de alimento para os cladóceros e que as diferentes estratégias de forrageamento podem influenciar a transferência de ácidos graxos poli-insaturados para níveis tróficos superiores.

No entanto, em ambientes bentônicos ainda há poucas evidências de partição de recursos por herbívoros, uma vez que a maioria dos invertebrados destas comunidades são considerados generalistas (Mihuc, 1997) e apresentam alta sobreposição nas suas dietas (Tavares e Williams, 1990; Tavares-Cromar e Williams, 1997). Porém, Tall et al. (2006a) mencionam que a ausência de evidências de partição de recursos nestes ambientes pode estar relacionada a problemas de delineamento e de análise dos estudos, como a identificação dos itens alimentares em grandes categorias (e.g. sem diferenciar as espécies de algas consumidas). De fato, ao analisar a partição de recursos por raspadores bentônicos de riachos com foco no consumo de diatomáceas, Tall et al. (2006a) observaram que em períodos em que a disponibilidade de recursos era reduzida, diferentes insetos herbívoros selecionaram diatomáceas que ocupam diferentes posições no biofilme perifítico. Por exemplo, alguns táxons (e.g. Trichoptera, Ephemeroptera e Coleoptera) alimentaram-se preferencialmente de diatomáceas fortemente aderidas ao substrato, que ocupam o perfil inferior do biofilme, porque a morfologia do aparato bucal permite que estes táxons “destaquem” as algas do substrato, enquanto outros (e.g. Chironomidae) selecionaram positivamente diatomáceas do perfil superior (Tall et al., 2006a).

Além de selecionar diatomáceas de acordo com sua posição no biofilme perifítico, os insetos também podem selecioná-las de acordo com o tamanho celular. A hipótese do forrageamento ótimo prediz que os consumidores tendem a escolher o recurso mais lucrativo, ou seja, que maximize os ganhos em relação aos gastos (Krebs, 1978), o que geralmente está associado ao tamanho da presa. Presas maiores demandam maior

custo de manipulação do que presas menores, mas oferecem mais energia. De fato, evidências empíricas indicam que invertebrados maiores selecionam diatomáceas de tamanhos maiores (e.g. *Synedra ulna*), enquanto invertebrados menores selecionam apenas diatomáceas menores (e.g. *Cyclotella* sp. e *Achnanthydium minutissimum*) (Tall et al., 2006b). O mesmo estudo demonstra que há uma relação positiva entre a largura da boca do invertebrado e o tamanho das diatomáceas consumidas, sugerindo que a seleção da presa em função do tamanho ocorre devido à limitação mecânica do aparato bucal do invertebrado.

Apesar de se ter ainda poucas informações sobre partição de recursos em ambientes bentônicos lóticos, a determinação da dieta é um pré-requisito para entender a interação entre as espécies, a estrutura da cadeia alimentar e dinâmicas ecológicas (Nielsen et al., 2017). Diversas técnicas são usadas para avaliar a dieta dos consumidores, incluindo desde técnicas visuais comuns como a análise de conteúdo estomacal e fecal, até análise de isótopos estáveis, que é um avanço relativamente recente na ecologia (Hayes et al., 1990). No entanto, a análise visual da dieta de um consumidor é, em princípio, a melhor caracterização das relações tróficas entre um predador e sua presa (Stuart-Smith et al., 2013), podendo detalhar itens específicos da dieta e facilitar a caracterização até nível de gênero ou espécie (Nielsen et al., 2017).

Comunidade bentônica

A comunidade bentônica é composta por organismos heterotróficos (zoobentos) e autotróficos (fitobentos), sendo caracterizada por colonizar o sedimento dos ecossistemas aquáticos. Os invertebrados bentônicos desempenham funções essenciais para a manutenção da integridade funcional de seu habitat (Sundar et al., 2020), incluindo a decomposição e processamento de matéria orgânica e ciclagem de nutrientes (Wallace e Webster, 1996), consumo de algas produtoras de biomassa (Feminella e Hawkins, 1995) e transferência de energia para níveis tróficos superiores (Cooper et al., 1990), tornando-os componentes-chave das redes alimentares aquáticas. Além disso, suas diversas funções e tolerância abiótica os tornam bons indicadores de impactos humanos (Bonada et al., 2006; Rosenberg et al., 2009).

Os insetos bentônicos desenvolveram uma diversidade de mecanismos morfológicos e comportamentais para a exploração de recursos (Wallace e Webster, 1996). Cummins (1973) propôs um sistema de classificação em grupos funcionais

alimentares, com base em características morfológicas (e.g. especialização do aparato bucal) e mecanismos comportamentais (e.g. modo de alimentação) usados pelos insetos quando consomem recursos. Esta classificação abrange cinco grupos funcionais alimentares: fragmentadores, coletores-catadores, coletores-filtradores, predadores e raspadores (este último incluindo os pastadores — *grazers*) (Cummins e Klug, 1979).

Dentre estes grupos funcionais, os raspadores/pastadores são abundantes nos ecossistemas lóticos e consomem recursos que crescem em substratos, removendo-os com suas peças bucais adaptadas para raspar partículas aderidas a pedras e outros substratos (Ramírez e Gutiérrez-Fonseca, 2014). Normalmente possuem adaptações morfológicas para se manterem em superfícies expostas em águas turbulentas e de fluxo rápido, como achatamento dorsiventral e estruturas em forma de ganchos ou garras nas patas (e.g. Ephemeroptera: Heptageniidae) e a construção de casulos com formatos específicos para facilitar a obtenção de recursos nesses ambientes (e.g. Trichoptera: Helicopsychidae) (Figura 1) (Vaughn, 1985; Merritt et al., 2009).



Figura 1. Adaptações morfológicas de duas famílias de raspadores (A) Ephemeroptera: Heptageniidae e (B) Trichoptera: Helicopsychidae, aos ambientes de águas correntes. (Imagens de (A) Jan Hamrsky e (B) The Atlas of Common Freshwater Macroinvertebrates of Eastern North America: macroinvertebrates.org)

O processo de alimentação dos raspadores/pastadores é complexo e se divide em três etapas sucessivas: raspar, coletar e triturar os recursos (Arens, 1994). Para que o processo de alimentação seja bem-sucedido, estes organismos desenvolveram, ao longo da evolução, peças bucais para todas essas etapas e, na maioria dos casos, cada peça é adequada para apenas uma função (Arens, 1994). Por exemplo, para destacar o

recurso do substrato, há cinco maneiras e morfologias distintas: escovar, cortar, arrancar, escavar e raspar (Arens, 1990). Essa variedade morfológica do grupo torna estes organismos um excelente modelo para o estudo da evolução no que diz respeito ao desenvolvimento de peças bucais especializadas (Arens, 1994). Apesar de consumirem uma grande diversidade de recursos, as algas perifíticas são sua principal fonte alimentar, podendo ser selecionadas com base no seu tamanho e sua forma de vida no substrato (Figura 2) (Peterson, 1987; Steinman, 1996; Tall et al., 2006a).

Insetos raspadores/pastadores são os consumidores primários da comunidade perifítica em riachos, e exercem sobre ela um efeito *top-down* (Hillebrand, 2002). Estudos mostram que em períodos de maior abundância, estes insetos podem causar mudanças na composição e no acúmulo de biomassa e reduzir em até 50% a produtividade das assembleias de algas bentônicas através do consumo (Hillebrand, 2002, Beck et al., 2019; Graça et al., 2019). Seus efeitos sobre a comunidade perifítica são amplamente dependentes da morfologia do aparato bucal, do comportamento e da atividade alimentar (Katano e Doi, 2019).

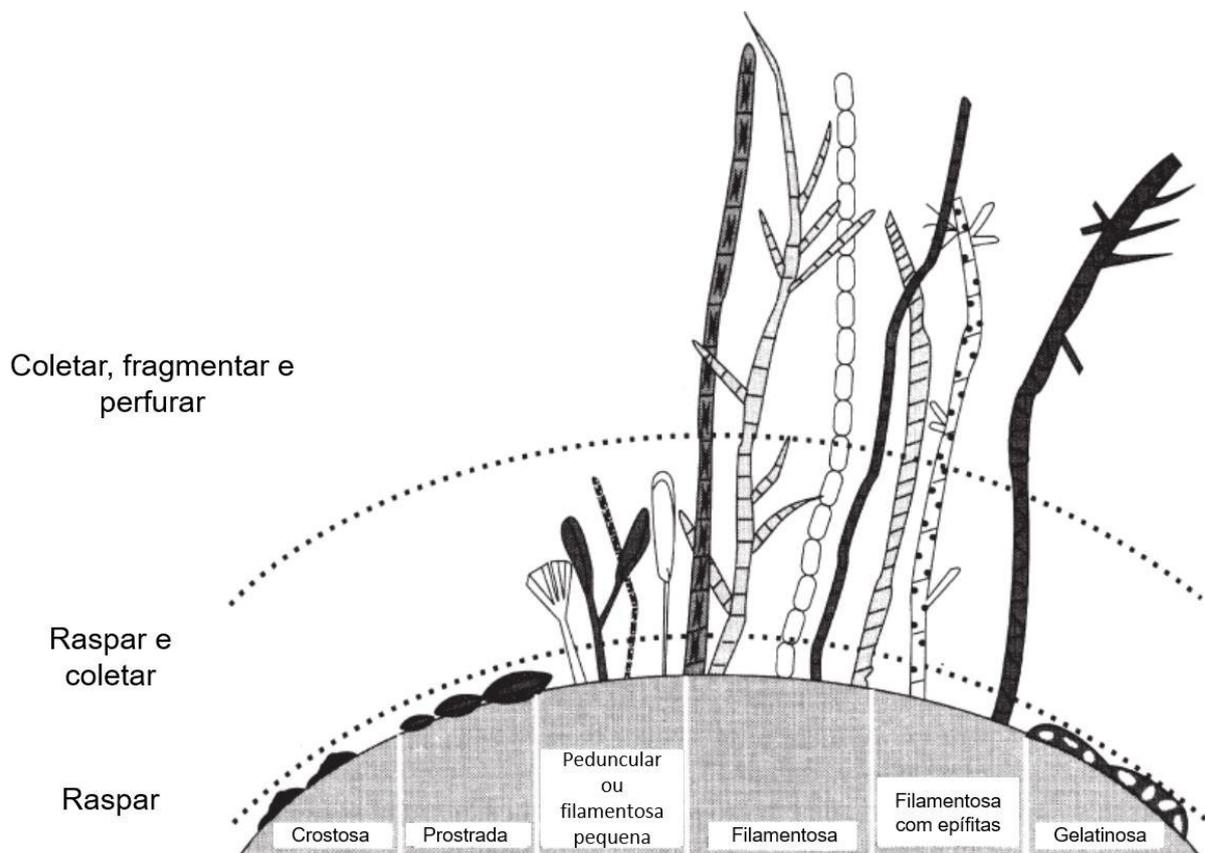


Figura 2. Representação hipotética das principais formas de crescimento da comunidade perifítica. É esperado que diferentes modos de herbivoria sejam mais eficazes em formas de crescimento particulares (Adaptado de Allan e Castillo, 2007).

Perifíton

O perifíton é uma comunidade complexa composta por algas, bactérias, fungos, protozoários e animais microscópicos que estão aderidos a qualquer tipo de substrato submerso, tanto de natureza orgânica quanto inorgânica (Wetzel, 1983). A comunidade perifítica é considerada um dos principais produtores primários nos ecossistemas aquáticos continentais, principalmente em ambientes rasos, como riachos e lagoas costeiras, nos quais pode chegar a contribuir com cerca de 70 a 85% da produção primária total (Wetzel, 1963; Fernandes e Esteves, 2011). É uma importante fonte de alimento para inúmeros invertebrados e peixes e serve como habitat e refúgio para formas larvais e juvenis (Wetzel, 1983; Steinman, 1996). É também uma fonte de matéria orgânica autóctone, principalmente de carbono orgânico, tendo importante papel na mineralização da matéria orgânica dissolvida e na ciclagem de nutrientes (Minshall, 1978).

O Conceito do “Rio Contínuo” (Vannote et al., 1980) prediz que em riachos pequenos e florestados, como riachos de cabeceira, o maior *input* de matéria orgânica é feito pela vegetação ripária (fonte alóctone), pois o sombreamento acaba limitando a produção das algas (fonte autotrófica). No entanto, evidências crescentes sugerem que a fonte autóctone é a principal fonte de alimento dos consumidores em riachos tropicais e subtropicais, apesar da predominância de detritos terrestres (Uieda e Motta, 2007; Lau et al., 2009). De fato, Neres-Lima et al. (2016) analisaram as razões de isótopos estáveis de carbono e nitrogênio em recursos basais (folhas e perifíton) e fauna (macroinvertebrados, girinos e peixes) e compararam os valores dos consumidores às fontes potenciais para estimar a proporção de material alóctone e autóctone nas suas dietas. Os autores observaram que a fonte predominante de carbono na cadeia alimentar era proveniente das algas em todos os locais amostrados. Ainda, analisando a retenção preferencial de carbono em invertebrados bentônicos através de isótopos estáveis e ácidos graxos, Kühmayer et al. (2019) observaram que tanto organismos fragmentadores quanto raspadores dependem das algas (especialmente diatomáceas) como sua principal fonte de carbono para os tecidos somáticos, dependendo muito pouco de matéria alóctone.

As algas são os organismos mais abundantes na comunidade perifítica, com destaque para as diatomáceas, que são frequentemente o grupo dominante, principalmente em ambientes lóticos (Lowe e Pan, 1996; Burliga e Kociolek, 2016). As diatomáceas (Bacillariophyta) são organismos eucarióticos unicelulares e caracterizam-se por possuir paredes celulares compostas por sílica (Burliga e Kociolek, 2016). Apresentam tamanho variado (entre $\sim 2 \mu\text{m}$ e $500 \mu\text{m}$) e múltiplas formas de crescimento (unicelular, filamentosa e colonial) (Figura 3) (Round et al., 1990). É estimado que existam 200 mil espécies de diatomáceas ainda não descritas em todo o planeta e, atualmente, o número de espécies já descritas chega a quase nove mil (Kociolek et al., 2021). Para o Estado do Rio Grande do Sul, foram registrados 1133 táxons específicos e infra-específicos de diatomáceas, sendo 930 para águas interiores e 203 para a costa marinha do Estado (Torgan et al., 1999).

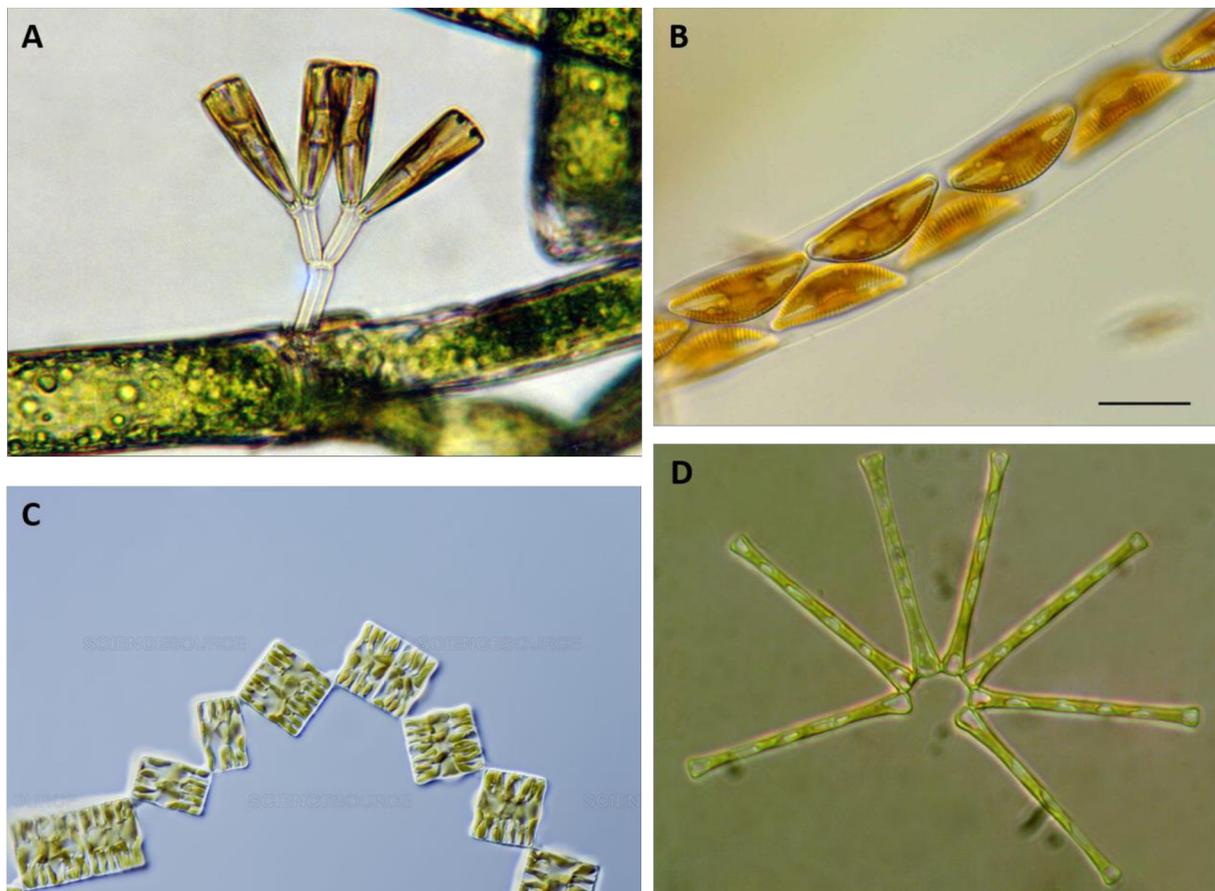


Figura 3. Exemplos de formas de vida de diatomáceas. (A) Forma peduncular de *Gomphonema* aderida por pedúnculos de mucilagem (de Otago Regional Council e Manaaki Whenua), (B) Tubos de mucilagem em *Encyonema* (de <http://plankton.image.coocan.jp/>), (C) Almofadas de mucilagem de *Diatoma* (de Gerd Guenther) e (D) Colônia em forma de “estrelas” com células aderidas por mucilagem em *Asterionella* (de Janina Kownacka).

As diatomáceas apresentam adaptações que favorecem sua fixação aos substratos (Wehr e Sheath, 2003), como a formação de tubos de mucilagem (e.g. *Nitzschia*, *Amphipleura*, *Gyrosigma*), formas prostradas fortemente aderidas ao substrato (e.g. *Cocconeis*, *Eunotia*), formas eretas aderidas por almofadas de mucilagem (e.g. *Synedra*, *Ulnaria*), formas pedunculares aderidas na extremidade por uma haste de mucilagem (Figura 3A) (e.g. *Gomphonema*, *Cymbella*), além de organismos móteis (e.g. *Navicula*, *Nitzschia*) (Rimet e Bouchez, 2012; Burliga e Schwarzbald, 2013). Diante destas adaptações, Passy (2007) sugeriu o agrupamento das diatomáceas em três grupos funcionais de acordo com a posição ocupada no biofilme perifítico: espécies de baixo perfil, alto perfil e móteis. Posteriormente, Rimet e Bouchez (2012) adicionaram o grupo planctônico à classificação de Passy (2007) para incluir diatomáceas sem estruturas de adesão que podem ser encontradas envoltas na matriz mucilaginosa do biofilme perifítico.

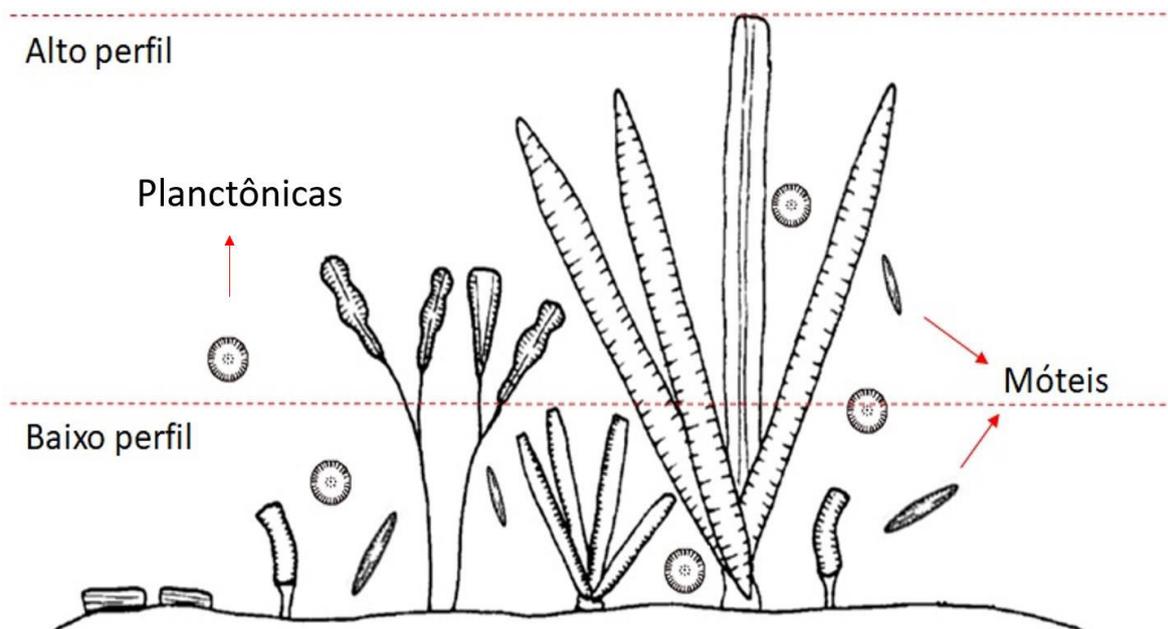


Figura 4. Imagem adaptada de Hauer & Lamberti (2007). O esquema mostra os grupos funcionais de diatomáceas (alto perfil, baixo perfil, móteis e planctônicas) de acordo com a posição ocupada no biofilme perifítico.

Nesta classificação, o grupo de baixo perfil é caracterizado por espécies de menor estatura ou que apresentam formas de crescimento prostrado e modo de adesão adnato ao substrato. São espécies adaptadas a altas velocidades de corrente e baixas

concentrações de nutrientes e baixa luminosidade (Passy, 2007), tendo como exemplos os gêneros *Achnantheidium*, *Cocconeis* e *Meridion*. Já o grupo de alto perfil é composto por espécies de maior estatura, incluindo formas pedunculares, coloniais, que formam cadeias e tubos de mucilagem. São adaptadas a baixa velocidade de corrente e toleram altas concentrações de nutrientes (Passy, 2007), como os gêneros *Fragilaria* e *Ulnaria*. O grupo funcional de diatomáceas móteis é composto por espécies que não são aderidas ao substrato, como *Adlafia*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Luticola* e *Pinnularia*, e que têm a capacidade física de se mover em direção à luz e outros recursos, “selecionando” o habitat mais adequado. Porém, estas espécies tendem a ser mais suscetíveis a distúrbios físicos (Passy, 2007; Schneck e Melo, 2013). Diatomáceas planctônicas apresentam vida livre e podem ocorrer no perifíton envoltas pela matriz mucilaginosa; algumas espécies cêntricas como *Cyclotella* e *Discostella* são características deste grupo (Rimet e Bouchez, 2012).

Objetivos

Objetivo geral

Compreender como espécies competidoras dividem seus recursos é um importante passo para o entendimento dos mecanismos que influenciam a organização de comunidades. Portanto, o objetivo desta dissertação foi quantificar a partição de recursos em insetos raspadores/pastadores no biofilme perifítico de um ambiente lótico com foco no consumo de diatomáceas.

Objetivos específicos

1. Avaliar se os táxons de insetos diferem quanto às espécies de diatomáceas consumidas.
2. Verificar se os insetos selecionam seus recursos de acordo com os atributos funcionais das diatomáceas (perfil ocupado no biofilme perifítico, forma de aderência ao substrato e tamanho).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allan, J. D. & Castillo, M. M. (2007). *Stream Ecology: Structure and function of running waters*. (2nd ed.). Springer, Netherlands.
- Arens, W. (1990). Wear and tear of mouthparts: a critical problem in stream animals feeding on epilithic algae. *Canadian Journal of Zoology*, 68, 1896–1914.
- Arens, W. (1994) Striking convergence in the mouthpart evolution of stream-living algae grazers. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 32, 319–343.
- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A. & Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 73, 1007–1012. DOI: 10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x
- Beck, W. S., Markman, D. W., Oleksy I. A., Lafferty, M. H., & Poff, N. L. (2019). Seasonal shifts in the importance of bottom-up and top-down factors on stream periphyton community structure. *Oikos*, 128, 680–691. DOI: 10.1111/oik.05844
- Begon, M., Townsend, C. R. & Harper, J. L. (2007). *Ecologia: de Indivíduos a Ecosistemas* (4th ed.). Artmed, Porto Alegre.
- Bonada, N., Prat, N., Resh, V. H. & Statzner, B. (2006). Developments in aquatic insect biomonitoring: a comparative analysis of recent approaches. *Annual Reviews of Entomology*, 51, 495–523. DOI: 10.1146/annurev.ento.51.110104.151124
- Booth, D. J. & Murray, B. R. (2008). Coexistence. In: *Encyclopedia of Ecology*. (Eds: S.E. Jørgensen & B.D. Fath). Elsevier, Amsterdam.
- Burliga, A. L. & Schwarzbald, A. (2013). Perifíton: diversidade taxonômica e morfológica. In: *Ecologia do Perifíton*. (Eds: A. Schwarzbald, A.L. Burliga & L.C. Torgan). RiMa, São Carlos.
- Burliga, A. L. & Kociolek, J. P. (2016). Diatoms (Bacillariophyta) in rivers. In: *River Algae*. (Ed: O. Necchi Jr.). Springer, Cham.
- Cooper, S. D., Walde, S. J. & Peckarsky, B. L. (1990). Prey exchange rates and the impact of predators on prey populations in streams. *Ecology*, 71, 1503–1514.

Cummins, K. W. (1973). Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 18, 183–206.

Cummins, K. W. & Klug, M. J. (1979). Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 147–172.

Dhondt, A. A. (2012). *Interspecific Competition in Birds*. Oxford University Press, New York, New York, USA.

Elton, C.S. (1927) *Animal Ecology*. University of Chicago Press, Chicago.

Feminella, J. W. & Hawkins, C. P. (1995). Interactions between stream herbivores and periphyton: a quantitative analysis of past experiments. *Journal of the North American Benthological Society*, 14, 465–509.

Fernandes, V. O., & Esteves, F. A. (2011). Comunidade perifítica. In: *Fundamentos de Limnologia* (Coord: F. A. Esteves). Interciência, Rio de Janeiro.

Garcia, A. F. S., Garcia, A. M., Vollrath, S. R., Schneck, F., Silva, C. F. M., Marchetti, Í. J. & Vieira, J. P. (2018). Spatial diet overlap and food resource in two congeneric mullet species revealed by stable isotopes and stomach content analyses. *Community Ecology*, 19, 116–124. DOI: 10.1556/168.2018.19.2.3

Gause G. F. (1934). *The struggle for existence*. Williams and Wilkins Company, Baltimore.

Giacomini, H. C. (2007). Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia Brasiliensis*, 11, 521–543. DOI: 10.4257/oeco.2007.1104.05

Graça, M. A. S., Callisto, M., Barbosa, J. E. L., Firmiano, K. R., França, J., & Gonçalves Júnior, J. F. (2018). Top-down and bottom-up control of epilithic periphyton in a tropical stream. *Freshwater Science*, 37, 857–869. DOI: 10.1086/700886

Hauer, F. R. & Lamberti, G. A. (2007). *Methods in Stream Ecology* (2nd ed.). Academic Press, Burlington.

- Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, 131, 1292–1297.
- Hayes, J. M., Freeman, K. H., Popp, B. N. & Hoham, C. H. (1990). Compound-specific isotopic analyses: a novel tool for reconstruction of ancient biogeochemical processes. *Organic Geochemistry*, 16, 1115–1128.
- Hillebrand, H. (2002). Top-down versus bottom-up control of autotrophic biomass - a meta-analysis on experiments with periphyton. *Journal of the North American Benthological Society*, 21, 349–369. DOI: 10.2307/1468475
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Katano, I., & Doi, H. (2019). Effects of stream grazers with different functional traits on the spatial heterogeneity of periphyton mats. *PeerJ*, 7, 1–12. DOI: 10.7717/peerj.6747
- Kneitel, J. M. (2008). Gause's competitive exclusion principle. In: *Encyclopedia of Ecology*. (Eds: S.E. Jørgensen & B.D. Fath). Elsevier, Amsterdam.
- Kociolek, J. P., Blanco, S., Coste, M., Ector, L., Liu, Y., Karthick, B., Kulikovskiy, M., Lundholm, N., Ludwig, T., Potapova, M., Rimet, F., Sabbe, K., Sala, S., Sar, E., Taylor, J., Van de Vijver, B., Wetzel, C. E., Williams, D. M., Witkowski, A. & Witkowski, J. (2021). DiatomBase. Accessed at <http://diatombase.org> on 2021-05-02
- Krebs, J. R. (1978). Optimal foraging: decision rules for predators. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. (Eds: J. R. Krebs & N. B. Davies). Blackwell Scientific Publications, Cidade.
- Lau, D. C. P., Leung, K. M. Y., & Dudgeon, D. (2009). Are autochthonous foods more important than allochthonous resources to benthic consumers in tropical headwaters streams? *Journal of the North American Benthological Society*, 28, 426–439. DOI: 10.1899/07-079.1
- Lowe, R. L., & Pan, Y. (1996). Benthic algal communities as biological monitors. In: *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. (Eds: R. J. Stevenson, M. L.

Bothwell & R. L. Lowe). Academic Press, San Diego.

MacArthur, R. & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, 101, 377–385.

Masclaux, H., Bourdier, G., Riera, P., Kainz, M. J., Jouve, L., Duffaud, E. & Bec, A. (2014). Resource partitioning among cladocerans in a littoral macrophyte zone: implications for the transfer of essential compounds. *Aquatic Sciences*, 76, 73–81. DOI: 10.1007/s00027-013-0314-7

Merritt, R. W., Cummins, K. W. & Berg, M. B. (2009). An Introduction to the Aquatic Insects of North America (4th ed.). Dubuque, Kendall Hunt.

Mihuc, T. B. (1997). The functional trophic role of lotic primary consumers: generalist versus specialist strategies. *Freshwater Biology*, 37, 455–462.

Minshall, G. W. (1978). Autotrophy in stream ecosystems. *BioScience*, 28, 767–771. DOI: 10.2307/1307250

Neres-Lima, V., Brito, E. F., Krsulovic, F. A. M., Detweiler, A. M., Hershey, A. E., & Moulton, T. P. (2016). High importance of autochthonous basal food source for the food web of a Brazilian tropical stream regardless of shading. *International Review of Hydrobiology*, 101, 132–142. DOI: 10.1002/iroh.201601851

Nielsen, J. M., Clare, E. L., Hayden, B., Brett, M. T. & Kratina, P. (2017). Diet tracing in ecology: method comparison and selection. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 278–291. DOI: 10.1111/2041-210X.12869

Passy, S. I. (2007). Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany*, 86, 171–178. DOI: 10.1016/j.aquabot.2006.09.018

Peterson, C. G. (1987). Gut passage and insect grazer selectivity of lotic diatoms. *Freshwater Biology*, 18, 455–460.

Ramírez, A. & Gutiérrez-Fonseca, P. E. (2014). Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biología Tropical*, 62, 155–167. DOI: 10.15517/rbt.v62i0.15785

Rimet, F. & Bouchez, A. (2012). Life-forms, cell-sizes and ecological guilds of diatoms in European rivers. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 1, 1–15. DOI: 10.1051/kmae/2012018

Rosenberg, D. M., Resh, V. H. & King, R. S. (2009). Use of aquatic insects in biomonitoring. Chapter 7. In: *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. (Eds: R. W. Merritt, K. W. Cummins & M. B. Berg). Kendall Hunt, Dubuque.

Round, F. E., Crawford, R. M. & Mann, D. G. (1990). *Diatoms: Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge University Press, Cambridge.

Sales, L. P., Hayward, M. W., & Loyola, R. (2021). What do you mean by “niche”? Modern ecological theories are not coherent on rhetoric about the niche concept. *Acta Oecologica*, 110. DOI: 10.1016/j.actao.2020.103701

Schneck, F. & Melo, A. S. (2013). Hydrological disturbance overrides the effect of substratum roughness on the resistance and resilience of stream benthic algae. *Freshwater Biology*, 57, 1678–1688. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2012.02830.x

Steinman, A. D. (1996). Effects of grazers on freshwater benthic algae. Chapter 12. In: *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. (Eds: R. J. Stevenson, M. L. Bothwell & R. L. Lowe). Academic Press, San Diego.

Stuart-Smith, R. D., Bates, A. E., Lefcheck, J. S., Duffy, J. E., Baker, S. C., Thomson, R. J., Stuart-Smith, J., Hill, N. A., Kininmonth, S. J., Airoidi, L., Becerro, M. A., Campbell, S. J., Dawson, T. P., Navarrete, S. A., Soler, G. A., Strain, E. M. A., Willis, T. J., & Edgar, G. J. (2013). Integrating abundance and functional traits reveals new global hotspots of fish diversity. *Nature*, 501, 539–542. DOI: 10.1038/nature12529

Sundar, S., Heino, J., Roque, F. O., Simaika, J. P., Melo, A. S., Tonkin, J. D., Nogueira, D. G., & Silva, D. P. (2020). Conservation of freshwater macroinvertebrate biodiversity in tropical regions. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30, 1–13. DOI: 10.1002/aqc.3326

Tall, L., Cattaneo, A., Cloutier, L., Dray, S. & Legendre, P. (2006a). Resource partitioning in a grazer guild feeding on a multilayer diatom mat. *Journal of the North*

American Benthological Society, 25, 800–810. DOI: 10.1899/0887-3593(2006)025[0800:RPIAGG]2.0.CO;2

Tall, L., Cloutier, L. & Cattaneo, A. (2006b). Grazer-diatom size relationships in an epiphytic community. *Limnology and Oceanography*, 51, 1211–1216. DOI: 10.4319/lo.2006.51.2.1211

Tavares-Cromar, A. F. & Williams, D. D. (1997). Dietary overlap and coexistence of chironomid larvae in a detritus-based stream. *Hydrobiologia*, 354, 67–81.

Tavares, A. F. & Williams, D. D. (1990). Life histories, diet, and niche overlap of three sympatric species of Elmidae (Coleoptera) in a temperate stream. *Canadian Entomologist*, 122, 563–577.

Torgan, L. C., Becker, V. & Prates, H. M. (1999). Checklist das diatomáceas (Bacillariophyceae) de ambientes de águas continentais e costeiras do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*, 52, 89–144.

Uieda, V. S., & Motta, R. L. (2007). Trophic organization and food web structure of southeastern Brazilian streams: a review. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 19, 15–30.

Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130–137.

Vaughn, C. C. (1985). Evolutionary ecology of case architecture in the snailcase caddisfly *Helicopsyche borealis*. *Freshwater Invertebrate Biology*, 4, 178–186.

Wallace, J. B. & Webster, J. R. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology*, 41, 115–139.

Wehr, J. D. & Sheath, R. G. (2003). Freshwater habitats of algae. In: *Freshwater Algae of North America: ecology and classification*. (Eds: J. D. Wehr, R. G. Seath & J. P. Kociolek). Academic Press, San Diego.

Wetzel, R. G. (1963). Primary productivity of periphyton. *Nature*, 197, 1029–1027.

Wetzel, R. G. (1983). Opening remarks. In: *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. (Ed: R. G. Wetzel). Springer, The Netherlands.

CAPÍTULO 1

Partição de recursos em insetos bentônicos consumidores de diatomáceas perifíticas

Manuscrito formatado de acordo com as normas de submissão ao periódico
Freshwater Biology

Resumo

1. A partição de recursos entre espécies coexistentes possui grande influência na estruturação de comunidades. No entanto, em ambientes aquáticos, ainda é pouco explorada em organismos bentônicos. Entre os organismos bentônicos de riachos, os insetos são importantes consumidores da comunidade perifítica, principalmente diatomáceas. Nós quantificamos a partição de recursos em insetos bentônicos herbívoros avaliando se os táxons diferem quanto às espécies de diatomáceas consumidas e verificamos se os insetos selecionam seus recursos de acordo com os atributos funcionais das diatomáceas (perfil ocupado no biofilme perifítico, forma de aderência ao substrato e tamanho).

2. Analisamos o conteúdo estomacal de 88 indivíduos pertencentes a oito táxons de insetos através da oxidação e montagem de lâminas permanentes para a identificação das diatomáceas consumidas. Classificamos os insetos em grupos funcionais alimentares, e coletamos amostras da comunidade perifítica do riacho para a determinação da disponibilidade dos recursos. Realizamos uma PCoA para dados de presença-ausência e abundância para analisar se a composição da dieta dos insetos diferiu entre os táxons, além de uma análise RLQ para identificar os padrões alimentares dos insetos e uma análise *fourth-corner*, para avaliar a significância das relações entre os atributos funcionais dos insetos e das diatomáceas observadas na RLQ. Por fim, calculamos o índice de eletividade para determinar se houve alimentação seletiva pelos insetos em função da posição das diatomáceas no biofilme perifítico.

3. Encontramos diferenças no consumo de diatomáceas entre táxons de insetos que se alimentam do biofilme perifítico. Não observamos nenhuma associação entre o tamanho do aparato bucal dos insetos e o tamanho das diatomáceas consumidas. No entanto, observamos seleção e evitação de distintos grupos de diatomáceas por táxons pertencentes a um mesmo grupo funcional alimentar, indicando que mesmo na fina camada de biofilme perifítico pode ocorrer competição por recursos e, conseqüentemente, partição destes recursos.

4. Nós evidenciamos a importância de uma identificação detalhada da dieta e a necessidade de incluir os atributos funcionais das presas em estudos de interações predador-presa.

Palavras-chave: diatomáceas, conteúdo estomacal, grupos funcionais, herbivoria, partição de recursos

I. Introdução

A maneira como espécies dividem os recursos disponíveis é um fator determinante para a diversidade de espécies coexistentes (Pianka, 1974). Porém, entender os processos e mecanismos que controlam a coexistência de espécies filogeneticamente, morfológica e funcionalmente similares ainda é um desafio na ecologia (Novella-Fernandez, 2020). Para isso, o nicho trófico (i.e., os recursos alimentares usados pelas espécies) é uma das dimensões do nicho mais exploradas (Bearhop et al., 2004). A partição de recursos entre espécies coexistentes é, na maioria das vezes, considerada vantajosa por minimizar a sobreposição de nicho e diminuir a competição interespecífica (Northfield et al., 2010) e, por isso, acredita-se que tenha uma grande influência na estrutura de comunidades de muitos grupos taxonômicos (Weiher e Keddy, 1999).

Em ambientes aquáticos, a partição de recursos é comumente estudada em peixes e invertebrados pelágicos (e.g. Sánchez-Hernández et al., 2017; Vollrath et al., 2021), sendo ainda pouco explorada em organismos bentônicos. Entre os organismos bentônicos de riachos, muitos insetos destacam-se por serem consumidores primários da comunidade perifítica, principalmente diatomáceas em habitats de corredeiras (Buffagni e Comin, 2000; Ramírez e Gutiérrez-Fonseca, 2014). Estes insetos que se alimentam no perifíton podem apresentar diferenças alimentares devido a atributos funcionais, como morfologia do aparato bucal, o modo de obtenção dos recursos e adaptações comportamentais (McNeely et al., 2006; Tamura e Kagaya, 2019). Assim, eles podem ser classificados em organismos raspadores (*scrapers*), que raspam algas fortemente aderidas ao substrato; organismos pastadores (*grazers*), que pastam as algas, arrancando partes do material vivo; organismos coletores-catadores, que usam cerdas bucais para coletar material orgânico levemente depositado (Baptista et al., 2006); e organismos perfuradores, que se alimentam de fluidos celulares de algas, cortando ou perfurando o tecido vegetal (Ramírez e Gutiérrez-Fonseca, 2014). Portanto, esses diferentes modos alimentares indicam que possivelmente estes organismos de fato devam particionar os seus recursos alimentares.

Os distintos atributos funcionais dos insetos podem determinar quais camadas do biofilme perifítico (isto é, algas, bactérias, fungos, protozoários e animais microscópicos aderidos a substratos orgânicos ou inorgânicos; Wetzel, 1983) serão acessíveis a cada táxon. O biofilme perifítico de ambientes lóticos é

dominado por diatomáceas (Burliga e Kociolek, 2016), que apresentam distintas adaptações que permitem sua fixação aos substratos e que determinam a posição ocupada pelas espécies no biofilme perífítico: espécies de baixo perfil, alto perfil, móveis e planctônicas (Passy, 2007; Rimet e Bouchez, 2012). Assim, o grupo de baixo perfil é caracterizado por espécies que apresentam formas de crescimento prostrado e modo de adesão adnato ao substrato; o grupo de alto perfil é composto por espécies de maior estatura, incluindo formas pedunculares, coloniais, que formam cadeias e tubos de mucilagem; o perfil móvel é composto por espécies que não são aderidas ao substrato e as espécies planctônicas apresentam vida livre e podem ocorrer no perifíton envoltas pela matriz mucilaginosa.

Apesar de existirem poucas evidências da partição de recursos em insetos bentônicos, estudos mostram que estes organismos podem selecionar as diatomáceas perífíticas de acordo com o tamanho e a forma de aderência das algas ao substrato (Tall et al., 2006a) e causar diferentes efeitos na heterogeneidade espacial e abundância das espécies no perifíton, consumindo mais ou menos algas (Katano e Doi, 2019). Por exemplo, Tall et al. (2006a) observaram que em períodos de menor disponibilidade de recursos, os insetos selecionaram diatomáceas de diferentes perfis do biofilme, mostrando partição espacial dos recursos. Em um estudo concomitante também foi observada uma relação positiva entre a largura do aparato bucal do inseto e o tamanho das diatomáceas ingeridas (Tall et al., 2006b). Além disso, Katano e Doi (2019) observaram que, dependendo do aparato bucal dos insetos (raspador ou coletor), eles podem consumir mais ou menos diatomáceas e alterar a estrutura da matriz perífítica, sugerindo que os efeitos da herbivoria são amplamente dependentes dos atributos funcionais dos consumidores.

Porém, muitos estudos falham em evidenciar a ocorrência de partição de recursos por insetos bentônicos devido a problemas metodológicos, como o nível de identificação dos organismos consumidores, uma vez que táxons de uma mesma família ou gênero são muito semelhantes e, portanto, há pouca possibilidade de diversificarem suas estratégias de alimentação (Tomanova et al., 2006). Um problema ainda mais importante é a classificação dos recursos alimentares em grandes categorias como família, negligenciando diferenças na dieta dos insetos (Tamura e Kagaya, 2019). Desta forma, para que seja possível analisar a ocorrência de partição de recursos entre insetos bentônicos consumidores do perifíton é fundamental que os estudos foquem na identificação detalhada dos insetos e dos

itens alimentares (e.g. diferenciando as espécies de algas consumidas ou os seus atributos funcionais), ao invés de classificá-los somente em grandes categorias.

Assim, nosso objetivo foi analisar a partição de recursos entre insetos bentônicos que se alimentam no biofilme perifítico de um ambiente lótico, com foco no consumo de diatomáceas, grupo dominantes nesses sistemas (Burliga e Kociolek, 2016). Especificamente, avaliamos se os táxons de insetos diferem quanto às espécies de diatomáceas consumidas e se selecionam seus recursos de acordo com atributos funcionais das diatomáceas (perfil ocupado no biofilme perifítico, forma de aderência ao substrato e tamanho).

II. Métodos

Área de estudo

Realizamos as coletas no riacho Cadeia (31°32'S; 54°38'O), pertencente à Bacia Hidrográfica do Arroio Pelotas (BHAP), no município de Canguçu, sudeste do estado do Rio Grande do Sul, Brasil (Figura 1). A BHAP abrange parte de outros três municípios da região, Arroio do Padre, Morro Redondo e Pelotas. A região é caracterizada pelo clima subtropical úmido (Cfa), com médias térmicas entre 16 °C e 18 °C e precipitação média anual de 1350 mm (Alvares et al., 2013). A vegetação é caracterizada como Floresta Estacional Semidecidual (Veloso, Filho e Lima, 1991). Realizamos duas coletas, sendo a primeira em outubro de 2019 (primavera) e a segunda em janeiro de 2020 (verão). O riacho foi caracterizado como tendo substrato predominantemente arenoso, com presença de rochas e matacões, largura média de 10 m e velocidade de corrente média de 0,41 m³.s⁻¹. As águas foram caracterizadas como básicas (pH de 7,1) e bem oxigenadas (8,29 mg.L⁻¹ de oxigênio dissolvido), além de apresentarem concentrações médias de nitrogênio e fósforo de 0,729 mg.L⁻¹ e 35,26 µg.L⁻¹, respectivamente, sendo classificado como um ambiente oligo-mesotrófico (Lamparelli, 2004).

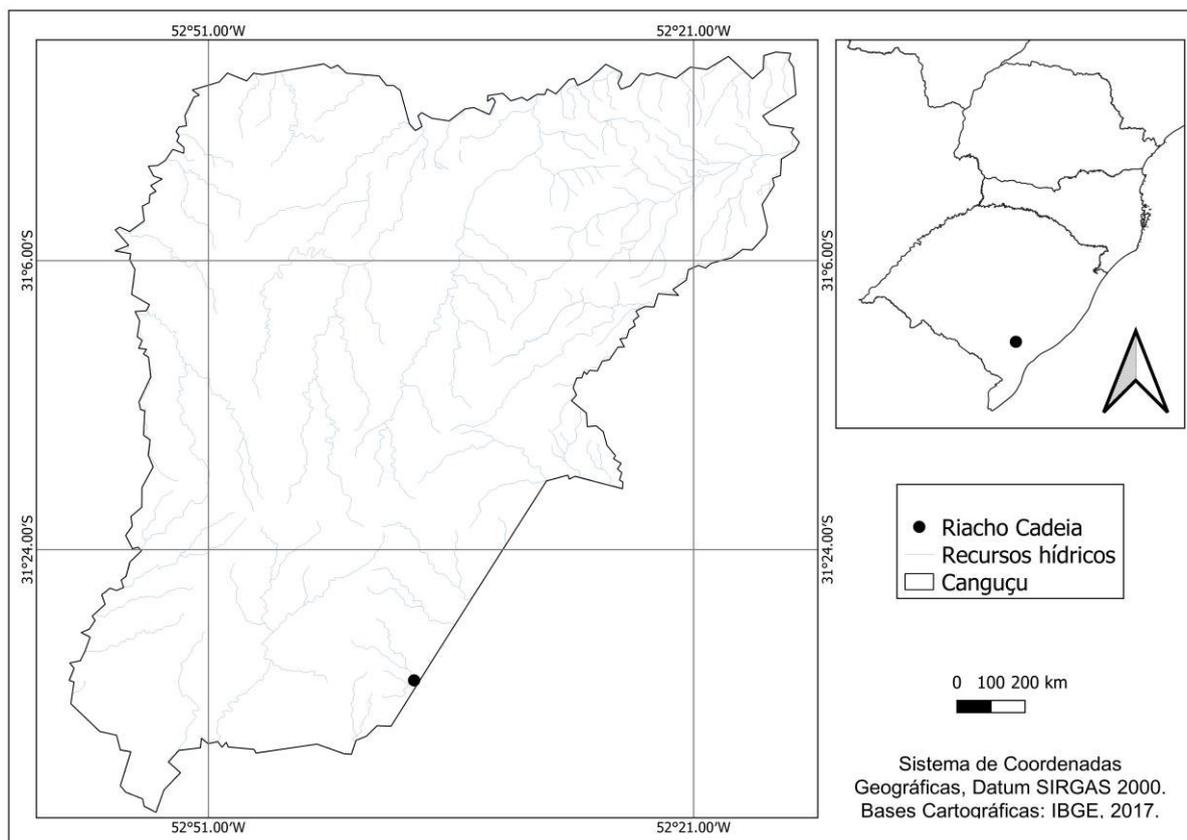


Figura 1. Localização da área de coleta no Riacho Cadeia, sudeste do Rio Grande do Sul, Brasil.

Coleta de invertebrados e perifíton

Em um trecho de 70 m do riacho, coletamos aleatoriamente 30 seixos aproximadamente equidistantes e de tamanho semelhante para amostragem dos invertebrados e do perifíton. Os invertebrados foram coletados dos seixos com o auxílio de pinça. Além disso, o substrato no leito do riacho foi revolvido diversas vezes durante o período de 1 min numa área de aproximadamente 1 m² e os insetos coletados com uma rede em “D” com malha de 250 µm. O material coletado foi acondicionado em sacos plásticos e fixado com álcool 80% corado com rosa de bengala para melhor visualização para a triagem. A identificação taxonômica dos invertebrados ocorreu até o nível de gênero utilizando as chaves taxonômicas de Merritt e Cummins (1996), Domínguez e Fernández (2009) e Mugnai, Nessimian e Baptista (2010), exceto para a subfamília Orthocladiinae e a família Elmidae pela complexidade de identificação.

A classificação em grupos funcionais alimentares dos insetos bentônicos (raspador, pastador e coletor-catador) foi feita seguindo Merritt e Cummins (1996),

Baptista et al. (2006) e Reynaga (2009). Medimos a largura do aparato bucal de 10 indivíduos por táxon utilizando microscópio estereoscópio com papel milimétrico. Posteriormente, estes 10 organismos foram oxidados com H₂O₂ 30% e HNO₃ por 24 h (Tall et al., 2006a) e foram confeccionadas lâminas permanentes utilizando Naphrax[®] para analisar as diatomáceas do conteúdo estomacal. Foram contadas 100 diatomáceas por organismo, sempre que possível, e também foi medido o maior tamanho axial de todas as valvas encontradas nos conteúdos estomacais, utilizando microscópio ótico Zeiss[®], com aumento de 1000×.

O material perifítico do ambiente foi coletado de uma área de 25 cm² de cada um dos 30 seixos amostrados, com o auxílio de uma escova de cerdas flexíveis e água destilada. As amostras foram preservadas em freezer, sem necessidade de utilizar formol ou outro preservante. Para a análise da comunidade de diatomáceas perifíticas no ambiente, foram feitas lâminas permanentes utilizando permanganato de potássio (KMnO₄) e ácido clorídrico concentrado (HCl) para a oxidação do material e Naphrax[®] como resina para a montagem das lâminas (Simonsen, 1974). As amostras foram quantificadas em microscópio ótico Zeiss[®], com aumento de 1000×, sendo contadas 500 valvas por amostra (Pappas e Stoermer, 1996). Valvas quebradas foram contadas somente quando mais de 50% da valva estava no campo de visão. As diatomáceas, tanto do conteúdo estomacal como do ambiente, foram identificadas em nível de gênero e espécie utilizando as chaves taxonômicas de Metzeltin e Lange-Bertalot (1998) e Metzeltin, Lange-Bertalot e García-Rodríguez (2005) e Bicudo e Menezes (2006). A classificação das espécies de diatomáceas de acordo com o perfil ocupado no biofilme (baixo perfil, alto perfil, móveis, planctônicas) seguiu Passy (2007) e Rimet e Bouchez (2012). Já a forma de aderência ao substrato (prostradas, vertical, formadoras de tubos, livres) foi definida de acordo com Spaulding et al. (2021).

Análises de dados

Para analisar se a composição da dieta dos insetos diferiu entre os táxons, realizamos Análises de Coordenadas Principais (PCoA) utilizando dados de presença-ausência (coeficiente de dissimilaridade de Sørensen) e de abundância (coeficiente de dissimilaridade de Bray-Curtis), seguidas de Análises de Variância Multivariada por Permutação (PERMANOVA; Anderson, 2001).

Para identificar padrões alimentares entre os táxons de insetos, usamos a análise multivariada RLQ (Dolédec et al., 1996; Pereira et al., 2019). Essa técnica de ordenação utiliza três matrizes: uma matriz R que contém os indivíduos de insetos nas linhas e informações taxonômicas (gênero ou família) e funcionais (grupo funcional alimentar e largura do aparato bucal) nas colunas; uma matriz L que inclui a abundância relativa das espécies de diatomáceas encontradas no conteúdo estomacal de cada indivíduo de inseto; e uma matriz Q que contém os atributos funcionais (perfil no biofilme, forma de aderência e tamanho axial máximo) de cada espécie de diatomácea encontrada no conteúdo estomacal (Figura 2). Inicialmente, a matriz L de abundância relativa das diatomáceas do conteúdo estomacal foi ordenada por uma análise de correspondência para sumarizar as principais estruturas, gerando a matriz L' , da qual foram extraídas duas matrizes diagonais, a matriz cw (frequência relativa de indivíduos de cada espécie de diatomáceas) e a matriz lw (frequência relativa dos indivíduos por inseto). Sobre a matriz Q de traços funcionais das diatomáceas e a matriz R de informações taxonômicas e funcionais dos insetos, foi realizada a análise de Hill-Smith (Hill & Smith, 1976) ponderada pelas matrizes cw e lw , resultando nas matrizes Q' e R' , respectivamente. O resultado da RLQ é uma combinação linear dos atributos funcionais das diatomáceas e das características taxonômicas e funcionais dos insetos que possuem maior covariância entre si, mediado pela matriz de abundância das diatomáceas. Para avaliar a significância das relações entre insetos e diatomáceas observadas na RLQ, usamos a análise *fourth-corner* (Dray et al., 2014). Esta análise avalia a significância das relações entre os eixos da RLQ e as características analisadas por meio de testes de permutação (9999 permutações). Utilizamos o modelo nulo 6 recomendado por Dray e Legendre (2008) e por ter Braak et al. (2012) para evitar erro do tipo I.

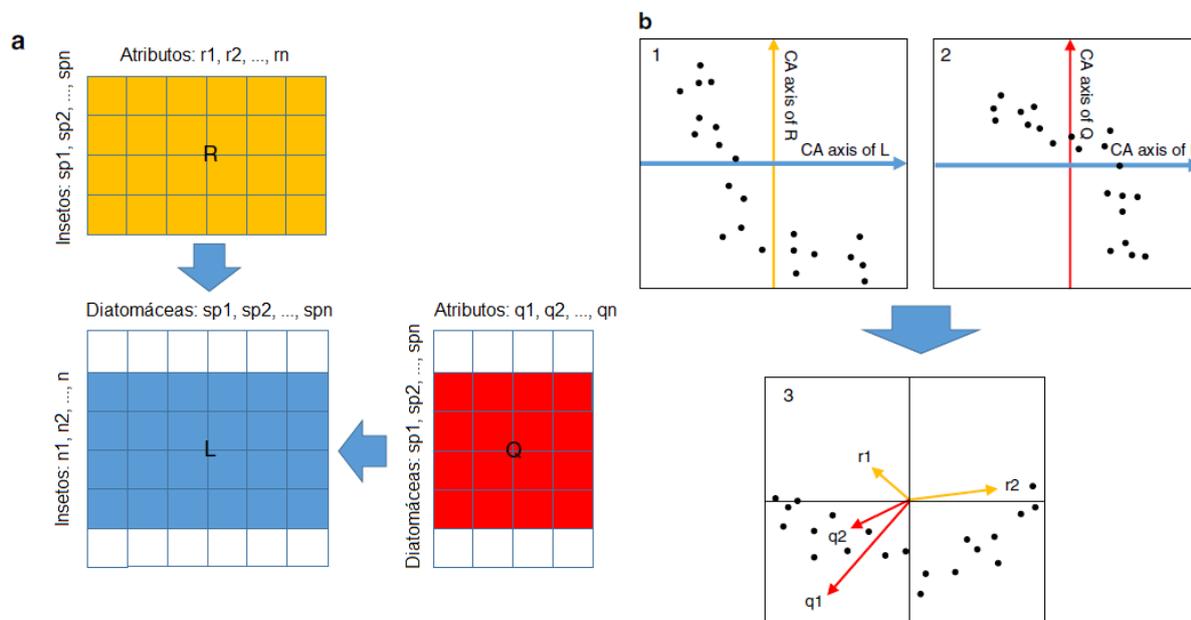


Figura 2. A análise multivariada RLQ identifica correlações entre vários conjuntos de dados. (a) A RLQ relaciona uma tabela de atributos das diatomáceas (Q) e uma tabela de atributos das espécies de inseto (R), usando uma tabela de abundância relativa das espécies de diatomáceas encontradas no conteúdo estomacal de cada inseto (L) como *link*. (b) A análise Hill-Smith das variáveis R em função de L (Gráfico 1) e das variáveis Q em função de L (Gráfico 2) pode ser combinada (Gráfico 3) para mostrar os componentes r (atributos dos insetos da tabela R) e os componentes q (atributos das diatomáceas da tabela Q) como vetores em um único *biplot*. Adaptado de Gámez-Virués et al. (2015).

Para determinar se há alimentação seletiva pelos insetos em função da posição das diatomáceas no biofilme, comparamos a composição da dieta com a composição das diatomáceas do ambiente. Avaliamos somente seleção pelos insetos em função da posição das diatomáceas no biofilme porque este atributo esteve mais fortemente relacionado com os táxons de insetos que os demais atributos (forma de aderência e tamanho; ver Resultados). Usamos o Índice de Eletividade E^* (Vanderploeg e Scavia, 1979) que varia entre +1 e -1, e é calculado da seguinte forma:

$$E_i^* = [W_i - (1/n)] / [W_i + (1/n)]$$

onde n = número de perfis no biofilme (quatro), r_i = proporção de diatomáceas do perfil i na dieta, p_i = proporção de diatomáceas do perfil i no ambiente, e $W_i = (r_i / p_i) /$

$\sum_i (r_i / p_i)$. Valores positivos indicam seleção positiva, enquanto valores negativos indicam evitação; valores próximos a zero indicam alimentação aleatória. O índice foi calculado separadamente para cada táxon e em seguida foi aplicado um teste-*t* de Student separadamente para cada perfil das diatomáceas no biofilme por táxon. Isso gerou um total de 36 testes (nove táxons de insetos × quatro perfis = 36). Assim, utilizamos a correção de Bonferroni para múltiplos testes ($\alpha = 0,05/36 = 0,001$). As PCoAs e PERMANOVAs foram realizadas no pacote ‘vegan’ (Oksanen et al., 2020), a RLQ e a *fourth-corner* no pacote ‘ade4’ (Chessel et al., 2004) e o índice de eletividade foi calculado utilizando o pacote ‘electivity’ (Quintans, 2019), todos no ambiente R (R Core Team, 2021).

III. Resultados

Coletamos oito táxons de insetos bentônicos caracteristicamente consumidores do biofilme perifítico, pertencentes a quatro ordens e seis famílias. Encontramos três pastadores, dois raspadores e quatro coletores-catadores (Tabela 1).

Tabela 1. Táxons de insetos bentônicos cujo conteúdo estomacal foi analisado. Número de indivíduos analisados (n), largura média ± desvio padrão do aparato bucal e grupo funcional alimentar

Táxon	n	Largura (µm)	Grupo funcional alimentar
Ephemeroptera			
Baetidae			
<i>Americabaetis</i>	9	580 ± 147,57	Pastador (Baptista, 2006)
<i>Baetodes</i>	9	380 ± 91,89	Pastador (Baptista, 2006)
<i>Camelobaetidius</i>	10	410 ± 119,72	Pastador (Baptista, 2006)
Leptohiphidae			
<i>Trichorythopsis</i>	10	380 ± 63,25	Raspador (Baptista, 2006)
Coleoptera			
Elmidae (adultos)	10	390 ± 172,88	Coletor-catador (Merrit e Cummins, 1996)
Elmidae (larvas)	10	420 ± 187,38	Coletor-catador (Merrit e Cummins, 1996)
Trichoptera			
Glossosomatidae			
<i>Itauara</i>	10	270 ± 67,49	Raspador (Merrit e Cummins, 1996)
Hydroptilidae			
<i>Hydroptila</i>	10	210 ± 31,62	Coletor-catador (Reynaga, 2009)
Diptera			
Chironomidae			
Orthocladiinae	10	170 ± 48,30	Coletor-catador (Merrit e Cummins, 1996)

A comunidade perifítica encontrada no riacho foi dominada por diatomáceas de baixo perfil (56,4%), com predomínio de *Achnanthydium minutissimum* (Kützing) Czarnecki 1994 e *Cocconeis placentula* Ehrenberg, 1838. O grupo de diatomáceas do perfil móvel representou 28,9% da comunidade, enquanto o alto perfil representou 13,2% e o perfil planctônico foi o menos representativo (1,4%) (Material suplementar Tabela S1). Com relação às diatomáceas encontradas no conteúdo estomacal dos insetos, a distribuição entre os grupos foi similar à observada no ambiente, com dominância do grupo de baixo perfil (58,9%), representado pelas espécies *Achnanthydium minutissimum* (Kützing) Czarnecki, 1994 e *Cocconeis placentula* Ehrenberg, 1838. O grupo de diatomáceas móveis foi o segundo mais representativo (21,9%), representado pelo gênero *Navicula*. O grupo de alto perfil (18,7%) foi representado pelo gênero *Gomphonema*, e as diatomáceas planctônicas foram o grupo menos representativo (0,5%) na dieta (Material suplementar Tabela S2).

A composição de diatomáceas consumidas pelos insetos diferiu entre táxons tanto para dados de presença-ausência ($R^2 = 0,14$; $P = 0,001$), como para dados de abundância ($R^2 = 0,12$; $P = 0,023$). Porém, em ambos os casos, as PCoAs não permitiram uma distinção clara entre os táxons (Figura 3 A e B).

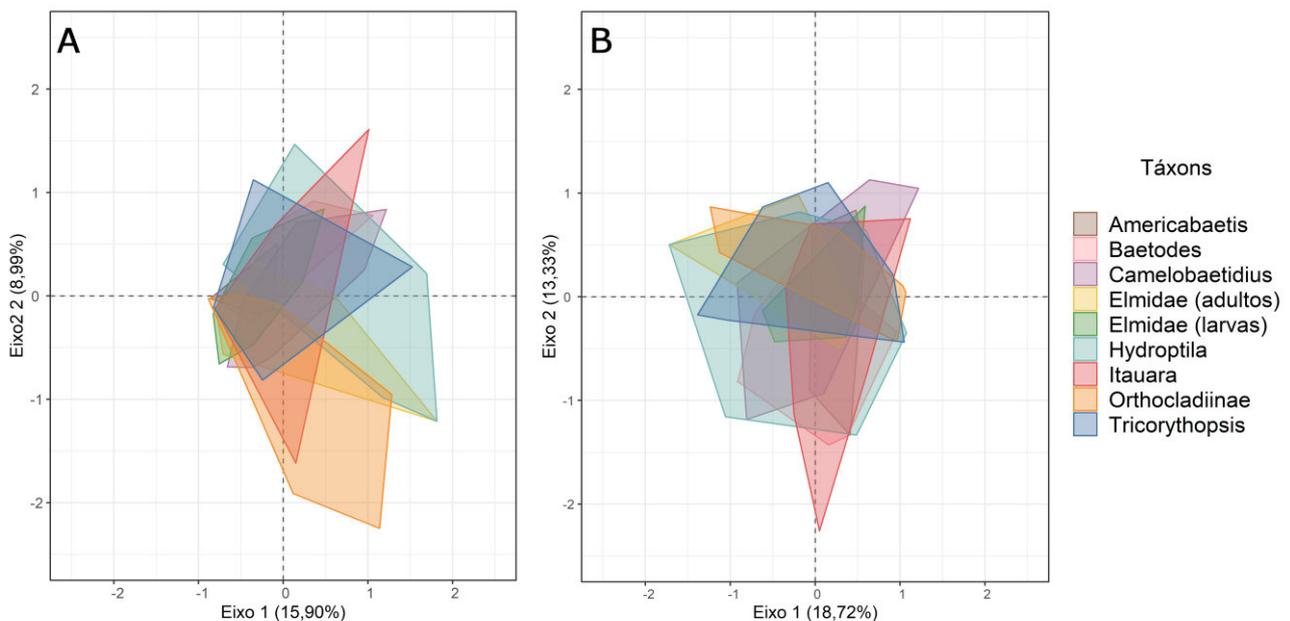


Figura 3. Análise de Coordenadas Principais (PCoA) da (A) matriz de presença-ausência da dieta dos insetos (índice de Sørensen) e (B) matriz de abundância da dieta dos insetos (índice de Bray-Curtis).

Padrões alimentares

Os dois primeiros eixos da ordenação da RLQ explicam 76,18% (eixo 1: 45,07% e eixo 2: 31,11%) da variação total das matrizes que relacionam os insetos com as características funcionais das diatomáceas. Observamos associações significativas entre os grupos de insetos, por táxon e grupo funcional, e duas características funcionais das diatomáceas, perfil e forma de aderência (Figura 4; Tabela 2). Especificamente, o gênero *Hydroptila* (coletor-catador) apresentou correlação positiva com o eixo 2 das diatomáceas, estando positivamente relacionado com diatomáceas planctônicas e negativamente com diatomáceas móveis (Figura 4; Tabela 3). Ainda, diatomáceas prostradas e de baixo perfil apresentaram correlação negativa com o eixo 1 dos insetos, mas não houve nenhuma correlação estatisticamente significativa entre os atributos dos insetos e o eixo 1 de atributos de diatomáceas. Apesar disso, há correlações com tamanho de efeito similares às aquelas significativas, como foi o caso de *Baetodes* ($r = -0,16$) e dos grupos pastadores ($r = -0,13$) e coletor-catador ($r = 0,12$), sendo esta uma evidência, ainda que fraca, de relação positiva entre *Baetodes* e pastadores com diatomáceas prostradas e de baixo perfil, mas uma relação negativa de insetos coletores-catadores com estes mesmos grupos de diatomáceas (Figura 4; Tabela 3). Finalmente, não houve nenhuma associação entre o tamanho do aparato bucal dos insetos e o tamanho das diatomáceas consumidas.

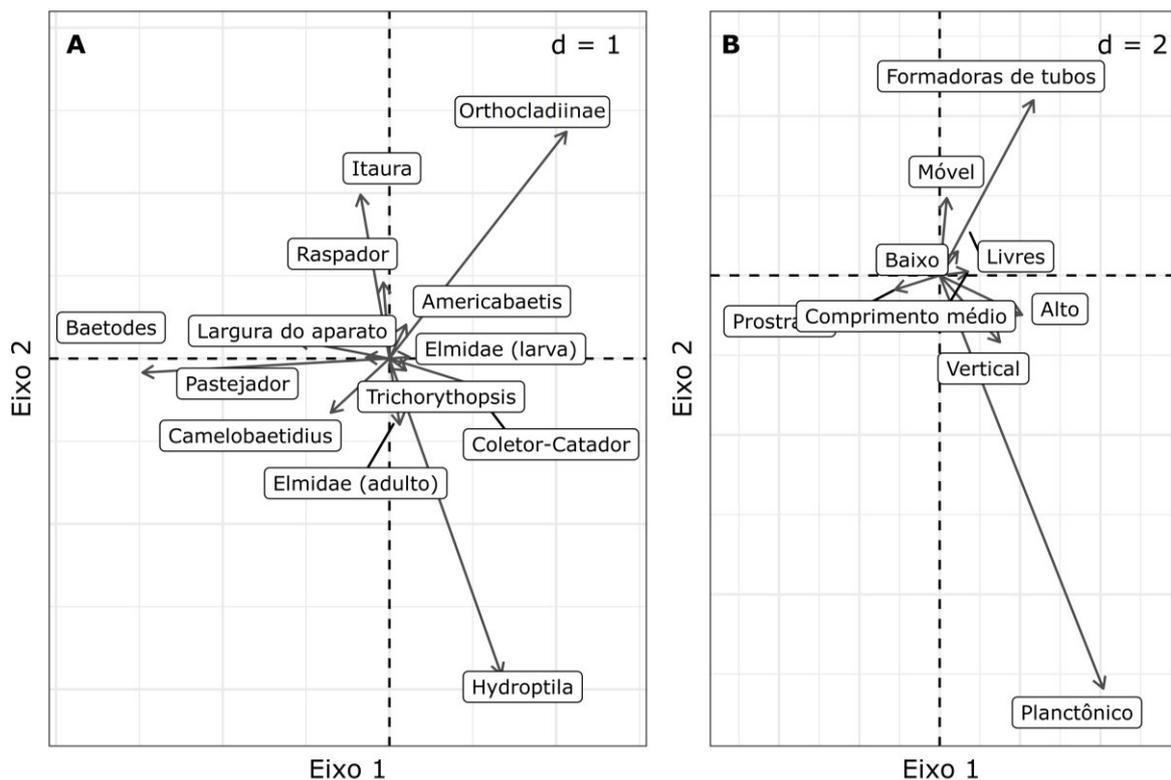


Figura 4. Resultado dos primeiros dois eixos da análise RLQ: (A) coeficientes para os insetos e seus atributos, e (B) coeficientes para os atributos das diatomáceas.

Tabela 2. Resultados dos testes globais de significância (F , r) entre os atributos dos insetos e das diatomáceas e os eixos da RLQ a partir da análise *fourth-corner*. Obs, valor observado da estatística; Padj, valor de P ajustado após correção de Benjamini e Hochberg para múltiplos testes. Valores significativos em negrito. Eixos R, atributos das diatomáceas *versus* eixos da RLQ com atributos dos insetos; Eixos Q, atributos dos insetos *versus* eixos da RLQ com atributos das diatomáceas

Estatística	Eixo 1		Eixo 2		
	Obs	P adj	Obs	P adj	
Eixos R					
Perfil	F	85,93	0,034	127,11	0,009
Aderência	F	72,98	0,038	75,36	0,038
Comprimento médio	r	0,08	0,182	-0,01	0,805
Eixos Q					
Táxon	F	45,58	0,120	63,17	0,016
Grupo funcional	F	85,20	0,037	18,89	0,550
Largura aparato	r	-0,03	0,729	-0,001	0,983

Tabela 3. Resultados dos testes globais de significância (*r*) entre os atributos dos insetos e das diatomáceas e os eixos da RLQ a partir da análise *fourth-corner*. Obs, valor observado da estatística; Padj, valor de P ajustado após correção de Benjamini e Hochberg para múltiplos testes. Valores significativos em negrito. Eixos R, atributos das diatomáceas *versus* eixos da RLQ com atributos dos insetos; Eixos Q, atributos dos insetos *versus* eixos da RLQ com atributos das diatomáceas

Estatística	Eixo 1		Eixo 2		
	Obs	P adj	Obs	P adj	
Eixos Q					
<i>Americabaetis</i>	<i>r</i>	0,01	0,996	-0,03	0,977
<i>Baetodes</i>	<i>r</i>	-0,16	0,085	-0,002	0,996
<i>Camelobaetidius</i>	<i>r</i>	-0,04	0,878	0,03	0,977
Orthoclaadiinae	<i>r</i>	0,12	0,242	-0,13	0,156
Elmidae (adultos)	<i>r</i>	0,003	0,996	0,03	0,958
Elmidae (larvas)	<i>r</i>	0,01	0,996	-0,009	0,996
<i>Hydroptila</i>	<i>r</i>	0,06	0,671	0,19	0,002
<i>Itauara</i>	<i>r</i>	-0,02	0,996	-0,09	0,472
<i>Tricorythopsis</i>	<i>r</i>	0,01	0,996	0,006	0,996
Largura do aparato	<i>r</i>	-0,03	0,996	-0,001	0,996
Coletor-catador	<i>r</i>	0,12	0,086	0,05	0,724
Pastador	<i>r</i>	-0,13	0,086	-0,001	0,996
Raspador	<i>r</i>	-0,005	0,996	-0,06	0,625
Eixos R					
Perfil alto	<i>r</i>	0,13	0,095	0,06	0,440
Perfil baixo	<i>r</i>	-0,15	0,049	0,04	0,681
Perfil móvel	<i>r</i>	0,04	0,619	-0,14	0,032
Perfil planctônico	<i>r</i>	0,07	0,354	0,15	0,027
Prostradas	<i>r</i>	-0,14	0,049	0,05	0,619
Formação de tubos	<i>r</i>	0,08	0,333	-0,10	0,128
Livres	<i>r</i>	0,06	0,440	-0,01	0,279
Vertical	<i>r</i>	0,08	0,333	0,01	0,273
Comprimento médio	<i>r</i>	0,09	0,304	-0,01	0,805

Índice de Eletividade

Dentre os nove táxons de insetos analisados, cinco apresentaram seleção positiva ou negativa de diatomáceas ocupando um perfil específico no biofilme perifítico (Figura 5). Dentre os invertebrados pertencentes à família Baetidae, o gênero *Baetodes* apresentou preferência por diatomáceas de baixo perfil, enquanto o gênero *Camelobaetidius* evitou diatomáceas planctônicas. Os adultos da família Elmidae evitaram diatomáceas de baixo perfil. Já o gênero *Hydroptila* (Hydroptilidae)

evitou diatomáceas do perfil móvel e do perfil baixo, e o gênero *Tricorythopsis* (Leptohyphidae) evitou diatomáceas do perfil planctônico. Cabe mencionar ainda que nenhum indivíduo de *Baetodes*, Elmidae (larvas), *Itauara* e Orthoclaadiinae consumiu diatomáceas planctônicas (e por isso, não foi possível testar estatisticamente a seleção deste perfil).

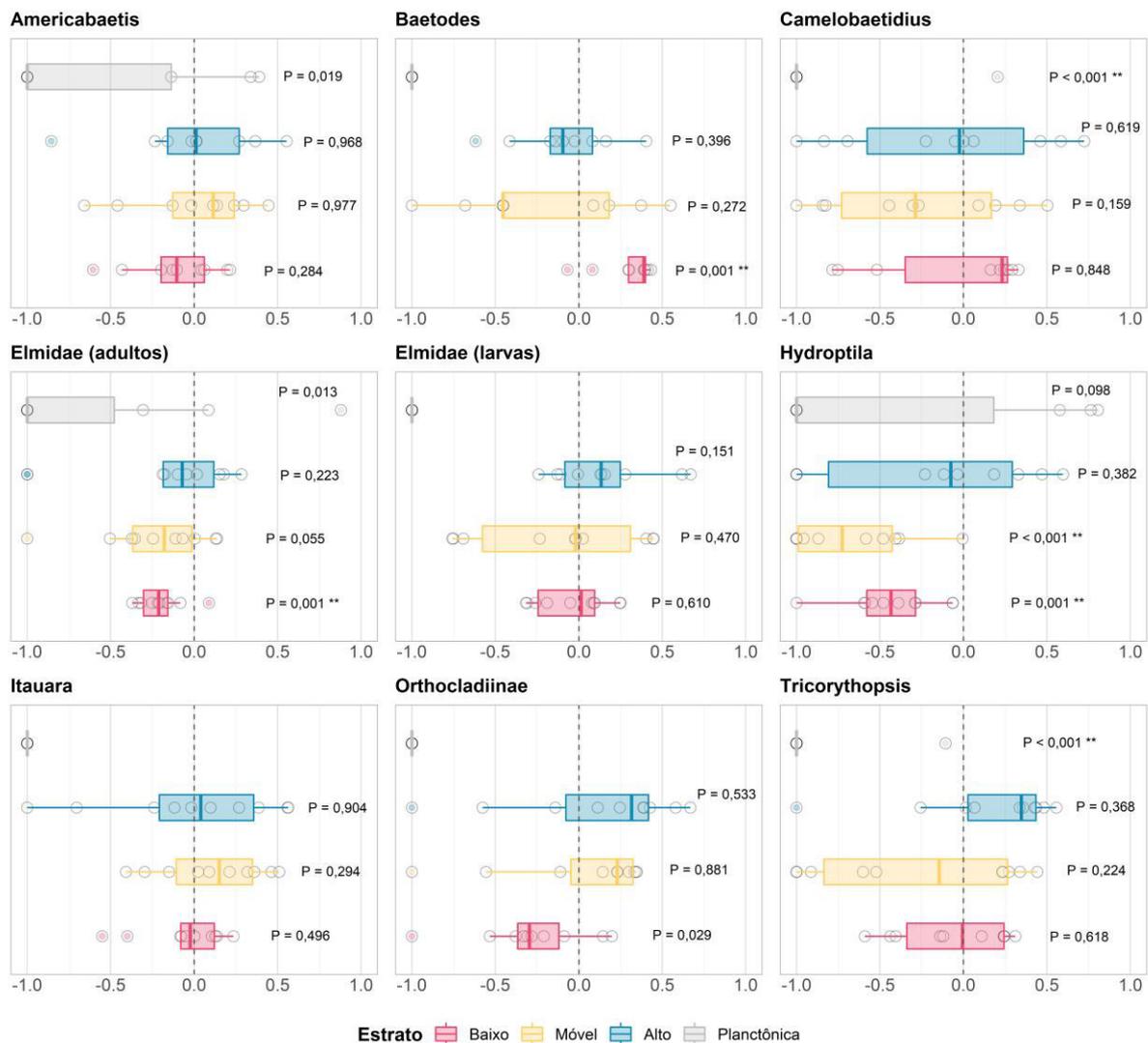


Figura 5. Índice de eletividade de Vanderploeg e Scavia (1979) por táxon de inseto. Valores positivos indicam seleção positiva, valores negativos indicam evitação e valores próximos de zero indicam alimentação aleatória/neutra. Caixas indicam os quartis, linhas dentro das caixas indicam a mediana, linhas fora das caixas mostram a distribuição dos dados. Os círculos indicam os valores de eletividade de cada indivíduo. ** Valores de P estatisticamente significativos após correção de Bonferroni para múltiplos testes ($P \leq 0,001$).

IV. Discussão

Encontramos diferenças na composição da dieta dos insetos bentônicos. Observamos ainda que há associações positivas entre os atributos dos insetos (táxon e grupo funcional) e os atributos funcionais das diatomáceas (perfil ocupado e forma de aderência). Além disso, identificamos a ocorrência de seletividade alimentar em alguns dos táxons analisados com relação ao perfil do biofilme que as diatomáceas ingeridas ocupam. Estes resultados indicam uma partição de recursos, ao menos parcial, entre os insetos bentônicos que se alimentam no biofilme perifítico.

As diferenças na composição das diatomáceas consumidas pelos insetos salientam o fato de que mesmo insetos que se alimentam de um mesmo tipo de recurso, no caso o biofilme perifítico, possuem características morfológicas e comportamentais distintas que têm como consequência o consumo de presas distintas. Nossos resultados são similares aos de Tamura e Kagaya (2019), que observaram que a variação encontrada na dieta de 21 espécies de insetos raspadores se deu devido à afiliação taxonômica das espécies, ou seja, houve variação de acordo com família ou gênero, além de serem influenciados também pela velocidade de corrente e tamanho do corpo. Porém, apesar de termos encontrado evidências de diferenciação na dieta, a dificuldade em distinguir os táxons (veja Figura 3) indica que há alguma sobreposição na dieta.

As evidências encontradas de uma associação entre os táxons de insetos bentônicos e atributos funcionais das diatomáceas demonstram a importância de considerar atributos das presas para elucidar relações consumidor-recurso (Spitz et al., 2014). As formas de vida em diatomáceas são considerados substitutos de estratégias adaptativas (Tapolczai et al., 2006). Porém, o uso dos grupos funcionais de diatomáceas é uma abordagem relativamente recente em estudos de interações tróficas e cadeias alimentares, que permite observar a estrutura e dinâmica da cadeia alimentar (Martini et al., 2020). Por exemplo, Tall et al. (2006a) analisaram a partição de recursos em invertebrados raspadores usando os grupos funcionais das diatomáceas e observaram que organismos raspadores (tratados como *true scrapers*) tiveram preferência por diatomáceas adnatas e evitaram aquelas que ocupam o alto perfil. Já organismos pastadores (tratados como generalistas) não tiveram preferência por nenhum perfil do biofilme perifítico, enquanto o grupo de organismos coletores (tratados como *surfers*), composto somente pela família

Chironomidae, evitaram diatomáceas adnatas e se alimentaram preferencialmente de formas livres. Também, ao analisar os efeitos da herbivoria em raspadores (*scrapers*) e coletores-catadores (também classificados como *brushers*), Katano e Doi (2019) observaram que as espécies raspadoras tiveram preferência por diatomáceas do baixo perfil, enquanto a espécie coletora-catadora teve preferência somente por diatomáceas do alto perfil. Corroborando estes estudos anteriores, nossos resultados mostraram uma associação positiva entre o gênero *Hydroptila*, coletor-catador, com diatomáceas planctônicas, o que está de acordo com o grupo funcional a que pertence. Ainda, a evidência de associação positiva, ainda que fraca, do gênero *Baetodes* e do grupo funcional raspadores com diatomáceas prostradas e de baixo perfil, além da associação negativa do grupo funcional coletores-catadores com esses mesmos grupos de diatomáceas, reforça a ideia de que os insetos repartem seus recursos de acordo com os seus atributos e com os atributos funcionais das diatomáceas.

Com relação à alimentação seletiva dos insetos, nossos resultados corroboram somente em parte estudos anteriores, mas indicam possíveis relações de partição de recursos, especialmente entre táxons filogeneticamente e funcionalmente próximos. Por exemplo, os efemerópteros da família Baetidae são considerados organismos pastadores (*grazers*) e ortognatos, ou seja, apenas as pontas das peças bucais entram em contato com a superfície das pedras (Baptista et al., 2006). Apesar disso, observamos que o gênero *Baetodes* mostrou preferência alimentar por diatomáceas de baixo perfil, fortemente aderidas ao substrato, enquanto os gêneros *Americabaetis* e *Camelobaetidius* não selecionaram positivamente nenhum grupo de diatomáceas. Estes resultados podem indicar a ocorrência de partição de recursos entre *Baetodes* e os outros dois gêneros. Já os efemerópteros do gênero *Tricorythopsis* (família Leptohyphidae), ao contrário da família Baetidae, são organismos raspadores (*scrapers*) e prógnatos, ou seja, que pressionam suas peças bucais quase horizontalmente na superfície dos substratos, fazendo com que uma área maior do seu aparato bucal entre em contato com as diatomáceas aderidas ao substrato (Baptista et al., 2006). Neste sentido, poderia ser esperada uma seleção positiva de diatomáceas do grupo de baixo perfil. Porém, observamos somente a evitação de diatomáceas planctônicas, o que faz sentido, considerando a morfologia das suas peças bucais.

Ainda, insetos coletores-catadores apresentaram algumas diferenças quanto à preferência alimentar. A evitação de *Hydroptila* por diatomáceas dos perfis móvel e baixo, além da associação positiva com espécies planctônicas (evidenciado na RLQ, ainda que não significativa na análise de seletividade), assim como a evitação de adultos de Elmidae pelo baixo perfil, são indicativos de uma possível competição e consequente partição de recursos com larvas de Elmidae e com Orthoclaadiinae. Estes últimos são considerados organismos generalistas com altas sobreposições em suas dietas (Tavares e Williams 1990; Tavares-Cromar e Williams, 1997), o que foi parcialmente corroborado em nosso estudo, dada a seleção neutra de presas por ambos. Outra evidência da diferenciação da dieta entre coletores-catadores são as direções opostas ocupadas na ordenação por *Hydroptila* e adultos de Elmidae de um lado e por Orthoclaadiinae e larvas de Elmidae por outro (veja Figura 4A).

Nossos resultados mostraram associações somente de dois táxons e dois grupos funcionais alimentares dos insetos com os traços funcionais das diatomáceas. Os atributos funcionais são propriedades de um organismo que influenciam sua performance (McGill et al., 2006), e comparar comunidades baseado nesses atributos permite testar uma variedade de hipóteses ecológicas em diferentes escalas (Statzner et al., 2007; Kunz et al., 2021). Apesar do número de estudos utilizando a abordagem funcional em ambientes aquáticos ter aumentado nos últimos anos (Martini et al., 2020), a relação predador-presa é normalmente estudada usando predominantemente a abordagem taxonômica, sem considerar as características das presas. No entanto, usar uma abordagem funcional permite identificar relações entre características morfológicas e ecológicas da presa e do predador e destacar os principais mecanismos ou funções envolvidos na seleção das presas (Spitz et al., 2014). Além disso, espécies de *Hydroptila*, Elmidae e Orthoclaadiinae podem ser classificados em mais de um grupo funcional alimentar. Por isso, salientamos a importância de identificar os táxons de consumidores em um nível taxonômico mais preciso (gênero ou espécie), concomitante com a abordagem funcional das presas, para obter respostas mais precisas ao problema proposto.

Observamos diferenças no consumo de diatomáceas entre táxons de insetos que se alimentam do biofilme perifítico e, mais importante, que há seleção e evitação de distintos grupos de diatomáceas por táxons pertencentes a um mesmo grupo alimentar funcional. Isso indica que mesmo na fina camada de biofilme perifítico pode ocorrer competição por recursos e, consequentemente, partição destes

recursos. Nosso estudo também demonstra a importância de uma identificação detalhada da dieta e a necessidade de incluir os atributos funcionais das presas em estudos de interações predador-presa.

Agradecimentos

Agradecemos aos colegas do grupo *Stream Team* Ana Paula Tavares Costa, Celomar Sena e Natália Popiorenk dos Santos, e aos técnicos de Laboratório de Limnologia da FURG Claudio R. T. Trindade e Clara L. Lima, pelo auxílio no trabalho de campo e suporte no laboratório. À professora Liliansa Rodrigues, pelo espaço concedido no Laboratório de Ecologia de Algas Perifíticas na Universidade Estadual de Maringá para a identificação das diatomáceas. Também agradecemos a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida a TM – código de financiamento 001.

Referências

- Alvares, C. A., Stape, J., L., Sentelhas, P. C., Gonçalves, J. L. M., & Sparovek, G. (2013). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22, 711–728. DOI: 10.1127/0941-2948/2013/0507
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26, 32–46. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x
- Baptista, D. F., Buss, D. F., Dias, L. G., Nessimian, J. L., Da Silva, E. R., De Moraes Neto, A. H. A., de Carvalho, S. N., De Oliveira, M. A., & Andrade, L. R. (2006). Functional feeding groups of Brazilian Ephemeroptera nymphs: ultrastructure of mouthparts. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, 42, 87–96. DOI: 10.1051/limn/2006013
- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A., & Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 73, 1007–1012. DOI: 10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the False Discovery Rate: a

- practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society*, 57, 289–300.
- Bicudo, C. E. M., & Menezes, M. (2006). Gêneros de algas de águas continentais do Brasil (2ª ed.). São Carlos, RiMa.
- Buffagni, A., & Comin, E. (2000). Secondary production of benthic communities at the habitat scale as a tool to assess ecological integrity in mountain streams. *Hydrobiologia*, 422, 183–195. DOI: 10.1023/A:1017015326808
- Burliga, A. L., & Kociolek, J. P. (2016). Diatoms (Bacillariophyta) in rivers. In: River Algae. (Ed: O. Necchi Jr.). Cham, Springer.
- Chessel, D., Dufour, A., & Thioulouse, J. (2004). The ade4 Package – I: One-Table Methods. *R News*, 4, 5–10. <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/>
- Death, R. G. (2004). Patterns of spatial resource use in lotic invertebrate assemblages. *Hydrobiologia*, 513, 171–182. DOI: 10.1023/B:hydr.0000018181.36641.44
- Domínguez, E., & Fernández, H. R. (2009). Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: sistemática y biología. Tucumán, Fundación Miguel Lillo.
- Dray, S., & Legendre, P. (2008). Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, 89, 3400–3412. DOI: 10.1890/08-0349.1
- Dray, S., Choler, P., Doledec, S., Peres-Neto, P. R., Thuiller, W., Pavoine, S., & ter Braak, C. J. F (2014) Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*, 95, 14–21. DOI: 10.1890/13-0196.1
- Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C. J. F., & Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, 3, 143–166. DOI: 10.1007/BF02427859
- Elliot, J. M. (2008). The ecology of riffle beetles (Coleoptera: Elmidae). *Freshwater Reviews*, 1, 189–203. DOI: 10.1608/FRJ-1.2.4
- Hill, M. O., & Smith, A. J. E. (1976). Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon*, 25: 249–255.
- Katano, I., & Doi, H. (2019). Effects of stream grazers with different functional traits on the spatial heterogeneity of periphyton mats. *PeerJ*, 7, 1–12. DOI: 10.7717/peerj.6747
- Kunz, S., Kefford, B. J., Schmidt-Kloiber, A., Matthaei, C. D., Usseglio-Polaterra, P.,

- Graf, W., Poff, N. L., Metzeling, L., Twardochleb, L., Hawkins, C. P., & Schäfer, R. B. (2021). Tackling inconsistencies among freshwater invertebrate trait databases: harmonising across continents and aggregating taxonomic resolution. *Freshwater Biology*, 00, 1–17. DOI: 10.1111/fwb.13840
- Lamparelli, M. C. (2004). Grau de trofia em corpos d'água do estado de São Paulo: avaliação dos métodos de monitoramento. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo.
- Martini, S., Larras, F., Boyé, A., Faure, E., Aberle, N., Archambault, P., Bacouillard, L., Beisner, B. E., Bittner, L., Castella, E., Danger, M., Gauthier, O., Karp-Boss, L., Lombard, F., Maps, F., Stemmann, L., Thiébaud, E., Usseglio-Polatera, P., Vogt, M., Laviale, M., & Ayata, S. D. (2020). Functional trait-based approaches as a common framework for aquatic ecologists. *Limnology and Oceanography*, 9999, 1–30. DOI: 10.1002/lno.11655
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21, 178–185. DOI: 10.1016/j.tree.2006.02.002
- McNeely, C., Clinton, S. M., & Erbe, J. M. (2006). Landscape variation in C sources of scraping primary consumers in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 25, 787–799. DOI: 10.1899/0887-3593(2006)025[0787:LVICSO]2.0.CO;2
- Merritt, R. W., Cummins, K. W., & Berg, M. B. (2009). An Introduction to the Aquatic Insects of North America (4^a ed.). Dubuque, Kendall Hunt.
- Metzeltin, D., & Lange-Bertalot, H. (1998). Tropical Diatoms of South America. In: *Iconographia Diatomologica*. (Ed. H. Lange-Bertalot). Königstein, Koeltz Scientific Books.
- Metzeltin, D., Lange-Bertalot, H., & García-Rodríguez, F. (2005). Diatoms of Uruguay. In: *Iconographia Diatomologica*. (Ed. H. Lange-Bertalot). Königstein, Koeltz Scientific Books.
- Mugnai, R., Nessimian, J. L., & Baptista D. F. (2010). Manual de Identificação de Macroinvertebrados Aquáticos do Estado do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, Technical Books Editora.
- Northfield, T. D., Snyder, G. B., Ives, A. R., & Snyder, W. E. (2010). Niche saturation reveals resource partitioning among consumers. *Ecology Letters*, 13, 338–348. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2009.01428.x

- Novella-Fernandez, R., Ibañez, C., Juste, J., Clare, E. L., Doncaster, C. P., & Razgour, O. (2020). Trophic resource partitioning drives fine-scale coexistence in cryptic bat species. *Ecology and Evolution*, 10, 14122–14136. DOI: 10.1002/ece3.7004
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., & Wagner, H. (2020). *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Pappas, J. L., & Stoermer, E. F. (1996). Quantitative method for determining a representative algal sample count. *Journal of Phycology*, 32, 693–696. DOI: 10.1111/j.0022-3646.1996.00693.x
- Passy, S. I. (2007). Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany*, 86, 171–178. DOI: 10.1016/j.aquabot.2006.09.018
- Pereira, L. S., Angulo-Valencia, M. A., Occhi, T. V., Padial, A. A., Vitule, J. R. S., & Agostinho, A. A. (2019). Looking through the predator's eyes: another perspective in naïveté theory. *Biological Invasions*, 21, 2577–2588. DOI: 10.1007/s10530-019-01996-w
- Pianka, E. R. (1974). Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71, 2141–2145. DOI: 10.1073/pnas.71.5.2141
- Quintans, D. (2019). *electivity: Algorithms for Electivity Indices*. R package version 1.0.2. <https://CRAN.R-project.org/package=electivity>
- R Core Team (2021). *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ramírez, A., & Gutiérrez-Fonseca, P. E. (2014). Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biología Tropical*, 62, 155–167. DOI: 10.15517/rbt.v62i0.15785
- Reynaga, M. C. (2009). Hábitos alimentarios de larvas de Trichoptera (Insecta) de uma cuenca subtropical. *Ecología Austral*, 19, 207–214.
- Rimet, F., & Bouchez, A. (2012). Life-forms, cell-sizes and ecological guilds of diatoms in European rivers. *Knowledge and Management of Aquatic*

- Ecosystems*, 1, 1–15. DOI: 10.1051/kmae/2012018
- Sánchez-Hernández, J., Gabler, H. M., & Amundsen, P. A. (2017). Prey diversity as a driver of resource partitioning between river-dwelling fish species. *Ecology and Evolution*, 7, 2058–2068. DOI: 10.1002/ece3.2793
- Seagle, Jr., H. H. (1982). Comparison of the food habits of three species of riffle beetles *Stenelmis crenata*, *Stenelmis mera*, and *Optioservus trivittatus* (Coleoptera: Dryopoidea: Elmidae). *Freshwater Invertebrate Biology*, 1, 33–38. DOI: <https://doi.org/10.2307/3259452>
- Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27–39. DOI: 10.1126/science.185.4145.27
- Simonsen, R. (1974) The diatom plankton of the Indian Ocean Expedition of R/V Meteor 1964-1965, "Meteor" Forsch-Ergebnisse. *Reihe D: Biologie*, 19, 1–107.
- Spaulding, S. A., Bishop, I. W., Edlund, M. B., Lee, S., Furey, P., Jovanovska, E., & Potapova, M. Diatoms of North America. Retrieved November 11, 2021, from <https://diatoms.org>
- Spies, M. R., Froehlich, C. G., & Kotzian, C. B. (2006). Composition and diversity of Trichoptera (Insecta) larvae communities in the middle section of the Jacuí River and some tributaries, State of Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia, Série Zoologia*, 96, 389–398. DOI: 10.1590/S0073-47212006000400001
- Spitz, J., Ridoux, V., & Brind'Amour, A. (2014). Let's go beyond taxonomy in diet description: testing a trait-based approach to prey-predator relationships. *Journal of Animal Ecology*, 83, 1137–1148. DOI: 10.1111/1365-2656.12218
- Statzner, B., Bonada, N., & Dolédec, S. (2007). Conservation of taxonomic and biological trait diversity of European stream macroinvertebrate communities: a case for a collective public database. *Biodiversity and Conservation*, 16, 3609–3632. DOI: 10.1007/s10531-007-9150-1
- Tall, L., Cattaneo, A., Cloutier, L., Dray, S., & Legendre, P. (2006a). Resource partitioning in a grazer guild feeding on a multilayer diatom mat. *Journal of the North American Benthological Society*, 25, 800–810. DOI: 10.1899/0887-3593(2006)025[0800:RPIAGG]2.0.CO;2
- Tall, L., Cloutier, L., & Cattaneo, A. (2006b). Grazer-diatom size relationships in an epiphytic community. *Limnology and Oceanography*, 51, 1211–1216.
- Tamura, S., & Kagaya, T. (2019). Food habits of invertebrate grazers in a forested stream: variations according to taxonomic affiliation, flow habitat and body size.

- Hydrobiologia*, 841, 109–120. DOI: 10.1007/s10750-019-04010-5
- Tapolczai, K., Bouchez, A., Stenger-Kovács, C., Padisák, J., & Rimet, F. (2016). Trait-based ecological classifications for benthic algae: review and perspectives. *Hydrobiologia*, 776, 1–17. DOI: 10.1007/s10750-016-2736-4
- Tavares, A. F. & Williams, D. D. (1990). Life histories, diet, and niche overlap of three sympatric species of Elmidae (Coleoptera) in a temperate stream. *The Canadian Entomologist*, 122, 563–577.
- Tavares-Cromar, A. F. & Williams, D. D. (1997). Dietary overlap and coexistence of chironomid larvae in a detritus-based stream. *Hydrobiologia*, 354, 67–81.
- ter Braak, C. J. F., Cormont, A., & Dray, S. (2012). Improved testing of species traits-environment relationships in the fourth-corner problem. *Ecology*, 93, 1525–1526. DOI: 10.1890/12-0126.1
- Tomanova, S., Goitia, E., & Helesic, J. (2006). Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia*, 556, 251–264. DOI: 10.1007/s10750-005-1255-5
- Vanderploeg, H. A., & Scavia, D. (1979). Two electivity indices for feeding with special reference to zooplankton grazing. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 36, 362–365. DOI: 10.1139/f79-055
- Veloso, H. P., Filho, A. L. R. R., & Lima, J. C. A. (1991). Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Departamento de Recursos Naturais e Estudos Ambientais, Rio de Janeiro.
- Vollrath, S. R., Possamai, B., Schneck, F., Hoeninghaus, D. J., Albertoni, E. F., & Garcia, A. M. (2021). Trophic niches and diet shifts of juvenile mullet species coexisting in marine and estuarine habitats. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 101, 431–441. DOI: 10.1017/S0025315421000242
- Weiher, E., & Keddy, P. (1999). Ecological assembly rules, perspectives, advances, retreats. Cambridge, Cambridge University Press.
- Wetzel, R. G. (1983). Opening remarks. In: Periphyton of freshwater ecosystems. Boston, The Hague Dr. W. Junk.

MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1: Composição e abundância das diatomáceas encontradas no riacho.

Táxon	Abundância relativa (%)
Alto perfil	
<i>Encyonema cf. perpusillum</i>	0,62
<i>Encyonema minutum</i>	0,36
<i>Encyonema silesiacum</i>	0,28
<i>Encyonema sp3</i>	0,05
<i>Eunotia intermedia</i>	0,01
<i>Eunotia sp1</i>	0,04
<i>Fragilaria sp1</i>	0,03
<i>Fragilaria sp2</i>	1,31
<i>Frustulia vulgaris</i>	0,01
<i>Frustulia sp1</i>	0,01
<i>Gomphonema sp1</i>	1,30
<i>Gomphonema sp2</i>	8,22
<i>Gomphonema sp3</i>	0,01
<i>Gomphonema sp4</i>	0,05
<i>Gomphonema sp5</i>	0,18
<i>Gomphonema sp6</i>	0,33
<i>Gomphonema sp7</i>	0,11
<i>Gomphonema sp8</i>	0,05
<i>Gomphonema sp9</i>	0,03
<i>Humidophila contenta</i>	0,12
<i>Ulnaria ulna</i>	0,09
Baixo perfil	
<i>Achnanthes inflata</i>	0,13
<i>Achnantheidium exiguum</i>	2,60
<i>Achnantheidium minutissimum</i>	32,06
<i>Amphipleura lindheimeri</i>	0,03
<i>Cocconeis placentula</i>	17,35
<i>Cocconeis sp1</i>	0,35
<i>Cymbella cf. aspera</i>	0,01
<i>Melosira cf. varians</i>	0,10
<i>Placoneis ovillus</i>	0,31
<i>Planothidium cf. lanceolatum</i>	0,56
<i>Planothidium cf. rostratum</i>	0,44
<i>Psammothidium sp1</i>	2,49
Perfil móvel	
<i>Adlafia drouetiana</i>	4,12
<i>Eolimna sp1</i>	2,57
<i>Epithemia sp1</i>	0,02
<i>Geissleria aikenensis</i>	0,04
<i>Geissleria punctifera</i>	2,90
<i>Gyrosigma sp1</i>	0,17
<i>Gyrosigma sp2</i>	0,01
<i>Hippodonata sp1</i>	0,11
<i>Luticola sp1</i>	3,51
<i>Luticola sp2</i>	0,41

<i>Luticola</i> sp3	0,10
<i>Navicula rostellata</i>	0,78
<i>Navicula</i> sp1	5,80
<i>Navicula</i> sp2	0,06
<i>Navicula symmetrica</i>	3,00
<i>Nitzschia amphibia</i>	3,38
<i>Nitzschia</i> cf. <i>clausii</i>	0,06
<i>Nitzschia</i> cf. <i>intermedia</i>	0,17
<i>Nitzschia</i> sp1	0,07
<i>Nupela</i> sp1	1,20
<i>Nupela</i> sp2	0,03
<i>Pinnularia borealis</i>	0,02
<i>Pinnularia</i> cf. <i>butantanum</i>	0,02
<i>Pinnularia meridiana</i>	0,02
<i>Pinnularia</i> sp1	0,02
<i>Pinnularia</i> sp2	0,02
<i>Placoneis</i> sp1	0,18
<i>Sellaphora</i> sp1	0,01
<i>Surirella angusta</i>	0,09
<i>Surirella</i> sp1	0,03
Perfil planctônico	
<i>Caloneis</i> sp1	0,02
<i>Coscinodiscus</i> sp1	0,06
<i>Hydrosera whampoensis</i>	1,36

Tabela S2. Composição de diatomáceas encontradas na dieta dos insetos. MTA, maior tamanho axial (média ± desvio padrão). Espécies sem desvio padrão indicam que só um indivíduo foi encontrado no conteúdo estomacal.

Táxon	MTA (µm)	Abundância total	Frequência de ocorrência (%)
Alto perfil			
<i>Encyonema cf. perpusillum</i>	19,41 ± 3,07	13	7,95
<i>Encyonema minutum</i>	19,23 ± 6,78	14	13,64
<i>Encyonema silesiacum</i>	27,20 ± 7,05	14	11,36
<i>Encyonema</i> sp1	25,66 ± 6,31	6	4,55
<i>Encyonema</i> sp2	33,23 ± 6,04	16	10,23
<i>Encyonema</i> sp3	31,00	1	1,14
<i>Eunotia cf. incisa</i>	34,83 ± 10,31	6	6,82
<i>Eunotia intermedia</i>	14,50 ± 2,74	5	5,68
<i>Eunotia</i> sp1	26,00 ± 8,87	6	4,55
<i>Eunotia</i> sp2	22,23 ± 4,37	3	3,41
<i>Fragilaria</i> sp1	42,00 ± 21,84	12	5,68
<i>Fragilaria</i> sp2	61,50 ± 61,60	8	5,68
<i>Frustulia</i> sp1	43,70 ± 14,36	3	3,41
<i>Frustulia vulgaris</i>	44,70 ± 8,50	3	3,41
<i>Gomphonema</i> sp1	25,60 ± 8,90	195	55,68
<i>Gomphonema</i> sp2	19,12 ± 9,50	459	76,14
<i>Gomphonema</i> sp4	27,70 ± 5,64	12	10,23
<i>Gomphonema</i> sp5	29,50 ± 8,42	16	9,09
<i>Gomphonema</i> sp6	35,30 ± 7,26	10	9,09
<i>Gomphonema</i> sp7	31,70 ± 7,50	26	18,18
<i>Gomphonema</i> sp8	32,00 ± 2,83	2	2,27
<i>Gomphonema</i> sp9	17,00 ± 2,61	12	12,50
<i>Gomphonema</i> sp10	42,10 ± 22,30	15	3,41
<i>Gomphonema</i> sp11	23,00	4	1,14
<i>Gomphonema</i> sp12	24,30	1	1,14
<i>Humidophila</i> sp1	13,10	13	1,14
<i>Ulnaria ulna</i>	180,00	1	1,14
Baixo perfil			
<i>Achnantheidium exiguum</i>	12,70 ± 2,15	66	26,14
<i>Achnantheidium minutissimum</i>	13,40 ± 3,72	1.080	78,41
<i>Achnantheidium</i> sp1	13,42 ± 1,90	7	4,55
<i>Achnantheidium</i> sp2	16,20	4	1,14
<i>Cocconeis</i> sp1	22,00 ± 2,04	23	11,36
<i>Cocconeis placentula</i>	27,50 ± 6,50	1.338	93,18
Diatomácea sp1	21,68 ± 3,11	7	6,82
<i>Fragilariforma</i> sp1	62,00	1	1,14
<i>Placoneis ovillus</i>	19,50 ± 5,80	12	9,09
<i>Planothidium cf. lanceolatum</i>	19,00 ± 3,66	107	25,00
<i>Planothidium cf. rostratum</i>	18,47 ± 4,32	12	9,09
<i>Planothidium</i> sp1	20,67 ± 9,02	16	11,36
<i>Planothidium</i> sp2	10,00	1	1,14
<i>Planothidium</i> sp3	16,86 ± 4,56	10	4,55
<i>Platessa hustedii</i>	13,40 ± 0,57	2	2,27
<i>Psammothidium</i> sp1	8,41 ± 1,39	75	20,45

Perfil móvel

<i>Adlafia drouetiana</i>	17,06 ± 1,31	108	31,82
<i>Cosmioneis</i> sp1	34,00	1	1,14
<i>Eolimna</i> sp1	8,28 ± 1,25	35	28,41
<i>Geissleria aikenensis</i>	16,08 ± 7,71	5	4,55
<i>Geissleria punctifera</i>	23,74 ± 1,92	118	39,77
<i>Gyrosigma</i> sp1	70,98 ± 9,67	10	7,95
<i>Hantzschia</i> cf. <i>amphioxys</i>	27,10	1	1,14
<i>Hippodonta</i> sp1	22,53 ± 2,84	3	3,41
<i>Luticola</i> sp1	21,88 ± 7,95	124	54,55
<i>Luticola</i> sp2	43,33 ± 10,45	8	4,55
<i>Luticola</i> sp3	70,00 ± 13,23	3	3,41
<i>Navicula angusta</i>	44,33 ± 20,90	2	2,27
<i>Navicula rostellata</i>	25,51 ± 6,58	220	44,32
<i>Navicula</i> sp1	26,04 ± 6,78	15	14,77
<i>Navicula</i> sp2	18,00 ± 1,35	5	4,55
<i>Navicula</i> sp3	39,00	1	4,55
<i>Navicula symmetrica</i>	35,45 ± 2,00	197	46,59
<i>Neidium</i> cf. <i>affine</i>	50,80	1	1,14
<i>Nitzschia amphibia</i>	16,78 ± 4,56	86	43,18
<i>Nitzschia</i> cf. <i>intermedia</i>	41,00 ± 29,70	3	2,27
<i>Nitzschia</i> sp1	23,70 ± 6,36	36	17,05
<i>Nupela</i> sp1	15,17 ± 2,42	31	18,18
<i>Nupela</i> sp2	13,15 ± 0,64	2	2,27
<i>Pinnularia borealis</i>	51,00	1	1,14
<i>Pinnularia</i> cf. <i>butantanum</i>	60,00	1	1,14
<i>Placoneis</i> sp2	20,30	1	1,14
<i>Placoneis</i> sp3	22,00	1	1,14
<i>Surirella</i> sp1	29,60 ± 1,85	6	5,68
<i>Surirella</i> sp2	46,10	1	1,14

Perfil planctônico

<i>Coscinodiscus</i> sp1	69,00 ± 8,49	3	2,27
<i>Cyclotella</i> sp1	8,81 ± 1,00	12	5,68
<i>Cyclotella</i> sp2	8,75 ± 2,19	1	2,27
<i>Discostella</i> sp1	11,00 ± 0,71	6	2,27

CONSIDERAÇÕES FINAIS E PERSPECTIVAS

A partição de recursos entre espécies coexistentes é um mecanismo que tem grande influência na estrutura de comunidades de muitos grupos taxonômicos. No entanto, entre insetos consumidores do biofilme perifítico em ambientes bentônicos de riachos, poucos estudos conseguiram documentar esse mecanismo, especialmente devido a problemas de natureza taxonômica tanto dos predadores quanto das presas. Para minimizar os impactos desses problemas, uma abordagem cada vez mais usada nos últimos anos é a abordagem funcional, ou seja, o uso de atributos ou características funcionais dos organismos, que serve como um complemento para a abordagem taxonômica. Para isso, com o objetivo de verificar a partição de recursos em insetos consumidores do biofilme perifítico com foco no consumo de diatomáceas, usei uma classificação de grupos funcionais alimentares para os insetos, que considera a morfologia e o modo de alimentação desses organismos (pastadores, raspadores e coletores-catadores), além da taxonomia e do tamanho do aparato bucal. Para as diatomáceas, usei uma classificação também em grupos funcionais, que considera a posição que a espécie ocupa no substrato (alto perfil, baixo perfil, móveis e planctônicas), além de formas de aderência e tamanho da célula.

Os resultados mostraram que há indícios da partição de recursos em insetos consumidores de biofilme perifítico, visto que os organismos apresentaram diferenças em suas dietas, além de terem mostrado associações positivas entre os atributos funcionais dos insetos e os atributos das diatomáceas. Além disso, ao analisar a preferência dos insetos pelos perfis do biofilme, os resultados mostraram que há seleção e evitação de distintos grupos de diatomáceas por táxons pertencentes a um mesmo grupo funcional, indicando a ocorrência de competição e partição destes recursos. Desta forma, esta dissertação fortalece a importância da identificação detalhada da dieta e do uso da abordagem funcional em estudos de interações tróficas em comunidades bentônicas para melhor compreender a estrutura e o funcionamento das comunidades aquáticas.