

UNIVERSIDADE VILA VELHA - ES
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS

**BARATAS SEMIAQUÁTICAS E SEU PAPEL FUNCIONAL NA DINÂMICA
DE RIACHOS DE MATA ATLÂNTICA (ES)**

MILIANE FARDIM BORELLI

VILA VELHA
MARÇO / 2020

UNIVERSIDADE VILA VELHA - ES
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE ECOSISTEMAS

**BARATAS SEMIAQUÁTICAS E SEU PAPEL FUNCIONAL NA DINÂMICA
DE RIACHOS DE MATA ATLÂNTICA (ES)**

Dissertação apresentada à Universidade Vila Velha, como pré-requisito do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ecossistemas, para a obtenção do grau de Mestra em Ecologia.

MILIANE FARDIM BORELLI

VILA VELHA
MARÇO / 2020

Catálogo na publicação elaborada pela Biblioteca Central / UVV-ES

B731b	<p>Borelli, Miliane Fardim Baratas semiaquáticas e seu papel funcional na dinâmica de riachos de Mata Atlântica (ES) / Miliane Fardim Borelli – 2020. 39 f.; il.</p> <p>Orientador: Wallace Pandolpho Kiffer Junior. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Ecossistemas), Universidade Vila Velha, 2020. Inclui bibliografias.</p> <p>1. Ecologia. 2. Método de decomposição. 3. Análise foliar. 4. Humus. 5. Nutrição – Avaliação. I. Kiffer Junior, Wallace Pandolpho. II. Universidade Vila Velha. III. Título.</p> <p>CDD 577.011</p>
-------	--

MILIANE FARDIM BORELLI

**BARATAS SEMIAQUÁTICAS E SEU PAPEL FUNCIONAL NA DINÂMICA
DE RIACHOS DE MATA ATLÂNTICA (ES)**

Dissertação apresentada à Universidade Vila Velha, como pré-requisito do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ecossistemas, para a obtenção do grau de Mestra em Ecologia.

Aprovada em 26 de março de 2020,

Banca Examinadora:



Prof. Dra. Cecília Waichert Monteiro – UVV



Dra. Andressa da Silva Reis - UFJF



Prof. Dr. Wallace Pandolpho Kiffer Junior – UVV
(Orientador)

Ao meu avô Mauro (*in memoriam*) e a
minha avó Elza.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar preciso agradecer aos meus pais, Angela e Ismário, e minha irmã, Aline. Sem eles eu não conseguiria concretizar este sonho. Por todo apoio e por acreditarem em mim.

Minhas “duplas” Lyandra, Rayane e Sueli que foram as melhores amigas que eu poderia ter nesses últimos dois anos. Sem elas eu não chegaria até este momento. Por todas conversas, apoio, muitas e muitas risadas. Me fizeram acreditar que tudo daria certo, foram ótimas companheiras durante toda a jornada. Amo vocês.

As amigas que sempre se fizeram presente, Amanda e Luciana, me apoiando e me incentivando. Karol, Angelo, Bia e Alice pela torcida, momentos de descontração, pelos conselhos, sempre dispostos a me escutar e me ajudar. Ao Luiz por toda sua paciência e carinho. A amizade e o amor de vocês são indispensáveis.

Todos do LEIA que me receberam tão bem, Larissa, Marcos, Sara, Guilherme, Karol, Ana, Letycia, Rhaynna e Jamine. Foi um ano de convivência muito enriquecedor. Esta dissertação tem um pouco de cada um, por toda ajuda nos campos, no trabalho de laboratório e pelo companheirismo.

Ao meu querido orientador Wallace e ao Marcelo Moretti que acreditaram em mim, que me deram a oportunidade de aprender muito com vocês. Pelas experiências divididas, pela paciência em me ensinar, conselhos e confiança. Obrigada por estarem presentes nessa etapa da minha vida, sempre disponíveis a ajudar e a me escutar. Aice, obrigada pela dedicação, sem você tudo seria mais difícil.

Aos professores Ana Carolina Srbek e Rodrigo Ferreira que durante esses dois anos de mestrado me ensinaram muito, principalmente na convivência durante o curso de campo. Pelos conselhos e por dividir conhecimentos dentro ou fora do ambiente acadêmico, sempre com muito cuidado e zelo.

A CAPES e a FAPES pela concessão da bolsa de estudos e o suporte fornecido para a realização deste projeto.

À Deus que sempre me mostrou que tudo tem sua hora certa.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	
LISTA DE FIGURAS	
RESUMO	10
ABSTRACT	11
1. INTRODUÇÃO.....	13
2. MATERIAIS E MÉTODOS	15
2.1 <i>Área de estudo</i>	15
2.2 <i>Folhas e invertebrados</i>	16
2.3 <i>Caracterização física, química, microbiológica e dureza dos detritos foliares</i>	16
2.4 <i>Experimento 1: Preferência alimentar</i>	17
2.5 <i>Experimento 2: Efeitos do condicionamento microbiológico sobre as taxas de consumo e sobrevivência</i>	20
3. RESULTADOS	21
3.1 <i>Caracterização física, química, microbiológica e dureza dos detritos foliares</i>	21
3.2 <i>Experimento 1: Preferência alimentar</i>	23
3.3 <i>Experimento 2: Efeitos do condicionamento microbiológico sobre as taxas de consumo e sobrevivência</i>	25
4. DISCUSSÃO	29
5. REFERÊNCIAS	33

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Desenho experimental dos ensaios laboratoriais realizados para avaliar o comportamento alimentar e performance das ninfas de uma espécie de barata semiaquática de Mata Atlântica alimentadas com detritos foliares de *Miconia chartacea* e *Myrcia lineata*. 19
- Figura 2:** Desenho experimental dos ensaios laboratoriais realizados para avaliar o comportamento alimentar e performance das larvas de *Triplectides gracilis* alimentadas com detritos foliares de *Miconia chartacea* e *Myrcia lineata*. 20
- Figura 3:** Composição, em termos de abundância, das assembleias de hifomicetos aquáticos associados aos detritos foliares de *Miconia chartacea* (quadrados cinzas) e *Myrcia lineata* (quadrados brancos) utilizados no experimento de monodieta. Os detritos foram condicionados durante 15 dias. n = 5 (por tratamento). 22
- Figura 4:** Taxas de consumo (média ± erro padrão da média) das ninfas das baratas semiaquáticas e larvas de *Triplectides gracilis* expostos a detritos foliares de *Miconia chartacea* e *Myrcia lineata* em combinações pareadas. (A) exhibe as taxas de consumo ($\text{g}\cdot\text{dia}^{-1}$), enquanto (B) exhibe as taxas de consumo específicas ($\text{mg}_{\text{Detrito}}\cdot\text{mg}_{\text{Animal}}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$). NC = Não consumido pela larva ou ninfa. * Demonstra diferenças significativas. n = 20 (por tratamento). Duração do experimento = 7 dias. 24
- Figura 5:** Taxas de consumo específico (média ± erro padrão da média) e taxas de produção específicas de matéria orgânica partícula fina (média ± erro padrão da média) das ninfas de baratas semiaquáticas (A e C) e das larvas de *Triplectides gracilis* (B e D) alimentadas com detritos foliares condicionados e não condicionados de *Miconia chartacea* (barras cinzas) e *Myrcia lineata* (barras brancas) em experimento de monodieta. n = 20 (por tratamento). Duração do experimento = 4 semanas 26
- Figura 6:** Taxa de assimilação das ninfas de baratas semiaquáticas alimentadas com detritos foliares condicionados e não condicionados de *Miconia chartacea* (barras cinzas) e *Myrcia lineata* (barras brancas) em experimento de monodieta. n = 20 (por tratamento).

Duração do experimento = 4 semanas. A ausência de diferenças significativas foi exibida com letras iguais. 28

Figura 7: Taxas de sobrevivência das ninfas de baratas semiaquáticas e larvas de *Triplectides gracilis* alimentadas com detritos foliares condicionados e não condicionados de *Miconia chartacea* e *Myrcia lineata* em experimento de monodieta. n = 20 (por tratamento). Duração do experimento = 4 semanas. Diferenças significativas foram exibidas com diferentes letras. 29

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Resultado do teste multivariado e univariado do pacote mvabund (Wang et al. 2012) demonstrando diferenças significativas na abundância dos hifomicetos aquáticos associados aos detritos foliares de *Miconia chartacea* e *Myrcia lineata*. 23

Tabela 2: Variações das taxas de consumo, produção de MOPF, consume específico e produção específica de MOPF das ninfas de baratas semiaquáticas e larvas de *Triplectides gracilis* alimentadas com detritos foliares condicionados e não condicionados de *Miconia chartacea* e *Myrcia lineata* em experimento de monodieta testados por Análise de Variância de Medidas Repetidas. n = 20 (por tratamento). Duração do experimento = 4 semanas. 27

RESUMO

Borelli, Miliane Fardim, M. Sc., Universidade Vila Velha – ES, março de 2020. **Baratas semiaquáticas e seu papel funcional na dinâmica de riachos de Mata Atlântica (ES).**
Orientador: Dr. Wallace Pandolpho Kiffer Junior

As baratas semiaquáticas constituem um dos táxons macroconsumidores presentes em riachos da Mata Atlântica, mas estudos que avaliam sua participação no processo de decomposição de detritos foliares continuam inexistentes. As baratas semiaquáticas podem exercer um papel complementar ao de outros invertebrados fragmentadores, pois esses organismos podem possuir enzimas celulolíticas e lignilíticas capazes de digerir tecidos foliares recalcitrantes e que não são utilizados por fragmentadores típicos. O objetivo deste estudo é investigar o papel funcional das baratas semiaquáticas na cadeia de detritos de riachos da Mata Atlântica, avaliando as taxas de consumo e produção de matéria orgânica particulada fina (MOPG) de detritos foliares de diferentes qualidades nutricionais e durezas e comparada com a performance de larvas do fragmentador *T. gracilis*. Também foi investigada a importância do condicionamento microbiológico dos detritos para avaliar a importância do condicionamento no comportamento alimentar das baratas. As baratas não exibiram preferência alimentar pelos detritos ofertados e consumiram quantidades significativas de ambos os detritos foliares. As larvas de *T. gracilis* consumiram apenas os detritos de *M. chartacea* e rejeitaram os detritos de *M. lineata*. No experimento monodieta, as ninfas das baratas consumiram ambos os detritos, condicionados e não condicionados. As larvas de *T. gracilis* consumiram maiores quantidades dos detritos de *M. chartacea* condicionados e não condicionados. Ao final do experimento, a taxa de sobrevivência média das ninfas das baratas foi maior que das larvas. Devido a distribuição restrita das baratas associadas aos acúmulos de detritos parcialmente submersos, nosso estudo fornece suporte a importância da heterogeneidade de habitats nos riachos para a manutenção estrutural e funcional dos sistemas aquáticos de pequena ordem. Adicionalmente, sugere que a participação das baratas semiaquáticas não deve ser negligenciada, visto que, avaliações funcionais nos sistemas aquáticos com presença destes organismos podem ser subestimadas.

Palavras-chave: Macroconsumidores, Qualidade nutricional, Condicionamento microbiano, Decomposição.

ABSTRACT

Borelli, Miliane Fardim, M. Sc., Universidade Vila Velha – ES, march 2020. **Semi-aquatic roaches and their functional role in the dynamics of the Atlantic Forest streams (ES).**

Advisor: Wallace Pandolpho Kiffer Junior.

Semi-aquatic roaches are one of the macroconsuming taxa present in Atlantic forest streams, but studies that evaluate their participation in the process of litter decomposition are still lacking. Semi-aquatic roaches can play a complementary role to that of other shredding invertebrates, as these organisms may have cellulolytic and lignolytic enzymes capable of digesting recalcitrant leaf tissues and which are not used by typical shredders. The objective of this study is to investigate the functional role of semi-aquatic roaches in the leaf litter decomposition process of the Atlantic Forest streams, evaluating the consumption rates and production of fine particulate organic matter (MOPG) of leaf litter of different nutritional qualities and toughness and compared with the performance of larvae of the shredder *T. gracilis*. The importance of the microbiological conditioning of the leaf litter was also investigated to evaluate the importance of conditioning in the feeding behavior of roaches. The roaches did not show food preference for the offered litter and consumed significant amounts of both leaves. *T. gracilis* larvae consumed only *M. chartacea* and rejected *M. lineata* litter. In the monodiet experiment, the roach nymphs consumed both conditioned and unconditioned litter. *T. gracilis* larvae consumed larger amounts of conditioned and unconditioned of *M. chartacea* litter, only. At the end of the experiment, the average survival rate of roach nymphs was higher than that of larvae. Due to the restricted distribution of roaches associated with accumulations of partially submerged litter, our study supports the importance of habitat heterogeneity in streams for the structural and functional maintenance of small-scale aquatic systems. Additionally, it suggests that the functional role of semi-aquatic roaches should not be neglected, since functional assessments in aquatic systems with the presence of these organisms can be underestimated.

Key words: Macroconsumers, Nutritional quality, Microbial conditioning, Decomposition.

Baratas semiaquáticas e seu papel funcional na dinâmica de riachos de Mata Atlântica (ES)

Borelli, M.F.^{1*}; Moretti, M. S.¹ & Kiffer, W. P. Jr¹

¹Laboratório de Ecologia de Insetos Aquáticos (LEIA), Universidade Vila Velha - UVV.
Rua Mercúrio, s/n 29.102-623 – Vila Velha/ Espírito Santo, Brasil.

*Autor correspondente: milianefardim@gmail.com

Manuscrito apresentado nas normas do periódico *International Review of Hydrobiology*

ABSTRACT

Semi-aquatic roaches are one of the macroconsuming taxa present in Atlantic forest streams, but studies that evaluate their participation in the process of litter decomposition are still lacking. Semi-aquatic roaches can play a complementary role to that of other shredding invertebrates, as these organisms may have cellulolytic and lignolytic enzymes capable of digesting recalcitrant leaf tissues and which are not used by typical shredders. The objective of this study is to investigate the functional role of semi-aquatic roaches in the leaf litter decomposition process of the Atlantic Forest streams, evaluating the consumption rates and production of fine particulate organic matter (MOPG) of leaf litter of different nutritional qualities and toughness and compared with the performance of larvae of the shredder *T. gracilis*. The importance of the microbiological conditioning of the leaf litter was also investigated to evaluate the importance of conditioning in the feeding behavior of roaches. The roaches did not show food preference for the offered litter and consumed significant amounts of both leaves. *T. gracilis* larvae consumed only *M. chartacea* and rejected *M. lineata* litter. In the monodiet experiment, the roach nymphs consumed both conditioned and unconditioned litter. *T. gracilis* larvae consumed larger amounts of conditioned and unconditioned of *M. chartacea* litter, only. At the end of the experiment, the average survival rate of roach nymphs was higher than that of larvae. Due to the restricted distribution of roaches associated with accumulations of partially submerged litter, our study supports the importance of habitat heterogeneity in streams for the structural and functional maintenance of small-scale aquatic systems. Additionally, it suggests that the functional role of semi-aquatic roaches should not be neglected, since functional assessments in aquatic systems with the presence of these organisms can be underestimated.

Key words: Macroconsumers, Nutritional quality, Microbial conditioning, Decomposition.

1. INTRODUÇÃO

Em riachos florestados, as interações tróficas nas comunidades de organismos aquáticos são diretamente influenciadas pela qualidade e quantidade de matéria orgânica que está depositada no seu leito (Fisher & Likens 1973). A maior parte deste material é de origem alóctone, sendo composto por folhas, frutos, sementes, galhos ou troncos provenientes da vegetação ripária (Casotti et al. 2015). Esse material constitui a base da teia trófica aquática e corresponde à principal fonte de energia disponível para as assembleias de fungos, bactérias e invertebrados fragmentadores nestes ambientes, uma vez que a produtividade primária é limitada pela baixa entrada de luminosidade (Cummins 1974). Através de sua alimentação, os invertebrados fragmentadores convertem parte da matéria orgânica particulada grossa (MOPG) em matéria orgânica particulada fina (MOPF), sendo que esta ficará disponível para organismos situados à jusante, constituindo assim um importante elo das cadeias tróficas de ambientes lóticos (Halvorson et al. 2015). Neste contexto, a identificação das espécies de invertebrados que contribuem para o processo de decomposição de detritos orgânicos é fundamental para o entendimento e manejo das comunidades aquáticas presentes em ecossistemas lóticos.

A natureza da relação existente entre biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas é uma questão chave para os ecólogos e conservacionistas, uma vez que a manutenção do funcionamento dos ecossistemas tem sido utilizada como justificativa para a preservação da biodiversidade e prevenção da perda de espécies (Covich, 2006). Embora existam evidências de que os processos ecológicos possam ser impactados por alterações na biodiversidade, a dinâmica da relação entre a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas e as consequências da perda de espécies ainda não são bem compreendidas. Este é um ponto fundamental para os ecossistemas de água doce, visto que as ameaças a sua biodiversidade são maiores do que nos ecossistemas terrestres e marinhos. Além disso, as perdas na biodiversidade tenderão a ser não-aleatórias, visto que algumas espécies são mais vulneráveis do que outras, fazendo com que a relação entre a biodiversidade e o funcionamento dos ecossistemas seja vulnerável tanto por reduções na riqueza quanto por alterações na composição de espécies (Boyero et al. 2015).

Alguns experimentos que avaliaram o efeito *top-down* de invertebrados detritívoros evidenciaram que o aumento da riqueza de fragmentadores, na maioria das vezes, acelera as taxas de decomposição (Graça et al. 2001). Efeitos aditivos (aqueles que são previsíveis a partir da combinação de efeitos das espécies que compõem a mistura) e efeitos não-

aditivos (aqueles que são imprevisíveis, devido a redundância entre as espécies ou facilitação) sejam igualmente possíveis de serem observados (Boyero et al. 2008, 2011).

Vários táxons podem estar sendo negligenciados em algumas regiões tropicais devido à classificação trófica errônea, em sua maioria propostas para organismos de áreas temperadas ou por meio dos métodos das coletas limnológicas, que em sua maioria excluem certos tipos de organismos e são realizadas durante o dia (Graça & Cressa 2010). A baixa quantidade de estudos ecológicos básicos em regiões tropicais como análises de conteúdo estomacal e a utilização de isótopos estáveis contribuiu significativamente para o amplo uso da classificação trófica não específica (Chara-Serna et al. 2012; Cummins et al. 2005; Tomanova et al. 2006). Além disso, espécies fragmentadoras tropicais podem ser mais generalistas em sua dieta e alguns táxons, principalmente macroconsumidores, podem processar os detritos foliares mesmo com a preferência por outros itens alimentares (Costa et al. 2016; Covich 1988; Tomanova et al. 2006).

Essa negligência pode estar relacionada aos hábitos das espécies, que não são considerados na maioria dos estudos, como nos casos da presença de organismos minadores (Callisto et al. 2007; Nolen & Pearson 1992), baratas semiaquáticas e fragmentadores não-insetos como os macroconsumidores (Rosemond et al. 2001). Este grupo diverso invertebrados podem desempenhar um papel importante no processamento de detritos foliares em riachos, devido ao seu grande tamanho e biomassa em comparação com insetos típicos e sua presença pode compensar a baixa contribuição dos insetos fragmentadores na decomposição foliar observada em alguns riachos tropicais (Mancinelli et al. 2013). Além disso, estes organismos possuem elevada mobilidade, capazes de escapar dos amostradores tradicionais (i.e redes Surber, D ou kick nets; Mendes et al. 2017; Yule et al. 2009).

As baratas semiaquáticas constituem um dos táxons de macroconsumidores presentes em riachos da Mata Atlântica e estudos que avaliam sua participação no processo de decomposição de detritos continuam inexistentes. Esses organismos podem exercer um papel complementar ao de outros invertebrados fragmentadores dos riachos, uma vez que produzem enzimas celulolíticas e lignilíticas capazes de processar tecidos lignificados vegetais (Wharton et al. 1965; Irmiler & Furch 1979). Além disso, devido a sua biomassa, esses macroconsumidores podem fragmentar os detritos duas vezes mais rapidamente que outros invertebrados aquáticos (Irmiler & Furch 1979), além de serem mais flexíveis quanto a necessidade de condicionamento microbiológico devido a produção enzimática (Wharton & Wharton 1965). Desta forma, as baratas podem

consumir detritos de qualidade nutricional inferior ou recalcitrantes que estejam em elevado estágio de decomposição, estas, frequentemente rejeitadas em experimentos laboratoriais e de campo pelos insetos fragmentadores típicos (Graça et al. 2001; Rincón & Martinez 2006).

O objetivo deste estudo foi avaliar o papel funcional das baratas semiaquáticas no processo de decomposição de dois detritos foliares alóctones presentes em riachos de Mata Atlântica que diferem em termos de qualidade nutricional, estrutura física e dureza foliar (ver Kiffer Jr et al. 2018). Para isso, foram comparadas a preferência alimentar, taxas de consumo de MOPG, taxa de produção de MOPF e sobrevivência das baratas semiaquáticas com a performance de larvas de *Triplectides gracilis*, um tricóptero fragmentador típico dos riachos de Mata Atlântica. Adicionalmente, foi avaliado a importância da colonização microbiana sobre a performance dos organismos em experimentos onde foram ofertados os mesmos detritos condicionados e não condicionados por microrganismos.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

As coletas foram realizadas no riacho Santa Clara, localizado a 737 metros de altitude, pertencente à bacia do rio Santa Maria da Vitória, região serrana do Centro norte do Espírito Santo. Esta localidade possuiu uma área de aproximadamente 600 km² e apresenta riachos com altitude que variam de 350 a 850 m acima do nível do mar. De acordo com a classificação de Köppen, o clima predominante na região é o Aw, que corresponde ao clima Tropical úmido, apresentando temperaturas médias entre 19°C e 28°C e pluviosidade anual de 1600 mm (Álvares et al. 2013). O período chuvoso se concentra entre os meses de dezembro e março e a estiagem estende-se de julho a outubro (Martins & Fernandes, 2011). Neste local, o qual o riacho faz parte do Corredor Ecológico Prioritário Centro Norte Serrano, encontram-se algumas Unidades de Conservação (Reserva Biológica Augusto Ruschi, Estação Biológica de Santa Lúcia, Parque Natural Municipal de São Lourenço, Parque Natural Municipal Goiapaba-Açu e Área de Proteção Ambiental do Pico do Goiapaba-Açu) alternadas com propriedades rurais. O riacho estudado é considerado preservado, possuindo cerca de 70 a 90% da vegetação nativa cobrindo seu leito, fundo heterogêneo com elevada diversidade de habitats aquáticos tais como pedras, troncos submersos, bancos de folhas.

2.2 Folhas e invertebrados

As duas espécies vegetais nativas utilizadas nos experimentos (*Miconia chartacea* [Melastomataceae] e *Myrcia lineata* [Myrtaceae]) estão entre as espécies mais abundantes presentes no aporte vertical da vegetação ripária do riacho Santa Clara (*Observação pessoal*). Ambas as espécies foram selecionadas por apresentarem diferenças nas composições químicas, físicas e dureza dos detritos foliares. Folhas das duas espécies vegetais foram coletadas utilizando redes suspensas (12 redes de 1m², 10 mm de abertura de malha) a 1.5 metros acima do solo em ambas as margens do riacho, em um trecho de 50 m ao longo de seu leito. Durante dois meses as redes foram verificadas a cada 15 dias e as folhas das espécies utilizadas nos experimentos foram coletadas, acondicionadas em sacos plásticos e transportadas para laboratório. Em laboratório as folhas foram secas a temperatura ambiente e armazenadas separadamente em caixas de isopor até o início dos experimentos (máximo de 5 meses).

As larvas de insetos fragmentadores da espécie *Triplectides gracilis* (Burmeister 1839; Trichoptera, Leptoceridae; 2–3º instar) e ninfas de baratas semiaquáticas de uma única espécie (Blattaria: Blaberidae; no riacho Santa Clara ocorrem ao menos três espécies de baratas semiaquáticas) foram coletadas manualmente em áreas de acúmulo de detritos foliares. Segundo Serpa et al (2019) as larvas e as ninfas das baratas colonizam habitats diferentes, portanto, concentramos nossos esforços de coleta das larvas em acúmulos de detritos foliares localizados em áreas de remansos totalmente submersos e as ninfas em acúmulos de detritos foliares localizados em áreas de corredeiras parcialmente submersos. Após a coleta dos organismos, estes foram transportados para o laboratório em caixas de isopor (uma por espécie) contendo água do riacho, detritos foliares e seixos. Antes do início dos experimentos os organismos ficaram sem alimento durante 48h sobre constante fotoperíodo (12:12h), temperatura (21°C) e aeração, para aclimação. Novos organismos foram coletados para cada bloco de replicatas (dois blocos para cada experimento executado).

2.3 Caracterização física, química, microbiológica e dureza dos detritos foliares

Previamente ao início dos experimentos em laboratório, as folhas de ambas as espécies foram colocadas separadas em sacos de detritos (15 × 15 cm, 0.5 mm de abertura de malha) e incubados no riacho Santa Clara para condicionamento durante 30 dias, i.e., colonização microbiológica. A caracterização física, química e dureza foliar foi

determinada nos experimentos de Kiffer et al. (2018). As folhas foram secas em estufa (60°C, 72 h), e trituradas em moedor elétrico. Amostras de 100 mg foram utilizadas para determinar as concentrações de compostos fenólicos totais (Bärlocher & Graça 2005), nitrogênio e fósforo (Flindt & Lillebø 2005). As concentrações de celulose e lignina foram determinadas a partir de 250 mg de amostras pelo método de gravimetria (Gessner 2005). A dureza foliar foi medida utilizando um penetrômetro e mensurado como a força necessária para que uma probe perfure a lâmina foliar (Graça & Zimmer 2005). Todas as análises foram realizadas em quatro réplicas.

Para avaliar a composição das assembleias de hifomicetos aquáticos, os detritos foliares foram lavados cuidadosamente com água filtrada do próprio riacho para remoção de possíveis partículas depositadas na lâmina foliar. Conjuntos de 5 discos (14 mm de diâmetro) foram retirados dos detritos. Os conjuntos de discos foram utilizados para determinar a taxa de esporulação (Bärlocher 2005). Os discos foram alocados em frascos Erlenmeyer de 250 ml com 30 ml de água filtrada do riacho (GF-3, 0,6 µm, 47 mm, Macherey-Nagel, Alemanha) em um agitador orbital (90 rpm) por 48 h a 18°C. As suspensões de esporos liberados (10 mL) foram filtradas em um filtro de membrana (Millipore SMWP, 5 µm de abertura do poro, Millipore Corporation, Bedford, USA). Os esporos retidos no filtro foram corados (azul de algodão a 0,1% em lactofenol) e examinados ao microscópio óptico (400x; Zeiss Axiovert, Carl Zeiss, Oberkochen, Germany) para contagem e identificação (Fiuza et al. 2017). Os resultados foram expressos como o número de esporos por mg de folha (peso seco) por dia (esporos .mg_{Folha}⁻¹ .dia⁻¹).

2.4 Experimento 1: Preferência alimentar

Um total de 40 organismos foram utilizados no experimento, sendo 20 ninfas de baratas e 20 larvas de *T. gracilis*. O experimento seguiu o desenho experimental proposto por Canhoto et al. (2005) entretanto, devido ao comportamento distinto dos organismos, os desenhos experimentais foram específicos para cada táxon. As ninfas de baratas com tamanho similares (biomassa final: 1.79 ± 0.14 mg) foram colocadas individualmente em aquários plásticos (9 cm diâmetro, 13 cm altura) contendo cerca de 400 ml de água do riacho filtrada e um seixo que serviu de refúgio e apoio para os organismos, uma vez que esta espécie respira ar atmosférico. Em cada aquário, foram ofertadas uma folha condicionada de cada espécie vegetal que tiveram seu peso inicial úmido mensurado e

ficaram dispostas parcialmente submersas e sem sobreposição (Fig. 1). Cada réplica foi mantida sobre mesmo fotoperíodo e temperatura descritos acima.

As larvas de *T. gracilis* (biomassa final: 1.79 ± 0.14 mg) foram dispostas individualmente em copos plásticos (9 cm diâmetro, 13 cm altura) com 200 ml de água do riacho filtrada, sendo que as larvas ficaram totalmente submersas. As folhas foram ofertadas na forma de discos de 14 mm de diâmetro. Pares de discos foram cortados de áreas contíguas das folhas, evitando a nervura central. Desta forma foi assumido que os discos de cada par tinham o mesmo peso inicial. Um disco de cada par foi oferecido à larva (disco exposto), enquanto o outro foi colocado em um pequeno saco de malha fina (0,5 mm de abertura de malha) e fixado na borda do copo, de modo completamente submerso, mas inacessível as larvas (disco de controle). Os discos expostos marcados com alfinetes coloridos para facilitar sua identificação (Fig. 2). As réplicas foram verificadas todos os dias e cada réplica foi descontinuada quando pelo menos dois terços de um dos discos expostos foram consumidos ou atingir sete dias de experimento.

O material remanescente (folhas, ninfas das baratas e as larvas de *T. gracilis*) de cada réplica foram secas em estufa (60°C, 48 h) e pesados (0.01 mg). A massa seca inicial das folhas ofertadas foi determinada usando um fator de correção de massa úmida/massa seca que foi previamente calculado para cada espécie vegetal. As taxas de consumo foram calculadas inicialmente em material vegetal consumido por dia (g dia^{-1}). Posteriormente foram expressas de maneira específica em termos de material vegetal consumido (diferença entre a massa inicial e final das folhas) dividido pela biomassa das ninfas das baratas ou das larvas pelo período de alimentação (em dias; $\text{mg}_{\text{Folha}} \text{mg}_{\text{Organismo}}^{-1} \text{dia}^{-1}$).

Roach experimental design

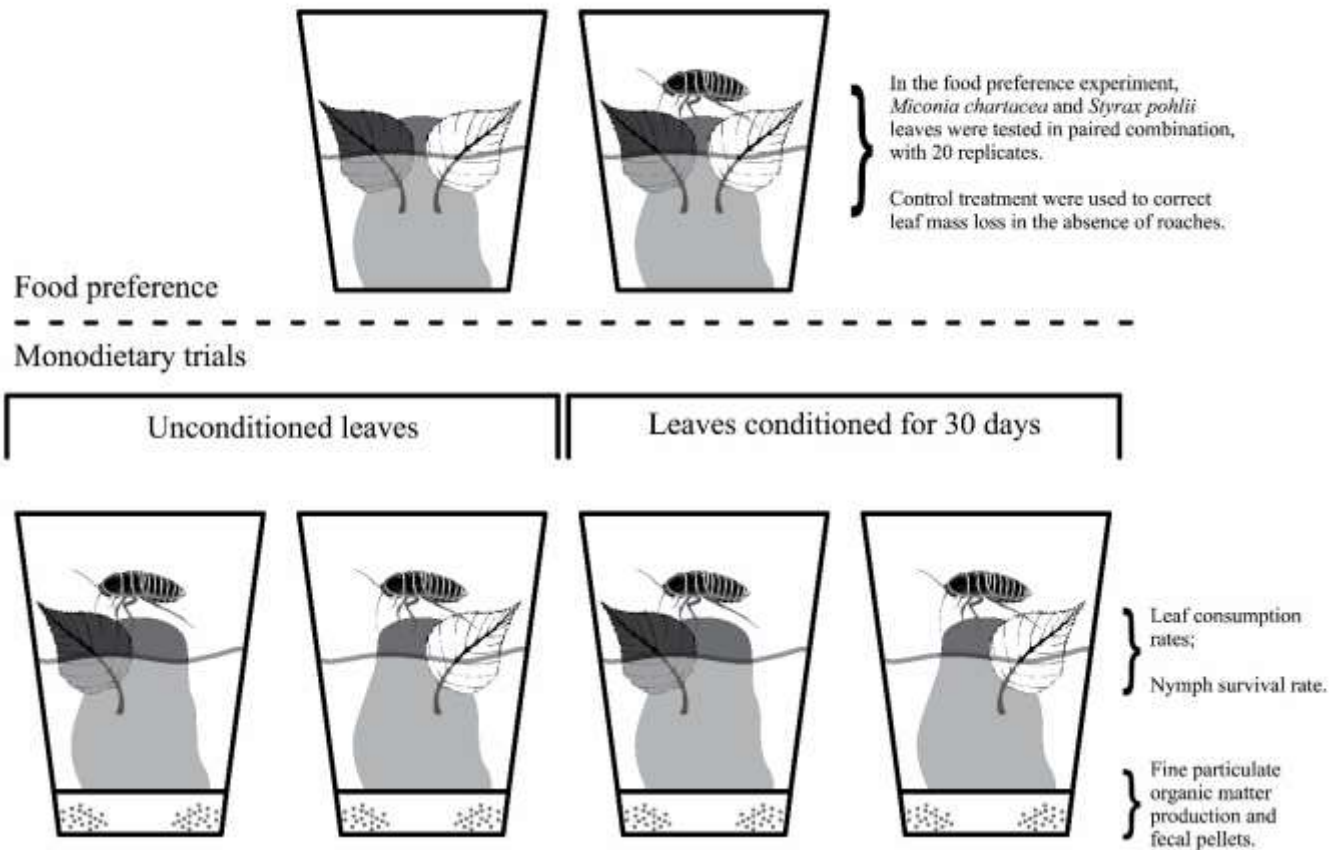


Figura 1: Desenho experimental dos ensaios laboratoriais realizados para avaliar o comportamento alimentar e performance das ninfas de uma espécie de barata semiaquática de Mata Atlântica alimentadas com detritos foliares de *Miconia chartacea* e *Myrcia lineata*.

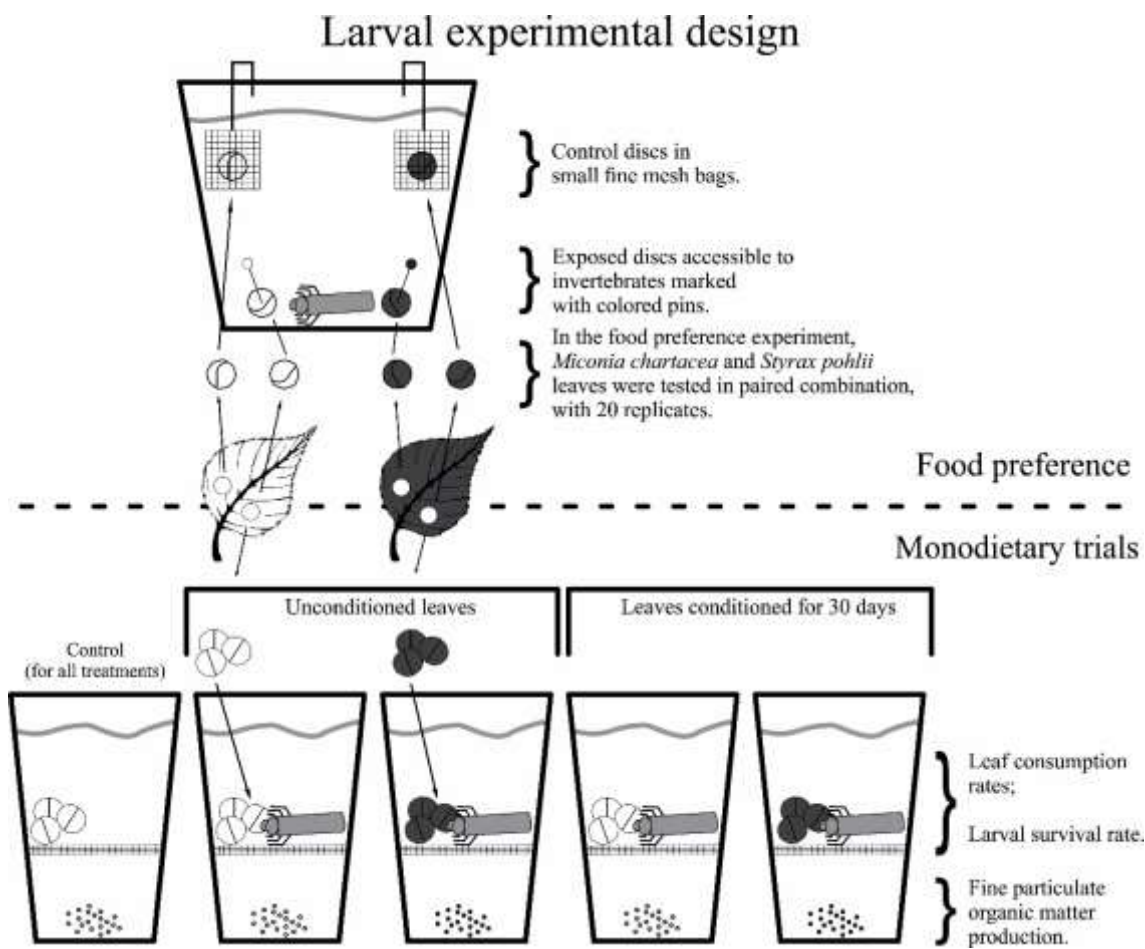


Figura 2: Desenho experimental dos ensaios laboratoriais realizados para avaliar o comportamento alimentar e performance das larvas de *Triplectides gracilis* alimentadas com detritos foliares de *Miconia chartacea* e *Myrcia lineata*.

2.5 Experimento 2: Efeitos do condicionamento microbiológico sobre as taxas de consumo e sobrevivência

Para avaliar a importância do condicionamento microbiológico no consumo das baratas, folhas das duas espécies utilizadas no experimento anterior foram ofertadas individualmente aos organismos, condicionadas e não condicionadas. Os detritos de ambas as espécies com ou sem condicionamento microbiológico foram ofertadas as ninfas das baratas e as larvas de *T. gracilis* para avaliação das taxas de consumo, produção de MOPF, assimilação e sobrevivência dos organismos seguindo os mesmos desenhos experimentais descritos acima (Fig. 1 e 2). Réplicas adicionais (controles) foram realizadas para estabelecer a perda de peso dos detritos na ausência dos organismos e corrigir o peso remanescente dos detritos. As ninfas e as larvas puderam se alimentar *ad*

libitum durante o experimento. Todo o experimento durou cinco semanas e foi realizado em dois blocos, contendo vinte réplicas de cada tratamento. As folhas ou os discos e a água dos aquários foram repostos toda semana.

O material remanescente (folhas, ninfas das baratas e as larvas de *T. gracilis*) de cada réplica foram secas em estufa (60°C, 48 h) e pesados (0.01 mg). A massa seca inicial das folhas ofertadas foi determinada usando um fator de correção de massa úmida/massa seca que foi previamente calculado para cada espécie vegetal. As taxas de consumo foram calculadas semanalmente e expressas em termos de material vegetal consumido (diferença entre a massa inicial e final das folhas) dividido pela biomassa das ninfas das baratas ou das larvas pelo período de alimentação (em dias; $\text{mg}_{\text{Folha}} \text{mg}_{\text{Organismo}}^{-1} \text{dia}^{-1}$).

Para determinar as taxas de produção de MOPF, a água de cada aquário foi filtrada através de filtros de fibra de vidro pré-pesados (GF-3, 0,6 μm , 47 mm, Macherey-Nagel, Alemanha). Os filtros foram secos e pesados como descrito acima. As taxas de produção de MOPF foram calculadas semanalmente para cada tratamento e expressas em termos de mg de MOPF produzido (diferença entre o peso inicial e final dos filtros) dividido pela biomassa das ninfas ou das larvas e o período de alimentação (7 dias).

A taxa de assimilação das ninfas de baratas foi calculada semanalmente e expressa pelo material orgânico consumido menos as fezes produzidas dividido pelo consumido. A assimilação só foi calculada para as ninfas das baratas, uma vez que é possível distinguir fisicamente as fezes da egesta.

Durante o experimento, o número de ninfas ou larvas vivas em cada tratamento foi determinado diariamente para o cálculo das taxas de sobrevivência, que foram expressas como a porcentagem do número inicial de organismos vivos em cada dia do experimento. Não foram consideradas as réplicas nas quais as larvas empuparam (máximo de duas larvas por tratamento).

3. RESULTADOS

3.1 Caracterização microbiológica dos detritos foliares

Apesar do baixo número de esporos produzidos, a composição dos hifomicetos diferiu entre os detritos utilizados (teste multivariado MVabund, Tabela 1) e os detritos de *M. chartacea* exibiram mais esporos que os detritos de *M. lineata* (17.09 ± 2.74 e 6.45 ± 0.74 conídias mg^{-1} folha seca dia^{-1} , respectivamente). Esporos de sete espécies de hifomicetos aquáticos foram encontrados associados com os detritos foliares utilizados nos experimentos (Tabela 1). *Lunulospora curvula* Ingold (1942), *Anguillospora*

longissima (Sacc. & P. Syd.) Ingold (1942) e *Triscelophorus monosporus* Ingold (1943) foram mais abundantes nos detritos de *M. chartacea*, representando 70, 23 e 6 % do total de esporos observados neste detrito enquanto *Anguillospora furtiva* J. Webster & Descals foi mais abundante nos detritos de *M. lineata*, representando 35% dos esporos observados neste detrito.

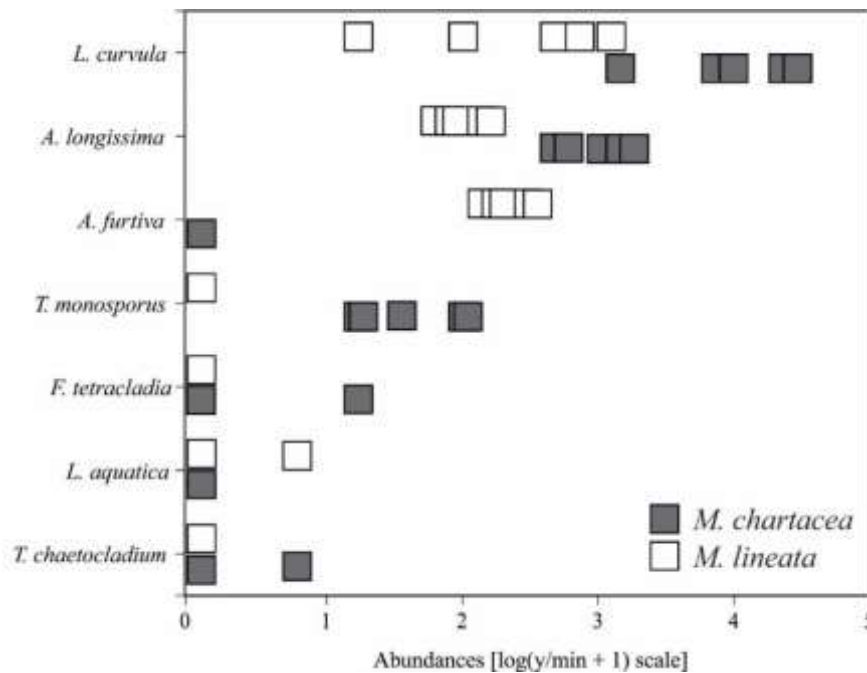


Figura 3: Composição, em termos de abundância, das assembleias de hifomicetos aquáticos associados aos detritos foliares de *Miconia chartacea* (quadrados cinzas) e *Myrcia lineata* (quadrados brancos) utilizados no experimento de monodieta. Os detritos foram condicionados durante 15 dias. n = 5 (por tratamento).

Tabela 1: Resultado do teste multivariado e univariado do pacote mvabund (Wang et al. 2012) demonstrando diferenças significativas na abundância dos hifomicetos aquáticos associados aos detritos foliares de *Miconia chartacea* e *Myrcia lineata*.

Source	Deviance	p
Multivariate test		
Leaves	73,960	0,002
Univariate test		
<i>Anguillospora furtiva</i>	26,315	0,002
<i>Anguillospora longissima</i>	14,414	0,004
<i>Flabellocladia tetracladia</i>	1,576	0,384
<i>Lemoniera aquatica</i>	1,386	0,384
<i>Lunulospora curvula</i>	11,431	0,006
<i>Tricladium chaetocladium</i>	1,386	0,502
<i>Triscelophorus monosporus</i>	17,451	0,003

3.2 Experimento 1: Preferência alimentar

As baratas não exibiram preferência alimentar pelos detritos ofertados e consumiram diariamente quantidades significativas de detritos de *M. chartacea* (0.017 ± 0.002 g dia⁻¹) e *M. lineata* (0.021 ± 0.002 g dia⁻¹; Fig 4A, Tabela 2). As larvas de *T. gracilis* consumiram apenas os detritos de *M. chartacea* (0.005 ± 0.001 g dia⁻¹) e rejeitaram os detritos de *M. lineata* (não consumiram; Fig 4A, Tabela 2). Entretanto, as larvas de *T. gracilis* exibiram as maiores taxas de consumo específicas, consumindo 2.47 ± 0.35 mg mg⁻¹ dia⁻¹ dos detritos de *M. chartacea* enquanto as ninfas das baratas consumiram menores quantidades específicas dos detritos de *M. chartacea* e *M. lineata* (0.65 ± 0.16 e 0.87 ± 0.24 mg mg⁻¹ dia⁻¹, respectivamente; Fig 4B, Tabela 2).

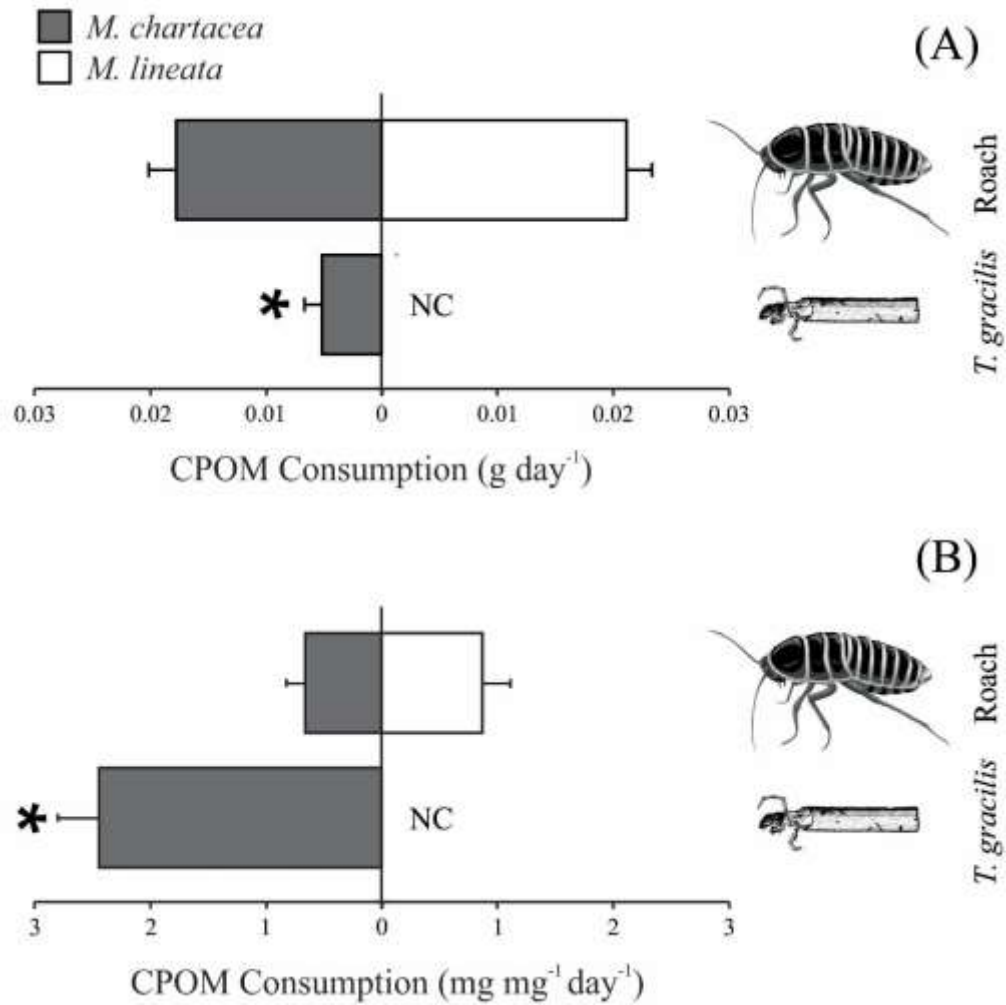


Figura 4: Taxas de consumo (média \pm erro padrão da média) das ninfas das baratas semiaquáticas e larvas de *Triplectides gracilis* expostos a detritos foliares de *Miconia chartacea* e *Myrcia lineata* em combinações pareadas. (A) exibe as taxas de consumo ($\text{g} \cdot \text{dia}^{-1}$), enquanto (B) exibe as taxas de consumo específicas ($\text{mg}_{\text{Detrito}} \cdot \text{mg}_{\text{Animal}}^{-1} \cdot \text{dia}^{-1}$). NC = Não consumido pela larva ou ninfa. * Demonstra diferenças significativas. $n = 20$ (por tratamento). Duração do experimento = 7 dias.

3.3 Experimento 2: Efeitos do condicionamento microbiológico sobre as taxas de consumo e sobrevivência

No experimento monodieta, as ninfas das baratas consumiram os detritos de *M. chartacea* e *M. lineata* condicionados (0.59 ± 0.06 e 0.42 ± 0.05 mg mg⁻¹ dia⁻¹, respectivamente) e não condicionados (0.44 ± 0.05 e 0.33 ± 0.05 mg mg⁻¹ dia⁻¹, respectivamente; Fig 5). As quantidades consumidas não diferiram entre os detritos nem entre o condicionamento (Tabela 2). As taxas de material particulado fino produzido pelas ninfas variaram de 0.032 ± 0.000 mg mg⁻¹ dia⁻¹ nos detritos não condicionados *M. chartacea* a 0.014 ± 0.000 mg mg⁻¹ dia⁻¹ nos detritos *M. lineata* condicionadas (0.021 ± 0.000 e, respectivamente; Fig 5C) e as taxas produzidas não diferiram entre os detritos nem entre o condicionamento (Tabela 2).

As larvas de *T. gracilis* consumiram maiores quantidades dos detritos de *M. chartacea* condicionados e não condicionados (1.76 ± 0.15 e 0.83 ± 0.07 mg mg⁻¹ dia⁻¹, respectivamente; Fig 5B). As taxas de detritos consumidas de *M. lineata* condicionadas foram significativamente menores do que os detritos de *M. chartacea*, contudo, diferenças significativas foram observadas nas taxas de consumo dos detritos de *M. lineata* condicionados e não condicionados (0.39 ± 0.05 e 0.04 ± 0.01 mg mg⁻¹ dia⁻¹, respectivamente; Fig 5B; Tabela 2). As maiores taxas de material particulado fino produzido pelas larvas foram observados quando as larvas foram alimentadas com detritos condicionados e não condicionados de *M. chartacea* (0.59 ± 0.06 e 0.52 ± 0.06 mg mg⁻¹ dia⁻¹, respectivamente) seguido dos detritos condicionados e não condicionados de *M. lineata* (0.28 ± 0.05 e 0.02 ± 0.00 mg mg⁻¹ dia⁻¹, respectivamente; Fig 5D). As taxas de produção de MOPF diferiram significativamente entre os detritos e o condicionamento (Tabela 2).

As ninfas assimilaram quantidades significativas de ambos os detritos (~70%) e não foram observadas diferenças nas taxas de assimilação entre os detritos foliares de *M. chartacea* e *M. lineata*, com ou sem condicionamento microbiológico (Fig. 6).

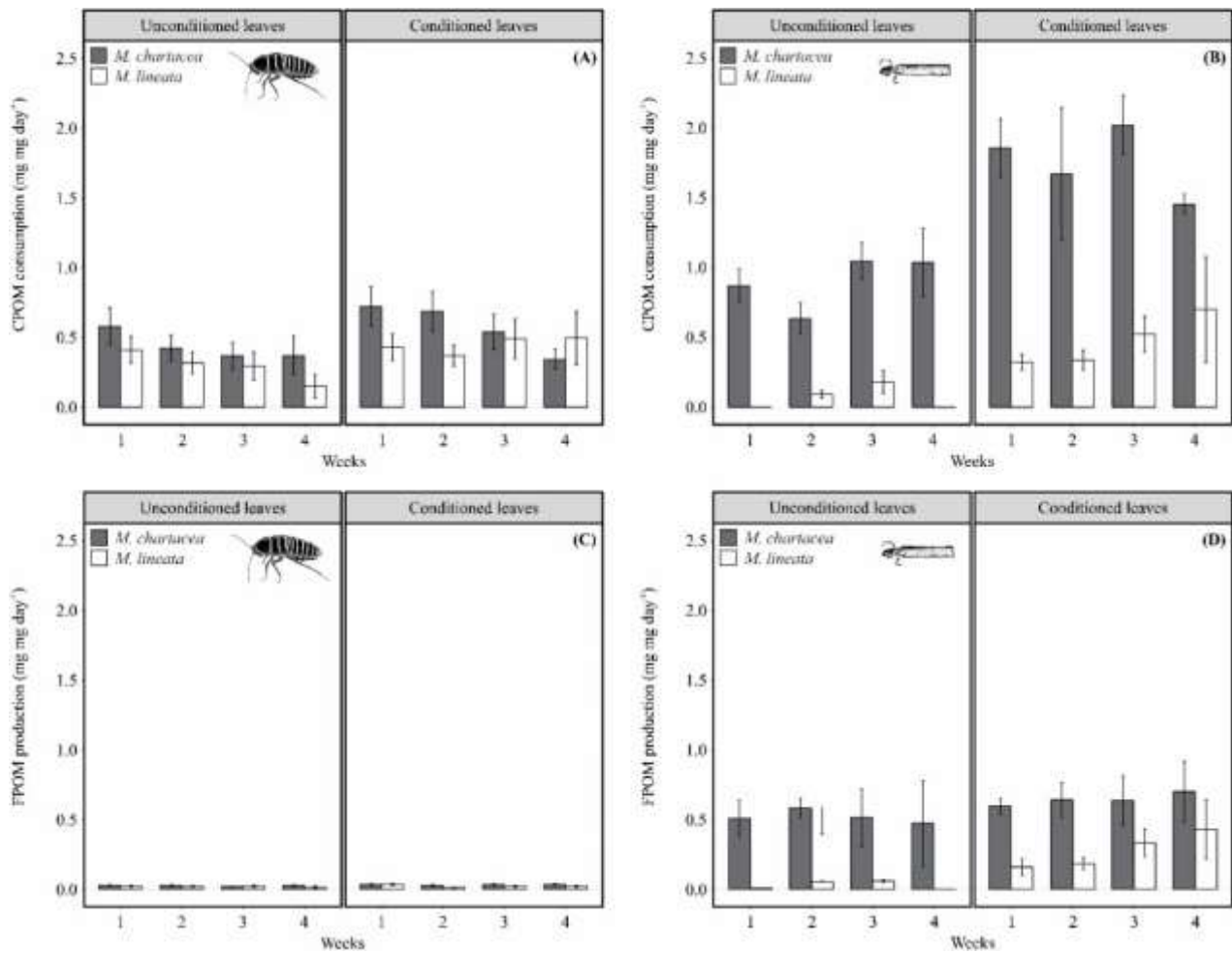


Figura 5: Taxas de consumo específico (média \pm erro padrão da média) e taxas de produção específicas de matéria orgânica particulada fina (média \pm erro padrão da média) das ninfas de baratas semiaquáticas (A e C) e das larvas de *Triplectides gracilis* (B e D) alimentadas com detritos foliares condicionados e não condicionados de *Miconia chartacea* (barras cinzas) e *Myrcia lineata* (barras brancas) em experimento de monodieta. n = 20 (por tratamento). Duração do experimento = 4 semanas.

Tabela 2: Variações das taxas de consumo, produção de MOPF, consume específico e produção específica de MOPF das ninfas de baratas semiaquáticas e larvas de *Triplectides gracilis* alimentadas com detritos foliares condicionados e não condicionados de *Miconia chartacea* e *Myrcia lineata* em experimento de monodieta testados por Análise de Variância de Medidas Repetidas. n = 20 (por tratamento). Duração do experimento = 4 semanas.

Source	df	DenDF	SS	F	p
Roach					
CPOM consumption (mg mg⁻¹ day⁻¹)					
Leaves	1	75,526	0,243	3,317	0,072
Conditioning	1	74,485	0,122	1,671	0,200
Week	1	164,508	1,363	18,556	< 0,001
Block	1	72,789	0,667	1,979	0,163
Leaves*Conditioning	1	74,495	0,003	0,042	0,838
FPOM production (mg mg⁻¹ day⁻¹)					
Leaves	1	74,326	0,000	0,056	0,811
Conditioning	1	73,355	0,002	2,651	0,105
Week	1	185,697	0,0010	3,262	0,072
Block	1	74,136	0,0001	0,396	0,530
Leaves*Conditioning	1	77,004	0,0000	0,018	0,893
<i>Triplectides gracilis</i>					
CPOM consumption (mg mg⁻¹ day⁻¹)					
Leaves	1	65,187	30,615	73,003	< 0,001
Conditioning	1	65,170	11,617	27,702	< 0,001
Week	1	148,485	0,132	0,316	0,574
Block	1	61,650	0,007	0,018	0,891
Leaves*Conditioning	1	63,396	2,808	1,871	0,117
FPOM production (mg mg⁻¹ day⁻¹)					
Leaves	1	77,137	0,621	7,184	0,008
Conditioning	1	77,204	0,288	5,507	0,021
Week	1	160,080	0,017	0,067	0,796
Block	1	73,380	0,237	0,928	0,338
Leaves*Conditioning	1	75,076	0,055	0,215	0,644

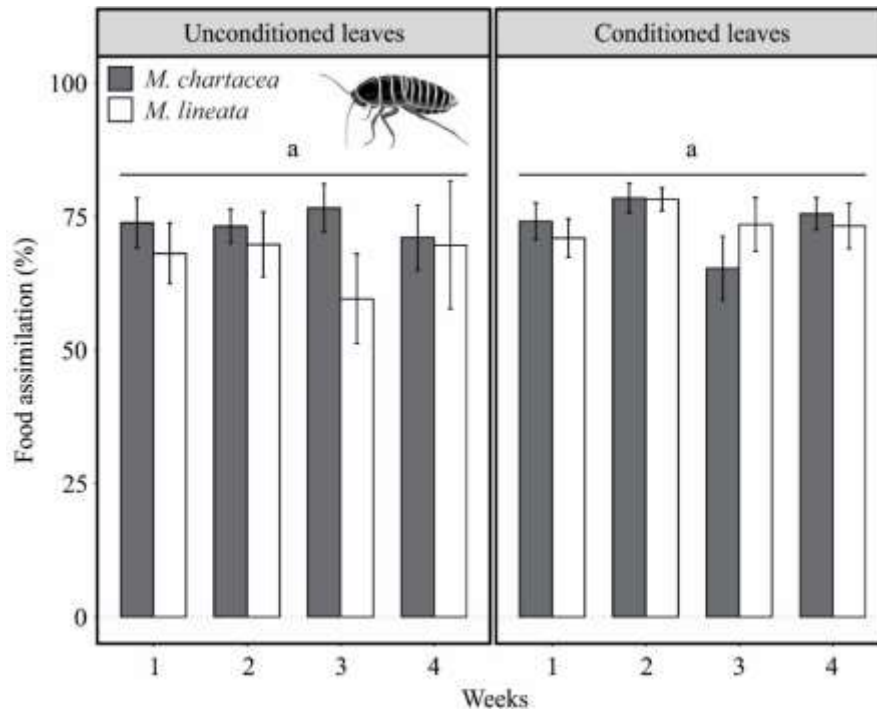


Figura 6: Taxa de assimilação das ninfas de baratas semiaquáticas alimentadas com detritos foliares condicionados e não condicionados de *Miconia chartacea* (barras cinzas) e *Myrcia lineata* (barras brancas) em experimento de monodieta. n = 20 (por tratamento). Duração do experimento = 4 semanas. A ausência de diferenças significativas foi exibida com letras iguais.

Ao final do experimento, a taxa de sobrevivência média das ninfas das baratas foi maior que das larvas com 44 e 30%, respectivamente. As ninfas de baratas que se alimentaram com detritos de *M. lineata* sobreviveram menos (~18%; Log-rank = -4.88, $p < 0.01$) do que as alimentadas com *M. chartacea* (~72%) e as taxas de sobrevivência das ninfas foram independentes do condicionamento microbiológico (Log-rank = -0.01, $p = 0.99$; Fig 7A). As larvas alimentadas com detritos de *M. lineata* também sobreviveram menos (~10%; Log-rank = -3.92, $p < 0.01$) do que as alimentadas com *M. chartacea* (~48%), entretanto, as taxas de sobrevivência das larvas alimentadas com detritos condicionados de *M. chartacea* foram maiores do que quando estes detritos não foram condicionados (55 e 40% respectivamente; Log-rank = -7.03, $p < 0.01$; Fig 7B).

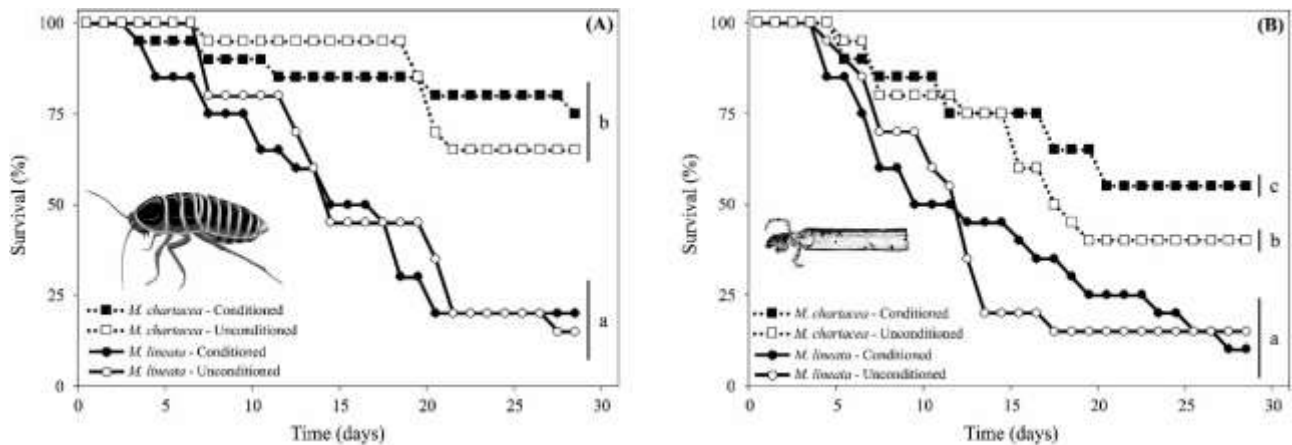


Figura 7: Taxas de sobrevivência das ninfas de baratas semiaquáticas e larvas de *Triplectides gracilis* alimentadas com detritos foliares condicionados e não condicionados de *Miconia chartacea* e *Myrcia lineata* em experimento de monodieta. n = 20 (por tratamento). Duração do experimento = 4 semanas. Diferenças significativas foram exibidas com diferentes letras.

4. DISCUSSÃO

Como esperado os detritos foliares foram condicionados por diferentes assembleias de hifomicetos, sendo que os detritos de *M. chartacea* foram mais colonizados que *M. lineata*. Algumas espécies do gênero *Miconia* apresentam atividade antimicrobiana (Rodrigues et al. 2008) e a possibilidade da presença de compostos químicos inibidores de fungos aquáticos podem ter contribuído para as diferenças observadas. Apesar das diferenças observadas entre os detritos, nossos resultados estão entre os mais baixos encontrados em estudos que avaliaram assembleias de hifomicetos aquáticos associados a detritos foliares em riachos tropicais (Alvim et al. 2015; Medeiros et al. 2015; Sales et al. 2014) e riachos de Mata Atlântica (Casotti et al. 2019). Casotti et al. (2015), ao estudar a decomposição de folhas de *M. chartacea* em riachos na Mata Atlântica, também observaram uma baixa contribuição de decompositores microbianos em riachos com diferentes níveis de conservação nas zonas ripárias. Alguns estudos já avaliaram os efeitos das variações interespecíficas na colonização de detritos foliares por hifomicetos aquáticos concluindo que estas variações resultam em diferenças significativas nas taxas de consumo dos detritos foliares por invertebrados aquáticos e variações nas taxas de decomposição dos detritos (Cornut et al. 2015; Ferreira & Chauvet 2012; Seena et al. 2020). Todas estas informações sugerem que a colonização microbiana de detritos foliares em riachos de Mata Atlântica é reduzida e as diferenças intraespecíficas na

composição das assembleias podem ser mais importantes na performance dos fragmentadores do que a atividade microbiana associada aos detritos.

Nos experimentos de preferência alimentar, as baratas não exibiram preferência entre os detritos ofertados e consumiram quantidades significativas de ambos os detritos. Em contrapartida, as larvas de *T. gracilis* preferiram os detritos de *M. chartacea* e rejeitaram, i.e., não consumiram, os detritos de *M. lineata*. Experimentos de preferência alimentar são curtos e objetivam avaliar a palatabilidade do item alimentar para o organismo teste (Casotti et al. 2019). Em partes, estes resultados podem ser explicados pela morfologia corporal e do aparato bucal dos organismos. As baratas possuem biomassa consideravelmente maior que as larvas de *T. gracilis* (Longo & Blanco, 2014). Além disso, Blaberidae possuem aparato bucal cortante que facilita a maceração de detritos e fazem com que variações na qualidade dos detritos foliares sejam reduzidas na escolha do item alimentar (Irmiler & Furch 1979; Mendes et al. 2017), enquanto as larvas são limitadas pela dureza dos detritos foliares (Kiffer Jr et al. 2018), uma vez que seu aparato bucal não consegue gerar força suficiente para romper tecidos muito lignificados. Alguns estudos realizados em riachos tropicais tem destacado a abundância das baratas semiaquáticas associados a bancos de folhas (Mendes et al. 2017; Serpa et al. 2019; Yule et al. 2009) porém o papel funcional das baratas são pouco citados na literatura possivelmente pela sua alta mobilidade que dificulta sua amostragem na maioria dos estudos (Yule et al. 2009). Além disso, estes organismos não possuem atividade completamente aquática e são encontrados em bancos foliares com características específicas onde as folhas não ficam totalmente submersas (Serpa et al. 2019). Portanto, este é, na nossa ciência, o único trabalho que avaliou as taxas de consumo das baratas em experimento laboratoriais.

As baratas consumiram maiores quantidades de detritos foliares que as larvas de *T. gracilis* nos experimentos de preferência alimentar. Entretanto as larvas consumiram quantidades específicas, i.e., por unidade de massa corporal, superiores as baratas. As diferenças observadas podem estar associadas as especificidades alimentares dos organismos estudados. Enquanto as larvas de *T. gracilis* são descritas como detritívoros específicos, i.e., utilizam exclusivamente detritos foliares como item alimentar, as baratas semiaquáticas podem ser generalistas na sua dieta. Apesar dessa hipótese ainda necessitar ser testada, vide que não existem estudos de conteúdo alimentar ou análises isotópicas das baratas estudadas, os resultados de Serpa et al. (2019) e nossas observações de campo

sugerem o mesmo, ao demonstrarem o comportamento e utilização de habitats diferentes pelos dois organismos, sem sobreposição de nicho.

Nos experimentos monodieta as baratas consumiram igualmente ambos os detritos, independente do condicionamento microbiológico. Os experimentos monodietas duram algumas semanas e avaliam o valor alimentar de cada item para o consumidor (Kiffer Jr et al. 2018). Desta forma é possível avaliar que o condicionamento microbiológico não é determinante para o consumo dos detritos pelas baratas. As baratas são animais saprófagos, e muitas espécies possuem inúmeras enzimas digestivas produzidas por protozoários associados ao trato digestório que auxiliam na quebra e digestão de compostos ricos em celulose e lignina (Wharton et al. 1965). Vale ressaltar que as taxas de produção de MOPF também foram similares entre os detritos independente do condicionamento microbiológico. No entanto, maiores taxas de sobrevivência foram observadas quando as baratas se alimentaram com detritos de *M. chartacea*, independente do condicionamento. Esses resultados sugerem que a disponibilidade de detritos com amplitudes de variabilidade nutricional, física e dureza foliar não influenciaram o comportamento alimentar das baratas.

As baratas não exibiram compensação de consumo normalmente observada em outros organismos consumidores, i.e. aumento das taxas de consumo para compensar a baixa qualidade nutricional dos detritos (Kiffer Jr et al. 2018). Através da alimentação compensatória, os consumidores podem obter as quantidades necessárias de nutrientes, mesmo quando as condições ambientais restringem a qualidade dos recursos alimentares disponíveis (Simpson & Simpson 1990). A observação de consumo compensatório comum em invertebrados já foi observada entre organismos fragmentadores de riachos tropicais (Casotti et al. 2015a; Kiffer Jr et al. 2018). A ausência de consumo compensatório pode estar associada ao comportamento onívoro das baratas. Macroconsumidores processam e utilizam diferentes fontes de alimento (Costa et al. 2016). A ausência de uma dieta diversificada limitada pelo experimento laboratorial pode ter influenciado diretamente no processamento dos detritos foliares, resultando na redução das taxas de sobrevivência exibidas pelas baratas. A redução da taxa de consumo no decorrer das semanas do experimento observada apenas entre as baratas também suporta essa hipótese. Portanto, nosso estudo sugere que mesmo consumindo quantidades similares de ambos os detritos foliares, uma dieta composta por diferentes recursos seria fundamental para a sobrevivência e desempenho do papel ecológico realizados pelas baratas semiaquáticas nos riachos de Mata Atlântica.

Ao contrário das baratas, as larvas de *T. gracilis* consumiram, nos experimentos monodieta, maiores quantidades dos detritos de *M. chartacea* e foram dependentes do condicionamento. Adicionalmente as larvas mantiveram as taxas de consumo semanais ao longo de toda duração do experimento e como consequência, foram observadas maiores taxas de sobrevivência nas larvas alimentadas com estes detritos. De acordo com Krauss et al. (2011), o desenvolvimento da flora microbiológica sobre os detritos foliares pode melhorar o crescimento e a sobrevivência dos organismos detritívoros por dois mecanismos. Primeiro, os micélios fúngicos geralmente fornecem uma fonte de alimento mais concentrada e digerida com mais eficiência do que as folhas. Segundo, as exoenzimas fúngicas dividem parcialmente os polissacarídeos das plantas em unidades menores que são mais facilmente digeridas pelos invertebrados (Bärlocher 1982). Bärlocher (1985, 1982) sugere que uma melhoria no desempenho dos fragmentadores por condicionamento foliar não é um requisito absoluto e a contribuição do condicionamento microbiológico para o desempenho dos organismos pode variar amplamente entre os instares e táxons larvares. Casotti et al. (2019) demonstraram que composições distintas de microrganismos influenciaram a preferência alimentar das larvas de *T. gracilis*, mesmo com baixa atividade fúngica associada aos detritos foliares.

Em síntese, as baratas semiaquáticas demonstraram ter grande atividade decompositora e importância no processamento da matéria orgânica alóctone em riachos de Mata Atlântica, consumindo quantidades significativas de detritos foliares com amplas variações de qualidade e estruturas físicas, independentes do condicionamento microbiológico dos detritos. Como estes organismos apresentam distribuição restrita nos riachos, estando associados aos acúmulos de detritos parcialmente submersos, nosso estudo fornece suporte a importância da heterogeneidade de habitats nos riachos para a manutenção estrutural e funcional dos sistemas aquáticos de pequena ordem. Adicionalmente, a participação das baratas semiaquáticas não deve ser negligenciada, visto que, avaliações funcionais nos sistemas aquáticos com presença destes organismos podem ser subestimadas se a participação das baratas não for considerada.

5. REFERÊNCIAS

- Alvares, CA, Stape, JL, Sentelhas, PC, Gonçalves, JL de M & Sparovek, G 2013: Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Zeitschrift* **22**, 711–728.
- Alvim, EACC, de Oliveira Medeiros, A, Rezende, RS & Gonçalves, JF 2015: Small leaf breakdown in a Savannah headwater stream. *Limnologica* **51**, 131–138.
- Ardón, M, Stallcup, LA & Pringle, CM 2006: Does leaf quality mediate the stimulation of leaf breakdown by phosphorus in Neotropical streams? *Freshw. Biol.* **51**, 618–633.
- Bärlocher, F 1982: The contribution of fungal enzymes to the digestion of leaves by *Gammarus fossarum* Koch (Amphipoda). *Oecologia* **52**, 1–4.
- Bärlocher, F 1985: The role of fungi in the nutrition of stream invertebrates. *Bot. J. Linn. Soc.* **91**, 83–94.
- Bärlocher, F & Graça, MAS 2005: Total phenolics, in: Graça, MAS, Barlocher, F, Gessner, MO (eds.), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer, Dordrecht, pp. 97–100.
- Bärlocher, F 2005: Sporulation by aquatic hyphomycetes In Graça, MAS, Barlocher, F, Gessner, MO (eds), *Methods to study litter decomposition: A practical guide*. Springer, Dordrecht, pp. 329.
- Bell, WJ, Roth, LM & Nalepa, CA 2007: *Cockroaches: Ecology, Behavior and Natural History*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Benstead, JP, March, JG, Pringle, CM, Ewel, KC & Short, JW 2009: Biodiversity and ecosystem function in species-poor communities: community structure and leaf litter breakdown in a Pacific island stream. *J. North Am. Benthol. Soc.* **28**, 454–465.
- Boyero, L 2011: Expression of a behaviourally mediated morphology in response to different predators. *Ecol. Res.* **26**, 1065–1070.
- Boyero, L, Pearson, RG, Gessner, MO, Dudgeon, D, Ramírez, A, Yule, CM, Callisto, M, Pringle, CM, Encalada, AC, Arunachalam, M, Mathooko, J, Helson, JE, Rincón, J, Cornejo, A, Flecker, AS, Mathuriau, C, Erimba, CM, Gonçalves, JFJ, Moretti, M & Jinggut, T 2015: Leaf-litter breakdown in tropical streams: is variability the norm? *Freshw. Sci.* **34**.
- Boyero, L, Ramírez, A, Dudgeon, D & Pearson, RG 2009: Are tropical streams really different? *J. North Am. Benthol. Soc.* **28**, 397–403.

- Boyero, L, Rincón, PA & Pearson, RG 2008: Effects of a predatory fish on a tropical detritus-based food web. *Ecol. Res.* **23**, 649–655.
- Callisto, M, Ferreira, WR, Moreno, P, Goulart, M & Petrucio, M 2002: Aplicação de um protocolo de avaliação rápida da diversidade de habitats em atividades de ensino e pesquisa (MG-RJ). *Acta Limn. Bras.* **14**, 91–98.
- Callisto, M, Gonçalves Jr, JF & Graça, MAS 2007: Leaf litter as a possible food source for chironomids (Diptera) in Brazilian and Portuguese headwater streams. *Rev. Bras. Zool.* **24**, 442–448.
- Camacho, R, Boyero, L, Cornejo, A, Ibáñez, A & Pearson, RG 2009: Local variation in shredder distribution can explain their oversight in tropical streams. *Biotropica* **41**, 625–632.
- Canhoto, C, Graça, M & Bärlocher, F 2005: Feeding preferences, in: Graça, MAS, Bärlocher, F, Gessner, MO (Eds.), *Methods to Study Litter Decomposition*. Springer, Netherlands, pp. 297–302.
- Casotti, CG, Kiffer Jr, WP & Moretti, MS 2015a: Leaf traits induce the feeding preference of a shredder of the genus *Triplectides* Kolenati, 1859 (Trichoptera) in an Atlantic Forest stream, Brazil: a test with native and exotic leaves. *Aquat. Insects* **36**, 43–52.
- Casotti, CG, Kiffer Jr., WP, Costa, LC, Barbosa, P & Moretti, MS 2019: The longer the conditioning, the better the quality? The effects of leaf conditioning time on aquatic hyphomycetes and performance of shredders in a tropical stream. *Aquat. Ecol.* **53**, 163–178.
- Casotti, CG, Kiffer, WPJ, Costa, LC, Rangel, JV, Casagrande, LC & Moretti, MS 2015: Assessing the importance of riparian zones conservation for leaf decomposition in streams. *Brazilian J. Nat. Conserv.* **13**, 178–182.
- Casotti, CG, Kiffer, WPJ, Costa, LC, Rangel, JV, Casagrande, LC & Moretti, MS 2015b: Assessing the importance of riparian zones conservation for leaf decomposition in streams. *Brazilian J. Nat. Conserv.* **13**, 178–182.
- Cerezer, C, Biasi, C, Cogo, GB & Santos, S 2016: Avoid predation or take risks in basic activities? Predator-prey relationship in subtropical streams between decapods and caddisflies. *Mar. Freshw. Res.*
- Chara-Serna, AM., Chara, JD, Zuniga, MDC, Pearson, RG & Boyero, L 2012: Diets of leaf litter-associated invertebrates in three tropical streams. *Ann. Limnol. - Int. J. Limnol.* **48**, 139–144.

- Cheshire, K, Boyero, L & Pearson, RG 2005: Food webs in tropical Australian streams: shredders are not scarce. *Freshw. Biol.* **50**, 748–769.
- Connolly, NM & Pearson, RG 2013: Nutrient enrichment of a heterotrophic stream alters leaf litter nutritional quality and shredder physiological condition via the microbial pathway. *Hydrobiologia* **718**, 85–92.
- Cornut, J, Ferreira, V, Gonçalves, AL, Chauvet, E & Canhoto, C 2015: Fungal alteration of the elemental composition of leaf litter affects shredder feeding activity. *Freshw. Biol.* **60**, 1755–1771.
- Costa, L, Kiffer, WPJ, Casotti, C, Rangel, J & Moretti, M 2016: Influence of *Trichodactylus fluviatilis* on leaf breakdown in streams: Understanding the role of freshwater crabs in detritus-based food webs. *Zool. Stud.* **54**, 1–8.
- Covich, AP 1988: Geographical and historical comparisons of neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *J. North Am. Benthol. Soc.* **7**, 361–386.
- Covich, AP 2006: Protecting benthic biodiversity to insure organic matter processing and ecosystem services: Importance of invertebrate shredders in stream networks. *Ecotropicos* **19**, 109–127.
- Cummins, KW 1974: Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience* **24**, 631–641.
- Cummins, K, Merritt, R & Andrade, P 2005: The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* **40**, 69–89.
- Ferreira, V & Chauvet, E 2012: Changes in dominance among species in aquatic hyphomycete assemblages do not affect litter decomposition rates. *Aquat. Microb. Ecol.* **66**, 1–11.
- Fisher, SG & Likens, GE 1973: Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: An integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol. Monogr.* **43**, 421–39.
- Fiuza, PO, Cantillo-Pérez, T, Gulis, V & Gusmão, LFP 2017: Ingoldian fungi of Brazil: Some new records and a review including a checklist and a key. *Phytotaxa* **306**: 171–200.
- Flindt, MR & Lillebø, AI 2005: Determination of total nitrogen and phosphorus in leaf litter, in: Graça, MAS, Bärlocher, F, Gessner, MO (Eds.), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer, Dordrecht, pp. 53–59.
- Gessner, MO 2005: Proximate lignin and cellulose, in: Graça, MAS, Bärlocher, F,

- Gessner, MO (Eds.), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer, Dordrecht, pp. 115–120.
- Gonçalves, JFJ, França, JS, Medeiros, AO, Rosa, CA & Callisto, M 2006: Leaf Breakdown in a Tropical Stream. *Int. Rev. Hydrobiol.* **91**, 164–177.
- Gonçalves, JFJ, Graça, MAS & Callisto, M 2007: Leaf toughness, low dissolved nutrients and a low density of shredders retard Litter decomposition in a Cerrado savannah stream. *Freshw. Biol.* **52**, 1440–1451.
- Graça, MAS & Zimmer, M 2005: Leaf toughness In Graça, MAS, Bärlocher, F, Gessner, MO (eds), *Methods to study litter decomposition: a practical guide*. Springer: 121–125.
- Graça, MAS, Bärlocher, F & Gessner, MO 2005: *Methods to study litter decomposition: A practical guide*. Springer, Dordrecht. pp. 957.
- Graça, MAS, Cressa, C, Gessner, MO, Feio, MJ, Callies, KA & Barrios, C 2001: Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. *Freshwater Biology* **46**, 947-957
- Graça, MAS, Ferreira, V, Canhoto, C, Encalada, AC, Guerrero-Bolaño, F, Wantzen, KM & Boyero, L 2015: A conceptual model of litter breakdown in low order streams. *Int. Rev. Hydro.* **100**, 1–12.
- Graça, MAS & Zimmer, M 2005: Leaf toughness, in: Graça, MAS, Bärlocher, F, Gessner, MO (Eds.), *Methods to Study Litter Decomposition: A Practical Guide*. Springer, pp. 121–125.
- Graça, MAS & Cressa, C 2010: Leaf Quality of Some Tropical and Temperate Tree Species as Food Resource for Stream Shredders. *Int. Rev. Hydro.* **95**, 27-41.
- Halvorson, HM, Fuller, C, Entekin, SA & Evans-White, MA 2015: Dietary influences on production, stoichiometry and decomposition of particulate wastes from shredders. *Freshw. Biol.* **60**, 466–478.
- Inward, D, Beccaloni, G & Eggleton, P 2007: Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology letters*, **3**, 331-335.
- Irmiler, U & Furch, K 1979: Production, energy, and nutrient turnover of the cockroach *Epilampra irmileri* Rocha e Silva & Aguiar in a Central-Amazonian inundation forest. *Amazoniana: Limnologia e Oecologia Regional Systematis Fluminis Amazonas*, **6** (4), 497-520.

- Jinggut, T & Yule, CM 2015: Leaf-litter breakdown in streams of East Malaysia (Borneo) along an altitudinal gradient: initial nitrogen content of litter limits shredder feeding. *Freshw. Sci.* **34**, 691–701.
- Kiffer Jr, WP, Mendes, F, Casotti, CG, Costa, LC & Moretti, MS 2018: Exotic Eucalyptus leaves are preferred over tougher native species but affect the growth and survival of shredders in an Atlantic Forest stream (Brazil). *PLoS One* **13**, 1–17.
- Ligeiro, R, Moretti, MS, Gonçalves, JFJ & Callisto, M 2010: What is more important for invertebrate colonization in a stream with low-quality litter inputs: exposure time or leaf species? *Hydrobiologia* **654**, 125–136.
- Longo, M & Blanco, JF 2014: Shredders are abundant and species-rich in tropical continental-island low-order streams: Gorgona Island, Tropical Eastern Pacific, Colombia. *Rev. Biol. Trop.* **62**, 85–105.
- Mancinelli, G, Sangiorgio, F & Scalzo, A 2013: The effects of decapod crustacean macroconsumers on leaf detritus processing and colonization by invertebrates in stream habitats: A meta-analysis. *Int. Rev. Hydrobiol.* **98**, 206–216.
- Martins, FCO & Fernandes, VO 2011: Biomassa e composição elementar (C, N e P) da comunidade perifítica do Alto Santa Maria da Vitória, Espírito Santo, Brasil. *Braz. J. Sci. Tech.* **15**, 11–18.
- Medeiros, AO, Callisto, M, Graça, MAS, Ferreira, V, Carlos, A, França, J, Eller, A, Rezende, RS, Francisco, J & Jr, G. 2015: Microbial colonisation and litter decomposition in a Cerrado stream are limited by low dissolved nutrient concentrations. *Limnetica* **34**, 283–292.
- Mendes, F, Kiffer Jr, WP & Moretti, MS 2017: Structural and functional composition of invertebrate communities associated with leaf patches in forest streams: a comparison between mesohabitats and catchments. *Hydrobiologia* **800**, 115–127.
- Merritt, RW & Cummins, KW 1996: An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa.
- Moretti, MS, Gonçalves, JFJ & Callisto, M 2007: Leaf breakdown in two tropical streams: Differences between single and mixed species packs. *Limnol. Ecol. Manag. Int. Waters* **37**, 250–258.
- Murray, KM, Stoker, D, Pringle, CM & Simon, TN 2018: Is spatial variation in population size structures of a stream-dwelling caddisfly due to the altered effects of a predator by a third-party species? *Hydrobiologia* **820**, 65–77.

- Nolen, JA & Pearson, RG 1992: Life history studies of *Anisocentropus kirramus* Neboiss (Trichoptera: Calamoceratidae) in a tropical Australian rainforest stream. *Aquat. Insects* **14**, 213–221.
- R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing [Internet]. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2018. Available: <http://www.r-project.org>.
- Rincón, J & Martínez, I 2006: Food quality and feeding preferences of *Phylloicus sp.* (Trichoptera: Calamoceratidae). *Journal of the North American Benthological Society*, **25**, 209-215.
- Rodrigues, J, Michelin, DC, Rinaldo, D, Zocolo, GJ, Campaner, LS, Vilegas, W & Salgado, HRN 2008: Antimicrobial activity of *Miconia* species (Melastomataceae). *J. Med. Food* **11**, 120–126.
- Rosemond, AD, Pringle, CM, Ramírez, A & Paul, MJ 2001: A test of top-down and bottom-up control in a detritus-based food web. *Ecology* **82**, 2279–2293.
- Sales, MA, Gonçalves, JF, Dahora, JS & Medeiros, AO 2014: Influence of leaf quality in microbial decomposition in a headwater stream in the Brazilian Cerrado: a 1-year study. *Microb. Ecol.* **69**, 84–94.
- Seena, S, Casotti, C & Cornut, J 2020: Inter- and intraspecific functional variability of aquatic fungal decomposers and freshwater ecosystem processes. *Sci. Total Environ.* **707**, 135570.
- Serpa, KV, Kiffer Jr, WP, Borelli, MF, Ferraz, MA & Moretti MS 2019: Niche breadth of invertebrate shredders in tropical forest streams: which taxa have restricted habitat preferences?. *Hydrobiologia* , <http://link.springer.com/10.1007/s10750-019-04149-1>.
- Simpson, SJ & Simpson, CL 1990: The mechanisms of nutritional compensation by phytophagous insects, in: Bernays, E.A. (Ed.), *Insect-Plant Interaction*. CRC Press, Boca Raton, pp. 111–160.
- Tomanova, S, Goitia, E & Helešić, J 2006: Trophic Levels and Functional Feeding Groups of Macroinvertebrates in Neotropical Streams. *Hydrobiologia* **556**, 251–264.
- Wharton, DRA, Wharton, ML, and Lola, J 1965: Cellulase in the cockroach, with special reference to *Peripkzneta americana* (L.). *J. Insect Physiol.* **11**, 391-404.
- Wharton, DR & Wharton, ML 1965: The cellulase content of various species of cockroaches. *Journal of insect physiology*, **11**(10), 1401-1405.

Yule, CM, Leong, MY, Liew, KC, Ratnarajah, L, Schmidt, K, Wong, HM, Pearson, RG & Boyero, L 2009: Shredders in Malaysia: abundance and richness are higher in cool upland tropical streams. *J. North Am. Benthol. Soc.* **28**, 404–415.