



A presença de predadores influencia a relação espécie-área em comunidades de tanques da bromélia *Aechmea nudicaulis*?

Mariana Morais Vidal

RESUMO: A relação entre riqueza de espécies e área de habitat é um padrão bem estabelecido em ecologia. Além do efeito da área *per se*, a heterogeneidade ambiental e interações ecológicas podem influenciar a riqueza de espécies em comunidades. A predação, por exemplo, pode promover coexistência entre espécies, aumentando a riqueza. Por outro lado, quando a predação é intensa pode haver extinção de algumas espécies, reduzindo a riqueza local. Dada a influência que os predadores podem exercer sobre a riqueza de uma comunidade, este trabalho testou a hipótese de que a presença de um predador de topo (ninfas de Odonata: Zygoptera) nas comunidades de tanques de bromélias *Aechmea nudicaulis* modularia a curva que descreve a relação espécie-área do sistema. As curvas espécie-área não diferiram entre as bromélias com e sem predadores, sugerindo que não há predação seletiva por ninfas de Odonata e que o predador não influencia a riqueza nesses sistemas.

PALAVRAS-CHAVE: Bromeliaceae, fitotelmatas, predação, regulação de populações, riqueza de espécies

INTRODUÇÃO

A relação entre riqueza de espécies e área de habitat é um dos padrões mais consistentes em ecologia (Begon, 2006). Grandes áreas podem conter maior heterogeneidade de habitats, incluindo condições e recursos que possibilitam a presença de maior número de espécies, com nichos distintos. Além da maior heterogeneidade de habitats, grandes áreas podem abrigar mais espécies por serem maiores alvos de colonização e ainda por terem mais recursos e sustentarem populações maiores, reduzindo o risco de extinções locais (MacArthur & Wilson, 1963). A relação espécie-área pode ser descrita por uma lei de potência: $S = C.A^z$, onde S é a riqueza de espécies em um local definido, A é a área do local, e C e z são constantes (Connor & McCoy, 1979).

Além dos efeitos diretamente relacionados à área, o número de espécies em um local é influenciado por outros processos, como a predação. Predadores podem influenciar a riqueza de espécies em comunidades biológicas, aumentando ou diminuindo o número de espécies. Caso os predadores consumam preferencialmente as presas competidoras inferiores ou mais raras, ou sejam predadores muito eficientes, o efeito da ação de predação levará à perda de algumas espécies e conseqüente decréscimo da riqueza de espécies na comunidade (Maguire, 1971). Por outro lado, se os predadores consumirem preferencialmente os competidores superiores, a densidade populacional

dessa espécie particular de presa seria regulada permitindo a coexistência com as demais espécies de presas, levando, conseqüentemente, a uma maior riqueza de espécies na comunidade (Maguire, 1971).

Tanto a influência de predadores sobre a riqueza de espécies, quanto a relação espécie-área, envolvem processos ecológicos no nível de comunidades e podem ser mais facilmente estudados em microhabitats discretos, com limites bem definidos, como os fitotelmatas. Fitotelmatas são pequenos habitats aquáticos formados pelo acúmulo de água em folhas, flores ou emocos de árvores (Maguire, 1971; Kitching, 2001). As comunidades de fitotelmatas são modelos de estudo amplamente usados em trabalhos que investigam os fatores que regulam a estrutura de comunidades, devido a sua simplicidade, replicabilidade e fácil manipulação (Maguire, 1971; Lounibos *et al.*, 1987). Muitos gêneros da família Bromeliaceae acumulam água da chuva nas axilas foliares, formando fitotelmatas. A água acumulada é enriquecida com nutrientes lixiviados do dossel da floresta, contendo também folhas em decomposição, sementes e ramos de árvores. Esses fitotelmatas são utilizados como habitat pelos estágios imaturos de muitos artrópodes. Por exemplo, ninfas de libélulas (Odonata: Zygoptera) são aquáticas e predadoras, e sua dieta inclui larvas de dípteros, registrados em abundância em fitotelmatas bromelícolas (Frank &

Lounibos, 2009).

Considerando a relação teórica espécie-área e dado o papel que os predadores podem desempenhar na determinação da riqueza de comunidades, o objetivo do presente trabalho foi investigar se predadores são capazes de modular a relação espécie-área. Duas hipóteses concorrentes foram testadas: (i) a presença de um predador de topo (Odonata: Zygoptera) nos fitotelmatas de uma espécie de bromélia aumentaria a taxa com que as espécies se acumulam com incrementos em área de habitat, indicando que o predador promoveria coexistência entre espécies diferentes de presas; (ii) a presença do predador diminuiria a taxa com que as espécies se acumulam com incrementos em área, indicando que a intensidade e frequência de predação são muito intensas ou ocorre preferencialmente sobre as espécies menos eficientes ou mais raras.

MATERIAL & MÉTODOS

Sistema de estudo

O sistema de estudo compreendeu a comunidade aquática do fitotelmata de *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb (Bromeliaceae). *A. nudicaulis* possui um tanque central formado por suas folhas em roseta (Lounibos *et al.* 1987), que abriga diversas espécies de artrópodes, incluindo ninfas de libélulas (Odonata: Zygoptera). Essas ninfas foram os predadores cujos efeitos sobre a relação espécie-área foram avaliados.

Coleta de dados

Trinta e um indivíduos de *Aechmea nudicaulis* foram coletados em uma área de bosque aberto, antropizada, do Núcleo Arpoador, na Estação Ecológica Juréia-Itatins, litoral sul do estado de São Paulo. As bromélias formavam agrupamentos de indivíduos de diferentes tamanhos, que foram então categorizados em três classes, de acordo com o diâmetro do tanque: até 3,5 cm; entre 3,6 e 5,0 cm; e acima de 5,0 cm. Dentre os indivíduos de cada classe encontrados em um agrupamento, foi feito um sorteio daquele a ser coletado. Desse modo, foi possível realizar uma amostragem representativa de toda a variação de tamanhos da população. A coleta das bromélias compreendeu dois dias consecutivos, sendo um deles chuvoso. Porém, não houve diferenças na relação entre volume de água e diâmetro do tanque (Frigeri, 2011). Além das 31 bromélias coletadas, foram considerados outros sete indivíduos que haviam sido amostrados na mesma área em trabalhos anteriores e cujos dados de riqueza e volume foram disponibilizados pelos autores (Santos *et al.*, 2011).

O volume de água do tanque de todas as bromélias coletadas foi medido e as folhas foram lavadas, de modo a incluir nas amostras o maior número de organismos possível. O material obtido com a lavagem das folhas e a água do tanque foram triados, separando todos os organismos. Os organismos foram então morfotipados, o que forneceu o número de morfotipos presentes em cada bromélia. As bromélias foram então divididas em bromélias com predador e bromélias sem predador para análise.

Análise dos dados

Presença do predador

De acordo com a expectativa teórica da relação espécie-área, foi ajustada uma lei de potência à distribuição dos dados de riqueza de espécies em função do volume de água nas bromélias com e sem predador. O volume de água no tanque das bromélias foi considerado como a variável “Área” da relação espécie-área. As curvas ajustadas descreviam a riqueza de espécies como sendo proporcional ao volume elevado a uma constante:

$$S \sim k \cdot V^z,$$

onde S é a riqueza de espécies; V é o volume de água no tanque das bromélias; e k e z são constantes. O parâmetro z da equação acima descreve quão rápido é o incremento da riqueza em função do aumento do volume de água no tanque da bromélia, até que se apresente um comportamento assintótico. A assíntota representaria o máximo de espécies que poderiam ocorrer na comunidade do tanque.

Diante das duas possibilidades de efeito do predador sobre a riqueza de espécies (aumento ou diminuição), esperava-se uma diferença entre os valores do parâmetro z das comunidades com e sem predador. O predador poderia diminuir a riqueza diretamente, consumindo todos os indivíduos de determinadas espécies, levando a um menor valor de z . Por outro lado, caso o predador atuasse como um regulador das populações promovendo coexistência, esperava-se que o parâmetro z fosse maior nas comunidades com predador. Assim, o valor de z foi estimado para as bromélias com predador e para as bromélias sem predador, e então foi calculada a diferença entre esses dois valores de z , a estatística de interesse.

Para testar a hipótese de diferença entre a velocidade de incremento da riqueza de espécies em função do volume de água nas bromélias com e sem predador, foi construído um cenário nulo em que a presença do predador não era importante para a determinar o valor do parâmetro z . Para gerar o cenário nulo, os dados de presença e ausência do predador foram aleatorizados entre as bromélias. Foram feitas 1.000

aleatorizações e, para cada uma delas, foram ajustadas as leis de potência para as bromélias com e sem predador. A diferença entre os valores de z dos dois grupos de bromélias (com e sem predador) foi computada e, com este procedimento, foi obtida a distribuição de diferenças de valores de z geradas pelo modelo nulo. Nessa distribuição gerada pelo modelo nulo, a frequência dos valores iguais ou maiores que o módulo do valor observado corresponde à probabilidade da diferença de valores de z observada ter sido produzida sob o cenário nulo.]

Relação riqueza x volume

A avaliação de uma possível relação entre a riqueza de espécies e o volume de água das bromélias, independentemente da presença do predador, foi feita com uma abordagem de seleção de modelos. O modelo de ajuste que seguia a lei de potência $S \sim k \cdot V^z$ foi contrastado com um modelo nulo, em que a riqueza de espécies não variava com o aumento de volume de água no tanque das bromélias. O critério de informação de Akaike (AIC) (Johnson & Omland, 2004) foi empregado para selecionar o modelo mais plausível, sendo aquele com menor valor de AIC considerado o mais plausível. Diferenças de AIC menores que dois entre modelos concorrentes implicam em modelos igualmente plausíveis.

RESULTADOS

Presença do predador

Foi encontrado um total de 17 morfotipos de insetos nos fitotelmata de *A. nudicaulis*, além das ninfas de *Zygoptera*. Das 38 bromélias incluídas nas análises, 18 apresentaram ninfas de *Zygoptera* e a média de morfotipos encontrados nessas bromélias com predador foi de $4,83 \pm 2,94$ morfotipos (média \pm desvio padrão). A média de morfotipos encontrados entre as bromélias sem predador foi de $3,35 \pm 2,35$ morfotipos (média \pm desvio padrão).

A relação entre a riqueza de espécies nas comunidades dos tanques das bromélias e o volume de água foi bastante similar entre as bromélias com e sem predador (Figura 1). O cenário nulo construído frequentemente incluiu valores de diferença do parâmetro z iguais ou maiores que o observado entre bromélias com e sem predador ($p = 0,885$).

Relação riqueza x volume

Considerando todas as bromélias, independentemente da presença do predador, o modelo que ajustou a lei de potência à distribuição dos dados de riqueza em função do volume de água

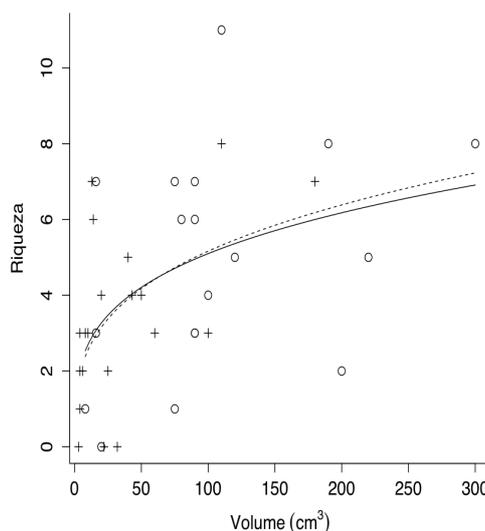


Figura 1. Relação entre riqueza de morfotipos e volume de água contido no tanque de bromélias *Aechmea nudicaulis*. Círculos representam bromélias com predador (ninfas de *Zygoptera*) e cruzes representam bromélias sem predador. A linha contínua (bromélias com predador) e a linha tracejada (bromélias sem predador) correspondem às curvas de ajuste da lei de potência $S \sim k \cdot V^z$, descrita em detalhes no texto.

foi mais plausível do que o modelo nulo (Figura 2; $AIC_{lei\ de\ potência} = 176,293$; $AIC_{nulo} = 186,617$). O ajuste

da lei de potência sugere que existe uma relação assintótica entre as variáveis, isto é, o aumento do volume de água no tanque das bromélias leva a um incremento do número de espécies encontradas na fitotelmata, até que se atinja um determinado valor máximo de espécies.

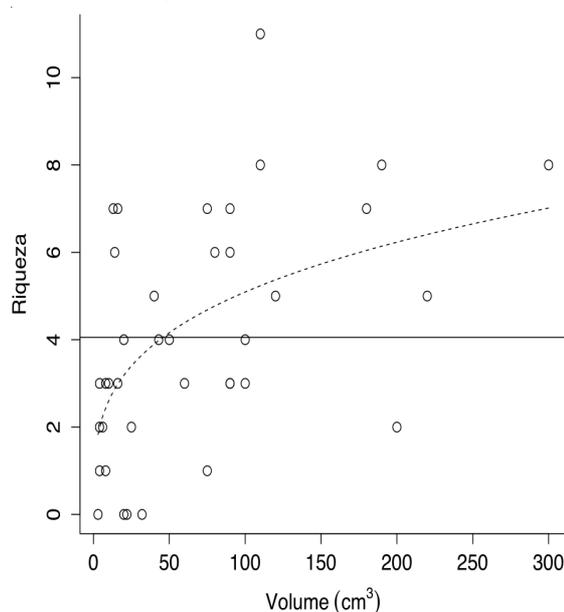


Figura 2. Relação entre riqueza de morfotipos e volume de água (cm^3) contido no tanque de bromélias *Aechmea nudicaulis*. A linha contínua (modelo nulo) e a linha tracejada (lei de potência $S \sim k \cdot V^z$) correspondem aos modelos concorrentes de ajuste dos pontos.

DISCUSSÃO

A presença do predador não teve um efeito modulador sobre a curva que descreve a relação entre a riqueza de espécies e a área de habitat (volume) nos fitotelmatas de *A. nudicaulis*. A similaridade entre as curvas que descrevem a relação espécie-volume nas fitotelmatas com e sem predador pode ser resultado da predação indiscriminada sobre a comunidade de presas. Larvas de Odonata são consideradas predadoras generalistas (Heckman, 2008). Indivíduos recém eclodidos se alimentam de microinvertebrados e, em um intervalo de poucas semanas, começam a se alimentar de larvas de mosquitos. Girinos, larvas de moscas e besouros também são consumidos, mas são itens alimentares menos comuns do que mosquitos, na dieta de Odonata (Fincke *et al.* 1997). Assim, as ninfas de Zygoptera podem usar diversos recursos como alimento, no entanto, a pressão de predação pode estar igualmente distribuída entre as presas. Dessa maneira, nenhuma das espécies de presas teria maior probabilidade de extinção local.

De fato, as espécies de Zygoptera da América do Sul, cujas dietas foram estudadas em trabalhos prévios, não discriminam suas presas, a não ser pelas preferências quanto ao tamanho (Heckman, 2008). Possivelmente, a variação de tamanho entre as espécies de presas tenha sido pequena nas comunidades estudadas, levando à predação indiscriminada. Assim, se a intensidade de predação for realmente uniforme e moderada entre as diferentes presas, a presença do predador não influenciaria a riqueza de espécies. Nesse cenário, o predador não consome preferencialmente nenhuma das presas, nem as possíveis competidoras mais eficientes no uso dos recursos (o que aumentaria a riqueza), nem as competidoras menos eficientes (o que reduziria a riqueza) (Maguire, 1971).

É possível que, apesar de não influenciarem a riqueza de espécies, os predadores alterem as abundâncias das espécies no sistema estudado. Em um trabalho anterior (Lounibos *et al.* 1987), a presença de um mosquito predador (que pode ser predado por ninfas de Zygoptera) alterou a abundância de diversas espécies em fitotelmatas de *A. nudicaulis*. Assim, a abundância de muitas espécies de presas pode ter sido alterada pela ação das ninfas de Zygoptera, provocando tanto uma redução na abundância total de indivíduos quanto mudanças na distribuição das abundâncias.

De acordo com a relação teórica espécie-área, a riqueza de espécies aumenta em função da área de habitat de acordo com uma lei de potência (Connor & McCoy, 1979), modelo que se mostrou mais

plausível do que o modelo nulo para as comunidades de fitotelmatas estudadas. As comunidades são formadas a partir de um conjunto limitado de espécies e o número de espécies deve atingir um valor máximo definido pelo tamanho desse conjunto (Lomolino, 2000) ou pelas interações locais entre as espécies (Ricklefs, 1987). Assim, presume-se que no sistema de estudo, haja um limite máximo de espécies que podem estar presentes nos tanques, definido pela saturação da comunidade, ou pelo conjunto regional de espécies.

Dado que a presença do predador não influenciou a relação entre riqueza de espécies e volume de água, é possível que as ninfas de Odonata consumam indiscriminadamente suas presas, devido à similaridade entre os tamanhos das presas. Assim, trabalhos futuros poderiam testar a hipótese de que as ninfas de Odonata vivendo em fitotelmatas não tem preferências relacionadas a espécie de presa. Outra sugestão é o de uma abordagem experimental para avaliar o efeito do predador sobre a riqueza e distribuição de abundâncias em comunidades de fitotelmatas. Nesse sentido um método possível seria a inclusão de predadores nos fitotelmatas de bromélias nos quais eles não estavam presentes e o monitoramento da variação da abundância e do número de espécies de presas.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Enrico e à Paula pela ajuda em campo e na triagem do material, ao professor Glauco pela identificação dos morfotipos e discussões sobre o trabalho, ao professor Paulo Inácio pelas discussões e ajuda com as análises dos dados, aos monitores Babi e Mathias pelas sugestões para a redação do manuscrito e pelo auxílio com as análises. Agradeço também a Bianca, Enrico, Gabriel e Solimary, que me cederam os dados sobre as bromélias que coletaram. Agradeço a todos os meus colegas de curso pelo apoio e aos funcionários da E.E. Juréia-Itatins.

REFERÊNCIAS

- Begon, M.; C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Connor, E.F. & E.D. McCoy. 1979. The Statistics and Biology of the Species-Area Relationship. *The American Naturalist*, 113:791-833.
- Fincke, O.M.; S.P. Yanoviak & R.D. Hanschu. 1997. Predation by odonates depresses mosquito abundance in water-filled tree holes in Panama. *Oecologia*, 112:244-253.

- Frank, J.H. & L.P. Lounibos. 2009. Insects and allies associated with bromeliads: a review. *Terrestrial Arthropod Reviews*, 1:125-153.
- Frigeri, E. 2011. A efemeridade ambiental influencia na escolha de locais de oviposição de Zygoptera (Odonata)? Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado & P.I.K.L. Prado, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Heckman, C.W. 2008. *Encyclopedia of South American Aquatic Insects: Odonata – Zygoptera*. Springer, Washington.
- Johnson, J.B. & S.O. Kristian. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 19:101-108.
- Kitching, R.L. 2001. Food webs in phytotelmata: “Bottom-Up” and “Top-Down” Explanations for Community Structure. *Annual Review of Entomology*, 46:729-60.
- Lomolino, M.V. 2000. Ecology’s most general, yet protean pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography*, 27:17-26.
- Lounibos, L.P.; J.H. Frank; C.E. Machado-Allison; P. Ocanto & J.C. Navarro. 1987. Survival, development and predatory effects of mosquito larvae in Venezuelan phytotelmata. *Journal of Tropical Ecology*, 3:221-242.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1963. An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution*, 17:373-387.
- Maguire, B. 1971. Phytotelmata: biota and community structure determination in plant-held waters. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2:439-464.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235:167-171.
- Santos, B.G.; G. Frey; E. Frigeri & S. Garcia. 2011. Heterogeneidade espacial e riqueza de espécies em comunidades bromelícolas. Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado & P.I.K.L. Prado, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.