



Diversidade beta entre comunidades de insetos em tanques de bromélias (Bromeliaceae) com e sem predadores

Paula Sicsú

RESUMO: A predação pode afetar a riqueza e composição de espécies nas comunidades. Os efeitos da predação podem ser avaliados utilizando a partição aditiva da diversidade, em que a riqueza total é decomposta em componentes de diversidade em diferentes escalas. Para avaliar o efeito do predador na diversidade das comunidades, este estudo testou se a presença de larvas de Odonata altera a composição de espécies da comunidade de insetos associados à água de tanques de bromélias. A diversidade de morfotipos de insetos foi avaliada considerando que os tanques com e sem predadores pertenciam a dois grupos distintos. A presença do predador não alterou a diversidade beta entre as comunidades avaliadas. O baixo número médio de morfotipos por tanque e o alto número de morfotipos que diferem entre as bromélias podem resultar da alta diversidade de insetos colonizadores na região e do número limitado de espécies que conseguem coexistir nesses ambientes.

PALAVRAS-CHAVE: Composição de espécies, fitotelma, predação, partição aditiva da diversidade.

INTRODUÇÃO

Uma das principais abordagens na ecologia é o estudo da importância dos processos locais e regionais na estruturação das comunidades (Gering & Crist, 2002). Os processos locais são as interações interespecíficas como a predação, competição, parasitismo e mutualismo (Houston, 1999). A predação é capaz de exercer efeitos contrastantes na comunidade, pois predadores podem excluir apenas algumas espécies de presas, reduzindo a riqueza de espécies e, dessa forma, modificando a composição local das comunidades. Contrariamente, os predadores podem manter as espécies de presas em abundância abaixo da capacidade suporte, reduzindo a intensidade e importância da competição intraespecífica e interespecífica por recursos (Begon *et al.*, 2006; Paine, 1966). Essa redução da intensidade de competição pode permitir uma maior riqueza de espécies de presas (Begon *et al.*, 2006). Não obstante, a predação pode gerar padrões de riqueza similares aos produzidos pela competição, quando espécies de presas competem por espaços sem os predadores, podendo haver um limite para a similaridade de espécies capazes de coexistir (Begon *et al.*, 2006). Sendo assim, a predação pode exercer efeito estruturador, alterando a quantidade e identidade de espécies que ocorrem em uma comunidade de diferentes organismos.

Como a predação pode produzir diferenças de riqueza e composição nas localidades, a diversidade também pode ser modificada na escala regional (Houston,

1999). A partição aditiva da diversidade descreve como a diversidade regional (gama) está dividida nos componentes alfa e beta (Gering & Crist, 2002). A diversidade alfa é o componente da diversidade total (gama) que pode ser atribuída ao número médio de espécies encontradas em uma unidade amostral homogênea. A diversidade beta, a diversidade entre habitats, é o componente total de diversidade que pode ser atribuído a diferenças na composição de espécies entre as unidades homogêneas em uma região (Crist *et al.*, 2003). A relação aditiva entre os componentes de diversidade permite determinar qual dos componentes contribui mais para a diversidade regional (Gering & Crist, 2002).

Para avaliar o efeito dos processos locais na estruturação das comunidades, estudos devem ser realizados em escala local apropriada, pequena o bastante para garantir que os efeitos locais possam estar acontecendo (Houston, 1999). Corpos de água que empoçam em plantas, os fitotelmata (Greeney, 2001), podem ser adequados para avaliar o efeito da predação na diversidade de suas comunidades em diferentes escalas, pois cada fitotelmata é um ambiente discreto, efêmero e sujeito a condições ambientais singulares (Barrera *et al.*, 1989; Richardson, 1999; Greeney, 2001). Esses ambientes aquáticos são utilizados de diversas formas por vários organismos, incluindo insetos, microorganismos e anuros (Barrera *et al.*, 1989; Greeney, 2001). Sendo

assim, a fauna associada a esses reservatórios de água, fitotelma, é geralmente específica (Naeem, 1990; Torreias *et al.*, 2008). Fitotelmata são habitados principalmente por dípteros e coleóptero (Barrera *et al.*, 1989; Richardson, 1999; Greeney, 2001). Outros insetos que habitam o fitotelmata são as náides de libélulas (Odonata), que são geralmente os maiores insetos do fitotelma (Greeney, 2001; Heckman, 2008). Essas náides são predadores de topo, com hábito generalista, se alimentando de uma grande variedade de insetos (Barrera *et al.*, 1989; Richardson, 1999; Greeney, 2001; Heckman, 2008) e, portanto, podem ter um papel importante na estruturação dos fitotelma.

Para avaliar a influência da predação na diversidade de comunidades associadas ao fitotelmata, este estudo testou se a presença do predador muda a composição da comunidade de insetos nas águas de tanques de bromélias. A hipótese é de que a presença do predador mudará a composição da fauna de bromélias em que ocorre. Essa alteração na identidade das espécies deve ocorrer porque as náides de Odonata, que se alimentam de insetos de forma indiscriminada, podem ser predadores vorazes, excluindo algumas espécies de presas; ou podem preda suas presas com baixas intensidades, permitindo a coexistência de um maior número de presas, aumentando a riqueza de espécies dessas comunidades. Em ambos os casos, as comunidades de bromélias em que o predador estivesse presente seriam diferentes das comunidades sem o predador de topo. Assim, a previsão foi de que, quando avaliada pela partição aditiva da diversidade, a diversidade beta entre os tanques de bromélia com e sem predador seria positiva e elevada, sendo o principal componente da diversidade dos fitotelma avaliados.

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na Estação Ecológica Juréia-Itatins, localizada no município de Peruíbe, litoral sul do estado de São Paulo. A Estação possui clima regional subtropical úmido sem estação seca bem definida. O total anual médio de pluviosidade na Mata Atlântica é de aproximadamente 2.300 mm, com o trimestre menos chuvoso estendendo-se por junho, julho e agosto (Tarifas, 2004).

O estudo foi realizado com o fitotelma associado à bromélia *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb. (Bromeliaceae), que retém água das chuvas na junção de suas folhas, formando um tanque único de acúmulo de água (Naeem, 1990; Greeney, 2001; Torreias *et al.*, 2008). O local de coleta das bromélias

foi uma área de gramado de aproximadamente 900m² com árvores esparsas, no entorno da sede do Núcleo do Arpoador (24°38'71"S; 47°01'73"O). As bromélias, abundantes na área, ocorriam agrupadas em árvores, com indivíduos de diferentes tamanhos.

Coleta de dados

Foram coletados 31 indivíduos da bromélia *Aechmea nudicaulis*. Para realizar uma amostragem representativa de toda a variação de tamanhos da população da área, as bromélias foram categorizadas em três classes de tamanho, de acordo com o diâmetro do tanque: até 3,5 cm; entre 3,6 e 5,0 cm; e acima de 5,0 cm. A escolha da bromélia de cada classe a ser coletada foi realizada por um sorteio entre os indivíduos que pertenciam à mesma classe de tamanho e que eram encontrados em uma árvore. Cada bromélia selecionada foi coletada para triagem de seu fitotelma. Para identificação da fauna associada às bromélias, foram coletados apenas organismos da classe Insecta que puderam ser identificados a olho nu. Em seguida, com auxílio do Prof. Dr. Glauco Machado, os organismos coletados foram identificados em morfotipos e foi registrada a composição de morfotipos de cada bromélia. O fitotelma das bromélias foi então separado em dois grupos: o grupo sem predador foi representado por todos os fitotelma de bromélias em que não foram encontradas náides de Odonata e o grupo com predador, no qual o fitotelma das bromélias continha pelo menos uma náide de Odonata. Foram comparadas as riquezas de tanques de 31 bromélias, 14 do grupo com predador e 17 do grupo sem predador.

Análise estatística

O efeito da presença do predador na composição de espécies de insetos que vivem na água das bromélias foi avaliado pela partição aditiva da diversidade de morfotipos das bromélias coletadas. A diversidade gama foi o total de morfotipos dos fitotelma de todas as bromélias. A diversidade alfa foi calculada pela média do número de morfotipos por bromélia. A diversidade beta entre bromélias foi calculada pela diferença entre a média de morfotipos dos dois grupos, com e sem predador, e a diversidade alfa. A diversidade beta entre os grupos com e sem predador foi calculada subtraindo da diversidade gama a média do número de morfotipos nas bromélias com e sem predador.

Para avaliar se o predador teve o efeito esperado na diversidade beta entre grupos de tanques de

bromélias, foi considerada a probabilidade do valor de diversidade beta observado ocorrer em 10.000 aleatorizações de um cenário nulo, em que cada bromélia com sua respectiva composição de espécies podia pertencer tanto ao grupo de bromélias com predador, como ao grupo de bromélias sem predador. As bromélias foram permutadas ao acaso entre os dois grupos e as diversidades desses foram recalculadas, gerando os 10.000 valores de diversidade beta sob o cenário nulo.

RESULTADOS

Foram encontrados 17 morfotipos de insetos no total de bromélias amostradas. Todos os morfotipos de insetos encontrados estavam em estágio larval e pertenciam a grupos comuns do fitotelma, tais como famílias de dípteros e coleópteros, em especial as famílias Chironomidae, Distycidae e Culicidae (Richardson, 1999; Greeney, 2001).

Dos 17 morfotipos encontrados nos tanques das bromélias (diversidade gama) cada tanque teve em média 3,97 morfotipos (diversidade alfa). Portanto, o número médio de morfotipos que não ocorre em uma bromélia, que é a diversidade beta entre as bromélias, foi de 11,53. Todos os 17 morfotipos ocorreram no grupo de bromélias com predador, porém, apenas 14 destes ocorreram no grupo sem predador, o que resulta em uma diversidade beta entre os grupos de 1,5. Essa diferença na diversidade beta entre os grupos não foi significativa ($p=0,82$). Logo, a hipótese de que a diversidade beta entre os grupos seria o principal componente da diversidade das comunidades de insetos nos tanques das bromélias foi refutada. Resultados semelhantes foram obtidos pela abordagem da diversidade beta como componente multiplicativo da diversidade das bromélias, utilizando o índice de Jaccard.

DISCUSSÃO

Ao contrário do esperado, a presença do predador não teve efeito na diversidade de insetos em tanques de bromélias. Sabe-se que larvas de Odonata são predadores generalistas (Heckman, 2008) e, portanto, a falta do efeito pode decorrer da intensidade de predação desses organismos (Maguire, 1971; Paine, 1966; Begon *et al.*, 2006). Se a predação indiscriminada das náíades de Odonata for baixa e pouco intensa, a predação terá pouca probabilidade de excluir espécies de presas no fitotelma (Paine, 1966; Begon *et al.*, 2006), não afetando muito a

diversidade de espécies nessas comunidades. Outra possibilidade da predação indiscriminada das náíades de Odonata é que estas sejam predadores vorazes (Heckman, 1980) que causam a extinção das espécies menos abundantes nos tanques das bromélias. Se as presas menos abundantes nos tanques são as piores competidoras, mas melhores colonizadoras, altas taxas de colonização dos tanques por esses insetos pode manter a riqueza e composição das comunidades (Begon *et al.*, 2006). Dessa forma, ainda que altere a dinâmica das comunidades dos tanques de bromélias, o predador pode não exercer efeito na riqueza e composição de fitotelma quando avaliado em comparação com os fitotelma em que não ocorre.

Como a diversidade entre os grupos de bromélia com e sem predador (diversidade beta) foi baixa, e apenas uma pequena fração do total de morfotipos disponíveis ocorre por bromélia (diversidade alfa), sugere-se que existem outros fatores que limitam a riqueza dos tanques de bromélias. A competição interespecífica, por exemplo, poderia limitar a riqueza dos tanques de bromélias. Em uma comunidade dominada pela competição interespecífica, toda disponibilidade de recursos é geralmente explorada por várias espécies, de forma que a riqueza de espécies depende da quantidade de recursos disponíveis, do grau de especialização das espécies e do grau de sobreposição de nichos (Begon *et al.*, 2006). Como a água dos tanques de bromélias é o principal recurso utilizado pelo fitotelma, a exploração e competição por esse recurso pode ser importante para estruturar essas comunidades (Maguire, 1971). Visto que o fitotelmata é um recurso limitado (Maguire, 1971), é possível que haja uma forte competição entre as larvas de insetos que ocupam e exploram esse recurso, de forma que existe um número limitado de espécies que podem ocupar o tanque de uma mesma bromélia. (Houston, 1999; Begon *et al.*, 2006). A sugestão de que os tanques de bromélias sustentam poucos nichos é coerente com resultados de estudos anteriores com *Aechmea nudicaulis* (Bromeliaceae), que demonstraram que o aumento do volume de água nos tanques dessas bromélias está diretamente relacionado com o aumento de riqueza (Santos, 2011; Vidal, 2011).

A despeito da limitação no número de morfotipos por bromélia, o número total de morfotipos registrados foi alto, de forma que existe uma grande diferença na composição entre as bromélias. Essa diferença entre as riquezas em diferentes escalas pode ser explicada pelos processos de colonização dos tanques de bromélias. Se existe um grande conjunto regional de espécies de insetos com habilidades similares de colonizar os tanques das bromélias, o número limitado de espécies que podem ocorrer nesses

tanques impõe restrições ao estabelecimento, fazendo com que a diferença na composição das espécies entre bromélias seja alta. Dessa forma, se não existe diferença na capacidade de colonização entre as espécies de insetos desse conjunto regional, e essa capacidade de colonização for baixa, sua composição é pouco previsível e diferente entre bromélias, ainda que a riqueza de cada tanque de bromélia seja previsível.

Entretanto, mesmo se existirem diferenças nas capacidades colonizadoras e competitivas das espécies de insetos do fitotelma, a coexistência desse elevado número de morfotipos pode ser mediada pela combinação entre a forte agregação coespecífica e a efemeridade do recurso. O fitotelma é um sítio de oviposição altamente disputado por diversos insetos que despejam suas larvas nesses ambientes (Maguire, 1971). Esses insetos são amplamente distribuídos no ambiente, mas se reproduzem de forma agregada (Maguire, 1971). Como os locais de oviposição são efêmeros e espacialmente esparsos, mesmo espécies com menor eficiência na capacidade de colonização podem encontrar fitotelmata disponíveis e se estabelecer, de forma que mais espécies de insetos podem coexistir na escala regional, mesmo que algumas sejam piores colonizadoras e competidoras de fitotelmata (Atkinson & Shorrocks, 1981). Sendo assim, o grande número de espécies que podem colonizar os fitotelmata e o baixo número de espécies que podem ocupar cada fitotelma poderiam promover uma grande diferença na composição das bromélias estudadas.

Se a alta diversidade beta entre os tanques de bromélias é causada por habilidades de colonização iguais dos insetos que ocupam o fitotelma, então estudos que acompanhem a colonização inicial de bromélias deverão mostrar que existe probabilidade igual das espécies encontradas nas bromélias serem as primeiras colonizadoras. Além disso, se a alta diversidade beta é resultado da coexistência mediada pela agregação e da efemeridade dos fitotelmata, os fitotelma de bromélias espacialmente mais próximas devem apresentar composição de espécies mais similar do que com fitotelma de bromélias mais distantes.

Agradecimentos: A todos, sem tirar e nem por.

REFERÊNCIAS

- Atkinson, W.D. & B. Shorrocks. 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *Journal of Animal Ecology*, 50:461-471.
- Begon, M.; C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Barrera, R.; D. Fish & C.E. Machado-Allison. 1989. Ecological patterns of aquatic insect communities in two heliamphora pitcher-plants species of the Venezuelan highlands. *Ecotropicos*, 2:31-44.
- Crist, T.O.; J.A. Veech.; J.C. Gering & K.S. Summerville. 2003. Partitioning species diversity across landscapes and regions: A hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. *The American Naturalist*, 162:734-743.
- Gering, J.C. & T.O. Crist. 2002. The alpha-beta-regional relationship: providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecology Letters*, 5:433-444.
- Greeney, H.F. 2001. The insects of plant-held waters: a review and bibliography. *Journal of Tropical Ecology*, 17:241-260.
- Grimaldi, D. & M.S. Engel. 2005. *Evolution of the Insect*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Heckman, C.W. 2008. *South American aquatic insects: Odonata - Zygoptera*. Springer, Washington.
- Huston, M.A. 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos*, 86:393-401.
- Maguire, B. Jr. 1971. Phytotelmata: biota and community structure determination in plant-held waters. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2:439-464.
- Naeem, S. 1990. Resource heterogeneity and community structure: A case study in *Heliconia imbricata* Phytotelmata. *Oecologia*, 84:29-38.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100:65-75.
- Richardson, B.A. 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a neotropical forest. *Biotropica*, 31:321-336.
- Ricklefs, R. 2008. Disintegration of the ecological community. *The American Naturalist*, 172:741-750.
- Santos, B.G.; G. Frei, E. Frigeri & S. Garcia. 2011. Heterogeneidade espacial e riqueza de espécies em comunidades bromelículas. Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (G. Machado & P.I.K.L. Prado, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.

- Tarifas, J.R. 2004. Unidades climáticas dos maciços litorâneos da Juréia-Itatins. pp. 42-50. Em: *Estação Ecológica Juréia-Itatins, ambiente físico, flora e fauna* (O. A. V. Marques & W. Duleba, eds.). Holos Editora, Ribeirão Preto.
- Torreias, S.R.S.; U.G. Neiss, N. Hamada, R.L. Ferreira-Keppler. & F.A.A. Lencioni. 2008. Description of the larva of *Bromeliagrion rehni* (Odonata: Coenagrionidae) with bionomic notes concerning its phytotelmic habitat in central Amazonas, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25:479-486.
- Vidal, M. 2011. A presença de predadores influência a relação espécie-área em comunidades de tanques da bromélia *Aechmea nudicaulis*. Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (G. Machado & P.I.K.L. Prado, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.