



Aninhamento e substituição de espécies: o que promove a diversidade beta ao longo de um gradiente de dessecação em um costão rochoso?

Renato Chaves de Macedo Rego, Marina Xavier da Silva, Catalina Sánchez Quirós
& José Cristiano Delabio

RESUMO: O gradiente de dessecação em regiões entre-marés pode gerar diferenças na composição de espécies entre zonas de um costão rochoso. Ao longo do gradiente, a diversidade beta pode resultar de aninhamento, em que espécies encontradas em um sítio representam um subconjunto de outro sítio, ou substituição de espécies. Neste trabalho, testou-se a hipótese de que sítios em um costão rochoso com níveis de dessecação distintos apresentam maior proporção de dissimilaridade decorrente de aninhamento do que sítios com níveis semelhantes de exposição ao ar. Amostraram-se 33 parcelas em 11 blocos de três parcelas dispostas em L ao longo de um costão rochoso. O aninhamento ocorreu em apenas três dos 11 blocos ao longo do gradiente vertical e quatro blocos ao longo do gradiente horizontal. Assim, a diversidade biológica no costão rochoso estudado decorre de substituição de espécies, que poderia ser explicada por competição e abertura de clareiras pelas ondas.

PALAVRAS-CHAVE: competição, estresse ambiental, mediolitoral, riqueza de espécies, zonação

INTRODUÇÃO

Comunidades biológicas são estruturadas tanto por fatores bióticos, como a predação e a competição entre as espécies, quanto por fatores abióticos, como temperatura, radiação solar, umidade e salinidade (Townsend et al., 2003). Comumente, a ocorrência e a intensidade desses fatores promovem o estabelecimento de gradientes ambientais. Uma vez que as espécies divergem em suas necessidades e tolerâncias fisiológicas, determinadas condições e gradientes podem caracterizar-se como extremos para algumas espécies. Por outro lado, outras espécies podem tolerar essas mesmas condições (Townsend et al., 2003).

Muitas espécies podem coexistir em condições mais amenas de gradientes ambientais, porém apenas espécies resistentes são capazes de se manter sob condições mais extremas e restritivas (Townsend et al., 2003). Dessa forma, espera-se que a fauna no extremo do gradiente seja constituída por um subconjunto daquelas espécies presentes na porção mais amena do gradiente. Esse padrão decorre de uma perda não aleatória de espécies (Baselga, 2010) e é denominado aninhamento (Wang et al., 2010). O aninhamento é um dos fenômenos que podem gerar a diversidade beta (Harrison et al., 1992), que é definida como o grau de dissimilaridade existente (diferenças em termos de espécies presentes) entre as comunidades de dois sítios distintos (Baselga, 2010). Além do aninhamento,

a diversidade beta pode ser gerada por substituição, que consiste na troca de espécies entre duas localidades, seja por seleção de espécies pelo meio ambiente, seja por restrições históricas e espaciais ou até mesmo por interações interespecíficas (Baselga, 2010). Em um determinado ambiente, a substituição pode ocorrer simplesmente porque existe uma grande variedade de espécies e estas se sucedem no ambiente de forma aleatória.

Uma vez que o aninhamento pode ser representado por uma perda gradual de espécies, cenários que englobam um gradiente de estresse são ideais para se investigar a influência do aninhamento sobre as comunidades. Em costões rochosos, a variação na altura da coluna d'água gera um gradiente de dessecação, sujeitando alguns organismos a fases de imersão e emersão (Schonbeck & Norton, 1978; Castro & Huber, 2000). Quando emersos, os organismos se expõem ao ar, o que pode representar um fator limitante ao provocar dessecação. Assim, para sobreviver, os organismos sujeitos à exposição ao ar devem ser capazes de prevenir ou tolerar a perda de água. Alguns indivíduos com pouca mobilidade se enclausuram em conchas, enquanto outros conseguem suportar níveis elevados de dessecação (Castro & Huber, 2000).

As diferentes estratégias adotadas pelas espécies e suas respectivas características anatômicas e fisiológicas fazem com que os indivíduos se distribuam

diferencialmente ao longo do costão rochoso (Castro & Huber, 2000). Essa distribuição, conhecida como zonação, é promovida pelo gradiente de condições decorrente da variação da altura da coluna d'água, que também promove uma grande diferenciação na riqueza de espécies (Levinton, 2005). Além disso, a distribuição desses organismos no costão rochoso também é condicionada por competição interespecífica (Castro & Huber, 2000; Connel, 1961). Embora níveis altos de competição ocorram nas faixas mais inferiores da zona entremarés (Knox, 1954; Eidean et al., 1956; Connel, 1961), é de se esperar que algumas espécies tolerantes à dessecação ocorram, mesmo que em baixa abundância, ao longo de toda zona entremarés (Connel, 1961). Por outro lado, espécies competidoras seriam abundantes nas faixas inferiores da zona entremarés, mas ficariam restritas a esses locais por não serem tolerantes à dessecação de faixas superiores.

O gradiente de dessecação em costões seleciona as espécies que conseguem viver nas faixas que ficam mais comumente emersas, criando nessas faixas um subconjunto das espécies encontradas nas regiões que permanecem mais tempo imersas. Essas poucas espécies tolerantes representariam um subconjunto da fauna do costão rochoso presente em regiões menos expostas ao ar. Assim, este trabalho testou se sítios sujeitos a níveis diferentes de dessecação apresentam beta diversidade com

MATERIAL & MÉTODOS

Local de estudo

O estudo foi realizado na praia do Arpoador, Estação Ecológica de Juréia-Itatins, município de Peruíbe, São Paulo. A área amostrada foi a zona mediolitorânea do costão rochoso. A zona infralitoral normalmente encontra-se submersa, enquanto a zona supralitoral comumente está emersa, encontrando-se exposta ao ar. Por outro lado, a zona mediolitorânea está ora submersa, ora emersa, o que faz com que os organismos fiquem sujeitos a alterações no nível de dessecação decorrentes de mudanças na maré (Castro & Huber, 2000). No estudo, uma rocha com extensão aproximada de 30 m foi escolhida para amostragem, desconsiderando-se a sessão próxima ao infralitoral dominada por colônias do poliqueta *Phragmatopoma lapidosa*.

Coleta de dados

Blocos de três parcelas de 20 x 20 cm (Frey, 2011) foram alocados na rocha seguindo a forma de "L" (Figura 1). A distância entre as parcelas de um mesmo bloco foi equidistante e limitada vertical-

mente pela zona do supralitoral. Em cada parcela, dados de presença e ausência de morfotipos foram tomados. Ao todo, 11 blocos foram amostrados ao longo do costão rochoso. O primeiro bloco foi amostrado em uma das extremidades da rocha, com as distâncias dos blocos subsequentes sendo definidas aleatoriamente.

Figura 1. Desenho amostral empregado para a tomada dos dados na rocha. As linhas descontínuas representam as distâncias entre os blocos. Essas distâncias foram determinadas aleatoriamente. As letras X e Y representam distâncias de mesmo comprimento entre parcelas dentro de cada bloco.

Análises estatísticas

Para testar a hipótese que o aninhamento é preponderante na determinação da diversidade beta no eixo vertical, o índice de aninhamento foi calculado através da equação do índice de dissimilaridade de Sorensen (Índice de Sorensen = Índice de aninhamento + Índice de Simpson), conforme Baselga (2010). A proporção do aninhamento (PA) se deu pela razão do índice de aninhamento pelo Índice de Sorensen, sendo esta a variável resposta deste trabalho. Cada aglomerado foi analisado independentemente. Para expressar a representatividade do aninhamento nas parcelas amostradas, identificamos os casos em que a frequência de PA foi maior na categoria vertical quando comparada com a categoria horizontal, obtendo-se, assim, a estatística de interesse. Desse modo, previu-se que a PA fosse maior ao longo dos eixos verticais do que ao longo dos eixos horizontais e que, portanto, a estatística de interesse seria maior do que em um cenário em que a substituição de espécies é tão ou mais importante que o aninhamento na composição da beta diversidade.

Para estimar a probabilidade de que o valor observado em nosso trabalho ocorra sob um cenário nulo, os valores de PA foram permutados 1.000 vezes dentro de cada bloco. A frequência de ocorrência da estatística de interesse foi dividida pelo número total de permutações para obtenção da probabili-

RESULTADOS

Foram encontrados 10 morfotipos: duas cracas, dois mexilhões, duas algas, três gastrópodes e uma esponja. A proporção de aninhamento mostrou-se maior no eixo vertical do que no eixo horizontal em apenas três dos 11 blocos amostrados (Tabela 1). Assim, a proporção de aninhamento não foi mais preponderante na determinação da diversidade beta ao longo do gradiente de dessecação, como proposto pela hipótese de trabalho ($p = 0,77$).

Tabela 1. Cálculo da proporção de aninhamento nos eixos vertical e horizontal de cada bloco. O aninhamento é mais forte quanto mais próximo o valor estiver de 1.

Blocos	Eixo vertical	Eixo horizontal
1	0	1
2	0,33	0,33
3	0	0
4	0,25	0
5	0	0,25
6	1	0
7	0	1
8	1	0
9	0	0
10	0,33	1
11	1	1

DISCUSSÃO

Não foi observada uma preponderância de aninhamento como componente da diversidade beta ao longo do gradiente de dessecação. Tendo em vista que organismos que vivem em costões rochosos estão sujeitos a níveis variados de exposição ao ar (Henriques, 2004), era esperado que, ao longo do gradiente, a dissimilaridade derivasse principalmente de aninhamento. Também era esperado que, em sítios sob condições idênticas de dessecação, a dissimilaridade derivasse basicamente da substituição de espécies. Contudo, em oposição às expectativas iniciais, a existência de faunas distintas nos dois contextos explicitados se deve especialmente à substituição de espécies. Trabalho semelhante a este foi realizado por Frey (2011), que também analisou a diversidade presente em costões rochosos da Estação Ecológica de Juréia-Itatins e mostrou que a substituição de espécies dentro da zona mediolitoral é menor que entre as zonas infra e mediolitoral. O autor concluiu que as restrições ambientais presentes em costões rochosos são importantes na estruturação da comunidade, definindo a distribuição dos organismos e moldando a diversidade biológica do local.

Connell (1961) investigou a interação entre duas espécies de mexilhão, delimitando a influência da interação em suas distribuições e encontrando um padrão que pode elucidar os resultados obtidos pelo presente trabalho. Não é simples demonstrar que uma comunidade é estruturada por competição (Hutchinson, 1957). Contudo, Connell

(1961) mostrou que a distribuição de uma espécie tolerante à exposição ao ar estava condicionada principalmente à presença de uma segunda espécie competidora, mais abundante e de crescimento mais rápido. Onde a espécie competidora ocorria (especialmente em faixas inferiores da região entremarés), a espécie tolerante era eliminada. A espécie tolerante ficava restrita a faixas superiores da região entremarés (cujo grau de exposição ao ar não era tolerado pela espécie competidora), estendendo sua distribuição a faixas mais inferiores somente quando a espécie competidora encontrava-se ausente.

O padrão encontrado por Connell (1961) pode estar ocorrendo no costão rochoso estudado neste trabalho, com algumas espécies tolerantes ficando restritas ao mediolitoral superior e as espécies competidoras restringindo-se ao mediolitoral inferior. Os limites superiores de distribuição de organismos da zona entremarés são determinados especialmente por fatores físicos, dado que a competição por espaço é menor em zonas superiores (Connell, 1961; Schonbeck & Norton, 1978). Em faixas mais inferiores da região entremarés, embora os fatores abióticos também influenciem a distribuição dos organismos, a comunidade é estruturada principalmente por fatores bióticos, como a competição interespecífica por espaço (Knox, 1954; Edean et al., 1956; Connell, 1961). O padrão de substituição de espécies constatado por este trabalho pode ser reflexo dessa intensa competição por espaço na zona mediolitoral. Espécies competidoras excluem por completo as espécies tolerantes à dessecação das regiões mais inferiores do mediolitoral. Por outro lado, essas espécies competidoras não conseguem estender sua zona de ocorrência a faixas superiores do mediolitoral, o que permite o estabelecimento de espécies tolerantes nesses locais e promove o processo de substituição de espécies.

Outra possibilidade que pode explicar o alto índice de substituição de espécies no costão rochoso estudado é que a periodicidade das perturbações provocadas pelas ondas promove aberturas de clareiras, permitindo contínuos processos de recolonização (Connell, 1978) e aumentando a diversidade de espécies (Sousa, 1984). O aumento na frequência de eventos de recolonização pode aumentar as ocorrências de substituição ao longo do costão rochoso, dado que a colonização depende da chegada de novos organismos ao ambiente disponível. Dois sítios próximos podem distinguir-se quanto à presença de uma espécie simplesmente porque a chegada da espécie ao local não coincidiu com oportunidades de colonização nos dois sítios, um deles encontrava-se disponível e o outro não.

Como a dispersão dos organismos pode ocorrer de forma aleatória, a chegada deles a determinados sítios também apresenta um componente aleatório.

REFERÊNCIAS

- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19:134–143.
- Castro, P. & M.E. Huber. 2000. *Marine biology*. McGraw-Hill Companies, Estados Unidos.
- Connell, J.H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42:710-723.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*, 199:1302-1310.
- Daly, H.V.; J.T. Doyen & P.R. Ehrlich. 1978. *Introduction to insect biology and diversity*. Von Hoffmann Press, Estados Unidos.
- Endean, R.; R. Kenny & W. Stephenson. 1956. The ecology and distribution of intertidal organisms on the rocky shores of the Queensland mainland. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 7:88-146.
- Frey, G. 2011. Variação na riqueza de espécies entre e dentro de zonas em ambiente costão rochoso. Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado, P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Harrison, S.; S.J. Ross & J.H. Lawton. 1992. Beta-diversity on geographic gradients in Britain. *Journal of Animal Ecology*, 61:151-158.
- Henriques, M.B. 2004. Resistência do mexilhão *Perna perna* (Linnaeus, 1758) proveniente de bancos naturais da Baixada Santista, a variações de temperatura, salinidade, tempo de exposição ao ar e determinação da incidência de parasitismo. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de São Paulo, Rio Claro, São Paulo.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22:415- 427.
- Knox, G.A. 1954. The intertidal flora and fauna of the Chatham Islands. *Nature*, 174:871-873.
- Levinton, J.S. 1995. *Marine biology: function, biodiversity and ecology*. Oxford University Press, New York.
- Schonbeck, M.W. & T.A. Norton. 1978. Factors controlling the upper limits of fucoid algae on the shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 31:303-313.
- Sousa, W.P. 1984. Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology*, 65:1918-1935.
- Townsend, C.R.; M. Begon & J.L. Harper. 2003. *Fundamentos em ecologia*. Artmed, Porto Alegre.
- Wang, Y.; Y. Bao; M. Yu; G. Xu & P. Ding. 2010. Nestedness for different reasons: the distributions of birds, lizards and small mammals on islands of an inundated lake. *Diversity and Distributions*, 16:862-873.

Orientação: Adriano Sanches Melo & Solimary García