



Efeitos assimétricos da predação entre duas espécies de artrópodes

Bruno Sano, Diana Bertuol Garcia, Lucas Marino Vivot & Rafael dos Santos Henrique

RESUMO: O resultado de interações tróficas como predação pode depender das características fenotípicas dos indivíduos envolvidos. Essas características influenciam os custos e benefícios dessas interações. Estudamos como o tamanho relativo dos indivíduos determina o resultado da interação entre dois predadores do mesmo nível trófico, *Allocosa* sp. (Araneae: Lycosidae) e *Labidura xanthopus* (Dermaptera: Labiduridae), que se predam mutuamente. Avaliamos a hipótese de que o sucesso da predação aumenta com o tamanho relativo dos indivíduos. Pareamos indivíduos das duas espécies em arenas experimentais e registramos o resultado das interações. Os indivíduos de *L. xanthopus* predaram mais frequentemente os de *Allocosa* sp., predando inclusive indivíduos com maior massa relativa. Essa interação assimétrica provavelmente favorece indivíduos de *L. xanthopus*, devido ao seu comportamento mais ativo de forrageamento. Avaliar as implicações ecológicas da predação intra-guilda é fundamental para compreender os efeitos dessa interação assimétrica na demografia das populações das duas espécies.

PALAVRAS-CHAVE: Dermaptera, forrageamento ótimo, interação presa-predador, Lycosidae, predação intra-guilda, tamanho corpóreo.

INTRODUÇÃO

A teoria do forrageamento ótimo propõe que os comportamentos de busca de alimento observados em organismos na natureza podem ser explicados pela tendência dos indivíduos em maximizar sua aquisição de energia e diminuir os custos associados (Begon et al., 2006). Em geral, esses custos estão relacionados ao tempo de procura e de manipulação de presas (MacArthur & Pianka, 1966; Barnard, 2004; Dugatkin, 2005). Em interações tróficas em que a presa pode causar dano ao predador, a aquisição de energia pode envolver um custo adicional para o predador, pois há possíveis danos físicos envolvidos na interação (Dugatkin, 2005).

A probabilidade de que a predação resulte em dano para o predador deve ser considerada no balanço entre benefícios e custos que determina o comportamento de predação do indivíduo (Brown, 2009). A predação de presas associadas a altas probabilidades de dano ao predador deve acontecer apenas quando o benefício que essa presa fornece em termos de energia é alto. Uma situação extrema de dano ao predador é a predação intra-guilda, na qual dois predadores que estão no mesmo nível trófico são capazes de consumir um ao outro (Denno & Lewis, 2009). Em casos de predação intra-guilda, o custo adicional relacionado ao dano é o risco de ser predado pela presa em potencial.

Características fenotípicas dos indivíduos envol-

vidos em interações tróficas influenciam tanto os custos e os benefícios da interação quanto o sucesso do forrageamento. No contexto de predação intra-guilda, o tamanho pode ser um indicativo da quantidade energética da presa (Barnard, 2004; Brose et al., 2006), porém, presas maiores podem representar riscos maiores de predação para o predador (Montserat et al., 2004; Brose et al., 2008). O objetivo deste trabalho foi investigar como o tamanho relativo de indivíduos de duas espécies de artrópodes que consomem uma à outra determina o resultado da interação de predação intra-guilda. Dado que indivíduos maiores devem conseguir subjugar indivíduos menores, nossa hipótese é que o indivíduo de maior tamanho terá maior probabilidade de sucesso na predação.

MATERIAL & MÉTODOS

MODELO DE ESTUDO

Realizamos o presente estudo na Reserva de Desenvolvimento Sustentável da Barra do Una, no litoral sul do estado de São Paulo. Ao longo da faixa de areia da praia da Barra do Una, existe um acúmulo de matéria orgânica e detritos que servem de habitat para artrópodes predadores, incluindo tesourinhas da espécie *Labidura xanthopus* (Dermaptera: Labiduridae) e aranhas do gênero

Allocosa (Araneae: Lycosidae). Indivíduos dessas duas espécies possuem hábitos majoritariamente noturnos, ocorrem em dunas de restinga (Ulian, 2012) e, ocasionalmente, podem predar uns aos outros. Utilizamos indivíduos dessas duas espécies como modelo de estudo.

COLETA DE DADOS

Para investigar experimentalmente como o tamanho relativo de predadores influencia o sucesso de captura, coletamos indivíduos de *L. xanthopus* e *Allocosa* sp. à noite, entre os detritos acumulados na praia e colocamos cada um deles em um recipiente separado. Procuramos coletar indivíduos com a maior variação possível de tamanho. No laboratório, determinamos suas massas com uma balança digital de precisão (0,001 g). Montamos arenas experimentais com recipientes de plástico de 10 cm de diâmetro e uma pequena quantidade de areia da praia no fundo. Pareamos aleatoriamente um indivíduo de *L. xanthopus* e um de *Allocosa* sp. na arena e fechamos o recipiente para evitar a fuga dos indivíduos (Figura 1a). Deixamos parte dos recipientes à noite e parte de dia, todos por um período de 5-6 h. Ao final do experimento, registramos se *L. xanthopus* predou *Allocosa* sp., se *Allocosa* sp. predou *L. xanthopus* ou se não ocorreu predação.

Para testar se a probabilidade de ocorrer predação estava relacionada com a diferença absoluta de massa entre os indivíduos pareados, relacionamos a probabilidade de ocorrer predação em pareamentos de *L. xanthopus* e *Allocosa* sp. com o módulo da diferença entre massas de *L. xanthopus* e *Allocosa* sp. usando uma regressão logística (Anexo 1). Para as demais análises, excluímos os casos em que nenhuma predação ocorreu.

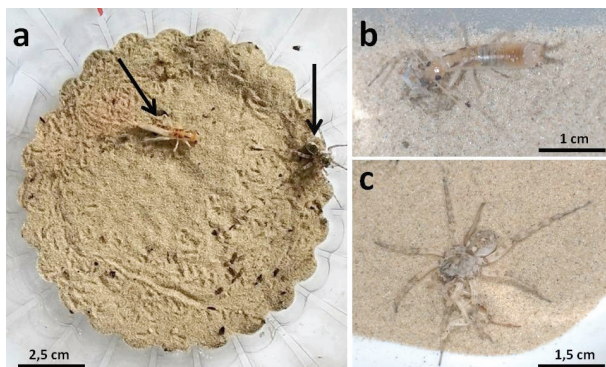


Figura 1. (a) Arena experimental com pareamento de indivíduos de *Labidura xanthopus* (à esquerda) e *Allocosa* sp. (à direita). As setas indicam os indivíduos. (b) Predação de *Allocosa* sp. por *L. xanthopus* na arena experimental. (c) Predação de *L. xanthopus* por *Allocosa* sp.

Análise de dados Calculamos a razão entre a massa dos indivíduos de *L. xanthopus* e de *Allocosa* sp. para cada pareamento, obtendo assim uma medida da massa relativa dos indivíduos pareados. O resultado da predação foi registrado como uma variável categórica, sendo que 0 representava a predação de *L. xanthopus* por *Allocosa* sp. e 1 representava que *L. xanthopus* predou *Allocosa* sp. Utilizamos um teste de regressão logística para inferir a relação entre a probabilidade de *L. xanthopus* predar *Allocosa* sp. em função da massa relativa de *L. xanthopus*. Antes da análise, transformamos a variável preditora usando o logaritmo natural a fim de reduzir a dispersão dos dados. Nossa previsão era que a probabilidade dos indivíduos de *L. xanthopus* predarem os indivíduos de *Allocosa* sp. aumentaria com o aumento da razão entre as massas de indivíduos de *L. xanthopus* e *Allocosa* sp. Portanto, nossa expectativa era que o coeficiente de inclinação da regressão seria positivo e diferente de zero. Fizemos um teste de significância considerando um cenário nulo em que a probabilidade de *L. xanthopus* predar ou ser predada por *Allocosa* sp. é a mesma para todas as razões de massas encontradas. Simulamos esse cenário nulo por meio de aleatorizações dos resultados observados. Recalculamos a inclinação da regressão para cada uma das simulações e comparamos o valor observado com a distribuição de valores de inclinação obtidos sob a hipótese nula (10.000 permutações, $\alpha = 0,05$). Todas as análises estatísticas foram realizadas no ambiente de programação R 3.1.3 (R Core Team, 2015).

RESULTADOS

As massas dos indivíduos de *L. xanthopus* variaram entre 0,027 e 0,236 g ($N = 71$) e as massas dos indivíduos de *Allocosa* sp. variaram entre 0,010 e 0,278 g ($N = 58$). Realizamos 71 pareamentos entre indivíduos das duas espécies, dos quais 13 foram com indivíduos de *Allocosa* sp. que já haviam realizado um pareamento anterior, mas cujo resultado havia sido ausência de predação. Em todos os pareamentos, observamos comportamento de ataque de indivíduos de *L. xanthopus*, que utilizavam o fórceps para atacar os indivíduos de *Allocosa* sp. Em poucos casos, observamos indivíduos de *Allocosa* sp. atacando indivíduos de *L. xanthopus*. Na maioria dos pareamentos, observamos comportamento de fuga de indivíduos de *Allocosa* sp., enquanto que em alguns casos, os indivíduos de *Allocosa* sp. pareceram indiferentes ao ataque de *L. xanthopus*.

Não houve predação por parte de nenhum dos indivíduos em 34 pareamentos e a probabilidade desses eventos não teve relação com a diferença absoluta de massa entre os indivíduos pareados (Anexo 1). Nos outros 37 pareamentos em que ocorreu predação, 31 resultaram em predação de *Allocosa* sp. por *L. xanthopus* (Figura 1b) e seis em predação de *L. xanthopus* por *Allocosa* sp. (Figura 1c). A amplitude de razão de massas em que os indivíduos de *L. xanthopus* predaram indivíduos de *Allocosa* sp. foi maior do que a amplitude em que indivíduos de *Allocosa* sp. predaram indivíduos de *L. xanthopus* (Figura 2).

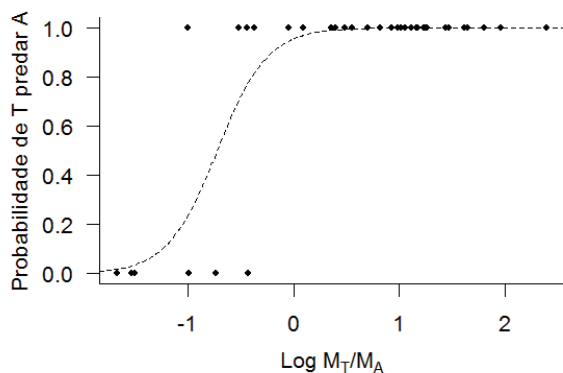


Figura 2. Probabilidade de *Labidura xanthopus* (T) preda *Allocosa* sp. (A) em função do logaritmo da razão entre massas de *L. xanthopus* (M_T) e *Allocosa* (M_A). Os pontos representam as observações de predação para pareamentos em que: (0) = *Allocosa* sp. predou *L. xanthopus*; e (1) = *L. xanthopus* predou *Allocosa* sp. A linha pontilhada representa o modelo de regressão logística que melhor se ajustou aos dados.

O coeficiente de inclinação da regressão logística que descreve o aumento na probabilidade de *L. xanthopus* preda *Allocosa* sp. em função do aumento no logaritmo da razão entre as massas de *L. xanthopus* e de *Allocosa* sp. foi de 4,228 ($p < 0,001$; Figura 2). Somente quando a massa dos indivíduos de *Allocosa* sp. foi igual ou maior do que o dobro da massa dos indivíduos de *L. xanthopus*, a probabilidade de *Allocosa* sp. preda *L. xanthopus* foi maior que a do resultado oposto. Consequentemente, a probabilidade de predação por *L. xanthopus* foi maior quando a massa dos indivíduos era pelo menos metade da massa dos indivíduos de *Allocosa* sp.

DISCUSSÃO

Neste estudo, usamos uma abordagem experimental para testar a hipótese que o indivíduo de maior tamanho terá maior probabilidade de sucesso em uma interação de predação entre dois predadores do mesmo nível trófico. Encontramos evidências

que o resultado da interação entre indivíduos de tesourinhas (*L. xanthopus*) e aranhas (*Allocosa* sp.) é assimétrica. Os indivíduos de *L. xanthopus* predaram mais frequentemente os indivíduos de *Allocosa* sp., predando inclusive indivíduos com maior massa relativa. Somente quando a massa de *L. xanthopus* era menor que a metade da massa de *Allocosa* sp. houve predação de *L. xanthopus* por *Allocosa* sp. Portanto, o tamanho relativo de indivíduos parece determinar o resultado da interação.

Como observamos durante o experimento, os indivíduos de *L. xanthopus* foram mais ativos que os de *Allocosa* sp., utilizando o fórceps durante os ataques nas interações de predação. Em contrapartida, na maioria das vezes, os indivíduos de *Allocosa* sp. somente se moviam quando eram atacadas por indivíduos de *L. xanthopus*. Esse comportamento é consistente com o forrageamento do tipo emboscada presente nas aranhas da família Lycosidae, que permanecem estacionárias à espera de presas (Brescovit et al., 2004 apud Romero & Vasconcellos-Neto, 2007; Vieira et al., 2007). Essas diferenças no padrão de atividade provavelmente favoreceram indivíduos de *L. xanthopus* quando foram pareados com indivíduos de *Allocosa* sp. Sendo assim, a interação assimétrica observada poderia ser explicada pelas diferenças comportamentais dos organismos envolvidos.

Observamos que indivíduos de *L. xanthopus* conseguem preda um amplo espectro de tamanhos de indivíduos de *Allocosa* sp. Considerando apenas a interação entre essas duas espécies, o custo associado ao risco de ser predado seria baixo em grande parte do ciclo de vida de *L. xanthopus*. O custo da interação de predação seria alto para *L. xanthopus* apenas nas fases iniciais da vida, em que indivíduos jovens têm maior chance de se deparar com indivíduos de *Allocosa* sp. muito maiores que eles. Por outro lado, para *Allocosa* sp., o custo associado ao risco de ser predado seria alto por quase toda a vida do indivíduo e poderia ultrapassar os benefícios energéticos da ingestão da presa. Nossas previsões, portanto, são que, na natureza, indivíduos de *Allocosa* sp. invistam menos na predação de *L. xanthopus*, ao passo que o investimento em predação de indivíduos de *Allocosa* sp. por *L. xanthopus* seja mais freqüente, podendo ocorrer mesmo quando um indivíduo de *L. xanthopus* é pequeno em relação a *Allocosa* sp. Esse cenário difere do que ocorre em outros casos de predação intra-guilda, em que as duas espécies de predadores se predam com igual frequência, preferindo indivíduos menores e mais jovens como presas (Polis et al., 1989 apud Montserat et al., 2004).

Não existem informações sobre a frequência de ocorrência da interação de predação entre *L. xanthopus* e *Allocosa* sp. na natureza. Supondo que essa interação ocorra frequentemente e sabendo que a predação pode diminuir a abundância de presas (Denno & Lewis, 2009), uma implicação da assimetria que observamos no nosso experimento seria que o efeito da interação sobre a taxa de mortalidade é maior na população de *Allocosa* sp. do que na população de *L. xanthopus*. Além disso, como observamos que apenas indivíduos maiores de *Allocosa* sp. estavam livres da predação e apenas indivíduos pequenos de *L. xanthopus* eram predados, essas pressões seriam heterogêneas dentro das populações, variando com a fase de desenvolvimento. Nas fases iniciais do desenvolvimento de *Allocosa* sp., a interação com *L. xanthopus* poderia se assemelhar mais a uma situação de regulação de mesopredador, em que *L. xanthopus* seria um predador de topo que se alimenta tanto de presas quanto de outro predador de um nível trófico abaixo, mas sem ser predado por ele (Denno & Lewis, 2009). Já em fases mais tardias do desenvolvimento de *Allocosa* sp., esta espécie pode preda indivíduos de *L. xanthopus* menores e mais jovens, possivelmente invertendo o sentido da pressão de predação. Portanto, os efeitos demográficos de interações de predação intra-guilda podem ser complexos e variáveis dependendo das fases de desenvolvimento dos indivíduos. Montserrat et al. (2004), por exemplo, encontraram em um estudo experimental que duas espécies de ácaros predadores podem excluir-se ou coexistir dependendo das densidades iniciais e da estrutura etária das populações, demonstrando a complexidade deste tipo de interação.

As possíveis pressões de predação resultantes da assimetria encontrada no nosso sistema de estudo poderiam ser heterogêneas também para os sexos, dado que tanto *Allocosa* sp. quanto *L. xanthopus* apresentam dimorfismo sexual, adicionando mais um nível de complexidade à interação. Por exemplo, machos nas espécies do gênero *Allocosa* são maiores que as fêmeas (Aisenberg et al., 2010) e, por isso, seriam menos predados por *L. xanthopus*. Portanto, a pressão de predação de *L. xanthopus* em *Allocosa* sp. também seria maior em fêmeas.

Concluimos que a interação de predação entre *L. xanthopus* e *Allocosa* sp. é assimétrica, com maior efeito de *L. xanthopus* sobre *Allocosa* sp. Esse sistema parece ser promissor para avaliar as implicações ecológicas da predação intra-guilda, pois a assimetria no sucesso de predação pode nos ajudar a entender como diferenças comportamentais influenciam o balanço entre custos e benefi-

cios associados ao comportamento de forrageio. Além disso, estudos sobre esse sistema em campo poderiam ajudar a elucidar as conseqüências da predação intra-guilda para populações naturais.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Mathias pela orientação, ajuda com a coleta de dados, análise estatística e estruturação do manuscrito, ao Diogo pela ajuda com a análise estatística e a todos os colegas que ajudaram com a coleta dos indivíduos.

REFERÊNCIAS

- Aisenberg, A.; F.G. Costa; M. González ; R. Postiglioni & F. Pérez-Miles. 2010. Sexual dimorphism in chelicerae, forelegs and palpal traits in two burrowing wolf spiders (Araneae: Lycosidae) with sex-role reversal. *Journal of Natural History*, 44:1189-1202.
- Barnard, C.J. 2004. *Animal behavior: mechanism, development, function, and evolution*. Pearson Prentice Hall, Harlow.
- Begon, M.; C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, New York.
- Briggs, D. & S.M. Walters. 1997. *Plant variation and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brose, U.; T. Jonsson; E.L. Berlow; P. Warren; C. Banasek-Richter; L.F. Bersier; J.L. Blanchard; T. Brey; S.R. Carpenter; M.F.C. Blandener; L. Cushing; H.A. Dawah; T. Dell; F. Edwards; S. Harper-Smith; U. Jacob; M.E. Ledger; N.D. Matinez; J. Memmott; K. Mintenbeck; J.K. Pinengar; B.C. Rall; T.S. Rayner; D.C. Reuman; L. Ruess; W. Ulrich; R. Williams; G. Woodward & J.E. Cohen. 2006. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology*, 87:2411-2417.
- Brose, U.; R.B. Ehnes; B.C. Rall; O. Vucic-Pestic; E.L. Berlow & S. Scheu. 2008. Foraging theory predicts predator-prey energy fluxes. *Journal of Animal Ecology*, 77:1072-1078.
- Brown, J.S. 2009. Foraging behavior, pp. 51-58. Em: *The Princeton guide to ecology* (S.A. Levin, ed.). Princeton University Press, Princeton.
- Denno, R.F & D. Lewis. 2009. Predator-prey interactions, pp. 202-212. Em: *The Princeton guide to ecology* (S.A. Levin, ed.). Princeton University Press, Princeton.

- Dugatkin, L.A. 2005. Principles of animal behavior. W.W. Norton & Company, New York.
- MacArthur, R.H. & E.R. Pianka. 1966. On optical use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 916:603-609.
- Montserat, M.; S. Magalhães; M.W. Sabelis; A.M. de Roos & A. Janssen. 2004. Invasion success in communities with reciprocal intraguild predation depends on the stage structure of the resident population. *Oikos*, 121:67-76.
- R Development Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
- Romero, G.Q. & J. Vasconcellos-Neto. 2007. Interações bióticas entre plantas, herbívoros e aranhas, pp. 277-300. Em: *Ecologia e comportamento de aranhas* (M.O. Gonzaga; A.J. Santos & H.F. Japyassu, eds.). Interciência, Rio de Janeiro.
- Ulian, C.M.V. 2012. Existe efeito indireto não-letal de tesourinhas em aranhas?. 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.
- Vieira, C.; H.F. Japyassú; A.J. Santos & M.O. Gonzaga. 2007. Teias e forrageamento, pp. 45-66. Em: *Ecologia e comportamento de aranhas* (Gonzaga, M.O.; A.J. Santos & H.F. Japyassu, eds.). Interciência, Rio de Janeiro.

Orientação: Mathias M. Pires