



Anêmonas na borda de agrupamentos investem mais em defesa contra dessecação

Lygia Aguiar Del Matto

RESUMO: Os custos e benefícios da vida em grupo dependem da posição ocupada pelos indivíduos nos agrupamentos. Em espécies sésseis, indivíduos na borda dos agrupamentos podem estar sujeitos a maior risco de predação ou dessecação. A anêmona *Anthopleura krebsi* ocorre em agrupamentos no mesolitoral de costões rochosos e adere conchas à superfície corporal, podendo assim evitar a perda d'água na maré baixa. Neste trabalho, testei se indivíduos na borda dos agrupamentos, onde o risco de dessecação é maior, investem mais em defesas contra dessecação do que indivíduos no centro dos agrupamentos. Amostrei indivíduos na borda e no centro de agrupamentos e comparei a área de cobertura das conchas aderidas a eles. Indivíduos da borda tiveram maior área de conchas. A utilização de mais conchas para cobrir o corpo pode diminuir a evapotranspiração das anêmonas na borda dos agrupamentos, conferindo vantagens para indivíduos sob maior risco de dessecação.

PALAVRAS-CHAVE: *Anthopleura krebsi*, comportamento decorativo, plasticidade fenotípica, costão rochoso, vida em grupo.

INTRODUÇÃO

A vida em grupo provê diversos benefícios, tais como a diminuição do risco de predação pelo efeito de diluição e o maior sucesso no forrageio (Davies *et al.*, 2012). A formação de agrupamentos também pode diminuir sua superfície de contato com o ambiente, conservando a temperatura e a diminuindo o risco individual de dessecação (Krause & Huxton, 2002). As fêmeas da borboleta *Chlosyne lacinia*, por exemplo, depositam ovos agrupados e, em condições de baixa umidade, há maior sobrevivência dos ovos que estão em grupos maiores (Clark & Faeth, 1998). No entanto, os benefícios usufruídos pelos indivíduos muitas vezes dependem da posição que eles ocupam nos agrupamentos. Indivíduos em posições mais periféricas geralmente ficam mais expostos e podem ter maior risco de predação em relação aos indivíduos centrais (Davies *et al.*, 2012). Da mesma forma, indivíduos na periferia dos agrupamentos possuem maior superfície de contato com o ambiente e provavelmente gastam mais energia que os indivíduos no centro para conservar calor e correm maior risco de dessecação (Krause & Huxton, 2002).

Há alguns ambientes em que as condições abióticas são constantemente severas, como é o caso de zonas áridas ou frias, onde é comum animais se agruparem para evitarem perda de calor e/ou de água (Gilbert *et al.*, 2010). Por outro lado, há

ambientes em que as condições abióticas variam temporalmente, algumas vezes dentro da escala do dia. Esse é o caso de costões rochosos, onde a distribuição das espécies está sujeita à variação das marés (Raffaelli & Hawkins, 1999). Nos costões rochosos há zonas que permanecem submersas pela água constantemente (infralitoral), zonas que ficam submersas apenas quando a maré está alta (mesolitoral) e zonas que recebem apenas algumas gotas de água quando a maré está alta (supra-litoral) (Raffaelli & Hawkins, 1999). Ao longo dessa zonação, as espécies do mesolitoral são aquelas que usualmente enfrentam maior variação das condições abióticas, devendo ser capazes de sobreviver à submersão e também a situações de risco de dessecação por exposição ao ar (Raffaelli & Hawkins, 1999). As respostas comportamentais ao risco de dessecação variam entre as espécies e incluem, por exemplo, a seleção de micro-habitats com maior umidade, construção de tocas e formação de agrupamentos (Garrity, 1984).

Algumas espécies de anêmonas podem ser encontradas em costões rochosos, onde formam agregações que contêm até centenas de indivíduos (Shick, 1991). Anêmonas que ocorrem no mesolitoral podem ficar expostas ao ar e sujeitas ao risco de dessecação quando a maré está baixa (Shick, 1991). Como uma possível defesa contra o risco

de dessecação, indivíduos de algumas espécies aderem fragmentos de conchas em suas *verrucae*, protuberâncias na camada epitelial mais externa da coluna (Hart & Crowe, 1977). A coluna se retrai quando exposta ao ar durante a maré baixa e as conchas aderidas ao epitélio fazem com que o indivíduo fique menos exposto ao ar e à radiação solar (Figura 1; Hart & Crowe, 1977). Portanto, indivíduos que conseguem cobrir de conchas grande parte de sua superfície em contato com o ar devem estar menos sujeitos à dessecação. Adicionalmente, como as anêmonas de costão usualmente formam agrupamentos, indivíduos estabelecidos no centro provavelmente estão menos sujeitos à dessecação, pois possuem menor superfície de contato com o ar. Por estarem rodeados de coespecíficos, indivíduos centrais também possuem menor temperatura que os indivíduos da borda, reduzindo assim a perda de água por evapotranspiração (Bingham *et al.*, 2011).

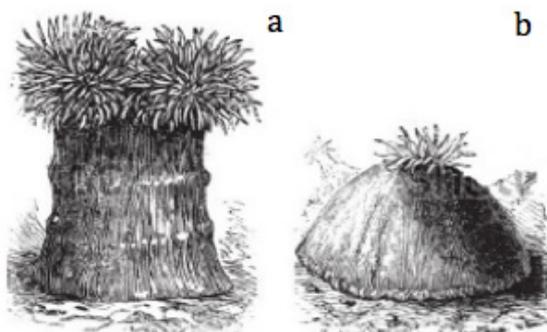


Figura 1. Representações esquemáticas de: (a) uma anêmona com a coluna relaxada e tentáculos expostos e (b) uma anêmona com a coluna contraída e tentáculos retraídos (extraído de Ruppert & Barnes, 1996). Na espécie estudada, *Anthopleura krebbsi*, a parte do corpo que fica exposta após a contração da coluna e dos tentáculos possui fragmentos de conchas que minimizam a perda d'água quando o indivíduo está exposto ao ar durante a maré baixa.

O objetivo deste trabalho foi responder a pergunta: como a posição dos indivíduos dentro de agrupamentos da anêmona *Anthopleura krebbsi* influencia seu investimento em defesas contra dessecação? Minha hipótese é que indivíduos na borda dos agrupamentos, que possivelmente enfrentam maior risco de dessecação, investirão mais em defesas contra dessecação do que indivíduos em posições mais favorecidas no centro dos agrupamentos.

MATERIAL & MÉTODOS

Local de estudo e coleta de dados

Realizei as coletas em um costão rochoso na praia do Guaraú (24°22'1,42"S, 47°0'32,46"O), no mu-

nício de Peruíbe, São Paulo. A distribuição e a conformação das rochas no mesolitoral do costão estudado permite a formação de poças de maré, onde coletei indivíduos de *A. krebbsi* durante períodos de maré baixa. Considerei como região "alta" a porção superior do mesolitoral, onde era possível observar uma divisão clara entre a presença de mexilhões e cracas, que marcam o limite inferior do supralitoral (ver Tait & Dipper, 1998). Considerei como região "baixa" a porção inferior do mesolitoral, onde havia constante entrada e saída de água das ondas e era possível observar a presença de algumas algas.

Fotografei todas as poças amostradas usando uma régua como escala para posterior determinação da área e densidade dos agrupamentos de *A. krebbsi*. Tanto na região "baixa" quanto na região "alta", coletei dois indivíduos de cada agrupamento: um no centro e outro na borda. Para coletar os indivíduos da borda, aproximei a área do agrupamento a uma elipse e sorteie um indivíduo de uma das quatro extremidades dos diâmetros maior e menor do agrupamento. Ao todo, coletei pares de indivíduos no centro e na borda de 20 agrupamentos, sendo 10 na região "alta" e 10 na região "baixa" do mesolitoral.

Em laboratório, utilizei um paquímetro para medir o diâmetro maior e o diâmetro menor do disco oral das anêmonas. Com essas medidas, calculei a área do disco oral, aproximando seu formato ao de uma elipse usando a fórmula:

$$\text{Área} = \frac{\text{diâmetro maior}}{2} \times \frac{\text{diâmetro menor}}{2} \times \pi$$

. A área do disco oral é uma aproximação da área da anêmona que fica exposta quando o indivíduo se contrai no substrato (Shick, 1997). Em seguida, removi todos os fragmentos de conchas que estavam presos à coluna dos indivíduos. Fotografei todos os fragmentos presos em cada indivíduo usando uma régua como escala. Por fim, medi a área total dos fragmentos de conchas por anêmona utilizando o programa *ImageJ* (Rasband, 1997). Considerei a área total dos fragmentos de conchas como variável operacional para o investimento em defesa contra dessecação.

Análises estatísticas

A intensidade de competição por fragmentos de conchas entre indivíduos dos agrupamentos pode ser diferente entre as regiões "alta" e "baixa" do mesolitoral, pois a quantidade de conchas disponíveis e a densidade de indivíduos nestas duas regiões pode variar. Como a região "alta" fica menos tempo submersa, seria esperado que nesta região chegassem menos conchas. Portanto, as conchas

seriam um recurso limitante na região “alta”, podendo causar competição entre os indivíduos. Por outro lado, a região “baixa” parece ter maior densidade de indivíduos de *A. krebsi*. Mesmo que o aporte de fragmentos de conchas seja maior na região “baixa”, o maior adensamento poderia levar a uma maior competição entre os indivíduos.

Para investigar se deveria tratar as regiões “alta” e “baixa” do mesolitoral como ambientes distintos nas análises que descreverei a seguir, primeiro comparei as retas de regressão entre a área média das conchas aderidas aos indivíduos e a densidade dos agrupamentos em cada região. A inclinação das retas indica a influência da densidade de anêmonas sobre a área de conchas que elas possuem. O intercepto das retas, por sua vez, indica onde a influência da densidade é maior, portanto, onde há maior competição por fragmentos de conchas.

Para testar se a diferença entre as inclinações das retas de regressão era diferente do esperado ao acaso, permutei os valores das áreas das conchas 5.000 vezes entre as duas regiões. Se o valor das diferenças entre a inclinação das retas no cenário nulo fosse maior ou menor que o valor observado em menos de 5% das vezes, a hipótese nula seria refutada. Para testar se a diferença entre os interceptos das retas de regressão era diferente do esperado ao acaso, também permutei os valores das áreas das conchas 5.000 vezes entre as duas regiões. Se o valor das diferenças entre os interceptos das retas no cenário nulo fosse maior ou menor que o valor observado em menos de 5% das vezes, a hipótese nula seria refutada.

Encontrei que a inclinação das retas de regressão entre a área das conchas por indivíduo e a densidade de anêmonas não diferiu para as regiões “alta” e “baixa” (diferença de inclinação = -46,226, $p = 0,374$). O intercepto das retas também não diferiu entre as regiões “alta” e “baixa” (diferença de interceptos = 0,232, $p = 0,997$). Dessa forma, o aporte de fragmentos de conchas ou a intensidade de competição por estes fragmentos não parecem ser diferentes entre os agrupamentos das regiões “alta” e “baixa” do mesolitoral. Com base nesse resultado, juntei as poças de maré de ambas as regiões para testar a previsão de que indivíduos na borda dos agrupamentos teriam maior área de concha em função de seu tamanho do que indivíduos no centro dos agrupamentos.

Para testar minha previsão comparei os interceptos e as inclinações das retas de regressão entre área do disco oral e área das conchas para indivíduos da borda e do centro. Esperava que as retas possuísem a mesma inclinação, mas interceptos diferentes. A inclinação das retas indica a influência da área do disco oral sobre a área de conchas e o intercepto indica onde a área de conchas é maior para um mesmo tamanho de disco oral. Para testar se a diferença entre as inclinações das retas de regressão seria diferente do esperado ao acaso, permutei os valores das áreas das conchas 5.000 vezes entre os indivíduos da borda. Se o valor das diferenças entre a inclinação das retas no cenário nulo fosse maior ou menor que o valor observado em menos de 5% das vezes, a hipótese nula seria refutada. Por fim, para testar se a diferença entre os interceptos das retas de regressão seria diferente do esperado ao acaso, também permutei os valores das áreas das conchas 5.000 vezes entre os indivíduos da borda e do centro. Se o valor das diferenças entre os interceptos das retas no cenário nulo fosse maior que o valor observado em menos de 5% das vezes, a hipótese nula seria refutada.

Realizei todas as análises descritas acima utilizando os pacotes *Rsampling* (Prado *et al.*, 2016) e *shiny* (Chang *et al.*, 2015) do programa R (R Core Team, 2016).

RESULTADOS

A média (\pm desvio-padrão) da área das conchas para os indivíduos da borda foi de $36,97 \pm 49,66$ mm². Para os indivíduos do centro, a média de área das conchas foi de $37,40 \pm 45,47$ mm². A reta de regressão da área do disco oral e da área das conchas para os indivíduos da borda teve inclinação igual a 0,77 e intercepto de 4,55. A reta de regressão da área do disco oral e da área das conchas para os indivíduos do centro teve inclinação igual a 0,92 e intercepto de -17,12. Não houve diferença na inclinação entre as retas da área das conchas pela área do disco oral entre indivíduos da borda e do centro dos agrupamentos (diferença entre as inclinações = -0,148, $p = 0,609$; Figura 2). No entanto, para um mesmo valor de área do disco oral, o valor da área das conchas foi consistentemente maior para os indivíduos da borda, pois o intercepto da reta para os indivíduos da borda foi diferente do intercepto para os indivíduos do centro (diferença entre os interceptos = 17,039, $p = 0,042$; Figura 2).

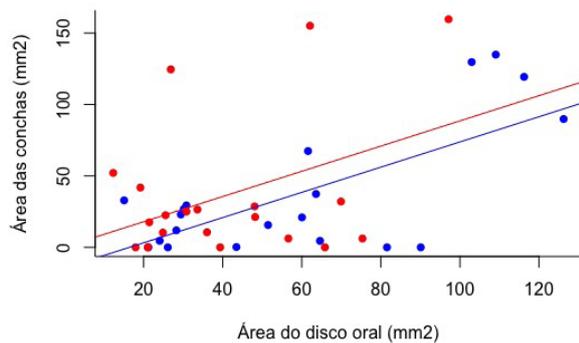


Figura 2. Regressão entre a área das conchas aderidas à coluna e a área do disco oral de indivíduos da anêmona *Anthopleura krebbsi*. Os pontos vermelhos correspondem aos indivíduos na borda dos agrupamentos e os pontos azuis correspondem aos indivíduos no centro dos agrupamentos. As retas representam a relação predita para área do disco oral e área das conchas em indivíduos na borda (em vermelho) e no centro (azul) dos agrupamentos.

DISCUSSÃO

A área das conchas aderidas aos indivíduos de *A. krebbsi* na borda dos agrupamentos foi maior do que a dos indivíduos do centro. Essa diferença entre indivíduos da borda e do centro está possivelmente associada ao maior risco de dessecação ao qual devem estar sujeitos os indivíduos da borda dos agrupamentos. O padrão observado, no entanto, também poderia estar relacionado a diferenças geneticamente determinadas entre indivíduos que ocupam o centro e a borda dos agrupamentos. Entretanto, é comum que anêmonas agrupadas sejam clones de um ou poucos indivíduos que se estabeleceram primeiro (Shick, 1991). Dessa forma, seria esperado que todos os indivíduos de um agrupamento possuam os mesmos genes e que diferenças fenotípicas ocorram devido a variações nas condições ambientais. Considerando, portanto, que agrupamentos de *A. krebbsi* são formados majoritariamente por clones, a diferença da área das conchas aderidas pode ser atribuída principalmente à plasticidade fenotípica em resposta a variações nas condições ambientais dentro das poças.

Assim como *A. krebbsi*, indivíduos de outras espécies de animais também aderem materiais ao seu corpo (Ruxton & Stevens, 2015). Ninfas do reduvídeo *Mepraia spinolai*, por exemplo, aderem grãos de sujeira e areia em seu corpo (Ramírez *et al.*, 2013). Esse comportamento, chamado de “comportamento decorativo”, parece estar associado principalmente à defesa contra predadores e parasitas em artrópodes (Berke *et al.*, 2006; Ruxton & Stevens,

2015). De fato, ninfas de *M. spinolai* com detritos aderidos tiveram maior probabilidade de sobrevivência do que indivíduos com o corpo totalmente exposto quando expostos a predadores (Ramírez *et al.*, 2013). O aumento na área das conchas para indivíduos da borda dos agrupamentos de *A. krebbsi* também poderia estar relacionado à diminuição do risco de predação, uma vez que indivíduos da borda de agrupamentos poderiam estar mais expostos a predadores, tais como estrelas-do-mar (Shick, 1997). No entanto, a utilização de conchas como defesa contra a predação parece pouco provável porque anêmonas já possuem defesas eficientes contra predadores, tais como as cnidas (Shick, 1997).

Hart & Crowe (1997) encontraram que a sobrevivência de indivíduos da anêmona *A. elegantissima* é significativamente maior quando os indivíduos possuem conchas aderidas a sua superfície. Os autores encontraram também que a perda de água por evapotranspiração é maior quando não há cobertura de conchas e os indivíduos têm sua superfície externa totalmente exposta. Assim, o mecanismo que promove a proteção contra dessecação ao aderir conchas é a diminuição da evapotranspiração pela diminuição da superfície de contato com o ar. Portanto, o investimento em aderir conchas à superfície do corpo parece ser bastante vantajoso para *A. elegantissima*. Os resultados obtidos neste estudo com *A. krebbsi* reforçam a importância da adesão de conchas como estratégia de defesa contra dessecação. Em condições naturais de campo, indivíduos em posições com maior risco a dessecação investiram mais na adesão de conchas em sua superfície, o que provavelmente diminui a evapotranspiração quando a poça de maré está seca.

O aumento na área das conchas em indivíduos da borda de agregações de *A. krebbsi* parece estar relacionado principalmente com o risco de dessecação. Entretanto, outros estudos relacionados ao risco de predação e à camuflagem podem ser feitos para compreender melhor os fatores que podem ter influenciado a evolução desse comportamento decorativo em anêmonas. Também seria interessante estudar os custos associados à adesão das conchas nas *verrucae* das anêmonas, pois é provável que elas produzam uma substância adesiva que mantém os fragmentos grudados (Hart & Crowe, 1977). Visto que indivíduos na borda investem mais no comportamento decorativo do que indivíduos no centro, é possível que indivíduos na borda possuam investimento reduzido em outras funções, como reprodução sexuada e produção de tentáculos para forrageio. Dessa forma, estudos

futuros poderiam testar a existência de demandas conflitantes entre o investimento em defesa contra dessecação e outras funções vitais para as anêmonas. Por fim, sabendo que as anêmonas preferem conchas maiores (Hart & Crowe, 1977), trabalhos futuros podem investigar possíveis diferenças de seletividade entre indivíduos no centro e na borda dos agrupamentos, uma vez que para os indivíduos na borda a necessidade de conchas melhores supostamente seria maior.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à Cirrose por me acompanhar na coleta de dados deste projeto, coletando anêmonas sob condições pouco seguras e depois medindo anêmonas que fizeram parte da minha amostra. Agradeço também ao Zé Pedro e ao Adrian que também ajudaram com a coleta de dados na maré baixa mais alta do Guarauá. Também agradeço ao Billy, ao Paulo Inácio, à Puh, à Diana e ao Murillo pela ajuda com a coleta, análise de dados e discussões que clarearam minhas ideias. Ao Glauco e à Letícia, agradeço pelas revisões do manuscrito que o fizeram melhorar bastante. Ademais, agradeço aos colegas do curso de campo que fizeram parte de meus projetos em grupo, Rodolfo, Iluminado, Mormaço, Luanne, Andrés e Adriana, pelas discussões, gráficos explicativos, cansaço compartilhado e aulas de espanhol. Da mesma forma, agradeço aos orientadores dos projetos em grupo, Laura, Letícia, Natcho, Puh, Diana, Monique, Adriana, Gustavo e Billy, por todas as dicas, críticas e havaianas de pau que recebemos nos manuscritos. Aos outros colegas do curso, agradeço pelo desespero compartilhado quando não era possível enxergar nenhum projeto individual no fim do túnel, pelas risadas, pelos chocolates e pelas opiniões sempre construtivas. Agradeço também à Rena por estar sempre nos filmando e se preocupando com o machucado na minha mão. Por fim, agradeço a todos os professores e monitores do curso por nunca terem hesitado em discutir e sanar minhas dúvidas e dos outros alunos, tentando sempre manter nosso brilho nos olhos. Também os agradeço por terem organizado muito bem este curso que contribuiu bastante para o meu aprendizado.

REFERÊNCIAS

- Bingham, B.L.; I. Freytes; M. Emery & J. Diamond. 2011. Aerial exposure and body temperature of the intertidal sea anemone *Anthopleura elegantissima*. *Invertebrate Biology*, 130:291-301.
- Berke, S.K.; M. Miller; S.A. Woodin. 2006. Modelling the energy-mortality trade-offs of invertebrate decorating behaviour. *Evolutionary Ecology Research*, 8:1409-1425.
- Chang, W.; J. Cheng; J.J. Allaire; Y. Xie & J. McPherson. 2015. *Shiny: Web Application Framework for R*. R package version 0.12.1. <https://CRAN.R-project.org/package=shiny>.
- Clark, B.R. & S.H. Faeth. 1998. The evolution of egg clustering in butterflies: a test of the egg desiccation hypothesis. *Evolutionary Ecology*, 12:543-552.
- Davies, N.B.; J.R. Krebs & S.A. West. 2012. *An introduction to behavioural ecology*. Wiley-Blackwell, Pondicherry.
- Garrity, S.D. 1984. Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology*, 65:559-574.
- Gilbert, C.; D. McCaffery; Y. Le Mahol; J.M. Martrette; S. Giroud; S. Blanc & A. Ancel. 2010. One for all and all for one: the energetic benefits of huddling in endotherms. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 85:545-569.
- Hart, C.E. & J.H. Crowe. 1997. The effect of attached gravel on survival of intertidal anemones. *Transactions of the American Microscopical Society*, 96:28-41.
- Krause, J. & G.D. Huxton. 2002. *Living in groups*. Oxford University Press, New York.
- Prado, P.; A. Chalom & A. Oliveira. 2016. *Rsampling: ports the workflow of "Resampling Stats"*. Add-in to R. R package version 0.1.1.
- R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raffaelli, D. & S.J. Hawkins. 1999. *Intertidal ecology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Ramírez, P.A.; A. González; C. Botto-Mahan. 2013. Masking behaviour by *Meptraia spinolai* (Hemiptera: Reduviidae): anti-predator defense and life-history trade-offs. *Journal of Insect Behaviour*, 26:592-602.
- Rasband, W.S. 1997. *ImageJ*. U.S. National Institute of Health, Bethesda, Maryland, USA. <http://imagej.nih.gov/ij>.
- Ruxton, G.D. & M. Stevens. 2015. The evolutionary ecology of decorating behaviour. *Biology Letters*, 11:20150325.
- Shick, J.M. 1991. *The functional biology of sea anemones*. Springer, Honk Kong.