



Influência do risco de predação sobre a eficiência de forrageamento de insetos semiaquáticos

Neliton Ricardo Freitas Lara

RESUMO: O risco de predação é um dos fatores determinantes do forrageamento, pois não detectar um predador durante a busca por alimento pode acarretar na morte do indivíduo. Gerrídeos são insetos semiaquáticos para os quais já foi reportada diminuição das taxas reprodutivas em função do aumento no risco de predação. Neste estudo, investiguei se o risco de predação também influencia negativamente a eficiência de forrageamento de gerrídeos. Comparei a frequência e o tempo de aproximação de indivíduos até presas em duas condições experimentais: com e sem risco de predação. Indivíduos detectaram a presa mais frequentemente na condição “controle” e demoraram mais tempo para se aproximar dela na condição “predação”. Concluo que indivíduos sob risco de predação têm menor eficiência de forrageamento. Futuros estudos poderiam (i) investigar se o risco de predação influencia a seleção de habitats por gerrídeos e (ii) quantificar consequências do risco de predação para a aptidão dos indivíduos.

PALAVRAS-CHAVE: comportamento de fuga, detecção de presas, forrageamento, Gerridae, efeitos indiretos.

INTRODUÇÃO

O risco de predação é um dos fatores determinantes do forrageamento (Urban & Richardson, 2015), pois a não detecção de um predador durante a busca por alimento pode acarretar na morte do indivíduo (Lima & Dill, 1990). Stankowich & Blumstein (2005) revisaram uma vasta quantidade de trabalhos sobre comportamentos defensivos e constataram que indivíduos envolvidos em atividades de forrageamento, reprodução ou disputa intraespecífica demoram mais a responder ao ataque de predadores do que indivíduos que não estão envolvidos nestas atividades. Em resposta à pressão seletiva imposta pelo risco de predação, vários organismos desenvolveram características comportamentais que evitam ou diminuem as probabilidades de serem detectados, atacados ou mortos por um predador durante as atividades de forrageio (Krebs & Davies, 1993; Werner & Peacor, 2003; Lind & Cresswell, 2005).

De forma geral, os comportamentos defensivos podem ser classificados como primários ou secundários (Edmunds, 1974). Defesas primárias são aquelas que diminuem as chances de encontro com predadores e incluem, por exemplo, a camuflagem e a seleção de locais protegidos para forrageio (e.g., Merilaita *et al.*, 2001). Defesas secundárias são aquelas que aumentam as chances de sobrevivência após o encontro com predadores e incluem, por exemplo, a tanatose e a fuga (e.g., Santos *et al.*, 2010). Algumas formas de defesas,

apesar de aumentarem as chances de sobrevivência dos indivíduos, também podem influenciar negativamente a obtenção de alimento ou mesmo de parceiros sexuais (Werner *et al.*, 1983). Nos casos em que a defesa implica na necessidade de deixar de obter temporariamente recursos alimentares, a exposição frequente ao risco de predação pode ter consequências de longo prazo, tais como a diminuição das taxas de crescimento dos juvenis ou da condição corporal dos adultos (Barry, 1994; Ylönen & Ronkainen, 1994; Chelini *et al.*, 2009). Assim, mesmo que o predador não ataque diretamente um indivíduo, os efeitos indiretos da sua presença podem ser tão relevantes para a aptidão das suas presas potenciais quanto seus efeitos diretos (Werner & Peacor, 2003; Preisser *et al.*, 2005).

Gerrídeos (Hemiptera: Gerridae) são insetos semiaquáticos predadores que forrageiam sobre a superfície de corpos de água lóticos e lênticos (Daly *et al.*, 1998). Indivíduos desse grupo geralmente possuem corpos esguios, pernas longas e olhos grandes e aguçados, que permitem que localizem e se movimente rapidamente tanto para capturar presas como para fugir de predadores (Borror & DeLong, 1969). Estudos prévios já reportaram que, quando sob risco de predação, gerrídeos diminuem as taxas de procura por parceiros, a frequência de acasalamento e a duração da cópula (Resh & Cardé, 2003). Até o momento, porém, não se sabe se a presença de predadores também tem implicações

sobre a eficiência de forrageamento dos indivíduos. Neste estudo, portanto, investiguei como o risco de predação pode influenciar a eficiência de forrageamento de gerrídeos. Minha hipótese é que indivíduos sob risco de predação tenham menor eficiência de forrageamento, pois a fuga do predador comprometeria não apenas a detecção da presa, mas também sua captura.

MATERIAL & MÉTODOS

Coleta e desenho experimental

Coletei ninfas de uma espécie não identificada de gerrídeo com uma rede de arrasto em um riacho localizado em uma mata alta de restinga (24°22'1,42"S, 47°18'32,46"O), no município de Peruíbe, São Paulo. Transporte as ninfas coletadas até o laboratório, onde as mantive coletivamente e sem alimento em bacias contendo água do riacho.

Construí seis estações experimentais que consistiram de bandejas plásticas (30 x 27 x 7 cm) contendo água. Em cada uma das bandejas, três laterais eram circundadas por paredes de papelão (30 cm de altura) a fim de evitar o estresse dos indivíduos observados durante o experimento descrito a seguir (Figura 1a). Realizei as observações dos indivíduos a partir da lateral não circundada pela parede de papelão, a uma distância de aproximadamente 1,5 m da estação (Figura 1a).

Coloquei um indivíduo por estação e deixei que aclimasse por 1 min. Após a aclimação, ofereci uma operária da abelha *Trigona* sp. (Meliponinae) para cada indivíduo. Lancei a abelha próximo ao ponto central da bandeja a partir de uma altura de 40 cm, simulando a queda de uma presa na superfície da água. Cronometrei o tempo que o indivíduo demorou para se aproximar da abelha. Toda vez que o indivíduo se aproximou da abelha antes de 120 s, considerei que a presa foi detectada. A aproximação foi considerada uma detecção apenas quando o gerrídeo se direcionou até a abelha e chegou a menos de 1 cm de distância dela. Caso o indivíduo não tenha se aproximado da abelha durante os 120 s de observação, considerei que a presa não foi detectada.

Quantifiquei a frequência e o tempo de detecção da presa sob duas condições experimentais. Na primeira delas ("controle"), o oferecimento da abelha dentro da bandeja não era precedido por perturbação externa. Na segunda delas ("predação"), o oferecimento da abelha dentro da bandeja era precedido por repetidas perturbações da superfície da água, que simulavam a ação de um predador. Realizei as perturbações na condição experimental "predador" usando uma ave de madeira colocada na ponta de uma haste com cerca

de 1,5 m de comprimento (Figura 1b). Segurando uma das extremidades da haste, fiz com que o bico da ave tocasse a superfície da água entre 9 e 11 vezes por um período de 30 s (Figura 1c). Como cada indivíduo foi submetido a ambas as condições experimentais, respeitei um intervalo mínimo de 10 min entre cada experimento a fim de evitar que o estresse da manipulação pudesse interferir nos resultados. Adicionalmente, defini a ordem de exposição dos indivíduos a cada uma das duas condições experimentais de forma aleatória a fim de evitar qualquer viés.

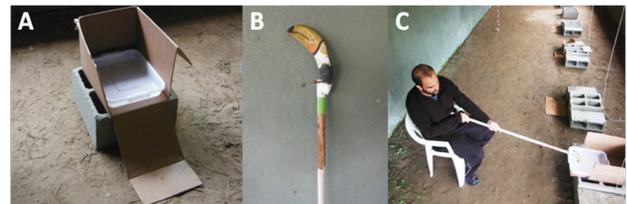


Figura 1. (A) Estação experimental, constituída de uma bandeja plástica com três laterais circundadas por paredes de papelão, utilizada para a observação dos gerrídeos. (B) Modelo de predador constituído de uma ave de madeira colocada na ponta de uma haste. (C) Perturbação na superfície da água simulando a ação de um predador.

Análise de dados

Realizei duas análises comparativas entre os grupos. Na primeira análise, determinei se os indivíduos detectavam ou não a presa no período de 120 s em cada uma das condições experimentais. Quando o indivíduo se aproximou da abelha, considerei que houve detecção da presa (1) e, quando o indivíduo não se aproximou da abelha, considerei que a presa não foi detectada (0). Fiz uma somatória dos eventos de detecção em cada uma das condições experimentais e calculei a diferença das somatórias entre as condições "controle" e "predação", que foi a minha estatística de interesse. Realizei um teste de significância no qual permutei 10.000 vezes os eventos de detecção de cada indivíduo entre as duas condições experimentais. Considerei que a diferença seria significativa se a proporção de permutações que gerassem um valor de diferença das somatórias entre as condições "controle" e "predação" igual ou maior ao observado no experimento fosse menor que 5% do total de permutações.

Na segunda análise, comparei o tempo até a detecção das presas em cada uma das condições experimentais. Nesse caso, considerei apenas os indivíduos que detectaram a abelha em ambas as condições experimentais antes de 120 s. Calculei a média dos intervalos de tempo que os indivíduos levaram para detectar a abelha em cada uma das condições experimentais. Em seguida, calculei a diferença das médias entre as condições "predação" e "controle", que foi a minha estatística de

interesse. Realizei um teste de significância no qual permutei 10.000 vezes o tempo de detecção de cada indivíduo entre as condições “predação” e “controle”. Considerei que a diferença seria significativa se a proporção de permutações que gerassem um valor de diferença das médias entre os grupos “predação” e “controle” igual ou maior ao observado no experimento fosse menor que 5% do total de permutações.

Realizei todas as análises nos programas R versão 3.3 (R Core Team, 2016) e *Rsampling-shiny* (Prado et al., 2016).

RESULTADOS

Analisei 32 indivíduos, dentre os quais 15 detectaram a presa nas duas condições experimentais em um período inferior a 120 s (Tabela 1). Os indivíduos detectaram a presa mais frequentemente na condição “controle” do que na condição “predação” ($p = 0,004$; Tabela 1). Dos 15 indivíduos que detectaram a presa nas duas condições experimentais, os da condição “predação” demoraram mais tempo para se aproximar da abelha (média \pm DP = $42,1 \pm 37,8$ s) do que os indivíduos da condição “controle” ($15,6 \pm 18,9$ s) ($p = 0,029$; Figura 2).

Tabela 1. Frequência com que indivíduos de uma espécie não identificada de gerrídeo detectaram ou não uma presa em duas condições experimentais: sem perturbação (“controle”) e com perturbação de um predador (“predação”).

Detecção da presa		Número de indivíduos
Controle	Predação	
Não	Não	4
Sim	Não	10
Não	Sim	3
Sim	Sim	15

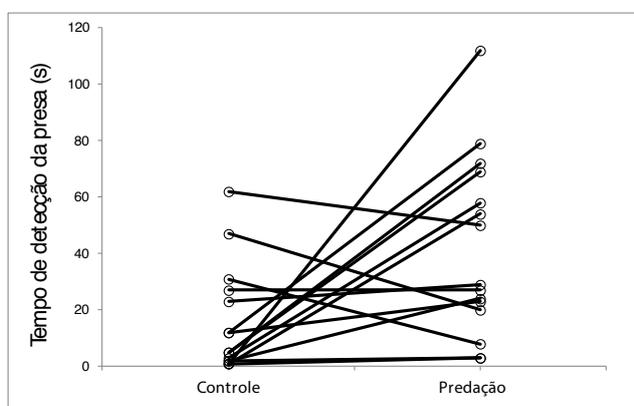


Figura 2. Tempo que os indivíduos de uma espécie não identificada de gerrídeo levaram para detectar

uma presa em duas condições experimentais: sem perturbação (“controle”) e com perturbação de um predador (“predação”). As linhas conectam observações de um mesmo indivíduo em cada uma das condições experimentais.

DISCUSSÃO

Neste estudo, investiguei como indivíduos de uma espécie não identificada de gerrídeo respondem ao risco de predação e corroborei a hipótese de que indivíduos sob risco de predação têm menor eficiência de forrageamento. Apesar de nem todos os indivíduos terem detectado a presa na ausência de risco de predação, a maioria dos indivíduos se saiu pior em detectar a presa quando em situação de risco de predação. Na presença de um predador, os indivíduos tiveram dificuldade em detectar a presa e, quando o fizeram, demoram quase três vezes mais do que na ausência do predador.

Vários estudos demonstraram que o principal comportamento de defesa de gerrídeos é a formação de agregações (Treherne & Foster, 1980, 1982). Quando um predador é detectado, os indivíduos se agitam, saltam, aumentam sua velocidade e a frequência com que mudam de direção, o que intensifica o efeito de confusão do predador (Treherne & Foster, 1980, 1981). Mesmo indivíduos isolados exibem esse comportamento errático na presença de peixes predadores que caçam na região superficial da água (Treherne & Foster, 1982). Ao simular a influência de um predador sobre indivíduos isolados, observei que os indivíduos se agitavam e pulavam repetidamente, sem uma direção pré-determinada. Assim, independentemente de estarem agregados ou isolados, gerrídeos exibem os mesmos comportamentos de fuga de predadores. Ao se engajarem nesses comportamentos evasivos, os indivíduos deixam de se dedicar à procura de alimento, o que explica tanto a baixa frequência quanto o maior intervalo para detecção da presa em situações de risco de predação que observei no experimento.

O fato dos indivíduos sob risco de predação não detectarem a presa ou levarem mais tempo para fazê-lo implica em uma baixa taxa de consumo de alimento e em um ganho de energia reduzido. Assim, a exposição prolongada ao risco de predação pode reduzir a eficiência de forrageio dos indivíduos e ter um efeito negativo sobre sua aptidão. Blankenhorn (1991) estudou como o forrageamento de fêmeas de uma espécie de gerrídeo pode influenciar sua aptidão e encontrou que a fecundidade das fêmeas estava positivamente relacionada ao tempo gasto em manchas de alta disponibilidade de alimentos. Os indivíduos usados no experimento

que realizei eram juvenis e restrições ao acesso ao alimento durante o desenvolvimento podem ter efeitos negativos sobre o tamanho quando adultos (Blanckenhorn, 1999). Machos pequenos, por exemplo, possuem menor sucesso reprodutivo do que machos maiores, que são mais agressivos e têm maior capacidade de manter territórios (Hayashi, 1985). Portanto, reduções no tempo dedicado ao forrageio impostas pelo risco de predação podem ter consequências de longo prazo para a aptidão tanto de fêmeas quanto de machos.

O fato de alguns dos indivíduos sob risco de predação não terem detectado a presa, enquanto outros apenas levaram mais tempo para fazê-lo indica que a resposta ao risco de predação varia bastante entre os indivíduos. Os indivíduos que suspendem as atividades de forrageio para se dedicar exclusivamente ao comportamento de defesa devem comer menos, mas se expõem pouco ao risco de predação. Já os indivíduos que apenas retardam o ataque à presa devem comer mais, mas provavelmente se expõem a um maior risco de predação. Vale destacar, porém, que cerca de 31% dos indivíduos usados no experimento detectaram a presa na condição “controle”, mas não o fizeram na condição “predação” (Tabela 1). Parece, portanto, que muitos indivíduos são capazes de modular o investimento em forrageio frente aos riscos associados à presença do predador (ver Gyssels & Stocks, 2005).

Trabalhos anteriores demonstraram que gerrídeos selecionam habitats com elevada disponibilidade de alimentos como estratégia para aumentar sua eficiência de forrageio (Blanckenhorn, 1991). Nesse sentido, estudos futuros podem investigar como variações no risco de predação e sua interação com a disponibilidade de presas podem influenciar as estratégias de seleção de habitats dos gerrídeos. Além disso, como alterações na eficiência de forrageamento podem ter consequências importantes para os organismos, novos experimentos que estendam o que foi realizado aqui podem contribuir para a compreensão de como a exposição prolongada ao risco de predação influencia a aptidão dos gerrídeos.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Andrés pela colaboração nas coletas, no delineamento experimental e na realização do experimento, e ao Billy e ao Glauco pelo auxílio nas análises estatísticas.

REFERÊNCIAS

- Barry, M.J. 1994. The costs of crest induction for *Daphnia carinata*. *Oecologia*, 97:278–288.
- Blanckenhorn, W.U. 1991. Fitness consequences of foraging success in water striders (*Gerris remigis*; Heteroptera: Gerridae). *Behavioral Ecology*, 2:1.
- Blanckenhorn, W.U. 1999. Different growth responses to food shortage and temperature in three insect species with similar life histories. *Evolutionary Ecology*, 13:395–409.
- Borrór, D.J. & D.M. DeLong. 1969. *Introdução ao estudo dos insetos*. Editora Edgard Blücher Ltda & Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Chelini, M.C.; R.H. Willemart & E.A. Hebet. 2009. Costs and benefits of freezing behavior in the harvestman *Eumesosoma roeweri* (Arachnida, Opiliones). *Behavioural Processes*, 82:2
- Daly, H.V.; J.T. Doyen & A.H. Purcell III. 1998. *Introduction to insect biology and diversity*. Oxford University Press, New York
- Edmunds, M. 1974. *Defense in animals: a survey of antipredator defenses*. Longman, Harlow.
- Gyssels, F.G.M. & R. Stocks. 2005. Threat-sensitive responses to predator attacks in a damselfly. *Ethology*, 111:411–423.
- Hayashi, K. 1985. Alternative mating strategies in the water strider *Gerris clongntus* (Heteroptera, Gerridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16:301–306.
- Krebs, J.R. & N.B. Davies. 1993. *Introdução à ecologia comportamental*. Atheneu, São Paulo.
- Lima, S.L. & L.M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 619–640.
- Lind, J. & W. Cresswell. 2005. Determining the fitness consequences of anti-predation behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16:945–956.
- Merilaita, S.; A. Lyytinen & J. Mappes. 2001. Selection for cryptic coloration in a visually heterogeneous habitat. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Series*, 268:1479.
- Prado, P.; A. Chalom & A. Oliveira. 2016. *Rsampling: Ports the workflow of “Resampling Stats”*. Add-in to R. R package version 0.1-1.

- Preisser, E.L.; D.I. Bolnick & M.F. Bernard 2005. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, 86:501-509.
- R Core Team. 2016. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. URL: <https://www.R-project.org/>.
- Resh, V.H. & R.T. Cardé. 2003. *Encyclopedia of Insects*. Academic Press, Elsevier Science, San Diego, California, USA.
- Santos, M.B.; M.C.L.M. Oliveira; L. Verrastro & A.M. Tozetti. 2010. Playing dead to stay alive: death-feigning in *Liolaemus occipitalis* (Squamata: Liolaemidae). *Biota Neotropica*, 10:361-364.
- Stankowich, T. & D.T. Blumstein. 2005. Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Series*, 272:2627–2634.
- Treherne, J.E. & W.A. Foster. 1980. The effects of group size on predator avoidance in a marine insect. *Animal Behaviour*, 28:1119-1122.
- Treherne, J.E. & W.A. Foster. 1981. Group transmission of predator avoidance behaviour in a marine insect: the Trafalgar Effect. *Animal Behaviour*, 29:911-917.
- Treherne, J.E. & W.A. Foster. 1982. Group size and anti-predator strategies in a marine insect. *Animal Behaviour*, 32:536-542.
- Urban, M.C. & J.L. Richardson. 2015. The evolution of foraging rate across local and geographical gradients in predation risk and competition. *American Naturalist*, 186:1.
- Werner, E.E. & S.D. Peacor. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology*, 84:1083-1100.
- Werner, E.E.; J.F. Gilliam; D.J. Hall & G.G. Mittelbach. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology*, 64:1540–1550.
- Ylönen, H. & H. Ronkainen 1994. Breeding suppression in the bank vole as antipredatory adaptation in a predictable environment. *Evolutionary Ecology*, 8:1–9.