



# A Fragmentação espacial e estabilidade do sistema consumidor-recurso

Murillo F. Rodrigues, Karina C. T. Dufner, Camila R. Barreto & Andres Rojas

---

**RESUMO:** A fragmentação espacial pode diminuir a taxa de encontro consumidor-recurso, pois dificulta o deslocamento dos consumidores, aumentando assim a estabilidade do sistema. Fizemos um experimento para entender se a fragmentação influencia positivamente a persistência do recurso. Usamos girinos de *Rhinella ornata* que estão sujeitos a viver em ambientes fragmentados (*i.e.*, poças temporárias) e são consumidores vorazes de detritos, capazes de depletar rapidamente o recurso. Introduzimos girinos em ambientes artificiais com níveis distintos de compartimentalização e avaliamos a persistência de seis unidades de recursos na presença de quatro girinos depois de cinco minutos. Encontramos uma alta persistência média de recursos no sistema, a qual não diferiu entre os tratamentos, indicando que manchas não fragmentadas tiveram alta estabilidade. Embora existam características comportamentais do consumidor que poderiam interferir na taxa de encontro consumidor-recurso, a disponibilidade de recursos parece ser mais importante para modular o efeito da estrutura espacial na dinâmica de sistemas consumidor-recurso.

**PALAVRAS-CHAVE:** dinâmica populacional, ecologia de populações, girinos, microcosmos experimentais, subdivisão de habitat.

## INTRODUÇÃO

As interações consumidor-recurso são aquelas em que um organismo consome um recurso (e.g., presa-predador, detrito-detritívoro) e são, em geral, as interações que mais influenciam a dinâmica de populações naturais (Turchin, 2003). Para entender os efeitos de interações consumidor-recurso sobre a dinâmica de populações, é importante criar e estudar modelos de interações tróficas. Modelos como o de Lotka-Volterra ajudaram a responder várias questões em ecologia teórica (Neal, 2004; Van de Koppel *et al.*, 2005). Contudo, por serem simplificações de interações complexas, as predições desses modelos algumas vezes não se aplicam a situações específicas de determinados sistemas. Um dos fatores que pode influenciar a dinâmica consumidor-recurso, e que foi mais recentemente incorporado nos modelos, é a ideia de subdivisão espacial e dispersão (Polis *et al.*, 1997; Briggs & Hoopes, 2004). Todos os modelos propostos até então pressupunham que os recursos estavam homoganeamente distribuídos no espaço (Levin, 2009). Entretanto, em alguns casos, essa premissa é pouco razoável, tal como no caso em que as presas possuem comportamento gregário.

A heterogeneidade espacial pode influenciar tanto a distribuição dos recursos quanto o deslocamento de consumidores e, portanto, a taxa de encontro

recurso-consumidor (Levin, 2009). Um dos processos que mais influencia a estrutura espacial é a fragmentação de habitat. A fragmentação pode ser entendida como o processo de subdivisão do habitat em porções de menor área, mas sem necessariamente diminuir a área total do habitat (Fahrig, 2003). Em um cenário onde os indivíduos de uma população de consumidores se distribuem em manchas fragmentadas haverá uma restrição física para a dispersão de consumidores (Karsai & Kampis, 2010). Havendo essa restrição, a taxa de encontro com o recurso diminui, o que levará a uma maior persistência deste recurso, promovendo assim a estabilidade do sistema ao longo do tempo. Sem a fragmentação, os consumidores poderiam depletar mais rapidamente o recurso (em uma taxa maior do que a de reposição do recurso), o que levaria à instabilidade do sistema, pois os consumidores logo seriam levados à extinção na ausência de recursos disponíveis.

Um sistema de estudo de interação consumidor-recurso interessante é o de girinos de *Rhinella* e seus recursos, pois, além da fácil criação e manipulação em laboratório, estes girinos ocorrem em poças temporárias que se fragmentam mais ou menos pela dessecação. Outra característica de vida relevante dos girinos de *Rhinella* é o fato de

serem consumidores detritívoros que se alimentam constantemente, pois precisam alocar energia para a metamorfose (Tolledo & Toledo, 2010). Como os girinos forrageiam constantemente e ocorrem em ambientes fragmentados, eles já convivem naturalmente com restrições físicas para seu deslocamento. Essas características nos permitem avaliar o efeito da fragmentação do habitat sobre a dinâmica consumidor-recurso (por meio da taxa de encontro), mantendo a taxa de reposição do recurso constante. Desse modo, uma alta taxa de encontro implicaria em uma exploração total do recurso, o que resultaria na instabilidade do sistema, enquanto a fragmentação contribuiria para a estabilidade. Neste estudo, testamos a hipótese de que quanto maior a fragmentação, maior a estabilidade do sistema consumidor-recurso.

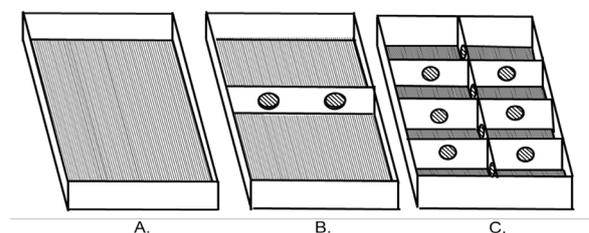
## MATERIAL & MÉTODOS

### Desenho experimental

Para testar o efeito da fragmentação sobre as interações consumidor-recurso, criamos ambientes artificiais com distintos níveis de fragmentação. Investigamos as interações entre girinos do sapo cururuzinho, *Rhinella ornata* (Bufonidae) e seus recursos alimentares. Para simular a fragmentação, realizamos três tratamentos com distintos números de subdivisões, definidos como o nível de compartimentalização (Figura 1). Utilizamos seis recipientes (dois para cada tratamento) com 1.620 cm<sup>2</sup> (45 x 36 cm) cada um. Os recipientes dos tratamentos com compartimentalização continham orifícios que permitiam a passagem dos girinos entre os compartimentos (*i.e.*, a dispersão foi dificultada, mas ainda era possível). Colocamos quatro girinos e seis unidades de recurso para as 15 réplicas (por tratamento), tentando simular condições similares à natureza, onde os organismos de níveis tróficos inferiores ocorrem em maior abundância do que organismos de níveis superiores (Levin, 2009). As unidades de recurso foram constituídas de quatro pelotas de ração para coelho, de tamanho padronizado, e foram colocadas dentro de um saquinho feito de tela, para minimizar a dispersão de odores na água.

Primeiramente, sorteávamos onde cada girino seria colocado e esperávamos até que os girinos se aclimassem no ambiente (2 min). Depois, sorteávamos onde os recursos seriam colocados e acompanhávamos o que seria consumido nos 5 min seguintes. Quando os girinos encostavam no alimento, considerávamos que o recurso havia sido consumido até a sua depleção (*i.e.*, os consumidores não ficam saciados e consomem todo o recurso

assim que o encontram). Ao final dos 5 min transcorridos após o período de aclimação, contávamos quantas unidades permaneciam nos recipientes, isto é, o número de recursos que restaram ao final do experimento. Usamos esse número como medida para inferir a estabilidade do sistema (*i.e.*, quanto maior o número de unidades de recurso restantes, mais longe da extinção estarão tanto o recurso como o consumidor). Ao final de cada observação, os girinos e as unidades do recurso eram substituídos. Como queríamos avaliar se o consumidor era capaz de depletar todo o recurso disponível antes desse recurso se renovar, consideramos que o intervalo de 5 min seria adequado para representar uma fração de tempo na qual não há reposição do recurso nem do consumidor, mas que, ao mesmo tempo, permitisse que os recursos fossem esgotados.



**Figura 1.** Esquema dos tratamentos: (A) ambiente sem compartimentalização, (B) ambiente com baixa compartimentalização e (C) ambiente com alta compartimentalização.

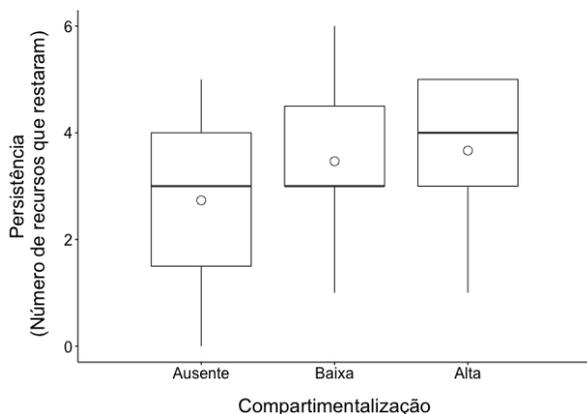
### Análise dos dados

Calculamos a média e coeficiente de variação (CV) para o número de recursos que restaram em cada tratamento. Em seguida, realizamos um teste de permutação com 5.000 aleatorizações dos valores para os tratamentos, utilizando como estatística de interesse a razão de variância F, que expressa o quanto a variação entre tratamentos de compartimentalização é maior que a variação dentro dos tratamentos de compartimentalização. Um valor alto de F significa que é possível distinguir os tratamentos, pois a variação entre tratamentos é maior que a variação dentro dos tratamentos.

## RESULTADOS

O número de recursos restantes (persistência) no tratamento de compartimentalização ausente variou de 0 a 5, com média de 2,73 e coeficiente de variação (CV) de 62%. Já quando a compartimentalização era baixa, a persistência variou de 1 a 6, com média de 3,46 e CV de 42%. Por fim, com

alta compartimentalização, o número de recursos restantes variou de 1 até 5, com média de 3,66 e CV de 33%. O ambiente com alta compartimentalização apresentou a maior média de persistência. Por outro lado, a maior variação apresentada foi a do tratamento de compartimentalização ausente (mancha contínua). A razão de variâncias (F) observada para nosso conjunto de dados foi de 1,65. Apesar do tratamento de alta compartimentalização possuir a maior persistência de recursos, não há diferença significativa entre a persistência deste e de dos outros tratamentos ( $p = 0,21$ ), pois a variação dentro dos grupos foi alta (Figura 2).



**Figura 2.** Boxplot da persistência do recurso (medida de estabilidade), segundo a compartimentalização do ambiente (classes de nível de fragmentação). O círculo dentro do *boxplot* representa a média e os traços representam (de baixo para cima) o valor mínimo, o primeiro quartil, a mediana, o terceiro quartil e o valor máximo.

## DISCUSSÃO

Nossos resultados indicam que a fragmentação não incrementou significativamente a estabilidade do sistema. A semelhança entre a estabilidade nos diferentes níveis de fragmentação pode ser explicada de duas maneiras. A primeira seria associada a uma menor estabilidade no cenário mais fragmentado, promovida por fatores que aumentaram as taxas de encontro entre consumidor e recurso. No entanto, dado que em nenhum dos tratamentos a estabilidade do sistema foi comprometida (recurso completamente depletado), sugerimos que a estabilidade foi alta nos três tratamentos devido, possivelmente, a uma alta disponibilidade de recurso no sistema. Sendo 5 min a taxa de reposição do recurso, consideramos que, mesmo frente a um consumidor voraz, os ambientes não fragmentados podem ser estáveis.

Esperávamos uma persistência de recurso maior no ambiente mais fragmentado, uma vez que as bar-

reiras dificultariam a taxa de encontro do consumidor com o recurso. Um possível mecanismo para explicar o alto consumo do recurso em ambientes fragmentados seria uma mudança comportamental no deslocamento dos girinos. Os girinos de *R. ornata* se desenvolvem em poças temporárias, onde há grande risco de morte por dessecação (Crump, 1983) e isso levaria a uma maior agitação. Então, é possível que as diferenças de tamanho dos compartimentos entre os ambientes (*i.e.*, tratamentos) tenham induzido uma mudança no comportamento dos girinos, fazendo com que eles se deslocassem mais quando em compartimentos menores, como uma tentativa de encontrar locais mais adequados e seguros ao seu desenvolvimento. Como havia a possibilidade de dispersão entre as manchas, a taxa de encontro do consumidor com o recurso continuaria elevada, levando a uma maior exploração dos recursos disponíveis.

Uma vez que o recurso persistiu em todos os sistemas, os três tratamentos foram estáveis e uma explicação coerente estaria relacionada à quantidade de recurso disponível. Uma característica comum de cadeias tróficas é que a razão entre a biomassa dos recursos e seus consumidores é alta (Levin, 2009). Nesse cenário (*e.g.*, alta razão biomassa recurso vs. consumidor), o recurso pode persistir, mesmo com um consumidor muito eficiente, caso a taxa de reposição deste recurso seja alta. A razão de biomassa também está relacionada à taxa de reposição e ao intervalo entre as gerações das espécies que servem de recursos e de consumidores. O intervalo de tempo utilizado em nosso experimento foi curto e representaria apenas uma geração, situação na qual não haveria reposição dos recursos. Porém, mesmo sob essas condições, o sistema no geral foi estável (*i.e.*, as duas populações, de recurso e consumidor, persistiram). Acreditamos que o cenário de alta razão entre biomassa de recursos e de consumidores é o mais plausível e, assim, interpretamos que, em casos como este, a fragmentação pode não promover maior estabilidade do sistema.

Estudos já mostraram que, além de incorporar parâmetros populacionais (*e.g.*, taxas de mortalidade e natalidade), é importante considerar questões do espaço para compreender dinâmicas populacionais e a estabilidade do sistema (Karsai & Kampis, 2010). Indicamos que considerar características fisiológicas e comportamentais das espécies envolvidas em modelos de interação de consumidor-recurso pode ser importante, pois essas características podem influenciar também a estabilidade do sistema. Salientamos que é ainda mais importante avaliar a disponibilidade do recurso, pois esta pode modular o efeito da fragmentação, de modo que, nos

casos onde há mais recursos, uma maior fragmentação não seria capaz de aumentar a estabilidade do sistema. Considerando que a fragmentação está frequentemente associada à perda de habitat (Fahrig, 2003), levando à diminuição dos recursos no sistema e alterando a razão de biomassa de recurso vs. consumidores, o sistema seria mais instável. Futuras pesquisas poderiam testar como diferentes níveis de disponibilidade de recursos modulam os efeitos potencialmente positivos da fragmentação.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Cris e ao Adrian, pela orientação e ajuda com todo o trabalho.

## REFERÊNCIAS

- Berois, N.; G. García & R.O. de Sá. 2016. *Annual fishes - life history strategy, diversity, and evolution*. CRC Press, New Jersey.
- Briggs, C.J. & M.F. Hoopes. 2004. Stabilizing effects in spatial parasitoid host and predator prey models: A review. *Theoretical Population Biology*, 65:299-315.
- Crump, M.L. 1983. Opportunistic cannibalism by amphibian larvae in temporary aquatic environments. *American Naturalist*, 121:281-289.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34:487-515.
- Karsai, I. & G. Kampis. 2010. Connected fragmented habitats facilitate stable coexistence dynamics. *Ecological Modelling*, 222:447-455.
- Levin, S.A. 2009. *The Princeton guide to ecology*. Princeton University Press, New Jersey.
- Neal, D. 2004. *Introduction to population biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Oricchio, F.; J. Correia; K. Costa & T. Pereira. 2013. Antes só do que mal acompanhado: agregação e velocidade de deslocamento em girinos de *Rhinella ornata* (Bufonidae) em diferentes estágios de desenvolvimento. 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.
- Pearman, P.B. 1995. Effects of pond size and consequent predator density on two species of tadpoles. *Oecologia*, 102:1-8.
- Polis, G.A.; W.B. Anderson & R.D. Holt. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28:289-316.
- Tolledo, J. & L.F. Toledo. 2010. Tadpole of *Rhinella jimi* (Anura: Bufonidae) with comments on the tadpoles of species of the *Rhinella marina* group. *Journal of Herpetology*, 44:480-483.

**Orientação:** Cristiane H. Millán & Adrian González