



A agregação de recursos em paisagens fragmentadas aumenta a instabilidade de um sistema consumidor-recurso

Marcelo Petratti Pansonato, Camila Souza Beraldo,
Rodolfo Pelinson & Vinícius Leonardo Biffi

RESUMO: A heterogeneidade espacial do ambiente pode alterar a taxa de encontro entre consumidor e recurso, influenciando a dinâmica deste sistema. Dado que a fragmentação de habitat promove heterogeneidade espacial, a modificação da conectividade entre habitats pode ter influência sobre sistemas consumidor-recurso. Testamos experimentalmente como a conectividade e a agregação de recursos estão relacionadas à frequência com que um sistema consumidor-recurso se mantém estável ou colapsa. Para isso utilizamos girinos como organismos modelo. O colapso podia ocorrer tanto pela depleção dos recursos quanto pelos girinos não encontrarem o recurso alimentar. Observamos que a maior agregação do recurso reduz a estabilidade do sistema consumidor-recurso, mediado principalmente pelo colapso da população de consumidor, o que deve acontecer se a probabilidade de encontrar o recurso for muito baixa. A conectividade do ambiente sozinha não influencia a estabilidade do sistema. Sugerimos que novos experimentos analisem se, sob o efeito da agregação dos recursos, a conectividade entre habitats pode influenciar a estabilidade do sistema consumidor-recurso.

PALAVRAS-CHAVE: conectividade, dinâmica populacional, ecologia de populações, fragmentação de habitats, poças temporárias.

INTRODUÇÃO

Interações entre dois níveis tróficos, como entre consumidores e seus recursos alimentares, influenciam a dinâmica de populações (Turchin, 2003). De modo geral, modelos que estudam interações consumidor-recurso (e.g., Lotka-Volterra) preveem que, para que a estabilidade de um sistema consumidor-recurso seja mantida, é necessário que exista um equilíbrio entre o tamanho populacional dos consumidores e a disponibilidade do recurso (Neal, 2004). Esse equilíbrio depende das taxas de reprodução dos consumidores e de reposição dos recursos, sendo mediado também pela taxa de encontro entre os dois, o que resulta na taxa com que o consumidor consome o recurso (Levin, 2009). Se o consumidor consome o recurso a uma taxa maior do que aquela a qual o recurso se repõe, todo o recurso será exaurido, causando a extinção do recurso e, conseqüentemente, também a do consumidor. O consumidor ainda pode ser extinto se a taxa de encontro com o recurso é nula ou é menor que sua taxa de natalidade, fazendo com que não adquira recursos suficientes para sua manutenção.

A fragmentação de habitats, por exemplo, modifica a conectividade entre esses habitats, o que é um fator determinante para a capacidade de deslocamento dos consumidores até os recursos em uma

paisagem (Fahrig, 2003; Thies *et al.*, 2003). Quando a conectividade é alta, ou seja, há poucas barreiras que interferem no deslocamento dos indivíduos, os consumidores terão facilidade para transitar pela paisagem. Assim, aumenta-se a taxa de encontro entre consumidor e recurso, podendo levar à depleção do recurso e ao colapso do sistema. Já quando a conectividade é baixa, os consumidores terão maior dificuldade de se movimentar pela paisagem e consumirão os recursos a taxas menores, permitindo a recuperação dos recursos nas áreas onde ele foi exaurido, mantendo a estabilidade do sistema (Karsai & Kampis, 2011).

A distribuição dos recursos também pode influenciar a estabilidade do sistema consumidor-recurso (Tenhumberg *et al.*, 2001). Caso os recursos estejam homoganeamente distribuídos no espaço, os consumidores terão maior chance de encontrá-los, aumentando a taxa de encontro. Dessa forma, para manter o sistema estável, é necessário que a taxa de encontro seja menor que a taxa de reposição do recurso. Já se o recurso encontra-se agregado, a taxa de encontro será menor. Nesse caso, o consumidor será extinto caso a taxa de encontro seja menor que sua taxa de reprodução. Ao mesmo tempo, caso o consumidor encontre o

recurso, poderá exauri-lo rapidamente, caso a taxa de encontro seja maior que a taxa com que o recurso se repõe (Tenhumberg *et al.*, 2001). Portanto, a maior agregação de recursos pode provocar o colapso do sistema consumidor-recurso por meio de dois mecanismos, cada qual atuando sobre um lado do sistema.

Neste estudo, investigamos como a agregação de recursos e a conectividade da paisagem influenciam a estabilidade de um sistema consumidor-recurso usando girinos de *Rhinella ornata* (Bufonidae) como modelo de estudo. Testamos as hipóteses de que: (1) o aumento de conectividade da paisagem influencia negativamente a estabilidade do sistema, aumentando a taxa de encontro e facilitando a depleção dos recursos e a consequente extinção dos consumidores; e (2) a maior agregação dos recursos influencia negativamente a estabilidade do sistema, pois os consumidores podem não encontrar os recursos ou, se encontrados, os recursos podem ser facilmente exauridos.

MATERIAL & MÉTODOS

Modelo de estudo

Girinos de *R. ornata* são consumidores detritívoros que se alimentam constantemente, pois precisam alocar energia para completar sua metamorfose (Tolledo & Toledo, 2010). O desenvolvimento dos girinos ocorre em poças temporárias, que são corpos d'água efêmeros sujeitos à dessecação. De forma geral, as poças temporárias podem variar em profundidade, com regiões menos profundas susceptíveis à dessecação e que reduzem a conectividade entre regiões profundas. Além disso, os detritos podem estar mais ou menos agregados de acordo com a distribuição de matéria orgânica no fundo e ao redor da poça (Williams, 2006). Os girinos vivem nas regiões mais profundas das poças e podem migrar para outras regiões profundas quando o local em que estão corre o risco de dessecação ou possui pouco alimento. Dessa forma, os girinos atravessam constantemente regiões menos profundas em busca de áreas mais seguras contra a dessecação e com maior quantidade de recursos (Tolledo & Toledo, 2010).

Coleta de dados

Para testar o efeito da fragmentação ambiental sobre a estabilidade do sistema consumidor-recurso, criamos um ambiente fragmentado com alta conectividade e um ambiente fragmentado com baixa conectividade entre habitats e controlamos o nível de agregação de recursos em cada

ambiente (Figura 1). Em cada ambiente, fixamos oito recipientes de dimensões 13 cm x 17,5 cm x 11 cm lado a lado e fizemos furos de 1,5 cm de diâmetro em suas paredes. Nos ambientes de alta conectividade, colocamos os recipientes na mesma altura e preenchemos os recipientes com 9 cm de coluna d'água (Figura 1a). Já para os ambientes de baixa conectividade, colocamos os recipientes lado a lado e em alturas diferentes, de modo que, quando preenchidos com água, quatro recipientes ficavam apenas com 3 cm de coluna d'água, representando regiões rasas susceptíveis à dessecação e que impõem uma barreira física para a dispersão dos girinos (Figura 1b).



Figura 1. Imagem da configuração do experimento representando ambientes fragmentados com diferentes níveis de conectividade entre os habitats. As linhas pretas representam o nível máximo de água em cada recipiente. (A) Ambiente com alta conectividade. Todos os recipientes eram preenchidos com água 9 cm de coluna d'água, de modo que os girinos não encontravam muita dificuldade ao passar de um recipiente para outro. (B) Ambiente com baixa conectividade. Quatro recipientes eram preenchidos com 9 cm de coluna d'água e quatro recipientes (os mais elevados) eram preenchidos com 3 cm de coluna d'água. Os recipientes bem preenchidos com água representavam fragmentos de habitat e os recipientes com pouca água representavam barreiras físicas para a dispersão dos girinos entre os fragmentos.

Coletamos girinos em uma poça temporária no bairro do Guaraú, município de Peruíbe, São Paulo. Colocamos três girinos e três unidades de recurso em cada tratamento, garantindo que as quantidades de consumidor e de recurso estivessem iguais no início do experimento. Quando as abundâncias de consumidor e de recurso são as mesmas, o sistema apresenta-se em um ponto crítico em que as chances para tender ao colapso ou à estabilidade são as mesmas (Rodrigues *et al.*, 2016). Cada unidade de recurso consistia em 5 g de ração de coelho envolvidos por tela de arame de tamanho padronizado, formando um sache. Como girinos são detritívoros e bentônicos, colocamos uma pedra dentro do sache para garantir que o recurso afundasse.

Ao todo, tivemos quatro tratamentos diferentes que foram replicados 10 vezes: um com alta agregação de recursos e alta conectividade; um com baixa agregação de recursos e baixa conectividade;

um com alta agregação de recursos e baixa conectividade e um com baixa agregação de recursos e alta conectividade. Em todos os tratamentos sorteamos um local no centro para a liberação dos girinos. Colocamos cada um dos três recursos nos demais habitats no caso de tratamentos com baixa agregação de recursos (Figuras 2a e 2c). No caso de tratamentos de alta agregação de recursos, sorteamos um dos habitats para colocar todos os três recursos (Figuras 2b e 2d). Dessa forma, os girinos estavam sempre a uma barreira (pote mais raso) de distância dos recursos nos tratamentos com baixa conectividade (Figura 2a e 2b). Os girinos nunca foram liberados em potes que continham algum recurso.

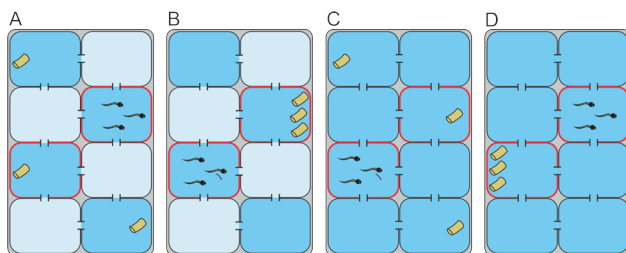


Figura 2. Esquema representando o desenho experimental realizado. Ambientes que variavam em conectividade e agregação de recursos. (A) Ambiente com baixa conectividade e baixa agregação de recursos. (B) Ambiente com baixa conectividade e alta agregação de recursos. (C) Ambiente com alta conectividade e baixa agregação de recursos. (D) Ambiente com alta conectividade e alta agregação de recursos. Os ambientes centrais onde os girinos poderiam ser colocados estão representados em vermelho.

Consideramos que o recurso havia sido consumido quando os girinos encostavam no alimento. Quando isso acontecia, retirávamos o recurso do ambiente simulando o consumo. Ao final de 30 min transcorridos, contamos quantas unidades de recurso permaneceram nos ambientes. Determinamos 30 min como o intervalo de tempo no qual não há reposição do recurso. Todas as vezes que os girinos consumiram todo o recurso ao final dos 30 min consideramos que houve colapso do sistema por extinção do recurso. Todas as vezes que houve permanência máxima de recurso no sistema consideramos que houve colapso por extinção do consumidor, pois se o consumidor não se alimentava no tempo delimitado, ele não atingia seu requerimento energético e era considerado extinto. Quando os girinos consumiam o recurso, mas sem exauri-lo, consideramos que o sistema estava estável. Quantificamos o número de vezes em que cada um desses três cenários ocorreu em cada tratamento.

Análise de dados

Para saber se a frequência dos colapsos por extinção do predador ou da presa assim como da estabilidade do sistema era diferente do esperado ao acaso nas diferentes classes de agrupamento, calculamos a estatística qui-quadrado. O qui-quadrado compara as frequências relativas de colapso por extinção do recurso, por extinção do consumidor ou de co-existência estável observadas com as esperadas em um cenário nulo. Para testar a significância estatística do valor de qui-quadrado criamos um cenário nulo em que mantivemos fixa a variável independente (agregação alta ou baixa) e aleatorizamos a variável dependente (colapso dos consumidores ou das presas e estabilidade do sistema) 10.000 vezes. Se o valor da estatística qui-quadrado observada nos cenários nulos fosse igual ou maior do que o valor observado anteriormente em menos de 5% dos casos, rejeitaríamos a hipótese nula. Realizamos o mesmo teste para testar se a conectividade influencia a distribuição de frequências dos diferentes níveis de estabilidade do sistema. Consideramos como variável independente a conectividade (alta ou baixa) e como variável dependente o colapso por consumidores, por presas ou a estabilidade do sistema. Esperávamos que houvesse maior frequência de colapso do sistema tanto em alta conectividade quanto em alta agregação de recursos. Realizamos todas as análises no programa R (R Core Team, 2016).

RESULTADOS

Em todos os tratamentos a quantidade de recursos consumidos variou de 0 a 3. De forma geral, houve maior frequência de colapso do sistema (67,5% dos casos) do que de estabilidade. De todas as vezes que o sistema colapsou, em 66,6% foi porque os consumidores não tiveram acesso aos recursos. A mediana do consumo de recursos foi de 0,5 no tratamento com alta conectividade de recursos e 1 no tratamento com baixa conectividade. As frequências de estabilidade e colapso foram semelhantes entre os tratamentos de conectividade ($X^2 = 0,41$; $p = 0,848$; Figura 3). No tratamento com alta agregação de recursos a mediana do consumo de recursos foi 0, enquanto no tratamento com baixa agregação foi 1. Observamos que as frequências de estabilidade e colapso diferiram entre os tratamentos de agregação de recursos ($X^2 = 6,479$; $p = 0,049$; Figura 4). Quando a agregação de recursos foi alta, houve maior frequência de colapso do sistema pelo fato de o consumidor não ter acesso aos recursos (Figura 4). Em contrapartida, quando a agrega-

ção de recursos foi baixa, observamos uma maior frequência de estabilidade do sistema (Figura 4).

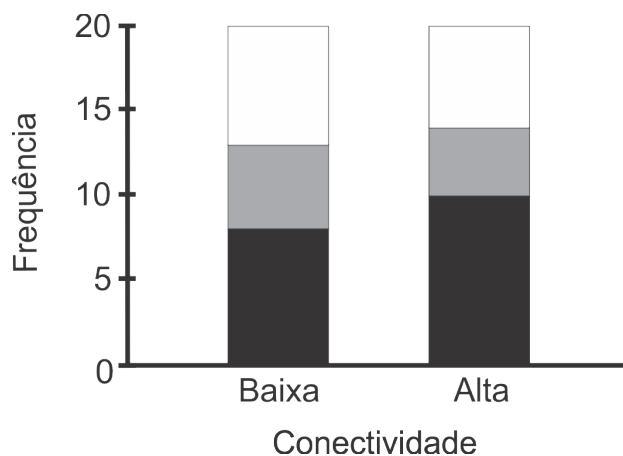


Figura 3. Distribuição de frequências da estabilidade do sistema consumidor-recurso em tratamentos de baixa e alta conectividade. Sistema estável (branco), sistema colapsado por depleção dos recursos (cinza) e sistema colapsado por falta de acesso do consumidor ao recurso (preto).

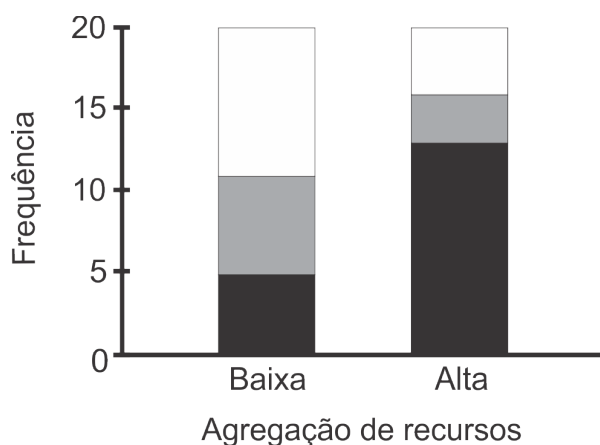


Figura 4. Distribuição de frequências da estabilidade do sistema consumidor-recurso em tratamentos de baixa e alta agregação de recursos. Sistema estável (branco), sistema colapsado por depleção dos recursos (cinza) e sistema colapsado por falta de acesso do consumidor ao recurso (preto).

DISCUSSÃO

Observamos que o aumento da agregação de recursos tende a reduzir a estabilidade do sistema consumidor-recurso, podendo levá-lo ao colapso. Embora a depleção do recurso possa ser um dos mecanismos causadores do colapso do sistema, o colapso mediado pela extinção local da população do consumidor foi o mais comum quando os recursos estavam muito agregados. Já a conectividade, considerada relevante em diversos estudos (Karsai & Kampis, 2011; Baggio *et al.*, 2011), não parece

influenciar sozinha a estabilidade do sistema que estudamos aqui.

A maior agregação dos recursos na escala da paisagem experimental diminui a frequência de encontro do recurso por parte do consumidor (Steiner, 2001), pois os consumidores precisam se deslocar entre os habitats onde os recursos estão agregados (McCann *et al.*, 2005). Com isso, o tempo de procura pelo recurso pode aumentar a medida que os recursos se tornam mais agregados. O tempo de procura pode aumentar de maneira que o consumidor não consiga encontrar o recurso, o que, a longo prazo, pode levar a população de consumidores à extinção. Por outro lado, quando os recursos estão homogeneamente distribuídos, mesmo que os consumidores provoquem a depleção dos recursos em um determinado fragmento de habitat, pode haver recolonização por parte dos recursos após a saída do consumidor. Nesse último caso, a subdivisão de habitats pode fornecer um refúgio temporário para os recursos, onde estes podem aumentar suas abundâncias e eventualmente se dispersar para outros fragmentos (Baggio *et al.*, 2011). Dessa forma, a heterogeneidade na distribuição dos recursos pode ter efeitos negativos significativos na dinâmica consumidor-recurso.

A conectividade do ambiente não demonstrou influenciar a estabilidade do sistema consumidor-recurso estudado. De forma geral, nosso resultado pode ser consequência das diferentes decisões que podem ser tomadas pelos indivíduos em paisagens heterogêneas (Fahrig, 2007). Esperávamos que, em ambientes fragmentados, os consumidores evitassem atravessar as bordas dos fragmentos, reduzindo as taxas de encontro do recurso. No entanto, outra possibilidade é que, em algumas espécies, os indivíduos não possuam restrições para atravessar as bordas de fragmentos de habitat (Fahrig, 2007; Youngquist & Boone, 2014). Nesse caso, os indivíduos tenderiam a atravessar rapidamente as barreiras ou matrizes até chegar ao próximo fragmento (Fahrig, 2007). De fato, em nosso experimento, observamos que nos tratamentos com menor conectividade, os girinos procuravam não despendar muito tempo nas áreas mais rasas. Esse comportamento pode implicar em um tempo de procura não necessariamente maior em paisagens fragmentadas, como esperávamos. Além disso, é possível que a conectividade seja importante apenas quando interage com o efeito da agregação de recursos. Nesse caso, em ambientes onde o recurso está agregado, a baixa conectividade poderia dificultar ainda mais o acesso do consumidor aos recursos (Huffaker, 1958; Levin, 2009). Já com alta conectividade, o consumidor poderia se des-

locar por todo o ambiente e encontraria o recurso mais facilmente, podendo levá-lo à depleção antes que fosse repostado. Dessa forma, fatores ligados à conectividade não contemplados por nosso estudo, como diferentes respostas comportamentais à fragmentação e à interação entre conectividade e agregação de recursos, devem influenciar o sucesso de forrageio do consumidor (Fahrig, 2007).

Concluimos que a heterogeneidade do ambiente se relaciona com a estabilidade do sistema consumidor-recurso principalmente por meio da distribuição espacial dos recursos. Além disso, a conectividade do ambiente, sozinha, não parece ser capaz de influenciar a estabilidade do sistema consumidor-recurso em casos em que os indivíduos não evitam cruzar as bordas dos habitats. Por fim, sugerimos que futuros estudos foquem em quantificar as taxas de encontro em sistemas em que as respostas comportamentais dos consumidores à fragmentação variem e em que a conectividade pode mediar o acesso a recursos com diferentes níveis de agregação.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Adrian e a Letícia pela orientação, ao Billy e (novamente) ao Adrian pela revisão e sugestões e ao Larik pelas discussões sobre poças temporárias.

REFERÊNCIAS

- Baggio, J.A.; K. Salau; M.A. Janssen & M.L. Schoon. 2011. Landscape connectivity and predator-prey population dynamics. *Landscape Ecology*, 26:33-45.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34:487-515.
- Fahrig, L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology*, 21:1003-1015.
- Huffaker, C.B. 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia*, 27:343-83.
- Karsai, I. & G. Kampis. 2011. 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.
- McCann, K.S.; J.B. Rasmussen & J. Umbanhowar. 2005. The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters*, 8:513-523.
- Neal, D. 2004. *Introduction to population biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ranta, E.; P. Lundberg, & V. Kaitala. 2006. *Ecology of populations*. Cambridge University Press, Cambridge.
- R Core Team, 2015. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Rodrigues, M.F.; K.C.T. Dufner; C.R. Barreto & A. Rojas. 2016. Fragmentação espacial e estabilidade do sistema consumidor-recurso. Em: *Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica"* (G. S. Requena, G. Machado, P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Steiner, C.F. 2001. The effects of prey heterogeneity and consumer identity on the limitation of trophic-level biomass. *Ecology*, 82:2495-2506.
- Tenhumberg, B.; M.A. Keller; A.J. Tyre & H.P. Possingham. 2001. The effect of resource aggregation at different scales: optimal foraging behavior of *Cotesia rubecula*. *American Naturalist*, 158:505-518.
- Thies, C.; I. Steffan-Dewenter; T. Tschardt. 2003. Effects of landscape context on herbivory and parasitism at different spatial scales. *Oikos*, 101:18-25.
- 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.
- Turchin, P. 2003. *Complex population dynamics: a theoretical empirical synthesis*. Princeton University Press, New Jersey.
- Williams, D.D. 2006. *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, New York.
- Youngquist, M.B. & M.D. Boone. 2014. Movement of amphibians through agricultural landscapes: the role of habitat on edge permeability. *Biological Conservation*, 175:148-155.

Orientação: Adrian González & Letícia Zimback