



# Efeitos emergentes do aumento de temperatura e perda de biodiversidade sobre a estrutura trófica de redes aquáticas

*Palavras-Chave: mudanças climáticas, ecossistemas aquáticos, temperatura, redes tróficas, metabolismo*

**Autores/as:**

Izadora Nardi Gonzalez, UNICAMP

Dr. Gustavo H. Migliorini (co-orientador), UNICAMP

Prof. Dr. Gustavo Q. Romero (orientador), UNICAMP

## INTRODUÇÃO:

O aumento de temperatura média global e a redução da complexidade ambiental que ocorre através da perda de biodiversidade são os principais fatores que alteram estruturas de ecossistemas. Isso deve afetar principalmente organismos ectotérmicos, que compreendem a maior fração da biomassa animal do planeta ( $\cong 90\%$ ),<sup>1</sup> e dependem diretamente da temperatura para realizar atividades metabólicas. A redução do tamanho corporal destes organismos é o principal efeito do aumento de temperatura ambiente<sup>2</sup>. Os mecanismos que explicam a redução corporal de ectotérmicos se apoiam na contribuição termodinâmica que a temperatura fornece ao metabolismo<sup>2</sup>. Com maior aporte energético para processos enzimáticos, reações bioquímicas ocorrem com elevada velocidade, acelerando processos como o desenvolvimento, o que leva a maturação de adultos precocemente e com menor tamanho corporal<sup>3</sup>. O aquecimento também reduz o tamanho médio de populações e comunidades. Isso pode ser explicado pela redução do tamanho corporal individual, como também através de mudanças na composição. Por exemplo, alterações na estrutura de idade de populações, com aumento desproporcional de juvenis, e de forma não excludente, ambientes mais quentes podem realizar seleção diferencial, favorecendo táxons menores<sup>4</sup>. Além disso, organismos maiores como predadores de topo apresentam maior sensibilidade ao aquecimento. Isso ocorre pois, como resposta à demanda metabólica elevada, predadores aumentam sua taxa de ataque enquanto sua eficiência de assimilação não aumenta proporcionalmente<sup>5</sup>. Portanto, diferenças na história de vida podem resultar em respostas diferenciais à temperatura<sup>6</sup>, com influências sobre taxas de mortalidade, reprodução e crescimento. Estas mudanças afetam o controle *top-down* (de cima para baixo) que predadores exercem sobre determinadas populações mais basais<sup>7</sup>. Há portanto, cascatas de efeitos decorrentes do aquecimento que se iniciam desde níveis tróficos mais altos – predadores de topo – até níveis mais basais – herbívoros. Independente do mecanismo, estas mudanças estruturais na comunidade podem viabilizar o desequilíbrio ecossistêmico e a perda de determinadas funções.

Além do aumento de temperatura, alterações climáticas são alimentadas pelo desmatamento e consequente redução da complexidade vegetal<sup>8</sup>. Ecossistemas aquáticos tropicais dependem da entrada de recursos e folhas secas são o principal componente da matéria orgânica que recebem. Como atributos funcionais de plantas mantém-se após queda, espera-se que estas comunidades reflitam a perda da complexidade ambiental do entorno<sup>9</sup>. Combinações de diferentes espécies de detritos foliares apresentam determinadas concentrações de nutrientes, compostos secundários e

estruturais que caracterizam a qualidade e diversidade funcional destes recursos. Maior diversidade funcional permite o uso complementar de nutrientes<sup>10,11</sup>, enquanto maior qualidade permite maior eficiência de assimilação por consumidores<sup>12</sup>. Estas diferenças na caracterização de recursos, portanto, devem ser refletidas pela comunidade através de efeitos *bottom-up* (de baixo para cima). Estudos identificaram que a diversidade funcional é mais importante que a qualidade de recursos para taxas de decomposição<sup>10</sup>, o que influencia no fornecimento de elementos para uso dos organismos, enquanto a qualidade também tem sido identificada como fator fundamental. Portanto, é necessário contrastar estes dois atributos – qualidade e diversidade funcional. Mas, como a alteração de recursos basais ocorre concomitantemente com o aumento de temperatura sobre ecossistemas, é urgente identificar quais efeitos emergem da interação destes estressores. A atuação de ambas pressões top-down e bottom-up ocorrem através de mudanças fisiológicas, comportamentais e fenológicas sobre organismos, capazes de interferir nas interações tróficas e consequentemente alterar a estrutura da comunidade<sup>13</sup>. Existem evidências de que a temperatura pode potencializar os efeitos negativos de recursos pobres em nutrientes sobre taxas de crescimento de organismos<sup>14</sup>. Também há evidências de recursos ricos em nutrientes suplantarem os efeitos negativos da temperatura sobre indivíduos<sup>15</sup>. Apesar de evidências apontarem para redução da biomassa de predadores sob altas temperaturas, ainda há pouca compreensão sobre quais seriam as contribuições indiretas de diferentes recursos sob níveis hierárquicos maiores.

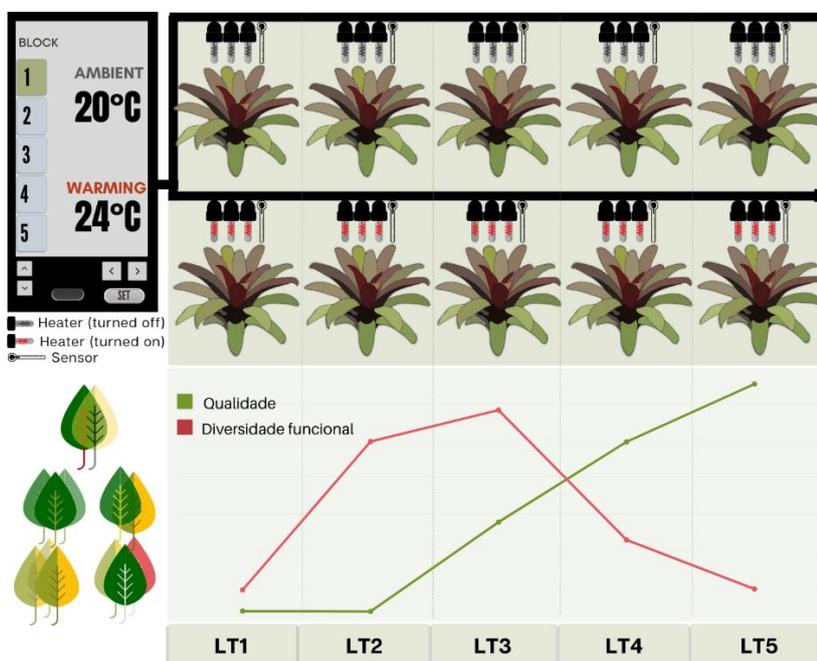
A fim de preencher esta lacuna, neste estudo buscamos as respostas de comunidades aquáticas submetidas ao aquecimento e a diferentes atributos de recursos foliares (detritos). Mais especificamente, contrastamos dois atributos dos detritos – qualidade e diversidade funcional - sob o aumento de 4°C, que é o valor médio projetado para o ano de 2100. Diversidade funcional é caracterizada pela diversidade de atributos funcionais presentes no ambiente. Enquanto qualidade representa a concentração de nutrientes e a facilidade de assimilação devido a alta labilidade foliar. Utilizamos microcosmos naturais - bromélias-tanque - para manipular a temperatura, recursos e coletar os insetos aquáticos colonizadores destes ambientes. A partir disso, medimos as respostas desde níveis individuais (tamanho corporal), populacionais (abundância), de comunidades (estoque de biomassa) até redes de interações. Esperamos encontrar efeitos interativos de temperatura e recursos sobre todas estas métricas. Esperamos que recursos com alta qualidade e diversidade funcional suplemem os efeitos negativos da temperatura sobre a comunidade, inclusive sobre predadores de topo. Esperamos aumento mais expressivo na biomassa de presas e predadores em tratamentos com alta diversidade funcional devido ao uso complementar e efeitos indiretos, respectivamente. Como o ambiente inóspito - quente e pobre em recursos - pode selecionar táxons mais resistentes e generalistas, esperamos que a complexidade de interações, como conectância (i.e., número de interações realizadas/número de interações possíveis) aumente nestes tratamentos. No atual cenário de mudanças climáticas e crise da biodiversidade, torna-se imprescindível entender como efeitos de drásticas alterações ambientais atuam simultaneamente sobre a estruturação de comunidades e ecossistemas. Este conhecimento permite a identificação de sistemas susceptíveis a rompimentos de cascatas tróficas, proliferação desproporcional de espécies, sensibilidade à invasões e extinções, bem como fornece bases teóricas úteis para impedir perdas irreversíveis para a biodiversidade e funcionamento ecossistêmico.

## **METODOLOGIA**

**Desenho experimental.** O estudo foi conduzido em área de restinga, no Parque Estadual Serra do Mar – Núcleo Picinguaba (23°21'27" S, 44°51'01" W). Utilizamos bromélias-tanque como

ecossistema modelo por ser um microcosmo natural abundante neste ecossistema, abrindo redes multitróficas complexas, além da facilidade de manipulação e coleta de indivíduos (Figura 1). Para determinar valores de qualidade e diversidade funcional, coletamos folhas de 12 espécies de árvores abundantes da região para quantificar concentrações de C, N, P, taninos, fenóis e lignina. A fim de visualizar diferenças entre os tratamentos das espécies de detritos, conduzimos uma análise de componentes principais (PCA), com a qual foi possível determinar cinco tratamentos de detritos com diferentes valores de qualidade e diversidade funcional (Figura 1). Os tratamentos foram distribuídos entre as cinco bromélias sob cada temperatura em cada bloco (Figura 1). Para simular o aquecimento global, foi utilizado um sistema de aquecedores submersíveis de 1W, composto por controladores pré-programados, conectados a um display digital para o monitoramento de temperatura (Figura 1). As amostras foram colonizadas naturalmente e o experimento durou 80 dias. *Para mais detalhes ler Migliorini et al 2020.*

**Coleta e análise de dados.** Após identificados, os insetos coletados foram fotografados em lupa e medidos no software de imagens ImageJ. O peso de cada indivíduo foi estimado a partir de equações alométricas para cada grupo taxonômico. Os grupos taxonômicos foram agrupados em grupos funcionais: detritívoros, filtradores e predadores. Para cada grupo funcional, calculamos o tamanho médio dos indivíduos a partir da média dos tamanhos corporais; abundância a partir da soma de indivíduos; e o estoque de biomassa foi obtido pela soma do peso de todos indivíduos para cada unidade amostral. Para métricas de rede, elaboramos interações tróficas prováveis com base no comportamento alimentar de cada grupo taxonômico e tamanho corporal de presas e predadores. As interações foram usadas para quantificar conectância, link density, inclinação MN, generalidade, vulnerabilidade, fração de nodos basais, intermediários e de topo. Todas as métricas descritas passaram por análises estatísticas usando modelos lineares de efeitos mistos (LME), teste ANOVA e comparações par-a-par de Tukey. Todas as análises foram conduzidas no software R.



**Figura 1.** Representação de um bloco, do total de 5, do desenho experimental com o sistema de sensores e aquecedores submersos em cada unidade amostral (bromélia) e seu respectivo tratamento de detrito (LT – “litter treatments”).

## RESULTADOS:

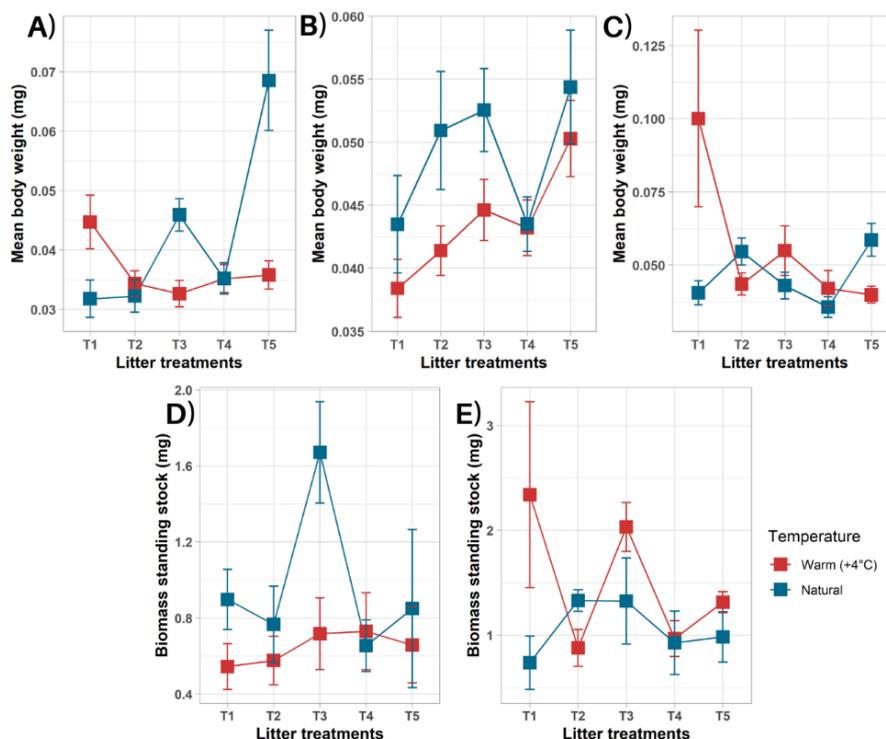
**Tamanho corporal.** Os efeitos da temperatura sobre o tamanho corporal de filtradores variou conforme os recursos. Em LT1 e LT2 a temperatura aumentou o tamanho de filtradores (LT1:  $p=0.0001$ , estimate = 0.542; LT2:  $p= 0.0292$ , estimate = 0.269).

Enquanto nos tratamentos LT3 e LT5 a temperatura teve efeito negativo (LT3:  $p= 0.0075$ , estimate = -0.282; LT5:  $p= 0.0006$ , estimate = -0.491; Figura 2). O tamanho corporal de detritívoros foi afetado negativamente pela temperatura ( $p=0.0057$ , estimate= -0.00535) e positivamente pela qualidade de detritos (LT1-LT5: $p=0.0056$ , estimate= -0.011, Figura 2), sem efeitos interativos entre temperatura e

detritos. O tamanho de predadores sofreu interação de efeitos (Figura 2), com temperatura aumentando o tamanho em LT1 ( $p= 0.0357$ , estimate= 0.274) e reduzindo o tamanho em LT5 ( $p= 0.0022$ , estimate= -0.381). Além disso, a qualidade de recursos influenciou no aumento do tamanho de predadores.

**Abundância.** Nenhum grupo funcional foi significativamente afetado pela abundância. A abundância de predadores apresentou-se marginalmente significativa mas sem efeitos interativos.

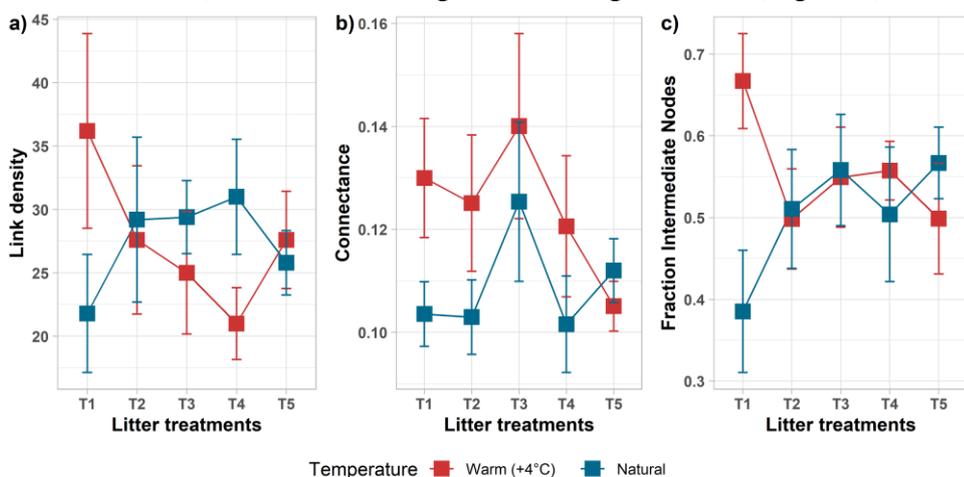
**Figura 2.** Comportamento de tamanho corporal e estoque de biomassa de grupos funcionais em resposta ao aumento de temperatura e alterações nos detritos foliares. (A) tamanho corporal de filtradores, (B) detritívoros e (C) predadores. (D, E) Estoque de biomassa de filtradores e predadores, respectivamente.



### Estoque de biomassa.

Filtradores foram afetados somente pela temperatura, apresentando redução significativa no estoque de biomassa em altas temperaturas ( $p= 0.0272$ , estimate= -0.331). O estoque de biomassa de detritívoros mostrou-se

marginalmente significativo, com efeito da diversidade funcional, porém sem interação de efeitos. O estoque de biomassa de predadores, por sua vez, sofreu interação dos efeitos, com aumento da biomassa em resposta ao aquecimento em L T1 ( $p= 0.0015$ , estimate = 1.130) e LT3 ( $p= 0.0516$ , estimate= 0.663) embora este marginalmente significativo (Figura 2).



**Figura 3.** Métricas de redes significativamente afetada pelos tratamentos. (Da esquerda para direita: link density, conectância e fração de nodos intermediários).

**Redes tróficas.** Três métricas de rede foram significativamente afetadas pelos tratamentos (Figura 3): conectância

( $p=0.0399$ ,  $F=4.5108$ ), link density ( $p= 0.0442$ ,  $F= 2.72742$ ) e fração de nodos intermediários ( $p= 0.035$ ,  $F= 2.90653$ ). A conectância da rede aumentou com a temperatura (estimate= 0.0151 – Figura 3), link density aumentou com a temperatura em LT1 ( $p=0.0132$ , estimate= 14.4), e a fração de nodos intermediários também aumentou com a temperatura em LT1 ( $p=0.0012$ , estimate=0.2818).

## CONCLUSÕES:

A partir dos resultados obtidos, concluímos que os efeitos interativos da temperatura e recursos sobre o tamanho corporal de insetos são altamente variáveis conforme os atributos funcionais de detritos e grupos funcionais de consumidores. Organismos com maior contato direto com o recurso (detritívoros) responderam apenas à qualidade, e mesmo assim, não houve compensação dos efeitos negativos da temperatura sobre o tamanho corporal. Como havíamos previsto, predadores foram afetados indiretamente pela variação dos recursos, e este fator também influenciou na resposta aos efeitos do aquecimento: mesmo sob aumento de temperatura, predadores apresentaram aumento no tamanho corporal em bromélias com maior diversidade funcional de recursos. Já filtradores demonstraram maior susceptibilidade ao aquecimento, uma vez que o aumento da qualidade de recursos e diversidade funcional não compensaram os efeitos negativos da temperatura. Efeitos a nível individual reverberam até hierarquias superiores. Podemos ver isso ao analisar o acúmulo de biomassa de predadores, que apresentou os mesmos padrões do tamanho corporal. O aumento da complexidade – conectância – pode ser entendido através do aumento da energia disponível sob altas temperaturas, elevando taxas de locomoção, encontro e ataques entre predadores e presas<sup>16</sup>. Além disso, o aumento da conectância resulta do aumento de espécies generalistas, que facilitam a ocorrência de efeitos indiretos em redes tróficas<sup>16</sup>. Este fator pode explicar o suporte metabólico que predadores de topo tiveram sob altas temperaturas, além de também serem responsáveis por conectarem mais a rede através da predação. Dessa forma, nossos resultados demonstram que efeitos interativos ocorrem e produzem efeitos emergentes sobre comunidades complexas. Além disso, evidenciamos que níveis tróficos não respondem da mesma forma a estes estressores. Isso levanta a importância de conhecermos particularidades e diferentes susceptibilidades dos organismos imersos em redes complexas a fim de identificar padrões através de diferentes ecossistemas.

## BIBLIOGRAFIA

1. Bar-On *et al.* The biomass distribution on Earth. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **115**, 6506–6511 (2018).
2. Brown, Gillooly, Allen, Savage, W. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* **85**, 1771–1789 (2004).
3. Daufresne, M. *et al.* Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **106**, 12788–12793 (2009).
4. Ohlberger, J. Climate warming and ectotherm body size - from individual physiology to community ecology. *Funct. Ecol.* **27**, 991–1001 (2013).
5. Rall, B. C. *et al.* Universal temperature and body-mass scaling of feeding rates. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **367**, 2923–2934 (2012).
6. Voigt, W. *et al.* Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology* **84**, 2444–2453 (2003).
7. Binzer, A., Guill, C., Brose, U. & Rall, B. C. The dynamics of food chains under climate change and nutrient enrichment. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **367**, 2935–2944 (2012).
8. Hooper, D. U. *et al.* A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* **486**, 105–108 (2012).
9. Migliorini, G. H. *et al.* Leaf litter traits drive community structure and functioning in a natural aquatic microcosm. *Freshw. Biol.* **63**, 341–352 (2018).
10. Migliorini, G. H. & Romero, G. Q. Warming and leaf litter functional diversity, not litter quality, drive decomposition in a freshwater ecosystem. *Sci. Rep.* 1–11 (2020) doi:10.1038/s41598-020-77382-7.
11. Gessner, M. O. *et al.* Diversity meets decomposition. *Trends Ecol. Evol.* **25**, 372–380 (2010).
12. Schindler M. Functional leaf traits and biodiversity effects on litter decomposition in a stream: Comment. *Ecology* **91**, 1867–1869 (2010).
13. Rosenblatt, A. E. & Schmitz, O. J. Climate Change, Nutrition, and Bottom-Up and Top-Down Food Web Processes. *Trends Ecol. Evol.* **xx**, 1–11 (2016).
14. Cross, W. F. *et al.* Interactions between temperature and nutrients across levels of ecological organization. *Glob. Chang. Biol.* **21**, 1025–1040 (2015).
15. Kendrick, M. R. & Benstead, J. P. Temperature and nutrient availability interact to mediate growth and body stoichiometry in a detritivorous stream insect. *Freshw. Biol.* **58**, 1820–1830 (2013).
16. Tylianakis, J. M. & Morris, R. J. Ecological Networks Across Environmental Gradients. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **48**, 25–48 (2017).