



O efeito da distância na dispersão entre fragmentos de duas espécies competidoras

Palavras-Chave: dispersão, competição, escolha de habitat

Autores(as):

Nicole Riatto Victor, IB – UNICAMP

Prof. Dr. Raul Costa-Pereira (orientador), IB - UNICAMP

INTRODUÇÃO:

Entender como e por que animais se movem é uma questão clássica dentro da Ecologia (Swingland & Greenwood, 1983). Vários fatores podem levar o indivíduo a se dispersar de um lugar para outro, como forrageamento, procura por parceiros sexuais, fuga de antagonistas (e.g., predadores, competidores), entre outros (Swingland & Greenwood, 1983). Dessa maneira, a escolha de habitat deve levar em consideração todas essas variáveis de maneira a maximizar o desempenho do indivíduo (Montgomery & Roloff, 2017).

Em especial, a competição interespecífica recebeu grande atenção de ecólogos como força motriz de dispersão em comunidades naturais. Em particular, um vasto corpo de literatura busca entender como a competição por recursos em comum influencia a dispersão e, por consequência, a distribuição dos indivíduos (Tilman, 1990). De acordo com a teoria clássica, quanto maior a sobreposição de nicho entre espécies, menores são as chances de elas coexistirem em um mesmo local (Hardin, 1960). Seguindo essa lógica, ecólogos sugeriram que a segregação espacial poderia ser uma maneira de permitir a coexistência entre duas espécies (Hutchinson, 1951). De acordo com essa hipótese, espécies competidoras não ocupariam o mesmo espaço a fim de diminuir os efeitos da competição interespecífica e, assim, aumentar o desempenho dos indivíduos. Dessa forma, a competição é considerada como um dos principais fatores moldando o movimento e a distribuição de espécies.

Com o aumento da atividade antrópica, entretanto, a distribuição de habitat vem mudando radicalmente (Luo *et al.*, 2022). Nesse sentido, é de extrema importância que voltemos nossos olhares para a fragmentação de habitat e suas consequências para a coexistência de espécies e, em última análise, para a biodiversidade (Fahrig, 2003). Como o processo de fragmentação altera as dinâmicas ecológicas dentro e o movimento dos indivíduos entre fragmentos (Tischendorf *et al.*, 2003), espécies competidoras que co-ocorrem em uma mancha de habitat podem ter resultados competitivos diferentes de uma situação na qual elas co-ocorrem em um habitat natural contínuo (Luo *et al.*, 2022). Como consequência, a fragmentação de habitat também deve alterar a distribuição espacial das espécies e regiões de coexistência (Fahrig & Merriam, 1985).

Apesar de grande parte dos estudos abordar os efeitos da fragmentação com base no tamanho de manchas de habitat, o grau de isolamento das manchas é também um aspecto fundamental (Fahrig, 2003). Tem-se que, quanto mais isolada uma mancha, maior será o custo de um indivíduo de uma espécie sair desse fragmento e buscar outro local, levando a um menor sucesso no processo de dispersão entre fragmentos (Tewksbury *et al.*, 2002). Dessa maneira, a tomada de decisão de permanecer ou não em determinado fragmento passa a ser influenciada não só pelas interações ecológicas dentro da mancha, mas também pela configuração espacial dos fragmentos em paisagens (Moilanen & Nieminen, 2002).

Nesse sentido, para testar como a distância entre manchas de habitat altera a movimentação de duas espécies em um contexto competitivo, criamos um experimento de microcosmos envolvendo duas espécies de Coccinellidae: *Hippodamia convergens* (Guerin-Meneville, 1842) e *Eriopis connexa* (Germar, 1824). Por serem predadoras generalistas, entende-se que essas espécies competem pelos mesmos recursos tróficos quando co-ocorrem

localmente (Majerus, 2016). Além disso, como em várias outras espécies de joaninhas, *H. convergens* e *E. connexa* estão sujeitas ao canibalismo e à predação intraguilda (Majerus, 2016). No que diz respeito ao hábito canibal, as larvas de ambas as espécies são capazes de se alimentar de ovos, outras larvas de instares inferiores e pupas de conspecíficos. Já o adulto também pode se alimentar de ovos, larvas e pupas de conspecíficos. Já na predação, acredita-se que essa regra também seja aplicada a heterospecíficos.

Ademais, ambas as espécies são nativas das Américas (Majerus, 2016) e, por serem bastante empregadas como controle biológico, são frequentemente encontradas em hortas e outros agroecossistemas urbanos. Esses representam ecossistemas artificiais altamente fragmentados em razão da própria conformação espacial das cidades. Portanto, um sistema de estudo formado por essas duas espécies pode ser muito útil para elucidar como a fragmentação de habitat pode mudar dinâmicas ecológicas de coccinelídeos com alto interesse econômico e aplicação da agroindústria. Além disso, do ponto de vista conceitual, essas duas joaninhas formam um sistema de estudo interessante, já que estão sobre ação não só da competição, mas de outras interações, como canibalismo e predação intraguilda.

Assim, o presente trabalho tem como objetivo entender como a distância entre manchas de habitat molda o movimento e, portanto, interações competitivas entre duas espécies. A partir dessa pergunta, entendemos que fragmentos mais isolados dificultam a dispersão e, assim, a segregação do uso de habitat. Nesse sentido, esperamos que, quanto maior a distância entre manchas, maior o tempo para que elas atinjam assimetria, isto é, segregação espacial total entre espécies competidoras.

METODOLOGIA:

Elaboramos um experimento de microcosmos para simular um ambiente fragmentado - i.e., manchas de habitat separadas por um corredor que permite o fluxo bidirecional de indivíduos (Figura 1). As manchas de habitat consistiram em dois recipientes de plástico transparente de 1 litro, e a conexão entre eles foi estabelecida com uma mangueira plástica com 1 cm de diâmetro. Para representar diferentes distâncias entre fragmentos, montamos três tratamentos com diferentes comprimentos de mangueira: 0,1; 1,5 e 5 metros. Para cada tratamento foram feitas 5 réplicas, totalizando 15 unidades experimentais.



Figura 1 Representação esquemática do experimento. As bolas vermelhas representam indivíduos de *H. convergens* e as bolas cinzas representam indivíduos de *E. connexa*.

Nós adicionamos 4 indivíduos adultos de cada espécie em cada um dos recipientes - i.e., eles eram iguais em densidade. Dessa forma, no início do experimento, cada recipiente tinha 8 indivíduos no total, sendo 4 adultos de *E. connexa* e 4 adultos de *H. convergens*, já que supomos que o ambiente, antes da fragmentação, era homogêneo (Figura 1). Além disso, para que todos os fatores que pudessem motivar a movimentação fossem levados em consideração no experimento, os adultos foram criados individualizados durante o seu desenvolvimento e possuíam entre 1 e 4 dias de emergência. Cada mancha recebeu a mesma quantidade de comida e água ao longo de todo o experimento, independentemente de qual a sua densidade no dia. Foram fornecidos 0,08g/dia de ovos congelados de *Anagasta* sp. em cada recipiente, sendo que o fornecimento era feito todas as segundas, quartas e sextas. A água era colocada em um algodão molhado.

O experimento se deu entre os meses de março e abril e ocorreu em uma sala com temperatura e umidade controladas. A temperatura variou de 22,6 a 24,3 °C, e a umidade relativa do ar variou de 60 a 80%. As réplicas foram acompanhadas durante 28 dias - tempo mínimo aproximado de vida de um adulto de joaninha. De maneira geral, contamos quantos indivíduos de cada uma das espécies havia em cada recipiente, e quantos estavam na mangueira. A mangueira não foi considerada como um habitat e sim como um corredor, pois não havia nenhum tipo de recurso nela e seu diâmetro era bastante diminuto.

Para quantificar os padrões de movimento e permanência em manchas ao longo do experimento, criamos a seguinte métrica para representar a assimetria de abundância de cada espécie entre ambas as duas manchas de habitat:

$$= \frac{|\sum_{i=1}^8 \square_i^H - \sum_{i=1}^8 \square_i^E|}{4}$$

Dessa maneira, para cada dia do experimento, em cada uma das réplicas, um valor de assimetria foi calculado para cada uma das duas espécies. Essa métrica de assimetria foi elaborada de maneira que, independentemente de qual mancha de habitat (i.e., cada recipiente) que compõe a réplica fosse escolhida, o valor de assimetria seria o mesmo para a réplica (por isso o módulo). Essa métrica varia entre 0, quando há simetria completa - i.e., existe um mesmo número de indivíduos da espécie em ambos os recipientes -, e 1, quando há assimetria total - i.e., existem 8 indivíduos da espécie em um recipiente e 0 no outro.

Também medimos diariamente quantas mudanças no valor de assimetria - i.e., quantas movimentações entre manchas -, ocorreram durante o experimento para cada espécie. Essa variável pretende medir a dinamicidade do sistema. Além disso, quantificamos quantos dias cada espécie demorou para fazer alguma movimentação para fora de algum dos recipientes, i.e., quantos dias a espécie demorou de sair da mancha. Esses valores foram comparados entre espécies. Todas as medições e análises estatísticas foram feitas utilizando a linguagem R no ambiente estatístico RStudio (R Core Team, 2023).

RESULTADOS:

Durante os 28 dias de experimento, ao contrário do que imaginávamos, em nenhum momento observamos segregação espacial total de nenhuma das duas espécies de joaninha. Ou seja, nenhuma réplica de nenhum dos três tratamentos atingiu valor de simetria 1 - i.e., 8 indivíduos de uma espécie em uma mancha e 0 na outra (Figura 2). Além disso, a maioria das réplicas esteve no valor 0 de simetria (i.e., uma distribuição homogênea idêntica ao início do experimento), apesar de haver muitas movimentações entre as manchas e o corredor.

Quando analisamos essa distribuição espacial de cada espécie ao longo do experimento, percebemos que *H. convergens* passou mais tempo no valor de simetria 0 do que *E. connexa*. Essa última passou a maior parte do experimento em simetria 0,25.

Registramos 176 saídas de manchas no total para ambas as espécies de todas as réplicas dos três experimentos. Dessas, 115 foram de *E. connexa*, representando 65% das mudanças, e 61 de *H. convergens*, representando 35%. Além disso, foram 50 mudanças nas réplicas do tratamento de 0,1m de mangueira (28,4%), 74 no tratamento de 1,5m (42%) e 52 no tratamento de 5m (29,6%).

Para sair pela primeira vez da mancha, *E. connexa* demorou, na média, 2,67 dias, com 1 dia de mínimo (i.e., no dia seguinte do início do experimento, ao menos um indivíduo já havia saído do recipiente em alguma das

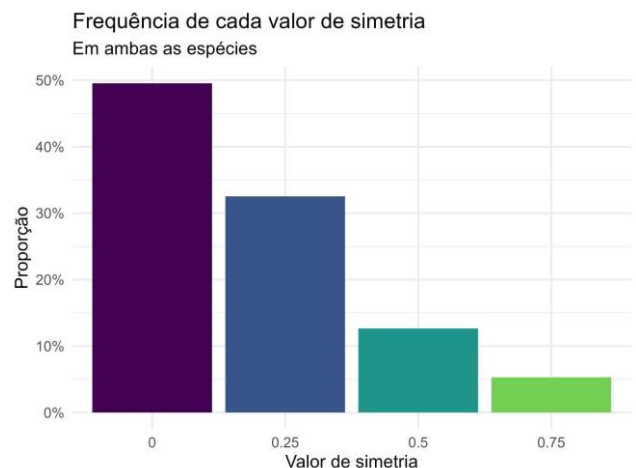


Figura 2 Distribuição dos valores de simetria em ambas as espécies: *H. convergens* e *E. connexa*.

réplicas) e 12 dias de máximo (i.e., até o 12º dia, todas as réplicas já tinham tido alguma movimentação da espécie). Já *H. convergens* demorou, em média, 11,3 dias (Figura 3), com mínimo de 4 dias e máximo de 29 (i.e., em apenas uma réplica não observamos nenhuma movimentação de nenhum dos indivíduos da espécie). *E. connexa* demorou menos para sair da mancha pela primeira vez do que *H. convergens* (Wilcoxon, $p = 0,0021$) (Figura 3).

Durante o experimento, também tentamos quantificar a prole de cada espécie em cada recipiente. Todavia, o que encontramos foi uma quantidade muito pequena de ovos, larvas e, especialmente, larvas de ínstares maiores. Ou seja, se um dia quantificávamos três larvas L1 no recipiente, no dia seguinte elas não estavam mais no local e, provavelmente, tinham sido predadas por indivíduos da sua ou da outra espécie. Registramos casos de predação entre indivíduos de espécies distintas e, surpreendentemente, de canibalismo entre dois adultos.

DISCUSSÃO:

A segregação espacial entre espécies competidoras em paisagens fragmentadas possui vantagens e desvantagens para as espécies. De um lado, segregar no espaço, isto é, agregar os indivíduos conspecíficos em um mesmo local, aumenta as chances de acasalamento, mas intensifica a competição interespecífica. Por outro lado, se distribuir de maneira homogênea no espaço reduz a competição intraespecífica ao mesmo tempo que diminui as chances de encontrar um parceiro sexual. Além disso, como essas espécies são canibais e se predam, a presença tanto de indivíduos conspecíficos quanto heterospecíficos pode representar um perigo para o indivíduo e sua prole. Dessa maneira, entendemos que, nesse sistema, não existe solução ideal em termos de arranjo espacial, uma vez que interações ecológicas de diferentes naturezas pressionam tanto para a simetria quanto para a assimetria. Assim, percebe-se que a tomada de decisão de se mover para outro local parece ser mais complexa do que a teoria prediz, e uma série de outros fatores, tal qual heterogeneidade ambiental e interações ecológicas podem mudar os resultados do movimento de animais.

Além disso, também percebemos que uma espécie, *E. connexa*, se move muito mais do que sua competidora, *H. convergens*. Isso fica evidente nos valores de mudanças de mancha, bem como no número de dias que cada espécie demorou para sair pela primeira vez do fragmento. Nesse sentido, percebemos que *E. connexa* tem um padrão de movimentação entre manchas de habitat mais dinâmico e, possivelmente, menos previsível. Isso sugere que essa espécie possui maior capacidade de dispersão. Assim, ela consegue evitar condições adversas e buscar locais com maior disponibilidade de recursos de maneira mais eficiente que sua competidora. Em um ambiente altamente fragmentado como os de hortas urbanas, isso pode conferir uma estratégia adaptativa, ou seja, favorecer a colonização mais rápida de novas manchas de habitat.

Por fim, é possível que, ao invés de apresentar segregação espacial como resposta à competição interespecífica, as espécies aumentem as taxas de canibalismo e predação intraguilda. Isso justificaria o porquê de não encontrarmos quase nenhuma larva nos recipientes, mesmo tendo a presença de ovos. Dessa maneira, a coexistência das duas espécies, nas condições que estabelecemos, não parece ser possível, pois não ocorre a formação de uma nova geração para dar seguimento às populações. Isso tem implicações importantes para a agroindústria e criadouros de insetos para uso como controle biológico. Ou seja, entre tomar a decisão de criar ambas as espécies juntas, e economizar material e espaço, por exemplo, ou criá-las separadamente, deve-se optar pela criação separada se o objetivo é ter um criadouro sustentável.

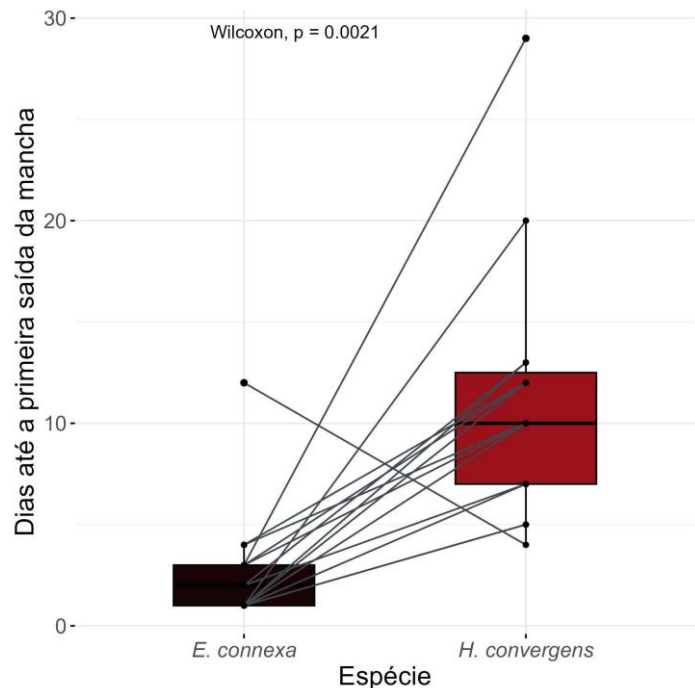


Figura 3 Distribuição dos dias que cada espécie levou para sair da mancha pela primeira vez. Os pontos ligados representam a mesma réplica.

Nesse sentido, entendemos a importância desse tipo de experimento para que possamos elucidar como se dão as interações entre espécies de interesse econômico e qual a melhor maneira de criá-las. Além disso, mostramos que, em um cenário ecológico complexo no qual interações ecológicas de várias naturezas estão presentes, o resultado da co-ocorrência pode não seguir o que prediz a teoria clássica. Dessa maneira, é extremamente importante que voltemos nossos olhos para sistemas ecológicos singulares a fim de complementar a teoria com outros padrões e, por fim, nos aproximar do que encontramos na natureza.

BIBLIOGRAFIA

- BERG, L. *et al.* Territory selection by the Dartford warbler (*Sylvia undata*) in Dorset, England: the role of vegetation type, habitat fragmentation and population size. **Biological Conservation**, v. 101, n. 2, p. 217-228, 2001. DOI: 10.1016/S0006-3207(01)00069-6
- CADOTTE, M. Competition-colonization trade-offs and disturbance effects at multiple scales. **Ecology**, v. 88, n. 4, p. 823-829, 2007. DOI: 10.1890/06-1117
- FAHRIG, L.; MERRIAM, G. Habitat patch connectivity and population survival. **Ecology**, v. 66, n. 6, p. 1762-1768, 1985. DOI: 10.2307/2937372
- FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 34, n. 1, p. 487-515, 2003. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419
- GUREVITCH, J.; MORROW, L.; WALLACE, A.; WALSH, J. A meta-analysis of competition in field experiments. **The American Naturalist**, v. 140, n. 4, p. 539-542, 1992. DOI: 0003-0147/92/4004-0001\$02.00
- HARDIN, G. The Competitive Exclusion Principle. **Science**, v. 131, p. 1292-1297, 1960. DOI: 10.1126/science.131.3409.1292
- HILL, M.; CASWELL, H. Habitat fragmentation and extinction thresholds on fractal landscapes. **Ecology Letters**, v. 2, n. 2, p. 121-127, 1999. DOI: 10.1046/j.1461-0248.1999.22061.x
- HUTCHINSON, G. Copepodology for the Onithologist. **Ecology**, v. 32, n. 3, p. 571-577, 1951. DOI: 10.2307/1931745
- LOTKA, A. Elements of Physical Biology. **Nature**, v. 116, p. 461, 1925. DOI: 10.1038/116461b0
- LUO, M. *et al.* Multispecies coexistence in fragmented landscapes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 119, n. 37, p. e2201503119, 2022. DOI: 10.1073/pnas.2201503119
- MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. **The American Naturalist**, v. 101, n. 921, p. 377-385, 1967. DOI: <http://www.jstor.org/stable/2459090>
- MAJERUS, M. **A natural history of ladybird beetles**. Cambridge University Press, 2016.
- MOILANEN, A.; NIEMINEN, M. Simple connectivity measures in spatial ecology. **Ecology**, v. 83, n. 4, p. 1131-1145, 2002. DOI: 10.1890/0012-9658(2002)083[1131:SCMISE]2.0.CO;2
- MONTGOMERY, R.; ROLOFF, G. **Habitat Selection**. Reference Module in Life Sciences, Editora Elsevier, 2017. DOI: 10.1016/B978-0-12-809633-8.02383-9
- MORRIS, D. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. **Oecologia**, v. 136, p. 1-13, 2003. DOI: 10.1007/s00442-003-1241-4
- NEVO, E. *et al.* Competitive exclusion between insular *Lacerta* species (Sauria, Lacertidae): Notes on experimental Introductions. **Oecologia**, v. 10, p. 183-190, 1972.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- SCHOENER, T. Competition and the form of habitat shift. **Theoretical Population Biology**, v. 6, n. 3, p. 265-307, 1974. DOI: 10.1016/0040-5809(74)90013-6
- SKELLAM, J. Random dispersal in theoretical populations. **Biometrika**, v. 38, n. 1/2, p. 196-218, 1951. DOI: 10.2307/2332328
- SWINGLAND, I.; GREENWOOD, P.. **The ecology of animal movement**. Oxford: Clarendon Press, 1983.
- TEWKSBURY, J. *et al.* Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, n. 20, p. 12923-12926, 2002. DOI: 10.1073/pnas.202242699
- TILMAN, D. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. **Oikos**, p. 3-15, 1990. DOI: 10.2307/3565355
- TISCHENDORF, L.; BENDER, D.; FAHRIG, L. Evaluation of patch isolation metrics in mosaic landscapes for specialist vs. generalist dispersers. **Landscape Ecology**, v. 18, p. 41-50, 2003.
- VOLTERRA, V. Fluctuations in the Abundance of a Species considered Mathematically. **Nature**, v. 118, p. 558-560, 1926. DOI: 10.1038/118558a0
- WASER, P. Does competition drive dispersal? **Ecology**, v. 66, n. 4, p. 1170-1175, 1985. DOI: 10.2307/1939169