



EFEITO DA COMPETIÇÃO INTRAESPECÍFICA NA EXPANSÃO DO NICHÓ TRÓFICO DA JOANINHA *Hippodamia convergens*

Palavras-chave: competição intraespecífica; uso de recursos; canibalismo; desempenho; joaninhas; *Hippodamia convergens*; isótopos estáveis.

Autores:

Amanda Fricensaft Baracat, IB - UNICAMP

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

INTRODUÇÃO

Todo organismo requer energia e nutrientes para ter um desempenho positivo. Na natureza, espécies apresentam uma diversa gama de estratégias para encontrar e consumir recursos que são considerados ótimos para sua dieta (Stephens & Krebs 1986). Entretanto, organismos nem sempre encontram recursos ótimos. A depender da sua disponibilidade no ambiente e da especificidade alimentar da espécie, organismos podem expandir seus nichos tróficos para recursos alternativos (Giorgi *et al.* 2009) (Marcossi *et al.* 2020). Ao divergir da dieta ótima em termos energéticos e nutricionais, animais podem comprometer sua sobrevivência, desempenho e reprodução (Mercer *et al.* 2020) (D'ávila 2012) (Townsend; Begon; Harper 2010). Logo, a expansão do nicho trófico para determinadas espécies é utilizada apenas em casos de privação alimentar dos recursos ótimos (Michaud; Qureshi 2006) (Hodek & Honek 1996).

Além da disponibilidade de recursos, a competição intraespecífica também é uma força importante na influência da expansão do nicho trófico em populações naturais (Milinski 1982) (Hodek & Honek 1996). Em cenários de aumento da densidade populacional, e com a quantidade de alimentos sendo contínua, os recursos ótimos tornam-se escassos (Gauvin & Giraldeau 2004). Então, indivíduos têm que encontrar alternativas para obter energia e nutrientes. O consumo de alimentos alternativos em períodos de escassez de recursos é amplamente documentado na literatura e garante o aporte energético necessário para manutenção da homeostase (Michaud; Qureshi 2006). Dessa maneira, a flexibilidade trófica pode ser uma estratégia eficiente para balancear os custos associados à competição intraespecífica em consumidores generalistas.

Joaninhas são predominantemente insetívoras, mas algumas espécies, como *Hippodamia convergens*, podem consumir pólen como alimento alternativo em períodos de escassez de recursos. Todavia, joaninhas que têm sua dieta complementada com pólen não entram em fase reprodutiva (Michaud; Qureshi 2006). Outra alternativa trófica em joaninhas é o canibalismo. Indivíduos canibais conseguem suprir a falta de recursos ótimos, completam seu ciclo de vida mais rápido e conseguem entrar em fase reprodutiva (Rosenheim; Schreiber 2022) (Marcossi *et al.* 2020). Logo, a nível individual, o canibalismo consegue satisfazer as necessidades de sobrevivência e geração de descendentes em cenários adversos. Desse modo, o presente projeto busca entender as dinâmicas de expansão do nicho trófico da joaninha *H. convergens* para alimentos alternativos – pólen ou conspecíficos (via canibalismo) - em resposta à competição intraespecífica. Esperamos que incrementos na densidade de conspecíficos levem a maiores proporções de pólen em suas dietas; à indivíduos com menores biomassas e a maiores taxas de canibalismo.

METODOLOGIA

Experimentos de laboratório

Para testar as predições criamos experimentalmente um gradiente de competição intraespecífica alterando a densidade de indivíduos. Foram criados tratamentos de baixa, média e alta densidades, com 6, 10 e 16 indivíduos em cada réplica, respectivamente. Em cada recipiente (1500 ml), distribuimos aleatoriamente indivíduos larvais recém-eclodidos de *H. convergens*. Para cada recipiente, colocamos pedaços de papel dobrados visando aumentar a complexidade estrutural do ambiente. Assim, durante o curso do experimento, as joaninhas - pelo menos aquelas que sobreviveram até o término - passaram pelos estágios larvais (L1 a L4) até atingir a fase de pupa. Realizamos todos os experimentos em incubadoras do tipo BOD, sob temperatura de 24°C e umidade relativa na faixa dos 60%.

A cada dois dias, em cada recipiente (i.e., uma réplica), disponibilizamos fontes de recurso ótimo - ovos de *Anagasta kuehniella* (Zeller 1879) -, e uma opção de alimento alternativo - pólen comercial. Com base na literatura (D'ávila 2012), estabelecemos para cada ínstar larval um valor de quantidade de alimento suficiente para que joaninhas do tratamento de baixa densidade se desenvolvessem sem limitação trófica. Oferecemos essa mesma quantidade de recurso para os diferentes tratamentos (média e alta densidade), de modo que a densidade de conspecíficos é o que determina a maior competição intraespecífica.

Quantificação de desempenho

Após todas as joaninhas sobreviventes entrarem em fase de pupa, cada indivíduo foi pesado em balança analítica com precisão de 0.0001g, para quantificação de sua biomassa. Quantificamos também o tempo (em dias) que cada indivíduo levou até entrar na fase de pupa. Foram realizadas duas pesagens: uma pré e outra após secagem em estufa (por 48h, 60°C). No final do experimento, contamos quantas pupas se formaram em cada réplica. Como observamos vários eventos de canibalismo entre larvas ao longo do experimento, quantificamos o número de casos de canibalismo em cada réplica como o número inicial de joaninhas menos o número de pupas no final do experimento.

Análises isotópicas e quantificação do desempenho

Para quantificar a proporção consumida de cada tipo de recurso alimentar, serão utilizados isótopos estáveis de carbono e nitrogênio ($\delta^{13}\text{C}$ e $\delta^{15}\text{N}$). Como recursos de origem animal e vegetal têm valores isotópicos bastante díspares (Fry *et al.* 2007), análises de isótopos estáveis possibilitam identificar a contribuição desses diferentes recursos para a dieta de um organismo onívoro - inclusive atestar se houve canibalismo (Buchlowski *et al.* 2022) (Hobson; Welch 2011).

Depois de terminado o experimento, todas as joaninhas foram mortas por decaimento gradual da temperatura, lavadas com água deionizada e secas em estufa (48h, 60°C). Todas as amostras foram enviadas para análise em um sistema de espectrometria de massa de razão isotópica de fluxo contínuo (CF-IRMS) utilizando um analisador elementar (EA) de dois reatores (Flash, Thermo Fisher, Germany) acoplado a um espectrômetro de massa de razão isotópica (IRMS) (Delta V, Thermo Fisher, Germany) para amostras de origem animal. As análises isotópicas estão em fase final de processamento.

Análises estatísticas

Para testar as predições, utilizamos modelos lineares generalizados (GLMs) e modelos lineares generalizados mistos (GLMMs). Como variáveis resposta, utilizamos (i) a biomassa dos indivíduos, (ii) a porcentagem de conspecíficos canibalizados e (iii) a média de dias para a formação da pupa. Como variável preditora, incluímos o tratamento de densidade (alta, média ou baixa) como variável categórica. No caso dos modelos com variáveis resposta mensuradas no nível do indivíduo (i.e., tempo para entrar no estágio de pupa, biomassa e % de consumo de pólen), incluímos a identidade da réplica como

variável aleatória em GLMMs. Complementarmente, incluímos análises de sobrevivência para explorar como a magnitude da competição influencia os padrões de curva de mortalidade.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Apesar da predição que menores densidades de joaninhas levariam a indivíduos com maior massa corpórea, observamos uma relação não significativa entre essas variáveis ($\chi^2 = 1,5039$, $gl = 2$, $p = 0,4714$). Curiosamente, há uma leve tendência de aumento de biomassa em indivíduos em maiores densidades (Figura 1).

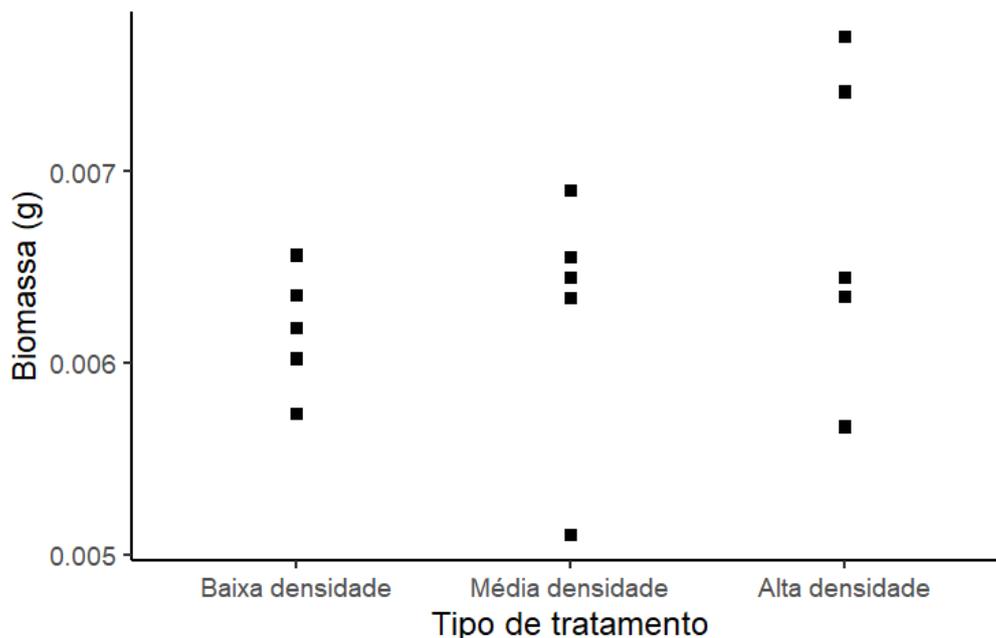


Figura 1 Distribuição das médias de biomassa para cada réplica ao longo dos gradientes de competição (6 ind., 10 ind., 16 ind.). Aumento dos valores de biomassa por tratamento não seguem o mesmo padrão, mostrando que não há relação entre aumento da biomassa e competição. Cada quadrado representa a média das biomassas por réplica. Valores médios das biomassas por réplica: B1= 0,0056g, B2= 0,00635g, B3= 0,00656g, B4= 0,00602g, B5= 0,00618g, M1= 0,0062g, M2= 0,0069g, M3= 0,0051g, M4= 0,0063g, M5= 0,0065g, A1= 0,0062g, A2= 0,0056g, A3= 0,0063g, A4= 0,0077g, A5= 0,0073g.

O canibalismo foi mais prevalente em alta densidade de conspecíficos. Nossos resultados confirmam que o canibalismo é um processo dependente da densidade populacional ($F = 9.8106$, $gl = 2$, $p = 0.002987$).

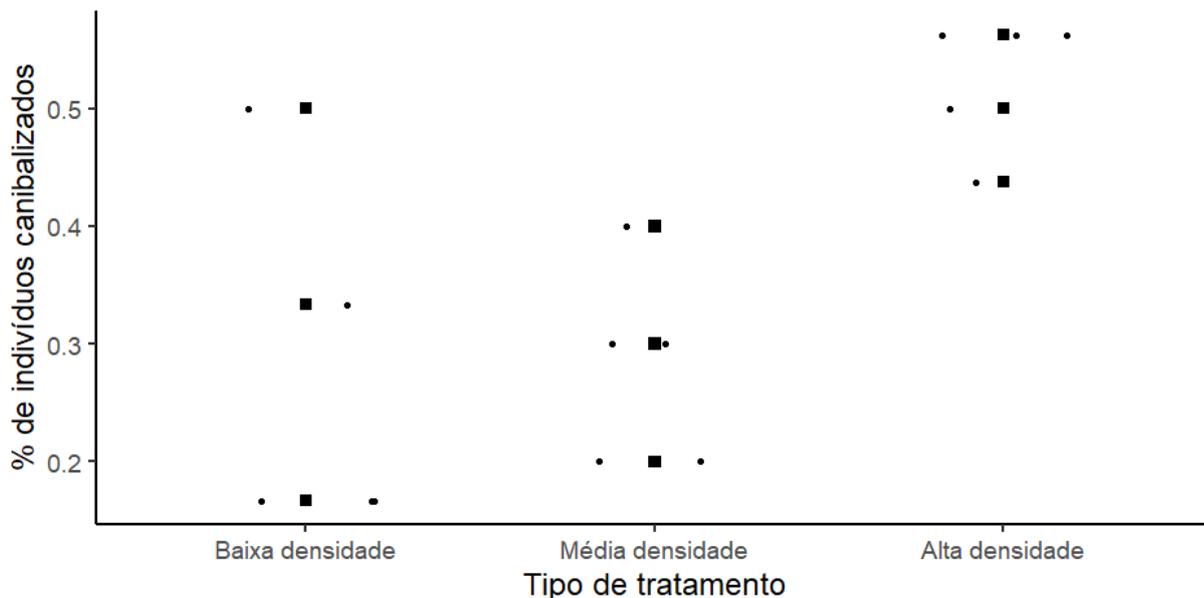


Figura 2 Porcentagem de indivíduos canibalizados por réplica para cada tipo de tratamento. Em alta densidade, onde o nível de competição foi maior, os casos de canibalismo foram mais prevalentes. Cada quadrado representa as porcentagens amostradas para cada tratamento. Os círculos menores representam quantas réplicas apresentam determinada porcentagem de indivíduos canibalizados.

Neste caso, o canibalismo funciona como uma estratégia trófica bastante eficiente, uma vez que além de garantir energia e nutrientes, reduz a magnitude da competição ao remover competidores da população. Desse modo, a população tende a alcançar um número ideal para a distribuição homogênea dos recursos existentes no ambiente. Além disso, em altas densidades, a probabilidade de encontros entre conspecíficos torna-se maior, o que aumenta as chances de interações canibalísticas.

Sendo assim, o canibalismo deve se tornar uma estratégia trófica vantajosa quando os ganhos (e.g., nutricionais e de redução de competição) superam os custos (riscos de combate e injúrias associadas a agressão intraespecífica).

Além disso, a competição intraespecífica também aumentou a média de dias até a formação da pupa, indicando que o ritmo de desenvolvimento dos estágios larvais sofre influência da densidade de conspecíficos ($\chi^2 = 8.5331$, $gl = 2$, $p = 0,01403$). Para réplicas de média e alta densidades, o tempo para o desenvolvimento em pupa foi, em média, 13,5 dias e 1 ($\approx 0,96201744$) dia maior do que de densidade baixa. Por serem tratamentos com taxa de competição maior, o uso de recursos subótimos provavelmente atrasou o processo. Além disso, ao comparar os gráficos da figura 2 e 3, nota-se a possível relação entre as réplicas que apresentaram maior porcentagem de canibalismo com aquelas que demandaram menos dias para a formação das pupas. Provavelmente, indivíduos canibais tiveram seu desenvolvimento acelerado, por conta da maior ingestão de nutrientes através dos conspecíficos, e por conseguirem maior acesso aos recursos ótimos.

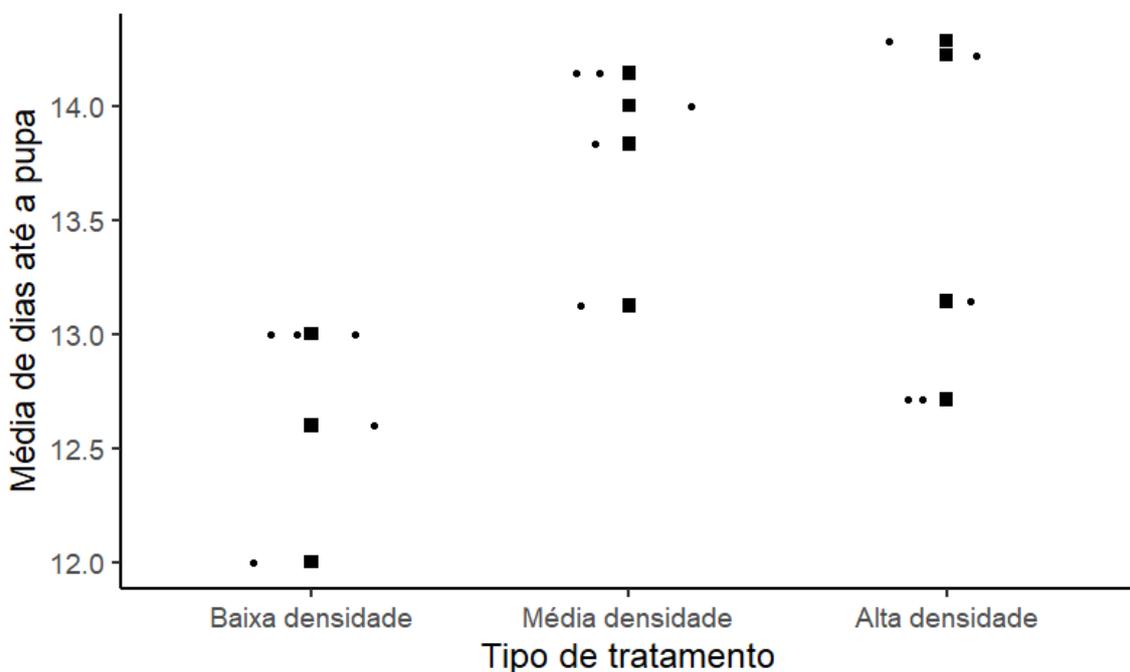


Figura 3 Média dos dias para a formação da pupa por réplica por gradiente de densidade. Densidades mais altas levaram mais dias para a formação das pupas. Cada quadrado representa as médias de dias amostradas para cada tratamento. Os círculos menores representam quantas réplicas apresentam determinado valor. $\chi^2 = 8.5331$, $gl = 2$, $p = 0,01403$.

Todavia, para análise completa desse cenário, posteriores investigações serão feitas a partir dos resultados das análises de isótopos, que serão disponibilizadas dentro de algumas semanas. A partir delas, com a descrição isotópica dos recursos utilizados por cada indivíduo, as análises discorridas aqui até o presente momento estarão completas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Mercer, Nathan et al. Supplemental Foods Affect Energetic Reserves, Survival, and Spring Reproduction in Overwintering Adult *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae).

Environmental Entomology, Kentucky, v. 49, n. 1, p. 1-9, novembro 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/ee/nvz137>. Acesso em: 04 abril 2022.

Milinsky, Manfred. Optimal Foraging: The Influence of Intraspecific Competition on Diet Selection. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Bochum, v.11, p. 109-115, julho 1982. Disponível em: <https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/BF00300099.pdf>. Acesso em: 28 março 2022.

Rosenheim, Jay A., and Schreiber, Sebastian J.. 2022. "Pathways to the Density-Dependent Expression of Cannibalism, and Consequences for Regulated Population Dynamics" **Ecology**, 103(10): e3785. <https://doi.org/10.1002/ecy.3785>

Marcossi, Í., Fonseca, M.M., Carbajal, P.A.F. *et al.* High-quality alternative food reduces cannibalism in the predatory mite *Amblyseius herbicolus* (Acari: Phytoseiidae). *Exp Appl Acarol* **81**, 189–200 (2020). <https://doi.org/10.1007/s10493-020-00500-7>

Giorgi, José Adriano, Vandenberg, Natalia J., McHugh, Joseph V., Forrester, Juanita A., Ślipiński, S. Adam, Miller, Kelly B., Shapiro, Lori R., Whiting, Michael F., The evolution of food preferences in Coccinellidae, **Biological Control**, v. 51, i. 2, 2009, p. 215-231, <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.05.019>.

Hobson, Keith & Welch, Harold. (2011). Cannibalism and trophic structure in a high Arctic lake: insights from stable-isotope analysis. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**. 52. 1195-1201. 10.1139/f95-116.

Buchkowski, Robert W., Barel, Janna M., Jassey, Vincent E.J., Lindo, Zoë. Cannibalism has its limits in soil food webs, **Soil Biology and Biochemistry**, Volume 172, 2022, <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2022.108773>.

Hämäläinen, Anni; Kiljunen, Mikko; Koskela, Esa; Koteja, Pawel; Mappes, Tapio; Rajala, Milla; *et al.* (2022). Supplementary material from "Artificial selection for predatory behaviour results in dietary niche differentiation in an omnivorous mammal". **The Royal Society**. Collection. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.c.5870780.v2>

Michaud, J.P.; Qureshi, Jawwad. Reproductive diapause in *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae) and its life history consequences. **Elsevier**, v.39, p. 193-200, abril 2006. Disponível em: 10.1016/j.biocontrol.2006.04.004. Acesso em: 27 março 2022.

Boecklen, William *et al.* On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 42, p. 411-440, dezembro 2011. Disponível em: <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726>. Acesso em: 14 abril 2022.

CARVALHO, Fabiano. **Influência de fatores ambientais e aspectos biológicos de *Hippodamia convergens* Guérin-Meneville, 1842 (Coleoptera: Coccinellidae) alimentada com *Aphis gossypii* Glover, 1877 (Hemiptera: Aphididae)**. 2007. Tese (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Agronomia/Entomologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2007.

Hodek, I; Honek, A. Ecology of Coccinellidae. 1996^a edição. Springer, 30 de novembro de 1996.

Townsend, C; Begon, M; Harper, J. Fundamentos em Ecologia. 3a edição. Porto Alegre: Artmed, 2010.