

Alometria trófica em predadores que carregam a carcaça de suas presas

Palavras-Chave: camuflagem, predação, trade-off

Autores:

Nicole Riatto Victor [UNICAMP]

Prof. Dr. Raul Costa Pereira (orientador) [UNICAMP]

INTRODUÇÃO:

Entender os fatores que governam relações tróficas é um dos grandes desafios da ecologia clássica (PAINE, 1966). Contudo, o uso da abordagem alométrica (i.e., tamanho do corpo) aperfeiçoou a nossa capacidade de fazer previsões sobre essas interações (GARLASCHELLI et al., 2003). Como a predação é fortemente influenciada por mecanismos biomecânicos (EMERSON et al., 1994), o tamanho relativo do predador com relação à sua presa (*predator-prey size ratio*, PPSR) parece ser um importante determinante da estrutura de teias tróficas (BROSE et al., 2019). Por exemplo, o tamanho do corpo do predador frequentemente está relacionado com a sua taxa metabólica, força e velocidade - características que interferem na busca, captura e consumo de presas (PORTALIER et al. 2018). Além disso, o tamanho do corpo da presa está associado ao seu conteúdo energético e a várias estratégias anti-predação (PORTALIER et al. 2018). Portanto, a teoria ecológica prevê que deve existir um tamanho ótimo de presa para que o predador maximize seu retorno energético (GRIFFITHS, 1980). Porém, vários exemplos na natureza mostram que nem sempre predadores escolhem suas presas visando somente maximizar o ganho de energia (PYKE, 1984).

As ninfas dos *assassin bugs* dos gêneros *Acanthaspis* (Amyot e Serville 1843) e *Inara* (Stål 1859) (Hemiptera: Reduviidae) utilizam suas presas não apenas para obter energia e nutrientes, mas também para se camuflar de predadores (ODHIAMBO, 1958; JACKSON & POLLARD, 2007). Esses percevejos se cobrem com os restos de suas presas, criando uma 'mochila' (Figura 1) em uma estratégia conhecida como *masking* (CASTANHO & OLIVEIRA, 1997; RUXTON & STEVENS, 2015; RUXTON et al., 2019). Esses *assassin bugs* capturam suas presas (especialmente formigas), injetam enzimas dentro do seu exoesqueleto, sugam os seus tecidos e, então, posicionam as carcaças na parte dorsal do abdômen – que secreta uma substância adesiva (JACKSON & POLLARD, 2007). Essa mochila aumenta as chances de sobrevivência de ninfas dos *assassin bugs*, pois diminui sua taxa de detecção por predadores (BRANDT & MAHSBERG, 2002; JACKSON & POLLARD, 2007). Esse comportamento peculiar faz desse grupo de percevejos um modelo interessante para entender a alometria de interações tróficas, já que eles (i) carregam um 'histórico' de vários eventos passados de forrageio em sua mochila (o que nos permite quantificar os atributos das presas) e (ii) capturam suas presas não apenas levando em consideração a maximização do ganho de energia, mas também o aumento da eficiência da camuflagem.



Figura 1. Dois indivíduos de *assassin bug* carregando a mochila composta de formigas (sua principal presa). Essa foto não foi usada para coleta de dados nesse estudo pois os percevejos não estão em posição lateral. Foto de Melvyn Yeo.

Nesse estudo, portanto, busquei entender aspectos ainda pouco explorados da peculiar ecologia trófica desses animais. Para tal, usei fotos usei fotografias de ninfas de *Acanthaspis* spp. e *Inara* spp. para medir (i) o tamanho relativo do predador com relação à sua presa (PPSR) e (ii) o número de presas presentes na mochila. Em seguida, testei se existe um *trade-off* entre essas duas medidas. Previ que, quanto maior o tamanho da presa em relação ao predador (i.e., menor PPSR), menor o número de formigas presentes na mochila do *assassin bug*. Suponho esse padrão pois predadores pequenos seriam incapazes de capturar e carregar formigas relativamente grandes, enquanto que predadores grandes teriam um alto custo associado à busca e captura de várias formigas pequenas.

MÉTODOS:

Busquei fotografias de indivíduos de *Acanthaspis* e *Inara* em sites como Deviant Art, Flickr e iNaturalist (termo de busca: “assassin bug”). Selecionei aquelas (i) em alta resolução e (ii) que mostrava os animais em posição lateral. Esses critérios foram importantes para permitir medidas precisas das variáveis de interesse. A distinção entre os dois gêneros só pode ser feita na fase adulta, o que era impossível por estar utilizando fotografias. Em cada foto, quantifiquei duas variáveis operacionais: PPSR e o número de presas. Como o PPSR é adimensional, medi o tamanho do predador e da presa em pixels usando o software ImageJ, já que, nas fotografias, não havia escala para saber seu tamanho real. O tamanho do predador foi medido pelo comprimento do corpo. Além disso, supus que todas as formigas de uma mochila têm o mesmo tamanho corporal. Como não é possível medir com precisão o comprimento do corpo da formiga nas fotografias, utilizei o comprimento da cabeça como *proxy* para o tamanho da presa, já que essa dimensão possui relação isométrica com o comprimento do corpo (TSCHINKEL, 2013). Em todas as fotografias selecionadas, pelo menos uma cabeça estava em vista frontal e, caso houvesse mais de uma formiga nessa posição, calculei o comprimento médio das cabeças.

Além disso, fiz uma aproximação matemática para estimar o número de formigas presentes na mochila do predador, já que não foi possível contá-las com precisão pelas fotografias. Primeiramente, calculei o volume de uma única formiga com base na relação alométrica descrita por Tschinkel (2013), que indica que o volume do abdômen de um indivíduo de *Solenopsis* representa aproximadamente 57% do seu volume total. Considerando o abdômen da formiga como um esferoide (TSCHINKEL, 2013), medi seu comprimento (GL) e largura (GW), e usei a fórmula $V = \frac{4}{3}\pi \frac{GL}{2} \left(\frac{GW}{2}\right)^2$ para quantificar seu volume. Em todas as fotografias, pelo menos um abdômen era mensurável e, caso houvesse mais de um, calculei o volume médio. Em segundo lugar, dada a maneira como as formigas são organizadas na mochila (Figura 1), também considerei a mochila como um esferoide. Nesse sentido, para calcular seu volume total, medi seu comprimento (BL) e altura (BH), e usei $V = \frac{4}{3}\pi \frac{BL}{2} \left(\frac{BH}{2}\right)^2$. Após calcular os dois volumes (da mochila e de uma formiga), usei o parâmetro de *maximally random jammed* (MRJ, $\varphi = 0.637$) (DONEV et al., 2004) para estimar a porcentagem do volume da mochila ocupada por formigas. Em seguida, dividi o volume ocupado resultante pelo volume de um indivíduo de formiga para estimar o número total de formigas na mochila.

Para testar a relação entre o número de formigas na mochila e o tamanho relativo do predador e sua presa, ajustei um Modelo Linear Generalizado com distribuição de Poisson. O PPSR foi usado como variável preditora e o número de formigas na mochila (arredondado para o inteiro) como variável resposta. As análises estatísticas foram realizadas no R (R CORE TEAM, 2021).

RESULTADOS:

Selecionei 43 fotografias de *Acanthaspis* e *Inara* tiradas em diferentes locais do Sudeste Asiático (20 de Singapura, 10 da Malásia, 2 da China, 1 da Índia e 10 não identificadas). Como não foi possível medir todas as variáveis em algumas dessas fotos, 40 fotos foram usadas para calcular o número de formigas presentes na mochila e as 43 para calcular a razão do tamanho predador-presa (PPSR).

O número de carcaças transportadas pelos *assassin bugs* variou muito: enquanto um indivíduo carregava apenas três formigas, outro carregava aproximadamente 102 (média = 47,633; SD = 29,002) (Figura 2a). O tamanho

relativo das ninfas e suas presas também apresentou variação substancial. Enquanto alguns predadores eram cerca de três vezes maiores que a cabeça de suas presas, outros predadores eram 10 vezes maiores (intervalo PPSR: 3,60 e 10,37; média = 7,237; SD = 1,723) (Figura 2b). Além disso, predadores que consumiram formigas relativamente grandes (ou seja, baixo PPSR) carregavam menos presas em sua mochila ($\beta = 0,26 \pm 0,01$; $df = 39$, $p < 0,0001$) (Figura 2c).

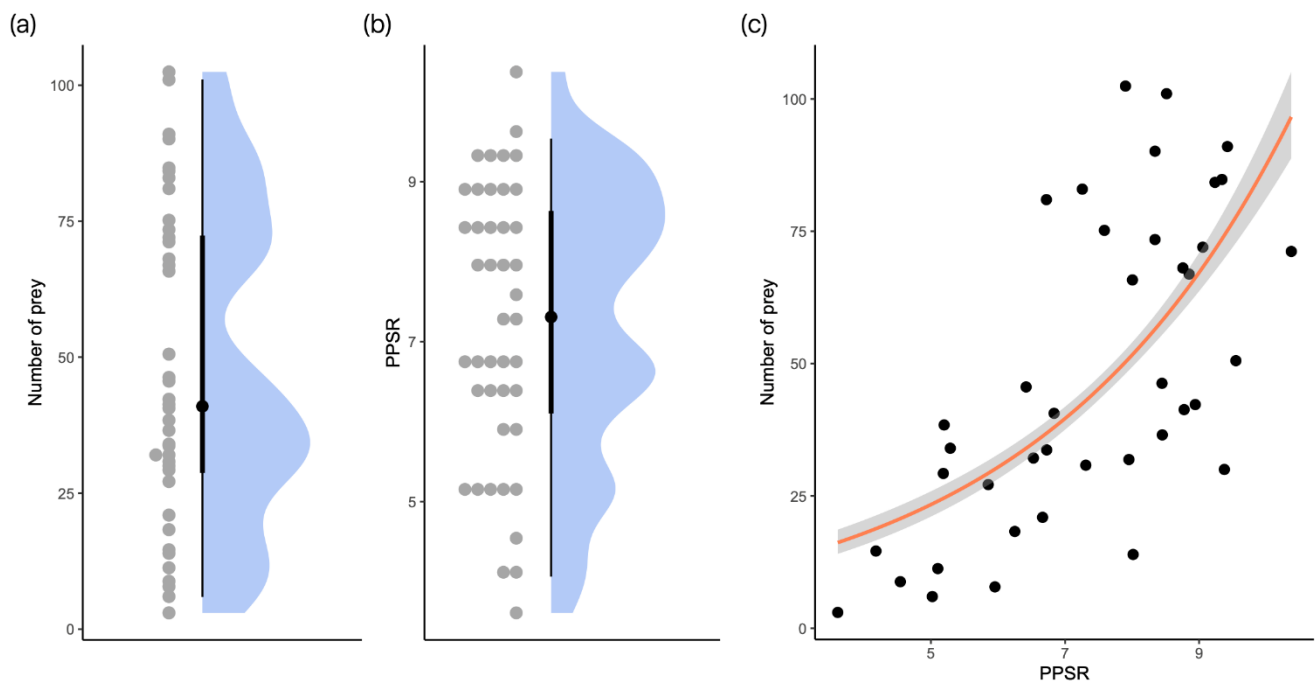


Figura 2. Raincloud plot mostrando a distribuição (cada indivíduo é representado por um ponto) e densidade do (a) número de formigas presentes na mochila e (b) PPSR em 43 indivíduos de *assassin bug*. (c) Relação entre o número de formigas presente na mochila e o tamanho relativo do predador com relação à sua presa (i.e., valores maiores de PPSR correspondem a predadores que carregam presas relativamente pequenas). A linha em (c) foi ajustada com o Modelo Linear Generalizado com distribuição de Poisson, e a área cinza ao redor corresponde ao intervalo de 95% de confiança.

DISCUSSÃO:

Os resultados encontrados corroboram a hipótese de que o tamanho do corpo é um atributo chave na determinação de interações tróficas (PETCHEY et al., 2008). Além disso, esse estudo traz uma nova perspectiva para o cenário de alometria de relações tróficas ao (i) quantificar a alometria em um predador que não é limitado pelo tamanho da boca para consumir presas e que carrega carcaças dessas presas como uma estratégia anti-predação, e ao (ii) usar fotografias disponíveis na internet para quantificar atributos de predadores e suas presas.

Estudos clássicos em alometria trófica sugerem que deve haver um valor teórico ótimo e universal de PPSR no qual o retorno energético é maximizado (EMERSON et al., 1994; WEST et al., 1997). Contudo, trabalhos mais recentes questionam essa hipótese, já que, em sistemas naturais, o valor de PPSR é bastante flexível e depende do contexto no qual a interação ocorre (BROSE et al., 2006; COSTA-PEREIRA et al., 2018; BROSE et al., 2019; KUILE et al., 2022). Os resultados encontrados no presente estudo corroboram com essa última ideia, já que foi observada uma grande variação intra e interespecífica de PPSR entre diferentes indivíduos. Apesar de não ter testado a causa da magnitude dessa variação, o contexto ambiental e as interações interespecíficas parecem exercer uma função importante moldando esse atributo (TSAI et al., 2016; COSTA-PEREIRA et al., 2018; HENRIQUES et al., 2021). Além disso, como os *assassin bugs* sugam os tecidos das suas presas, o tamanho da formiga não deve impor limitações biomecânicas para o seu consumo, apesar de que subjugar e capturar uma presa relativamente grande ainda deve ser desafiador para esses predadores. Portanto, esses fatores ressaltam a importância de considerar aspectos do comportamento de forrageio do predador para entender como relações alométricas emergem em sistemas naturais.

Os resultados também mostram que, quanto maior o tamanho relativo da formiga, menor o número de presas presentes na mochila do predador. Esse comportamento peculiar dos *assassin bugs* de carregar suas presas implica em um custo energético adicional. Além disso, limitações biomecânicas devem determinar não somente o PPSR *per se*, mas também o número de formigas carregadas na mochila (CHARNOV, 1976). Por exemplo, mesmo que a camuflagem aumente muito o *fitness* do indivíduo, uma mochila formada por muitas presas grandes (e mais pesadas) seria muito custosa energeticamente. Além disso, o próprio volume da mochila também deve ser um fator limitante, já que existe um espaço finito disponível no dorso do abdômen do percevejo que pode ser ocupado por formigas. Portanto, os resultados corroboram a hipótese de que existe um *trade-off* entre o PPSR e o número de presas usadas pelos *assassin bugs* para camuflagem, o que tem implicações não somente para o forrageio desses percevejos, mas também para a sua defesa contra predadores.

Apesar desse estudo ter revelado novos aspectos relacionados à ecologia trófica dos *assassin bugs*, ainda existem lacunas no entendimento de como a alometria entre predador e presa influencia a eficiência da camuflagem. Estudos anteriores sobre esses percevejos apenas testaram se a presença da mochila atua como um mecanismo de defesa (BRANDT & MAHSBERG, 2002; JACKSON & POLLARD, 2007), mas não investigaram como o tamanho relativo das formigas afeta a eficiência da camuflagem. É possível que o número e o tamanho relativo das formigas presentes na mochila do *assassin bug* influenciem diretamente na eficácia da camuflagem. Portanto, futuros estudos empíricos devem ser feitos para elucidar a influência do PPSR e do número de formigas sobre a camuflagem.

Dessa forma, os resultados encontrados mostram a importância de se estudar alometria em sistemas não convencionais e com métodos alternativos (i.e., fotografias da interação) (BAUER, 2021). Os estudos realizados até então majoritariamente investigaram alometria entre predador e presa sob uma perspectiva trófica e energética. Ao analisar uma interação na qual o predador usa sua presa não apenas para obter energia, mas para se defender de outros predadores, esse estudo lança uma nova maneira de pensar alometria, unindo mecanismos de defesa e interações tróficas.

BIBLIOGRAFIA

- AMBROSE, D.; KUMAR, A. Reduviid predators. In: OMKAR (Ed.), **Ecofriendly Pest Management for Food Security**. Academic Press, 2016, p. 217–257. ISBN: 9780128032657
- BAUER, T. Ant-eating twigs and stalks: the natural prey of Tmarus and Monaeses (Araneae: Thomisidae) in the Western Palaearctic, analysed by using online-accessible wildlife photography. **Arachnologische Mitteilungen: Arachnology Letters**, v. 62, n. 1, p. 61–66, 2021. DOI: <https://doi.org/10.30963/aramit6206>
- BRANDT, M.; MAHSBERG, D. Bugs with a backpack: the function of nymphal camouflage in the West African assassin bugs *Paredocla* and *Acanthaspis* spp. **Animal Behaviour**, v. 63, n. 2, p. 277–284, 2002. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1910>
- BROSE, U.; ARCHAMBAULT, P.; BARNES, A. et al. Predator traits determine food-web architecture across ecosystems. **Nature Ecology & Evolution**, v. 3, p. 919–927, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41559-019-0899-x>
- BROSE, U.; JONSSON, T.; BERLOW, E. et al. Consumer-resource body-size relationships in natural food webs. **Ecology**, v. 87, n. 10, p. 2411–2417, 2006.
- CASTANHO, L.; OLIVEIRA, P. Biology and behaviour of the neotropical ant-mimicking spider *Aphantochilus rogersi* (Araneae: Aphantochilidae): nesting, maternal care and ontogeny of ant-hunting techniques. **Journal of Zoology**, v. 242, p. 643–650, 1997.
- CHARNOV, E. Optimal foraging, the marginal value theorem. **Theoretical Population Biology**, v. 9, n. 2, p. 129–136, 1976. DOI: [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(76\)90040-X](https://doi.org/10.1016/0040-5809(76)90040-X)
- COSTA-PEREIRA, R.; ARAÚJO, M.; OLIVIER, R. et al. Prey limitation drives variation in allometric scaling of predator-prey interactions. **The American Naturalist**, v. 192, n. 4, p. E139–E149, 2018.
- DONEV, A.; CISSE, I.; SACHS, D. et al. Improving the Density of Jammed Disordered Packings Using Ellipsoids. **Science**, v. 303, n. 5660, p. 990–993, 2004.

- EMERSON, S.; GREENE, H.; CHARNOV, E. Allometric aspects of predator-prey interactions. *In*: WAINWRIGHT, P.; REILLY, S. **Ecological morphology: integrative organismal biology**, p. 123-139, 1994.
- GARLASCHELLI, D.; CALDARELLI, G.; PIETRONERO, L. Universal scaling relations in food webs. **Nature**, v. 423, p. 165-168, 2003.
- GRIFFITHS, D. Foraging costs and relative prey size. **The American Naturalist**, v. 116, n. 5, p. 743-752, 1980.
- HENRIQUES, J.; LACAVAL, M.; GUZMÁN, C. et al. The sources of variation for individual prey-to-predator size ratios. **Heredity**, v. 126, p. 684-694, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41437-020-00395-5>
- JACKSON, R.; POLLARD, S. Bugs with backpacks deter vision-guided predation by jumping spiders. **Journal of Zoology**, v. 273, n. 4, p. 358-363, 2007. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00335.x>
- KALINKAT, G.; SCHNEIDER, F.; DIGEL, C. et al. Body masses, functional responses and predator-prey stability. **Ecology Letters**, v. 16, n. 9, p. 1126-1134, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1111/ele.12147>
- KUILE, A.; APIGO, A.; BUI, A. et al. Predator-prey interactions of terrestrial invertebrates are determined by predator body size and species identity. **Ecology**, n/a, p. e3634, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.3634>
- NAKAZAWA, T. Individual interaction data are required in community ecology: a conceptual review of the predator-prey mass ratio and more. **Ecological Research**, v. 32, p. 5-12, 2017.
- ODHIAMBO, T. Some observations on the natural history of *Acanthaspis petax* Stål (Hemiptera: Reduviidae) living in termite mounds in Uganda. **Proceedings of the Royal Entomological Society of London**, v. 33, n. 10-12, p. 167-175, 1958. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1958.tb00449.x>
- PAINE, R. Food Web Complexity and Species Diversity. **The American Naturalist**, v. 100, n. 910, p. 65-75, 1966.
- PETCHEY, O.; BECKERMAN, A.; RIEDE, J.; WARREN, P. Size, foraging, and food web structure. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 11, p. 4191-4196, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0710672105>
- PORTALIER, S.; FUSSMANN, G.; LOREAU, M.; CHERIF, M. The mechanics of predator-prey interactions: First principles of physics predict predator-prey size ratios. **Functional Ecology**, v. 33, n. 2, p. 323-334, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13254>
- PYKE, G. Optimal foraging theory: a critical review. **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 15, p. 523-575, 1984. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.002515>
- R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2021. URL: <https://www.R-project.org/>
- RUXTON, G.; ALLEN, W.; SHERRATT, T.; SPEED, M. **Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, aposematism, and mimicry**. Oxford University Press, 2019. ISBN: 9780199688685
- RUXTON, G.; STEVENS, M. The evolutionary ecology of decorating behaviour. **Biology Letters**, v. 11, n. 6, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0325>
- TSAI, C.; HSIEH, C.; NAKAZAWA, T. Predator-prey mass ratio revisited: does preference of relative prey body size depend on individual predator size? **Functional Ecology**, v. 30, n. 12, p. 1979-1987, 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12680>
- TSCHINKEL, W. The Morphometry of *Solenopsis* Fire Ants. **PLoS ONE**, v. 8, n. 11, p. e79559, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079559>
- WEST, G.; BROWN, J. H.; ENQUIST, B. A General Model for the Origin of Allometric Scaling Laws in Biology. **Science**, v. 276, n. 5309, p. 122, 1997.
- WOOTTON, K. L., CURTSDOTTER, A., ROSLIN, T. et al. Towards a modular theory of trophic interactions. **Functional Ecology**, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13954>