

EFEITOS INDIVIDUAIS E INTERATIVOS DO RISCO DE PREDACÃO, PROFUNDIDADE DO HABITAT E DISPONIBILIDADE DE RECURSO NO COMPORTAMENTO DE OVIPOSIÇÃO EM *Aedes aegypti*

Jane Larissa de Melo Custódio¹, Jean Patrick da Silva Jorge², Jaqueiuto da Silva Jorge², Renato César de Melo Freire³, Paula Blandy Tissot Brambilla³, Adriano Caliman Ferreira da Silva⁴, Luciana Silva Carneiro^{4,5}

1. Graduanda em Ciências Biológicas pela Universidade Federal do Rio Grande do Norte – UFRN
2. Estudantes da Pós-Graduação em Ecologia – PPG ECO UFRN
3. Colaboradores do Laboratório de Insetos e Vetores – UFRN
4. Professores do Departamento de Ecologia da UFRN
5. Orientadora

Resumo

A seleção de habitat de oviposição por espécies com ciclo de vida complexo é influenciada pelo risco de mortalidade e potencial de desenvolvimento da prole. Ao fornecerem pistas químicas de sua presença no ambiente, predadores podem influenciar indiretamente a escolha de habitat para reprodução em insetos. Outros fatores da qualidade do habitat podem interagir, afetando a resposta das fêmeas. Neste trabalho, avaliamos experimentalmente se a seleção de habitats de oviposição de *Aedes aegypti* é afetada pelo risco de predação (pistas químicas de peixe) e se os efeitos do risco são afetados pelo *trade-off* com a disponibilidade de recurso (matéria orgânica dissolvida) e o tamanho do habitat (profundidade), fatores que afetam sobrevivência e desenvolvimento. O tamanho do habitat e a disponibilidade de recursos, individualmente, foram os fatores mais importantes para definir os sítios de oviposição e a quantidade relativa de ovos postos por fêmea, e mediarão os efeitos do risco de predação.

Palavras-chave: *Trade-off*; Pistas químicas; Seleção de habitat.

Apoio financeiro: Pró-reitoria de Pesquisa – PROPESQ UFRN

Trabalho selecionado para a JNIC: Pró-reitoria de Pesquisa – PROPESQ UFRN

Introdução

O risco percebido pela presa desencadeia, como resposta antipredação, alterações fenotípicas que podem ser comportamentais (PETRANKA; SIH, 1987), morfológicas (BRÖNMARK; PETTERSSON, 1994; TOLLRIAN, 1995) e fisiológicas (GUARIENTO et al., 2015).

As respostas antipredação podem variar de acordo com as características do ambiente e com o grau de pressão que ele exerce sobre a presa em aspectos como a disponibilidade de recursos (BROWN et al. 1988) e a temporalidade do habitat (SPIELER; LINSÉNMAIR, 1997). Fêmeas ovipositando em sítios com condições multivariadas tendem a apresentar respostas antipredação bastante complexas (LAURILA, A.; KUJASALO, 1999; ARAV; BLAUSTEIN, 2006), pois elas precisam ponderar *trade-offs* relacionados aos custos e benefícios associados ao local de oviposição, levando em conta os benefícios para o seu próprio fitness e o fitness da prole. Esse aspecto é especificamente desafiador em organismos que se caracterizam por apresentarem fase larval aquática e fase adulta terrestre, pois é necessário que a fêmea grávida faça uma leitura das condições de um habitat no qual ela não está mais inserida diariamente. Assim, ela deve selecionar sítios de oviposição que apresentem um menor risco de mortalidade e maior potencial de desenvolvimento da prole (KERSHENBAUM et al. 2012).

Dentre os parâmetros utilizados por estas fêmeas para avaliar a adequabilidade do habitat para oviposição estão o risco de predação, a disponibilidade de recurso e o risco de mortalidade da prole por dessecação (denotado pelo tamanho do habitat) – dado que essas espécies geralmente utilizam habitat aquáticos temporários para oviposição (CHODOROWSKI, 1969).

Neste trabalho, hipotetizamos que o risco de predação afeta o comportamento de seleção de sítios de oviposição em fêmeas de *Aedes aegypti*, mas os seus efeitos serão mediados ou dependentes da associação com a disponibilidade de recurso e o tamanho do habitat. Nosso objetivo é compreender a importância relativa dos três fatores experimentais – risco de predação, disponibilidade de recurso e profundidade do habitat – no comportamento de seleção de habitat de oviposição do mosquito *A. aegypti*, através da análise dos efeitos individuais e interativos destes fatores.

Metodologia

Os organismos utilizados para a realização dos ensaios experimentais foram as espécies *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae) representando a presa, *Poecilia vivipara* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae) como predador e lixiviado de folhas de *Anacardium occidentale* L. (Anacardeaceae), representando o recurso. Da

espécie *Poecilia vivipara* utilizamos apenas água do aquário onde estavam os peixes, contendo pistas químicas.

O experimento foi realizado em gaiolas (60x60x30 cm), confeccionadas com cano PVC (20 mm) e filó. Fizemos a soltura de uma fêmea de *A. aegypti* por gaiola e a deixamos forrageando por 48h até a captura para a posterior contagem dos ovos. Optamos por esta metodologia de utilizar uma única fêmea grávida para que ovos deixados anteriormente nos sítios não interferisse na seleção de outra fêmea.

Dentro de cada gaiola, havia disponível para a fêmea um gradiente com 8 opções de sítios para oviposição, de modo que todas as combinações possíveis entre as três variáveis testadas neste trabalho pudessem ser obtidas. Ou seja, tínhamos um design experimental 2x2x2 fatorial, onde foram cruzadas duas categorias de risco (com e sem risco), duas categorias de recurso (com e sem adição de recurso) e duas categorias de tamanho (fundo e raso). Os containers fundos e rasos possuíam 12 cm e 3 cm de profundidade, preenchidos com um volume de líquido de 300 ml e 50 ml, respectivamente. Para que a variação na distância entre a borda do recipiente e o teto e/ou assoalho da gaiola não fosse utilizada como parâmetro de profundidade, nós padronizamos a altura dos containers em 12 cm, desta forma, os tratamentos rasos possuíam um suporte que os deixavam da mesma altura dos tratamentos profundos. Os grupos controle foram preenchidos 100% com água mineral; tratamentos com risco e com recurso foram preenchidos com metade de água contendo pistas do predador e metade de água de infusão vegetal, e tratamentos sem risco/com recurso e com risco/sem recurso possuíam 50% de água mineral e 50% do fator em questão, para que se mantivesse a mesma proporção na concentração das pistas com relação ao volume total de líquido.

Em nossa análise estatística utilizamos modelos lineares mistos. Os efeitos dos fatores experimentais foram analisados sobre duas variáveis respostas: (1) proporção de réplicas ovipostas por fêmea e (2) porcentagem de ovos postos por fêmea. Para ambas as variáveis um valor de significância de 0.05 foi utilizado nas análises estatísticas.

Resultados e Discussão

Nossos resultados mostram que a presença de pistas químicas de *P. vivipara* como fator isolado, ou seja, o risco de predação como elemento unicamente determinante, não afetou a escolha individual da fêmea de *A. aegypti*, tanto para a proporção de réplicas ovipostas de cada tratamento (efeitos individuais do risco de predação (Ri): valor de $F = 1.03$; valor de $p = 0.31$; tabela 1) quanto para a proporção do número total de ovos ovipostos por fêmea (valor de $F = 0$; valor de $p = 0.84$; tabela 2). Entretanto, os efeitos do risco de predação mostraram-se significativamente importantes na seleção de habitat de oviposição apenas quando o risco percebido interagiu com a disponibilidade de recurso (RixRe: valor de $F = 14.05$; valor de $p = 0.0002$; tabela 1 e RixRe: valor de $F = 10$; valor de $p = 0.002$; tabela 2).

Este resultado contrasta com uma gama de estudos que têm reportado que mosquitos tendem a evitar a oviposição onde existe a presença de predadores ou suas pistas (BLAUSTEIN; KOTLER, 1993; ARAV; BLAUSTEIN, 2006; SILBERBUSH; BLAUSTEIN, 2011). Por outro lado, são condizentes com alguns trabalhos que sustentam que mosquitos do gênero *Aedes* possuem uma tendência de não evitar pistas do predador quando buscam por sítios para oviposição (TORRES-ESTRADA et al., 2001; ALBENY-SIMÕES et al., 2014). As fêmeas utilizadas no presente estudo demonstraram uma leve atração por sítios onde continham pistas de predadores, mas esta resposta foi dependente da disponibilidade de recurso. Isto é, a fêmea realizou escolhas de habitat baseada na presença do risco de predação apenas quando não havia alimento disponível para a prole.

Os fatores profundidade do habitat e disponibilidade de recurso apresentaram importantes efeitos individuais na escolha de sítios de oviposição por fêmeas de *A. aegypti*, tanto para a proporção de réplicas ovipostas por fêmea (profundidade (P): valor de $F = 66.64$; valor de $p = < 0.0001$; recursos (Re): valor de $F = 25.48$; valor de $p = < 0.0001$; tabela 1) quanto para a proporção do número total de ovos ovipostos por fêmea (profundidade (P): valor de $F = 58$; valor de $p = < 0.0001$; recursos (Re): valor de $F = 20$; valor de $p = < 0.0001$; tabela 2). Para esta última variável, a interação entre tamanho do habitat e disponibilidade de recurso, foi significativa (P×Re: $F = 8$; $p = 0,005$; tabela 2).

A escolha de *A. aegypti* é baseada no trade-off entre risco de predação e disponibilidade de recurso. Isto demonstra como fatores relacionados à sobrevivência e desenvolvimento são importantes para a avaliação da qualidade dos habitats disponíveis numa matriz de qualidades variáveis. Fatores como a abundância de alimento e risco de predação são limitantes nos habitats colonizados por *A. aegypti* e outros mosquitos, desta forma, a capacidade em avaliar e responder simultaneamente a estes fatores é favorecida pela seleção natural. *A. aegypti* ovipõe em habitats de natureza efêmera e com pequeno tamanho, o que provavelmente causou pressões seletivas para um curto período larval, necessidade de recursos abundantes e diminuição da probabilidade de encontro com predadores (WELLBORN; SKELLY; WERNER, 1996).

Esta pressão seletiva provocada pelo pequeno tamanho do habitat pode ter contribuído também para a seleção de aparatos sensoriais associados à detecção da adequabilidade dos sítios de oviposição baseada na profundidade/volume do habitat, que pode representar um indicador do risco de perda da prole por dessecação e/ou do potencial de crescimento e desenvolvimento das larvas (DHILEEPAN, 1997; SPIELER; LINSENMAIR, 1997; WYNN; PARADISE, 2001; ARAV; BLAUSTEIN, 2006). Isto é bastante pertinente para explicar a preferência de *A. aegypti* por sítios com maior tamanho/profundidade e a influência do trade-off entre tamanho/profundidade e disponibilidade de recurso observada no presente estudo (figura 1). O mesmo ocorre em outros estudos com mosquitos (DHILEEPAN, 1997) e anfíbios (SPIELER; LINSENMAIR, 1997). Dhileepan

(1997) observou que a preferência de *Culex annulirostris* por sítios de oviposição aumenta significativamente com o aumento da profundidade da água, enquanto *Culex molestus* não o faz.

Nossos resultados mostram que a resposta comportamental de *A. aegypti* ao risco de predação, disponibilidade de recurso e profundidade do habitat é, além de muito complexa, extremamente plástica, dependendo também de características fisiológicas desses indivíduos.

Tabela 1: Proporção de réplicas ovipostas por fêmea				
	GI	MQ	F	p
Fatores				
Profundidade (P)	1	10.75	66.64	<0.0001
Risco de predação (Ri)	1	0.16	1.03	0.31
Recursos (Re)	1	4.11	25.48	<0.0001
PxRi	1	0.02	0.13	0.71
RixRe	1	2.26	14.05	0.0002
PxRe	1	0.00	0.01	0.94
PxRixRe	1	0.02	0.13	0.71
Erro	455	0.16		

Tabela 2: Proporção do número total de ovos ovipostos por fêmea				
	GI	MQ	F	p
Fatores				
Profundidade (P)	1	2.82	58	<0.0001
Risco de predação (Ri)	1	0.00	0	0.84
Recursos (Re)	1	0.97	20	<0.0001
PxRi	1	0.00	0	0.92
RixRe	1	0.46	10	0.002
PxRe	1	0.37	8	0.005
PxRixRe	1	0.08	2	0.19
Erro	455	0.04		

Sumário das análises de variância de modelos mistos mostrando os efeitos individuais e interativos da profundidade do habitat, risco de predação e disponibilidade de recursos na proporção de réplicas ovipostas por fêmea (tabela 1) e proporção do número total de ovos ovipostos por fêmea (tabela 2). GI = graus de liberdade; MQ = Média dos quadrados. Valores de p em negrito denotam efeitos significativos $p < 0.05$.

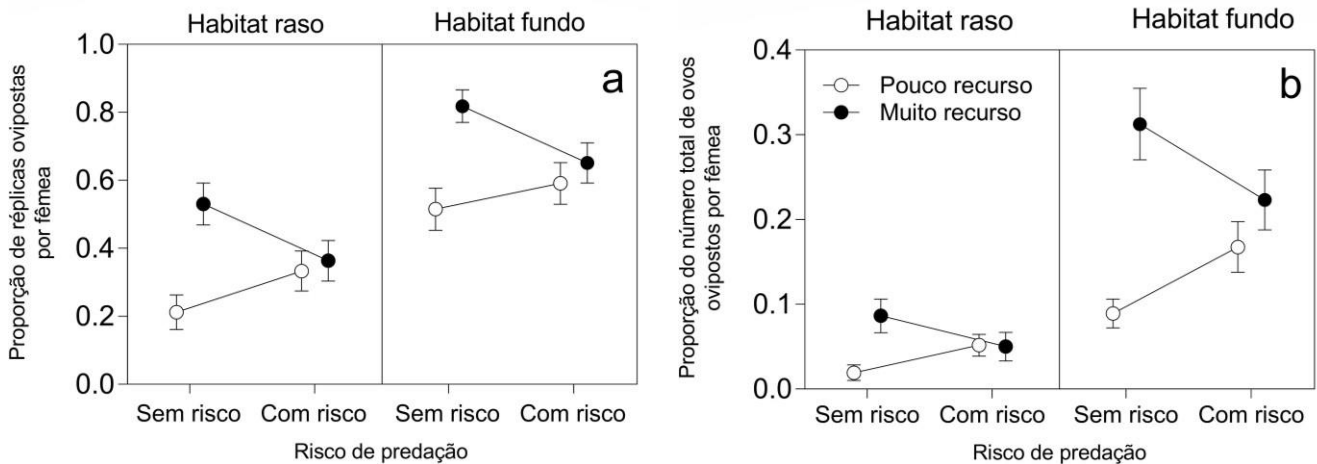


Figura 1: Efeitos individuais e interativos do risco de predação, disponibilidade de recurso e profundidade do habitat sobre a proporção de réplicas ovipostas por fêmea (a) e a proporção do número total de ovos ovipostos por fêmea (b).

Conclusões

Nossos achados apontam para uma alta capacidade de avaliação de sítios de oviposição por fêmeas de *A. aegypti*, que se baseiam em características do ambiente, sejam estas características físicas ou químicas, bióticas ou abióticas. Esta resposta integrativa culmina em padrões comportamentais extremamente complexos, demonstrando que estes organismos possuem uma alta plasticidade fenotípica, que lhes dá a capacidade de adaptar-se a condições multivariáveis com a finalidade de otimizar o seu fitness e o de sua prole. Esta habilidade comportamental pode explicar em parte o grande sucesso reprodutivo e dificuldade no controle da proliferação de *A. aegypti*. Não obstante, nossas conclusões parecem ínfimas com relação à gama de precedentes para novas investigações que surgem após resultados como os apresentados neste trabalho. Entender como os fatores ambientais associados aos potenciais locais de oviposição de *A. aegypti* podem ser manejados, podem auxiliar no controle da reprodução deste vetor. Isso inclui o entendimento dos efeitos individuais e combinados de outros fatores sobre a escolha de sítios de oviposição, como diferentes tipos de alimento e diferentes predadores.

Referências bibliográficas

- ALBENY-SIMÕES, D.; MURRELL, E. G.; ELLIOT, S. L.; ANDRADE, M. R.; LIMA, E.; JULIANO S. A.; VILELA E. F. Attracted to the enemy: *Aedes aegypti* prefers oviposition sites with predator-killed conspecifics. **Oecologia**, v. 175, n. 2, p. 481-492, 2014.
- ARAV, D.; BLAUSTEIN, L. Effects of pool depth and risk of predation on oviposition habitat selection by temporary pool dipterans. **Journal of Medical Entomology**. v. 43, n. 3, p. 493–497, 2006.
- BLAUSTEIN, Leon; KOTLER, Burt P. Oviposition habitat selection by the mosquito, *Culiseta longiareolata*: effects of conspecifics, food and green toad tadpoles. **Ecological Entomology**. v. 18, n. 2, p. 104-108, 1993.
- BRÖNMARK, C.; PETTERSSON, L. B. Chemical cues from piscivores induce a change in morphology in crucian carp. **Oikos**. v. 70, n. 3, p. 396-402, 1994.
- BROWN, J. S.; KOTLER, B. P.; SMITH, R. J.; WIRTZ II, W. O. The effects of owl predation on the foraging behavior of heteromyid rodents. **Oecologia**. v. 76, p. 408–415, 1988.
- CHODOROWSKI, A. The desiccation of ephemeral pools and the rate of development of *Aedes communis* larvae. **Polskie Archiwum Hydrobiologii**. v. 16, p. 79-91, 1969.
- DHILEEPAN, Kunjithapatham. Physical factors and chemical cues in the oviposition behavior of arboviral vectors *Culex annulirostris* and *Culex molestus* (Diptera: Culicidae). **Environmental Entomology**. v. 26, n. 2, p. 318-326, 1997.
- GUARIENTO, R. D., CARNEIRO, L. S.; JORGE, J. S.; BORGES, A. N.; ESTEVES, F. A.; CALIMAN, A. Interactive effects of predation risk and conspecific density on the nutrient stoichiometry of prey. **Ecology and Evolution**. v. 5, n. 21, p 4747-4756, 2015.
- KERSHENBAUM, A. SPENCER, M; BLAUSTEIN, L; COHEN, J. E. Modelling evolutionarily stable strategies in oviposition site selection, with varying risks of predation and intraspecific competition. **Evolutionary Ecology**. v. 26, p. 955–974, 2012.
- LAURILA, A.; KUJASALO, J. Habitat duration, predation risk and phenotypic plasticity in common frog (*Rana temporaria*) tadpoles. **Journal of Animal Ecology**. v. 68, n. 6, p. 1123-1132, 1999.
- PETRANKA, J. W.; SIH, A. Habitat duration, length of larval period, and the evolution of a complex life cycle of a salamander, *Ambystoma texanum*. **Evolution**. v. 41, n. 6, p. 1347-1356, 1987.
- SILBERBUSH, A.; BLAUSTEIN, L. Mosquito females quantify risk of predation to their progeny when selecting an oviposition site. **Functional Ecology**. v. 25, n. 5, p. 1091–1095, 2011.
- SPIELER, M.; LINSENMAIR, K. E. Choice of optimal oviposition sites by *Hoplobatrachus occipitalis* (Anura: Ranidae) in an unpredictable and patchy environment. **Oecologia**. v. 109, n. 2, p. 184-199, 1997.
- TOLLRIAN, Ralph. Predator-Induced Morphological Defenses: Costs, Life History Shifts, and Maternal Effects in *Daphnia Pulex*. **Ecology**. v. 76, n. 6, p. 1691-1705, 1995.
- TORRES-ESTRADA, J.L.; RODRIGUEZ, M.H.; CRUZ-LÓPEZ, L.; ARREDONDO-JIMENEZ, J. I. Selective oviposition by *Aedes aegypti* (Diptera: culicidae) in response to *Mesocyclops longisetus* (Copepoda: cyclopoidea) under laboratory and field conditions. **Journal of Medical Entomology**. v. 38, n. 2, p 188–192, 2001.
- WELLBORN, G. A.; SKELLY, D. K.; WERNER, E. E. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. **Annual review of ecology and systematics**. v. 27, n. 1, p. 337-363, 1996.
- WYNN, Gregory; PARADISE, Christopher J. Effects of microcosm scaling and food resources on growth and survival of larval *Culex pipiens*. **BMC Ecology**. v. 1, n. 3, 2001.