

**UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA - UFBA**

Programa de Pós-Graduação em Ecologia: Teoria, Aplicação e Valores

Mestrado em Ecologia: Teoria, Aplicação e Valores

**EMERSON CAMPOS BARBOSA JÚNIOR**

**EFEITO DA PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL NA RESILIÊNCIA DE AMBIENTES QUE SOFRERAM DISTÚRBIOS ANTROPOGÊNICOS**

**Salvador, Dezembro de 2019**

**EMERSON CAMPOS BARBOSA JÚNIOR**

**EFEITO DA PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL NA RESILIÊNCIA DE AMBIENTES QUE SOFRERAM DISTÚRBIOS ANTROPOGÊNICOS**

Dissertação apresentada ao Programa

de Pós-Graduação em Ecologia:

teoria, aplicação e valores, como parte dos

requisitos exigidos para obtenção

do título de Mestre em

Ecologia.

Orientador: Dr. Hilton Japyassú

Co-orientador: Dr.Vitor Passos Rios

**Salvador, dezembro de 2019**

***Texto de divulgação***

**COMO ANIMAIS QUE PODEM VARIAR O COMPORTAMENTO AFETAM A CAPACIDADE DE RECUPERAÇÃO DE UM AMBIENTE QUE SOFREU UM IMPACTO HUMANO?**

**EMERSON CAMPOS BARBOSA JÚNIOR**

As mudanças ambientais causadas por seres humanos tem afetado negativamente a biodiversidade. A capacidade de variar o comportamento frente a um estímulo (plasticidade) pode aumentar a sobrevivência e a reprodução dos indivíduos (maior persistência das populações). Com base nisso, entender como a plasticidade comportamental influência na capacidade de recuperação (resiliência) de ambientes impactados será importante para maior previsão e generalização científica sobre a natureza. Neste trabalho, verificamos: (a) o efeito da plasticidade comportamental dos indivíduos na resiliência da comunidade em contexto de área desmatada pelos seres humanos; e (b) o efeito da plasticidade comportamental dos indivíduos no número de ambientes diferentes que podem ser gerados após desmatamentos de diferentes intensidades. Além disso, também verificamos se o sistema é menos resiliente: quando se gasta muita energia por poder variar o comportamento (custo da plasticidade) e quando o desmatamento é grande e gerado por grandes fazendas. Para testar isso, utilizamos métodos computacionais para criar uma simplificação do ambiente natural em nosso computador (modelagem computacional). A variação do comportamento foi na dispersão do indivíduo (tamanho máximo do salto para fugir do distúrbio). Criamos um ambiente com 10 espécies e utilizamos uma métrica chamada distância de Shannon (que seria o valor da diversidade antes do desmatamento diminuido pelo valor da diversidade depois deste). Utilizamos um teste estatístico chamado ANOVA para detectar se encontraríamos resultados significativos. Em nossos resultados, observamos que variar o comportamento (ser plástico) é melhor que não variar. Identificamos também que em contextos de grandes desmatamentos variar o comportamento para poder dar saltos maiores aumenta a capacidade de resiliência da comunidade. Descobrimos que só tínhamos um ambiente tanto antes como depois do desmatamento. Nos outros testes estatísticos, encontramos que as maiores fazendas e os pequenos desmatamentos aumentam a resiliência do sistema – no gasto de energia por ter mais plasticidade não houve uma diferença significativa. Esse resultado é importante para os ambientes futuros, pois mesmo em situações péssimas para os ecossistemas pode haver maior resiliência quando os indivíduos tiverem maior plasticidade comportamental.

**Resumo**

As mudanças ambientais causadas por seres humanos tem afetado negativamente a biodiversidade. Frente as estas, ser plástico pode aumentar o fitness médio populacional, dando mais persistência as populações. Com base nisso, entender como a plasticidade comportamental influência na resiliência de ambientes é importante para previsões e generalizações sobre paisagens afetadas por distúrbios. Neste trabalho, verificamos: (a) o efeito da plasticidade comportamental dos indivíduos na resiliência da comunidade em contexto de distúrbio (fragmentação através da perda de habitat) causado por seres humanos; e (b) o efeito da plasticidade comportamental dos indivíduos no número de estados ecológicos após distúrbios de diferentes intensidades. Além disso, verificamos diferenças na resiliência entre: o custo da plasticidade e o grau e a fractalidade (pequenas e grandes fazendas) do distúrbio. Para isso, utilizamo-nos de modelagem baseada em indivíduos (ABM), através do software NetLogo. Elaboramos um modelo com 10 espécies e 3 níveis tróficos. Os animais tiveram plasticidade ativacional na dispersão (tamanho máximo do salto para fugir) com um custo energético associado. Utilizamos a ANOVA multifatorial para observar diferenças na resiliência – esta representada pela distância de Shannon (valor de Shannon pré-distúrbio diminuído pelo valor pós-distúrbio – valores retirados pós-estabilização). Encontramos: (a) que ter plasticidade é melhor que não ter; (b) que em contextos de grandes distúrbios o aumento da plasticidade comportamental aumenta a resiliência do sistema; (c) um estado pré-disturbio e outro pós; e (d) maior resiliência em contextos de maior fractalidade e menor grau no distúrbio (não houve diferença no custo). Em contextos de maior plasticidade ambientes disturbados talvez possam ter seus pontos de declive alterados.

**Palavras-chave:** Ecologia Comportamental; Etologia; HIREC; Plasticidade Fenotípica; Perturbação

**Abstract**

Environmental changes caused by humans have negatively affected biodiversity. Faced with these, being plastic can increase the average population fitness, giving more persistence to populations. Based on this, understanding how behavioral plasticity influences the resilience of environments is important for predictions and generalizations about disturbed landscapes. In this paper, we verify: (a) the effect of behavioral plasticity of individuals on community resilience in the context of disturbance (fragmentation through habit loss) caused by humans; and (b) the effect of behavioral plasticity of individuals on the number of ecological states following disturbances of different intensities. In addiction, we verify differences in resilience between: the cost of plasticity and the degree and fractality (small and large farms) of the disturbance. For this, we use of agents-based modeling (ABM) through NetLogo software. We elaborated a model with 10 species and 3 trophic levels. The animals had activational plasticity in dispersion (maximum size of the leap to escape) with an associated energy cost. We used multifactorial ANOVA to observe differences in resilience – which is represented by Shannon distance (pre-disturbance Shannon value decreased by post-disturbance value – values taken after stabilization). We find: (a) that having plasticity is better than not; (b) that in contexts of major disturbances increased behavioral plasticity increases system resilience; (c) state one pre-disturbance and one post; and (d) greater resilience in contexts of higher fractality and lower degree of disturbance (no difference in cost). In contexts of greater plasticity disturbed environments may have their tipping points altered.

**Keywords:** Behavioral Ecology; Ethology; HIREC; Perturbation; Phenotypic Plasticity

**Sumário**

[Introdução](#_Toc480122519) 07

[Objetivos](#_Toc480122521) 09

[Materiais e Métodos](#_Toc480122522) 10

[Resultados](#_Toc480122523) 15

Discussão.........................................................................................................................

Conclusão........................................................................................................................

Artigo a ser submetido ao periódico *Behavioral Ecology (2.69)*

**\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_**

# Introdução

A plasticidade comportamental é a variabilidade resultante da exposição de um indivíduo (ou genótipo) a diferentes estímulos (Japyassú e Malange 2014). Esse tópico tem sido estudado através de experimentações em laboratórios (Candolin et al. 2014; Nandy et al. 2016), manipulações em cativeiro (Mason et al. 2013), modelagem (Mcghee et al. 2014), entre outros (Wong e Candolin 2015). Vários estudos sobre esse tema (Halpin e Johnson 2014; Mcghee et al. 2014; Nandy et al. 2016) têm encontrado significantes resultados, como no estudo do Halpin e Johnson (2014) em que a aranha viúva-negra (*Latrodectus hesperus*) modulou seu comportamento a diferentes estímulos externos.

O número de estudos sobre plasticidade comportamental tem crescido nesta década (Japyassú e Malange 2014; Forsman 2015), um dos motivos para tal é a busca na compreensão de como os indivíduos se comportarão frente as rápidas mudanças ambientais causadas por seres humanos (HIREC) (Candolin e Wong 2012; Snell-Rood 2013). Essas mudanças como perda de habitat, mudanças climáticas, poluição e espécies invasoras tem afetado negativamente a biodiversidade e os ecossistemas (Sih et al. 2011; Berger-Tal et al. 2016). Entender, em curto prazo, como os indivíduos responderão e se adaptarão a estas é algo importante para o futuro das espécies (Fox et al. 2019), servindo assim para reduzir a perda da biodiversidade (Wong e Candolin 2015).

O tema plasticidade comportamental em contextos de mudanças ambientais é um dos mais importantes na área comportamental (Snell-Rood 2013; Wong e Candolin 2015). Como o comportamento costuma ser a primeira resposta dos indivíduos as estas (Tuomainen e Candolin 2011; Wong e Candolin 2015), a associação feita é diretiva: (i) não ser plástico (ou pouquíssimo), mantendo assim o mesmo comportamento (canalizado) - esta opção prejudica as espécies, pois um comportamento é moldado para contextos específicos, quando este é expresso em outros contextos a tendência é diminuir o fitness médio e fazer a população declinar (Ghalambor et al. 2010; Tuomainen e Candolin 2011); e (ii) ser plástico - maior chance de expressar uma resposta adequada do que em situação sem plasticidade (Wong e Candolin 2015), nesta opção o ambiente pode induzir a produção de fenótipos que tendencia o fitness médio populacional para longe (mal adaptativo) ou próximo do ótimo (adaptivo) (Ghalambor et al. 2015; Wong e Candolin 2015), nesta última há aumento da taxa de sobrevivência e reprodução, fazendo assim as populações persistirem (Tuomanein e Candolin 2011).

Dentro desta temática, sabendo que plasticidade pode melhorar o fitness médio populacional, tem se sugerido que a plasticidade comportamental em respostas a distúrbios causados por seres humanos pode auxiliar na resiliência do sistema (Miner et al. 2005; Blumstein 2015). Este é um tema importante para ecologia e conservação na atualidade (Donohue et al. 2016; Egli et al. 2018), com base nisso a literatura aponta uma pergunta problema (Blumstein 2015; Sih et al. 2015; Sol e Maspons 2015; Wong e Candolin 2015): qual o efeito da plasticidade comportamental dos indivíduos na resiliência de ambientes que sofreram distúrbios causada por seres humanos? Entender melhor este problema, observando a possibilidade do sistema ir para estados alternativos (Wong e Candolin 2015; Egli et al. 2018), vai aumentar as previsões e generalizações sobre paisagens afetadas por distúrbios causados por seres humanos (Sih et al. 2015; Wong e Candolin 2015).

**\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_**

# Objetivos

Neste trabalho, buscaremos responder esta pergunta problema, utilizando-nos de modelagem computacional baseada em indivíduos, através do software NetLogo. Para tanto verificamos: (a) o efeito da plasticidade comportamental dos indivíduos na resiliência da comunidade em contexto de distúrbio causado por seres humanos; e (b) o efeito da plasticidade comportamental dos indivíduos no número de estados ecológicos após distúrbios de diferentes intensidades. Esperamos que: (a) quanto maior a plasticidade comportamental dos indivíduos maior a resiliência do sistema; e (b) em situações de maior plasticidade e menor intensidade no distúrbio menos estados estáveis teremos quando rodarmos o modelo. Além disso, secundariamente, verificamos diferenças na resiliência entre custo da plasticidade e o grau e a fractalidade do distúrbio.

**\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_**

# Matérias e Métodos

**SOFTWARE**

Realizamos este trabalho utilizando modelagem baseada em agentes (ABM), através do programa Netlogo (Wilensky 1999). A ABM é uma forma de modelar ecologia e ambientes em mudanças que é recomendada para compreender sistemas complexos a partir de mecanismos, já que as diferenças dos indivíduos e as características destes estão explícitas (Grimm et al. 2006; Stillman et al. 2015). Embora existam softwares para simular comunidades como: Vortex e GoldSim, alguns destes possuem algumas limitações como não serem baseados em agentes e abrangerem apenas o nível populacional – os que servem para comunidades tem limites no estudo destas. O Netlogo foi viável por ser um software útil para responder nossa pergunta e executar nosso modelo, além superar todas as limitações citadas anteriormente, por: (a) ser um software amplamente utilizado na literatura para realizar modelos baseados em agentes; (b) permitir o estudo aprofundado da comunidade ecológica; (c) ter muito modelo implementado e problemas resolvidos (Railsback e Grimm 2011); e (d) ter um modelo validado de comunidades (expressão da equação de Lotka-Volterra) aplicado à interação entre presa-predador (lobos e ovelhas) (Wilensky 1997) – para nosso trabalho foi necessário apenas a expansão deste.

**MODELO**

***Caracterização geral***

No Netlogo, fizemos um modelo abstrato e expandimos o modelo de lobos e ovelhas já implementado neste software (Wilensky 1997). Embora nosso modelo seja abstrato, estamos focando em um grupo de indivíduos com determinadas características (mamíferos carnívoros e herbívoros, especificamente lobos e ovelhas). Os detalhes do modelo de forma padronizada através do ODD (Overview, Design concepts, and Details – amplamente utilizado na literatura - Grimm et al. 2010) se encontram no material suplementar 1 do trabalho. A escala espacial e temporal do nosso sistema é pequena – 100x100 tamanho de mundo e 1000 passos de tempo (ticks). Nosso modelo expandido tem 3 níveis tróficos – 4 espécies de produtores primários, 3 espécies de consumidores primários (herbívoros - ovelhas) e 3 espécies de consumidores secundários (carnívoros - lobos) – todas estas com o mesmo tempo de vida. Em cada célula do mundo, havia espaço para uma espécie de planta, com isso tivemos 10000 plantas (no inicio do mundo o número destas estavam distribuídas equitativamente por espécie). Cada espécie de consumidor inicia o mundo com 150 indivíduos, então tínhamos inicialmente 900 indivíduos. A reprodução dos consumidores primários era maior do que a dos secundários, tendo este primeiro um ganho energético menor que o último (Slobodkin 1962; Alexander et al. 1991; Murray 1991; Buskirk e Yurewicz 1998; Brose et al. 2008; Bonenfant et al. 2009; Tucker e Rogers 2014).

Embora existam muitos conceitos de espécie difundidos na literatura aplicados a diferentes contextos biológicos (Queiroz 2007), adotamos aqui um conceito muito conhecido e que adequa ao contexto do nosso trabalho, o de Mayr (1963): agrupamentos de populações naturais intercruzantes, reprodutivamente isolados de outros agrupamentos com as mesmas características. Em nosso caso as populações intercruzantes estavam isoladas das outras pela diferença no generalismo (característica diferente restritora) – cada espécie come números diferentes de espécies do nível trófico abaixo (Clavel et al. 2010). No caso das plantas a diferenciação era por ela ser comida por diferentes espécies do nível trófico acima (indivíduos de uma mesma espécie tendiam a se agrupar, representando assim mais realisticamente uma paisagem natural) – a alimentação é a principal forma de interação entre espécies de níveis tróficos diferentes. As espécies generalistas terão um custo energético de menor eficiência na digestão por comer variadas espécies (Overington et al. 2011). Cada população das espécies se autorregulavam pelo fato de quando haver aumento populacional de uma espécie, ter a diminuição do número de alimento disponível, com isso consequentemente havia aumento da mortalidade e diminuição da reprodutividade pela pouca quantidade de energia. Para fazer a separação entre espécies de níveis tróficos diferentes utilizamos a variável grau de plasticidade.

***Plasticidade***

A plasticidade comportamental é a variabilidade resultante da exposição de um indivíduo (ou genótipo) a diferentes estímulos (Japyassú e Malange 2014). Em nosso modelo os indivíduos variaram comportamentalmente o grau da dispersão (tamanho máximo do salto) em resposta a uma fragmentação por perda de habitat (estímulo), sendo a dispersão um dos comportamentos plásticos mais estudados na literatura (Beever et al. 2017). O comportamento plástico dos consumidores primários e secundários é do tipo ativacional – variação no fenótipo em resposta a um estímulo que ocorre no presente (Stamps 2016). Estes indivíduos apresentam uma caminhada aleatória correlacionada e expressam sua plasticidade saltando para fugir de um local com pouca planta ao entorno (o tamanho da plasticidade modificará o tamanho máximo do salto). Os indivíduos fazem isso quando estão com pouca energia e com o habitat destruído (pelas plantas terem sido comidas em excesso ou por distúrbio) – configuramos dessa forma porque os indivíduos gastam energia de acordo com o tamanho do salto (custo do salto), então ele só tomará essa decisão em situações extremas (DeWitt et al. 1998).

Os níveis de plasticidade do modelo, em uma distribuição normal com desvio padrão baixo de 0.2, tem as seguintes médias: plasticidade baixa (2 consumidores primários e 3 consumidores secundários), média (5 consumidores primários e 6 consumidores secundários) e alta (8 consumidores primários e 9 consumidores secundários). Cada indivíduo do sistema, de acordo com esse nível de plasticidade configurado no inicio do sistema, tinha um valor sorteado dentro dessa distribuição de valores, que representaria o tamanho máximo do salto que ele poderia dar (Yadav et al. 2016). Indivíduos mais plásticos tendem a ter cérebros maiores, com isso gastam mais energia (custo energético – baixo custo 0.2 e 0.3 e alto 0.8 e 0.9) (Fristoe et al. 2017). Em contextos de distúrbio, o salto dos indivíduos sempre são em direção as plantas, sendo que este pode ser tanto próximo quanto longe (o limite é o tamanho máximo do salto). Para que isso fosse implementado era importante os indivíduos saberem onde as plantas estavam para poderem saltar, então foi necessário programar uma memória simplificada nos indivíduos, em que estes reconhecem a área ao redor dele, tendo como limite máximo de visão a distância do tamanho máximo do salto. A plasticidade comportamental dos consumidores secundários é maior do que os primários em cada nível do fator porque estamos focados em grupos específicos e o padrão de plasticidade entre níveis tróficos pode variar muito nos animais. Além disso, rodamos também um modelo sem plasticidade e sem custo. Neste modelo o padrão de dispersão acima se manteve (caminhada aleatória correlacionada), porém os indivíduos não respondiam e nem podiam saltar (sem custo do salto) – também não tinham o custo energético de ser plástico.

***Distúrbio***

Distúrbio (causa) é qualquer evento relativamente discreto no tempo que perturba a estrutura do ecossistema, da comunidade ou da população e altera os pools de recursos, a disponibilidade de substrato ou o ambiente físico (White & Pickett, 1985). A perturbação (efeito) é a resposta de um componente ou sistema ecológico a distúrbios ou outro processo ecológico, conforme indicado por desvios nos valores que descrevem as propriedades do componente ou sistema (Rykiel JR 1985) – conceito citado para evitar confusão terminológica durante o texto (ver glossário para mais conceitos). Nosso distúrbio antropogênico permanente posto no sistema, a fragmentação através da perda de habitat, tinha graus diferentes de magnitude, ocorrendo uma vez (frequência) continuamente (“press”) por simulação – era mantido o mesmo formato e intensidade ao longo dos passos de tempo (Donohue et al. 2016). A fragmentação é o processo de subdividir um hábitat contínuo em pedaços menores (Andren 1994).

Geramos este distúrbio no software Gradientland (Cambui et al. 2015). A perda de habitat e fragmentação tinha uma estrutura fractal com o índice de Hurst de 0.3 e 0.7 (baixo e alto), estes valores representam visualmente pequenas e grandes áreas de fazenda. O grau desse distúrbio foi de 30% (baixa - acima do limiar de extinção e com bastante vegetação) e 75% (alta - abaixo do limiar de extinção) (Banks-Leite et al. 2014; Leite et al. 2018; Morante-Filho et al. 2015), sendo o limiar de extinção um ponto em que até mesmo pequenas mudanças nas condições ambientais levarão a grandes mudanças nas variáveis de estado do sistema (Suding 2004). Geramos 200 arquivos (.txt) com informações diferentes (na forma – inclusive tamanho de borda – e distância entre fragmentos) do distúrbio criado no GradientLand para o mesmo grau e fractalidade, sendo que cada arquivo correspondia a uma simulação que seria executada. Fizemos 5 réplicas de cada um desses 200 arquivos, resultando assim nos 1000 arquivos (simulações). Fizemos isso para evitar efeito da forma do distúrbio (viés) sobre nossa análise.

***Resiliência e Estados ecológicos***

Os conceitos ecológicos utilizados nesse tópico do trabalho são: (a) resiliência: capacidade de um sistema de absorver uma perturbação e reorganizar enquanto sofre mudanças, de modo a manter, ainda que essencialmente, a mesma função, estrutura, identidade e feedback (Walker et al. 2004); (b) estado estável: uma combinação de um estado do sistema ecológico e condição ambiental que persiste e para a qual o sistema retorna após perturbações (Suding 2004); e (c) estado alternativo: combinações alternativas de estados de ecossistema e condições ambientais que podem persistir (caso persista - estável) em uma determinada extensão espacial e escala temporal (Suding 2004). Estes conceitos foram escolhidos porque se adequavam melhor a ideia que tínhamos com esse trabalho, além de serem bastante conhecidos na literatura. Definimos estabilidade pré-distúrbio como a constância na dinâmica populacional sem a perda do número de espécies iniciais durante 500 passos de tempo (condição ambiental que persiste). Na situação pós-distúrbio mantivemos a mesma ideia de constância na dinâmica populacional, porém poderia haver perda espécies até chegar ao estado – através de observações consideramos 500 passos o suficiente para a estabilização da mesma. As variáveis escolhidas para medir resiliência da comunidade e número de estados pós-distúrbio seriam o índice de Shannon e de equabilidade (Pielou), porém após analisarmos os resultados, verificamos que ambos estavam correlacionados, dessa forma mantivemos apenas o índice de Shannon (Shannon 1948).

O nosso sistema é uma comunidade ecológica, que são os indivíduos de todas as espécies que potencialmente interagem dentro de um único patch ou área local de habitat (Leibold et al. 2004). Como o conceito de resiliência mostra que um sistema resiliente (ou mais resiliente) absorveria a perturbação, se reorganizaria, mantendo essencialmente suas características (Suding 2004). E o índice de Shannon captura eficientemente as características da comunidade e sua diversidade, mostrando o quanto foi reorganizado (Shannon 1948; Peet 1974). Utilizamos a distância de Shannon (valor de Shannon pré-distúrbio diminuído pelo valor pós-distúrbio) para verificar quão resiliente o sistema era (quantidade de absorção) – quanto menor for a distância maior a resiliência. Os valores de Shannon foram selecionados após o sistema estar estabilizado. Teremos três grandes gráficos: a diferença na resiliência geral entre os fatores gerais (plasticidade, custo, fractalidade e grau no distúrbio), diferença na resiliência por especialização alimentar (especialista, intermediário entre especialista e generalista e generalista) e diferença na resiliência por nível trófico (presa e predador). Para verificarmos se havia mais de um estado, observamos a distribuição dos valores de Shannon pré-disturbio e pós-disturbio e a correlação entre ambos. Caso exista nos pontos pós-disturbio camadas de distribuição de pontos visualmente bem definidas e separadas, representando as condições ambientais alternativas, consideraríamos um estado alternativo. Não classificamos ele como estável, fizemos apenas sugestões, pois não verificamos como essa distribuição se comportava ao longo do tempo.

***Simulações***

Para encontrarmos as combinações de parâmetros ambientais (condições ambientais) em que o sistema se estabilizava, combinamos vários parâmetros ambientais e tivemos 244 combinações possíveis. Utilizando a plataforma “behavioral space” do software NetLogo rodamos 100 réplicas de cada combinação em que no passo de tempo 500 obtinhamos o valor da riqueza e parávamos a simulação – rodamos dessa forma 24400 simulações. Alguns exemplos de parâmetros ambientais são: ganho de comida da ovelha e do lobo, reprodução da ovelha e do lobo, tempo de regeneração das plantas, número de indivíduos iniciais e idade máxima dos indivíduos. Após isso, identificamos as condições ambientais em que o sistema se estabilizava para plasticidade e custos diferentes. As condições ambientais que eram selecionadas para rodar as simulações definitivas e obter o valor do índice de Shannon, era na situação em que as 10 espécies ficavam vivas em todas as réplicas. Com isso, rodamos 1000 réplicas para cada combinação das variáveis preditoras nas condições ambientais que era estável para cada uma delas. Tivemos um número total de 28 mil simulações (1000 simulações por combinação de variável explicativa). Destas, 24 combinações derivam das informações supracitadas: 3 para plasticidade (baixo, médio e alto), 2 para o custo da plasticidade, 2 para os graus de distúrbio e 2 para as formas fractais do distúrbio. As outras 4 combinações derivam do modelo sem plasticidade e custo que se combinou aos 2 graus e as 2 formas fractais do distúrbio. Cada simulação desta funcionava da seguinte forma: começava no passo 0 e terminava no passo 1000 – no 500 salvavamos os valores do índice de Shannon pré-distúrbio, no 501 ocorria o distúrbio e no 999 salvavamos os valores do índice de Shannon pós-distúrbio.

**ANÁLISE**

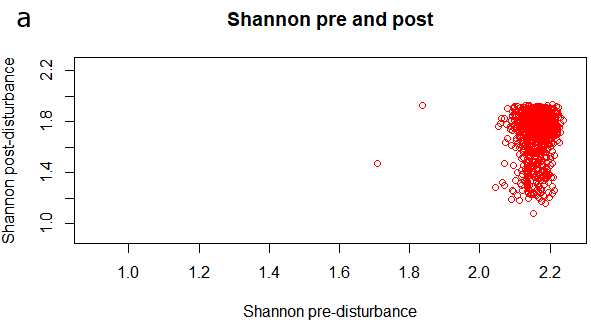
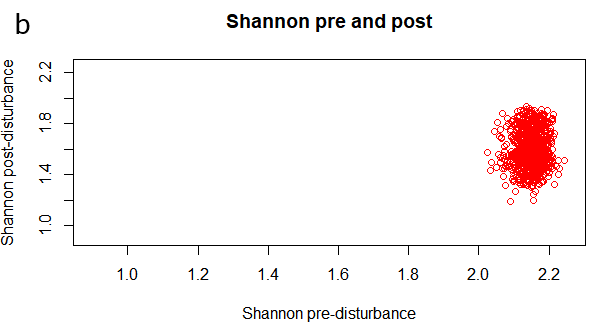
Havia uma grande quantidade de pontos (limitação na execução de testes de premissa) e uma variação natural em nossos dados (esperava-se valores distoantes para graus de distúrbio diferentes). Então mesmo capturando uma subamostragem representativa, os dados provavelmente terão uma distribuição não normal (teste de Shapiro-Wilk) e uma variação heterôgenea (teste de Levene). Mantivemos a análise que havíamos escolhido, a ANOVA, por mesmo assim capturar a diferença e o efeito nos resultados estatísticos. Então utilizamos a ANOVA multifatorial no software R (R Development Core Team 2019) para verificarmos se havia diferença estatisticamente significante na resiliência entre os níveis do fator: plasticidade, custo, fractalidade e grau no distúrbio. Utilizamos também duas ANOVAs uni-fatorial para verificarmos diferenças estatisticamente significantes na resiliência entre especialização alimentar e níveis tróficos. Além disso, realizamos o teste de Tukey para identificar onde estava a diferença entre os fatores.

**\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_**

# Resultados

Tivemos 28 mil simulações (28 combinações dos fatores das minhas variáveis preditoras), sendo que o sistema se equilibrou em três situações diferentes: sistema sem plasticidade e custo, quando o custo era baixo e quando o custo era alto – as simulações com as combinações dos parâmetros ambientais de custo baixo serviu para plasticidade baixa, média e alta configurada no inicio do sistema (não precisou mudar parametro ambiental quando variava a plasticidade). O mesmo ocorreu para o custo alto. Nessas três situações, existiu várias combinações de parâmetros em que o sistema se equilibrou – para o custo baixo 7 combinações de 244 e para o custo alto apenas 3 combinações de 244. Escolhemos uma combinação de parâmetro ambiental para cada custo (o sem plasticidade e custo não foi comparável aos outros porque não teve situações em que sistemas com plasticidade se combinavam aos sem custo, este estava correlacionado a situações sem plasticidade apenas – caso aumentasse mais o número de parâmetros dificultaria a interpretação dos resultados). Escolhemos as combinações que tinham maior realismo biológico, com base nas características pré-definidas nos métodos, principalmente o ganho alimentar e a reprodução entre níveis tróficos. As condições ambientais escolhidas foram as seguintes: (a) sem plasticidade e custo: ganho de comida da ovelha 20, ganho de comida do lobo 40, reprodução da ovelha 25, reprodução do lobo 5 e tempo de regeneração das plantas 10; (b) custo baixo: ganho de comida da ovelha 20, ganho de comida do lobo 50, reprodução da ovelha 25, reprodução do lobo 5 e tempo de regeneração das plantas 5; e (c) alto: ganho de comida da ovelha 30, ganho de comida do lobo 50, reprodução da ovelha 25, reprodução do lobo 10 e tempo de regeneração das plantas 5.

Em todas as combinações de parâmetros de plasticidade, tivemos apenas um estado pre-distúrbio e um pós-disturbio. Porém, em contextos de alto distúrbio, na maior parte dos casos com um grau de fractalidade grande (grandes fazendas), há uma pequena separação do estado pré e pós, indicando o surgimento de um estado alternativo caso houvesse maior aumento na magnitude do distúrbio (alguns exemplos na figura 1).

  Figura 1. Correlação do valor de Shannon pré-distúrbio com o valor pós-distúrbio para verificação de possíveis estados alternativos. a) correlação entre mil simulações pré e pós-distúrbio na condição de baixa plasticidade, baixo custo da plasticidade, alto grau no distúrbio e alta fractalidade. b) correlação entre mil simulações pré e pós-distúrbio na condição de baixa plasticidade, alto custo da plasticidade, alto grau no distúrbio e baixa fractalidade.

**\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_**

# Discussão

O sistema se equilibrou em mais combinações de parâmetros ambientais com custo menor porque para o custo maior há uma grande exigência energética, então diminui as condições possíveis para a prole sobreviver, já que há uma exigência de combinações ambientais muito especificas, como por exemplo grande de disponibilidade alimentar e grandes taxas reprodutivas, situações mais difíceis de serem encontradas na natureza. Isso é corroborado em nosso modelo já que foi necessário ter maior ganho alimentar e taxa reprodutiva para o sistema se equilibrar em custos mais altos. A plasticidade não teve combinações específicas, pois antes do distúrbio a expressão do salto é pouco frequente, logo inicialmente, parece não ter plasticidade no sistema.

Limiar de extinção, ambientes perturbados e principalmente fragmentados.

Viewing forests through the lens of complex systems science

Alternative stable states in ecology

Habitat loss is probably the most im- portant factor causing species de- clines worldwide (Sih et al. 2000), embora redução da qualidade da matriz e taxa de extinção, a diversidade pode ser mantida por indivíduos plásticos. Dá mais tempo para espécie se adaptar e se recuperar do impacto.

Fletcher et al. 2018 Útil conservação. Fragmentação ruim, reduz riqueza, imediato ou diminuição da população,efeito somado da fragmentação por si mais da perda de habitat (Haddad et al. 2015). Consequência da fragmentação, mudança na riqueza por declínio continuo populacional pós perturbação, debito de extinção, reduzido.

Exploração da resiliência através do ABM é fundamental para sanvaguardar os serviços ecossistêmicos e assegurar a sustentabilidade (introdução também)

Plasticidade

Perturbações e Plasticidade entre perturbações

Fractalidade (fazendas)

Custo Artigo DeWitt et al. 1998 Snell-Rood 2013

Alteração na competição. Embora a redução de espécies espera-se que diminuía a resiliência, vimos que isso pode ser alterado pela plasticidade. Mesmo com limiar de extinção. Wong and Candolin estabilidade

Colocar no tempo e espaço a plasticidade (Fox et al. 2019) Ativacional foi importante, tempo de 500 anos

Adaptação a novos ambientes – impedir ou facilitar (Ghalambor et al. 2007)

Sistemas com maiores plasticidade podem estar movendo os pontos de curva dos limiares de extinção, já que mesmo abaixo abaixo do limiar o sistema teve um alto grau de resiliência.

**\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_**

# Conclusão

**Referências Bibliográficas**

Alexander, R. M. (1991). Optimization of gut structure and diet for higher vertebrate herbivores. Philosophical Transactions - Royal Society of London, B, 333(1267), 249–255. https://doi.org/10.1098/rstb.1991.0074

Andrén, H. (1994). Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat. Oikos, 71(3), 355–366. <https://doi.org/10.2307/3545823>

Banks-Leite, C. et al. (2014). Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. Science 345, 1041–1045.

Beever, E. A., Hall, L. E., Varner, J., Loosen, A. E., Dunham, J. B., Gahl, M. K., Lawler, J. J. (2017). Behavioral flexibility as a mechanism for coping with climate change. Frontiers in Ecology and the Environment, 15(6), 299–308. https://doi.org/10.1002/fee.1502

Berger-Tal, O., Blumstein, D. T., Carroll, S., Fisher, R. N., Mesnick, S. L., Owen, M. A., Saltz, D., Claire, C. C., Swaisgood, R. R. (2016). A systematic survey of the integration of animal behavior into conservation. Conservation Biology, 30(4), 744–753. https://doi.org/10.1111/cobi.12654

Blumstein D.T. (2015). Invited Commentaries Prioritizing conservation behavior research: A comment on Wong and Candolin. Behavioral Ecology, 26:674.

Bonenfant, C., Gaillard, J. M., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., Loison, A., Garel, M., Loe, Leif E., Blanchard, P., Pettorelli, N., Owen-Smith, N., Du Toit, J., Duncan, P. (2009). Chapter 5 Empirical Evidence of Density-Dependence in Populations of Large Herbivores. Advances in Ecological Research (1st ed., Vol. 41). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/S0065-2504(09)00405-X>

Brose, U., Ehnes, R. B., Rall, B. C., Vucic-Pestic, O., Berlow, E. L., & Scheu, S. (2008). Foraging theory predicts predator-prey energy fluxes. Journal of Animal Ecology, 77(5), 1072–1078. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01408.x

Buskirk, J. Van, & Yurewicz, K. L. (1998). Effects of Predators on Prey Growth Rate: Relative Contributions of Thinning and Reduced Activity. Oikos, 82(1), 20–28.

Cambui, E. C. B., Nogueira de Vasconcelos, R., Boscolo, D., Bernardo da Rocha, P. L., & Miranda, J. G. V. (2015). GradientLand Software: A landscape change gradient generator. Ecological Informatics, 25(1), 57–62. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2014.12.001>

Candolin, U., Wong, B.B. (2012). Behavioural Responses to a Changing World: Mechanisms and Consequences. Oxford University Press.

Candolin U, Nieminen A, Nyman J (2014). Indirect effects of human-induced environmental change on offspring production mediated by behavioural responses. Oecologia, 174:87-97.

Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization? Frontiers in Ecology and the Environment, 9(4), 222–228. <https://doi.org/10.1890/080216>

DeWitt, T. J., Sih, A., & Wilson, D. S. (1998). Cost and limits of phenotypic plasticity. Trends in Ecology & Evolution, 13(97), 77–81. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00647.x

Donohue, I., Hillebrand, H., Montoya, J. M., Petchey, O. L., Pimm, S. L., Fowler, M. S., Healy, K., Jackson, A. L., Lurgi, M., McClean, D., O’Connor, N., O’Gorman, E., Yang, Q. (2016). Navigating the complexity of ecological stability. Ecology Letters, 19(9), 1172–1185. <https://doi.org/10.1111/ele.12648>

Egli, L., Weise, H., Radchuk, V., Seppelt, R., & Grimm, V. (2018). Exploring resilience with agent-based models: State of the art, knowledge gaps and recommendations for coping with multidimensionality. Ecological Complexity, (June), 0–1. https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2018.06.008

Forsman, A. (2015). Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and species. Heredity, 115(4), 276–284. <https://doi.org/10.1038/hdy.2014.92>

Fox, R. J., Donelson, J. M., Schunter, C., Ravasi, T., & Gaitán-Espitia, J. D. (2019). Beyond buying time: The role of plasticity in phenotypic adaptation to rapid environmental change. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 374(1768). <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0174>

Fristoe, T. S., Iwaniuk, A. N., & Botero, C. A. (2017). Big brains stabilize populations and facilitate colonization of variable habitats in birds. Nature Ecology and Evolution, 1(11), 1706–1715. https://doi.org/10.1038/s41559-017-0316-2

Ghalambor CK, Angeloni LM, Carroll SP (2010) Behavior as Phenotypic Plasticity. Oxford University Press. Evolutionary Behavioral Ecology, ed. Westneat D and Fox C.

Ghalambor, C. K., Hoke, K. L., Ruell, E. W., Fischer, E. K., Reznick, D. N., & Hughes, K. A. (2015). Non-adaptive plasticity potentiates rapid adaptive evolution of gene expression in nature. Nature, 525(7569), 372–375. <https://doi.org/10.1038/nature15256>

Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot ,V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S. K., Huse, G., Huth, A., Jepsen, J. U., Jorgensen, C., Mooij, W. M., Muller, B., Pe'er, G., Piou, C., Railsback, S. F., Robbins, A. M., Robbins, M. M., Rossmanith, E., Ruger, N., Strand, E., Souissi, S., Stillman, R. A., Vabo, R., Visser, U., DeAngelis, D. L. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. Ecological Modelling, 198(1–2), 115–126. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2006.04.023>

Grimm, V., Berger, U., DeAngelis, D. L., Polhill, J. G., Giske, J., & Railsback, S. F. (2010). The ODD protocol: A review and first update. *Ecological Modelling*, *221*(23), 2760–2768. https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2010.08.019

Halpin RN, Johnson JC (2014) A Continuum of Behavioral Plasticity in Urban and Desert Black Widows. Ethology, 120:1237-1247.

Japyassú HF, Malange J (2014) Plasticity, stereotypy, intra-individual variability and personality: Handle with care. Behavioural Processes, 109:40-47.

Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., … Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. Ecology Letters, 7(7), 601–613. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x

Leite, C. M., Mariano-Neto, E., & Bernardo da Rocha, P. L. (2018). Biodiversity thresholds in invertebrate communities: The responses of dung beetle subgroups to forest loss. PLoS ONE, 13(8), 1–18. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0201368

Mason G, Burn CC, Dallaire JA, Kroshko J, McDonald Kinkaid H, Jeschke JM (2013) Plastic animals in cages: Behavioural flexibility and responses to captivity. Animal Behaviour, 85:1113-1126.

Mayr, E. (1963). Animal Species and Evolution. Belknap of Harvard University Press.

Mcghee KE, Pintor LM, Bell AM (2014). Reciprocal Behavioral Plasticity and Behavioral Types during Predator-Prey Interactions. NIH-Public Access, 182:704-717.

Miner BG, Sultan SE, Morgan SG, Padilla DK, Relyea RA (2005). Ecological consequences of phenotypic plasticity. Trends in Ecology & Evolution, 20:685-692.

Morante-Filho, J. C., Faria, D., Mariano-Neto, E., & Rhodes, J. (2015). Birds in anthropogenic landscapes: The responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic forest. PLoS ONE, 10(6), 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0128923>

Murray, M. G. (2014). Maximizing Energy Retention in Grazing Ruminants. Journal of Animal Ecology, 60(3), 1029–1045.

Nandy B, Dasgupta P, Halder S, Verma T (2016) Plasticity in aggression and the correlated changes in the cost of reproduction in male Drosophila melanogaster. Animal Behaviour, 114:03-09.

Overington, S. E., Griffin, A. S., Sol, D., & Lefebvre, L. (2011). Are innovative species ecological generalists? A test in North American birds. Behavioral Ecology, 22(6), 1286–1293. <https://doi.org/10.1093/beheco/arr130>

Peet, R. (1974). The Measurement of Species Diversity. Annual Review of Ecology and Systematics, 5: 285–307. https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.001441

De Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. Systematic Biology, 56(6), 879–886. https://doi.org/10.1080/10635150701701083

R Development Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Found. Stat. Comput. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

Railsback, S. F., Grimm, V. (2011). Agent-Based and Individual-Based Modeling. Princeton University Press.

Rykiel, E. J. (1985). Towards a definition of disturbance. Australian Journal of Ecology, 10, 361–365.

Shannon, C. 1948. A mathematical theory of communication. Bell Syst. Tech. J. 27:379–423, 623–656.

Sih, A., Ferrari, M. C. O., & Harris, D. J. (2011). Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. Evolutionary Applications, 4(2), 367–387. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00166.x>

Sih A, Ehlman S, Halpin R (2015) On connecting behavioral responses to HIREC to ecological outcomes: A comment on Wong and Candolin. Behavioral Ecology, 26:676-677.

Slobodkin, L. B. (1962). Energy in Animal Ecology. Advances in Ecological Research, 1(C), 69–101. https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60301-3

Sol D, Maspons J (2015) Integrating behavior into life-history theory: a comment on Wong and Candolin. Behavioral Ecology, 677-678.

Suding, K. N., Gross, K. L., & Houseman, G. R. (2004). Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. Trends in Ecology and Evolution, 19(1), 46–53. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.005>

Stamps, J. A. (2016). Individual differences in behavioural plasticities. Biological Reviews, 91(2), 534–567. <https://doi.org/10.1111/brv.12186>

Stillman, R. A., Railsback, S. F., Giske, J., Berger, U., & Grimm, V. (2015). Making predictions in a changing world: The benefits of individual-based ecology. BioScience, 65(2), 140–150. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu192>

Tucker, M. A., & Rogers, T. L. (2014). Examining predator-prey body size, Trophic level and body mass across marine and terrestrial mammals. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 281(1797), 1–9. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2103

Tuomainen U, Candolin U (2011) Behavioural responses to human-induced environmental change. Biological Reviews, 86:640-657.

Walker, B., Holling, C. S., Carpenter, S. R., & Kinzig, A. (2004). Resilience, Adaptability and Transformability in Social – ecological Systems. Ecology and Society, 9(2), 5. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.95.258101>

White, S. T., & Pickett, P. S. (1985). The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. ACADEMIC PRESS, INC. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-554520-4.50006-X>

Wilensky, U. (1997). NetLogo Wolf Sheep Predation model. http://ccl.northwestern.edu/netlogo/models/WolfSheepPredation. Center for Connected Learning and Computer-Based Modeling, Northwestern University, Evanston, IL.

Wilensky, U. (1999). NetLogo. <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/>.

Wong BM, Candolin U (2015) Behavioral responses to changing environments. Behavioral Ecology, 26:665-673.

Yadav, A., Dhole, K., & Sinha, H. (2016). Genetic regulation of phenotypic plasticity and canalisation in yeast growth. PLoS ONE, 11(9), 1–20. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162326