

**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.........................................................................................................................19

Conclusão........................................................................................................................22

Referências......................................................................................................................23

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**

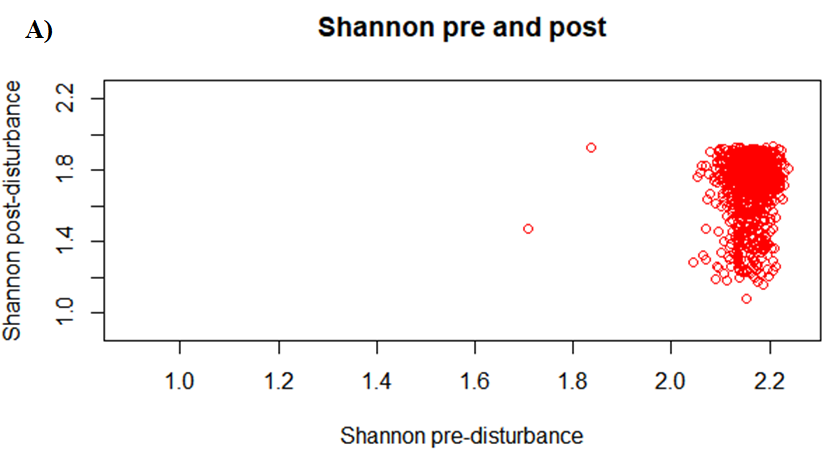
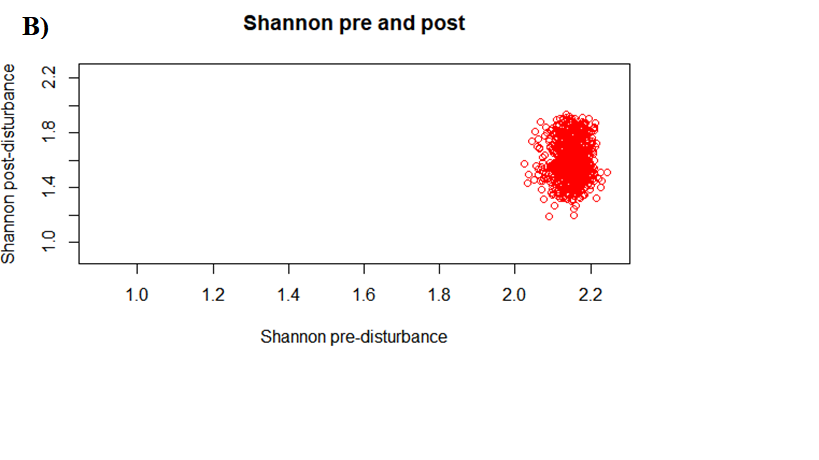
Havia uma grande quantidade de pontos (limitação na execução de testes de premissa) e uma variação natural em nossos dados (esperava-se valores distoantes para graus de distúrbio diferentes). Então mesmo capturando uma subamostragem representativa, os dados provavelmente terão uma distribuição não normal (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.

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

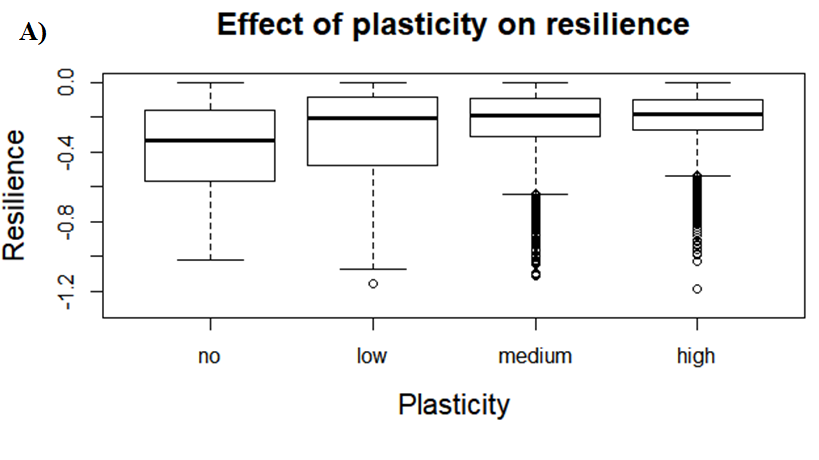
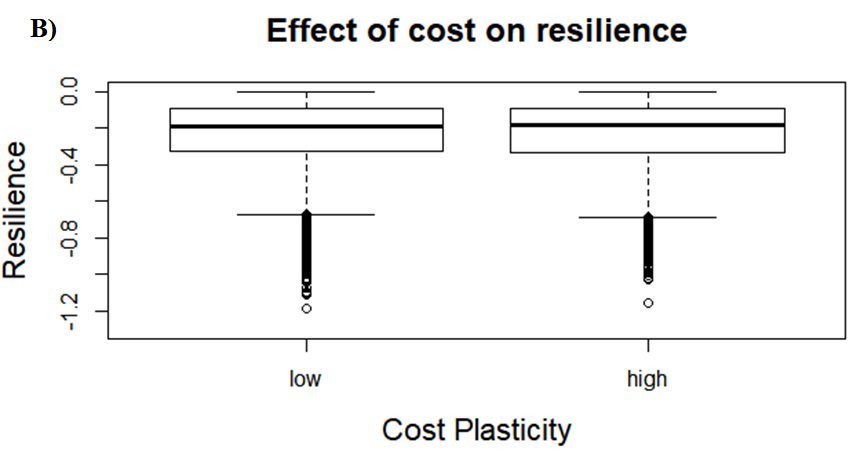
# Resultados

Em cada custo da plasticidade específico (sem, baixo e alto), havia possibilidades ambientais diferentes a serem escolhidas, no qual o sistema se equilibrava – nenhuma servia para todos os custos. Obtivemos apenas 7 combinações ambientais de 244 possíveis em que o sistema se equilibrava para o custo baixo e para o custo alto apenas 3 combinações de 244. Escolhemos uma combinação de parâmetro ambiental para cada custo (o sem custo e plasticidade não foi comparável aos outros porque não teve situações em que sistemas com plasticidade se combinavam aos sem custo). O critério era maior realismo biológico com base nas características pré-definidas nos métodos. As simulações com a combinação dos parâmetros ambientais de custo baixo serviu para contextos de plasticidade baixa, média e alta (não precisamos modificar o parâmetro ambiental quando variávavamos a plasticidade) – o mesmo ocorreu para o custo alto. 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. Após escolhida a combinação ambiental por custo, rodamos as 28 mil simulações (28 combinações dos fatores das minhas variáveis preditoras).

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

  Figura 1. Verificação de possíveis estados alternativos através da correlação do valor de Shannon pré-distúrbio com o valor pós-distúrbio. 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.

Encontramos para o nosso modelo geral (resiliência explicada por plasticidade, custo da plasticidade, grau do distúrbio e fractalidade do distúrbio) um R² de 0,65 e um p-valor > 0,00001 – encontramos o mesmo p-valor para cada um destes separadamente. Sistemas que possuem indivíduos com plasticidade aumenta a resiliência em comparação com sistemas sem plasticidade (figura 2). Conforme aumenta a plasticidade dos indivíduos há um leve aumento na resiliência do sistema (figura 2A), sendo que em contextos de grandes distúrbios ter mais plasticidade aumenta drasticamente a resiliência da comunidade (figura 3). Quase não houve diferença na resiliência do sistema quando variava o custo da plasticidade (figura 2B). Sistemas perturbardos por distúrbios pequenos tem maior resiliência do que os afetados por distúrbios maiores (figura 2C). Há mais resiliência em sistemas com maior fractalidade no distúrbio (2D).

** **

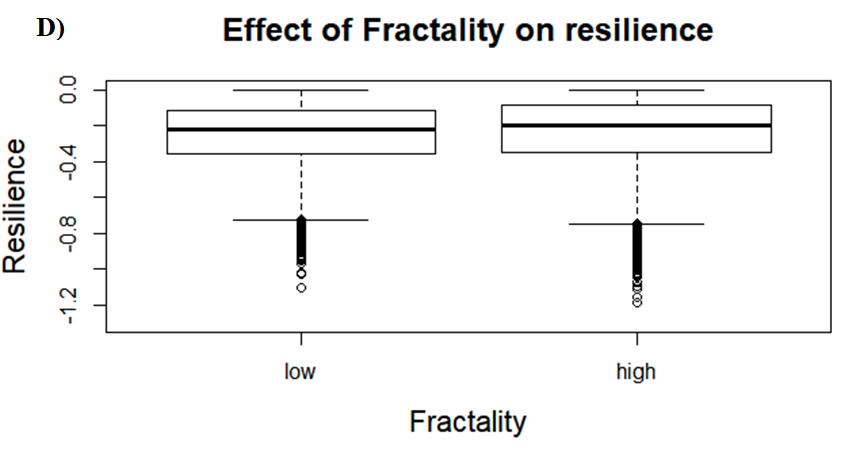
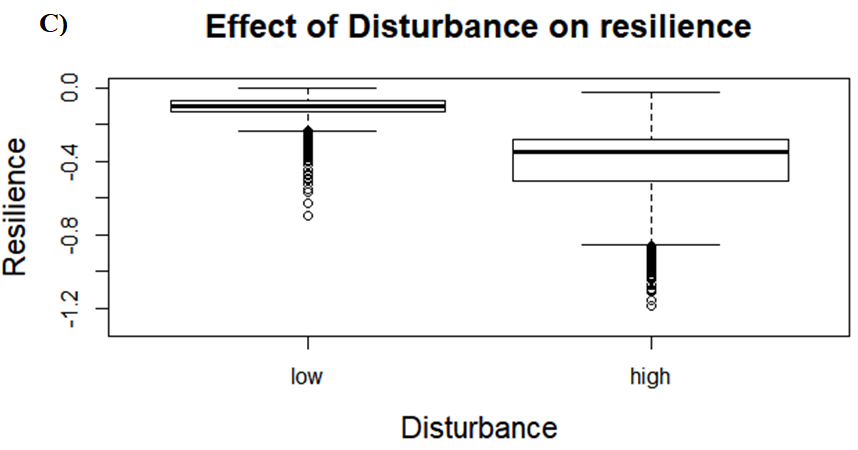
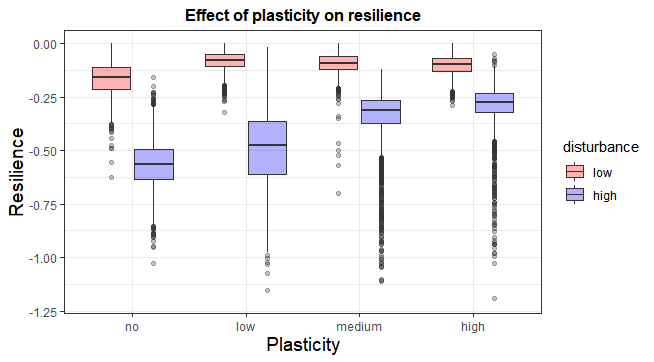
****

Figura 2. Efeito da plasticidade, do custo da plasticidade, do grau do distúrbio e da fractalidade do distúrbio na resiliência da comunidade. A) efeito da plasticidade na resiliência. B) efeito do custo da plasticidade na resiliência. C) efeito da magnitude do distúrbio na resiliência. D) efeito da fractalidade na resiliência.

 Figura 3. Efeito da plasticidade na resiliência em contextos de pequenos e grandes distúrbios causados por seres humanos.

Encontramos também que as presas são mais resilientes que os predadores (p > 0,000001, R² : 0,25) (Figura 4A). Espécies generalistas são mais resilientes que as especialistas e intermediárias entre especialistas e generalistas (p > 0,000001, R²: 0,012) (Figura 4B).

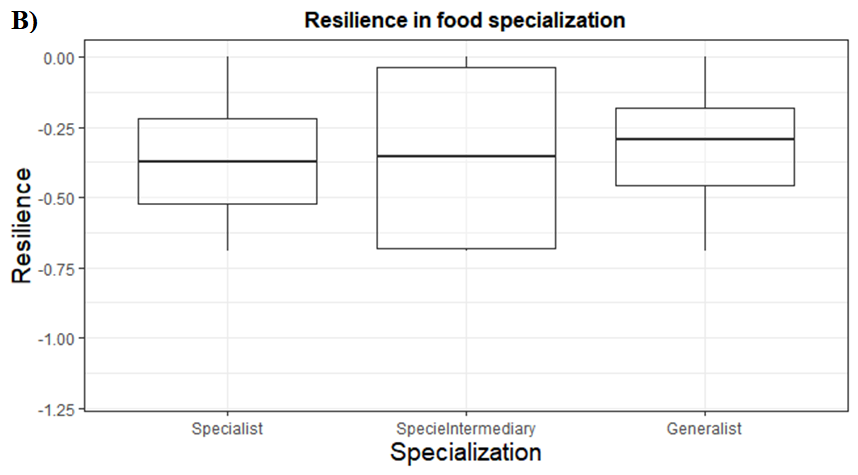
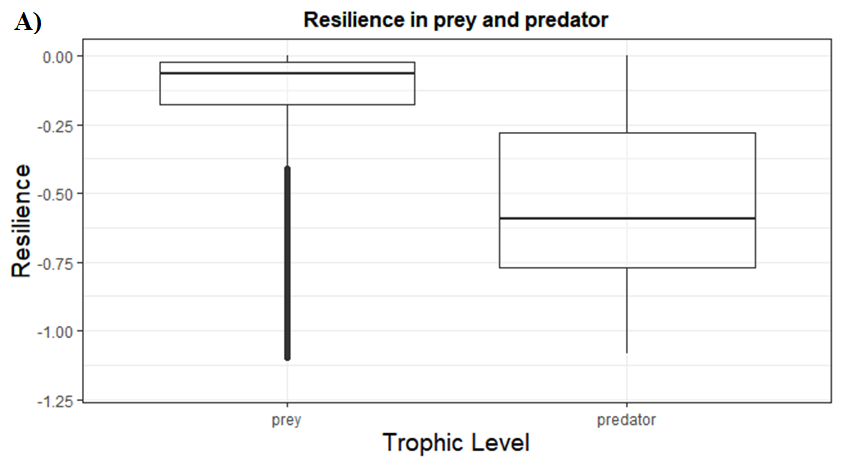
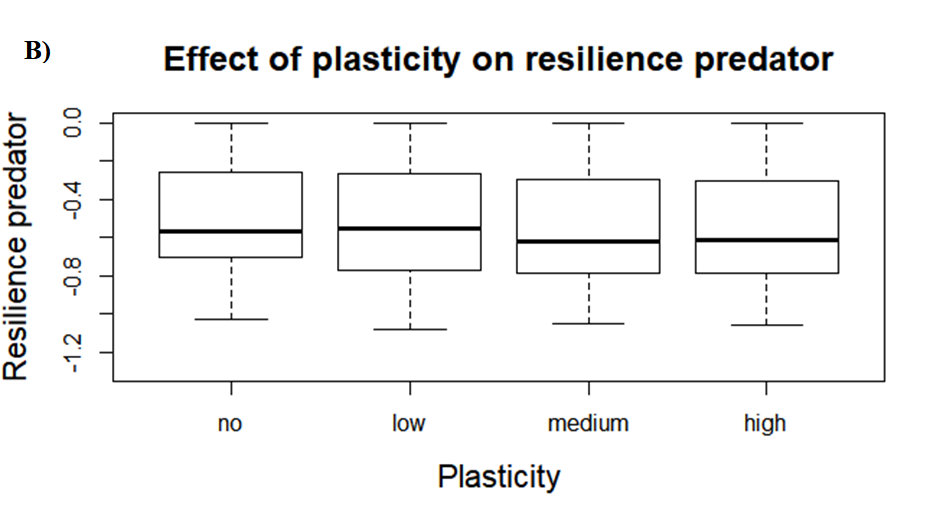
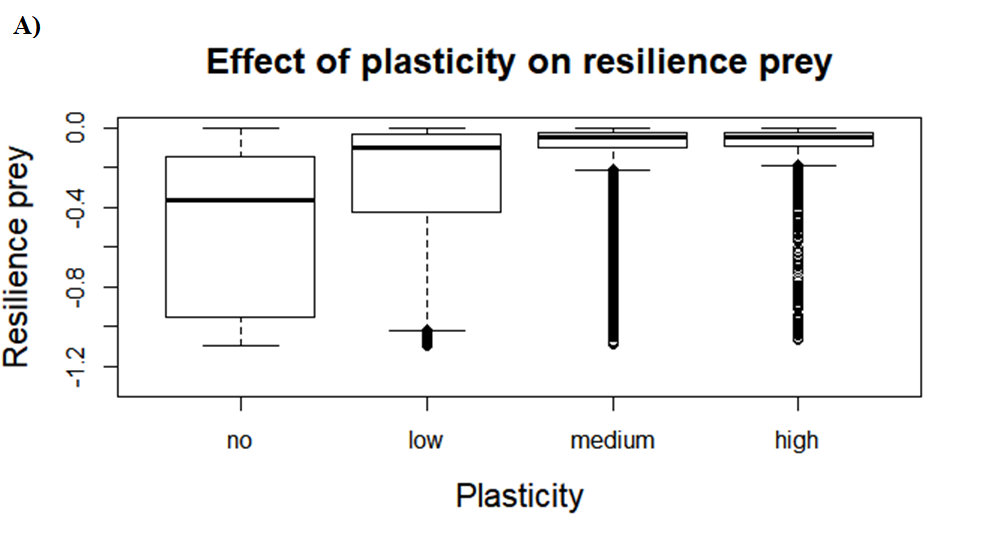
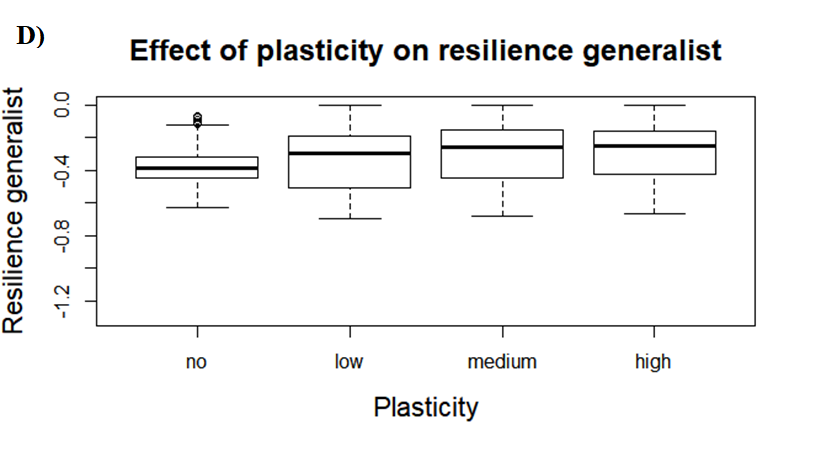
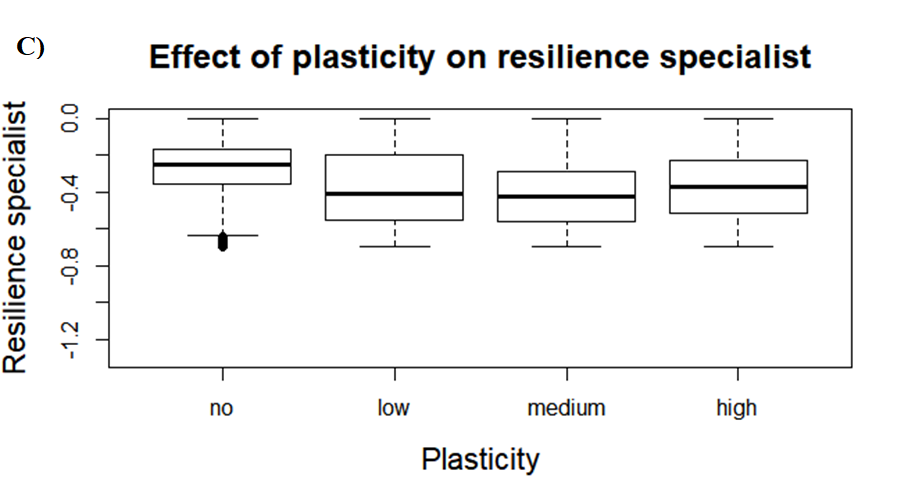


Figura 4. Efeito do nível trófico e da especialização alimentar na resiliência. A) efeito do nível trófico na resiliência. B) efeito da especialização alimentar na resiliência.

Além disso, encontramos que maior plasticidade em presas e em animais generalistas (principalmente em contextos de pequenos distúrbios) aumenta a resiliência destes grupos (Figura 5). Não encontramos grandes diferenças na resiliência do predador em contextos de variação na plasticidade (Figura 5B). Para espécies especialistas não ter plasticidade é melhor para resiliência destas do que ter, este resultado tem pouco poder explicativo sobre os dados (R²: 0,11) (Figura 5).

****

****

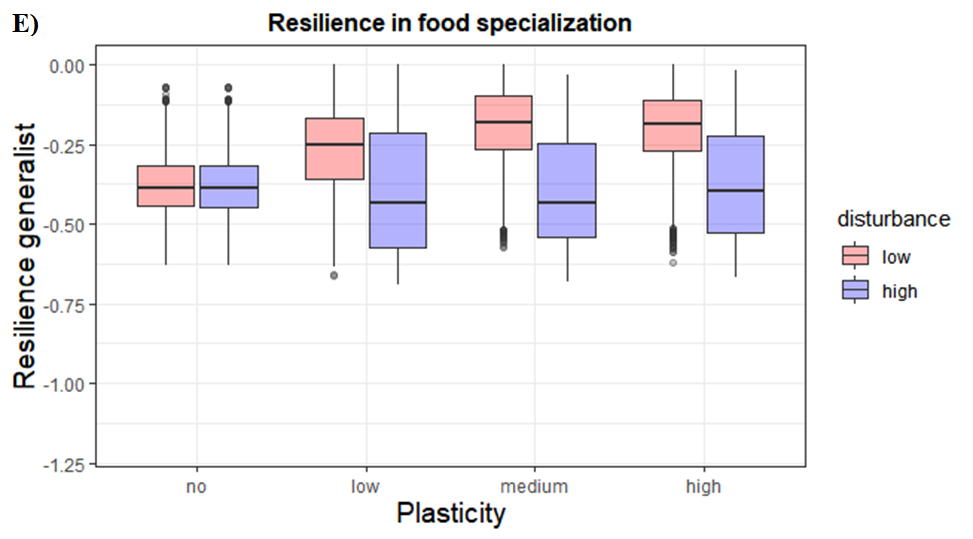
****

Figura 5. Efeito da plasticidade do nível trófico e da especialização alimentar na resiliência destes. A) efeito da plasticidade na resiliência das presas. B) efeito da plasticidade na resiliência dos predadores. C) efeito da plasticidade na resiliência das espécies especialistas. D) efeito da plasticidade na resiliência das espécies generalistas. E) efeito da plasticidade na resiliência das espécies generalistas em contextos de distúrbios de diferentes magnitudes.

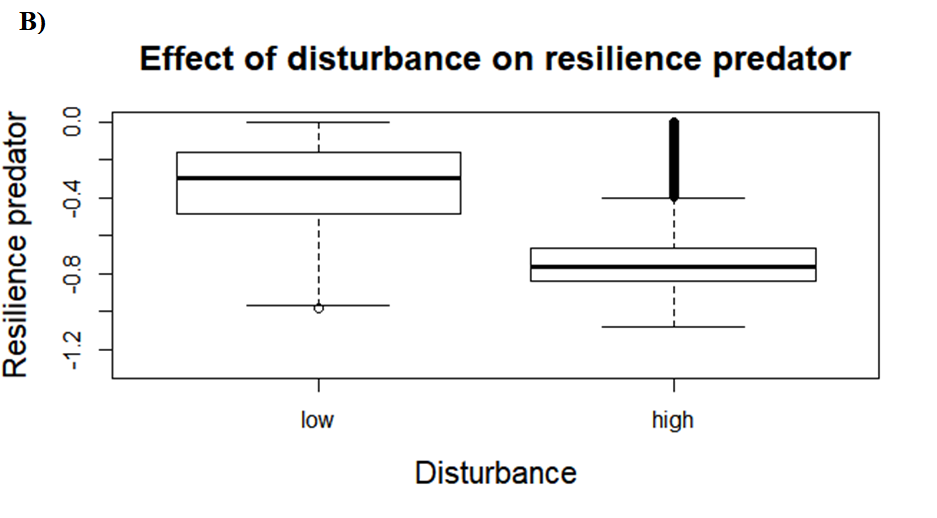
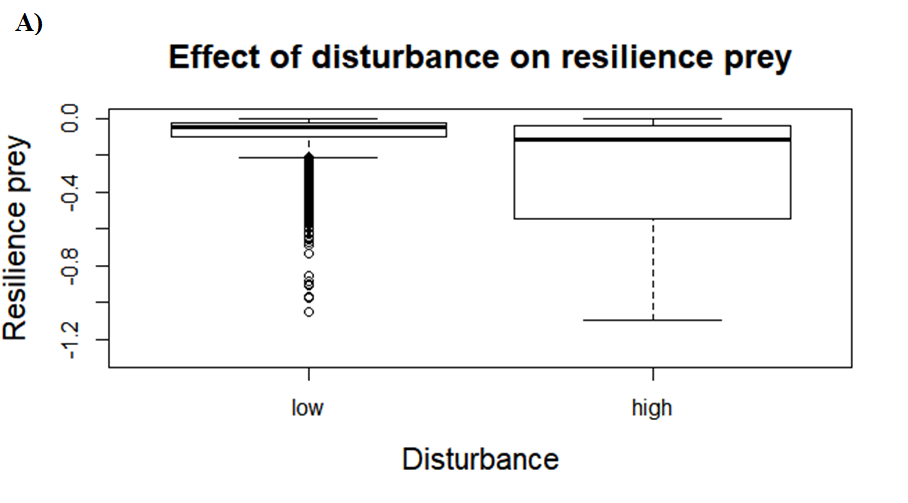
**\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_\_**

# Discussão

É provável que o sistema teve equilibrio em mais combinações de parâmetros ambientais em contexto de custo menor porque para haver equilíbrio quando o custo é alto há uma exigência de combinações ambientais muito específicas para sobrevivência das espécies – exigência energética (disponibilidade alimentar) e taxa reprodutiva. Isso acorda com nosso modelo em que precisasse de maior taxa alimentar e reprodutiva para o equilíbrio do sistema em contexto de custo alto da plasticidade. Também acorda com a teoria de nicho ecológica, já que encontrar ecossistemas com grande disponibilidade de recursos é difícil (Soberón 2007).

A questão do custo da manutenção (de ter a plasticidade) é algo ainda debatido na literatura (DeWitt et al. 1998; Snell-Rood 2013; Fox et al. 2019; Metcalfe e Norin 2019), a expectativa é que custo menor seja mais benéfico (Snell-Rood 2013). Não encontramos diferença na resiliência da comunidade entre custos diferentes provavelmente por termos escolhido previamente condições ambientais adequadas aos dois custos – comparamos condições diferentes por não encontrarmos combinações compatíveis (este fato pode tornar inviável a comparação entre ambos). A variação no grau da plasticidade não precisou de combinações ambientais específicas porque antes do distúrbio a expressão do salto é pouco frequente.

Mesmo com alguns resultados um pouco diferente do esperado, para dar mais validade ao modelo, tivemos um padrão esperado pela literatura – mais resiliência em sistemas que sofreram distúrbios menores (Donohoue et. al 2016). Esse padrão se repete no efeito do distúrbio na resiliência da presa, do predador, das espécies especialistas e das espécies generalistas (figura 6). Além disso, seguimos a sugestão de Fox et al. (2019): definir o espaço (distúrbio e tipo de plasticidade) e analisar um tempo específico (500 passos de tempo) quando for verificar o efeito da plasticidade em ambientes em mudança.



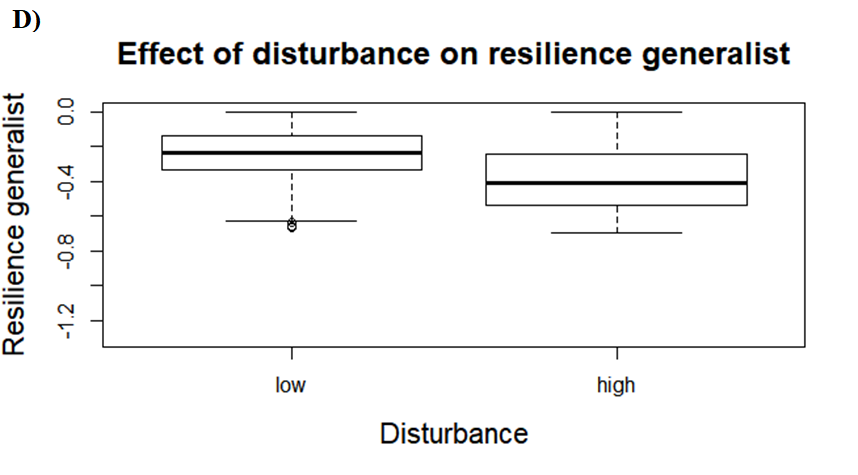
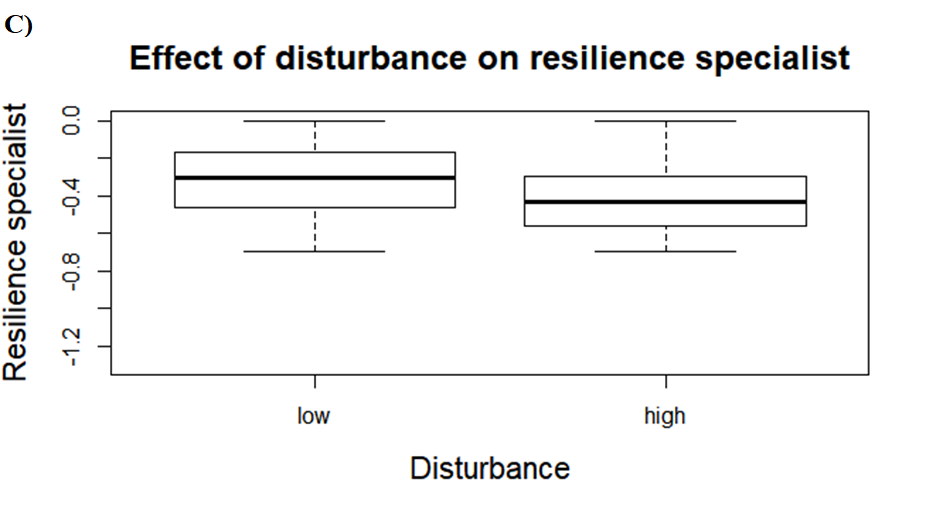


Figura 6. Padrão consistente do efeito da magnitude do distúrbio na resiliência. A) efeito do distúrbio na resiliência das presas. B) efeito do distúrbio na resiliência dos predadores. C) efeito do distúrbio na resiliência das espécies especialistas. D) efeito do distúrbio na resiliência das espécies generalistas.

As características do meu sistema acorda com a visão de sistemas complexos em florestas (Filotas et al. 2014), pois teve auto-organização, incerteza, não linearidade, entre outros. Houve alteração de estado (shannon diferente) através de modificações nas variáveis – como esperado (Beisner et al. 2003). Entender o processo de estabilidade do sistema em decorrência da plasticidade é algo importante a ser feito (Wong e Candolin 2015), vimos que em nosso caso havia apenas um estado. Além disso parece que o aumento na magnitude do distúrbio é mais importante do que a diminuição da plasticidade para encontar estados alternativos. Nossos resultados também indicaram que grandes fazendas, em comparação com várias fazendas pequenas de mesma magnitude, podem levar o sistema a outro estado ambiental (em contexto de alto distúrbio) e aumentar a resiliência deste. Isso é discutido na literatura (Olff e Ritchie 2002; Kostylev et al. 2005; McGill 2010; Haddad et al. 2015; Wintle et al. 2018) e em nosso caso parece indicar que em contextos de grandes fazendas há maior qualidade da matriz (menos efeito da fragmentação per si), fazendo os indivíduos sobreviverem e se reproduzirem – consequentemente aumenta a resiliência do sistema.

As presas são mais resilientes que os predadores porque estas tem acesso direto a fonte primária de alimento, tendo menos dificuldades no forrageamento e mantendo assim a diversidade – no modelo de plasticidade afetando a resiliência das presas o salto dá mais eficiência na captura, sendo assim útil ter um maior limite de tamanho do salto. As espécies generalistas seguem o mesmo padrão, pois poder comer várias espécies compensará o custo associado – no caso do salto, o custo associado a este também é compensado pelo alimento encontrado. Já as espécies especialistas, saltando ou não, o indivíduo que fugir do distúrbio terá probabilidade reduzida de sobrevivência, pois haverá dificuldade de encontrar uma espécie que ele possa comer na área de mata.

Nossos resultados concordam com a expectativa da literatura (Ghalambor et al. 2010; Tuomainen e Candolin 2011; Wong e Candolin 2015) que ser plástico é melhor que não ser em contexto de rápidas mudanças causadas por seres humanos (HIREC). Em nosso caso, especificamente, ser plástico aumenta a resiliência da comunidade. Aumentar o grau da plasticidade eleva a resiliência, principalmente em contextos de grandes distúrbios em que o aumento é maior. Com base nisso, pode ser que espécies mais plásticas consigam responder a tempo as HIREC (em curto prazo – conforme indicado por Fox et al. 2019). Estes resultados fornecem maior poder de previsão e generalização sobre as rápidas mudanças causadas por seres humanos, melhorando a compreensão sobre estes (inclusive sobre ambientes fragmentados) (Sih et al. 2015; Fox et al. 2019) e auxiliando na redução da perda de biodiversidade (Wong e Candolin 2015; Fletcher et al. 2018).

A perda de habitat (Sih et al. 2000), somada a fragmentação per si é ruim para biodiversidade, pois reduz a riqueza e a viabilidade populacional (este pelo débito de extinção) (Haddad et al. 2015). Pelos nossos resultados, a plasticidade comportamental pode reduzir a perda a riqueza e evitar o débito de extinção, facilitando a adaptação evolutiva destas espécies por dar mais tempo para elas sobreviverem (Ghalambor et al. 2007), com isso levando a melhora da qualidade da matriz em paisagens ecológicas (Sih et al. 2000). Outra consideração importante é que a plasticidade comportamental pode alterar o ponto de declive do limiar de extinção da biodiversidade para níveis mais baixos que 30% da literatura (Banks-Leite et al. 2014; Leite et al. 2018; Morante-Filho et al. 2015), conforme ocorreu com Coté e Darling (2010). Isso se evidencia pelo fato de colocarmos distúrbios que destroem 75% da área de vegetação e haver grande resiliência da comunidade em contextos de grande plasticidade – valores de resiliência próximos de quando há 70% de vegetação nativa (sistemas sem plasticidade abaixo do limiar tiveram baixíssima diversidade e resiliência conforme esperado).

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

# Conclusão

São mais resilientes: (a) sistemas com grandes fazendas e com pequenos distúrbios; e (b) as presas e as espécies generalistas. Ser plástico é melhor que não ser em contexto de rápidas mudanças causadas por seres humanos, pois ser aumenta a resiliência da comunidade. Conforme aumenta a plasticidade dos indivíduos há aumento na resiliência do sistema, principalmente em contextos de grandes distúrbios em que a resiliência aumenta drasticamente – espécies mais plásticas provavelmente conseguirão responder ao distúrbio adequadamente em curto prazo. A plasticidade comportamental pode alterar o ponto de declive do limiar de extinção da biodiversidade para níveis mais baixos que 30%, já que em contexto de distúrbio de 75% de magnitude os valores de resiliência encontrados no trabalho estavam próximos de quando há 70% de vegetação nativa. Isso indica a plasticidade comportamental pode reduzir a perda a riqueza e evitar o débito de extinção, facilitando a adaptação evolutiva destas espécies por dar mais tempo para elas sobreviverem.

**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., Pardini, R., Tambosi, L. R., Pearse, W. D., Bueno, A. A., Bruscagin, R. T., Condez, T. H., Dixo, M., Igari, A. T., Martensen, A. C., Metzger, J. P. (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>

Beisner, B., Haydon, D., & Cuddington, K. (2003). Alternative stable states in ecology. Frontiers in Ecology and the Environment, 1(7), 376–382.

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>

Côté, I. M., & Darling, E. S. (2010). Rethinking ecosystem resilience in the face of climate change. PLoS Biology, 8(7). https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000438

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>

Filotas, E., Parrott, L., Burton, P. J., Chazdon, R. L., Coates, K. D., Coll, L., Haeussler, S., Martin, K., Nocentini, S., Puettmann, K. J., Putz, F. E., Simard, S. W., Messier, C. (2014). Viewing forests through the lens of complex systems science. Ecosphere, 5(1), art1. <https://doi.org/10.1890/ES13-00182.1>

Fletcher, R. J., Didham, R. K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R. M., Rosindell, J., Rosindell, J., Holt, R. D., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E. I., Melo, F.P.L., Ries, L., Prevedello, J. A., Tscharntke, T.,Laurance, W. F., Lovejoy, T., Haddad, N. M. (2018). Is habitat fragmentation good for biodiversity? Biological Conservation, 226(April), 9–15. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.022>

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, C. K., McKay, J. K., Carroll, S. P., & Reznick, D. N. (2007). Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. Functional Ecology, 21(3), 394–407. https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01283.x

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>

Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., Melbourne, B. A., Nicholls, A. O., Orrock, J. L., Song, D., Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth’s ecosystems. Applied Ecology, (March), 1–9. https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052

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.

Kostylev, V. E., Erlandsson, J., Mak, Y. M., & Williams, G. A. (2005). The relative importance of habitat complexity and surface area in assessing biodiversity: Fractal application on rocky shores. Ecological Complexity, 2(3), 272–286. https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2005.04.002

Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., 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, K.E., Pintor, L.M., Bell, A.M. (2014). Reciprocal Behavioral Plasticity and Behavioral Types during Predator-Prey Interactions. NIH-Public Access, 182:704-717.

McGill, B. J. (2010). Towards a unification of unified theories of biodiversity. Ecology Letters, 13(5), 627–642. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01449.x

Metcalfe, N. B., & Norin, T. (2019). Ecological and evolutionary consequences of metabolic rate plasticity in response to environmental change. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 374, 20180180. https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0180

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.

Olffa, A., Ritchie, M. E. (2002) Fragmented nature: Consequences for biodiversity. Landscape and Urban Planning, 58(2–4), 83–92.

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., Gunnar, B., & Luikart, G. (2000). Habitat loss: ecological, evolutionary and genetic consequences. TREE, 15(4), 132–134.

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.

Snell-Rood, E. C. (2013). An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. Animal Behaviour, 85(5), 1004–1011. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.031

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>

Soberón, J. (2007). Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. Ecology Letters, 10(12), 1115–1123. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01107.x

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/>.

Wintle, B. A., Kujala, H., Whitehead, A., Cameron, A., Veloz, S., Kukkala, A., Moilanen, A., Gordon, A., Lentini, P. E., Cadenhead, N. C.R., Bekessy, S. A. (2019). Global synthesis of conservation studies reveals the importance of small habitat patches for biodiversity. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 116(3), 909–914. https://doi.org/10.1073/pnas.1813051115

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