

**Uma perspectiva evolutiva à limnologia: Integrando indivíduos e ecossistemas
através de modelos matemáticos comportamentais**

Rafael Dettogni Guariento^{1,2*}, Francisco de Assis Esteves¹

¹ Laboratório de Limnologia, Depto. de Ecologia, Inst. de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ). Ilha do Fundão. CEP: 21941-590, Caixa Postal: 68020. Rio de Janeiro, Brasil.

² Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Inst. de Biologia, UFRJ. Ilha do Fundão. CEP: 21941-590, Caixa Postal: 68020. Rio de Janeiro, Brasil.

*e-mail: dettogni@biologia.ufrj.br

Resumo

Modelos comportamentais baseados em estado funcionam como ferramentas para o entendimento do comportamento através da maximização do ajuste (*fitness*). Aspectos relacionados ao estado de um organismo como seu tamanho, reservas de energia ou temperatura podem ser fundamentais para determinar seu comportamento e conseqüentemente sua sobrevivência ou reprodução. Na medida que as ações de um organismo determinam seu efeito no ambiente em que vive, o entendimento do comportamento pode ser bastante útil para o desenvolvimento de uma teoria preditiva do funcionamento de ecossistemas. Neste trabalho pretendemos demonstrar como modelos comportamentais baseados em estado podem contribuir para o melhor entendimento de alguns fenômenos marcantes na limnologia.

Introdução

Uma das mais simples e importantes constatações que podemos obter a respeito de uma população é que os indivíduos de uma mesma espécie podem apresentar grandes diferenças fenotípicas quando comparados entre si. Algumas destas diferenças podem ser relativamente temporárias, enquanto outras podem ser fixas, isto é, consideradas como uma propriedade daquele indivíduo. Cada organismo, portanto, apresenta um conjunto único de características fenotípicas, e aqui podemos definir cada uma destas características como uma variável de estado do organismo. Uma variável de estado não se limita a propriedades apenas dos indivíduos mas também podem ser consideradas como características do ambiente onde o organismo vive, como a qualidade, em termos de recurso, de determinado território. Desta forma, o estado do organismo pode restringir diferentes propriedades e ações na vida dele. Por exemplo, a quantidade de nutrientes disponível para um peixe pode limitar a quantidade de ovos produzidos (Bolton et al. 1992), reduzindo o recrutamento futuro da espécie e a longo prazo sua densidade. A temperatura do corpo de um lagarto pode limitar sua habilidade em capturar e digerir presas (Xiang et al. 1996), o que pode desencadear um efeito em cascata ao longo da teia trófica. Em última análise, incluindo todas as propriedades e ações possíveis de um indivíduo, seu estado pode afetar seu desempenho e seu efeito no ambiente em que vive. De forma geral, estes *insights* representam um grande desafio para concepção de uma teoria preditiva para funcionamento de ecossistemas. Isto porque a utilização de características individuais como um caminho para entender a variação de padrões observados no nível de ecossistemas requer a união das conceitualmente dicotômicas ecologia populacional, que foca-se principalmente na identidade das espécies e nas suas

características funcionais (Abrams 2000), e da ecologia ecossistêmica que majoritariamente se voltou a estimar densidades de populações para entender propriedades biofísicas como o fluxo de energia e matéria (Shurin et al. 2006). Promover esta união requer identificar um mecanismo ecológico-evolutivo que seja capaz de conectar características individuais às ações de um organismo e conseqüentemente seus efeitos em processos biofísicos. Neste contexto, dada a importância do estado do organismo é plausível esperarmos que os organismos tomem suas decisões baseadas no seu estado, e portanto, estratégias comportamentais baseadas em estado podem representar um mecanismo fundamental para explicar padrões contexto dependentes que observamos na escala de ecossistemas.

Uma estratégia comportamental é uma regra que especifica como o organismo lida com qualquer circunstância possível, e no propósito deste trabalho cada circunstância do organismo pode ser caracterizada pelo seu estado. A premissa básica deste raciocínio é que um organismo que ignora seu estado quando toma uma decisão tipicamente teria um *fitness* muito menor que aquele que toma suas decisões baseadas no seu estado. O *fitness* de um indivíduo pode estar relacionado ao seu número potencial de descendentes na próxima geração ou dependendo de cada circunstância, e analisando-se apenas parte do tempo de vida, somente às suas chances de sobrevivência. O *fitness* portanto é uma medida que pode ser utilizada para comparar o desempenho de diferentes estratégias. A seleção natural favorece estratégias que maximizam o *fitness* e estas estratégias, portanto, são consideradas como estratégias ótimas. Neste trabalho vamos buscar entender o comportamento de organismos através de modelos de otimização. Se a seleção natural produz organismos que são bons em termos de sobrevivência e/ou reprodução, é esperado

que predições confiáveis dos produtos da seleção natural possam ser obtidas através de modelos de otimização. Para ilustrar essa temática utilizaremos dois conceitos intimamente ligados à história da limnologia e à ecologia aquática de forma geral. Primeiramente trataremos brevemente do fenômeno de migração vertical do zooplâncton que está ligado a trabalhos pioneiros na limnologia e por último trataremos da ocorrência e força de cascatas tróficas, uma teoria genuinamente aquática que posteriormente foi aplicada para ecossistemas terrestres. Antes disso, porém, será preciso fornecer uma descrição de como modelos de otimização funcionam.

Uma pequena descrição de modelos dinâmicos baseados em estado

Acredito que a essa altura o leitor já tenha em mente que o comportamento de um organismo é dependente de seu estado. No entanto, organismos não são restritos a tomar apenas uma decisão ao longo de sua vida. Eles estão tomando decisões a todo momento e essa seqüência de decisões pode ser entendida como um modelo dinâmico. Existe uma relação óbvia entre modelos dinâmicos e modelos dependentes de estado, pois o estado do organismo nunca será igual ao longo do tempo. Modelos dinâmicos baseados em estado incorporam ambos os componentes: eles modelam a seqüência de decisões ao longo do tempo quando cada ação depende do estado do organismo e por sua vez pode influenciar seu estado futuro. Tipicamente modelos simples podem ser resolvidos de forma analítica (um exemplo é o modelo de migração vertical do zooplâncton explorado neste trabalho), porém quando certo nível de complexidade é adicionado ao modelo muitas vezes uma solução analítica não é mais possível e apenas uma solução numérica pode ser aplicada. Soluções numéricas de modelos dinâmicos baseados em estado podem

ser obtidas através de técnicas de programação dinâmica, ou em outras palavras, técnicas de otimização, que por sua vez envolvem basicamente a construção de algoritmos (i.e., programas de computador). Independente da experiência prévia de cada um com a construção de algoritmos ou mesmo com qualquer tipo de linguagem de programação, estes modelos são perfeitamente possíveis de serem construídos, porém eles não poderiam ser analisados, ao menos os mais complexos. Desta forma, buscaremos focar este trabalho basicamente na construção dos modelos e não nas técnicas para determinar suas soluções. Obviamente todas as soluções dos modelos propostos aqui serão fornecidas graficamente ou através de resultados numéricos.

O primeiro passo para a construção de um modelo dinâmico baseado em estado, ou qualquer outro modelo, é saber da biologia do sistema modelo proposto e obter os dados necessários para sua parametrização. No entanto, muitas vezes modelos são criados para ajudar a entender melhor determinado sistema pouco conhecido. Um procedimento razoável que deve ser adotado para a construção de um modelo dinâmico baseado em estado segue abaixo:

- 1- Especificar o intervalo básico de tempo entre as ações de um organismo e o tempo total que compreende toda ou somente uma parte da vida do organismo;
- 2 - Especificar as variáveis de estado;
- 3 - Especificar as ações do organismo;
- 4 - Especificar como estas ações e/ou eventos estocásticos modificam as variáveis de estado;
- 5 - Especificar a caracterização do *fitness* do indivíduo;
- 6- Determinar o modelo dinâmico e o valor de seus parâmetros;

7 - Escrever um algoritmo para a solução do modelo.

A partir da realização de todos estes passos um modelo pode ser criado e bem como suas diferentes predições. A estrutura básica portanto, de um modelo, deve representar o *fitness* (F) de um indivíduo em função de seu estado (X) e em função do tempo (T):

$$F(x, T, T) = f(n) \quad (1)$$

$$F(x, t, T) = \max(F(x(g_1), t+1), F(x(g_2), t+1), \dots, F(x(g_i), t+1)) \quad (2)$$

$$X(t+1) = g_1(n), g_2(n), \dots, g_i(n) \quad (3)$$

A equação 1 determina o *fitness* terminal do indivíduo, ou seja, o valor do *fitness* ao final do tempo total de vida ou parte da vida do organismo. Neste caso o *fitness* terminal pode assumir o valor de qualquer função ($f(n)$), ou mesmo ser uma constante, e vai depender dos aspectos biológicos de cada sistema modelo. No entanto, a medida de *fitness* não é uma medida trivial e portanto muitas vezes o *fitness* pode ser substituído por uma outra variável que represente um indicativo do *fitness* real, como por exemplo o tamanho ou a quantidade de reservas energéticas de um organismo. A equação (2) representa a equação de programação dinâmica ou a equação de otimização. Essa equação será utilizada em cada intervalo de tempo (t) até $t=T$. Ela deve ser maximizada, ou seja, maximizar o *fitness* do organismo baseado nas diferentes estratégias possíveis (i) e no estado do organismo, onde cada estratégia terá um efeito diferenciado no estado do organismo no intervalo de tempo subsequente. A equação 3 descreve esta mudança na variável de estado e ela pode assumir o valor de qualquer função ($g_i(n)$) dependendo das

características do sistema modelo. Neste exemplo básico apenas uma variável de estado e uma variável de tempo foram utilizadas, no entanto, não existem limites do ponto de vista teórico para a quantidade de variáveis que podem ser utilizadas, apesar que muitas variáveis podem gerar modelos intratáveis analiticamente. A seguir, pretendemos demonstrar como estes modelos podem ser importantes para a interpretação de conceitos básicos e importantes dentro da ciência limnologia.

Migração vertical do Zooplankton

Por décadas os estudos limnológicos da distribuição espacial de organismos aquáticos em lagos levaram à conclusão de que muitas espécies de zooplâncton migram verticalmente ao longo da coluna d'água diariamente (Neill 1990). O padrão típico deste tipo de migração são espécies migrando para a superfície da coluna d'água durante a noite e o oposto durante o dia. Uma das causas proximais mais evidentes deste padrão portanto, seria o ciclo diário de variação da intensidade luminosa nas diferentes profundidades de um corpo aquático. No entanto muitas hipóteses foram geradas para se determinar as prováveis causas finais e o significado adaptativo da migração vertical. Dentre elas podemos citar:

- 1 - Um mecanismo para evitar a super-exploração de recursos
- 2 - Um meio de evitar radiações solares nocivas
- 3 - Uma resposta à toxicidade do fitoplâncton
- 4 - Um meio de alcançar regulação térmica
- 5 - Um meio de minimizar competição
- 6 - Um mecanismo para evitar predadores

Em muitos casos, várias influências adaptativas podem operar simultaneamente, no entanto, uma das explicações mais plausíveis e corroboradas através de observações empíricas e experimentais recai sobre o *trade-off* entre forrageamento e o risco de predação (Hays 2003). Podemos portanto, construir um modelo simples porém capaz de captar a essência deste *trade-off* e verificar se e quando a migração vertical é importante para o sucesso de um organismo. Este modelo será adaptado do modelo de Mangel & Clark (1988).

Diferentes espécies de organismos zooplanctônicos podem apresentar diferentes estratégias de história de vida. Um exemplo é a ordem Cladocera que tipicamente se reproduz partenogeneticamente ou também pode apresentar reprodução sexuada. Para criarmos um modelo mínimo do efeito da migração vertical no *fitness* de um indivíduo adulto da ordem Cladocera, algumas premissas precisam ser consideradas: 1 - não há crescimento na fase adulta; 2 - o *fitness* terminal é uma constante dada pelo esforço reprodutivo sexuada; e 3 - a migração vertical envolve dois habitats: H1 perto da superfície onde há alimento (fitoplâncton) e também onde há maiores chances de mortalidade por predação e H2 que representa águas mais profundas e portanto com pouco alimento e com menores chances de mortalidade por predação. Desta forma o *fitness* de um indivíduo pode ser descrito pela seguinte equação:

$$F(t,T)=\max E \sum_{j=t}^{T-1} R(j) +c \quad (4)$$

Onde R(j) representa o potencial reprodutivo no período j e c representa o esforço

reprodutivo sexuado. Curiosamente neste exemplo, como não existe crescimento na fase adulta, não existe uma variável de estado específica, o estado do organismo se resume ao fato dele estar vivo ou morto e portanto não precisa ser representado mas está implícito no modelo. A equação 4 pode ser reescrita no sentido de atribuir o potencial reprodutivo do indivíduo as diferentes estratégias de migração ou não-migração. Vamos assumir que t representa o tempo de 24 horas em H1 e $m(t)$ o risco de predação caso o indivíduo passe 24 horas em H1. Alternativamente, tI representa o tempo gasto em H1 caso exista migração e $m(tI)$ o risco de predação correspondente onde $tI < t$. O potencial reprodutivo R é proporcional ao tempo gasto em H1 e essa proporcionalidade é dada por uma constante y . Onde $y(s)$ é o ganho quando se passa 24 horas em H1 e $y(sI)$ quando o tempo gasto em H1 é menor que 24 horas, logo $y(s) > y(sI)$.

Assim podemos determinar a equação de programação dinâmica como:

$$F(t,F) = \max [(1-m(s))(y(s)+F(t+1,T)), (1-m(sI))(y(sI)+F(t+1,T))] \text{ para } t < T \quad (5)$$

Onde o primeiro termo corresponde à não-migração entre H1 e H2 e o segundo termo representa a migração vertical entre os habitats. Os termos $(1-m(s))$ e $(1-m(sI))$ representam a sobrevivência do indivíduo para cada estratégia e $y(s)$ e $y(sI)$ o ganho em forrageamento de cada estratégia. De acordo com as premissas que foram estabelecidas, $m(s) > m(sI)$ e $s > sI$, podemos antecipar que o valor de fitness deverá ser menor se considerarmos apenas o risco de predação na estratégia não-migração (i.e. $(1-m(s))$), porém o valor de $y(s)$ pode compensar este fator já que $y(s)$ é maior que $y(sI)$. Desta

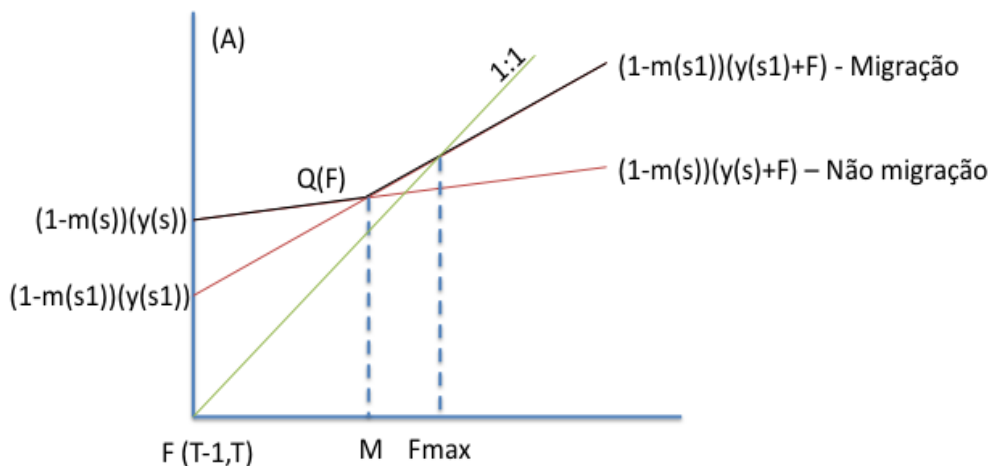
forma a dinâmica do sistema será determinada pelo *trade-off* entre o ganho em função do forrageamento e o risco de predação.

Pela simplicidade da equação 5 uma solução gráfica pode ser empregada uma vez que tratamos apenas de equações lineares. Como a relação de grandeza entre os parâmetros do modelo já está implícita nas premissas, estes também não precisam ser estabelecidos para esta solução.

A partir da equação 5 podemos escrever:

$$Q(F) = \max [(1-m(s))(y(s)+F)], (1-m(s1))(y(s1)+F) \quad (6)$$

Onde $Q(F)$ representa o *fitness* máximo do indivíduo. Quando $F = Q(F)$ podemos dizer que F (F_{max}) é o valor máximo do *fitness* daquele indivíduo e o mesmo deverá ser o *fitness* inicial do indivíduo ($t = 1$) dada a equação 4. Essas variáveis podem ser visualizadas no plano cartesiano $F \times Q(F)$ abaixo:



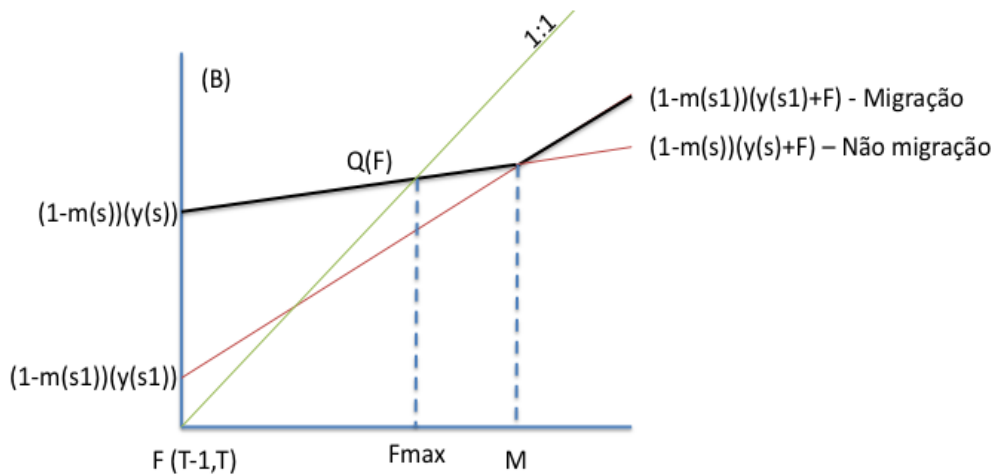


Figura 1 – Solução da equação de programação dinâmica (5)

Em ambos os exemplos $F(T-1, T)$ representa o valor do *fitness* ao final do período estabelecido e M o valor de *fitness* onde $Q(F)$ (valor máximo dentre ambas as estratégias - linha escura) passa a ser dado por uma outra estratégia. O Valor de $Q(F)$ diminui conforme se aproxima o final do período, pois os eventos de reprodução partenogenética também diminuem e portanto o valor esperado do *fitness* ao longo do tempo de vida do indivíduo. A etapa posterior a $F(T-1, T)$ é igual a $F(T, T)$ que por sua vez assume valor c , esforço reprodutivo sexuado. Como o valor de c não foi estabelecido, a representação gráfica se limita a $F(T-1, T)$. Através desta representação fica fácil observar que caso M esteja entre F_{max} e $F(T-1, T)$ a alternância entre migração vertical e não-migração é esperada ao longo do tempo de vida do indivíduo (Fig. 1A). No entanto caso M se encontre além do valor de F_{max} , que por sua vez seria o valor do *fitness* inicial, a alternância entre estratégias não é esperada (Fig. 1B). Cisewski et al. (2010) descrevem que a comunidade zooplactônica que tem como estratégia prioritária a migração vertical ao longo da coluna d'água, para de migrar ao final da primavera e atribuem este fato a um possível aumento na disponibilidade de alimento na superfície da coluna d'água nesta

mesma época. Através do modelo parametrizado na Fig. 1A, observa-se que este padrão ocorre mesmo quando não há aumento na oferta de alimento para o zooplâncton. Este padrão se manifesta pelo simples fato do ganho que se tem forrageando 24h em H1 (i.e., $y(s)$) e seu respectivo potencial reprodutivo ser relativamente maior que a combinação entre sobrevivência e potencial reprodutivo quando se forrageia menos de 24h em H1 (i.e., migração). Portanto a mudança de estratégia maximizaria o *fitness* do indivíduo ao final do período estabelecido. Na Figura 1B o ganho, e conseqüentemente o potencial reprodutivo, que se tem forrageando menos de 24 horas em H1 é tão pequeno que não compensa a redução na mortalidade e portanto, a melhor estratégia durante todo o período é não migrar. Assumindo que o ganho de forrageamento e a constante que converte essa variável em potencial reprodutivo (i.e., y) sejam espécie específicos, podemos esperar diferentes respostas quando consideramos diferentes espécies. Semyalo et al. (2009) mostraram que no Lago Vitória várias espécies de organismos zooplanctônicos apresentavam estratégias distintas onde algumas sempre apresentavam migração vertical e outras sempre habitavam a superfície do lago. Eles atribuíram esta discrepância a diferenças quanto a pressão de predação sofrida por cada espécie e também a diferenças quanto a fecundidade. Ambos os fatores são plausíveis se considerarmos o modelo proposto acima, onde a pressão de predação, analogamente, pode ser compreendida por $m(s)$ e a fecundidade por $y(s)$.

Apesar da sua simplicidade o modelo acima mostra que a maximização do *fitness* baseado no *trade-off* entre forrageamento e risco de predação pode levar à alternância ou não entre migração e não-migração vertical ao longo da vida de um indivíduo, sem que haja necessidade de mudanças nas condições ambientais (e.g., oferta de alimento; pressão

de predação). O modelo também contribui para explicar o porquê de apenas uma estratégia ser empregada ao longo da vida quando analisamos diferentes espécies, com diferenças quanto a susceptibilidade de predação ou mesmo eficiência na aquisição de alimento. Em outras palavras, estes modelos estão corroborando ou mesmo adicionando novas hipóteses para explicar padrões tão comuns, porém potencialmente complexos, na literatura limnológica. Hupt et al. (2009) mostraram que a migração vertical pode ter efeitos além daqueles que afetam apenas a comunidade zooplancônica, como diversidade fitoplanctônica ou mesmo a força da cascata trófica. Desta forma, entender os mecanismos que produzem os padrão de migração podem ajudar a explicar o funcionamento da zona pelágica de ecossistemas aquáticos.

Força da cascata trófica em ambientes aquáticos: efeitos indiretos mediados pela densidade e pelo comportamento.

A cascata trófica é reconhecidamente um importante mecanismo de regulação em cadeias tróficas, embora um grande debate exista a respeito dos mecanismos finais que determinam a ocorrência deste processo (Schmitz *et al.* 2004). Sua importância para a limnologia recai sobre diferentes aspectos, mas principalmente pelo aspecto aplicado, uma vez que é a base para o manejo de organismos aquáticos do ponto de vista utilitário (i.e., biomanipulação). Cascatas tróficas podem emergir a partir de efeitos diretos entre populações, nos quais predadores consomem suas presas, e portanto diminuem a abundância de presas que influenciam níveis tróficos inferiores (interação indireta mediada pela densidade - IIMD). No entanto, as cascatas tróficas também podem emergir a partir de efeitos comportamentais indiretos, nos quais as presas alteram seu

comportamento de forrageamento em resposta ao risco de predação. Estas mudanças comportamentais afetam o esforço de forrageamento da presa ou sua escolha de habitat, diminuindo seu impacto sobre os recursos (interação indireta mediada por comportamento - IIMC).

Para avaliar a importância relativa dos efeitos indiretos mediados pela densidade e pelo comportamento na força da cascata trófica, um modelo comportamental baseado em estado pode ser empregado. Este modelo terá que ser capaz de reproduzir a melhor estratégia que uma presa pode assumir quando confrontada com o *trade-off* entre forrageamento e o risco de predação. As diferentes estratégias podem estar relacionadas a diferentes propriedades do organismo, como por exemplo, o tempo que um organismo se dedica em forragear ou se retrair em um refúgio. Para ilustrar esta situação podemos considerar a interação entre predadores e presas na região litorânea de lagos. Como sistema modelo adotaremos a interação entre girinos e belostomatídeos (baratas d'água), presa e predador respectivamente, dois organismos extremamente abundantes em corpos aquáticos continentais.

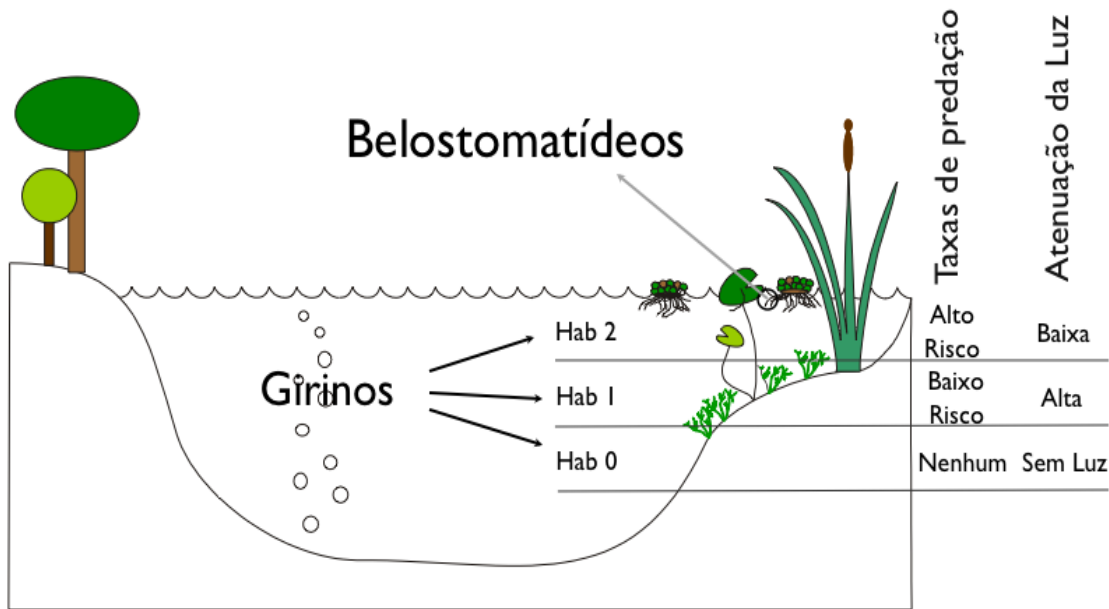


Figura 2 – Esquema hipotético das variáveis ambientais e distribuição de girinos e belostomatídeos em um lago. Hab = habitat.

A Figura 2 ilustra três estratégias possíveis que podem ser tomadas por girinos em função da pressão de predação e da disponibilidade de alimento. Ao forragear na superfície (Hab 2) o girino está sujeito a um maior risco de predação pois na superfície, geralmente associado a plantas flutuantes, é onde se encontram os predadores (i.e., belostomatídeos). No entanto é também na superfície onde ele encontra maior quantidade de alimento, pois a atenuação da luminosidade pela coluna d'água é baixa o que permite o maior desenvolvimento da comunidade perifítica. Caso decida forragear na porção intermediária da coluna d'água (Hab 1) o girino estará sujeito a condições intermediárias de predação e também de alimento. Por último, caso decida se refugiar em águas mais profundas (Hab 0) ele não correrá risco algum de predação mas também não encontrará alimento.

Para a construção de um modelo que capture estas diferentes possibilidades de

escolha de habitat por parte das presas, vamos utilizar duas variáveis de tempo: **h** e **t**. Onde **H** representa o tempo ao final de um dia e **T** o tempo ao final de uma estação, verão por exemplo. Como variável de estado vamos escolher a quantidade de reservas energéticas de um indivíduo que será representada pela letra **x**. Os indivíduos que não forem capazes de atingir um valor mínimo de reservas (**xcrit**) não sobrevivem ao final da estação. Como descrito no esquema acima, as presas podem escolher forragear em três diferentes habitats que correspondem ao perfil de profundidade observado na região litorânea de um lago. Estes habitats por sua vez divergem quanto a probabilidade de predação e quanto a probabilidade de se encontrar alimento. A probabilidade de se encontrar alimento em cada habitat (**i**) é dado por **y(i)** e a probabilidade de predação é dada por **p(i)**.

$$y(i) = s(i) \frac{K}{K+h} \quad (7)$$

$$p(i) = 1 - e^{(-a(i)P)} \quad (8)$$

Onde **y(i)** segue uma função de *monod* baseada no *plateau* **s(i)** e na capacidade suporte do sistema (**K**) e **p(i)** segue uma taxa de *poisson* baseada em diferentes taxas de ataque (**a(i)**) e na densidade de predadores (**P**).

O *fitness* terminal **F(x,H,T)** é dado pela seguinte equação:

$$F(x,H,T) = \begin{cases} 0 & \text{se } x < x_{crit} \\ x - x_{crit} & \text{caso contrário} \end{cases} \quad (9)$$

Neste caso o *fitness* do indivíduo está atrelado ao seu estado e deverá ser

maximizado ao final do período **H** e **T**. A condição **x-xcrit** indica que quanto maior as reservas energéticas maior será o *fitness* do indivíduo. Raramente esta condição se satisfaz na natureza, especialmente no caso de girinos que não se reproduzem até chegar à fase adulta. Porém, no contexto deste trabalho, vamos atribuir que indivíduos maiores ou mais saudáveis (i.e., que possuem maiores reservas energéticas) possuem maiores chances de chegar à vida adulta e se reproduzirem.

Neste modelo girinos não forrageiam 24 horas por dia e sim apresentam maior atividade durante o dia, portanto existe um período noturno onde suas reservas energéticas são apenas consumidas. A equação que descreve este processo é dada por:

$$F(x,H,t)=\begin{cases} 0 & \text{se } x < mc \\ F(x-mc,1,t+1) & \text{caso contrário} \end{cases} \quad (10)$$

Onde **mc** corresponde ao custo metabólico noturno, em outras palavras, o custo metabólico para que o indivíduo sobreviva até o dia seguinte. Finalmente a equação de programação dinâmica que descreve o comportamento da presa pode ser dada por:

$$F(x,h,t)=\max(i)[(1-p(i))(y(i)F(x(i)',h+1,t))+(1-y(i))F(x(i)",h+1,t))] \quad (11)$$

onde:

$$x(t+1)=\begin{cases} x(i)'=x+1-bcost & \text{com probabilidade } y(i) \\ x(i)''=x-bcost & \text{com probabilidade } 1-y(i) \end{cases} \quad (12)$$

Nesta equação a variável de estado ganha um incremento de uma unidade quando é encontrado alimento ($y(i)$) ou apenas é descontado um custo metabólico basal (\mathbf{bcost} onde $\mathbf{bcost} < 1$) quando não é encontrado alimento ($I-y(i)$). As equações 9 e 10 são análogas à equação 1 e as equações 11 e 12 são análogas às equações 2 e 3, respectivamente.

A solução desta equação de programação dinâmica revelará que habitat a presa escolheria baseada nos seus diferentes estados possíveis (i.e., diferentes quantidades de reservas energéticas). A partir desta matriz de decisão é possível conduzir uma simulação de Monte Carlo e determinar o destino e a pressão de herbivoria de um único indivíduo ou de uma população que segue as mesmas regras e assim calcular os valores de IIMD e IIMC para o cálculo de cascata trófica. Os valores de IIMD e IIMC e também do efeito indireto total do predador nos recursos (IIT) foram calculados baseados em (Wojdak & Luttbeg 2005), e a quantidade de recursos para a simulação foi determinada de modo que os recursos não poderiam ser esgotados pela ação da herbivoria.

Atribuindo valores específicos para cada parâmetro do modelo (Tabela 1) solucionamos a equação de programação dinâmica para diferentes valores de densidade de predadores, para assim determinar como varia a força de cascata trófica ao longo deste gradiente.

Tabela 1 – Valores dos parâmetros para a solução da equação de programação dinâmica (11).

Parâmetro	Valor
Quantidade máxima de reservas	10 g
Taxa de ataque Hab 1	0,05 ind/t
Taxa de ataque Hab 2	0,2 ind/t
Capacidade suporte do sistema	10 mg/m ²
Custo metabólico noturno	0,5 g/h
Custo metabólico basal	0,1g/t
Saturação de recursos Hab 1	0,6
Saturação de saturação Hab 2	1
Números de períodos por dia	16
Número de dias por estação	90
Estado inicial para simulação de Monte Carlo	0,5 g
Número de indivíduos para simulação de Monte Carlo	100

Ao observarmos a Figura 3 é possível deduzir que o aumento na densidade de predadores influencia drasticamente a escolha do habitat pelas presas e que esta decisão está intimamente ligada ao seu estado. Quando a densidade de predadores é baixa, organismos optam em sua grande maioria em forragear na superfície onde há abundância de alimento, somente aqueles que já possuem grande quantidade de reservas optam pelo refúgio. À medida que a densidade de predadores aumenta, também aumenta a proporção de presas que passam a optar por forragear no habitat intermediário. Porém, quando a densidade de predadores é muito alta ($P > 7$), em vez de forragearem no habitat intermediário, as presas aumentam drasticamente sua escolha pelo refúgio e apenas aqueles que possuem baixas quantidades de reservas optam por forragear novamente na superfície, onde a probabilidade de encontrar alimento é maior que no habitat intermediário. Como o *fitness* está atrelado à quantidade de reservas fica clara a opção de uma presa em inanição por maximizar sua quantidade de reservas por mais que isto

implique em forragear em um habitat com maior risco de predação. Outro fator que contribui para a redução na opção pelo habitat intermediário com o aumento na densidade de predadores é o fato dos valores do parâmetro $p(i)$ (taxa de predação) para os habitats 1 e 2 se aproximarem com o aumento da densidade de predadores, especialmente devido a característica da taxa de *Poisson* que descreve sua distribuição.

As diferentes escolhas de habitat adotadas pelas presas reflete-se na força da cascata trófica. A Figura 4 mostra que o efeito indireto do predador mediado pelo comportamento (IIMC), ou seja, a força da cascata trófica devido à mudanças comportamentais da presa aumenta no habitat 2 e diminui, apresentando valores negativos, no habitat 1. Isto se deve ao fato das presas não optarem mais por forragear no habitat 2 e passarem a forragear no habitat 1, diminuindo a pressão sobre os recursos no habitat 2, porém aumentando a pressão sobre os recursos no habitat 1, que antes era inexplorado. Um fator interessante é o fato da força de cascata trófica total, quando analisada para todo o sistema, diminuir com um relativo aumento da densidade de predadores. Isto se deve porque em vez consumir as presas os predadores apenas as deslocam para um habitat onde a pressão de predação é menor e conseqüentemente sua mortalidade, o que leva a um aumento da resposta numérica e conseqüentemente a diminuição da força da cascata trófica. Quando a densidade de predadores é muito elevada, as presas passam a forragear novamente no habitat 2 e aumentam sua proporção no refúgio, levando a uma diminuição relativa da força da cascata trófica no habitat 2, porém um aumento da força da cascata no contexto global.

Eixo y - Proporção de ocupação

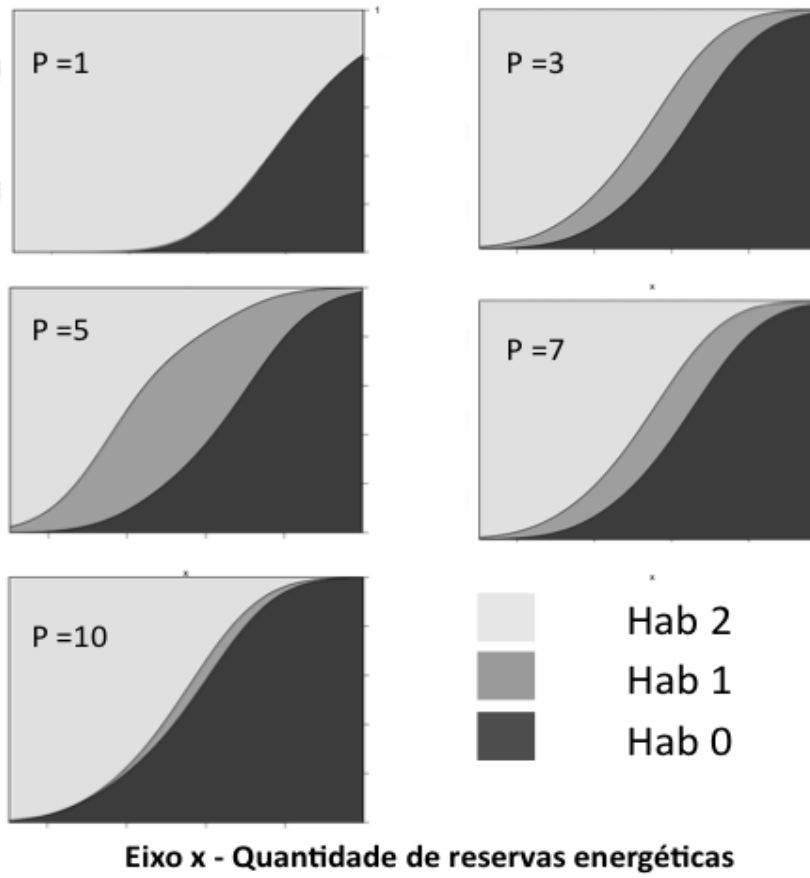


Figura 3 - Escolha de habitat baseada em diferentes reservas de energia. P = densidade de predadores. T = 45.

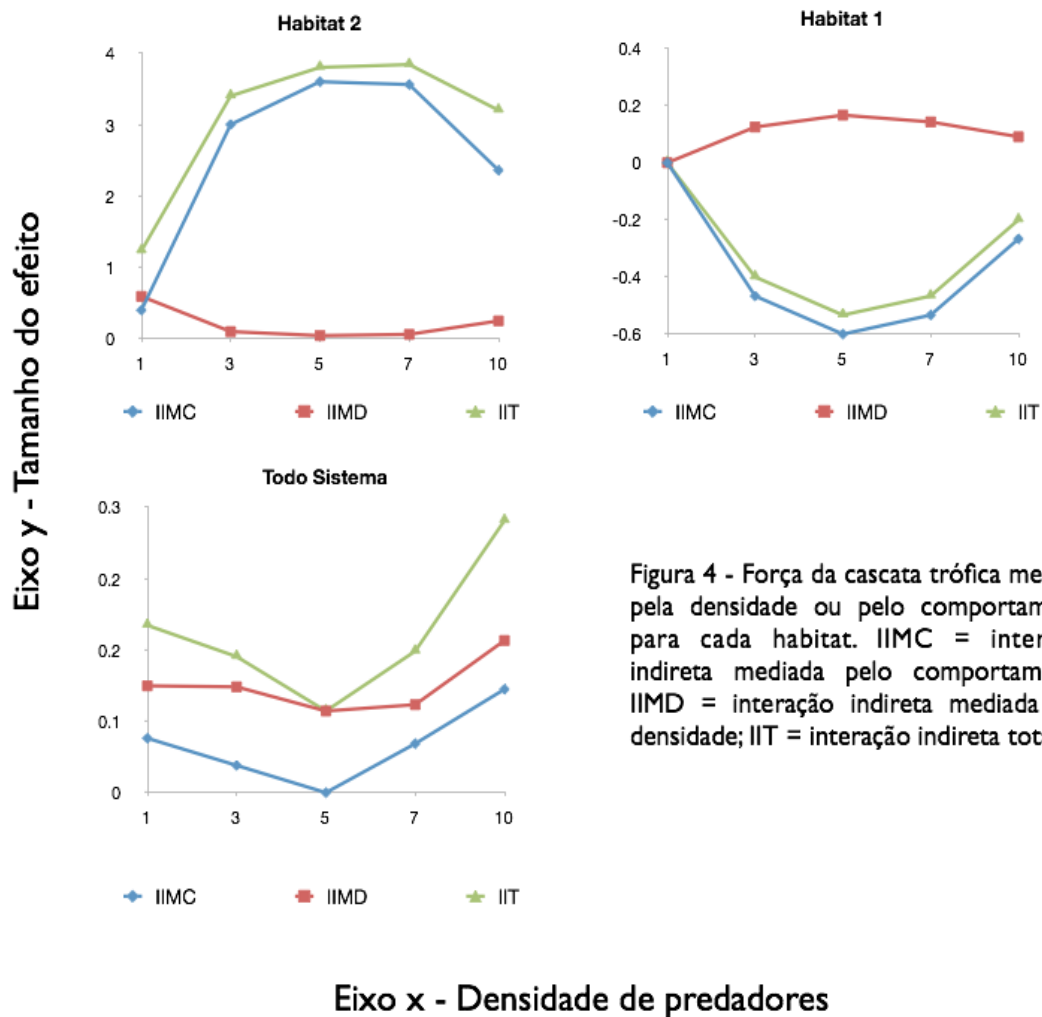


Figura 4 - Força da cascata trófica mediada pela densidade ou pelo comportamento para cada habitat. IIMC = interação indireta mediada pelo comportamento; IIMD = interação indireta mediada pela densidade; IIT = interação indireta total.

Os resultados obtidos nesta simulação corroboram com um grande número de observações para ambientes aquáticos e terrestres. Schmitz et al. (1997) estudando a interação entre gafanhotos e aranhas, observaram que cascatas tróficas mediadas pela densidade eram observadas em experimentos com gafanhotos em estágios iniciais de desenvolvimento. Já Beckerman *et al.* (1997) estudando o mesmo sistema modelo, observaram que apenas efeitos mediados pelo comportamento eram observados em experimentos com gafanhotos em estágios finais de desenvolvimento. Gafanhotos em

estágios iniciais de desenvolvimento estão mais próximos aos níveis de inanição que gafanhotos em estágios finais (i.e., apresentam baixas reservas de energia). O modelo proposto aqui mostra que organismos com baixos níveis de reservas energéticas não reduzem sua ocupação em determinado habitat, mesmo que este apresente maior risco de predação, para maximizar sua aquisição de alimento, aumentando as chances de serem mortos e com isso a força de interações mediadas pela densidade. Guariento *et al.* (em preparação) observaram que girinos modificam sua pressão de herbivoria e conseqüentemente sua distribuição, entre a superfície e o fundo na coluna d'água quando sujeitos à presença de belostomatídeos, conforme demonstrado neste trabalho.

Uma revisão realizada por Peckarsky *et al.* (2008) mostrou que alguns trabalhos clássicos na literatura ecológica que relatavam a importância da cascata trófica falhavam em identificar corretamente o mecanismo pelo qual operavam o efeito indireto dos predadores nos recursos. Todos esses trabalhos atribuíam o aumento de biomassa no nível trófico basal ao efeito de densidade entre predadores e presas, porém o efeito em questão era majoritariamente comportamental. Dentre estes estudos revisitados podemos citar um clássico na literatura limnológica que trata do papel de consumidores de topo na regulação trófica (Carpenter & Kitchell 1988). Ao longo das últimas décadas várias revisões foram publicadas para se tentar estabelecer os fatores que afetam a força da cascata trófica (Borer *et al.* 2005; Shurin & Seabloom 2005; Hillebrand *et al.* 2007). No entanto, se falharmos em reconhecer o mecanismo fundamental que determina sua ocorrência podemos dizer que todo este esforço abordou apenas parcialmente esta questão. Se o estado do organismo afeta seu comportamento, e se o comportamento é um componente importante para a determinação da ocorrência e da força da cascata, um novo

leque de possibilidades se abre no sentido de se entender o que de fato determina a força da cascata trófica. Nada mais justo que limnólogos sejam os responsáveis por desbravar estas novas fronteiras uma vez que essa teoria tem seu berço nos ecossistemas aquáticos.

Apesar do enfoque restrito dos exemplos explorados neste trabalho, o *trade-off* entre o risco de predação e forrageamento pode acarretar diversas outras modificações no âmbito ecossistêmico. Por exemplo, nós exploramos nestas simulações a escolha da presa por diferentes habitats quando na presença de predadores, habitats estes que oferecem um menor risco de predação ou mesmo um refúgio para estas presas. No entanto esta não é a única estratégia que a presa tem para lidar com a presença de um predador. A redução no tempo gasto em forrageamento ou mesmo a escolha por um recurso que requer um menor tempo de manipulação são estratégias igualmente válidas. Em qualquer uma destas situações o risco de predação força a presa a uma condição onde a aquisição de recursos é reduzida ou condições onde a qualidade nutricional dos recursos é inferior, que em última análise pode levar a um desbalanço estequiométrico, redução nas taxas de excreção de nutrientes, ou de forma mais ampla, afetando os padrões de ciclagem de nutrientes do sistema (Hawlena & Schmitz 2010).

Conclusões

A aplicação de modelos comportamentais de otimização à limnologia não se limita aos exemplos citados acima. Seja a 'dúvida' que é pertinente a um Díptero adulto em ovopositar em um tanque de bromélia em meio a centenas de opções ou mesmo o tempo que leva para uma ninfa de *Ephemeroptera* emergir e deixar o sedimento de uma lago para se tornar um organismo adulto, qualquer que seja a situação é bem provável que a escolha esteja intimamente ligada ao *fitness* do indivíduo e que seja dependente de um

ou vários estados deste mesmo organismo. Somado a isto, é provável que a grande maioria destas escolhas possa ter implicações importantes para diferentes processos que afetam o ecossistema aquático em que estes organismos se inserem. A utilização de modelos de otimização baseados em estado portanto, pode contribuir para o melhor entendimento dos inúmeros *trade-offs* evolutivos vivenciados por organismos aquáticos, além servir de ferramenta para entender a variação espacial e temporal de diversos processos e padrões observados para os ecossistemas aquáticos continentais.

Agradecimentos

Agradeço ao Prof. Reinaldo Bozelli pelas considerações feitas nas versões iniciais deste manuscrito.

Referências

- Abrams PA (2000) The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:79-105
- Beckerman AP, Uriarte M, Schmitz OJ (1997) Experimental evidence for a behavior-mediated trophic cascade in a terrestrial food chain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94:10735-10738
- Bolton M, Houston D, Monaghan P (1992) Nutritional Constraints on Egg Formation on the Lesser Black-Becked Gull - An experimental study. *Journal of Animal Ecology* 61:521-532
- Borer ET et al. (2005) What determines the strength of a trophic cascade? *Ecology* 86:528-537
- Carpenter SR, Kitchell JF (1988) Consumer Control of Lake Productivity. *Bioscience* 38:764-769
- Cisewski B, Strass VH, Rhein M, Kragefsky S (2010) Seasonal variation of diel vertical migration of zooplankton from ADCP backscatter time series data in the Lazarev Sea, Antarctica. *Deep-Sea Research* 57:78-94
- Haupt F, Stockenreiter M, Baumgartner M, Boersma M, Stibor H (2009) Daphnia diel vertical migration: implications beyond zooplankton. *Journal of Plankton Research* 0:1-10
- Hawlena D, Schmitz OJ (2010) Physiological Stress as a Fundamental Mechanism Linking Predation to Ecosystem Functioning. *American Naturalist* 176:537-556
- Hays GC (2003) A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia* 503:163-170

- Hillebrand H et al. (2007) Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104:10904-10909
- Mangel M, Clark C (1988) *Dynamic modeling in behavioral ecology*. Princeton University Press, Princeton, N.J. (USA)
- Neill WE (1990) Induced Vertical Migration on Copepods as a defense against invertebrate predators. *Nature* 345:524-526
- Peckarsky BL et al. (2008) Revisiting the Classics: Considering nonconsumptive effects in the textbook examples of predator-prey interactions. *Ecology* 89:2416-2425
- Schmitz OJ, Beckerman AP, Obrien KM (1997) Behaviorally mediated trophic cascades: Effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78:1388-1399
- Schmitz OJ, Krivan V, Ovadia O (2004) Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* 7:153-163
- Semyalo R, Nattabi J, Larsson P (2009) Diel Vertical Migration of zooplankton in a eutrophic bay of Lake Victoria. *Hydrobiologia* 635:383-394
- Shurin JB, Gruner DS, Hillebrand H (2006) All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273:1-9
- Shurin JB, Seabloom EW (2005) The strength of trophic cascades across ecosystems: predictions from allometry and energetics. *Journal of Animal Ecology* 74:1029-1038
- Wojdak JM, Luttbeg B (2005) Relative strengths of trait-mediated and density-mediated indirect effects of a predator vary with resource levels in a freshwater food chain. *Oikos* 111:592-598
- Xiang J, Weiguo D, Pingyue S (1996) Body temperature, thermal tolerance and influence of temperature on sprint speed and food assimilation in adult grass lizards, *Takydromus septentrionalis*. *Journal of Thermal Biology* 21:155-161