

Estudo da abordagem de dinâmica
adaptativa em Ecologia

Sumário

Resumo	2
Introdução	3
Modelo teórico	5
Referências	10

Aluna: Flávia Maria Darcie Marquitti ¹

Orientador: Paulo Roberto Guimarães Jr.

¹flamarquitti@gmail.com

Resumo

A reprodução, a defesa e a dispersão de muitos animais e plantas são realizados por meio de interações mutualísticas. Essas interações não ocorrem isoladamente entre pares de espécies; elas formam redes de interação mutualística que envolvem muitas espécies interagindo entre si. Apesar de atualmente ser comum considerar que todas as espécies nessas redes atuam como parceiros mutualísticos verdadeiros, sabemos que algumas espécies exploram seus parceiros, sem gerar benefícios a eles. Desta forma, as espécies exploradoras podem interferir, por meio de suas interações, na dinâmica evolutiva das populações de espécies mutualísticas da rede. Neste projeto, elaborei um modelo para entender como espécies exploradoras influenciam a dinâmica evolutiva das espécies pertencentes à rede por meio da dinâmica ecológica. Para tanto, propus a abordagem de dinâmica adaptativa para um modelo matemático que considera a dinâmica ecológica através de ajuste de fenótipos entre parceiros e que permite a exploração por um dos parceiros. A dinâmica evolutiva considera variação no fenótipo, que é determinada pelo gradiente de seleção da aptidão de um mutante que venha a aumentar/diminuir o ajuste entre as espécies.

Introdução

Mutualismos são interações entre indivíduos de espécies diferentes em que ambos se beneficiam (Bronstein 1994). Muitas espécies dependem de seus parceiros mutualísticos para defesa (Rico-Gray & Oliveira 2007), alimentação (Jordano 2000) ou reprodução (Bawa 1990). Mutualismos são comuns nos mais variados ecossistemas e envolvem diversos organismos, de forma que essas interações são cruciais para manutenção da biodiversidade (Kearns et al. 1998, Thompson 2005). Em geral, espécies que interagem de forma mutualística formam redes de interações, em que muitas espécies interagem entre si. Evidências apontam que espécies que interagem de forma mutualística podem ter evoluído em características e comportamentos em resposta às mudanças evolutivas em seus parceiros (Thompson 1994). Alguns modelos matemáticos foram propostos para entender como a evolução entre pares de espécies ocorre e como a interação pode influenciar na dinâmica populacional de uma espécie que responde à mudanças evolutivas em seu parceiro mutualístico. No entanto, esses modelos estão restritos a interações entre poucas espécies, não contemplando a estrutura de redes de interações mutualísticas (Gomulkiewicz et al. 2000, Nuismer & Doebeli 2004, Nuismer et al. 2010, mas veja Guimarães et al. 2011).

Uma generalização muito usada em estudos de redes mutualísticas e nos modelos matemáticos com poucas espécies é considerar que as espécies que interagem são sempre parceiros mutualísticos (mas veja Genini et al. 2010). Porém, as interações em redes de interação mutualística variam quanto à qualidade da sua interação, sendo parte de um gradiente que vai de um mutualismo verdadeiro (ambas as partes se beneficiam pela interação) até um antagonismo puro (uma das partes se beneficia e a outra é prejudicada pela interação), passando pelo comensalismo (uma das partes se beneficia e a outra não é influenciada pela interação). Um exemplo clássico é o de redes de polinização que em geral são compostas não só por animais que polinizam as plantas, mas também por animais que exploram os recursos que essas plantas oferecem (por exemplo néctar), mas sem beneficiá-las com a ação de polinização (Bronstein 2001, Genini et al. 2010). As espécies que exploram outras espécies em uma rede mutualística podem ser chamadas de exploradores de mutualismos (Bronstein 2001). A presença de exploradores pode alterar o comportamento dos mutualistas verdadeiros (Irwin & Brody 1998, Maloof 2001) e conseqüentemente a sua presença em redes mutualísticas pode influenciar a dinâmica evolutiva de todas as espécies envolvidas. Um exemplo de explora-

dor de mutualismo alterando o comportamento de parceiros mutualísticos verdadeiros ocorre em um sistema de polinização que envolve uma espécie de mamangaba, beija-flores e uma espécie de planta da família Polemoniaceae. Neste sistema, a mamangaba (*Bombus occidentalis*) atua como um pilhador de néctar de flores de *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae), perfurando a corola dessas flores na região basal, que é próxima aos nectários basais (Irwin & Brody 1998). Ao acessar o néctar pela perfuração, a mamangaba não toca nas estruturas reprodutivas da flor. Alguns beija-flores visitam essas flores de forma legítima, efetuando a polinização e evitam as flores que estão perfuradas na região basal. Desta forma, a interação com mamangaba causa prejuízos para as plantas por elas exploradas e possivelmente para os beija-flores (Irwin & Brody 1998).

Em um contexto evolutivo, dada uma rede, espera-se que a variação na qualidade da interação entre espécies gere pressões seletivas em diferentes direções. Aquelas interações que ocorrem entre espécies que são parceiros mutualísticos verdadeiros devem gerar pressões seletivas recíprocas, resultando em um aumento da complementaridade dos fenótipos ligados à interação e maximizando a probabilidade da interação ocorrer (Guimarães et al. 2007, Santamaría & Rodríguez-Gironés 2007, Guimarães et al. 2011). Aquelas espécies que são complementares aos mesmos parceiros, podem apresentar padrões de convergência (Guimarães et al. 2011). No entanto, as interações das espécies exploradoras nessas redes podem alterar marcadamente a dinâmica evolutiva. Um resultado possível devido à presença de exploradores poderia ser a diminuição da complementaridade entre parceiros mutualísticos, acarretando em uma menor convergência entre as espécies que compartilham parceiros. Outra possibilidade seria a formação de grupos de espécies que escapam da ação exploratória de um explorador de uma mesma forma. No entanto, as conseqüências são de difícil previsibilidade quando muitas espécies interagem ou quando mais de uma característica entre os parceiros são determinantes para que a interação seja mutualística ou exploratória, devido ao maior número de variáveis dependentes e à dinâmica evolutiva não linear que essas interações podem gerar.

Modelo teórico

Uma base para investigar a dinâmica eco-evolutiva de mutualismos, é a abordagem de Dinâmica Adaptativa (AD, do inglês *adaptive dynamics*). Essa abordagem compreende um conjunto de técnicas matemáticas desenvolvidas para estudar conseqüências a longo prazo de pequenas mudanças em características que influenciem o modelo. Desta forma, por meio da abordagem da AD é possível estabelecer uma ponte entre as dinâmicas populacionais de espécies (ligadas à ecologia dessas espécies) e as dinâmicas evolutivas (ligada à evolução e coevolução das espécies) (Brannstrom & Festenberg 2007). Além disso, por meio da AD é possível estudar processos evolutivos em um contexto ecológico e entender os transientes e atratores evolutivos que não são possíveis de serem previstos sem o estabelecimento do modelo de dinâmica em sistemas ricos em espécies (Dieckmann & Law 1996).

A princípio, é possível considerar interações apenas entre um par de espécies. Após a definição da dinâmica entre poucas espécies, podemos incorporar novas espécies e novas interações. Um forma simples e bastante estudada para descrever interações entre pares de espécies é por meio de modelos Lotka-Volterra. Abaixo, explico um modelo para duas espécies proposto por Loeuille (2010) que é inspirado em modelos Lotka-Volterra.

Considerando N_1 e N_2 as densidades das populações das espécies 1 e 2 respectivamente, temos que a ***dinâmica ecológica*** entre essas espécies pode ser dada por:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 (r_1 + \alpha_{11}N_1 + \alpha_{12}N_2) \quad (1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2 (r_2 + \alpha_{21}N_1 + \alpha_{22}N_2) \quad (2)$$

onde r_i é a taxa de crescimento da espécie i e α_{ij} é o efeito que um indivíduo da espécie j tem sobre um indivíduo da espécie i . Para descrever interações mutualísticas, consideramos $\alpha_{ij} > 0$, para $i \neq j$; para descrever a competição intraespecífica, consideramos $\alpha_{ii} < 0$, para todo i e j .

É possível supor que, neste modelo, a espécie 1 evolui quanto a uma característica x que influencia a dinâmica. As mudanças evolutivas na característica x podem ser modeladas como um processo de mutação-seleção, comumente usado em AD (Dieckmann & Law 1996).

Desta forma, a *dinâmica evolutiva* pode ser descrita como:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{2}\mu\sigma^2 N_1^*(x) \left(\frac{\partial W(x_m, x)}{\partial x_m} \right)_{x_m \rightarrow x} \quad (3)$$

onde μ é a taxa de mutação por indivíduo no nascimento, σ^2 é a variância da amplitude das mutações quanto ao efeito fenotípico e $N_1^*(x)$ corresponde à densidade da população 1 no equilíbrio, isto é quando $\frac{dN_1}{dt} = 0$. Desta forma $\mu\sigma^2 N_1^*(x)$ corresponde à variabilidade criada pelas mutações. O termo dentro do parêntesis descreve o processo de seleção por meio da mudança na aptidão W do mutante com característica x_m em função da aptidão dos indivíduos com a característica parental x . Supõe-se que a característica do mutante é apenas ligeiramente diferente da característica parental. A forma como a característica x varia no tempo é determinada pelo gradiente de seleção da aptidão. Essas mudanças podem levar uma população a sair do equilíbrio e também influenciar espécies com as quais ela interage (neste caso, a espécie 2).

A aptidão (W) do mutante na presença dos parentais pode ser definida por meio da taxa de crescimento intra-específica do mutante. Supondo que α_{11} seja a característica x da espécie 1 que influencia a dinâmica ecológica dada nas equações 1 e 2. Podemos definir a aptidão como:

$$W(\alpha_{11}^m, \alpha_{11}) = r_1(\alpha_{11}^m) + \alpha_{11}^m N_1^*(\alpha_{11}) + \alpha_{12} N_2^*(\alpha_{11}) \quad (4)$$

Uma outra forma para a aptidão W do indivíduo pode ser dada como uma função das interações bióticas e do ambiente abiótico (Nuismer & Thompson 2006, Nuismer et al. 2010). Assim, a aptidão de um indivíduo da espécie i de fenótipo x_i quando interagindo com um indivíduo da espécie j de fenótipo y_j pode ser dada por:

$$W(x_i, y_j) = \exp(-\gamma_i(x_i - \theta_i)^2)\omega(x_i, y_j) \quad (5)$$

em que a exponencial ao lado direito da equação 5 se refere a uma seleção estabilizadora imposta pelo ambiente abiótico e que ocorre mesmo na ausência de interação. O valor de θ_i é o fenótipo ótimo em relação ao ambiente abiótico e o parâmetro γ_i determina quão rapidamente a aptidão decai com a distância em relação ao ótimo. A outra parte da função, $\omega(x_i, y_j)$, mede a consequência da interação com o indivíduo da outra espécie, dependendo

dos valores das características dos indivíduos (x_i, y_j) . Um processo muito usado em modelos de interação mutualística é aquele que considera um processo de ajuste de fenótipos (Nuismer & Thompson 2006, Nuismer et al. 2010). Desta forma, a interação depende do quanto os fenótipos estão ajustados um ao outro, como por exemplo o ajuste entre o comprimento da probóscide de polinizadores ao comprimento do tubo floral. O efeito sobre a aptidão de um indivíduo da espécie i em interação com um indivíduo da espécies j , $i \neq j$, quando há ajuste de fenótipos é dado por:

$$\omega_i(x_i, y_j) = K_i + \xi_i \exp[-\eta(x_i - y_j)^2] \quad (6)$$

em que $K_i + \xi_i$ é valor da aptidão do indivíduo na ausência de interação e seleção pelo ambiente, sendo que ξ_i é o valor máximo que a aptidão pode atingir apenas por meio da interação; e η determina o impacto do ajuste de fenótipos. Supondo que a espécie i tem sua aptidão aumentada pela interação (isto é, j é um mutualista), então $0 \leq K_i \leq 1 - \xi_i$ e $0 \leq \xi_i \leq 1$.

Usando este modelo de ajuste de fenótipos, podemos propor que uma forma das espécies interagirem e se influenciarem seja por meio da suposição que o sucesso da interação depende do ajuste de suas características. Desta forma, a dinâmica ecológica entre a espécies de densidade A_i (por exemplo, animais) com características x_i e p espécies de densidade P_j (por exemplo, plantas) com características y_j poderia ser dada pela equações:

$$\frac{dA_i}{dt} = \left(\sum_{j=1}^p W(x_i, y_j) P_j - d_i \right) A_i \quad (7)$$

$$\frac{dP_j}{dt} = \left(\sum_{i=1}^a W(x_i, y_j) A_i - d_j \right) P_j \quad (8)$$

onde d_i é a taxa de mortalidade da espécie i .

Para incorporar a presença de espécies exploradoras, podemos somar uma equação complementar que define como uma espécie exploradora influencia a aptidão. Note que nas equações 7 e 8 acima a interação entre A_i e P_j gera sempre um benefício ($W(x_i, x_j) \geq 0$) para o parceiro. Devemos considerar que as espécies exploradoras seriam sempre beneficiadas ao interagir com seus parceiros. Por sua vez, os parceiros das espécies exploradoras apresen-

tariam redução em sua aptidão total. As espécies exploradoras podem, por exemplo, passar a explorar um parceiro de forma não-legítima por causa do desajuste de sua característica em relação ao parceiro (como por exemplo, uma probóscide muito pequena em relação ao comprimento tubo floral da espécie de planta). Assim, a espécie exploradora passaria a usar uma segunda característica em seu parceiro que lhe permitisse obter o recurso desejado (como por exemplo, perfurar a corola de uma flor para obtenção do néctar). Desta forma, poderíamos descrever a *dinâmica ecológica* como:

$$\frac{dA_i}{dt} = \left(\sum_{j=1}^p f(x_{i,1}, y_{j,1})P_j + \sum_{j=1}^p g(x_{i,2}, y_{j,2})P_j - d_i \right) A_i \quad (9)$$

$$\frac{dP_j}{dt} = \left(\sum_{i=1}^a f(x_{i,1}, y_{j,1})A_i - \sum_{i=1}^a g(x_{i,2}, y_{j,2})A_i - d_j \right) P_j \quad (10)$$

Nas equações 9 e 10 acima, temos que a aptidão foi modificada e ela passa a ser dependente de duas características das espécies A_i ($x_{i,1}$ e $x_{i,2}$) e duas características das espécies P_j ($y_{j,1}$ e $y_{j,2}$), sendo a característica 1 de cada uma ($x_{i,1}$ e $y_{j,1}$) referente à interação mutualística e a característica 2 de cada uma ($x_{i,2}$ e $y_{j,2}$) referente à interação de forma exploratória. A definição das funções f e g dadas acima seriam:

$$f(x_{i,1}, y_{j,1}) = \begin{cases} 0, & \text{se } x_{i,1} - y_{j,1} < \varepsilon \\ W(x_{i,1}, y_{j,1}), & \text{caso contrário} \end{cases} \quad (11)$$

ou seja, a interação entre as espécies A_i e P_j irá gerar benefício a ambas se o ajuste entre as características 1 de A_i e P_j for suficiente (isto é, maior que ε). Se esse ajuste não ocorre, a interação pode ocorrer de forma que beneficie A_i e prejudique P_j através da função g , em que:

$$g(x_{i,2}, y_{j,2}) = \gamma_i \exp \left[-\beta \left(\frac{1}{x_{i,1} - y_{j,1}} \right)^2 \right] f(x_{i,2}, y_{j,2}) \quad (12)$$

ou seja, quanto maior o desajuste entre as características $x_{i,1}$ e $y_{j,1}$, maior a probabilidade que a interação ocorra de forma não-legítima por meio de um ajuste das características $x_{i,2}$ e $y_{j,2}$ das espécies A_i e P_j .

Para este modelo é possível supor, sem perda de generalidade, que as espécies A_i evoluem quanto às suas características $x_{i,1}$ e $x_{i,2}$ que influenciam a dinâmica. As mudanças evoluti-

vas em ambas características podem ser modeladas como um processo de mutação-seleção, como proposto acima, comumente usado em AD (Dieckmann & Law 1996). Desta forma, a *dinâmica evolutiva* poderia ser descrita como:

$$\frac{dx_{i,1}}{dt} = \frac{1}{2}\mu\sigma^2 A_i^*(x_{i,1}) \left(\sum_{j=1}^p \frac{\partial f(x_{i,1}^m, x_{i,1}, y_{j,1})}{\partial x_{i,1}^m} \right)_{x_{i,1}^m \rightarrow x_{i,1}} \quad (13)$$

$$\frac{dx_{i,2}}{dt} = \frac{1}{2}\mu\sigma^2 A_i^*(x_{i,2}) \left(\sum_{j=1}^p \frac{\partial g(x_{i,1}, y_{j,1}, x_{i,2}^m, x_{i,2}, y_{j,2})}{\partial x_{i,2}^m} \right)_{x_{i,2}^m \rightarrow x_{i,2}} \quad (14)$$

Por meio das equações 13 e 14 acima, o processo de seleção pode ser descrito pela variação que ocorre na aptidão do mutante (m) que evolui em um ambiente dominado pelo residente. Essas mudanças nas características $x_{i,1}$ e $x_{i,2}$ podem levar todas as espécies envolvidas nas interações a saírem de seu equilíbrio.

Referências

- Bawa, K. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21:399–422.
- Brannstrom, A. & Festenberg, N. V. The hitchhiker’s guide to adaptive dynamics. <http://adtoolkit.sourceforge.net/adintro.pdf>, 2007. [Online; acessado em 20 de março de 2012].
- Bronstein, J. L. 1994. Our current understanding of mutualism. *Quarterly Review of Biology*, 69(1):31–51.
- Bronstein, J. L. 2001. The exploitation of mutualisms. *Ecology Letters*, 4(3):277–287.
- Dieckmann, U. & Law, R. 1996. The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *Journal of Mathematical Biology*, 34(5):579–612.
- Genini, J., Morellato, L. P. C., Guimarães, P. R. & Olesen, J. M. 2010. Cheaters in mutualism networks. *Biology Letters*, 6(4):494–497.
- Gomulkiewicz, R., Thompson, J., Holt, R., Nuismer, S. & Hochberg, M. 2000. Hot Spots, Cold Spots, and the Geographic Mosaic Theory of Coevolution. *The American Naturalist*, 156(2):156–174.
- Guimarães, P. R., Rico-Gray, V., Oliveira, P. S., Izzo, T. J., dos Reis, S. F. & Thompson, J. N. 2007. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. *Current biology*, 17(20):1797–803.
- Guimarães, P. R., Jordano, P. & Thompson, J. N. 2011. Evolution and coevolution in mutualistic networks. *Ecology Letters*, 14(9):877–885.
- Irwin, R. E. & Brody, A. K. 1998. Nectar robbing in *Ipomopsis aggregata*: effects on pollinator behavior and plant fitness. *Oecologia*, 116(4):519–527.
- Jordano, P. 2000. *Fruits and frugivory*. In: Fernner, M. (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2a. edição. Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford. pp. 125–166.
- Kearns, C., Inouye, D. & Waser, N. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual review of ecology and systematics*, pp. 83–112.
- Loeuille, N. 2010. Influence of evolution on the stability of ecological communities. *Ecology Letters*, 13(12):1536–1545.
- Maloof, J. E. 2001. The effects of a bumble bee nectar robber on plant reproductive success and pollinator behavior. *American Journal of Botany*, 88(11):1960–1965.
- Nuismer, S. L. & Doebeli, M. 2004. Genetic correlations and the coevolutionary dynamics of three-species systems. *Evolution*, 58(6):1165–1177.
- Nuismer, S. L. & Thompson, J. N. 2006. Coevolutionary alternation in antagonistic interactions. *Evolution*, 60(11):2207–17.

- Nuismer, S. L., Gomulkiewicz, R. & Ridenhour, B. J. 2010. When is correlation coevolution? *The American Naturalist*, 175(5):525–537.
- Rico-Gray, V. & Oliveira, P. 2007. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. University of Chicago Press.
- Santamaría, L. & Rodríguez-Gironés, M. 2007. Linkage rules for plant-pollinator networks: trait complementarity or exploitation barriers. *PLoS Biology*, 5(2):354–362.
- Thompson, J. N. 1994. *The coevolutionary process*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Thompson, J. N. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago.