

Ajustar atividade em função da disponibilidade de alimento é solução comportamental para *tradeoff* entre ganhar energia e evitar predadores

Luis Schiesari^{1,2} & Earl Werner¹

¹ Department of Ecology and Evolutionary Biology, The University of Michigan, Ann Arbor-MI, USA.

² Endereço Atual: Gestão Ambiental, Escola de Artes, Ciências e Humanidades, Universidade de São Paulo. Av. Arlindo Bétio, 1000. 03828-080. São Paulo-SP, Brasil. E-mail: lschies@usp.br

Introdução

Um *tradeoff* fundamental confrontado por animais vágéis é o *tradeoff* entre a aquisição de energia (e portanto crescimento) e o risco de predação. Este *tradeoff* ocorre porque procurar e colher alimentos usualmente exige que o forrageador permaneça ativo; porém, permanecer ativo aumenta a visibilidade e probabilidade de encontro do forrageador com predadores (Lima & Dill 1990, Werner & Anholt 1993). Portanto, uma habilidade de ajustar comportamentalmente as taxas de atividade em diferentes circunstâncias ambientais há de ser adaptativa. Diversos estudos teóricos exploraram as taxas ótimas de atividade exercidas por um forrageador confrontado pelo *tradeoff* entre aquisição de energia e risco de predação (e.g. Abrams 1991; Houston et al 1993; Werner & Anholt 1993). Três previsões emergem consistentes nestes modelos. Em primeiro lugar, taxas de atividade devem declinar com risco de predação. Em segundo lugar, taxas de atividade devem aumentar se há restrições temporais para a completção do desenvolvimento ou do ciclo de vida. Finalmente, acima de um nível mínimo de alimento, taxas de atividade devem declinar com aumentos na disponibilidade de alimento. Isto ocorre porque quando o alimento é abundante, as necessidades nutricionais do indivíduo podem ser satisfeitas com atividade reduzida e, portanto, com risco de predação mínimo. Esta última previsão é contra-intuitiva e virtualmente oposta a previsões feitas por modelos que não consideram o risco de predação. Nestes, porquê a curva do ganho de energia aumenta mais rápido do que a do custo de forrageio, previu-se que a taxa de atividade deveria aumentar com a disponibilidade de alimento (e.g. Dunbrack & Giguere 1987).

Objetivos

Neste estudo procuramos testar a previsão de que forrageadores declinam taxas de atividade em função da quantidade de alimento; além disso procuramos adicionar um componente pouco explorado na teoria e na experimentação – a de um papel similar para o efeito da qualidade nutricional do alimento.

Material e Métodos

Sistema de Estudo - o sistema de estudo empregado consiste em quatro espécies de larvas de anuros: *Rana sylvatica*, *R. pipiens*, *R. catesbeiana* e *R. clamitans*. *Rana sylvatica* e *R. pipiens* reproduzem na primavera, a primeira em poças temporárias e a segunda em poças semi-permanentes e permanentes. Exibem desenvolvimento rápido e metamorfoseiam no verão que se segue. *R. catesbeiana* e *R. clamitans* reproduzem no verão. Desenvolvem lentamente – especialmente *R. catesbeiana* - e em geral hibernam no estágio larval para metamorfosear no ano seguinte. Por isso, *R. clamitans* pode ocorrer em poças semi-permanentes e permanentes, enquanto que *R. catesbeiana* está restrita a poças permanentes. **Experimentos** - Conduzimos dois experimentos em laboratório medindo taxas de atividade em função da manipulação de comidas artificiais. O primeiro experimento testou o efeito da quantidade de alimento na resposta comportamental das quatro espécies manipulando uma dieta artificial não-purificada (uma mistura pulverizada de 3 partes de ração de coelho e 1 parte de TetraMin; 23% proteína; oferecida em 6 quantidades; duração de 7 dias); o segundo experimento procurou separar os efeitos de quantidade e qualidade nutricional do alimento manipulando dietas purificadas artificiais (5, 10, 20, 50% proteína; oferecida em 4 quantidades; duração de 12 dias). Os girinos foram obtidos de desovas coletadas na Reserva E.S. George da Universidade de Michigan em Pinckney, Michigan, EUA. Os experimentos foram conduzidos no laboratório, em caixas plásticas preenchidas com 9.5 L e contendo 10 larvas de uma das quatro espécies manipuladas. Cada tratamento experimental (i.e., cada combinação espécie X qualidade do alimento X quantidade do alimento) foi replicado 4 vezes. **Análise** - Taxas de atividade foram registradas uma ou duas vezes ao dia observando-se a fração de girinos ativos em cada caixa em determinado instante. A variável de resposta em cada experimento foi a média de taxa de atividade ao longo de todo o experimento. Respostas de taxas de atividade foram analisadas usando ANCOVA utilizando espécie como fator e quantidade de alimento (e qualidade, quando manipulada) como covariável (is).

Resultados

Dieta não-purificada. Quantidade de alimento, espécie, e uma interação quantidade de alimento*espécie tiveram efeito significativo sobre taxas de atividade. Taxas de atividade declinaram com quantidade de alimento, mas este efeito resultou das respostas comportamentais de *Rana sylvatica* e *R. pipiens*; *R. catesbeiana* e *R. clamitans* não alteraram atividade em função da quantidade de alimento. *Rana pipiens* foi a espécie mais ativa, seguida de *R. sylvatica*; *Rana catesbeiana* e *Rana clamitans* foram as espécies menos ativas.

Dietas purificadas. Qualidade do alimento, espécie, e as interações quantidade de alimento*espécie e qualidade do alimento*espécie tiveram efeito significativo sobre taxas de atividade. Taxas de atividade declinaram à medida que a quantidade e qualidade nutricional do alimento aumentaram, mas apenas para *R. sylvatica* e *R. pipiens*. *Rana sylvatica* foi a espécie mais ativa, seguida de *R. pipiens*, seguida de *R. catesbeiana*, seguida de *R. clamitans*.

Conclusão

Um *tradeoff* entre o ganho de energia e a evitação de predadores mediado pela atividade é fundamental para forrageadores. Este estudo testa direta e indiretamente as três previsões geradas por modelos matemáticos relativos à resolução ótima deste *tradeoff*.

Previsão 1. Taxas de atividade devem declinar com o risco de predação e Previsão 2. Taxas de atividade devem aumentar se há restrições temporais para completção do ciclo de vida. Estas duas primeiras previsões podem ser testadas indiretamente ao se comparar taxas de atividade das quatro espécies com suas distribuições ao longo do gradiente de hidroperíodo, que representa um gradiente no risco de dessecação (maior em poças temporárias) mas também um gradiente no risco de predação (maior em poças permanentes). Encontramos suporte para estas previsões, uma vez que *Rana sylvatica* e *R. pipiens*, espécies que requerem rápida completção do estágio larval e que tendem a ocupar ambientes mais temporários e portanto com menor risco de predação são substancialmente mais ativas do que *R. catesbeiana* e *R. clamitans*, espécies que não requerem rápida completção do estágio larval e que tendem a ocupar ambientes mais permanentes e portanto com maior risco de predação.

Previsão 3. Taxas de atividade devem declinar com aumentos na quantidade e/ou qualidade de alimento.

Encontramos suporte direto para esta previsão. De um modo geral, taxas de atividade declinaram com aumentos na qualidade e/ou quantidade de alimento. No entanto, este padrão foi gerado pela resposta comportamental das espécies de primavera, que apresentaram forte plasticidade comportamental em função da qualidade/quantidade de alimento. Surpreendentemente (sob a luz das previsões e de experimentos anteriores), as espécies de verão não apresentaram resposta à qualidade/quantidade de alimento. Isto talvez ocorra porque em ambientes temporários, um aumento na atividade afete mais fortemente a probabilidade de escapar uma poça secando do que a probabilidade de predação; ou seja, apresentar atividade alta e plástica é vantajoso. Em poças permanentes, por sua vez, um aumento na atividade aumenta desproporcionalmente o risco de predação, uma vez que as consequências de baixar os níveis de atividade são comparativamente pequenas - isto é, ter o período de desenvolvimento estendido. A ubiquidade de um *tradeoff* entre a aquisição de energia e a evitação de predadores sugere que vários dos resultados deste estudo podem ser gerais para animais vágéis distribuídos ao longo de gradientes de duração de hábitat mas também para outros aspectos da sazonalidade que impõem restrições à duração do período de desenvolvimento.

Referências Bibliográficas

- Dunbrack, R. L., and L. A. Giguere. 1987. Adaptive responses to accelerating costs of movement: a bioenergetic basis for the type -III functional response. *The American Naturalist*, 130:147-160.
- Houston, A. I., J. M. McNamara, and J. M. Hutchinson. 1993. General results concerning the trade-offs between gaining energy and avoiding predation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 341:375-397.
- Lima, S. L., and L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68:619-640.
- Werner, E. E., and B. R. Anholt. 1993. Ecological consequences of the trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *The American Naturalist*, 142:242-272.