

OS MECANISMOS DE COEXISTÊNCIA DE ESPÉCIES COMO VISTOS PELA TEORIA ECOLÓGICA

*Henrique Corrêa Giacomini*¹

¹ Departamento de Ecologia, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Campus de Rio Claro, Avenida 24-A, 1515, CEP 13506-900, Rio Claro, SP.

E-mail: hgiacomini@gmail.com

RESUMO

Os vários mecanismos propostos pela teoria para explicar a coexistência de espécies são apresentados e discutidos na presente revisão. O interesse científico em estudar a coexistência vem do fato de que as populações são limitadas por fatores comuns e por interações antagônicas. A existência de super-espécies capazes de dominar o ambiente e excluir qualquer outra é uma possibilidade teórica; entretanto o que observamos na Natureza, principalmente nos trópicos, são lugares repletos de espécies co-ocorrentes. Cabe à Ecologia de Comunidades entender que tipos de características tais espécies e tais lugares devam ter para se manter no tempo. Historicamente, a interação mais estudada é a competição, embora outros tipos de interações antagônicas como a predação, o parasitismo e a competição aparente sejam também importantes. Aqui serão abordados modelos simples voltados para a análise matemática da coexistência, que em conjunto incluem todas essas interações, em especial a competição. Os conceitos de exclusão competitiva e do limite à similaridade são apresentados, servindo de base para uma discussão sobre mecanismos de coexistência em sistemas homogêneos. Depois, é mostrado que a inclusão de variabilidade temporal e espacial traz à tona mecanismos importantes, que podem permitir a coexistência de um número indefinido de espécies mesmo competindo por um único recurso. No geral, os mecanismos aqui discutidos incluem dois fatores essenciais: i) diferenças ecológicas, ou de nicho, entre espécies e ii) conflitos funcionais, ou *trade-offs*. Para fazer valer a coexistência em sistemas naturais, as diferenças de nicho devem se constituir não só da partição de recursos, mas também da forma como as espécies respondem às variações no ambiente. Os conflitos funcionais, por sua vez, são também de grande importância ao fazerem com que cada espécie se dê melhor em pelo menos alguma combinação de condições, evitando que o ambiente seja dominado por apenas uma única superior. **Palavras-chave:** Ecologia de comunidades, coexistência, teoria ecológica, modelos matemáticos.

ABSTRACT

THE MECHANISMS OF SPECIES COEXISTENCE AS SEEN BY ECOLOGICAL THEORY. The several mechanisms proposed by the theory to explain species coexistence are presented and discussed in this review. The existence of a superspecies, capable to dominate the environment and to exclude any other species, is a theoretical possibility. Nevertheless, what we do observe in nature, mainly in the tropics, are places with many coexisting species. It is a central issue for Community Ecology understanding which kind of features those species and places should have in order to persist. Historically, competition is the most studied ecological interaction, although other antagonistic interactions as predation, parasitism and apparent competition are important too. Here we review simple models used for mathematical analysis of coexistence, which include all of those referred interactions, especially competition. The concepts of competitive exclusion and the limiting similarity are presented, offering a framework to the discussion about coexistence in homogeneous environments. Then, it is showed that including temporal and spatial variability gives rise to new important mechanisms, which in theory can allow an indefinitely high number of species to coexist even on a unique resource. Essentially, the mechanisms here discussed depend on two common factors to work: i) niche differences among species and ii) ecological trade-offs. Niche differences consist not only in classical resource partitioning, but also in the species distinct reactions to environmental fluctuations. Ecological tradeoffs are also very important, as they make possible that each competing species be the best at some conditions, impeding the complete environment dominance by just one species.

Keywords: Community Ecology, coexistence, ecological theory, mathematical models.

INTRODUÇÃO

A diversidade de espécies constitui o tema central dos estudos da Ecologia de Comunidades. O entendimento dos fatores ligados às suas origens, manutenção e conseqüências, apresenta importância estratégica, tanto do ponto de vista histórico e intelectual, quanto da sua urgente necessidade de aplicação na conservação da natureza (Ricklefs & Schluter 1993, Chapin *et al.* 2000). A manutenção da diversidade pode ser compreendida de duas formas principais, que dependem da escala temporal e espacial examinada: i) na escala evolutiva e de largo âmbito geográfico, a manutenção de diversidade é fruto de um processo dinâmico de extinções e especiações (McKinney & Drake 1998); ii) na escala de tempo ecológico e num âmbito espacial restrito, a manutenção da diversidade depende de mecanismos que facilitem a coexistência de espécies. Tais mecanismos têm sido intensivamente explorados por diversos autores ao longo de décadas, originando uma série de modelos teóricos. Alguns dos mais influentes constituem o tema central desta revisão.

Coexistência implica na sobreposição espaço-temporal da distribuição de algumas espécies. O seu conceito, para ser útil, depende da delimitação de uma área geográfica. Para efeitos teóricos, é desejável que as espécies de interesse devam estar completamente encerradas em tal área, pois é importante que migrações tenham pouca ou nenhuma influência no sistema estudado. A imigração poderia ser pensada *a priori* como um mecanismo pelo qual a diversidade é mantida em pequenas áreas. Nesse contexto, as espécies dependeriam de fontes externas para sua manutenção numa mesma localidade. Poderiam co-ocorrer mesmo em áreas sem condições, *per si*, para a manutenção de populações viáveis (áreas de 'sumidouro', ou *sink*) (Dias 1996). Entretanto, tal mecanismo é muito pouco instrutivo, pois não explica como a diversidade é mantida nas áreas fornecedoras de imigrantes (Chesson 2000). Por isso, a migração será tratada como facilitador da coexistência apenas em modelos em que ela ocorre internamente no sistema, o que será visto mais à frente.

A delimitação do número de espécies, em muitos dos estudos aqui abordados, é também necessária, por questão de facilidade de análise. Na grande maioria deles, as espécies consideradas como constituintes

da comunidade são pertencentes a um mesmo nível trófico ou, utilizando um termo mais específico, a uma mesma guilda (Simberloff & Dayan 1991). Nesse sentido, a comunidade em questão é entendida como uma assembléia de competidores. Embora a competição seja, por excelência, a interação mais visada em estudos de coexistência (Volterra 1926, MacArthur & Levins 1967, Levin 1970, MacArthur 1970, Schoener 1974, Armstrong & McGehee 1980, Schoener 1983, Abrams 1983), outros tipos de interações são também contemplados por um grande número de modelos. Em comum, tais interações devem apresentar algum grau de antagonismo entre espécies. Do contrário, haveria pouco interesse em investigar facilitadores de co-ocorrência, já que tais facilitadores não seriam necessários. Aqui serão contempladas, além da competição clássica por exploração, a predação (num sentido amplo, que inclui herbivoria e interações hospedeiro-parasitóide) e a 'competição aparente' (Holt 1977). A competição por interferência, que ocorre quando um indivíduo impede de forma direta (muitas vezes fisicamente) outros organismos de explorarem uma parte do habitat (Begon *et al.* 1996), consiste também em um tipo de interação antagônica. Embora tal interação tenha implicações para a coexistência de espécies, não serão abordados aqui modelos específicos para a competição por interferência. Ainda assim, muitos dos modelos que tratam a competição de forma geral são válidos também para a competição por interferência, e as conclusões deles resultantes podem ser aplicadas para este tipo de interação desde que, nos casos aqui abordados, não façam menção explícita ao compartilhamento de recursos pelas espécies competidoras.

O PRINCÍPIO DA EXCLUSÃO COMPETITIVA E O LIMITE À SIMILARIDADE

Volterra (1926) foi o precursor de uma das idéias mais enraizadas no conhecimento ecológico, e também uma das mais populares. Utilizando um modelo matemático simples, lançou a forte sugestão de que a coexistência indefinida de duas ou mais espécies, competindo por um único recurso limitante, seria impossível. Tal sugestão encontrou suporte empírico com os experimentos realizados por Gause (1934). Neles, as espécies de protozoários *Paramecium*

caudatum e *P. aurelia*, quando em culturas isoladas, alcançaram concentrações praticamente constantes, com médias de respectivamente 64 e 105 indivíduos por centímetro cúbico. Entretanto, quando as duas espécies foram colocadas numa mesma cultura, apenas *P. aurelia* persistiu no meio, que continha apenas um recurso para ambas espécies. O fenômeno retratado pelo modelo de Volterra, e reforçado pelos experimentos de Gause, suscitou um dos pilares da Ecologia no século XX, o conhecido ‘Princípio da Exclusão Competitiva’ (Hardin 1960), hoje onipresente em livros didáticos sobre a disciplina. Em face ao apelo experimental do trabalho de Gause, o princípio ficou popularmente conhecido como o ‘Princípio de Gause’, embora alguns importantes autores o tenham reconhecido de forma mais justa como ‘Princípio de Volterra-Gause’ (Hutchinson 1957, MacArthur 1958).

O princípio de Volterra-Gause foi posteriormente estendido. MacArthur & Levins (1964) demonstraram que não é possível a coexistência de n espécies competindo por um número $k < n$ recursos. Levin (1970), por sua vez, concluiu que tal coexistência seria possível, desde que o número de espécies não excedesse o número de fatores limitantes. Por fator limitante entende-se qualquer elemento na natureza, incluindo recurso alimentar, que iniba o crescimento indefinido de uma ou mais espécies. Um inimigo natural, como um predador, pode ser tal fator limitante. Tais condições seriam necessárias, mas nem sempre suficientes, para a garantia de coexistência. Diferenças ecológicas ou, como normalmente empregadas na literatura, diferenças de nicho, seriam ainda cruciais para garantir uma coexistência estável (Hutchinson 1957, Chesson 1991). Chesson (2000) sugere que, para se pensar em termos de coexistência, o conceito do nicho deve ir além do tradicional hipervolume preconizado em 1957 por Hutchinson e utilizado preferencialmente por ecólogos desde então. Em adição ao espaço multidimensional ‘Hutchinsoniano’, o nicho deveria ser pensado como o efeito e a resposta da espécie em cada ponto deste espaço. Seguindo um exemplo em Chesson (2000), imaginemos o caso simples em que duas espécies competem por dois recursos. Se a produtividade de uma espécie depende preferencialmente de um dos recursos, ou seja, possui uma resposta mais pronunciada a este recurso, e além disso atua reduzindo mais fortemente a densidade do

referido recurso (maior efeito), é esperado que tal recurso seja um fator de limitação da população de tal espécie. Se o mesmo ocorre com a outra espécie, mas com relação a outro recurso, a coexistência é possível, pois cada espécie limita seu próprio crescimento mais do que o crescimento da outra. Isso só ocorre porque existe uma sobreposição limitada de dieta (cada espécie prefere um recurso diferente, mesmo que possa se alimentar dos dois), e a relação competitiva entre as duas é razoavelmente simétrica. A importância de se entender os efeitos e as respostas das espécies fica mais clara nos casos em que ocorre assimetria. Se uma espécie depende preferencialmente de um recurso muito mais produtivo e/ou se a espécie apresenta uma resposta superior (maior produtividade por unidade de recurso ou menor mortalidade), ela pode chegar a densidades populacionais suficientemente altas para super-explorar até mesmo aquele recurso não preferencial, do qual depende muito a outra espécie, que pode ser excluída competitivamente.

Diferenças nas habilidades competitivas normalmente não são tratadas como diferenças de nicho. Ao contrário, elas são vistas como agentes que devem ser contra-balanceados por diferenças de nicho para que se tenha uma coexistência estável. Chesson (2000) classifica os mecanismos de coexistência entre aqueles ‘equalizadores’ e aqueles ‘estabilizadores’. A partir de modelos de competição como o de MacArthur (1970), ele deriva uma fórmula geral que descreve o critério de invasibilidade de uma espécie num sistema competitivo, representado pela taxa de crescimento *per capita* da população i :

$$r_i = \frac{dN_i}{dt \cdot N_i} = [b_i \cdot (k_i - k_s)] + [b_i \cdot (1 - \rho) \cdot k_s] \quad (1)$$

onde r_i representa a taxa de crescimento *per capita* da população ‘i’ (invasora), quando em baixa densidade em um meio contendo uma espécie competidora ‘s’ (residente) em sua densidade de equilíbrio (que pode representar a média para um conjunto de espécies, no caso de competição difusa). $dN_i/dt \cdot N_i$ representa a taxa de crescimento populacional *per capita* da espécie ‘i’; k_i e k_s são uma medida da competitividade das espécies ‘i’ e ‘s’ (eles medem a relação entre a taxa de crescimento populacional em condições ótimas e a sensibilidade à diminuição nos recursos dos quais cada espécie depende); b_i é a sensibilidade da espécie ‘i’ à diminuição de recursos e ρ é a

medida de sobreposição no uso de recursos (ou, de forma mais geral, na resposta a fatores limitantes). A condição de invasibilidade para a espécie 'i' é que ela tenha um valor de r_i maior que zero (seja capaz de crescer mesmo em baixas densidades). Quando tal condição é atendida para todas as espécies de um sistema competitivo, diz-se que o sistema apresenta invasibilidade mútua, e que portanto comporta a coexistência estável de suas espécies (Abrams 1999). O primeiro termo entre colchetes da Equação (1) mede a diferença de competitividade entre as espécies. Ele terá sinal negativo sempre que a espécie 'invasora' for competitivamente inferior. O segundo termo depende do grau de sobreposição, ρ , no uso de recurso, sendo positivo para qualquer $\rho < 1$ (100%). O segundo termo é estabilizador na medida em que pode se sobrepor a diferenças negativas de competitividade e favorecer a permanência de um competidor inferior.

Mecanismos que atuam no sentido de diminuir a sobreposição de nicho (ρ) são, por isso, ditos estabilizadores. Outros mecanismos, que atuam no sentido de diminuir a diferença de competitividade entre competidores, são ditos equalizadores. Os últimos são normalmente resultados de *trade-offs*, ou conflitos funcionais, nos quais a habilidade em uma determinada função se faz às custas de uma menor habilidade em outra função. Por exemplo, a especialização na obtenção de um determinado tipo de recurso normalmente vem acompanhada de uma diminuição na eficiência com relação a outros recursos (Tilman 1990). O modelo acima mostra dois aspectos importantes: i) para ocorrer coexistência é necessário um fator estabilizador não nulo, ou seja, que existam diferenças no uso de recursos e/ou nas respostas a fatores limitantes; e ii) diferenças de competitividade e sobreposição de nicho apresentam dependência mútua na determinação da possibilidade de coexistência. Basicamente, quanto maior for a diferença de competitividade, menor deve ser a sobreposição de nicho para que a coexistência seja possível. Portanto, pode-se especular que, para uma dada diferença de competitividade, deva existir uma sobreposição máxima de nicho que permita a coexistência de competidores. Em torno de tal especulação, já havia se desenvolvido todo um campo de pesquisa na Ecologia, preocupado em investigar a existência de um 'limite à similaridade', termo bastante conhecido e muitas vezes mal compreendido (Abrams 1983).

O trabalho de MacArthur & Levins (1967) foi o mais influente em suscitar a questão do limite à similaridade. O sistema modelado por eles consistia num eixo único representando uma variação contínua nos atributos de recursos explorados por espécies competidoras. Tais espécies podem se diferenciar de acordo com curvas de utilização deste eixo de recursos (Figura 1).

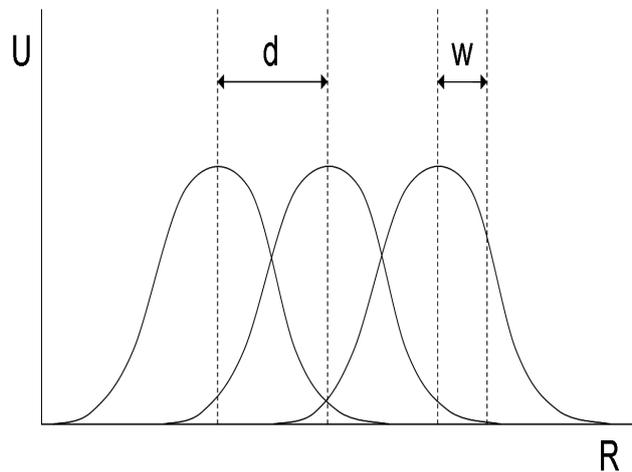


Figura 1. Curvas de utilização de recursos por três espécies. 'R' é o eixo de variação de atributos do recurso. Um atributo pode ser, por exemplo, tamanho do recurso. 'U' dá a probabilidade de utilização, por um dado indivíduo, de cada valor de 'R'. A medida 'd' é a distância entre médias adjacentes e 'w' é o desvio padrão da curva de utilização. Assim como em MacArthur & Levins (1967), as curvas de utilização são representadas como curvas normais idênticas (se diferenciando apenas pela média).

A curva de utilização foi usada por MacArthur e Levins como uma representação do nicho de uma espécie (um nicho unidimensional). Os autores assumiram que a competição, na forma do coeficiente ' α ' do modelo de Lotka-Volterra, pode ser medida pela sobreposição entre as curvas de utilização. Com base nesse pressuposto, investigaram as condições em que uma espécie poderia invadir um espaço de nicho: a) adjacente ao de outra espécie residente; e b) entre as curvas de utilização de outras duas espécies residentes. Para facilitar a análise, os autores assumiram ainda que, para o caso (b): i) as curvas de utilização seguem uma distribuição normal e são idênticas em forma, podendo mudar apenas de posição ao longo do eixo do recurso; ii) a capacidade suporte (K) dos residentes é a mesma e iii) o coeficiente de competição da espécie intermediária é o mesmo com relação às duas espécies marginais, ou seja, as duas espécies residentes estão posicionadas de forma simétrica em relação à invasora (como mostrado na Figura 1).

O coeficiente α foi calculado como uma função de d e w : $\alpha = \exp(-d^2/4w^2)$, que é a medida de sobreposição de duas curvas normais. Uma vez feita a relação entre sobreposição e tal coeficiente, as condições para a coexistência do modelo de Lotka-Volterra puderam ser expressas em termos dos valores de d e w . O modelo foi posteriormente modificado e estendido por May (1973b, 1974). O resultado, para o caso de três espécies, é ilustrado na Figura 2. Ele mostra que ao se aumentar a distância relativa entre as curvas de utilização (d/w), aumenta-se a amplitude de valores K_1/K_2 (uma medida relativa de competitividade) compatíveis com a coexistência das espécies. Ou seja, aumentando-se o efeito do mecanismo estabilizador (diminuição da sobreposição), diminui-se a necessidade de mecanismos equalizadores (diferenças competitivas maiores são permissíveis).

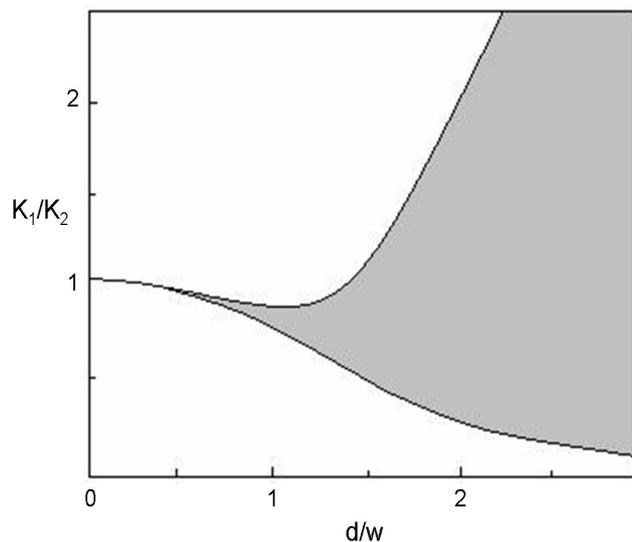


Figura 2. Relação entre a medida relativa de distância de nicho (d/w) e superioridade de competição relativa de duas espécies residentes ($K_1 = K_3$) sobre a espécie invasora (capacidade suporte = K_2). A região em cinza delimita o espaço no qual a coexistência entre as três espécies é possível. Adaptado de May (1973b).

O modelo descrito acima teve um importante papel histórico, introduzindo a idéia de um limite à similaridade aplicável para estudos de competição. Entretanto, sua validade tem sido questionada por uma série de razões, que estão essencialmente ligadas aos pressupostos do modelo (Abrams 1983, Tokeshi 1999). Curvas de utilização normais, de forma idêntica e competidores com mesma capacidade suporte e simetricamente posicionados num eixo único de nicho, são condições que dificilmente ocorreriam na natureza. Talvez o principal problema venha do

pressuposto de que o coeficiente de competição possa ser diretamente calculado a partir da sobreposição nas curvas de utilização. A fórmula não foi derivada de nenhum modelo explícito de competição. Se esse tivesse sido o caso, seria necessário assumir que os consumidores possuem resposta funcional (função que determina a quantidade consumida conforme a densidade do recurso) linear e que os recursos, em toda a extensão do eixo, são renovados de acordo com curvas de crescimento logístico de parâmetros idênticos (Abrams 1975). Ou seja, ele assume que os recursos, ao longo de todo o gradiente, possuem a mesma capacidade suporte e a mesma taxa de crescimento. Além disso, não leva em conta os diferentes efeitos dos consumidores e as respostas dos recursos em cada ponto do gradiente.

Parte do problema na análise apresentada acima reside no fato de que o modelo-base (Lotka-Volterra) fornece uma descrição fenomenológica da competição. MacArthur (1970) já havia argumentado que os processos de competição podem ser melhor entendidos por meio de modelos que descrevem explicitamente a dinâmica dos recursos e do consumo por espécies competidoras. Tais modelos, denominados modelos mecanicistas de competição (Abrams 1998), figuram em um grande número de estudos teóricos mais refinados sobre o assunto (MacArthur 1970, Holt *et al.* 1994, Vincent *et al.* 1996, Abrams 1998). A seção abaixo baseia-se em parte da teoria formulada a partir destes modelos. Ela mostra algumas das condições para a coexistência em sistemas que não incluem variabilidade espacial ou temporal, como é também o caso dos modelos descritos até o momento.

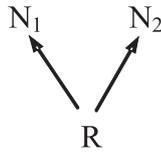
COEXISTÊNCIA EM SISTEMAS HOMOGÊNEOS

SISTEMAS EM EQUILÍBRIO

Boa parte dos modelos clássicos utilizados em Ecologia não leva em conta o espaço e nem variações temporais no ambiente. Isso é o mesmo que assumir que ambos, o espaço e o tempo modelados, são contínuos e homogêneos. Ainda assim, muitas das conclusões a respeito de interações entre espécies são baseadas em tal conjunto de modelos.

O sistema mais simples de competição por ex-

ploração consiste no caso de duas espécies (N_1 e N_2) competindo por um recurso (R) em comum:

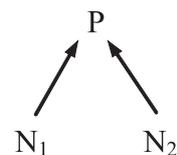


Tilman (1980, 1982) demonstrou por meio de um modelo mecanicista as condições para a coexistência ou exclusão em sistemas de competidores. Cada consumidor, quando sozinho no sistema, mantém o recurso numa densidade de equilíbrio, R^* . O equilíbrio ocorre quando as taxas de retirada e renovação do recurso se igualam, o mesmo ocorrendo com a espécie consumidora, que apresenta taxa de natalidade (dependente do recurso) igual à de mortalidade. Em níveis abaixo de R^* , a taxa de natalidade da população consumidora é menor do que a de mortalidade, e portanto a população deverá decrescer. Ela poderá voltar a crescer se o recurso voltar a aumentar de nível e ultrapassar R^* . Se os competidores apresentam diferentes habilidades competitivas (diferentes taxas de assimilação e/ou taxas de mortalidade) eles devem levar o recurso a densidades de equilíbrio diferentes. O modelo de Tilman prediz o resultado da competição por meio de uma regra bem simples: o competidor dominante é aquele capaz de levar o recurso à menor densidade de equilíbrio (R^*). Essa regra é conhecida como a 'regra R^* '. O competidor que consegue se manter num R^* mais baixo, mantém o recurso em uma densidade menor do que aquela suportável para a outra espécie, que acaba por ser eliminada.

Tal conclusão não foge do predito inicialmente pelo princípio de Volterra-Gause. Em um sistema como este, e num ambiente homogêneo, a exclusão competitiva é um resultado quase inevitável (não ocorrendo somente no caso improvável de duas espécies com mesmo R^*). Mesmo assim, alguns mecanismos alternativos de coexistência têm sido propostos. Haigh & Maynard Smith (1972) argumentam que, dentro de determinadas condições, dois predadores podem coexistir com base em uma só espécie, se cada um se alimentar preferencialmente de um estágio de vida diferente da presa. Briggs *et al.* (1993) chegam a uma conclusão similar para um sistema hospedeiro-parasitóides, embora as condições necessárias para garantir coexistência sejam um tanto restritas. Tal

restrição deve-se ao fato de que as dinâmicas dos diferentes estágios explorados não sejam independentes, por se tratar de uma mesma espécie. Diferenças de estágio são também responsáveis pela coexistência num modelo de dinâmica de peixes feito por McCann (1998). Entretanto, nesse último caso, são os competidores que apresentam diferenças nos estágios de desenvolvimento. O autor mostra que é possível a coexistência num ambiente homogêneo, sobre um mesmo recurso, se as estratégias de história de vida dos competidores apresentarem vantagens competitivas em diferentes estágios. Tal cenário só ocorreria para algumas estratégias bem definidas em peixes com tamanho corporal pequeno, sendo portanto bem restrito. Outro exemplo interessante vem dos experimentos de Ayala (1969,1971) com *Drosophila*. Ele mostra que a coexistência estável de duas espécies num mesmo recurso é possível graças a um mecanismo competitivo dependente de frequência. Nele, a espécie com maior *fitness* (valor adaptativo) é sempre aquela com menor frequência relativa. Desta forma, populações em menor densidade tendem sempre a aumentar, o que permite sua persistência. O resultado final são populações competidoras oscilando levemente em torno de um valor médio, o que ocorria mesmo utilizando-se frequências relativas iniciais diferenciadas.

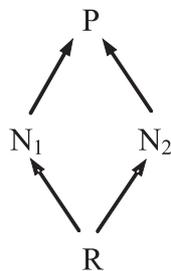
Um sistema oposto ao contemplado acima, mas que apresenta características similares é aquele com duas espécies de presas que compartilham um predador (P) em comum:



A predação compartilhada impõe problemas para a coexistência semelhantes àqueles apresentados pelo consumo compartilhado de um recurso limitante (competição por exploração). A resposta numérica do predador (reprodução face ao consumo de presas) promove uma interação indireta entre as presas, que funciona como uma imagem especular da competição por exploração (Holt 1984). Como cada espécie tende a aumentar a densidade do predador, uma presa pode sofrer maior intensidade de predação quando em companhia da presa alternativa. Se uma delas for suficientemente produtiva, o predador pode ser mantido em densidade alta o bastante para excluir

a outra. Tal fenômeno foi denominado ‘competição aparente’ (Holt 1977), por causar efeitos similares aos da competição clássica por exploração. A dominância num sistema com competição aparente é também determinada por uma regra simples: aquela presa capaz de manter o predador em maior densidade de equilíbrio (P^*) será a dominante e promoverá a exclusão (via predador) da(s) presa(s) alternativa(s) (Holt & Lawton 1993). Por isso, a regra é referida como ‘regra P^* ’, em analogia ao R^* da competição por exploração (Holt *et al.* 1994).

Mais interessante do que os sistemas anteriores, extremamente simplificados, é o sistema em que duas presas compartilham um predador e um recurso:



Tal sistema é passível dos efeitos da competição por exploração e da competição aparente. Nesse sistema misto de competição, P^{**} e R^{**} são, respectivamente, as densidades do predador e do recurso em equilíbrio. A exclusão pode ocorrer tanto por uma espécie altamente tolerante à predação (regra P^{**}) ou por uma espécie altamente eficiente na exploração do recurso (regra R^{**}). Nenhuma dessas duas regras se aplica universalmente como nos casos anteriores, pois dependem do conjunto de parâmetros das presas, do predador e do recurso (Holt 1994). Para que a coexistência seja possível, é necessário um balanço adequado dos parâmetros das espécies de forma que uma das presas tenha maior P^{**} e a outra, menor R^{**} . Isso significa que deve existir um *trade-off* entre a eficiência na exploração do recurso e a tolerância à predação. Outra condição necessária à coexistência diz que a biomassa de presas que mantém o predador em equilíbrio deve ser menor para aquela competitivamente superior (a de menor R^{**}). Esta deve ser, portanto, mais produtiva para ser capaz de suprir o predador mesmo sendo menos abundante. Mantida em menor densidade, ela permite que a presa competitivamente inferior experimente um ambiente mais rico em recurso.

O exemplo acima é uma análise simples de um dos mecanismos de coexistência mais bem conhecidos: a coexistência mediada por predação (Paine 1966, Connell 1971, Connell 1975, Begon *et al.* 1996, Abrams 1999). Sem o predador, dificilmente duas presas poderiam se manter com apenas um recurso, num sistema homogêneo. Talvez o exemplo mais clássico de coexistência mediada por predação venha do trabalho de Paine (1966). Este trabalho foi realizado em um costão rochoso na América do Norte. Na localidade estudada, a estrela-do-mar *Pisaster ochraceus* se alimenta de cracas e mexilhões, além de outros animais típicos do ambiente. O autor a removeu experimentalmente de um espaço delimitado e comparou, após um longo período, com uma região controle. Nesta, nenhuma mudança significativa foi observada ao longo dos anos. Onde *Pisaster* foi excluída, ocorreu uma diminuição no número de espécies de 15 para 8. O mexilhão *Mytilus californianus* ocupou boa parte do espaço disponível, excluindo outras espécies, inclusive de algas. No sistema estudado, o espaço é certamente um dos recursos mais limitantes, e muito disputado por espécies sésseis. O papel de *Pisaster* na manutenção da riqueza nesta comunidade está em disponibilizar espaço para espécies competitivamente inferiores, predando preferencialmente a espécie dominante. Outros exemplos parecidos ocorrem também em outros tipos de ambiente, como em campos de gramíneas (Tamsley & Adamson 1925).

Até que ponto os exemplos acima podem ser explicados por modelos simples como até agora abordados? O sistema 1 Predador – 2 Presas – 1 Recurso é certamente mais simplificado do que algumas comunidades naturais. Levin (1970) já havia feito uma alusão a tal sistema, que se enquadra dentro do princípio estendido de exclusão competitiva, no qual o número de espécies não pode exceder o número de fatores limitantes. A existência de um predador e um recurso (dois fatores limitantes) torna possível (embora não certa) a coexistência de duas espécies de um mesmo nível trófico. Caso uma terceira espécie competidora fosse adicionada, nenhuma combinação de parâmetros do modelo mecanicista seria capaz de prever uma coexistência estável de todos os componentes do sistema (Tilman 1982, Holt *et al.* 1994). A correspondência entre as

previsões do modelo e as conclusões de Levin se deve ao fato de que os sistemas modelados são similares. Em ambos, o ambiente é considerado homogêneo e as taxas de crescimento dos consumidores são uma função linear da densidade do recurso. Além disso, as previsões são feitas em cima de valores de equilíbrio. Tal equilíbrio é improvável de ocorrer na natureza. Sistemas de consumidor-recurso ou predador-presa normalmente demonstram oscilações sustentadas tanto em estudos de campo quanto em laboratório (Turchin & Taylor 1992). As oscilações resultam normalmente de respostas não-lineares das populações ao meio (Abrams 1999, Armstrong & McGehee 1980). Respostas funcionais não-lineares são, de fato, mais prováveis de ocorrer em populações naturais (Holling 1959, Begon *et al.* 1996, Abrams 1999, Keeling *et al.* 2000).

SISTEMAS OSCILATÓRIOS – RESPOSTAS NÃO-LINEARES

Ao incluir respostas não lineares das espécies, McGehee & Armstrong (1977) demonstraram que é possível a coexistência de duas ou mais espécies sobre um mesmo recurso, sem o favorecimento de fatores limitantes adicionais. Para que isso ocorra: i) o sistema deve apresentar oscilações e ii) as taxas de crescimento das espécies competidoras devem apresentar diferentes “não-linearidades” em resposta ao recurso. A Figura 3 exemplifica estas condições.

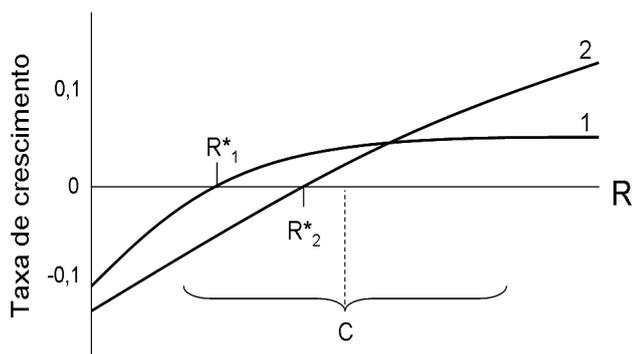


Figura 3. Taxas de crescimento de dois competidores (1 e 2) em função da densidade do recurso (R). As duas espécies apresentam respostas funcionais não-lineares tipo II (Holling 1959), embora com formatos diferentes. R^*_1 e R^*_2 são as densidades do recurso em equilíbrio quando as espécies 1 e 2 encontram-se sem o competidor e também em equilíbrio (taxa de crescimento = 0). ‘C’ delimita a amplitude das oscilações do recurso quando na presença de ambos os consumidores. A linha tracejada indica o valor médio da densidade do recurso, para o caso simples de flutuações uniformes (o valor médio não precisa estar necessariamente no centro da amplitude de oscilações). Adaptado de Armstrong & McGehee (1980).

Observando a Figura 3 e utilizando a regra R^* , baseada em sistemas no equilíbrio, poderíamos concluir sem dificuldade que a espécie 2, com maior valor de R^* seria excluída competitivamente. Entretanto, se o sistema apresenta oscilações (cuja amplitude é indicada por C), ele obviamente não se mantém em ponto de equilíbrio. Armstrong & McGehee (1980) mostram que a espécie 2 pode se manter no sistema se o valor de R^*_2 for menor do que a densidade média do recurso (linha tracejada). Isso provavelmente ocorrerá, pois, ambas as espécies apresentam respostas funcionais, associadas às curvas de crescimento, que saturam em densidades altas de recurso. Devido a esse fator, uma porção do recurso consegue ‘escapar’ do consumo quando em pontos altos de flutuação, e por isso tende a manter médias mais altas do que aquelas esperadas quando em equilíbrio (Abrams 1999). Para que R^*_2 seja menor que a média é essencial que o recurso oscile, do contrário a média corresponderá sempre a um valor único, no caso, igual a R^*_1 . No exemplo da Figura 3, a espécie 1 consegue se dar melhor em baixas densidade do recurso, e a espécie 2 se aproveita melhor de densidades altas do recurso, pois possui resposta funcional com menor efeito de saturação.

É importante ressaltar que, embora a flutuação nas densidades populacionais seja um fator crucial para a coexistência neste sistema, não é necessário que o ambiente externo às espécies seja temporalmente heterogêneo. As flutuações podem ocorrer mesmo num ambiente uniforme, por meio de mecanismos gerados internamente na dinâmica das populações, pelas próprias não-linearidades das respostas das espécies ao recurso (Armstrong & McGehee 1980). Já foi demonstrado também que, pelos mesmos mecanismos, é possível a coexistência estável de um número indefinido de espécies sobre um único recurso biótico (Zicarelli 1975 *apud* Armstrong & McGehee 1980). Este fenômeno é conhecido na literatura com ‘não-linearidade relativa de competição’ (Chesson 1994, Chesson 2000).

Levins (1979) foi responsável por ampliar a análise de sistemas flutuantes e estender ainda mais o princípio de exclusão competitiva: o número de espécies coexistentes não pode exceder o número de fatores limitantes mais o número de não-linearidades distintas. Não-linearidades distintas significam variáveis funcionalmente independentes, resultantes da intera-

ção entre a flutuação nos recursos e as respostas não lineares dos consumidores. Parâmetros das variações temporais nas abundâncias, tais como médias, variâncias, covariâncias e outros momentos de maior ordem representam essas variáveis. Segundo o modelo de Levins, a variância na densidade de um recurso pode funcionar como um recurso adicional: um par de espécies poderia coexistir compartilhando um recurso (na forma do valor esperado, ou média) e também a sua variância.

Huisman & Weissing (1999) argumentam que tal fenômeno pode explicar o conhecido 'paradoxo do plâncton' (Hutchinson 1961). O paradoxo reside na observação corriqueira da existência de uma riqueza relativamente alta de espécies do plâncton, que são limitadas por um número bem menor de recursos essenciais em um meio praticamente uniforme. Eles mostraram que mesmo modelos de competição simples podem gerar oscilações e especialmente caos quando as espécies competem por três ou mais recursos. Uma comunidade planctônica, sendo suficientemente complexa para gerar dinâmicas oscilatórias (ou caóticas), pode manter um número de espécies que excede em muito o número de recursos limitantes, mesmo em um ambiente homogêneo, por meio da não-linearidade relativa de competição. Portanto, a explicação para a diversidade nesse sistema talvez não necessite de fatores externos, podendo estar baseada simplesmente em sua dinâmica interna.

Respostas não-lineares podem também favorecer a coexistência mediada por predação. A principal delas, a predação dependente de frequência (*predator-switching*), é reconhecida como um importante fator para a coexistência de espécies de presas (Roughgarden & Feldman 1975, Holt 1977, Abrams 1987), tanto aquelas sob competição aparente, quanto aquelas sob efeito misto de competição aparente e por exploração. A predação dependente de frequência tem sido observada numa série de situações (Lawton *et al.* 1974, Murdoch *et al.* 1975, Townsend *et al.* 1986). Ela apresenta não-linearidade porque a taxa de consumo do predador varia conforme as densidades relativas de cada presa. O predador não tem preferência fixa por um ou outro tipo de presa, mas consome em quantidade desproporcionalmente maior aquelas que estiverem em maiores densidades. Tal processo pode evitar que competidores superiores alcancem densidades altas o suficiente para promover a exclusão dos

inferiores. Ao focar o consumo sempre sobre espécies mais abundantes, um único predador pode ter o efeito de vários fatores limitantes. Esse efeito seria similar ao postulado pela hipótese de Janzen-Connell, na qual predadores especialistas podem promover a coexistência ao limitar independentemente a densidade de cada espécie competidora (Janzen 1970, Connell 1971, Connell 1983). Tal fator, quando associado à predação de sementes de árvores em florestas tropicais, pode ser de grande importância para explicar a sua diversidade (Armstrong 1989).

Todos os mecanismos explorados anteriormente funcionam em sistemas completamente homogêneos. A explicação para a coexistência nesses casos não depende de efeitos do ambiente externo (assumindo que predadores são elementos internos do sistema). Ainda assim, alguns mecanismos de coexistência importantes dependem do relaxamento do pressuposto de homogeneidade.

HETEROGENEIDADE: TEMPO

Flutuações temporais nas condições do tempo, como variações sazonais e distúrbios, podem ter um papel importante na manutenção da diversidade. Diferente dos casos anteriores de flutuação nas densidades das espécies, as mudanças temporais tratadas nesta seção são promovidas por fatores externos. Tais mudanças se aplicam igualmente bem à abordagem de Armstrong & McGehee (1980) e Levins (1979), no sentido de facilitar a influência da não-linearidade relativa de competição, e assim promover a coexistência. Uma linha de pensamento na Ecologia argumenta que a ação de distúrbios e flutuações ambientais é um componente majoritário na estruturação de comunidades, por afastar o sistema do equilíbrio e evitar efeitos deletérios da competição e outras interações antagônicas dependentes de densidade (Hutchinson 1961, Connell 1978, Huston 1979, Ricklefs 1987).

Hutchinson (1961), ao se vislumbrar com o 'paradoxo do plâncton', levantou a hipótese de que as flutuações temporais no ambiente seriam responsáveis pela diversidade observada em ambientes aquáticos. Sob condições temporais uniformes, a exclusão competitiva só seria alcançada após a decorrência de um tempo que Hutchinson simbolizou por *tc*, o que dependeria, por sua vez, das taxas de natalidade das populações envolvidas. Quanto maiores forem as ta-

xas de natalidade, menor seria tc e mais rapidamente o sistema atingiria o equilíbrio. Contudo, um ambiente natural típico apresenta mudanças nas condições, muitas delas sazonais, que ocorrem em intervalos de tempo que Hutchinson simbolizou por te . Tais mudanças podem promover mortalidade indiscriminada dos indivíduos, aliviando os efeitos da dominância competitiva. Hutchinson (1961) argumentou que a exclusão competitiva não seria passível de ocorrer na natureza sempre que os organismos apresentassem taxas de natalidade que façam com que o tempo hipotético para a ocorrência de exclusão (tc , sob condições uniformes) seja similar ao tempo necessário para a ocorrência de mudanças significativas no ambiente (te). O esquema mostrado por ele ajuda a deixar mais clara a idéia:

1. $tc \ll te$, a exclusão competitiva (equilíbrio) se completa antes que o ambiente se modifique significativamente.
2. $tc \approx te$, nenhum equilíbrio é alcançado.
3. $tc \gg te$, a exclusão competitiva ocorre como resultado das diferenças nas habilidades competitivas das espécies que, nesse caso, já estariam adaptadas ao curto período de variação característico do ambiente.

O primeiro caso, segundo o autor, se aplicaria a organismos em laboratório, sob condições controladas, e também a microorganismos (rápida taxa reprodutiva) em condições relativamente constantes na natureza. O segundo caso se aplicaria a uma grande maioria de organismos com tempo de geração de dias ou semanas, caso das espécies de plâncton e de muitos insetos. O terceiro caso é representado por animais com grande longevidade, como ocorre em um grande número de vertebrados (para os quais a variação no ambiente teria pouca influência de geração para geração, segundo Hutchinson). Sua idéia foi influente em adicionar o fator 'ambiente' numa época em que a Ecologia se desenvolvia principalmente em cima de modelos teóricos baseados em sistemas fechados, sem variação. Ao longo das décadas posteriores, o papel da competição em estruturar comunidades foi alvo de uma grande discussão no meio acadêmico (Connell 1975, Wiens 1977, Strong Jr. 1983, Cornell 1993). Assim como Hutchinson, muitos autores argumentam que as flutuações no meio físico impossibilitam

comunidades de se manter em equilíbrio competitivo na natureza (Sale 1977, Connell 1978, Huston 1979, Hubbel 1979).

Huston (1979) desenvolveu uma abordagem geral para explicar a diversidade de espécies em sistemas influenciados por distúrbios. Por distúrbio entende-se qualquer fator que promova mortalidade súbita e indiferenciada nas espécies de uma comunidade. Mudança nas condições ambientais, como mudanças no pH ou na salinidade da água, eventos climáticos severos, como tempestades ou secas prolongadas, agentes físicos como arrebentação de ondas, queda de árvores, entre outros, constituem tipos de distúrbios. A primeira idéia do trabalho é que um regime de distúrbio pode mudar as relações de dominância competitiva numa comunidade. Por exemplo, espécies mais K-estrategistas tenderiam a suplantam espécies r-estrategistas em um ambiente constante e uniforme. A ocorrência freqüente de distúrbios pode mudar o resultado, pois levaria ambas populações a baixas densidades, das quais a espécie K-estrategista poderia não se recuperar (por possuir menor taxa de crescimento intrínseca, r). Mais interessante, no trabalho de Huston, é que ele demonstra uma dependência entre freqüência de distúrbios e taxa de crescimento das populações na determinação das chances de coexistência na comunidade, baseando-se em modelos competitivos de Lotka-Volterra. Quanto maiores forem as taxas de crescimento, mais rapidamente a comunidade tenderá a se aproximar de um equilíbrio competitivo (o que implica em exclusões) e, por isso, maior deverá ser a freqüência de distúrbios para se contrapor a tal tendência. Em freqüências baixas a intermediárias de distúrbios, baixas taxas de crescimento populacional permitiriam a manutenção da diversidade na comunidade por diminuir a velocidade de aproximação a um equilíbrio, facilitando também a ação de mecanismos adicionais de coexistência.

A relação geral entre freqüência de distúrbio e diversidade, predita pelo modelo de Huston, veio a reforçar a 'hipótese do distúrbio intermediário' (Connell 1978), que afirma que a diversidade deve ser maior em níveis intermediários de freqüência, magnitude e/ou duração de distúrbios. Alguns padrões na natureza parecem, de fato, concordar com esta hipótese (Andrewartha & Birch 1954, Horn 1975, Lubchenco 1978, Thorp & Cothran 1984). Entretanto, o valor prático da hipótese levanta sérias dúvidas (Tokeshi 1999). Intermediário pode

ser qualquer valor um pouco afastado de 0% ou de 100%. Uma frequência de distúrbio de 0% implica em nenhuma variação nos fatores ambientais - um caso extremo, que dificilmente existe na natureza e que certamente levaria a uma baixa diversidade. Noutro extremo, 100% de frequência implicaria no extermínio de todas as espécies. Qualquer estudo de campo que não encontrasse um pico de diversidade em valores intermediários de distúrbio, poderia alegar que o ocorrido se deve à não inclusão de casos mais extremos. Além disso, é muito improvável, se não impossível, que toda a amplitude de distúrbios seja observada empiricamente na natureza.

Chesson & Huntly (1997) reexaminaram o papel das flutuações temporais e distúrbios na manutenção da diversidade. Por meio de um modelo bem geral, advertem para uma falha no argumento de que os distúrbios, ao manterem populações em baixas densidades, diminuem a chance de exclusões competitivas. Em seu modelo (que é uma generalização dos modelos de competição), a taxa de crescimento de uma dada população r é uma função de dois componentes:

$$r(t) = f[E(t), C(t)] \quad (2)$$

onde $E(t)$ é chamada de resposta ambiental, que mede os efeitos independentes de densidade; e $C(t)$ é a resposta competitiva, que mede os efeitos dependentes de densidade (que podem ser multiespecíficos). O fator $E(t)$ inclui todos os efeitos do ambiente abiótico e também efeitos bióticos cuja dinâmica independe do sistema de espécies examinado (no caso, de uma guilda de competidores). Ele determina o potencial de crescimento de uma população quando em baixas densidades num dado ambiente e, por isso, o seu valor deve ser sempre positivo. Os efeitos dependentes de densidade das espécies pertencentes à guilda estão incluídos em $C(t)$. Para o caso simples em que a resposta competitiva é uma função linear e aditiva da densidade das espécies, é demonstrado que:

$$r(t) = E(t) - C(t), \text{ sendo } C(t) = \sum [b_{ij} \cdot X_j(t)], \text{ e } \bar{r} = \bar{E} - \bar{C} \quad (3)$$

onde \bar{r} , \bar{E} e \bar{C} são a taxa de crescimento, a resposta ambiental e a competitiva médias em longo prazo (a média, no caso, não é calculada entre espécies, mas ao longo do tempo, para cada espécie); b_{ij} mede o efeito

de cada indivíduo da espécie 'j' sobre o crescimento *per capita* da espécie 'i' (assim como o ' α ' do modelo de Lotka-Volterra), e X_j é a densidade da espécie 'j'. Pelo critério de invasibilidade mútua, o valor médio de r deve ser positivo para todas as espécies, o que implica que a resposta ambiental média deva ser sempre maior que a resposta competitiva. Infringir mortalidade via distúrbio resulta na diminuição direta do valor de E médio das espécies. Isso leva a uma diminuição das densidades de todos os competidores, o que, por sua vez, diminui a resposta competitiva. Ou seja, ocorre uma diminuição mútua de C e E . Embora a competição diminua, diminui também a tolerância das espécies à competição (com respostas ambientais diminuídas, pequenos valores de C podem ser suficientes para excluir uma ou mais espécies). Portanto, a exclusão competitiva pode ocorrer mesmo em baixos níveis de competição. Tal fenômeno foi evidenciado em Chesson & Huntly (1997) também por meio de simulações.

A análise feita por estes autores exalta a importância de elementos estabilizadores para a coexistência. Eles criticam o modelo de Huston no sentido de que sua hipótese não garante a persistência indefinida das espécies, mas no máximo retardaria o processo de exclusão. Argumentam ainda que tal retardamento pode ser não mais do que um artefato do pressuposto do modelo dinâmico utilizado, de que as taxas de crescimento das espécies não sejam muito diferentes. Pelo fato do modelo ser linear e aditivo (baseado no de Lotka-Volterra), as flutuações regulares causadas pelos distúrbios são irrelevantes para o resultado em longo prazo, que seria idêntico ao de um sistema sem flutuações, mas com taxas de mortalidade constantes e equivalentes aos valores médios do sistema flutuante.

Em suma, em um sistema com respostas competitivas lineares e aditivas, o resultado das interações em longo prazo é essencialmente determinado pelos valores médios, indiferentemente à ocorrência de flutuações. Para que as variações ambientais externas surtam efeito na coexistência, conforme vislumbrado por Huston, é necessário aliviar os pressupostos de linearidade e aditividade. O efeito da não-linearidade já foi tratado anteriormente (não-linearidade relativa de competição). Ele pode ser facilitado por flutuações no ambiente, assim como por flutuações geradas internamente pela dinâmica de competição, mas depende de que as espécies respondam de forma não-

linear ao suprimento de recursos. Por sua vez, o efeito de se assumir uma dinâmica não-aditiva consiste principalmente na inclusão de uma covariância entre a resposta ambiental e a resposta competitiva (Chesson 1994). A covariância entre ambiente e competição é um dos ingredientes para o mecanismo conhecido como 'efeito estocagem' (*storage effect*) (Warner & Chesson 1985, Chesson 1994, Chesson 2000, Chesson 2003). Além da covariância, são necessários outros dois fatores: i) respostas diferenciadas das espécies às flutuações no ambiente e ii) crescimento populacional (negativo ou positivo) amortecido em situações desfavoráveis. O último fator normalmente requer a existência de um estágio de vida de longa duração (que persista por vários períodos reprodutivos). Quando em condições ambientais favoráveis, uma população pode produzir um grande número de descendentes. Este forte recrutamento é 'estocado' na população durante gerações posteriores, na forma de estágios persistentes e menos susceptíveis à competição (adultos ou, por exemplo, bancos de sementes perenes). A presença de indivíduos persistentes limita as perdas populacionais quando em períodos de ambiente desfavorável, facilitando a permanência da espécie. Dessa forma, o efeito negativo da competição prevalece apenas quando as populações encontram-se em altas densidades e em boas condições ambientais, sendo reduzido em populações com baixa densidade e em períodos ambientais ruins (o que caracteriza a covariância entre competição e ambiente). O efeito estocagem vale-se do princípio de que períodos de forte crescimento populacional não são inteiramente cancelados pelo decréscimo em outros períodos. Para que o mecanismo promova coexistência é também necessário que as espécies respondam de forma diferente ao ambiente (condição 'i'). Do contrário, a competição durante períodos coincidentes de boa reprodução levaria uma ou mais espécies ao declínio constante e à exclusão (por impedir os efeitos benéficos da estocagem para algumas).

O efeito estocagem pode ajudar a explicar, por exemplo, a diversidade de peixes em recifes de coral (Chesson 2000). A coexistência neste sistema foi inicialmente investigada por meio de modelos de 'loteria' (Sale 1977). Nestes modelos, espécies ecologicamente similares disputam por espaço, que é o principal recurso limitante. A competição ocorre entre juvenis que são alocados aleatoriamente aos locais

disponibilizados pela morte de adultos. O acaso seria o grande responsável pela coexistência das espécies no sistema. Entretanto, nesta situação a coexistência é necessariamente instável. Nenhuma vantagem é dada às populações mais raras, que acabam por sofrer extinção estocástica devido ao baixo suprimento relativo de juvenis ao longo das gerações (Abrams 1984). A mesma crítica é válida para modelos similares, como o de Hubbell (1979) sobre competição de plantas por espaço em florestas tropicais (Chesson & Huntly 1997). Apenas incorporando variação nas condições ambientais, respostas diferenciadas das espécies e sobreposição de gerações, poderiam os modelos de loteria explicar a coexistência estável das espécies (Chesson & Warner 1981, Warner & Chesson 1985).

Em todos os casos, fica bem estabelecido que espécies idênticas, inclusive com relação às respostas ao meio, não podem conviver juntas indefinidamente. As flutuações temporais e o acaso, por si só, não garantem a coexistência. Eles apenas fornecem condições para que diferenças ecológicas se convertam em oportunidades de nicho para as espécies (Chesson 1991). O mesmo é válido para a variação no espaço, examinada na próxima seção.

ESPAÇO E COEXISTÊNCIA

O modelo clássico de Lotka-Volterra - e outros similares - assume um espaço contínuo, homogêneo, em que os indivíduos estão perfeitamente misturados. Tal situação corresponde bem aos experimentos de laboratório feitos por Gause (1934). Entretanto, quando se sai do laboratório e se depara com ambientes naturais, vê-se que o espaço é diversificado e fragmentado. Além disso, os indivíduos não apresentam capacidade infinita de dispersão, podendo interagir apenas dentro de certas redondezas. As interações são fenômenos localizados. Modelos que incluem a localização de interações e a diferenciação espacial são capazes de demonstrar mecanismos novos de coexistência.

A forma mais básica de inclusão do espaço em modelos de interações se dá pela identificação de fragmentos (*patches*). Ou seja, o espaço só passa a ser reconhecido na medida em que o dividimos e identificamos porções dentro das quais indivíduos podem interagir entre si (por predação, competição, parasitismo ou outras formas de interação ecológica),

mas entre as quais a interação não ocorre num mesmo instante ou intervalo de tempo (embora possa ocorrer troca de migrantes entre porções separadas do espaço, assume-se que indivíduos de porções diferentes não exerçam influência direta uns sobre os outros). Em adição à fragmentação do espaço, pode-se incluir heterogeneidade espacial. Neste caso, as características externas, ou ambientais, variam de um fragmento para o outro. Uma característica-chave introduzida em modelos de interações no espaço é a dispersão entre fragmentos. Ela permite que espécies com habilidades competitivas diferentes possam coexistir no espaço como um todo (coexistência regional), mesmo que dentro dos fragmentos a exclusão seja inevitável (exclusão local). O mecanismo que leva à coexistência, nesse caso, depende de um *trade-off* entre habilidade competitiva e capacidade de dispersão. Esse mecanismo foi demonstrado por alguns modelos importantes (Levins & Culver 1971, Horn & MacArthur 1972, Slatkin 1974). Nestes modelos, uma espécie localmente superior na competição pode não excluir outras espécies em todos os pontos do espaço por ser uma dispersora ruim. Bons dispersores se aproveitam de espaços que periodicamente tornam-se vazios. Para que isso ocorra, deve existir uma probabilidade maior que zero, da espécie competitivamente superior se extinguir localmente (o que pode ser mediado por distúrbios localizados). Também, a velocidade com que ocorre a exclusão competitiva local não pode ser muito alta, de tal forma que fragmentos mistos (com várias espécies competidoras) possam servir de fonte de propágulos de competidores mais fracos para fragmentos que eventualmente se tornem desocupados (Slatkin 1974).

Trade-offs entre dispersão e competição são a base para alguns modelos de sucessão ecológica (MacArthur & Wilson 1963, Tilman 1990, Tilman & Pacala 1993). Eles têm sido observados principalmente em assembleias de plantas e aves (Diamond 1975, Tilman & Wedin 1991, Tilman & Pacala 1993). Num cenário típico de sucessão, distúrbios ocorrem em certas localidades e iniciam nelas uma seqüência sucessional. Um local recentemente desocupado deve conter quantidade abundante de recurso e pouca competição. Espécies boas em dispersão, mas ruins em competição, são assim favorecidas. Ao passar do tempo, dispersoras menos eficientes, mas boas

competidoras, começam a chegar no ambiente e conseguem aumentar em abundância num meio já depreciado em recursos. Se existem *trade-offs* que fazem as espécies se darem melhor em estágios diferenciados da sucessão, e se o padrão de distúrbios ocorre de forma não sincronizada no espaço, uma rica variedade de espécies pode ser mantida no sistema. Locais em diferentes estágios sucessionais conterão grupos distintos de espécies. Esses fatores podem permitir, em teoria, a coexistência regional de um número ilimitado de espécies (Tilman 1993). É relevante salientar que diferenças ecológicas entre espécies são essenciais para que a hipótese de mosaico sucessional possibilite coexistência. Isso deve ocorrer para que diferentes espécies sejam favorecidas em diferentes estágios de sucessão. Tempo e espaço atuam em conjunto no sentido de criar oportunidades para que diferenças de nicho façam-se valer.

A agregação de indivíduos no espaço representa também um mecanismo potencial de coexistência. Se uma espécie competitivamente superior apresenta alto grau de agregação espacial, a chance de permanência de espécies inferiores aumenta. Ao preferir se agregar em poucos locais, a espécie superior deixa livres outros locais que podem ser ocupados por outras espécies. Ocorrendo isso, a competição intraespecífica torna-se mais forte do que a competição interespecífica e como resultado obtém-se uma coexistência estável (Hanski 1981).

A agregação espacial dentro dos modelos também ajuda a explicar a coexistência entre predadores e presas, ou hospedeiros e parasitóides. Por exemplo, Hassell & May (1973) mostraram que a agregação de predadores (parasitóides) em locais de maiores densidades da presa (hospedeiros) ajuda a estabilizar o sistema e facilitar a coexistência de ambos. Eles trabalharam com uma modificação do modelo de Nicholson & Bailey (1935), para sistemas de hospedeiro-parasitóide. O modelo original assume que os encontros entre parasitóides e hospedeiros se dão puramente ao acaso. Ele é inerentemente instável, no sentido de que pequenas perturbações levam as populações a oscilarem de forma cada vez mais divergente, até que se extingam. Quando os parasitóides forrageiam de forma não aleatória, se concentrando desproporcionalmente em locais com maior concentração de hospedeiros, acabam criando refúgios. Esses refúgios são os locais com baixas

concentrações de hospedeiros e que, por isso, são pouco visados pelos parasitóides. May (1978) chega a conclusões similares, embora usando uma abordagem matemática um pouco diferenciada. Alguns tipos de comportamento podem levar predadores (ou parasitóides) a apresentarem agregação diferencial em áreas de maior densidade de presas (ou hospedeiros): i) atração por substâncias voláteis exaladas pelas presas, contidas em secreções ou excretas, ou ainda por substâncias liberadas por plantas sofrendo consumo; ii) aumento do tempo despendido em locais percebidos como mais favoráveis, devido à ocorrência prévia no mesmo de alguns eventos bem sucedidos de predação (captura de presas); e iii) sinalização e atração de outros membros da espécie após a descoberta de um local prolífico (Hassell & May 1974).

A divisão espacial tem o potencial também de prolongar a coexistência entre competidores mediada por predação. Caswell (1978) faz um sumário dos vários mecanismos independentes do espaço, pelos quais a predação pode facilitar a coexistência de competidores. Ele argumenta que, embora os modelos analisados mostrem a possibilidade de coexistência, ela só seria de fato alcançada dentro de uma combinação de parâmetros bem restrita, e que tais combinações seriam improváveis de prevalecerem na natureza. A partir daí, constrói um modelo de dinâmica de predação e competição num espaço subdividido. Em seu modelo, a dinâmica dentro de cada célula (unidade espacial) é uma abstração ainda maior do que a dos modelos já conhecidos de competição. As abundâncias dos competidores (um dominante e um inferior), e do predador nas células são denotadas apenas por sua presença ou ausência. Dois parâmetros importantes (TC e TP) determinam, respectivamente, o tempo para exclusão competitiva e para a super-exploração de qualquer uma das presas pelo predador. Quando o tempo em que as duas espécies de presa estão em contato numa célula se iguala a TC, a espécie inferior é excluída da célula. O predador, quando em contato com uma presa, leva um tempo igual a TP para eliminá-la e se extinguir em seguida. A dispersão das espécies entre células é uma função da proporção de células ocupadas. As regras foram formuladas no sentido de excluir todos os mecanismos de coexistência que não o proposto pelo autor. Embora o predador tenha ação indiscriminada, ele promove a abertura de espaços que possibilitam o estabelecimento da espécie inferior, via

dispersão. A dinâmica se dá pelas mudanças de estado (presente ou ausente) de cada espécie em cada célula, seguindo um processo de Markov (Caswell 1978, Facelli & Pickett 1990). As simulações feitas no trabalho evidenciam que a presença do predador aumenta de forma exorbitante o tempo de persistência da presa inferior no sistema. As conclusões se mantêm para muitas combinações possíveis dos parâmetros usados. Quanto maior o número de células, mais o sistema demora a atingir um dos estados possíveis de equilíbrio: i) só a espécie superior presente, ii) só a espécie inferior presente, ou iii) todas extintas. O resultado do modelo indica que a fragmentação do espaço, na forma como é percebida pelas espécies ocupantes, tem um grande potencial de facilitação da coexistência de espécies competidoras. Caswell (1978) indica ainda que o cenário modelado é bastante provável evolutivamente e exemplifica situações em que suas previsões devem funcionar na prática.

Os modelos acima não lidam com heterogeneidade espacial, conforme aqui definida. Embora diferenças entre fragmentos possam ser geradas pelas espécies componentes, elas são fruto de variações geradas internamente, não representando características próprias dos ambientes modelados. A heterogeneidade nas condições externas às espécies tem um papel importante na partição espacial de nicho. Pimm & Rosenzweig (1981) mostram que pequenas diferenças nas preferências de habitat podem levar a uma grande divergência em seu uso por espécies competidoras, o que facilita a coexistência. Tal situação é provável de se desenvolver em uma série de situações. Sistemas que exibem efeito de prioridade são exemplos em que a partição espacial de nicho é o fator determinante da coexistência. O efeito de prioridade ocorre quando o resultado da exclusão competitiva depende da ordem de chegada das espécies no ambiente. Quem chega primeiro se assegura no local, até que algum evento (como distúrbio) promova sua eliminação e a abertura para novos ocupantes. Shurin *et al.* (2004) usaram um modelo metapopulacional para investigar como sistemas que exibem efeitos de prioridade locais podem se manter numa escala regional. Concluem que é necessário que exista variação espacial no fornecimento de recursos (heterogeneidade), que as espécies respondam de forma diferenciada ao ambiente e que em pelo menos em alguns locais a dominância competitiva seja determinística, sem efeito de prio-

ridade. Diferentes frações do espaço devem servir como 'refúgio competitivo' para cada espécie, dentro do qual cada uma é capaz de dominar na competição e excluir quaisquer outras, independentemente da ordem de chegada, o que implica, regionalmente, em partição espacial de nicho.

Tilman (1982) também analisou a heterogeneidade na forma de variação espacial nas taxas de suprimento de recursos. Num sistema de dois recursos e dois consumidores, a coexistência depende de *trade-offs* nas eficiências de consumo dos recursos. Ou seja, cada espécie deve ser mais limitada por um recurso diferente, e cada uma deve consumir com maior intensidade o recurso que mais a limita. Mesmo atendidas estas condições, o resultado da competição ainda dependerá do suprimento relativo de cada um dos recursos no ambiente. Se a espécie 1 for limitada em maior parte pelo recurso 1, ela será excluída se este recurso estiver em quantidades muito pequenas. Relações de suprimento intermediárias dos dois recursos permitem que os dois competidores coexistam em equilíbrio. Se mais competidores são adicionados ao sistema, podem existir ainda *trade-offs* que façam com que cada espécie se dê melhor em determinadas combinações de suprimento dos dois recursos. Embora, nesse caso, não existam níveis específicos de recursos em que mais de dois competidores coexistam em equilíbrio num único ponto no espaço, o ambiente pode fornecer uma amplitude de suprimento dos dois recursos que abarque todas as combinações de duplas de competidores passíveis de coexistirem. O autor demonstra esta possibilidade por meio de seu modelo mecanicista de dinâmica consumidor-recurso, sem a inclusão de mecanismos adicionais de coexistência, como predação ou flutuações temporais.

Tilman & Pacala (1993), apóiam-se no mesmo modelo para mostrar outro interessante mecanismo baseado em *trade-offs* e heterogeneidade. Os *trade-offs*, nesse caso, são mediados por fatores físicos do ambiente, como temperatura. Na medida em que varia a temperatura, ocorre uma mudança na eficiência com que cada espécie aloca um ou mais nutrientes, como o nitrogênio (o modelo está voltado essencialmente para plantas). A fim de coexistir com as demais, cada espécie deve apresentar maior eficiência num determinado intervalo de valores de temperatura. *Trade-offs* interespecíficos com relação à temperatura podem levar as espécies a apresentarem habilidades

competitivas ótimas (valores mais baixos de R^*) em diferentes intervalos do fator físico. Se o ambiente fornecer suficiente variação espacial neste fator, um número ilimitado de espécies pode coexistir mesmo competindo por apenas um recurso. Um dos problemas do modelo é que ele não prevê um limite ao número de espécies. Entretanto, uma extensão recente da teoria baseada em nicho e *trade-offs* possibilita tal limite ao incluir estocasticidade demográfica e simular a formação das comunidades por meio de um processo seqüencial de colonizações (Tilman 2004).

Nos casos acima, a heterogeneidade no suprimento de recursos ou nos fatores físicos é que determina a segregação espacial das espécies aos seus locais de melhor performance. Para certos organismos, a heterogeneidade espacial pode significar presença ou ausência de inimigos naturais, como predadores. Isso é particularmente válido para alguns ambientes aquáticos. McPeck (1990a, 1990b, 1996) mostra um exemplo no qual a variação espacial no tipo de predador promove a coexistência regional de espécies. Espécies de libélula do gênero *Enallagma* se segregam na região entre um grupo que habita exclusivamente lagos com peixes e outro grupo que habita lagos sem peixes. Nestes últimos, os principais predadores de *Enallagma* são espécies de libélulas maiores. Experimentos demonstraram que o grupo que habita lagos com peixe de fato é menos vulnerável à predação por peixes, o contrário ocorrendo com o outro grupo (McPeck 1990a, McPeck 1998). Diferenças comportamentais e morfológicas evoluíram dentro do gênero como resposta à pressão exercida pela predação diferencial (McPeck *et al.* 1996). Espécies menos vulneráveis aos peixes apresentam comportamento críptico e têm morfologia menos voltada para o nado rápido. Espécies menos vulneráveis à predação por libélulas são mais ativas, escapam do local onde estão ao menor sinal de perturbação e apresentam morfologia mais adaptada ao nado. A movimentação constante e o nado são atitudes que pouco funcionam contra peixes predadores. Já contra outras libélulas, que são predadoras de tocaia e não perseguem presas em fuga, tais atitudes são eficazes.

No exemplo acima, a existência de lagos com e sem peixes é crucial para a manutenção da diversidade observada de libélulas. Embora os grupos não possam coexistir num mesmo lago, a coexistência regional é garantida. Existe, neste sistema, um *trade-off*

entre habitats (lagos), expresso pela susceptibilidade diferencial a tipos distintos de predadores. O exemplo ilustra uma tendência aparentemente geral de que, em ambientes aquáticos, a segregação espacial deve-se muito em parte à predação, enquanto que em ambientes terrestres, a segregação é muito mais baseada em recursos (McPeck 1996), ainda que exceções notáveis possam ocorrer (Fine *et al.* 2004). Embora a especialização em diferentes tipos de predadores promova a segregação entre grupos de espécies, ela também ajuda a promover coexistência local. No sistema estudado por McPeck, um outro gênero de libélula, *Ischnura*, apresenta-se bem distribuído por todos os tipos de lagos. Experimentos demonstraram que indivíduos deste gênero são mais susceptíveis à predação por qualquer tipo de predador, quando comparados com *Enallagma* (McPeck 1998), não apresentando qualquer diferença entre diferentes lagos. Entretanto, são mais eficientes em explorar alimento. Existe, então, um *trade-off* dentro de cada lago: *Ischnura* é competidora mais eficiente enquanto *Enallagma* é mais eficiente em evitar predação. Esse é mais um exemplo do mecanismo de coexistência local mediada por predação (McPeck 1996), o mesmo predito por modelos mecanicistas, como o de Holt *et al.* (1994).

A existência de *trade-offs* aparenta ser de suma importância na determinação das chances de coexistência e da distribuição das espécies. Eles podem servir como mecanismos equalizadores ou como fatores que ajudam a promover diferenciação de nicho. O conhecimento do efeito de *trade-offs* sobre padrões ecológicos depende dos tipos de interações envolvidas e de como as espécies respondem a agentes diferenciados. Entender como algumas características biológicas podem estar relacionadas, e como as relações resultantes se convertem em padrões de coexistência em diferentes escalas é um grande desafio, mas que deve representar um passo importante no sentido de fornecer idéias unificadoras em Ecologia.

COMUNIDADES COMO REDES COMPLEXAS

Muitos dos modelos teóricos abordados acima consideram sistemas de poucas espécies, normalmente de duas a quatro, e no máximo três níveis tróficos. Entretanto, sabe-se que as espécies, na Natureza, estão interligadas por complexas redes de interações (Pimm 1982, Schoener 1989, Williams & Martinez

2000, Woodward & Hildrew 2001). As intrincadas relações numa teia trófica, ou em outros tipos de rede de interação, como de mutualistas, produzem uma série de efeitos indiretos, que não poderiam ser previstos em sistemas muito simples e que muitas vezes vão além da competição por exploração ou da competição aparente (Miller & Travis 1996, Brown *et al.* 2001, De Angelis *et al.* 2005). A compreensão de tais fenômenos é essencial para entender o funcionamento das comunidades na Natureza, que são de fato muito mais complexas do que os modelos tradicionais pressupõem, e para responder questões sobre como elas devem reagir a diversas perturbações como introduções ou superexploração comercial de espécies, que estão entre as principais causas de extinções no mundo (Kitchell *et al.* 1997, Wilcove *et al.* 1998, Brown & Lomolino 1998, Myers & Worm 2003).

A noção de teia trófica é antiga (Darwin 1859, Lindeman 1942), embora o seu estudo tenha começado a ganhar um rigor matemático apenas há cerca de três décadas, com a inclusão de técnicas de análise vindas da teoria matemática dos grafos (Cohen 1978, Sugihara 1982, Cohen & Newman 1985, Bollobás 1985, Cohen *et al.* 1990). O estudo de teias tróficas tem marcado esta última década por grandes avanços teóricos, em parte pela elaboração de modelos mais realistas, mas principalmente pelo acúmulo de dados empíricos de maior qualidade (Williams & Martinez 2000, Dunne *et al.* 2002). Teias tróficas naturais apresentam vários atributos que as distinguem de redes aleatórias de interações (Dunne 2005, Montoya *et al.* 2006), e também de outros tipos, como a internet, redes de coautores científicos, de relações metabólicas de proteínas em *E. coli* e neurais em organismos bem conhecidos como *C. elegans* (Dunne *et al.* 2002a). Por exemplo, as teias tróficas melhor estudadas, e mais bem definidas taxonomicamente apresentam um grau de agrupamento (*clustering*) maior do que o esperado pelo acaso (Montoya & Solé 2002, Montoya *et al.* 2006). O grau de agrupamento é uma medida da chance de que duas espécies que compartilham uma ligação trófica com uma terceira, também compartilhem uma ligação entre si. Além disso, a distância entre duas espécies quaisquer numa teia trófica é em média cerca de duas ligações tróficas, estando 95% das espécies distanciadas por não mais que três ligações (Williams *et al.* 2002); ou seja, as espécies estão ligadas mais proximamente

entre si do que se imaginava anteriormente (Montoya *et al.* 2006). Redes com estas características tendem a apresentar respostas rápidas a perturbações, sendo mais resistentes do que redes aleatórias principalmente no que diz respeito à retirada de um nodo (ou espécie) ao acaso (Solé & Montoya 2001, Montoya & Solé 2002, Melián & Bascompte 2002). Por outro lado, são altamente sensíveis à retirada seletiva daquelas espécies que apresentam maior quantidade de ligações a elas associadas, embora tal sensibilidade diminua com a conectância da rede (Dunne *et al.* 2002b). Tais espécies são, contudo, raras em teias tróficas, visto que a distribuição de ligações tróficas (das frequências de espécies com determinado número de ligações) tende a ser bem assimétrica, se desviando da distribuição de Poisson (esperada em redes aleatórias), principalmente em teias tróficas mais ricas em espécies (Dunne *et al.* 2002a, Montoya & Solé 2003).

Por causa de evidências desse tipo, sabemos hoje que o estudo da coexistência entre duas ou mais espécies não pode estar desvinculado do contexto da rede mais ampla de interações da qual elas fazem parte. Os mecanismos responsáveis pela manutenção desta rede, no que diz respeito aos seus componentes (espécies) e também às suas relações, passaram a ser preocupação dominante tanto do ponto de vista teórico quanto da conservação (Montoya *et al.* 2006). A análise da vulnerabilidade de teias tróficas está bastante focada em sua estabilidade dinâmica. A estabilidade consiste basicamente na capacidade do sistema de retornar ao seu estado original após uma perturbação (May 1973b, Vandermeer 1981, Gotelli 1998). Presume-se que os sistemas naturais existentes hoje, por serem alvo constante de distúrbios e variações temporais, devam ser aqueles cuja estrutura seja dinamicamente mais estável (Pimm 1991, Montoya *et al.* 2006). De particular interesse para a Ecologia é a relação entre diversidade (ou complexidade) e estabilidade. Análises matemáticas voltadas para o tema chegam a conclusões algumas vezes díspares, embora as discordâncias resultem em boa parte da multiplicidade dos conceitos de complexidade e de estabilidade (Pimm 1984). Assim como em muitos outros casos na Ecologia, as conclusões sobre o debate “complexidade versus estabilidade” têm se mostrado dependentes dos tipos de modelos usados para descrever a dinâmica dos sistemas (McCann 2000).

A discussão acerca da relação entre complexidade

e estabilidade adquiriu definitivamente um teor quantitativo após o clássico trabalho de May (1973a, 1973b). Ele demonstrou que comunidades teóricas, com dinâmica determinada por sistemas de equações diferenciais simples, se tornam mais instáveis (têm menores chances e/ou demoram mais para que as densidades das populações retornem ao estado de equilíbrio após uma perturbação) quanto maior for o seu número de espécies e maior for a sua conectância, ou seja, a proporção de interações realizadas com relação ao total possível (que, em conjunto, definem o grau de complexidade). Suas conclusões vieram de encontro ao que era postulado anteriormente na teoria ecológica, que até então se baseava na intuição de que comunidades mais ricas em espécies e em interações deveriam ser mais estáveis (Odum 1953, MacArthur 1955, Elton 1958). É importante ressaltar que a definição de estabilidade utilizada pelos últimos autores não é exatamente a mesma daquela de May (1973a, 1973b). Elton (1958) estava mais preocupado com a resistência das comunidades à mudança na composição de espécies. Já Odum (1953) e MacArthur (1955) definiram estabilidade como a quantidade de vias alternativas que a energia pode seguir ao longo de uma teia trófica (embora tal definição possa ser interpretada hoje como uma medida de complexidade, e não de estabilidade). Segundo MacArthur (1955), quanto maior for a quantidade dessas vias, menor seria a chance de que flutuações na densidade de uma ou mais espécies de presas afetem a população de um determinado predador, que poderá redirecionar o consumo para presas alternativas. Seguindo esse pressuposto, chega-se à conclusão de que um maior número de ligações tróficas e também de espécies proporcionaria maior estabilidade à teia trófica (MacArthur 1955). Uma análise deste tipo torna as conclusões restritas a espécies focais (como no exemplo do predador acima), embora MacArthur (1955) a tenha extrapolado para a comunidade como um todo. O grande mérito do trabalho de May (1973a, 1973b) foi ter utilizado modelos explicitamente dinâmicos para estudar uma propriedade (estabilidade) que só faz sentido num contexto dinâmico. Além disso, ele abordou uma enorme variedade de situações (tipos e tamanhos de comunidades, valores dos parâmetros dos modelos, etc.), para dar maior generalidade às suas conclusões. Por outro lado, mesmo que ele tenha analisado comunidades de tamanho e conectância bem

variados, assumiu que elas poderiam ser construídas como grafos (redes) aleatórios, alocando-se ao acaso as interações entre espécies, com intensidades também aleatoriamente determinadas.

Alguns modelos mais recentes já demonstraram que a inclusão de restrições biológicas mais realistas, nas comunidades modeladas, aumenta a chance de que estas sejam estáveis. Como exemplos têm-se o uso de razões de tamanhos corporal entre predadores e presas normalmente observadas ao longo de cadeias tróficas (Yodzis & Innes 1992, Jonsson & Ebenman 1998, Emmerson & Raffaelli 2004), as relações alométricas das taxas de metabolismo e ingestão conforme o tamanho (Brose *et al.* 2006) e regras mais realistas de forrageamento (Kondoh 2003). Isso sugere fortemente que características bionômicas e comportamentais são de grande importância para que possamos entender o funcionamento de comunidades. Outro resultado importante diz respeito ao efeito estabilizador de interações fracas em teias tróficas (de Ruiter *et al.* 1995, Berlow 1999, McCann 2000). Modelos dinâmicos demonstraram que distribuições mais assimétricas de intensidades de interações ajudam a contornar mais rapidamente perturbações e tornam comunidades mais resistentes a invasões (McCann *et al.* 1998, Kokkoris *et al.* 1999). Nesses casos, comunidades mais diversas podem ser também mais estáveis. Além disso, existem evidências de que a assimetria na intensidade de interação entre pares de espécies (que ocorre quando, por exemplo, uma espécie de planta depende muito de uma espécie animal, mas esta, por sua vez, depende pouco da planta) pode facilitar a manutenção de biodiversidade em redes de mutualistas (Bascompte *et al.* 2006).

CONSIDERAÇÃO FINAL

Seja investigando a fundo relações entre poucas espécies, ou procurando entender as propriedades globais de redes maiores de interação, sem se preocupar com detalhes sobre qualquer espécie, ou seja incluindo ou não variabilidade temporal e espacial nos sistemas modelados, fica clara a importância de se usar abordagens complementares para estudos teóricos em Ecologia. Modelos muito simples nos ajudam a gerar idéias, sendo um passo inicial para a compreensão de processos e padrões em sistemas naturais. A realidade biológica é, entretanto, muito mais

complicada do que os modelos clássicos pressupõem. Incorporar feições mais biológicas e complexas nos modelos permite a visualização de fenômenos novos, que nos fazem rever e ajustar velhas perspectivas, além de nos aproximar mais do nosso objeto de estudo. A história de conceitos fundamentais para a Ecologia, como o princípio de exclusão competitiva e o limite à similaridade, e também do debate sobre complexidade e estabilidade são bons exemplos de como nossas concepções teóricas podem mudar por causa de detalhes. São estes detalhes que normalmente deixamos de lado em muitos dos modelos, em troca de conveniências matemáticas. Eles nos mostram que nossas conclusões sobre o funcionamento da natureza dependem sempre dos pressupostos dos modelos sobre os quais nos apoiamos.

AGRADECIMENTOS: Agradeço ao CNPq pelo auxílio financeiro; ao Departamento de Ecologia da UNESP-Rio Claro; ao Prof. Dr. Miguel Petere Jr. pelo suporte acadêmico e institucional; e a um revisor anônimo pelas críticas e sugestões que ajudaram a melhorar o manuscrito.

REFERÊNCIAS

- ABRAMS, P.A. 1975. Limiting similarity and the form of the competition coefficients. *Theoretical Population Biology*, 8: 356-375.
- ABRAMS, P.A. 1983. The theory of limiting similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 359-376.
- ABRAMS, P.A. 1984. Recruitment, lotteries, and coexistence in coral reef fish. *The American Naturalist*, 123: 44-55.
- ABRAMS, P.A. 1987. The functional response of adaptive consumers of two resources. *Theoretical Population Biology*, 32: 262-288.
- ABRAMS, P.A. 1998. High competition with low similarity and low competition with high similarity: Exploitative and apparent competition in consumer-resource systems. *The American Naturalist*, 152: 114-128.
- ABRAMS, P.A. 1999. Is predator-mediated coexistence possible in unstable systems? *Ecology*, 80: 608-621.
- ANDREWARTHA H.G. & BIRCH, L.C. 1954. *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago. 793p.
- ARMSTRONG, R.A. 1989. Competition, seed predation, and species coexistence. *Journal of Theoretical Biology*, 141: 191-195.
- ARMSTRONG, R.A. & MCGEHEE, R. 1980. Competitive exclusion. *The American Naturalist*, 115: 151-170.
- AYALA, F.J. 1969. Evolution of fitness. IV. Genetic evolution of

- interspecific competitive ability in *Drosophila*. *Genetics*, 61: 737-747.
- AYALA, F.J. 1971. Competition between species: frequency dependence. *Science*, 171: 820-824.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. & OLESEN, J. M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312: 431-433.
- BEGON, M.; HARPER, J.L. & TOWNSEND, C. R.. 1996. *Ecology: Individuals, Populations and Communities* (Second edition). Blackwell Science, Oxford. 1068p.
- BERLOW, E.L. 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature*, 398: 330-334.
- BOLLOBÁS B. 1985. *Random graphs*. Academic Press. London.
- BRIGGS, C.J.; NISBET, R.M. & MURDOCH, W.W. 1993. Coexistence of competing parasitoids on a host with variable life cycle. *Theoretical Population Biology*, 44: 341-373.
- BROSE, U.; WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. 2006. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters*, 9: 1228-1236.
- BROWN, J.H. & LOMOLINO, M.V. 1998. *Biogeography* (Second edition). Sinauer Associates, Inc., Sunderland, USA.
- BROWN, J.H.; WHITHAM, T.G.; ERNEST, S.K.M. & GEHRING, C.A. 2001. Complex species interactions and the Dynamics of ecological systems: long-term experiments. *Science*, 293: 650-650.
- CASWELL, H. 1978. Predator mediated coexistence; a nonequilibrium model. *The American Naturalist*, 120: 317-339.
- CHAPIN, F.S.I.; ZAVALA, E.S.; EVINER, V.T.; NAYLOR, R.S.; VITOUSEK, P.M.; REYNOLDS, H.L.; HOOPER, D.U.; LAVOREL, S.; SALA, O.E.; HOBBLE, S.E.; MACK, M.C. & DÍAZ, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405: 234-242.
- CHESSON, P. 1991. A need for niches? *Trends in Ecology & Evolution*, 6: 26-28.
- CHESSON, P. & ROSENZWEIG, M. 1991. Behaviour, heterogeneity, and the dynamics of interacting species. *Ecology*, 72(4): 1187-1195
- CHESSON, P. 1994. Multispecies competition in variable environments. *Theoretical Population Biology*, 45: 227-276.
- CHESSON, P. & HUNTLY, N. 1997. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *The American Naturalist*, 150: 520-553.
- CHESSON, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 343-366.
- CHESSON, P. 2003. Quantifying and testing coexistence mechanisms arising from recruitment fluctuations. *Theoretical Population Biology*, 64: 345-357.
- CHESSON, P.L. & R.R. WARNER. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist*, 117: 923-943.
- COHEN J.E. 1978. *Food Webs and Niche Space*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ.
- COHEN, J.E. & NEWMAN, C.M. 1985. A stochastic theory of community food webs I. Models and aggregated data. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 224: 421-448.
- COHEN J.E.; NEWMAN, C.M. & BRIAND, F. 1990. *Community food webs: data and theory*. Springer-Verlag, New York.
- COHEN, J.E.; JONSSON, T. & CARPENTER, S.R. 2003. Ecological community description using food web, species abundance, and body size. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 100: 1781-1786.
- COHEN, J.E.; PIMM, S.L.; YODZIS, P. & SALDANAS, J. 1993. Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology*, 62: 67-78.
- CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: den Boer, P.J. & Gradwell, G.R., (eds.), Dynamics of populations. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- CONNELL, J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities. A model and evidence from field experiments. Pp 460-490. In: M. L. Cody & J. M. C. P. Diamond, (eds.), Ecology and Evolution of Communities. Harvard University Press VL.
- CONNELL, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- CONNELL, J.H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, 122: 661-696.
- CORNELL, H.V. 1993. Unsaturated patterns in species assemblages: the pole of regional processes in setting local species richness. Pp 243-252. In: R. E. Ricklefs & D. C. Schluter, (eds.), Species Diversity in Ecological Communities. The University of Chicago Press VL.
- DARWIN C.R. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or, the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Murray, London.
- DE ANGELIS, D.L.; TREXLER, J.C. & LOFTUS, W.F. 2005. Life history trade-offs and community dynamics of small fishes in a seasonally pulsed wetland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62: 781-790.
- DE RUITER, P.C.; NEUTEL, A.-M. & MOORE, J.C. 1995. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science*, 269: 1257-1260.

- DIAMOND, J.M. 1975. Assembly of Species Communities. Pp 342-444. In: M. L. Cody & J.M.C.P. Diamond, (eds.), *Ecology and Evolution in Communities*. Harvard University Press VL -.
- DIAS, P. C. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 11: 326-330.
- DUNNE, J.A. 2005. The Network Structure of Food Webs. Pp 27-86. In: M. Pascual & J.A. Dunne, (eds.), *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press.
- DUNNE, J.A.; WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. 2002a. Food-web structure and network theory: the role of conectance and size. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 99: 12917-12922.
- DUNNE, J.A.; WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. 2002b. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with conectance. *Ecology Letters*, 5: 558-567.
- ELTON C. S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
- EMMERSON, M.C. & RAFFAELLI, D. 2004. Predator-prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *Journal of Animal Ecology*, 73: 399-409.
- FACELLI, J.M. & PICKETT, S.T.A. 1990. Markovian chains and the role of history in succession. *Trends in Ecology & Evolution*, 5: 27-30.
- FINE, P.V.A.; MESONES, I. & COLEY, P.D. 2004. Herbivores promote habitat specialization by trees in amazonian forests. *Science*, 305: 663-665.
- GAUSE, G.F. 1934. *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- GOTELLI, N.J. 1998. *A primer of Ecology* (Second edition). Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- HAIGH, J. & MAYNARD SMITH, J. 1972. Can there be more predators than prey? *Theoretical Population Biology*, 3: 290-299.
- HANSKI, I. 1981. Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos*, 37: 306-312.
- HARDIN, G. 1960. The competitive exclusion priciple. *Science*, 131: 1291-1297.
- HASSELL, M.P. & MAY, R.M. 1973. Stability in insect host-parasitoid models. *Journal of Animal Ecology*, 42: 693-726.
- HASSELL, M.P. & MAY, R.M. 1974. Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *Journal of Animal Ecology*, 43: 567-594.
- HOLLING, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91: 385-398.
- HOLT, R. D. 1977. Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12: 197-229.
- HOLT, R.D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *The American Naturalist*, 124: 377-406.
- HOLT, R.D. & LAWTON, J.H. 1993. Apparent competition and enemy-free space in insect host-parasitoid communities. *The American Naturalist*, 142: 623-645.
- HOLT, R.D.; GROVER, J. & TILMAN, D. 1994. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *The american Naturalist*, 144: 741-771.
- HORN, H.S. 1975. Markovian Processes of Forest Sucession. Pp 196-211. In: M.L. Cody & J.M.C.P. Diamond, (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press VL - EN.
- HORN, H.S. & MACARTHUR, R.H. 1972. Competition among fugitive species in a Harlequin environment. *Ecology*, 53: 749-752.
- HUBBELL, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science*, 203: 1299-1309.
- HUISMAN, J. & WEISSING, F.J. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. *Nature*, 402: 407-410.
- HUSTON, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113: 81-101.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- HUTCHINSON, G.E. 1961. The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95: 137-145.
- JANZEN, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104: 501-528.
- JONSSON, T. & EBENMAN, B. 1998. Effects of predator-prey body size ratios on the stability of food chains. *Journal of Theoretical Biology*, 193: 407-417.
- JUDSON, O.P. 1994. The rise of the individual-based model in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 9: 9-14.
- KEELING, M.J.; WILSON, H.B. & PACALA, S.W. 2000. Reinterpreting space, time lags, and functional responses in ecological models. *Science*, 290: 1758-1761.
- KITCHELL, J.F.; SCHINDLER, D.E.; OGUTU-OHWAYO, R. & REINTHAL, P.N. 1997. The Nile perch in lake Victoria: interactions between predation and fisheries. *Ecological Applications*, 7: 653-664.
- KOKKORIS, G.D.; TROUMBIS, A.Y. & LAWTON, J.H. 1999. Patterns of species interaction strength in assembled theoretical competition communities. *Ecology Letters*, 2: 70-74.

- KONDOH, M. 2003. Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. *Science*, 299: 1388-1391.
- LAWTON, J.H.; BEDDINGTON, J.R. & BONSER, R. 1974. Switching in invertebrate predators. In: Usher, M.B., (ed.), *Ecological stability*. Chapman & Hall, London.
- LEVIN, S.A. 1970. Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *The American Naturalist*, 104: 413-423.
- LEVINS, R. 1979. Coexistence in a variable environment. *The American Naturalist*, 114: 765-783.
- LEVINS, R. & CULVER, D. 1971. Regional coexistence of species and competition between rare species. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 68: 1246-1248.
- LINDEMAN, R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23: 399-418.
- LUBCHENCO, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *The American Naturalist*, 112: 23-39.
- MACARTHUR, R.H. 1955. Fluctuations on animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36: 533-536.
- MACARTHUR, R. 1958. Population ecology of some warblers of north-eastern coniferous forests. *Ecology*, 39: 599-619.
- MACARTHUR, R. & LEVINS, R. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 51: 1207-1210.
- MACARTHUR, R.H. 1970. Species packing and competitive equilibrium for many species. *Theoretical Population Biology*, 1: 1-11.
- MACARTHUR, R.H. & LEVINS, R. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385.
- MACARTHUR R.H. & WILSON, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 226p.
- MAY, R.M. 1973a. Qualitative stability in model ecosystems. *Ecology*, 54: 638-641.
- MAY, R.M. 1973b. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press. Princeton. NJ. 265p.
- MAY, R.M. 1974. On the theory of niche overlap. *Theoretical Population Biology*, 5: 297-332.
- MAY, R.M. 1978. Host-parasitoid systems in patchy environment: a phenomenological model. *Journal of Animal Ecology*, 47: 833-844.
- MCCANN, K. 1998. Density-dependent coexistence in fish communities. *Ecology*, 79: 2957-2967.
- MCCANN, K.; HASTINGS, A. & HUXEL, G.R. 1998. Weak trophic interaction and the balance of nature. *Nature*, 395: 794-798.
- MCCANN, K.S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature*, 405: 228-233.
- MCGEHEE, R. & ARMSTRONG, R.A. 1977. Some mathematical problems concerning the ecological principle of competitive exclusion. *J. Differ. Equations*, 23: 30-52.
- MCKINNEY M.L. & DRAKE, J.A. 1998. *Biodiversity dynamics: turnover of populations, taxa and communities*. Columbia University Press. New York. 528p.
- MCPEEK, M.A. 1990a. Behavioral differences between Enallagma species (Odonata) influencing differential vulnerability to predators. *Ecology*, 71: 1714-1726.
- MCPEEK, M.A. 1990b. Determination of species composition in the Enallagma damselfly assemblages of permanent lakes. *Ecology*, 71: 83-98.
- MCPEEK, M.A. 1996. Linking local species interactions to rates of speciation in communities. *Ecology*, 77: 1355-1366.
- MCPEEK, M.A. 1998. The consequences of changing the top predator in a food web: a comparative experimental approach. *Ecological Monographs*, 68: 1-23.
- MCPEEK, M.A.; SCHROT, A.K. & BROWN, J.M. 1996. Adaptation to predators in a new community: swimming performance and predator avoidance in damselflies. *Ecology*, 77: 617-629.
- MELIÁN, C.J. & BASCOMPTE, J. 2002. Complex networks: two ways to be robust? *Ecology Letters*, 5: 705-708.
- MILLER, T.E. & TRAVIS, J. 1996. The evolutionary role of indirect effects in communities. *Ecology*, 77: 1329-1335.
- MONTOYA, J.M.; PIMM, S.L. & SOLÉ, R.V. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature*, 442: 259-264.
- MONTOYA, J.M. & SOLÉ, R.V. 2002. Small world patterns in food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 214: 405-412.
- MONTOYA, J.M. & SOLÉ, R.V. 2003. Topological properties of food webs: from real data to community assembly models. *Oikos*, 102: 614-622.
- MURDOCH, W.W.; AVERY, S. & SMITH, M.E.B. 1975. Switching in predatory fish. *Ecology*, 56: 1094-1105.
- MYERS, R.A. & WORM, B. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature*, 423: 280-283.
- NICHOLSON, A.J. & BAILEY, V.A. 1935. The balance of animal populations. Part I. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 551-598.
- ODUM E.P. 1953. *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia. 384p.
- PAINE, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100: 65-75.
- PETERS R.H. 1991. *A Critique for Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 366p.

- PIMM, S. L. & LAWTON, J. H. 1977. Number of trophic levels in ecological communities. *Nature*, 268: 329-331.
- PIMM, S.L. & LAWTON, J.H. 1978. On feeding on more than one trophic level. *Nature*, 275: 542-544.
- PIMM, S.L. & ROSENZWEIG, M. L. 1981. Competitors and habitat use. *Oikos*, 37: 1-6.
- PIMM S.L. 1982. *Food Webs*. Chapman & Hall, London.
- PIMM, S.L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307: 321-326.
- PIMM S.L. 1991. *The Balance of Nature: Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities*. University of Chicago Press, Chicago, IL. 434p.
- RICKLEFS, R.E. 1987. Community diversity: relative role of local and regional processes. *Science*, 235: 167-171.
- RICKLEFS R. E. & SCHLUTER, D. 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago.
- ROUGHGARDEN, J. & FELDMAN, M. 1975. Species packing and predation pressure. *Ecology*, 56: 489-492.
- SALE, P.F. 1977. Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *The American Naturalist*, 111: 337-359.
- SCHOENER, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- SCHOENER, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist*, 122: 240-285.
- SCHOENER, T.W. 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology*, 70: 1559-1589.
- SHURIN, J.B.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J.M.; HOLT, R.D.; HOOPEES, M.F. & LEIBOLD, M.A. 2004. Alternative stable states and regional community structure. *Journal of Theoretical Biology*, 227: 359-368.
- SIMBERLOFF, D. & DAYAN, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 115-143.
- SINCLAIR, A.R.E.; MDUMA, S. & BRASHARES, J. S. 2003. Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature*, 425: 288-290.
- SLATKIN, M. 1974. Competition and regional coexistence. *Ecology*, 55: 128-134.
- SOLÉ, R.V. & MONTOYA, J.M. 2001. Complexity and fragility in ecological networks. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 2039-2045.
- STRONG, D.R.Jr. 1983. Natural variability and the manifold mechanism of ecological communities. *The American Naturalist*, 122: 636-660.
- SUGIHARA, G. 1982. *Niche hierarchy: structure, organization and assembly in natural communities*. PhD thesis. Department of Biology, Princeton University. Princeton, NJ.
- TANSLEY, A.G. & ADAMSON, R.S. 1925. Studies of the vegetation of the English chalk. III. The chalk grasslands of the Hampshire-Sussex border. *Journal of Ecology*, 5: 173-179.
- THORP, J.H. & COTHRAN, M.L. 1984. Regulation of freshwater community structure at multiple intensities of dragonfly predation. *Ecology*, 65: 1546-1555.
- TILMAN, D. 1980. Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *The American Naturalist*, 116: 362-393.
- TILMAN D. 1982. *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- TILMAN, D. 1990. Constraints and trade-offs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 58: 3-15.
- TILMAN, D. & WEDIN, D. 1991. Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. *Ecology*, 72: 1038-1049.
- TILMAN, D. 1993. Competition, coexistence and biodiversity in spatially subdivided habitats. *Ecology*, 75: 2-16.
- TILMAN, D. & PACALA, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. Pp 13-25. In: Ricklefs, R. E. & Schluter, D. C. (eds.) *Species diversity in ecological communities*. The University of Chicago Press VL.
- TILMAN, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 101: 10854-10861.
- TOKESHI, M. 1999. *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Science. Oxford. 454p.
- TOWNSEND, C.R.; WINFIELD, I.J.; PEIRSON, G. & CRYER, M. 1986. The response of young roach *Rutilus rutilus* to seasonal changes in abundance of microcrustacean prey: a field demonstration of switching. *Oikos*, 46: 372-378.
- TURCHIN, P. & TAYLOR, A.D. 1992. Complex dynamics in ecological time series. *Ecology*, 73: 289-305.
- VANDERMEER J.H. 1981. *Elementary Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons, New York. 294p.
- VINCENT, T.L.S.; SCHEEL, D.; BROWN, J.S. & VINCENT, T.L. 1996. Trade-offs and coexistence in consumer-resource models: it all depends on what and where you eat. *The American Naturalist*, 148: 1038-1058.
- VOLTERRA, V. 1926. Variazione e fluttuazione del numero d'individui in specie animali conviventi. *Mem. Accad. Nazionale Lincei*, (6)2: 31-113.
- WARNER, R.R. & CHESSON, P. 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *The American Naturalist*, 125: 769-787.
- WIENS, J.A. 1977. On competition and variable environments. *American Scientist*, 65: 590-597.

- WILLIAMS, R.J.; BERLOW, E.L.; DUNNE, J.A.; BARABÁSI, A.-L. & MARTINEZ, N.D. 2002. Two degrees of separation in complex food webs. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA*, 99: 12913-12916.
- WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature*, 404: 180-183.
- YODZIS, P. & INNES, S. 1992. Body size and consumer-resource dynamics. *The American Naturalist*, 139: 1151-1175.
- ZICARELLI, J. 1975. *Mathematical analysis of a population model with several predators on a single prey*. Ph.D. thesis. University of Minnesota.

Submetido em 10/04/2007

Aceito em 27/07/2007