

EFEITOS DE PREFERÊNCIA ALIMENTAR E AUMENTO DE PRODUTIVIDADE NA DINÂMICA DE REDES TRÓFICAS

Lucas Del Bianco Faria^{1} & Michel Iskin da Silveira Costa²*

¹Universidade Federal de Lavras, Departamento de Biologia, Setor de Ecologia, Laboratório de Ecologia Teórica e Interações - Lavras, Minas Gerais (MG), Brasil. CEP: 37200-000. Tel: +55 35 3829 1926.

²Laboratório Nacional de Computação Científica - Av. Getúlio Vargas, Nº: 333, Petrópolis, RJ. CEP: 25651-070, Brasil. Tel: + 55 24 2233 6008. E-mails: lfaria@dbi.ufla.br, michel@lncc.br

RESUMO

Diversidade e coexistência das espécies podem surgir como consequência de diversos fatores, tais como preferência do predador por presas, capacidade suporte da presa, interferência mútua de predadores. Na realidade, interações entre três ou mais espécies são suscetíveis à influência gerada pelo conjunto de possibilidades de interações diretas e indiretas. Além disso, redes tróficas comumente apresentam uma combinação intrincada de interações tróficas onde múltiplas presas estão presentes. Uma característica importante destas interações diz respeito ao fato de que predadores possuem uma variada gama de itens alimentares – ex. predador generalista, predação intraguilda, onivoria e entradas alóctones. A preferência de um predador por suas presas é usualmente empregada em modelos matemáticos populacionais para investigar a relação entre estrutura da rede trófica, diversidade, coexistência das espécies e estabilidade. Uma característica comum destes trabalhos é que a estrutura de preferência por presas pode ser classificada de duas diferentes formas: (1) fixa (“non-switching”); (2) variável (“switching”). A primeira supõe que o predador possui um comportamento de escolha fixo em respeito à densidade de sua presa alternativa. Já a segunda é baseada na densidade relativa de sua presa alternativa e, por sua vez, também está associada ao conceito de risco de predação. Este índice ressalta o fato de que presas são mais suscetíveis à predação com o aumento de sua densidade em relação às presas alternativas. Dadas estas duas estruturas de preferência, serão revisados alguns resultados relacionando o efeito dessa preferência e o aumento da produtividade na determinação da dinâmica de um conjunto específico de redes tróficas.

Palavras-chave: Redes tróficas; preferência alimentar; força de interação; produtividade primária; estabilidade.

ABSTRACT

FOOD PREFERENCE AND PRODUCTIVITY ENRICHMENT EFFECTS ON FOOD WEB DYNAMICS. Diversity and species coexistence can emerge as a consequence of several factors such as, predator’s prey preference, prey carrying capacity, predators’ mutual interference. In fact, interactions among three or more species are strongly influenced by direct and indirect interactions. Moreover, food webs usually display an intricate tangle of interactions containing multiple prey, which in turn gives rise to several food items for predators besides allocthonous inputs. Within this context, predator’s prey preference is commonly employed in mathematical models in order to investigate the interplay among food web structure, diversity, species coexistence and stability. A feature of these models is the categorization of the structure preference into two distinct forms: (1) fixed (“non-switching”); (2) variable (“switching”). The first one assumes that the predator has a fixed behavior with respect to the densities of its alternative prey, while the second is based on the relative densities of its alternative prey. This latter form is strictly related to the concept of predation risk – prey are more susceptible to predation when their densities are more elevated than those of their counterparts. Given these frameworks, the effects of these two preference structures and the augmentation of primary productivity

on the ultimate dynamics of some specific food webs will be reviewed in this work.

Keywords: Food web; food preference; interaction strength; primary productivity; stability.

RESUMEN

EFECTO DE LA PREFERENCIA ALIMENTARIA Y EL AUMENTO DE LA PRODUCTIVIDAD EN LA DINÁMICA DE LAS REDES TRÓFICAS. La diversidad y la coexistencia de especies pueden surgir como consecuencia de varios factores, tales como la preferencia de una presa por parte del predador, la capacidad de resistir de la presa, la interferencia mutua de los predadores. De hecho, las interacciones entre tres o más especies son fuertemente influenciadas por un conjunto de interacciones directas e indirectas. Además, las redes tróficas usualmente presentan una compleja combinación de interacciones conteniendo múltiples presas, las cuales forman parte de la amplia gama de ítems alimenticios del predador junto con los aportes alóctonos. En este contexto, la preferencia del predador por su presa es comúnmente empleada en los modelos matemáticos poblacionales para investigar la relación entre la estructura de la red trófica, la diversidad, la coexistencia de especies y la estabilidad. Una característica común de estos modelos es la clasificación de la estructura de preferencia por la presa de dos formas distintas: (1) fija (“non-switching”); (2) variable (“switching”). La primera asume que el predador tiene un comportamiento de elección fijo respecto a la densidad de su presa alternativa, mientras que la segunda está basada en la densidad relativa de su presa alternativa. Esta última forma está fuertemente relacionada con el concepto de riesgo de depredación, según el cual las presas son más susceptibles a la depredación cuando sus densidades son más elevadas que las densidades de otras presas alternativas. Considerando estas dos estructuras de preferencia, se llevará a cabo una revisión de algunos resultados relacionados a los efectos de estas preferencias y el aumento de la productividad primaria para la determinación de la dinámica de redes tróficas específicas.

Palabras clave: Redes tróficas; preferencia alimentaria; fuerza de interacción; productividad primaria; estabilidad.

INTRODUÇÃO

Redes tróficas é um conceito central e útil em ecologia, pois fornece uma possibilidade de abstração da grande complexidade e interconectividade de comunidades naturais (Berlow *et al.* 2004). A idéia de que comunidades ecológicas podem ser vistas como sistemas de interação entre predadores, herbívoros e plantas tem sido um meio efetivo de organização de pensamentos e pesquisas teórico-empíricas em ecologia. A observação de efeitos de cascatas tróficas e o delineamento de suas dinâmicas por estudos empíricos e teóricos representam um dos maiores sucessos da ecologia de redes tróficas (Fretwell 1987, Polis *et al.* 2000). Apesar de Paine (1980) ter sido o primeiro autor a fazer referência ao termo “cascata trófica”, o conceito já vinha sendo empregado por Hairston *et al.* (1960) – Hipótese do Mundo Verde – e por Oksanen *et al.* (1981) – Hipótese de Exploração de Ecossistemas. Fundamentados no pressuposto de alta complexidade em redes tróficas naturais, ambas as hipóteses sugerem que, para um estudo de padrões

gerais em sistemas naturais, as diferentes espécies deveriam ser agregadas em níveis tróficos discretos – i.e., produtores primários, herbívoros, predadores primários e predadores de topo.

Uma característica relevante destas interações comumente encontradas em comunidades naturais diz respeito ao fato de níveis tróficos superiores consumirem mais de uma presa (ex. predador generalista, onívora e predação intraguilda). Exemplos empíricos são observados em diferentes ecossistemas e grupos taxonômicos tais como artrópodes (Polis & Strong 1996), artrópodes generalistas invasores (Snyder & Evans 2006), parasitóides (Eveleigh *et al.* 2007), predador intraguilda em fases imaturas (Faria *et al.* 2007), equinodermos (Paine 1966) e vertebrados (Sergio *et al.* 2008). Ao consumirem mais de uma presa, o nível trófico superior assume uma estrutura de preferência por suas presas e este pode ser classificado em dois conjuntos distintos (*sensu* Holt 1983 e Faria & Costa 2009a): (1) fixa – “non-switching predators”; (2) variável – “switching predators”. O primeiro assume

um comportamento fixo de consumo independente da densidade de sua presa alternativa. Já no segundo, a preferência é baseada na densidade relativa de suas presas. Dessa forma, uma presa torna-se mais suscetível a ser consumida quando a sua densidade aumenta em comparação com a densidade da presa alternativa.

Estudos teóricos mais recentes sugerem que diferentes estruturas de redes tróficas e fatores bióticos, como preferência por presa, possuem impactos semelhantes na estabilidade da comunidade e na força da cascata trófica. Como exemplo da influência destas diferentes estruturas tróficas sobre a dinâmica da comunidade, significativas alterações conceituais vêm sendo sugeridas quanto à presença e importância de consumidores generalistas (i.e. onívoros em comunidades naturais), bem como o papel das forças de interação na estabilização destes sistemas tróficos e nas cascatas tróficas (Polis & Strong 1996, McCann & Hastings 1997, McCann *et al.* 1998, McCann 2000, Post *et al.* 2000, Faria *et al.* 2008). Além disso, sabe-se que a manutenção da diversidade promove um sistema mais estável através de seus diferentes grupos funcionais, sendo mais resistente a perturbações ambientais e tendo maior capacidade de recuperação após uma perturbação – i.e., possuem alta resiliência (Tilman & Downing 1994, Pimm 2002).

O objetivo geral deste trabalho consiste em uma breve revisão dos efeitos de preferência alimentar em diferentes redes tróficas por intermédio de modelagem matemática. Assim, nesta revisão, preferência alimentar e forças de interação muitas vezes representarão idéias semelhantes, pois um aumento na preferência de um consumidor sobre um dos seus recursos representa também um aumento na força de interação entre essas duas espécies. Portanto, uma elevada preferência pode também representar uma elevada força de interação entre dois níveis tróficos. Apesar do foco desta revisão se concentrar em estudos teóricos, também serão considerados estudos empíricos como forma de discussão e exemplificação da importância dos avanços teóricos obtidos até o momento. Neste trabalho, serão analisados os efeitos da preferência alimentar e da produtividade primária nas dinâmicas de três redes tróficas específicas: competição aparente, onivoria, e onivoria com entrada alóctone no nível do consumidor. O foco da

análise se concentrará principalmente na estabilidade e coexistência das espécies.

MODELO GERAL DE REDE TRÓFICA

A montagem de um modelo geral de redes tróficas consiste na implementação de uma equação diferencial ordinária para a dinâmica de cada espécie (ou nível trófico) do sistema, de forma que cada equação deve conter termos que refletem como o número de indivíduos de cada espécie varia na ausência bem como na presença das demais.

Supondo uma interação “par-específica” consumidor-recurso (ex. uma interação onde o consumidor interage somente com seu recurso – Faria *et al.* 2008), os componentes que contribuem positivamente para a taxa de crescimento *per capita* do recurso (X_1) e do consumidor (X_2) podem ser representados por:

$$\frac{1}{X_1} \frac{dX_1}{dt} = r_1 \quad (1)$$

$$\frac{1}{X_2} \frac{dX_2}{dt} = a_{21}X_1 \quad (2)$$

onde, a_{ij} representa o efeito da espécie i sobre a espécie j . Assim, o recurso possui um crescimento constante (eq. 1) e o consumidor cresce proporcionalmente à densidade do recurso (X_1) – i.e., resposta numérica do consumidor sobre o recurso.

Os fatores que contribuem negativamente para a taxa de crescimento per capita podem ser descritos por taxas de mortalidade. O recurso aumenta sua taxa de mortalidade conforme sua densidade aumenta, indicando, portanto, uma dependência da densidade oriunda de competição intraespecífica:

$$\frac{1}{X_1} \frac{dX_1}{dt} = -a_{11}X_1 \quad (3)$$

O recurso também é consumido pelo seu consumidor por intermédio da resposta funcional do consumidor conforme mostrado a seguir:

$$\frac{1}{X_1} \frac{dX_1}{dt} = -a_{21}X_2 \quad (4)$$

Juntando as taxas de mortalidade do recurso, obtém-se:

$$\frac{1}{X_1} \frac{dX_1}{dt} = -(a_{11}X_1 + a_{21}X_2) \tag{4}$$

Considerando o consumidor um especialista, na ausência de recurso sua taxa de mortalidade será constante:

$$\frac{1}{X_2} \frac{dX_2}{dt} = -r_2, \tag{5}$$

que o levará invariavelmente à extinção.

Portanto, agrupando os fatores que contribuem positiva e negativamente para as taxas de variação per capita de consumidor e recurso, um modelo simples consumidor-recurso toma a seguinte forma:

$$\frac{1}{X_1} \frac{dX_1}{dt} = r_1 - a_{11}X_1 - a_{21}X_2 \tag{6}$$

$$\frac{1}{X_2} \frac{dX_2}{dt} = -r_2 + a_{21}X_1$$

De maneira similar, uma rede trófica contendo n espécies interativas pode ser representada conforme mostrado abaixo:

$$\frac{1}{X_i} \frac{dX_i}{dt} = \left(r_i + \sum_{j=1}^n a_{ij}X_j \right) \tag{7}$$

n é o número de espécies da rede trófica; X_i representa a espécie e sua densidade; a_{ij} representa a intensidade de interação entre os níveis tróficos i e j . A magnitude do termo irá depender da existência ou inexistência de interação entre as espécies (i.e., alguns coeficientes a_{ij} podem ser nulos), e o sinal deste termo representa o tipo de conexão entre as espécies (e.g., consumidor-recurso: + -); r_i representa a taxa de nascimento ou mortalidade dependendo do nível trófico em questão.

Embora o modelo geral proposto (eq. 7) suponha uma resposta funcional tipo I (i.e., consumo linear sem saturação), qualquer resposta funcional pode ser inserida em sua estrutura. Entretanto, neste trabalho será considerada somente a resposta funcional tipo II (i.e., um tipo de consumo não linear com saturação), cuja forma é apresentada a seguir:

$$\frac{a_{ij}X_j}{1 + a_{ij}T_{hij}X_j} \tag{8}$$

a_{ij} é o coeficiente de ataque de i sobre j ; T_{hij} é o tempo de manipulação de i no consumo de j . Uma formulação alternativa para a resposta funcional tipo II pode ser dada por

$$\frac{a_{ij}X_i}{M + X_i} \tag{9}$$

Esta é a forma de Michaelis-Menten, comumente utilizada na modelagem de reações enzimáticas e de dinâmica populacional (Turchin 2003). Neste caso M é a constante de meia saturação (Keshet, 1988). As formas (8) e (9) são equivalentes, sendo que esta última possui a vantagem de requerer a estimação de um parâmetro a menos. Quando a estrutura da rede trófica tiver dois ou mais recursos passíveis de serem consumidos pelo mesmo consumidor, serão empregados termos de preferência na representação de consumo dos recursos. Esses termos de preferência serão denominados fixo (“non-switching”) e variável (“switching”) (sensu Holt 1983 e Faria & Costa 2009a). Tomando como base a resposta funcional tipo II (eq.(8)), o termo fixo de preferência (“non-switching”) gera a seguinte resposta funcional para dois tipos de recurso X_i e X_j :

$$\frac{(1-p)a_{zi}X_i}{1 + (1-p)a_{zi}T_{hzi}X_i + pa_{zj}T_{hzi}X_j} e \frac{pa_{zj}X_j}{1 + (1-p)a_{zi}T_{hzi}X_i + pa_{zj}T_{hzi}X_j} \tag{10}$$

Notar que a expressão (10) pode comportar n recursos, X_1, X_2, \dots, X_n , sendo neste caso denominada resposta funcional multiespécies (Case 2000). Por sua vez, o termo de preferência variável (“switching”) gera a seguinte resposta funcional para dois tipos de recurso X_i e X_j (Post *et al.* 2000):

$$\frac{(1-p)X_i}{(1-p)X_i + pX_j} \frac{a_{zi}X_i}{1 + a_{zi}T_{hzi}X_i} e \frac{pX_j}{(1-p)X_i + pX_j} \frac{a_{zj}X_j}{1 + a_{zj}T_{hzi}X_j} \tag{11}$$

Em (10) e (11), o índice z se refere a um consumidor que se alimenta dos recursos X_i e X_j , e o parâmetro p representa a preferência deste mesmo consumidor sobre os recursos X_i e X_j . Entretanto, em (10) a variação na densidade dos recursos não altera a preferência do consumidor. Por outro lado, em (11) a preferência do consumidor varia com a densidade dos dois recursos por intermédio dos termos:

$$\frac{(1-p)X_i}{(1-p)X_i + pX_j} e \frac{pX_j}{(1-p)X_i + pX_j}$$

que multiplicam respectivamente as respostas funcionais tipo II:

$$\frac{a_{zi}X_i}{1 + a_{zi}T_{hzi}X_i} e \frac{a_{zj}X_j}{1 + a_{zj}T_{hzi}X_j}$$

Em ambos os casos, quando o parâmetro $p = 1$ ou $p = 0$, o consumidor atua como um especialista (i.e., consome somente um recurso) e quando $0 < p < 1$, o consumidor atua como um generalista (sendo $p = 0,5$ o grau máximo de generalismo, ou seja, sem preferência entre os recursos). Interessante notar que no caso variável, este termo modifica a resposta funcional do tipo II para uma resposta do tipo III quando $0 < p < 1$ (i.e., resposta característica de predadores generalistas). No caso da preferência fixa, a resposta funcional permanece sendo do tipo II multi-espécies (Case 2000) independente da variação de p .

MODELOS COM PREFERÊNCIA ALIMENTAR

Diversos trabalhos analisam os diversos aspectos da dinâmica de redes tróficas sob o enfoque de preferência fixa ou variável (Holt 1977, McCann & Hastings 1997, McCann *et al.* 1998, Huxel & McCann 1998, Polis *et al.* 2000, Huxel *et al.* 2002, Teng & McCann 2004, McCann *et al.* 2005, Vandermeer 2006, Faria *et al.* 2008, Faria & Costa 2009a, Faria & Costa 2009b, Faria & Costa 2010). Sendo assim, as diferentes redes tróficas aqui discutidas serão analisadas separadamente para uma melhor compreensão de seus respectivos resultados.

COMPETIÇÃO APARENTE

No contexto de redes tróficas, o módulo de competição aparente (Holt 1977) é a interação recurso-consumidor mais simples que envolve preferência alimentar. Um exemplo comum de competição aparente consiste em duas presas não-interativas, N_1 , N_2 , que compartilham um predador P , como mostrado no esquema trófico da figura 01.

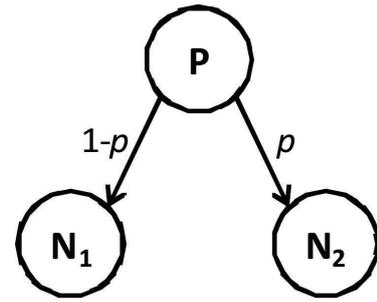


Figura 01: Diagrama de uma rede trófica de competição aparente com preferência alimentar (p). P, espécie de predador; N_1 , espécie de presa 1; N_2 , espécie de presa 2.

Figure 01: Diagram of an apparent competition food web with food preference (p). P, predator; N_1 , prey 1; N_2 , prey 2.

Dentro da estrutura de preferência fixa, um modelo de competição aparente para o esquema da figura 01 pode ser dado por (Faria *et al.* 2008):

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - \frac{(1-p)aPN_1}{1+(1-p)aT_hN_1 + paT_hN_2}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) - \frac{paPN_2}{1+(1-p)aT_hN_1 + paT_hN_2}$$

(12)

$$\frac{dP}{dt} = c \left(\frac{(1-p)aPN_1 + paPN_2}{1+(1-p)aT_hN_1 + paT_hN_2} \right) - dP$$

ao passo que para a estrutura de preferência variável proposta por Post (2000), o modelo pode tomar a seguinte forma (Faria & Costa 2009a):

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1N_1 \left(1 - \frac{N_1}{K_1}\right) - \frac{(1-p)N_1}{(1-p)N_1 + pN_2} \frac{aPN_1}{1+aT_hN_1}$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2N_2 \left(1 - \frac{N_2}{K_2}\right) - \frac{pN_2}{(1-p)N_1 + pN_2} \frac{aPN_2}{1+aT_hN_2}$$

(13)

$$\frac{dP}{dt} = c \left(\frac{(1-p)N_1}{(1-p)N_1 + pN_2} \frac{aPN_1}{1+aT_hN_1} + \frac{pN_2}{(1-p)N_1 + pN_2} \frac{aPN_2}{1+aT_hN_2} \right) - dP$$

r_i e K_i ($i = 1, 2$) são as taxas específicas de crescimento e as capacidades suporte das presas, respectivamente; c é o coeficiente de conversão de biomassa de presa em crescimento de predador; a é a taxa de ataque do

predador e T_h é o tempo de manipulação do predador; d é a taxa de mortalidade *per capita* do predador. Nos modelos (1) e (2) p ($0 \leq p \leq 1$) é o parâmetro de preferência pelo consumo da presa 2 (no contexto do modelo (2) p é denominado também de viés na resposta variável do predador (“bias in switching response”, Matsuda *et al.* 1986).

Quando ocorre a homogeneidade ambiental (i.e., $K_1/K_2 = 1$), as simulações mostram uma influência marcante da preferência na determinação da dinâmica dos modelos apresentados. O tipo de preferência fixa sugere que graus intermediários do parâmetro de preferência p podem estabilizar a dinâmica recurso-consumidor (McCann *et al.* 1998, McCann 2000, Faria *et al.* 2008), ao passo que a preferência variável sugere uma instabilidade para todos os graus de preferência p .

No tocante ao gradiente de produtividade (neste caso, variação no nível de produtividade primária), o domínio de estabilidade dos dois modelos - as regiões paramétricas que produzem estabilidade - depende criticamente do termo de preferência utilizado. A estrutura de preferência fixa pode aumentar a instabilidade do predador, enquanto a estrutura variável pode estabilizá-lo. O último caso pode ser visto como um contra exemplo do paradoxo do enriquecimento de nutriente (Rosenzweig 1971, Faria & Costa 2009a), em que o aumento da produtividade primária não provoca instabilidade da rede trófica (oscilações no número de indivíduos de cada espécie que podem atingir valores extremamente altos e baixos).

ONIVORIA

Até o começo dos anos 90, onivoria era considerada uma interação rara em comunidades naturais em decorrência: (i) do pouco conhecimento empírico das redes tróficas de sistemas naturais (Polis & Strong 1996, Pimm 2002); (ii) da instabilidade inerente às dinâmicas resultantes de seus modelos teóricos (McCann & Hastings 1997, Pimm 2002). Com o aperfeiçoamento da resolução empírica (item(i)) de redes tróficas (Polis & Strong 1996) e a inserção de vários tipos de força de interação e preferência alimentar nos modelos teóricos promovendo a estabilização de diversos sistemas tróficos (McCann & Hastings 1997, McCann *et al.* 1998, Faria & Costa 2009b), onivoria vem sendo considerada como uma interação relativamente comum em sistemas naturais.

O esquema trófico da figura 02 mostra uma rede trófica onívora.

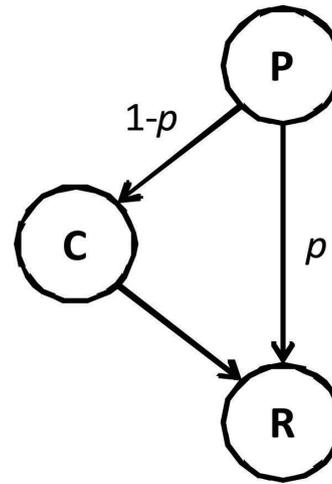


Figura 02: Diagrama de uma rede trófica onívora com preferência alimentar (p). P, espécie de predador; C, espécie de consumidor; R, espécie de recurso.

Figure 02: Diagram of an omnivory food web with food preference (p). P, predator; C, consumer; R, resource.

Atribuindo-se uma preferência fixa ao predador de topo no consumo do recurso e do consumidor no esquema da figura 02, um modelo de onivoria caracterizado por um crescimento logístico do recurso (R), resposta funcional tipo II do consumidor (C) sobre o recurso e do predador (P) sobre o recurso e o consumidor, pode ser dado por (McCann & Hastings 1997):

$$\frac{dR}{dt} = R \left(1 - \frac{R}{K} \right) - x_c y_c \frac{R}{R_0 + R} C - x_p y_{pr} \frac{pR}{R_{02} + (1-p)C + pR} P$$

$$\frac{dC}{dt} = x_c y_c \frac{R}{R_0 + R} C - x_p y_{pc} \frac{(1-p)C}{C_0 + pR + (1-p)C} P - x_c C$$

$$\frac{dP}{dt} = x_p y_{pr} \frac{pR}{R_{02} + (1-p)C + pR} P + x_p y_{pc} \frac{(1-p)C}{C_0 + pR + (1-p)C} P - x_p P \tag{14}$$

Atribuindo-se uma preferência variável ao predador de topo no consumo do recurso e do consumidor no esquema da figura obtém-se o seguinte modelo (Faria & Costa 2009b):

$$\frac{dR}{dt} = R \left(1 - \frac{R}{K} \right) - x_c y_c \frac{R}{R_0 + R} C - \frac{pR}{pR + (1-p)C} x_p y_{pr} \frac{R}{R_{02} + R} P$$

$$\frac{dC}{dt} = x_c y_c \frac{R}{R_0 + R} C - \frac{(1-p)C}{pR + (1-p)C} x_p y_{pc} \frac{C}{C_0 + C} P - x_c C$$

$$\frac{dP}{dt} = \frac{pR}{pR + (1-p)C} x_p y_{pr} \frac{R}{R_0 + R} P + \frac{(1-p)C}{pR + (1-p)C} x_p y_{pc} \frac{C}{C_0 + C} P - x_p P \tag{15}$$

R , C e P são respectivamente as densidades de recurso, consumidor e predador; K é a capacidade suporte do recurso; R_0 , R_{02} são as constantes de meia saturação do recurso (R) e C_0 a constante de meia saturação do consumidor (C); x_c , x_p são as taxas metabólicas específicas de massa de consumidor e predador, respectivamente; y_c , y_{pr} e y_{pc} são as medidas da taxa de ingestão de consumidor e predador (Yodzis & Innes 1992, McCann & Yodzis 1994a, 1994b, McCann & Hastings 1997); p é a preferência sobre o recurso, ao passo que $1-p$ é a preferência sobre o consumidor.

A preferência variável estabiliza a rede trófica onívora para um leque de valores p bem mais amplo do que o da preferência fixa. No que diz respeito à produtividade primária, o modelo de preferência fixa apresenta um comportamento complexo para um domínio considerável de K para valores baixos de preferência p (i.e., preferência do predador sobre o consumidor). Por sua vez, o modelo de preferência variável é estável, apresentando ciclos limite (maiores detalhes sobre dinâmicas ver Strogatz 1994) somente para altos valores do domínio utilizado para K , conferindo dessa forma seu caráter estabilizador. É importante enfatizar que ambos os modelos evidenciam uma instabilidade com o aumento de K , corroborando assim o paradoxo de enriquecimento de nutriente.

ONIVORIA COM APORTE ALÓCTONE

Estudos teóricos e empíricos sugerem a necessidade de se considerar não somente aporte autóctone, mas também aporte alóctone e suas influências sobre as dinâmicas de redes tróficas (Jefferies 2000). Como já citado anteriormente, onivoria possui um importante papel na estabilização dos sistemas tróficos devido aos seus canais “multi-interativos” entre os níveis tróficos (McCann *et al.* 1998). Todavia, o entendimento de como o aporte alóctone influencia interações onívoras ainda é pouco conhecido (Faria & Costa 2010). O esquema trófico da figura 03 mostra uma rede trófica onívora com aporte alóctone no nível do consumidor.

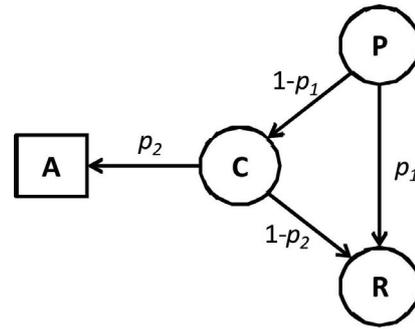


Figura 03: Diagrama de uma rede trófica onívora com aporte alóctone na espécie consumidora e preferência alimentar (p). P , espécie de predador; C , espécie de consumidor; R , espécie de recurso; A , aporte alóctone.

Figure 03: Diagram of an omnivory food web with allocthonous input of consumer species and with food preference (p). P , predator; C , consumer; R , resource; A , allocthonous input.

Um possível modelo para o esquema da figura 03 com preferência fixa pode ser dado por (Faria & Costa 2010):

$$\frac{dR}{dt} = R \left(1 - \frac{R}{K} \right) - x_c y_c \frac{(1-p_1)R}{(1-p_1)R + R_0 + p_1 A} C - x_p y_{pr} \frac{p_2 R}{R_{02} + (1-p_2)C + p_2 R} P$$

$$\frac{dC}{dt} = x_c y_c \frac{(1-p_1)R + p_1 A}{(1-p_1)R + R_0 + p_1 A} C - x_p y_{pc} \frac{(1-p_2)C}{C_0 + p_2 R + (1-p_2)C} P - x_c C \tag{16}$$

$$\frac{dP}{dt} = x_p y_{pr} \frac{p_2 R}{R_{02} + (1-p_2)C + p_2 R} P + x_p y_{pc} \frac{(1-p_2)C}{C_0 + p_2 R + (1-p_2)C} P - x_p P$$

Recorrendo-se à formulação de preferência variável proposta por Post *et al.* (2000), o modelo se torna (Faria & Costa 2010):

$$\frac{dR}{dt} = R \left(1 - \frac{R}{K} \right) - \frac{(1-p_1)R}{(1-p_1)R + p_1 A} x_c y_c \frac{R}{R_0 + R} C - \frac{p_2 R}{p_2 R + (1-p_2)C} x_p y_{pr} \frac{R}{R_{02} + R} P$$

$$\begin{aligned} \frac{dC}{dt} = & \frac{(1-p_1)R}{(1-p_1)R + p_1 A} x_c y_c \frac{R}{R_0 + R} C + \frac{p_1 A}{(1-p_1)R + p_1 A} x_c y_c \frac{A}{A_0 + A} C \\ & - \frac{(1-p_2)C}{p_2 R + (1-p_2)C} x_p y_{pc} \frac{C}{C_0 + C} P - x_c C \end{aligned} \tag{17}$$

$$\frac{dP}{dt} = \frac{p_2 R}{p_2 R + (1-p_2)C} x_p y_{pr} \frac{R}{R_{02} + R} P + \frac{(1-p_2)C}{p_2 R + (1-p_2)C} x_p y_{pc} \frac{C}{C_0 + C} P - x_p P$$

As variáveis e os parâmetros são definidos da mesma forma que no modelo (14), sendo que A é a entrada alóctone no nível do consumidor. p_1 representa o grau de preferência de consumo da entrada alóctone em relação ao consumo do recurso (R) pelo consumidor (C). Similarmente, p_2 descreve o grau de preferência de consumo do recurso (R) em relação ao consumo do consumidor (C) pelo predador (P). A_0 representa a constante de meia saturação da entrada alóctone.

O modelo de preferência fixa produz uma dinâmica complexa quando o consumidor direciona sua preferência sobre o consumo do recurso (p_1). Quando a preferência do consumidor é direcionada para a entrada alóctone, a dinâmica se torna menos complexa (i.e., a estabilidade aumenta quando a rede trófica se torna cada vez mais desacoplada). Por outro lado, o modelo de preferência variável mantém uma dinâmica estável ao longo de todos os valores de p_1 , corroborando novamente a estabilidade induzida pela preferência variável.

Com relação ao aumento de produtividade (K), o modelo com termo de preferência fixa mostrou mais uma vez uma diversa gama de dinâmicas com comportamentos complexos – variando de estados estáveis a dinâmicas complexas. Já o modelo com termo de preferência variável produz os mesmos padrões observados para onivoria sem aporte alóctone: estados estáveis para valores baixos e intermediários de entrada alóctone e ciclo limite de dois pontos para valores elevados. Interessante notar que no caso da dinâmica do predador onívoro a densidade varia de uma maneira não monotônica, sugerindo uma mudança de comportamento de consumo do predador ao longo do gradiente de produtividade –, o que denota uma conseqüência da competição indireta deste com o consumidor pelo recurso.

DISCUSSÃO

De maneira geral os trabalhos aqui revisados sugerem que a preferência por presas possui um papel importante na determinação da dinâmica das redes tróficas analisadas. O impacto da variação da magnitude da preferência difunde-se através de efeitos diretos e indiretos pelas espécies que compõem uma rede trófica, tornando complexa a tarefa de prever os efeitos que a variação nas forças de interação entre

as espécies causa na estrutura e estabilidade de uma rede trófica.

Competição aparente pode ser considerada a representação mais simples de uma rede trófica que comporta uma estrutura de preferência alimentar. Holt (1977) sugere que o predador ao consumir a espécie de presa com maior preferência em relação à outra instabiliza o sistema frente a um aumento da população da presa preferencial (Faria *et al.* 2008). Isto ocorre porque o consumo sobre a primeira aumenta a densidade do predador, e este por sua vez consome uma proporção maior da presa alternativa levando esta à extinção (corroborando, portanto, o paradoxo do enriquecimento *sensu* Rosenzweig 1971). Analisando com mais detalhes esta condição de instabilidade guiada pela preferência e aumento das populações, Faria & Costa (2009a) sugerem que a estrutura de preferência alimentar fixa resulta na geração de instabilidade da rede trófica de competição aparente estudada. Por outro lado, quando uma estrutura de preferência alimentar variável é empregada, o comportamento instável ditado pela extinção da população de presa alternativa não é mais observado. A eliminação do paradoxo de enriquecimento é resultado da preferência variável que altera sua magnitude conforme a variação das densidades dessas presas. Isto promove uma alternância nas forças de interação levando à estabilização da rede trófica de competição aparente.

Onivoria – também conhecida como predação intraguildd (Polis *et al.* 1989) – vem sendo explorada por diferentes autores no tocante a seu papel na estrutura e estabilidade das dinâmicas de redes tróficas (Pimm 1984, McCann & Hastings 1997, McCann *et al.* 1998, Tanabe & Namba 2005, Vandermeer 2006, Namba *et al.* 2008, Faria & Costa 2009b). Todos estes trabalhos sugerem a possibilidade de que interações onívoras podem resultar em estabilidade ou instabilidade, dependendo dos valores de parâmetros e modelos empregados. Entretanto, Faria & Costa (2009b) observaram que diferentes termos de preferência alimentar do predador de topo podem gerar dinâmicas distintas de uma rede trófica onívora contendo três espécies. O termo de preferência variável promove estabilidade para uma amplitude maior de valores de preferência alimentar, quando comparado à preferência fixa. Por outro lado, em ambos os casos de preferência, o mesmo padrão de

estabilização (i.e., o padrão de estabilização se refere à seqüência dos tipos de dinâmica que os modelos apresentam com a variação de um determinado parâmetro) é observado quando se considera o aumento no gradiente de produtividade (K). Todavia, o aumento excessivo da capacidade suporte gera instabilidade nos respectivos sistemas, corroborando assim o paradoxo do enriquecimento.

Além de investigar os diferentes fluxos de nutrientes que aportam em ecossistemas, quantificar a magnitude destes fluxos tornou-se um importante tópico em ecologia de paisagem (Polis & Winemiller 1996, Polis *et al.* 1997). Concomitantemente, em ecologia de redes tróficas, um esforço considerável vem sendo despendido para entender os efeitos desse fluxo sobre a função, estrutura e composição das comunidades (Polis & Winemiller 1996, Polis *et al.* 1997, Polis *et al.* 2004, Faria & Costa 2010). Nesta linha, entender como aporte alóctone influencia o consumidor em uma interação de onivoria se faz importante, uma vez que relações de onivoria e fluxo de nutriente são comumente encontrados em sistemas naturais (ver tabela 01 em Faria & Costa (2010) para uma breve revisão de trabalhos empíricos nesta área). Novamente, no contexto analisado, cada tipo de preferência alimentar gerou dinâmicas distintas no modelo de onivoria com aporte alóctone no nível de consumidor. O termo de preferência fixa produziu dinâmicas complexas. Contudo, a especialização do consumidor no aporte alóctone tornou a dinâmica menos complexa (ocorrência de ciclos limites). O termo de preferência variável, por sua vez, manteve a dinâmica estável independente do grau de preferência. No que diz respeito ao aumento no gradiente de produtividade, o padrão observado de estabilidade da dinâmica é o mesmo do caso de rede onívora sem aporte alóctone.

Como foi descrito acima, a preferência alimentar aqui discutida extensivamente é um dos pontos centrais de investigação e entendimento acerca do papel que as forças de interação desempenham na formação da estrutura de diferentes sistemas biológicos e sua influência na dinâmica de redes tróficas (Paine 1992, McCann *et al.* 1998, Berlow 1999, Schmitz *et al.* 2000, Pimm 2002, Berlow *et al.* 2004, Navarrete & Berlow 2006). Especificamente, em um estudo teórico, McCann e colaboradores (1998) observaram que ao agir sinergicamente, as combinações das forças fracas

e fortes de interação podem promover a estabilização de dinâmicas de redes tróficas. Em contrapartida ao proposto por Pimm (1979), Teng & McCann (2004), buscando entender o papel das forças de interação associadas com a estrutura da rede trófica, sugerem que redes tróficas compostas por compartimentos são mais estáveis que redes tróficas reticuladas, e que a combinação das diferentes forças de interação com a topologia da rede poderia promover esta estabilização.

É importante ressaltar que vários trabalhos teóricos sobre estabilidade de redes tróficas foram realizados empregando somente a preferência alimentar fixa ou a variável (Holt 1983, McCann & Hastings 1997, McCann *et al.* 1998, Huxel & McCann 1998, Post *et al.* 2000, Teng & McCann 2004; Faria *et al.* 2008). Contudo, ao longo desta revisão tornou-se evidente que os resultados obtidos podem ser completamente distintos (Faria & Costa 2009a, Faria & Costa 2009b, Faria & Costa 2010). Isto reforça a necessidade de cautela na determinação dos possíveis resultados gerais das análises, uma vez que respostas dinâmicas distintas podem ser geradas conforme a característica do termo de preferência empregado. Independente da abordagem teórica ou empírica, o entendimento do papel das forças de interação na estruturação de comunidades naturais e funcionamento de ecossistemas representam uma oportunidade promissora para futuras investigações.

REFERÊNCIAS

- BERLOW, E.L. 1999. Strong effects of weak interaction in ecological communities. *Nature*, 398: 330-334, <http://dx.doi.org/10.1038/18672>
- BERLOW, E.L.; NEUTEL, A.; COHEN, J.E.; DE RUITER, P.C.; EBENMAN, B.; EMMERSON, M.; FOX, J.W.; JANSEN, V.A.A.; JONES, J.I.; KOKKORIS, G.D.; LOGOFET, D.O.; MCKANE, A.J.; MONTOYA, J.M. & PETCHY, O. 2004. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology*, 73:585-598, <http://dx.doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00833.x>
- CASE, T. J. 2000. *An illustrated guide to theoretical ecology*. Oxford University Press.
- EVELEIGH, E.S; MCCANN, K.S.; MCCARTHY, P.C; POLLOCK, S.J.; LUCAROTTI, C.J.; MORIN, B.;

- MCDUGALL, G.; STRONGMAN, D.B.; HUBER, J., UMBANHOWAR, J. & FARIA, L.D.B. 2007. Fluctuations in density of an outbreak species drive diversity cascades in food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 16976-16981, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0704301104>
- FARIA, L.D.B.; REIGADA, C.; TRINCA, L.A. & GODOY, W.A.C. 2007. Foraging behaviour by an intraguild predator blowfly, *Chrysomya albiceps* (Diptera: Calliphoridae). *Journal of Ethology*, 25: 287-294, <http://dx.doi.org/10.1007/s10164-006-0025-9>
- FARIA, D.B.F.; UMBANHOWAR, J. & MCCANN, K.S. 2008. The long-term and transient implications of multiples predators in biocontrol. *Theoretical Ecology*, 01: 45-53, <http://dx.doi.org/10.1007/s12080-007-0003-z>
- FARIA, L.D.B. & COSTA, M.I.S. 2009a. The interplay among prey preference, predator mortality rate and environmental heterogeneity in food web long-term stability. *Journal Theoretical Biology*, 258: 339-343, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtbi.2008.06.010>
- FARIA, L.D.B. & COSTA, M.I.S. 2009b. The interplay among the prey preference, nutrient enrichment and stability in an omnivory system. *Brazilian Journal of Biology*, 69: 1027-1035, <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842009000500006>
- FARIA, L.D.B. & COSTA, M.I.S. 2010. Omnivorous food web, prey preference and allochthonous nutrient input. *Ecological Complexity*, 7: 107-114, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecocom.2009.08.003>
- FRETWELL, S.D. 1987. Food chain dynamics: the central theory of ecology? *Oikos*, 50: 291-301, <http://dx.doi.org/10.2307/3565489>
- HAIRSTON, N.G.; SMITH, F.E. & SLOBODKIN, L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, 44: 421-425, <http://dx.doi.org/10.1086/282146>
- HOLT, R.D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12: 197-229, [http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809\(77\)90042-9](http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809(77)90042-9)
- HOLT, R.D. 1983. Optimal foraging and the form of predator isocline. *The American Naturalist*, 122: 521-541, <http://dx.doi.org/10.1086/284153>
- HOLT, R.D. 1997. Community modules Pp. 333-350. In: A.C. Gange & V.K. Brown (eds.). *Multitrophic interactions in terrestrial systems: the 36th (Symposium of the British Ecological Society)*, Royal Holloway College, University of London Blackwell Science 440p.
- HUXEL, G.R. & MCCANN, K. 1998. Food web stability: the influence of trophic flows across habitats. *The American Naturalist*, 152: 460-469, <http://dx.doi.org/10.1086/286182>
- HUXEL, G. ; MCCANN, K.S. & POLIS, G.A. 2002. Effects of partitioning allochthonous resources on food web stability. *Ecological Research*, 17: 419-432, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1440-1703.2002.00501.x>
- JEFFERIES, R.L. 2000. Allochthonous inputs: integrating population changes and food web dynamics. *Trends in Ecology and Evolution*, 15:19-22, [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01758-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01758-9)
- KESHET, L.E. 1988. *Mathematical Models in Biology*. Random House. New York.
- MATSUDA, H.; KAWASAKI, K.; SHIGESADA, N.; TERAMOTO, E. & RICCIARDI, L.M., 1986. Switching effect on the stability of the prey-predator system with three trophic levels. *Journal of Theoretical Biology*, 122: 251-262, [http://dx.doi.org/10.1016/S0022-5193\(86\)80118-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0022-5193(86)80118-7)
- MCCANN, K. 2000. The diversity-stability debate. *Nature*, 405: 228-233, <http://dx.doi.org/10.1038/35012234>
- MCCANN, K.S. & HASTINGS, A. 1997. Reevaluating the omnivory-stability relationships in food webs. *Proceeding of the Royal Society of London*, 264: 1249-1254, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.1997.0172>
- MCCANN, K.S.; HASTINGS, A. & HUXEL, G.R. 1998. Weak trophic interactions and balance of nature. *Nature*, 395: 794-798, <http://dx.doi.org/10.1038/27427>
- MCCANN, K.; RASMUSSEN, J.B. & UMBANHOWAR, J. 2005. The dynamics of spatially coupled food web. *Ecology Letters*, 8: 513-523, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00742.x>
- MCCANN, K. & YODZIS, P. 1994a. Biological conditions for chaos in a three-species food chain. *Ecology*, 75: 561-564, <http://dx.doi.org/10.2307/1939558>
- MCCANN, K. & YODZIS, P. 1994b. Nonlinear dynamics and population disappearance. *The American Naturalist*, 144: 873-879, <http://dx.doi.org/10.1086/285714>
- NAMBA, T.; TANABE, K. & MAEDA, N. 2008. Omnivory and stability of food webs. *Ecological Complexity*, 5: 73-85, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecocom.2008.02.001>

- NAVARRETE, S.A. & BERLOW, E.L. 2006. Variable interaction strengths stabilize marine community pattern. *Ecology Letters*, 9: 526-536, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00899.x>
- PIMM, S.L. 1979. The structure of food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 16: 144-158, [http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809\(79\)90010-8](http://dx.doi.org/10.1016/0040-5809(79)90010-8)
- OKSANEN, L.; FRETWELL, S.D.; ARRUDA, J. & NIEMELI, P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist*, 118: 240-261, <http://dx.doi.org/10.1086/283817>
- PAINE, R.T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength, and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49: 667-685, <http://dx.doi.org/10.2307/4220>
- PAINE, R.T. 1992. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature*, 355: 73-75, <http://dx.doi.org/10.1038/355073a0>
- PIMM, S.L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307: 321-326, <http://dx.doi.org/10.1038/307321a0>
- PIMM, S.L. 2002. *Food Webs*. The University of Chicago Press, Chicago.
- POLIS, G.A. & STRONG, D.R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist*, 147: 812-846, <http://dx.doi.org/10.1086/285880>
- POLIS, G.A.; SEARS, A.L.W.; HUXEL, G.R.; STRONG, D.R. & MARON, J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 473-475, [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01971-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01971-6)
- POLIS, G.A.; MYERS, C.A. & HOLT, R.D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 20: 297-330, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001501>
- POLIS, G.A.; ANDERSON, W.B. & HOLT, R.D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: The dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 28: 289-316, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.289>
- POLIS, G.A.; SÁNCHEZ-PIÑERO, F.; STAPP, P.T.; ANDERSON, W.B. & ROSE, M.D. 2004. *Trophic flows from water to land: marine input affects food webs of island and coastal ecosystems worldwide*. In: G.A.Polis; M.E. Power & G.R. Huxel (eds.) *Food webs at the landscape level*. Chicago Press.
- POLIS, G.A. & WINEMILLER, K.O. 1996. *Food webs: Integration of patterns and dynamics*. Kluwer Academic Publishers, Boston.
- POST, M.D.; CONNERS, M.E. & GOLDBERG, D.S. 2000. Prey preference by a top predator and the stability of linked food chains. *Ecology*, 81: 8-14, [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0008:PPBATP\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0008:PPBATP]2.0.CO;2)
- ROSENZWEIG, M.L. 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science*, 171: 385-387, <http://dx.doi.org/10.1126/science.171.3969.385>
- SERGIO, F.; CARO, T.; BROWN, D.; CLUCAS, B.; HUNTER, J.; KETCHUM, J.; MCHUGH, K. & HIRLADO, F. 2008. Top predators as conservation tools: ecological rationale, assumptions, and efficacy. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 39: 1-19, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173545>
- SCHMITZ, O.J.; HAMBACK, P.A. & BECKERMAN, A.P. 2000. Trophic cascade in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *The American Naturalist*, 155: 141-153, <http://dx.doi.org/10.1086/303311>
- SNYDER, W.E.; EVANS, E.W. 2006. Ecological effects of invasive arthropod generalist predators. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 37: 95-120, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110107>
- STROGATZ, S.T. 1994. *Nonlinear dynamics and chaos*. Perseus Books Publishing, New York.
- TANABE, K. & NAMBA, T. 2005. Omnivory creates chaos in simple food web models. *Ecology*, 86: 3411-3414, <http://dx.doi.org/10.1890/05-0720>
- TENG, J. & MCCANN, K.S. 2004. Dynamics of compartmented and reticulate food web in relation to energetic flows. *The American Naturalist*, 164:85-100, <http://dx.doi.org/10.1086/421723>
- TILMAN, D. & DOWNING, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grassland. *Nature*, 367: 363-365, <http://dx.doi.org/10.1038/367363a0>
- TURCHIN, P. 2003. *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis*. Princeton University Press.
- VANDERMEER, J. 2006. Omnivory and the stability of food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 238: 497-504, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.06.006>
- YODZIS, P. & INNES, S. 1992. Body size and consumer resource dynamics. *The American Naturalist*, 139: 1151-1175, <http://dx.doi.org/10.1086/285380>

Submetido em 07/01/2010

Aceito em 08/11/2011