

**Universidade Federal de Ouro Preto**

**Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais**

**Orientador: Sérgio Pontes Ribeiro**

**Co-orientador: Tiago Garcia de Senna Carneiro**

**Dissertação de Mestrado:**

***“Estudo e modelagem das dinâmicas  
estruturais de assembleias de formigas  
tropicais em diferentes escalas ecológicas”***

**Alexandre Bahia Gontijo**

**Novembro de 2009**

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

*“Estudo e modelagem das dinâmicas estruturais de assembléias  
de formigas tropicais em diferentes escalas ecológicas”*

Dissertação de Mestrado apresentada  
ao Departamento de Ciências Biológicas do  
Instituto de Ciências Exatas e Biológicas da  
Universidade Federal de Ouro Preto como  
parte dos requisitos para obtenção do título de  
Mestre em Ecologia de Biomas Tropicais.

Banca Examinadora

-----

Orientador: Sérgio Pontes Ribeiro

-----

Og Francisco Fonseca de Souza

-----

Silvana Amaral Kampel

Ouro Preto

06 de novembro de 2009

*Dedico esse trabalho a todos, sem exceção.*

*“As verdades dos homens são apenas mentiras irrefutáveis.”*

*Friedrich Nietzsche*

*“No âmago das dificuldades do homem atual está o desconhecimento do conhecer.”*

*Humberto R. Maturana*

*Em honra ao Conselho.*

## *Agradecimentos*

Dedico minha profunda gratidão para todos aqueles que me proporcionaram essa oportunidade. Obrigado a meus pais, simplesmente por tudo, a todos os professores que tive dentro e fora das escolas, aos queridos e verdadeiros amigos e a minha querida família, vocês são a base de tudo o que sou.

Morar e estudar em Ouro Preto foi simplesmente indescritível, foi uma experiência fundamental para minha emancipação como indivíduo e, mais além, como parte de um todo. Não foi apenas um divisor de águas, foram vários. Foram várias moradas, vários amigos, carnavais, sambas, festivais, não conseguiria expressar o quanto foi maravilhoso conhecer esse lugar com tanta profundidade.

Minha eterna gratidão a República Partenon, um dos poucos lugares onde a essência da democracia ainda se faz presente, onde um homem é igual a um voto. Obrigado por me acolher como um de seus irmãos.

Dedico esse trabalho em especial a Universidade Federal de Ouro Preto e ao Brasil, meu querido país, por ter me confiado a oportunidade de buscar o conhecer, farei o possível para retribuir-lhe a altura.

Aos meus amigos e colegas do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Biomas Tropicais do DEBIO: Camilitx, Canuto, Rodolfo, Núbia, Véio, Alê, Difunto, Biskoito e todos os que embarcaram comigo nesse trem de mestrado.

A Ju, minha irmã do coração, senti muito sua falta fia.

À turma de biologia de 2002, vocês sempre serão bem, mais que amigos, mesmo aqueles que estão longe, Dani, Royal, Pião, Aline e Paula.

Ao meu irmão em armas e idéias Milton, essa foi só uma das batalhas meu velho, quem sabe um dia a gente ganha a guerra.

Aos eternos amigos de samba, Cabeça, Chico, Mary, Terror, Simone, Luana, Rodolfín, Nayara, Amanda, Douguíníssimo, Wilde (o selvagem), Zé Roberto, Dudu, Alejandro, Michele, Marina e tantos outros, vocês tornaram tudo isso extremamente agradável, valeu meu povo.

À minha amiga, companheira, amante e tudo o mais que o amor possa expressar. Mirele, você foi fundamental em todos os sentidos meu anjo.

Meus mais profundos agradecimentos aos grandes mestres e amigos que tive na academia, Marco Antônio por ter me apontado as primeiras direções da ciência, Sérgio por ter acreditado no meu potencial e ter me guiado nas escaladas mais altas da Ecologia, Tiago por ter me apresentado novas e fantásticas maneiras de se pensar e entender o mundo, professor Rogério Parentone por iluminar os conceitos filosóficos por traz do meu entendimento e Flávio, por ter me ensinado a fantástica arte de ler as formigas, vocês são, sem sombra de dúvidas, exemplos a serem seguidos.

Aos meus queridos amigos e colegas do laboratório de Ecologia Evolutiva da UFOP, foi fantástico trabalhar com vocês e espero sempre poder continuar nesse time.

A todos aqueles que trabalharam comigo em campo, Ivan, Reuber, Xavier e tantos outros grandes amigos.

Agradeço em especial à Prof. Dr. Ana Harada e ao Prof. Dr. John T. Longino e suas respectivas equipes de pesquisa por cedido os dados coletados durante seus trabalhos no projeto TEAM. Sua colaboração foi essencial para a conclusão do meu trabalho.

A Conservação Internacional, via recursos da Fundação Moore financiou o Projeto TEAM. A FAPEMIG financiou parte dos custos deste projeto, pelo projeto Pesquisador Mineiro APQ 4610-5.03/07. O TERRALAB – Laboratório para Modelagem e Simulação de Sistemas Terrestres, fruto do convênio de cooperação técnico-científica entre as instituições INPE (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais) e UFOP. Sérgio Pontes Ribeiro orientou esta dissertação enquanto Pesquisador CNPq, nível 2.

## Sumário

1	Introdução.....	11
1.1	Modelos ecológicos e suas implicações na teoria ecológica .....	11
1.2	Dinâmicas populacionais à luz do modelo do nicho multidimensional de Hutchinson .....	13
1.3	Mudanças de parâmetros de nicho e o modelo de sucessão ecológica.....	14
1.4	O modelo de nicho construtivismo .....	15
1.5	Modelos de teias tróficas .....	19
1.6	Sistemas complexos adaptativos.....	20
1.7	O papel funcional das formigas nos ecossistemas .....	23
2	Objetivos e Hipóteses.....	25
2.1	H1: As assembléias de formigas apresentam estruturas distintas em diferentes escalas ecológicas. ....	26
2.2	H2: A alternância de dominância entre os gêneros de formigas é explicada pelos efeitos das mesmas sobre seu ambiente, a Luz do modelo de nicho construtivismo.....	27
2.3	H3: Os grupamentos de guildas tróficas podem ser interpretados a partir do conceito de “sistemas complexos adaptativos”. ....	27
3	Metodologia .....	28
3.1	T.E.A.M (Tropical Ecology Assessment and Monitoring).....	28
3.2	Áreas de estudo .....	29
3.2.1	Volcán Barva .....	29
3.2.2	Caxiuanã .....	31
3.3	A Estação Integrada de Monitoramento, IMA – Integrated Monitoring Array	32
3.4	Dispondo o transecto .....	34
3.5	Amostras de serapilheira.....	34
3.6	Extração de formigas das amostras de serapilheira utilizando o mini aparelho de Winkler.....	35
3.7	Identificação dos Gêneros.....	36
3.8	Análise de dados .....	36
4	Modelagem computacional .....	36
4.1	Teoria de sistemas.....	37
4.2	Modelos de crescimento populacionais de tempo contínuo .....	39

4.2.1	Crescimento linear.....	39
4.2.2	Crescimento exponencial.....	40
4.2.3	Crescimento logístico .....	41
4.3	Modelos de crescimento populacionais de tempo discreto.....	42
4.3.1	Caos determinístico em ecologia de populações .....	44
4.4	Softwares utilizados .....	46
4.4.1	VENSIM.....	46
4.4.2	TerraME.....	47
4.5	Construção de um modelo exploratório para alternância de gêneros no Vensim. 47	
4.6	Ordenação de dominância.....	50
5	Resultados .....	51
5.1	Análise de Sensibilidade do Modelo Computacional de Nicho Construtivismo 51	
5.1.1	Simulações em tempo contínuo.....	51
5.1.2	Simulações em tempo discreto. ....	52
5.2	Flutuações estruturais na composição de assembléias de formigas de serapilheira.....	56
5.3	Caracterização da estrutura de dominância de gêneros das assembléias de formigas em diferentes escalas espaciais.....	60
5.4	Caracterização da estrutura de dominância de guildas Tróficas das assembléias de formigas em diferentes escalas espaciais. ....	65
5.5	Comparação entre as estruturas hierárquicas de guildas tróficas entre as duas regiões estudadas. ....	70
6	Discussão.....	74
6.1	O papel funcional das guildas tróficas .....	74
6.2	As variações estruturais na composição dos gêneros .....	75
6.3	As guildas tróficas como Sistemas Complexos Adaptativos.....	78
6.4	O uso da estrutura de guildas tróficas para caracterização de diferentes Biomas 80	
7	Bibliografia.....	81

## Lista de Figuras

FIGURA 1: SITES IMPLEMENTADOS PELO TEAM.....	29
FIGURA 2: ESTAÇÃO BIOLÓGICA LA SELVA, USO DO SOLO .....	30
FIGURA 3: DELIMITAÇÃO DA FLORESTA NACIONAL DE CAXIUANÃ. ....	31
FIGURA 4: ESTAÇÃO INTEGRADA DE MONITORAMENTO, IMA. TRANSECTOS DE COLETA DESTACADOS EM AZUL. TRILHAS EM AMARELO. ....	33
FIGURA 5: A) PENEIRA PARA TRIAGEM DA SERRAPILHEIRA EM CAMPO. B) ASPECTOS EXTERNOS DO MINI WINKLER. C) ASPECTOS INTERNOS DO MINI WINKLER. ....	35
FIGURA 6: DIAGRAMA DE UM SISTEMA REPRESENTANDO O FLUXO DE MORTES E NASCIMENTOS DA POPULAÇÃO N. ....	39
FIGURA 7: GRÁFICO DE CRESCIMENTO LINEAR. ....	40
FIGURA 8: CURVA DE CRESCIMENTO EXPONENCIAL .....	41
FIGURA 9: CURVA DE CRESCIMENTO LOGÍSTICO.....	42
FIGURA 10: GRÁFICOS DE FLUTUAÇÕES POPULACIONAIS GERADOS A PARTIR DA EQUAÇÃO LOGÍSTICA EM TEMPO DISCRETO. ....	46
FIGURA 11: MODELO DE NICHOS CONSTRUÇÃO PROGRAMADO A PARTIR DAS EQUAÇÕES PROPOSTAS POR LEWONTIN (2000). ....	48
FIGURA 12: FLUTUAÇÕES POPULACIONAIS PARA OS ORGANISMOS 1 E 2 GERADAS A PARTIR DA CONSTRUÇÃO E DESCONSTRUÇÃO DE SEUS RESPECTIVOS NICHOS AO LONGO DE 100 CICLOS. ....	52
FIGURA 13: FLUTUAÇÕES POPULACIONAIS PARA OS ORGANISMOS 1 E 2 GERADAS A PARTIR DA CONSTRUÇÃO E DESCONSTRUÇÃO DE SEUS RESPECTIVOS NICHOS AO LONGO DE 100 CICLOS. ....	55
FIGURA 14: EXPERIMENTO 4 COM 1000 CICLOS DE SIMULAÇÃO EVIDENCIANDO A ESTABILIZAÇÃO POPULACIONAL DO ORGANISMO 2. ....	56
FIGURA 15: FLUTUAÇÃO TEMPORAL DA FREQUÊNCIA DE OCORRÊNCIA DOS GÊNEROS DE FORMIGAS AO LONGO DO TEMPO AMOSTRADO PARA O PLOT DE CAXIUANÃ. ....	57
FIGURA 16: FLUTUAÇÃO TEMPORAL DA FREQUÊNCIA DE OCORRÊNCIA DOS GÊNEROS DE FORMIGAS AO LONGO DO TEMPO AMOSTRADO PARA OS QUADRANTES EM SEPARADO DO PLOT DE CAXIUANÃ. ....	58
FIGURA 17: FLUTUAÇÃO TEMPORAL DA FREQUÊNCIA DE OCORRÊNCIA DAS GUILDAS DE FORMIGAS AO LONGO DO TEMPO AMOSTRADO PARA O PLOT DE CAXIUANÃ. ....	59
FIGURA 18: FLUTUAÇÃO TEMPORAL DA FREQUÊNCIA DE OCORRÊNCIA DOS GUILDAS TRÓFICAS DE FORMIGAS AO LONGO DO TEMPO AMOSTRADO PARA OS QUADRANTES EM SEPARADO DO PLOT DE CAXIUANÃ. ....	60
FIGURA 21: ESTRUTURA HIERÁRQUICA DE DOMINÂNCIA PARA OS GÊNEROS DO PLOT DE CAXIUANÃ.....	61
FIGURA 22: ESTRUTURA HIERÁRQUICA DE DOMINÂNCIA PARA OS GÊNEROS DOS QUATRO QUADRANTES DO PLOT DE CAXIUANÃ. ....	62
FIGURA 23: ANÁLISE DE DISPERSÃO DOS GÊNEROS AO LONGO DAS MÉDIAS PONDERADAS DE DOMINÂNCIA AJUSTADOS À LINHA DE TENDÊNCIA PARA O PLOT DE CAXIUANÃ. AJUSTE DE 98%. ....	63
FIGURA 24: ANÁLISE DE DISPERSÃO DOS GÊNEROS, ORDENADOS SEGUNDO O PLOT, AO LONGO DAS MÉDIAS PONDERADAS DE DOMINÂNCIA DOS QUADRANTES, AJUSTADOS À LINHA DE TENDÊNCIA. ....	64

FIGURA 25: ESTRUTURA HIERÁRQUICA DE DOMINÂNCIA PARA AS GILDAS TRÓFICAS DO PLOT DE CAXIUANÃ.....	65
FIGURA 26: ESTRUTURA HIERÁRQUICA DE DOMINÂNCIA PARA AS GILDAS DOS QUATRO QUADRANTES DO PLOT DE CAXIUANÃ. ....	66
FIGURA 27: ANÁLISE DE DISPERSÃO DAS GILDAS TRÓFICAS AO LONGO DAS MÉDIAS PONDERADAS DE DOMINÂNCIA AJUSTADOS À LINHA DE TENDÊNCIA PARA O PLOT DE CAXIUANÃ. AJUSTE DE 98%. ....	67
FIGURA 28: ANÁLISE DE DISPERSÃO DAS GILDAS TRÓFICAS, ORDENADOS SEGUNDO O PLOT, AO LONGO DAS MÉDIAS PONDERADAS DE DOMINÂNCIA DOS QUADRANTES, AJUSTADOS À LINHA DE TENDÊNCIA. ....	68
FIGURA 29: ESTRUTURA HIERÁRQUICA DE DOMINÂNCIA PARA AS GILDAS DOS QUATRO QUADRANTES DO PLOT 1 DA COSTA RICA. MUDANÇA NA CONFIGURAÇÃO EM RELAÇÃO AS GILDAS DO PLOT COMO UM TODO MARCADA EM VERMELHO. ....	69
FIGURA 30: COMPARAÇÃO ENTRE AS ESTRUTURAS HIERÁRQUICAS DOS GÊNEROS ENTRE OS TRÊS PLOTS ESTUDADOS. GÊNEROS QUE ALTERNARAM SUAS POSIÇÕES ENTRE AS ÁREAS MARCADAS EM VERMELHO.....	71
FIGURA 31: COMPARAÇÃO ENTRE AS ESTRUTURAS HIERÁRQUICAS DOS GILDAS TRÓFICAS ENTRE OS TRÊS PLOTS ESTUDADOS. GILDAS QUE ALTERNARAM SUAS POSIÇÕES ENTRE AS ÁREAS MARCADAS EM VERMELHO. TROCA DE POSIÇÃO EVIDENCIADA PELA SETA EM VERDE. ....	72
FIGURA 32: PLOT 2 DA COSTA RICA AJUSTADO À CONFIGURAÇÃO HIERÁRQUICA DO PLOT 1 DA COSTA RICA. AJUSTE DE 80%. ....	73
FIGURA 33: PLOT 2 DA COSTA RICA AJUSTADO À CONFIGURAÇÃO HIERÁRQUICA DO PLOT DE CAXIUANÃ. AJUSTE DE 0,2%. ....	73

## Lista de equações

$\frac{dN}{dt} = r$	<b>EQUAÇÃO 1</b> .....	<b>39</b>
$\frac{dN}{dt} = rN$	<b>EQUAÇÃO 2</b> .....	<b>40</b>
$\frac{dN}{dt} = rN(k - N) / k$	<b>EQUAÇÃO 3</b> .....	<b>42</b>
$N_{t+1} = rN_t(k - N_t) / k$	<b>EQUAÇÃO 4</b> .....	<b>45</b>
$\frac{dOrganismo1}{dt} = txDesc1 \times Organismo1 \times (1 - Organismo1 / Nicho1) - \frac{dNicho2}{dt}$	<b>EQUAÇÃO 5</b> .....	<b>50</b>
$\frac{dNicho2}{dt} = txCons2 \times Nicho2 \times (1 - Nicho2 / Organismo1) - \frac{dOrganismo2}{dt}$	<b>EQUAÇÃO 6</b> .....	<b>50</b>
$\frac{dOrganismo2}{dt} = txDesc2 \times Organismo2 \times (1 - Organismo2 / Nicho2) - \frac{dNicho1}{dt}$	<b>EQUAÇÃO 7</b> .....	<b>50</b>
$\frac{dNicho1}{dt} = txCons1 \times Nicho1 \times (1 - Nicho1 / Organismo2) - \frac{dOrganismo1}{dt}$	<b>EQUAÇÃO 8</b> .....	<b>50</b>
$Organismo1_{t+1} = (1 + txDesc1) \times Organismo1_t \times (1 - Organismo1_t / Nicho1_t) - \Delta Nicho2_t$	<b>EQUAÇÃO 9</b> .....	<b>50</b>
$Nicho2_{t+1} = (1 + txConst2) \times Nicho2_t \times (1 - Nicho2_t / Organismo1_t) - \Delta Organismo2_t$	<b>EQUAÇÃO 10</b> .....	<b>50</b>
$Organismo2_{t+1} = (1 + txDesc2) \times Organismo2_t \times (1 - Organismo2_t / Nicho2_t) - \Delta Nicho1_t$	<b>EQUAÇÃO 11</b> .....	<b>50</b>
$Nicho1_{t+1} = (1 + txConst1) \times Nicho1_t \times (1 - Nicho1_t / Organismo2_t) - \Delta Organismo2_t$	<b>EQUAÇÃO 12</b> .....	<b>50</b>

## Lista de tabelas

Tabela 1.....	<b>51</b>
Tabela 2.....	<b>53</b>
Tabela 3.....	<b>64</b>
Tabela 4.....	<b>69</b>

## Resumo

A teoria ecológica é construída através de modelos que possam explicar as relações entre organismos e ambiente. No entanto, esta se trata de uma ciência integradora de conhecimentos e beneficiada por abordagens interdisciplinares devido à enorme complexidade observada nos ecossistemas. Nesse contexto, o uso de ferramentas matemáticas tem se mostrado extremamente importante para a compreensão dos sistemas ecológicos. Neste trabalho foram estudadas assembléias de formigas em duas áreas da região neotropical, Caxiuanã (Pará) e Volcan Barva (Costa Rica). A partir da análise de suas dinâmicas populacionais e estruturas de dominância sob diferentes escalas espaciais e ecológicas (composição de gêneros e guildas tróficas), foram desenvolvidos modelos computacionais que permitissem avaliar alguns dos principais modelos de suporte à Ecologia Teórica. Esses modelos buscam explicar tanto as dinâmicas e estruturas populacionais como também os mecanismos e processos por trás da funcionalidade de ecossistemas ditos complexos. Foram observadas diferenças marcantes na estrutura de dominância das populações entre as duas escalas ecológicas consideradas. As análises sob a escala de gêneros mostraram grande instabilidade temporal associada a diferenças de configuração hierárquica entre escalas espaciais distintas. Em contrapartida, as análises feitas sob a escala de guildas tróficas evidenciaram comportamentos relativamente mais estáveis quando comparados aos gêneros. Tais resultados foram interpretados à luz de duas teorias principais, o “nicho construtivismo” e “sistemas complexos adaptativos”.

## **Abstract**

The ecological theory is largely built on models that can explain the relationships between organisms and their environment. However, this is a science that integrates knowledge and greatly benefited from interdisciplinary approaches due to the enormous complexity observed in ecosystems. In this context, the use of mathematical tools has been extremely important for the understanding of ecological systems. In this study ant assemblages in two areas of the Neotropics, Caxiuanã (Pará) and Volcan Barva (Costa Rica), from the analysis of their population dynamics and structures of dominance at different spatial scales and ecological (gender composition and guilds trophic). Based on these data we proposed computer models based in the context of theoretical ecology in order to understand these population dynamics and structural understanding of the mechanisms and processes behind the functionality of so-called complex ecosystems. Considerable differences were observed in the structure of dominance over time sampled between the two ecological scales. The analysis in the range of genres showed great temporal instability associated with configurational variations between different spatial scales. By contrast, the analysis made in the range of feeding guilds showed relatively more stable behavior compared to the genders. These findings were interpreted in light of two main theories, the "niche construction" and "complex adaptive systems."

# 1 Introdução

## 1.1 Modelos ecológicos e suas implicações na teoria ecológica

A teoria ecológica é grandemente construída através de modelos que possam explicar as relações entre organismos e ambiente. No entanto, esta se trata de uma ciência integradora de conhecimentos e grandemente beneficiada por abordagens interdisciplinares devido a enorme complexidade observada nos ecossistemas. O motivo fundamental para tal é que a ecologia lida com sistemas complexos e heterogêneos que são produtos da evolução (Loehle 1988), que resultam de fenômenos únicos e históricos que moldam as relações entre as espécies no presente, seus aspectos sutis e idiossincráticos que, por sua vez, resultam nesta dita complexidade (Mayr 2002).

A maioria dos modelos teóricos em ecologia é de caráter geral e, portanto, apresenta falhas quando aplicados a ecossistemas distintos, restringindo bastante sua capacidade de explicação de fenômenos reais. Em essência são gerados a partir de processos especulativos que seguem observações empíricas, mas muitas vezes não fazem uso de estruturas hipotético-dedutivas. Entretanto, a importância de teorias está além de qualquer questionamento uma vez que arcabouços teóricos constituem a base do processo de elaboração do conhecimento científico (Pickett. 1994), e a estruturação formal de paradigmas do pensamento é uma etapa fundamental para direcionar a base indutiva do pensamento que embasa a formulação de hipóteses específicas.

Nesse contexto, o uso de ferramentas matemáticas tem se mostrado extremamente importante para a compreensão dos sistemas ecológicos. Os primeiros modelos nesse sentido surgiram com o estudo matemático de dinâmica de populações, em 1798, quando foi publicado o artigo “An Essay on the Principle of Population as it Affects the Future Improvement of Society” do economista e demógrafo britânico Thomas Robert

Malthus. Seu trabalho previa um crescimento em progressão geométrica para a população e em progressão aritmética para os meios de sobrevivência. Entretanto, Malthus não considerou em seus modelos que vivemos em um sistema ecológico fechado e por isso, mais cedo ou mais tarde, toda a população seria forçada a encontrar limitações de alimento, água, ar ou espaço físico e por isso, manter-se-ia estável em um limite máximo de sobrevivência. Um pouco mais tarde, por volta de 1838, a limitação dos recursos foi estudada por Pierre Verhulst, a pedido do governo da Bélgica que estava preocupado com o crescimento populacional. Verhulst incorporou essa limitação ao modelo de Malthus e apresentou a equação do crescimento populacional (Verhulst 1838).

A dinâmica populacional só tornou-se mais conhecida na década 20 do século XX, interessando a muitos cientistas, entre eles o químico Lotka (Lotka 1925) e o matemático Volterra (Volterra, V. 1926), que focalizaram a interação entre duas espécies num modelo que hoje é chamado de Lotka – Volterra. Este modelo foi aperfeiçoado por vários cientistas, entre eles Gause (1934), Holling (1959), Rosenzweig & MacArthur (1963), entre outros. Nos últimos anos surgiu um grande número de modelos populacionais, aplicados às áreas de biologia, ecologia, epidemiologia, imunologia, genética, bioquímica, engenharias biomédica e sanitária, entre outras. Estes modelos descrevem a dinâmica de populações cujos indivíduos podem ser moléculas bioquímicas, bactérias, neurônios, células, insetos, indivíduos infectados, colônias de formigas ou abelhas, etc (Rafikov 2003).

Nessa mesma linha, muitos cientistas têm formulado modelos cada vez mais elaborados com o objetivo de entender com maior profundidade os processos aos quais os seres vivos estão submetidos. Neste trabalho iremos assumir alguns dos principais modelos ecológicos como pressupostos teóricos, a fim de buscar bases argumentativas

para a interpretação das dinâmicas observadas na estrutura organizacional de assembléias de formigas tropicais. Tais dinâmicas são extremamente complexas e mostram diferentes padrões comportamentais ao serem analisadas sob escalas ecológicas distintas, compondo uma importante ferramenta para a elaboração e aplicação da teoria ecológica.

## ***1.2 Dinâmicas populacionais à luz do modelo do nicho multidimensional de Hutchinson***

O nicho ecológico é um dos conceitos mais importantes em uso na ecologia, no entanto, para muitos, aspectos fundamentais são confundidos com outros termos também importantes como, por exemplo, o habitat (Whittaker 1973).

A confusão vem do uso da mesma palavra, “nicho” para diferentes conceitos ao longo do desenvolvimento da teoria ecológica. Podemos distinguir pelo menos três sentidos para o termo: (1) o nicho como posição de espécie em uma dada comunidade – o conceito funcional do nicho; (2) o nicho como a distribuição relativa de uma espécie em uma gama de ambientes e comunidades – o nicho como habitat, ou o conceito de nicho como unidade espacial; e (3) o nicho como um amalgama dessas duas idéias, definido por fatores dentro das comunidades e entre comunidades (Whittaker 1973).

Neste trabalho será adotado o conceito proposto por Hutchinson (1958) onde as variáveis presentes no ambiente afetam as espécies como um conjunto de  $n$  parâmetros, dando ao nicho possibilidades de configurações multidimensionais. Segundo Hutchinson (1957) o termo nicho ecológico é definido por “maneiras pelas quais tolerâncias e necessidades interagem na definição de condições e recursos necessários a um indivíduo (ou espécie) a fim de cumprir o seu modo de vida”, e se tornou um dos termos mais importantes e ainda predominantes na teoria ecológica (Townsend 2006).

Implícito no clássico conceito cunhado por Hutchinson, podemos admitir a momentaneidade das condições onde opera a evolução e a adaptação. Os sistemas ecológicos estão em constante transformação. Recursos e condições mudam ao longo do tempo levando diferentes espécies à dominância em diferentes momentos. Tais transformações podem estar por trás da grande instabilidade na composição das assembléias de formigas estudadas nesse trabalho, onde a frequência de ocorrência de um gênero em relação ao outro muda drasticamente em intervalos de tempo e espaço relativamente curtos, sem que maiores alterações na fisionomia de ecossistemas sejam evidenciados.

Pouco se sabe a respeito de como se dão tais transformações já que as variáveis que atuam no mecanismo de troca de dominância dos gêneros são extremamente numerosas, portanto, de difícil identificação. Em vista disso, a dinâmica de variação de dominância em comunidades de formigas é aqui modelada com base no princípio de que as transformações no sistema que promovem essa alternância seriam desencadeadas não apenas por mudanças abióticas, mas também pelos parâmetros do nicho das próprias espécies dominantes presentes no sistema, que reconfigurariam-se sem, no entanto, alterar a funcionalidade do sistema ecológico como um todo.

### ***1.3 Mudanças de parâmetros de nicho e o modelo de sucessão ecológica***

Existem modelos ecológicos que tratam das mudanças nos padrões de distribuição e dominância dos organismos nos ecossistemas. No entanto estes são baseados em alterações funcionais evidentes, que se tornam mais perceptíveis em sistemas transitórios, os ditos “sistemas sucessionais”. A primeira interpretação de sucessão natural, cunhada por Clements em 1916, se restringia ao desenvolvimento da vegetação numa dada área através de estágios discretos que culminam num clímax regional. Porém, atualmente este modelo se encontra superado por outros mais complexos, onde

a sucessão é entendida como um conjunto de tendências no desenvolvimento do ecossistema que muitas vezes não são paralelas ou estritamente direcionais. A ausência de consenso a respeito dessas tendências e de sua integração em um modelo unificado acabou tornando o conceito de sucessão bem mais confuso e incerto (Pickett 1976).

Connell & Slayter (1977) propuseram um modelo de sucessão natural baseado no processo de facilitação, onde a entrada de uma espécie pioneira no ambiente resultaria em dramáticas mudanças no mesmo. Desta forma, outra espécie teria sua entrada facilitada no caso das condições modificadas pela primeira espécie lhe serem favoráveis.

Obviamente, as novas condições ecológicas causadas pela presença da primeira espécie são distintas daquelas que lhe permitiram a ocupação inicial, ficando então sua continuidade ou recrutamento comprometido. Tal processo leva o ecossistema a assumir diferentes composições de espécies e estruturas de comunidades ao longo de seu desenvolvimento (Pickett 1976). Implicitamente, este modelo lida com as mudanças nos parâmetros do nicho fundamental e, conseqüentemente, com mudanças nas vantagens adaptativas das espécies que se alternam, na paisagem. Entretanto, os autores não formularam nenhum teorema à luz do conceito de nicho para fundamentar este processo de mudanças causadas pelas próprias espécies em sucessão.

#### ***1.4 O modelo de nicho construtivismo***

Enquanto o modelo de nicho multidimensional permite analisar as interações de espécies sobre uma base ambiental que permanece dinamicamente independente das mesmas, uma nova abordagem leva em consideração uma via de mão dupla para as interações entre organismos e ambiente. Neste modelo as espécies atuam sobre as condições de habitat na base de seu nicho, transformando-as de tal maneira que podem vir a causar alterações em escalas muito específicas e locais. Ou seja, até mudanças

relativas das densidades populacionais dentro uma comunidade ecológica resiliente e constante quanto à composição de espécies, poderiam ser detectadas, mesmo se não forem tão abrangentes quanto os processos observados em sistemas sucessionais.

Esta idéia é conhecida como nicho construção e seu conceito foi proposto pelo geneticista de populações Richard Lewontin (2000). Em sua essência diz que assim como o organismo é afetado pelo ambiente o mesmo também interfere na construção estrutural do seu contexto. Essa afirmação, que a princípio pode parecer trivial, não o é, pois considera que os fenômenos que ocorrem independentemente da presença de organismos, como glaciações ou depósitos de cinzas vulcânicas, são condições físicas, e não o ambiente (Rios 2004). "O ambiente de um organismo é a penumbra de condições externas relevantes para ele em função de suas interações em relação a aspectos do mundo exterior" (Lewontin 2000). Ele não apenas crítica os antigos conceitos adaptacionistas à luz da teoria do nicho ecológico, como também, propõe uma nova idéia para explicar o processo evolutivo: a metáfora da "construção ecológica".

Podemos destacar três aspectos das interações entre organismos e seu meio ambiente: 1) as demandas dos organismos determinam quais são os elementos do mundo exterior que são relevantes para ele, 2) os organismos constroem ativamente o ambiente em seu favor e 3) os organismos promovem um processo constante de alteração do ambiente onde vivem. A construção de organismos e meio ambiente é um processo de coevolução e pode ser resumida por equações diferenciais no tempo, propostas por Lewontin (2000). Na formulação original teríamos duas equações:

$$(1) \frac{dE}{dt}=f(E)$$

$$(2) \frac{dO}{dt}=g(O, E)$$

Sendo E = ambiente, O = organismo, e f e g constantes que representam equações de crescimento, não especificadas pelo modelo original. Em (1) a função é apenas do ambiente, a função de (1) quando incorporada em (2) proporcionará a história evolutiva do organismo totalmente impulsionada pelo ambiente autônomo (Rios 2004).

Considerando agora a idéia de construção, Lewontin sugere ser uma melhor descrição da situação o uso de um par de equações acopladas:

$$(3) \frac{dE}{dt} = f(O, E)$$

$$(4) \frac{dO}{dt} = g(O, E).$$

Dessa forma tanto a história do organismo quanto a do ambiente são desempenhadas por um e por outro, onde ambos são, simultaneamente, causa e efeito (Rios 2004).

É possível perceber em comunidades sucessionais o efeito causal da presença de uma espécie nas transformações que inevitavelmente trarão mudanças na dominância e nas densidades relativas desta e de outras espécies. Mais do que isto, as comunidades teriam sua capacidade de abrigar espécies expandida continuamente, se tornando mais diversas como resultado da ação das interações dos organismos que as compõem, as quais criam nichos para outras formas de vida pelo simples fato de existirem.

O processo de reestruturação do nicho também pode ser percebido nas relações de competição, onde a influência de uma espécie sobre o sistema apresenta efeitos negativos diretos ou difusos sobre uma segunda espécie. Sendo assim, o princípio de construção pode refletir um enorme número de relações ecológicas existentes, compondo um mecanismo capaz de abordar a enorme diversidade de espécies e habitats presentes nos ecossistemas terrestres. Diversos autores têm estudado estas relações dinâmicas, na tentativa de gerar modelos capazes de explicar e prever a diversidade dos

ecossistemas (Southwood 1977, Greenslade 1983, Pimm 1982, Lawton 2001, Gaston 1996). Em acréscimo, toda uma escola descritiva vem tentando caracterizar padrões de acúmulo de espécies sobre recursos ou habitats tropicais (Erwin 1982, Basset e Novotny 1999), particularmente com insetos de dossel, de uma forma similar com estudos sobre a fauna e flora de ecossistemas terrestres temperados (Crawley & May 1987, Borges & Brown 2004). Embora esse processo de acúmulo de espécies seja um assunto fundamental em livros textos sobre ecologia de comunidades (Begon 1996, Ricklefs 2003, Odum 1988), ainda há lacunas teóricas largamente ignoradas pela literatura.

Entretanto, a comprovação científica da universalidade deste preceito depende da identificação do fenômeno de construção ativa de nichos em ecossistemas complexos, ditos clímax. Em outras palavras, se tomarmos espécies em comunidades consideradas não sucessionais, onde populações próximas à capacidade suporte coexistiriam, ou em contrapartida, espécies com densidades populacionais finamente ajustadas por forças de topo para baixo, como predação e parasitismo, para os quais evoluíram, deveríamos observar o mesmo fenômeno. Dessa forma seria esperado que ocorresse a degradação gradual do nicho da espécie dominante, mudando assim densidades relativas, mesmo sem alterar a conectância, níveis tróficos, fisionomia, estabilidade ou diversidade alfa da comunidade (em outras palavras, sem a ocorrência de mudanças na estabilidade global ou funcionalidade média da comunidade). No entanto esse fenômeno assumiria comportamentos distintos em diferentes escalas de tempo e complexidade. Tal fato pode estar ligado aos diferentes estados de conectividade presentes nas duas comunidades em questão em relação à estrutura da teia trófica onde estão inseridas. Novamente, as pontes teóricas entre o conceito de nicho e os modelos de teias tróficas são fracas e escassas.

### ***1.5 Modelos de teias tróficas***

Apesar de haver um consenso a respeito de um grande número de padrões na estrutura de teias tróficas ainda existe uma lacuna nas discussões sobre as causas determinantes de tais padrões. (Pimm 1982; DeAngelis 1989; May 1986; Paine 1988; Strong 1988; Lawton 1989). Um desses padrões que tem recebido grande atenção é a observação de que a conectância da teia alimentar geralmente decai com o crescimento da riqueza de espécies (Pimm 1982; Kitching 2001) tornando importante o entendimento sobre as causas determinantes da estrutura de comunidades ecológicas.

A conectância é definida em termos gerais pelo número de interações diretas presentes na teia, dividido pelo número total de interações possíveis (Pimm 1982). Estudos de certos modelos generalizados de comunidades ecológicas sugerem que o aumento da complexidade reduz a probabilidade de tais sistemas serem estáveis (Warren 1989).

Tendo isto em vista podemos notar uma grande estabilidade no comportamento das populações de espécies localizadas em níveis tróficos mais elevados, em especial as de vertebrados. De fato essa parte da teia trófica apresenta uma menor riqueza de espécies em relação às assembleias de formigas e de acordo com a mesma teoria faz sentido apresentarem maior estabilidade. Mas se tais organismos estão ligados através de conexões tróficas, porque a instabilidade presente em uma das bases estruturadoras da teia (formigas de serrapilheira) não se propaga para os níveis tróficos mais altos (vertebrados)?

Para responder a esta questão novas abordagens devem ser incluídas na análise desse fenômeno, a fim de propor respostas que expliquem tal comportamento e sintetizem diferentes níveis do sistema ecológico em um único modelo. No entanto,

antes é preciso definir as escalas funcionais adequadas para interpretar as conexões tróficas dos ecossistemas, além de buscar propostas teóricas mais abrangentes, que assumam a capacidade de explicar ecossistemas com diferentes níveis de complexidade.

### ***1.6 Sistemas complexos adaptativos***

Sistemas auto-organizáveis têm fascinado os cientistas de diversas áreas do conhecimento, pois o princípio de auto-organização permite a elaboração de um conceito unificado, capaz de ordenar uma enorme gama de fenômenos e estruturas. Por auto-organização assumimos as regras que definem como o sistema muda em resposta a mudanças do passado e do presente, no ambiente ao qual estão submetidos (Levin 1999).

Podemos observar o conceito de Sistemas Complexos Adaptativos (SCAs) em vários conjuntos de sistemas, indo de organizações corporativas, sistemas econômicos, ecossistemas e em escalas maiores, a própria biosfera. Seus principais atributos são:

- Diversidade e individualidade de seus componentes – Esta característica implica na presença de mecanismos como mutações genéticas e recombinação, que repõem continuamente a diversidade.
- Interações localizadas entre os componentes – Em sistemas naturais estas interações incluem processos como competição por recursos, reprodução sexuada, predação, etc.
- Um processo autônomo – No caso de sistemas ecológicos, esse processo é efetivado pela seleção natural, onde um subconjunto dos produtos das interações locais é selecionado gerando sua replicação ou intensificação.

Ao observarmos a biosfera como um SCA podemos identificá-la com outros sistemas que possuem os mesmos princípios de organização, isso nos dá a oportunidade

de importar informações desenvolvidas nos estudos de outras áreas do conhecimento. Tratando os sistemas complexos adaptativos como uma família de entidades relacionadas, podemos abstrair recursos essenciais e explorar através de modelos simplificados as propriedades comuns presentes em todo um conjunto de sistemas. Esta é uma técnica extremamente poderosa, filosoficamente semelhante ao uso de modelos dentro de uma única disciplina.

A característica mais fundamental dos SCAs é a heterogeneidade de seus componentes, que provê a variabilidade onde a seleção natural pode atuar. Tipicamente, através de interações não lineares de seus componentes, eles se organizam hierarquicamente em arranjos estruturais que são determinados e reforçados pelo fluxo e interação entre as partes. Estes quatro elementos, heterogeneidade, não linearidade, organização hierárquica e fluidez, constituem elementos chave dos SCAs.

Nesse sentido, Holland (1995) discute estas propriedades e suas implicações sobre como estudar a natureza. Como podemos mensurar e entender a importância da diversidade ecológica, especificamente a biodiversidade? O que a mantém? Quais são as consequências de sua perda? Para responder a essas perguntas é preciso organizar uma grande quantidade de dados em categorias. A partir desse processo, chamado *agregação*, classificamos elementos distintos em categorias, suprimindo diferenças entre eles a fim de enfatizar suas similaridades e tornar evidentes suas diferenças de elementos em outras categorias (da mesma forma como Linnaeus – DATA – propôs a taxonomia). Neste contexto, assumimos as espécies biológicas como um conjunto de entidades distintas com similaridades de forma e função. No mesmo sentido, um grupo funcional pode ser visto como uma categoria para o funcionamento do ecossistema. Diferentes espécies de um mesmo grupo funcional têm diferentes propriedades, mas elas também se encaixam em posições semelhantes em um ecossistema. Com o

propósito de entendermos um ecossistema, podemos agrupá-las da mesma maneira que agrupamos grupos distintos de organismos em uma população, ou distintas populações em uma espécie. A estes grupos funcionais, formados a partir da agregação de agentes individuais, Holland deu o nome de *meta-agentes*

Esta não é a única forma de descrever os ecossistemas. *Meta-agentes* são agregados de agentes e de *meta-agentes* menores, e, em um sentido oposto, estes podem ser empacotados em *mega-meta-agentes* ainda maiores. Qualquer sistema é um emaranhado de sobreposições hierárquicas de agregação, limitada por uma descrição particular conveniente ao observador. No entanto, para qualquer simplificação de sistemas com sobreposição de complexidade deve haver fluxos entre meta-agentes, assim como fluxos dentro dos *meta-agentes*. Em ecossistemas, o fluxo pode se referir à translocação de nutrientes, água, agentes tóxicos, energia, indivíduos e até mesmo ao fluxo de informação (Levin 1999).

A universalidade do conceito de sistemas complexos adaptativos traz a tona uma perspectiva alternativa para a contextualização de ecossistemas que envolvem grande diversidade de organismos e interações tróficas complexas. No caso das assembléias de formigas tropicais podemos buscar entender não apenas o papel dos grupos taxonômicos, como por exemplo, é o caso dos gêneros, mas também o papel que os gêneros assumem ao serem organizados em grupos funcionais, ou, segundo o conceito de SCA, meta-agentes. Dessa forma podemos entender como as mudanças na escala de observação podem influenciar na percepção sobre os diferentes comportamento funcionais dos ecossistemas, e a partir disso entender como sua integridade é mantida, e ainda mais importante, como ela pode colapsar.

### ***1.7 O papel funcional das formigas nos ecossistemas***

Manter populações de determinadas espécies em alguns poucos fragmentos isolados pode, na prática, garantir a existência de tais elementos, mas o desaparecimento da maioria das populações e de uma diversidade cumulativa exponencial que depende, de maneira retroalimentada a cada uma destas populações e suas interações, pode acarretar problemas ainda maiores que a perda de espécies em si. Os serviços e funções desempenhados pelo conjunto de populações, como resultado de suas atividades tróficas, comportamentais e metabólicas são fundamentais para a manutenção da chamada funcionalidade dos ecossistemas que, por sua vez, é a matéria prima de temas extremamente urgentes, como o aquecimento global, perda de patrimônio genético, perda de solos agriculturáveis, perda de água potável, entre outros.

O respeito aos co-habitantes do planeta e ao seu direito de existirem é um preceito natural de todos os ensinamentos éticos e religiosos. Mas sabemos que existem mudanças naturais na biosfera, espécies vão e vêm ao longo do tempo evolutivo através de fenômenos naturais de extinção ao mesmo tempo em que novas espécies surgem mediante aos fenômenos de especiação. No entanto, as demandas humanas por recursos naturais, criadas a partir da revolução industrial, elevaram as taxas de extinção a níveis semelhantes aos fenômenos de extinção em massa do passado. Nesse processo, a perda generalizada de biodiversidade trás a tona problemas ecossistêmicos com conseqüências profundas e dificilmente previsíveis (Levin 1999).

Os serviços naturais desempenhados por esta biodiversidade criam condições para sua própria permanência no tempo e no espaço, onde a estabilização de componentes sistêmicos em escalas globais como clima, solo e atmosfera afetam diretamente sua dinâmica, incluindo processos essenciais à manutenção da espécie humana e de suas demandas de consumo (Levin 1999).

Além disso, o funcionamento dos ecossistemas depende de mecanismos baseados na redundância funcional, onde múltiplas espécies desempenham funções similares no ecossistema. Esta forma de diversidade, observada numa escala funcional mais ampla, provê à biosfera o potencial de optar por caminhos alternativos para manter seu funcionamento, mesmo quando submetida a mudanças, a tal fenômeno dá-se o nome de regulação biótica (Gorshkov 2000).

Nesse contexto, alguns grupos de espécies apresentam funções fundamentais, onde sua ausência acarretará danos mais profundos ao ecossistema. Tais componentes são conhecidos como espécies chave e partem do pressuposto de que cada parte do sistema assume valores diferentes de importância quanto ao seu funcionamento (Paine 1988). Entretanto, um dos problemas empíricos da ecologia teórica é determinar que elementos faunísticos e florísticos possam representar de forma significativa estes componentes, já que um estudo completo da comunidade ou biota é improvável.

As assembléias de formigas constituem uma parte extremamente importante da cadeia trófica dos ecossistemas, assumindo papéis vitais na estruturação de quase todos os níveis tróficos e, assim, são candidatas ideais para o desafio desta dissertação. Constituem um dos grupos de insetos mais representativos em florestas tropicais em termos de biomassa e abundância relativa (Fittkau & Klinge 1973, Davidson 2004), influenciando a estrutura dos processos que ocorrem no solo (Folgarait 1998), o fluxo de energia e de materiais nos ecossistemas (Giller 1996), bem como na regulação da diversidade de outros organismos (Lasalle & Gauld 1993). Segundo Wilson (1971), suas principais estratégias de aquisição de recursos se dividem em três grupos principais: oportunistas, insinuadoras e extirpadoras. As oportunistas são especialistas em busca e rapidez de consumo, ao acharem uma fonte de recurso empenham-se em esgotá-lo antes que outras formigas cheguem. Em contraste, as extirpadoras dominam fontes de recurso

agressivamente e muitas vezes lutam por recursos previamente localizados por outras formigas. Já as insinadoras optam por explorar o recurso de maneira discreta, sem serem percebidas pelas formigas dominantes. Cada uma dessas estratégias também pode variar intraespecificamente além de serem dependentes do contexto onde ocorrem (Davidson 2003).

Tais estratégias comportamentais deram origem a uma extensa gama de associações mutualísticas, incluindo o consumo de recompensas alimentares providos por nectários extraflorais em troca de proteção contra predadores naturais (Inouye & Taylor, 1979; Fritz, 1983; Huxley & Cutler, 1991; Morales, 2000). A presença de formigas com tendências ao mutualismo pode afetar fortemente a natureza das interações, envolvendo recompensa entre outras espécies, mudando a magnitude ou até mesmo a direção de uma interação (Fritz 1983; Ito & Higashi 1991).

Sendo assim podemos considerar as assembléias de formigas presentes nos ecossistemas como grupo chave, onde a elevada diversidade de espécies associada a redundância funcional em diversos níveis configuram um aspecto importante a ser compreendido, mais do que isso, seu entendimento compõe a base de estratégias para conservação e monitoramento de processos essenciais ao funcionamento de ecossistemas mais amplos, nos quais uma cadeia maior de biodiversidade está inserida.

## **2 Objetivos e Hipóteses**

Esta dissertação tem como objetivo testar hipóteses específicas sobre a aplicação dos conceitos de nicho construtivismo e SCAs para elucidar padrões e mecanismos vinculados às dinâmicas de variação de densidades relativas de gêneros e guildas em uma comunidade ecológica pressupostamente constante e, portanto, estável.

Buscaremos caracterizar o comportamento estrutural das assembléias de formigas tropicais a partir da frequência de ocorrência dos gêneros que as compõem ao longo do tempo amostrado, assim como o comportamento dos agrupamentos desses gêneros em grupos funcionais, ou mais especificamente em guildas tróficas. Para tanto, as análises serão feitas em diferentes escalas espaciais, desde a mais local (quadrantes), até a mais ampla (Regiões geográficas).

Também buscaremos demonstrar o efeito dos processos de construção e desconstrução ecológica em diferentes escalas espaciais nas comunidades de formigas de serrapilheira. Para tal, serão analisados os processos de alternância de dominância dos gêneros que compõe tais conjuntos e seus papéis relativos à estruturação ecológica em diferentes guildas tróficas. Juntamente com essa análise, buscaremos programar um modelo simplificado para as dinâmicas de nicho construção a fim de explorar suas possibilidades comportamentais.

Além disso, serão avaliadas as possibilidades de aplicação dos conceitos envolvidos na proposição dos Sistemas Complexos Adaptativos na interpretação da funcionalidade dos grupos de guildas tróficas estudados. Para tanto, usaremos como base as análises realizadas a respeito das dinâmicas estruturais das assembléias de formigas.

### ***2.1 H1: As assembléias de formigas apresentam estruturas distintas em diferentes escalas ecológicas.***

Espera-se que ao serem analisadas sob a perspectiva de grupos funcionais as assembléias de formigas apresentem dinâmicas estruturais distintas ao longo do tempo e do espaço em relação à estrutura de gêneros.

**2.2 H2: A alternância de dominância entre os gêneros de formigas é explicada pelos efeitos das mesmas sobre seu ambiente, a Luz do modelo de nicho construtivismo.**

Espera-se que os processos de variação nas frequências relativas dos gêneros possam ser explicados através do mecanismo de nicho construção, onde a influência dos organismos sobre a configuração de seus próprios nichos desencadearia flutuações populacionais caóticas.

**2.3 H3: Os grupamentos de guildas tróficas podem ser interpretados a partir do conceito de “sistemas complexos adaptativos”.**

A partir da caracterização estrutural das assembléias, esperamos gerar um mesmo modelo interpretativo para o sistema envolvendo as diferentes escalas, onde o conceito de SCA possa compor a base argumentativa para a descrição das dinâmicas observadas assim como sua funcionalidade.

Baseados nos modelos ecológicos supracitados, levaremos em consideração três possíveis cenários como pressupostos moduladores para as dinâmicas observadas nas assembléias de formigas de serapilheira.

Cenário A – a espécie 1 desconstrói seu nicho mas não o destrói, facilitando a entrada da espécie 2, que é uma competidora melhor neste novo nicho modificado pela espécie 1, que porém ainda conseguiria usá-lo como “habitat marginal”.

Cenário B – a espécie 1 muda tanto o ambiente original que este passa a não conter as condições necessárias para a existência de seu próprio nicho, e assim, a espécie 1 não pode mais ocupar aquele espaço ecológico, que vazio, é ocupado pela espécie 2, que usa um conjunto de recursos e condições diferentes. Como usam recursos

diferentes, e como neste caso a espécie 1 sumirá antes da 2 entrar, não ha competição direta no processo.

Cenário C – As condições e recursos presentes no sistema são alterados por fatores independentes da comunidade, levando a desconstrução do nicho vigente e conseqüente declínio da espécie 1 dominante, onde a espécie 2 encontrará uma janela de oportunidade para sua ascensão à dominância a partir da criação de condições e recursos favoráveis às suas demandas.

### **3 Metodologia**

#### ***3.1 T.E.A.M (Tropical Ecology Assessment and Monitoring)***

No presente trabalho, foram utilizados dados de assembléias de formigas representados por gêneros em diversas guildas tróficas. Estes dados foram obtidos através da colaboração com o projeto internacional TEAM (Tropical Ecology, Assessment, and Monitoring Initiative.), coordenado pela Conservation International (CI) e Centre of Applied Biodiversity Science (CABS).

O projeto engloba sites de coleta de dados em cinco regiões da zona neotropical, sendo estas: Parque Estadual do Rio Doce em Minas Gerais, Brasil; Estação Científica Ferreira Pena, na floresta nacional de Caxiunã, Pará, Brasil; Reserva Florestal Adolfo Ducke no município de Manaus, Amazonas, Brasil; Central Suriname Nature Reserve (CSNR), Suriname e Volcán Barva na Estação Biológica La Selva, Costa Rica (Figura 1).



Figura 1: Sites implementados pelo TEAM

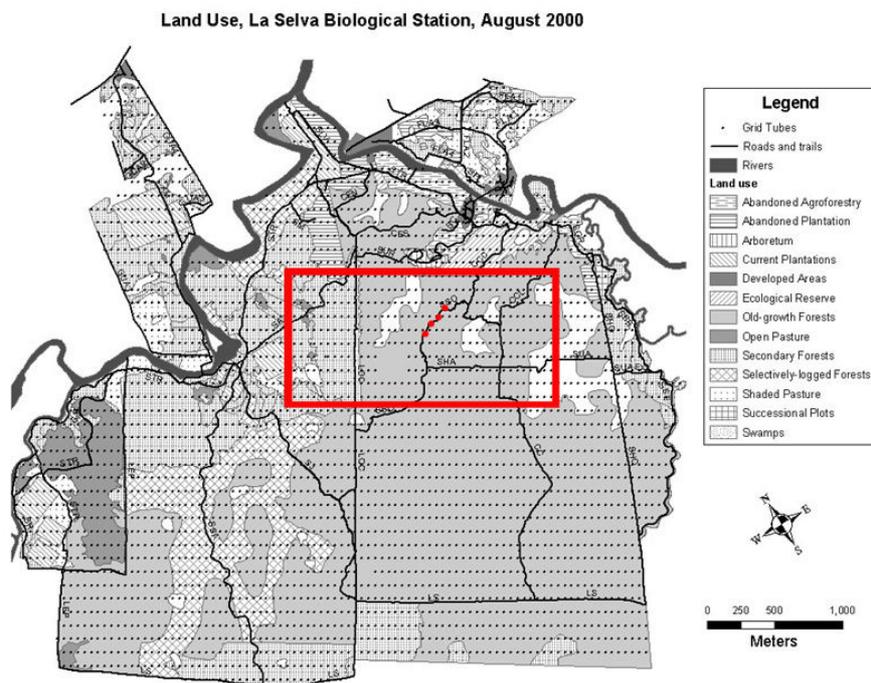
### 3.2 Áreas de estudo

Neste trabalho foram usados dados coletados através do protocolo TEAM, Formigas de serapilheira, em dois dos sites estabelecidos pelo projeto, Caxiuana e Volcán Barva, sendo que no primeiro foram usados dados de um plot do período de 2003 a 2007 e no segundo dados de dois plots do período de 2004 a 2007, onde foram realizados quatro eventos de coleta distribuídos ao longo de cada ano.

#### 3.2.1 Volcán Barva

O site de Volcán Barva está localizado na Estação Biológica La Selva na Costa Rica onde é gerenciado pela Organization of Tropical Studies (OTS) desde sua implementação em 2003. La Selva está localizada na província de Heredia, tem aproximadamente 1.500 ha, com um gradiente altitudinal de 50-150m e uma média de precipitação anual de 4m. O habitat presente é um mosaico de florestas tropicais de

terras baixas, florestas secundárias de diferentes idades e pastos abandonados (McDade 1993) (Figura 2). Apresenta uma complexa composição florística devido à grande variação da topografia, drenagem, temperatura, cobertura de nuvens e precipitação. Sua maioria é composta por florestas primárias com cerca de 6.000 espécies de plantas, representando 60% do total de espécies vegetais presentes no país ([www.teamnetwork.org](http://www.teamnetwork.org)).



Fonte: <http://nematode.unl.edu/CRmapsEN.htm>

**Figura 2: Estação Biológica La Selva, uso do solo**

A estação seca usualmente ocorre entre janeiro e abril e outro período de seca mais curto ocorre entre setembro e outubro, no entanto este padrão pode apresentar uma grande variação de ano a ano. A temperatura média mensal é de 24 °C (Frankie, Baker & Opler 1974). Sua biodiversidade inclui mais de 350 espécies de árvores, 448 espécies de pássaros e aproximadamente 500 espécies de formigas ([www.teamnetwork.org](http://www.teamnetwork.org)).

### 3.2.2 Caxiuanã

O site do TEAM em Caxiuanã foi estabelecido em 2002 na estação Científica Ferreira Penna, localizada dentro dos 33.000 hectares da Floresta Nacional de Caxiuanã. A estação foi inaugurada em 1993 com a missão de atender programas de pesquisas de curto, médio e longo prazo desenvolvidos por cientistas brasileiros e estrangeiros (Figura 3). O museu Paraense Emílio Goeldi é o responsável pela direção da estação e vem desenvolvendo uma série de pesquisas na área ([www.teamnetwork.org](http://www.teamnetwork.org)).

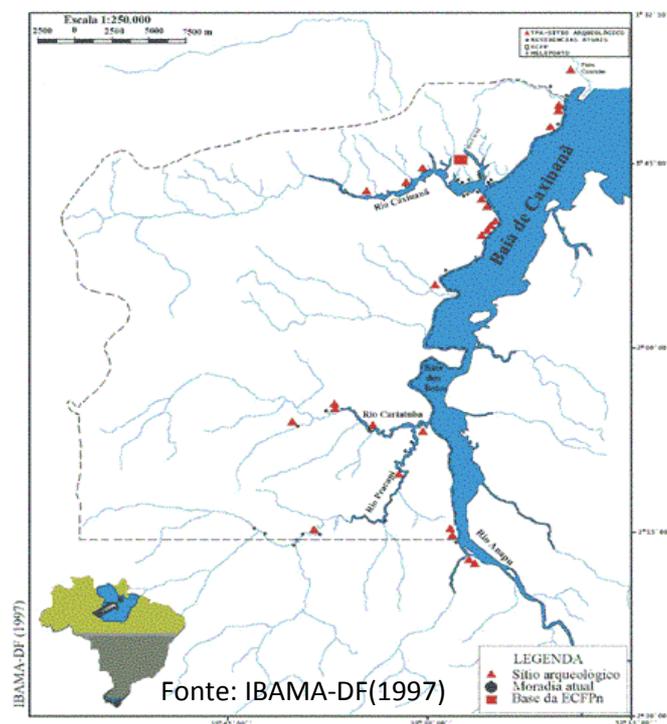


Figura 3: Delimitação da Floresta nacional de Caxiuanã.

A floresta Nacional de Caxiuanã é uma área protegida com rica biodiversidade e baixa densidade demográfica, devido ao isolamento geográfico. Pesquisas têm identificado áreas com densas florestas de terra firme, florestas alagadas (várzeas e igapós), vegetações de transição para o cerrado, florestas secundárias (capoeira) e vegetação residual de antigos pomares. Os rios apresentam água preta e grande diversidade de plantas aquáticas ([www.teamnetwork.org](http://www.teamnetwork.org)).

Para Viana (2003) a floresta de terra-firme ocupa cerca de 85% da área em que foi implantada a ECFP. A diversidade varia entre 150 a 160 espécies ha<sup>-1</sup>, a densidade de indivíduos é de 450 a 550 árvores ha<sup>-1</sup>, e a biomassa acima do solo é de 200 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup>. As espécies predominantes na floresta de terra-firme são: *Eschweilera coriacea* (Ap. Dec.) *Martius ex Berg* (Lecythidaceae) ou Matá-matá branco, *Voucapoua americana* Aublet (Caesalpiniaceae) ou Acapu e *Protium pallidum* Cuatrec (Burseraceae) ou Breu Branco (Costa 2007).

A região da FLONA de Caxiuanã tem uma distribuição regular das chuvas durante todo o ano. Porém, há uma sazonalidade definida. Climatologicamente, o período chuvoso está compreendido de dezembro a junho, enquanto o seco vai de agosto a novembro (Oliveira 2008). Entre 2000 e 2003, na FLONA de Caxiuanã a média anual de chuva foi de 1865 mm e a temperatura média do ar registrada foi de 26,3 C (Costa 2007).

Pesquisadores registraram cerca de 430 espécies de formigas na região dentre as quais muitas são espécies novas para a ciência ([www.teamnetwork.org](http://www.teamnetwork.org)).

### ***3.3 A Estação Integrada de Monitoramento, IMA – Integrated Monitoring Array***

Os protocolos conjuntos do TEAM se organizam em 4 a 6 quadrados independentes de coleta de 1 ha, chamados IMA (IMA – Integrated Monitoring Array, Estação Integrada de Monitoramento), de tamanhos fixos e com trilhas ortogonais abertas. Para formigas, os quadrados são divididos em quatro quadrantes cada, com linhas imaginárias percorrendo a partir do centro dos eixos horizontal e vertical (Figura 4).

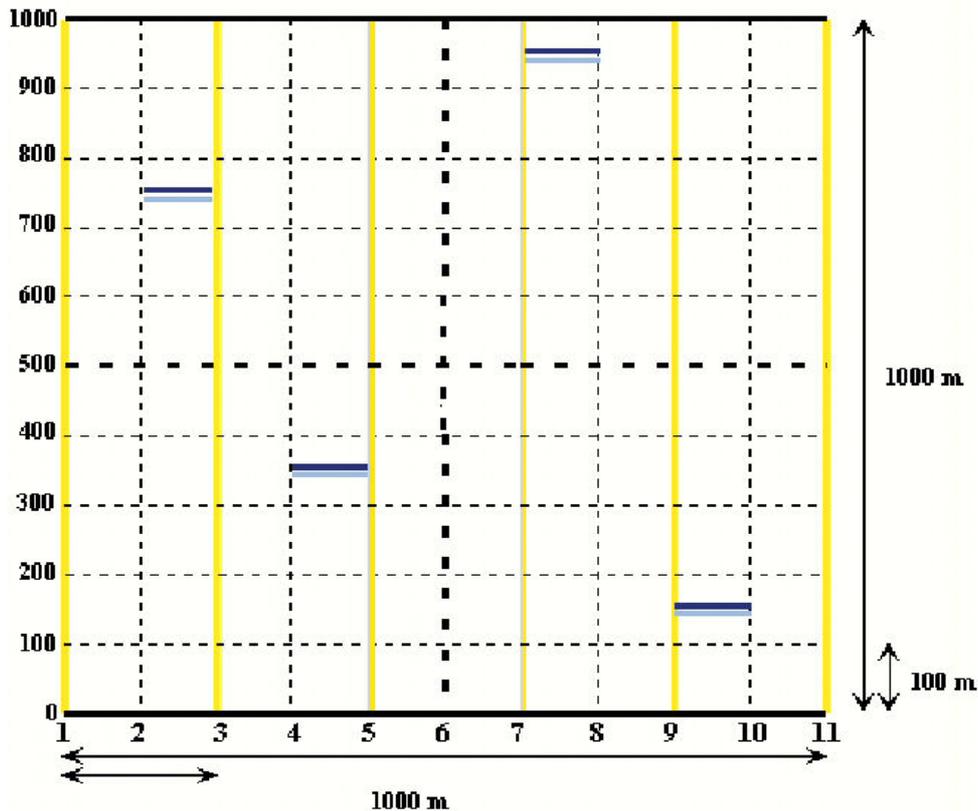


Figura 4: Estação Integrada de Monitoramento, IMA. Transectos de coleta destacados em azul. Trilhas em amarelo.

O desenho de amostragem para as formigas de serrapilheira nos sites do TEAM consiste de transectos replicados de 100 metros, com pontos de amostras espaçados em intervalos de 10 metros. Quatro transectos de 100 metros foram dispostos dentro de cada estação integrada de monitoramento. Os transectos foram colocados aleatoriamente na grade entre o par de coordenadas sorteadas (x, y) e o próximo número acima de cada uma, por quatro vezes. Por exemplo, se as coordenadas escolhidas aleatoriamente (x,y) são (04, 600), o transecto será disposto na grade que cai entre os pontos (04, 600) e (05,700). As divisões entre os quadrantes percorrem a linha 06 e a linha 500 (Figura 4).

Limitando-se a disposição de cada potencial localização do transecto para apenas um quarto do IMA, permite um certo grau de aleatoriedade de forma que a cobertura do plot seja completamente ocupada com o passar do tempo, maximizando as chances de

se capturar parte da heterogeneidade dos microambientes que o IMA possui (Batra, 2006).

### **3.4 *Dispondo o transecto***

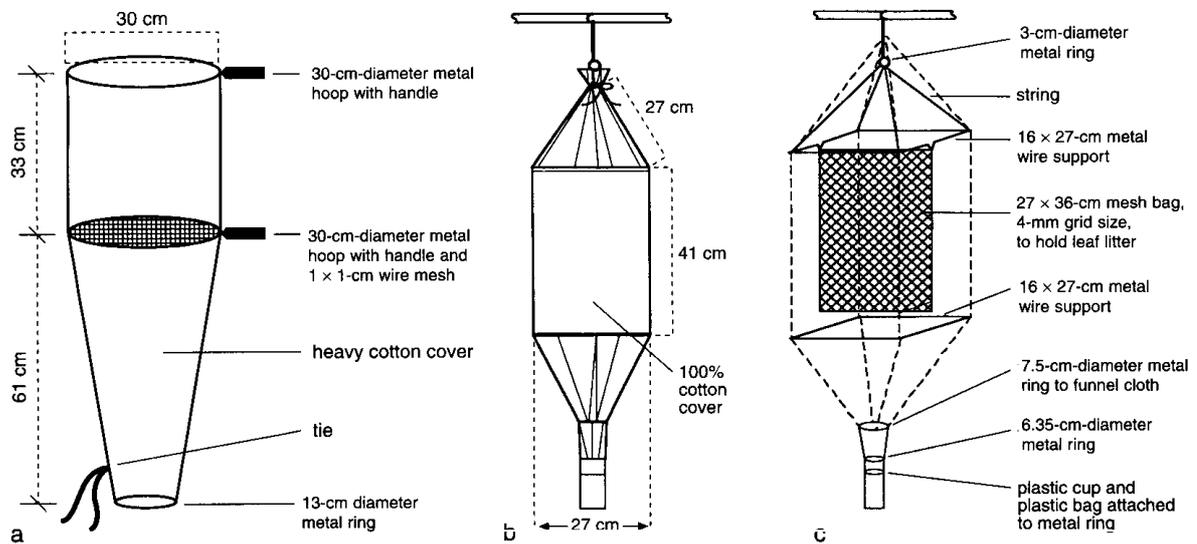
Foram sorteados aleatoriamente transectos de 100 metros em cada um dos quadrantes, quatro para cada IMA, onde foram feitos 10 pontos amostrais. O transecto foi disposto com o uso de uma bússola e uma corda de nylon de 100m, já medida e marcada com nós em intervalos de 10m. O primeiro ponto de amostra foi a 10m da trilha, amarrado em uma árvore num ponto fora da área de amostragem. A heterogeneidade de microhabitats é importante na manutenção da diversidade de espécies, então qualquer tipo de microhabitats que pudesse ser encontrado em linha reta não era evitado.

### **3.5 *Amostras de serapilheira***

Em cada ponto foi feita a amostragem de 1 m<sup>2</sup> de área de todo material acima do solo. Com auxílio de luvas, a serapilheira era recolhida dentro do quadrado em toda sua extensão, removendo-se os gravetos maiores. Com o auxílio de uma peneira, especial para separação de serapilheira, a amostra era peneirada em todas as direções continuamente por 30 segundos. Em seguida, minuciosamente, revirada com as mãos, sacudida por mais 30 segundos e colocadas em sacos. Cada saco com a serapilheira peneirada, recebeu um codificação de acordo com os dados de coleta, como data, Plot (número do site e número do IMA), coordenadas da grade do transecto: (x, y), número da amostra (1-10) e nome do método de coleta (mini-Winkler) (Delabie 2000; Batra 2006). Posteriormente, as amostras foram levadas para o laboratório de campo.

### 3.6 Extração de formigas das amostras de serrapilheira utilizando o mini aparelho de Winkler

Em laboratório de campo, as amostras de serrapilheira peneirada foram acondicionadas em sacos de malha, próprios para mini-Winkler e colocados no interior dos mesmos. Em uma área abrigada, principalmente do vento, os mini-Winkler foram pendurados numa corda esticada horizontalmente. Um recipiente plástico foi colocado em baixo de cada aparelho, devidamente etiquetado e preenchido com etanol (figura 5).



Fonte: Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity.

Figura 5: a) Peneira para triagem da serrapilheira em campo. b) Aspectos externos do mini Winkler. c)

Aspectos internos do mini Winkler.

Depois de 24h, cada saco de malha foi cuidadosamente retirado. O material foi colocado de volta a uma bandeja plástica e retornado novamente ao mesmo saco de malha, seguindo o mesmo procedimento descrito acima. Este processo remexe toda a serrapilheira e permite que mais formigas sejam capturadas.

Os mini-Winkler eram então deixados por mais 24h pendurados. No final do período total de 48 h, o recipiente plástico era removido do aparelho e acondicionado para transporte final.

### **3.7 Identificação dos Gêneros**

Todas as amostras foram identificadas por um taxonomista experiente, ou sob a supervisão de um. Em Caxiuanã, PA-Brasil, o material foi identificado pelo laboratório de Mirmecologia do MPEG (Museu Paraense Emílio Goeldi), sob coordenação da Prof<sup>a</sup>. Ana Y. Harada e Vólcan Barva, La Selva, Costa Rica, o material foi identificado no laboratório do ALAS (Artrópodos de La Selva), sob coordenação de John T. Longino.

### **3.8 Análise de dados**

A frequência relativa foi obtida a partir do número de ocorrências de cada gênero ao longo das amostras presentes em cada transecto, sendo que cada transecto compreende 10 amostras. Essa metodologia foi escolhida na tentativa de levantar dados sobre a distribuição e densidade dos gêneros nas áreas estudadas em diferentes escalas.

Para cada gênero foi atribuída uma guilda trófica, utilizando como base a classificação descrita por Rosa *et al* 2004. A partir dessa caracterização foram geradas tabelas de frequência relativa das guildas em cada site amostrado e em seguida gráficos das flutuações de dominância das guildas ao longo do tempo.

Os dados foram analisados em duas escalas espaciais distintas, sendo a primeira a soma dos quatro quadrantes compondo um plot como um todo e a segunda a caracterização dos quadrantes em separado.

## **4 Modelagem computacional**

O estudo de modelos ecológicos é extremamente útil para integrar e processar o conhecimento a respeito de diferentes partes de um sistema. Modelos matemáticos nos permitem testar o entendimento de um sistema como um todo e testar hipóteses sobre como ele irá responder a ações particulares via experimentos simulados. No entanto,

quanto mais realístico maior o número e parâmetros e processos que o modelo deve conter. Esse fato gera uma demanda conflituosa com a desejável compreensibilidade do modelo, restringindo sua aplicabilidade. Portanto, de um ponto de vista prático, é preciso encontrar o equilíbrio entre a complexidade necessária para responder às questões estudadas sem perder a capacidade de entendimento sobre o modelo (Boschetti 2008).

#### **4.1 Teoria de sistemas**

A formalização rigorosa de uma teoria de sistemas deu-se a partir dos anos 40, com a participação dos EUA na guerra mundial. Para viabilizar tamanho esforço de guerra em dois oceanos houve a necessidade de se formalizar previamente os procedimentos, ordenados conforme conceitos, funções, estruturas e processos. Para tanto, a “previsão do futuro” passou a advir, como não poderia deixar de ser, de um procedimento matemático. Os procedimentos passaram a contar com o tratamento probabilístico. Nessa condição universal, um sistema, tal como uma equação matemática, poderia descrever tanto o funcionamento de uma fábrica, como da bolsa de valores ou de um organismo vivo (Mella 2004).

Sistema é, portanto, uma forma lógica de apreensão da realidade. Ao se formular sistemas, não se busca um “reflexo” do mundo real, mas sim a descrição ou destaque daqueles “traços” da realidade, cujo conjunto permite a percepção de uma condição de ordem e a proposição de uma forma operativa voltada para um dado objetivo.

Nestes termos, pode-se definir sistema como uma "*coleção de entidades*" ou coisas, relacionadas ou conectadas de tal modo que "formam uma unidade ou um todo", ou que "propiciem a consecução de algum fim lógico a partir dessas interações conjuntas". Cada componente se relaciona pelo menos com alguns outros, direta ou indiretamente, de modo mais ou menos estável, dentro de um determinado período de

tempo, formando uma *rede causal*. As *entidades* podem ser tanto pessoas, máquinas, objetos, informações ou mesmo outro sistema, no caso, *subsistema*. Essas mesmas podem ser *inerentes* (internas) ao sistema ou *transientes* (em movimento) a ele. O sistema estabelece uma fronteira e tudo que é externo a ele é chamado de *meio ambiente do sistema* (Law 1991).

Computacionalmente os sistemas são representados por variáveis de estoques que acumulam quantidades de energia, graficamente são representados por retângulos. Sistemas interagem por meio de fluxos de energia que os interconectam. Os fluxos são grafados como setas duplas que partem de um sistema de origem e carregam energia para um sistema destino. O diagrama apresentado na figura (6) ilustra um sistema que modela uma população afetada por fluxos de nascimento e morte controlados, respectivamente, pela taxas  $txNasce$  e  $txMorte$ . Fluxos são em geral matematicamente representados por equações diferenciais, quando considerados contínuos, ou por equações de diferença, quando considerados discretas Além das taxas os fluxos também respondem a processos de retroalimentação ou *feedback*, onde informações na saída de um sistema, resultantes da transformação causada pelo sistema sobre sua entrada, são enviadas de volta para a entrada, representadas no diagrama pelas setas simples em azul (figura 6). Quando a taxa de natalidade tem a mesma intensidade que a taxa de mortalidade, o sistema permanece em equilíbrio. Quando taxa de natalidade é maior a população aumenta, acumulando-se com o tempo. Quando a taxa de mortalidade é maior a população tende à extinção (Wiener 1948).

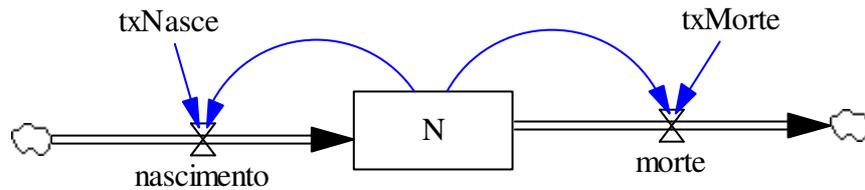


Figura 6: diagrama de um sistema representando o fluxo de mortes e nascimentos da população N.

## 4.2 Modelos de crescimento populacionais de tempo contínuo

A dinâmica de populações trata das variações, no tempo e no espaço, das densidades e tamanhos de população. Seu estudo visa à melhor compreensão da variação do número de indivíduos de uma determinada população e também, dos fatores que a influenciam em tais variações. Para isso, é necessário o conhecimento das taxas em que se verificam perdas e ganhos de indivíduos e identificar os processos que regulam a variação da população. O interesse neste estudo não é apenas teórico, sendo importante para o controle de pragas, criação de animais, etc. (Rachide 2006).

### 4.2.1 Crescimento linear

O modelo mais simples de crescimento de uma população pode ser definido através de uma função de crescimento linear, onde o incremento da população responde a uma taxa fixa de crescimento (Figura 7), não correlacionada com o tamanho da população em questão, onde  $N$  é igual à população e  $r$  a taxa constante de incremento (Equação 1).

$$\frac{dN}{dt} = r$$

Equação 1

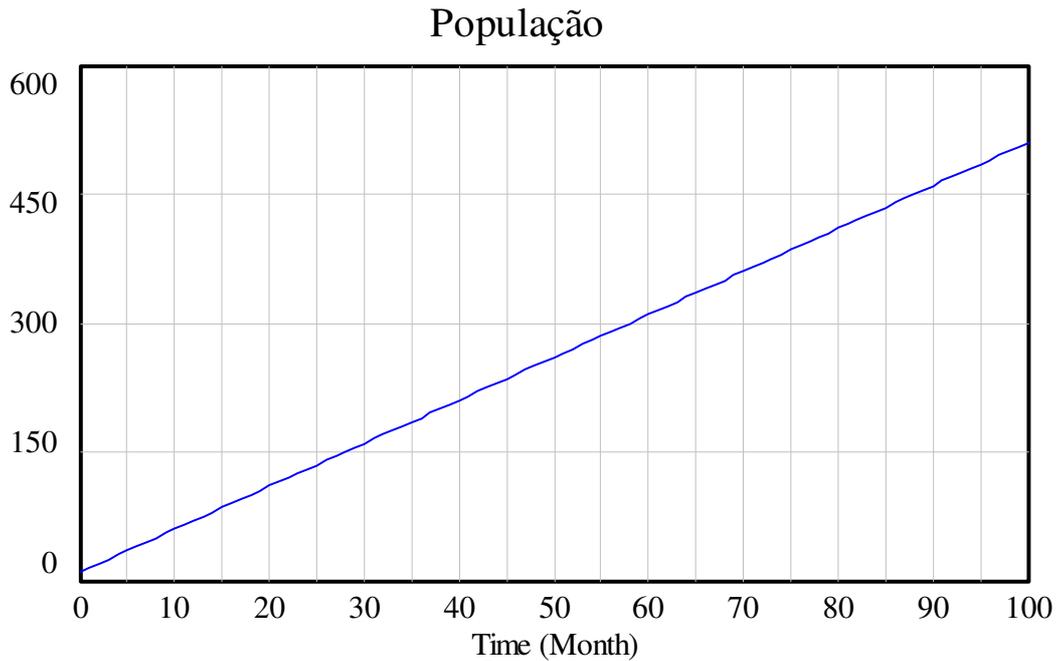


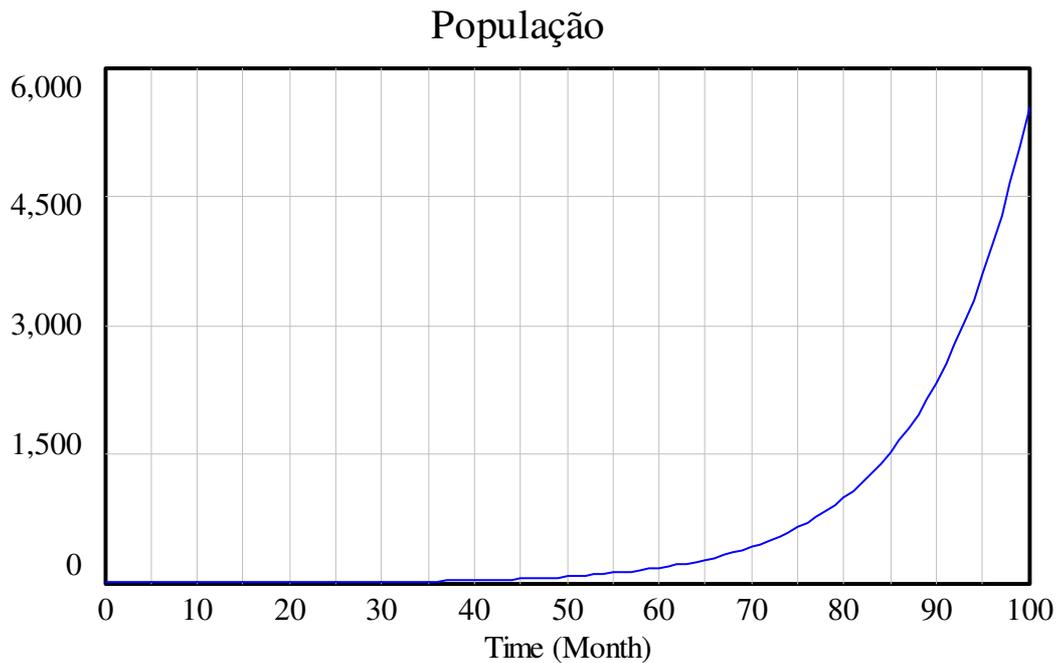
Figura 7: Gráfico de crescimento linear.

#### 4.2.2 *Crescimento exponencial*

O modelo exponencial de crescimento populacional foi descrito por Malthus (1798). Sua dinâmica surge de processos cumulativos (feedback positivo ou de reforço). Esses processos ocorrem quando a variação líquida do sistema é proporcional ao seu estado atual, reforçando a tendência existente. Neste modelo uma população cresce de acordo com a taxa de natalidade constante  $r$ . (figura 8). O crescimento populacional exponencial é definido pela seguinte equação:

$$\frac{dN}{dt} = rN \qquad \text{Equação 2}$$

onde  $dN / dt$  é a taxa instantânea de mudança populacional e  $r$  é a taxa constante de mudança.



**Figura 8: Curva de crescimento exponencial**

#### **4.2.3 Crescimento logístico**

O matemático belga Pierre F. Verhurst propôs em 1837 um modelo que supõe que uma população poderá crescer até um limite máximo, a partir do qual tende a se estabilizar. O modelo proposto por Verhurst atende a uma condição em que a taxa de crescimento efetiva de uma população varia ao longo do tempo. Esse modelo é uma alternativa ao modelo de crescimento exponencial em que a taxa de crescimento é constante e não há limitação para o crescimento do tamanho da população.

Quase todos os textos introdutórios de ecologia usam a versão de tempo contínuo do modelo logístico como o modelo que descreve o crescimento populacional. Esse modelo é uma ferramenta útil para entender como funcionam várias populações, mas não descreve a dinâmica de algumas populações reais. Essas populações exibem comportamento mais complexo e suas taxas de crescimento também estão sob os efeitos de outras populações.

Sob as condições do modelo de tempo contínuo, o fluxo de crescimento se ajusta instantaneamente para desacelerar o crescimento populacional quando a população,  $N$ , se aproxima da capacidade de suporte,  $k$ , do ambiente que a envolve (Figura 9). Por isso, dificilmente uma população ultrapassa essa capacidade suporte. Qualquer perturbação que cause o crescimento acima desse limite, por exemplo, a entrada instantânea de novos indivíduos na população, é absorvida por um mecanismo de retroalimentação negativa que anula o fluxo de crescimento e permite que o fluxo de mortes rapidamente restaure a população ao nível  $k$  (Equação 3).

$$\frac{dN}{dt} = rN(k - N) / k \quad \text{Equação 3}$$

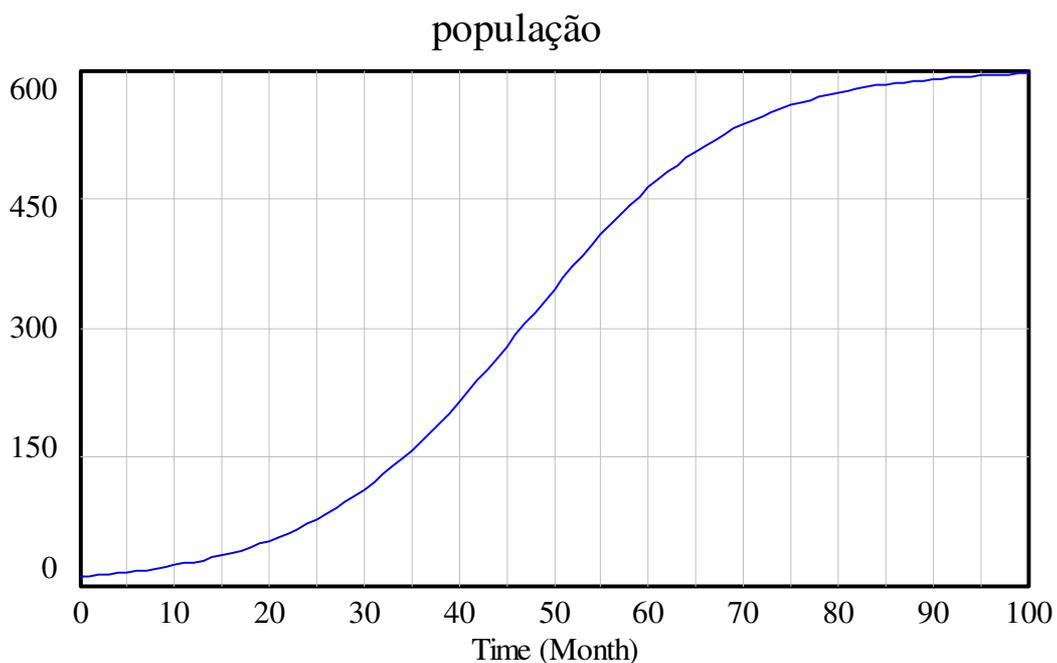


Figura 9: Curva de crescimento logístico

### 4.3 Modelos de crescimento populacionais de tempo discreto

Os modelos de tempo discreto evoluem em intervalos de tempo, geralmente, fixos e chamados passos. Presume-se que cada passo o sistema representado possa

mudar instantaneamente seu estado. No modelo de tempo contínuo não existem passos, mudanças acontecem continuamente.

Dessa forma, a principal diferença entre modelos populacionais de tempo discreto e contínuo é que o modelo de tempo discreto descreve o *número* de indivíduos no próximo intervalo temporal, enquanto que o modelo de tempo contínuo descreve a *taxa* de mudança do tamanho populacional. Nesses modelos, a constante  $k$  determina a capacidade de suporte do ambiente, ou seja, o número máximo de indivíduos que um habitat é capaz de sustentar.

No modelo populacional de tempo discreto, é mais concreta a possibilidade de que uma população ultrapassar a capacidade de suporte de seu ambiente. Neste caso não existe o ajuste instantâneo no fluxo de crescimento populacional. O modelo de tempo discreto nos informa que as retroalimentação negativas baseadas na dependência da densidade populacional não são instantâneas, elas acontecem após *atrasos* no tempo. *Esses atrasos* podem ser entendidos como uma demora na resposta da população, ou sistema, em relação à aproximação da capacidade suporte. Por exemplo, em populações de plantas anuais ou insetos, os indivíduos crescem e reproduzem simultaneamente, mas os jovens não germinam ou eclodem até o próximo ano. Por isso, após um ano em que muitos indivíduos foram produzidos, a população pode ultrapassar a capacidade de suporte do ambiente.

No caso das formigas, onde podemos observar altas taxas de reprodução associadas a um tempo de geração extremamente curto, podemos perceber fortes associações com os modelos de tempo discreto. Dessa forma, buscaremos demonstrar o comportamento dos dois tipos de modelo (discreto e contínuo) a fim de explorar as possibilidades comportamentais da população a luz da teoria do nicho construtivismo.

#### **4.3.1 *Caos determinístico em ecologia de populações***

Até recentemente os sistemas dinâmicos eram classificados em três categorias, segundo o padrão de variação no tempo das grandezas que caracterizam os seus estados:

- a) estáveis, convergindo para um valor fixo;
- b) periódicos, estabelecendo-se em oscilações periódicas; ou
- c) imprevisíveis, caracterizado por flutuações irregulares, também denominados

*aleatórios* ou *ruidosos*.

Porém, em 1963, Lorenz fez uma descoberta que surpreendeu o mundo, enquanto estudava um modelo de previsão do tempo. Seu modelo seguiu um curso que não se enquadrava como aleatório, periódico ou convergente, exibindo um comportamento bastante complexo, embora fosse definido apenas por poucas e simples equações diferenciais. A dinâmica gerada pelo modelo exibia uma característica não usual: dois pontos localizados a uma distância ínfima seguiam trajetórias bastante divergentes. Esta observação levou Lorenz a concluir que a previsão do tempo em um intervalo de tempo longo não seria possível. Sistemas como o de Lorenz são denominados “caótico determinísticos” ou simplesmente “caóticos”; ou seja, embora apresentem um comportamento aperiódico e imprevisível, a sua dinâmica é governada por equações diferenciais determinísticas simples.

A sensibilidade crítica às condições iniciais é a característica fundamental que diferencia os sistemas caóticos determinísticos dos sistemas que apresentam respostas aleatórias ou estocásticas. Para esses últimos sistemas, a mesma condição inicial pode conduzi-los a estados bastante distintos em pequenos intervalos de tempo, o que não ocorre nos sistemas caóticos determinísticos (Bricmont 1996).

Em 1976, Robert May, trabalhando com modelos de crescimento populacional extremamente simples, não lineares e com atraso na resposta (discretos), mostrou que

eles podiam ter um comportamento dinâmico fantasticamente complexo. Este comportamento incluía flutuações populacionais aparentemente aleatórias que eram geradas por modelos determinísticos, o chamado caos determinístico. As descobertas alcançadas por May na ecologia, e por vários outros pesquisadores em uma ampla variedade de outras ciências, provocaram uma das maiores revoluções científicas e filosóficas do século XX (Fernandez 2004).

Partindo de uma equação logística de tempo discreto (Equação 4), May estudou as possibilidades de flutuações populacionais para diferentes valores de  $r$ , onde cada valor representaria diferentes populações.

$$N_{t+1} = rN_t(k - N_t) / k \quad \text{Equação 4}$$

Variando-se o valor da constante  $r$ , a iteração desta equação em  $N_t$  pode conduzir a soluções estáveis, periódicas ou caóticas (figura 10). Em (a), observa-se uma solução estável. Em (b) tem-se oscilações tendendo a estabilidade. Em (c) tem-se soluções periódicas de período 2. Já em (d), observa-se uma solução aperiódica e imprevisível, característica dos sistemas caóticos.

Nos anos que seguiram, os estudos realizados pelo físico matemático Mitchell Feigenbaum (1983) revelaram o processo de duplicação de períodos através do qual os sistemas dinâmicos passavam de um regime laminar e bem comportando para um regime de desordem ou caótico.

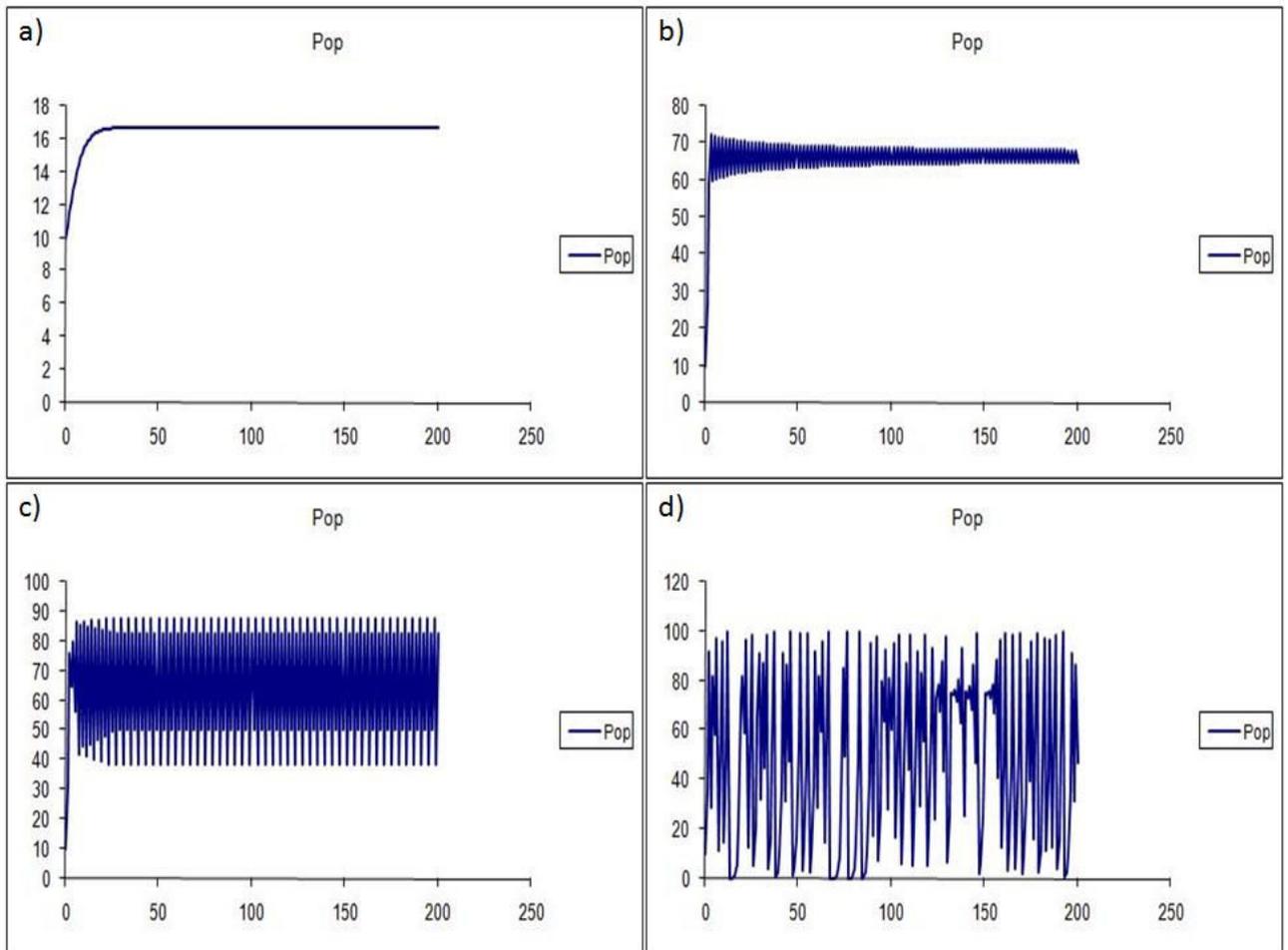


Figura 10: Gráficos de flutuações populacionais gerados a partir da equação logística em tempo discreto, nos quais  $Pop = N_t$  e  $k = 100$ : (a)  $r = 1,2$ , (b)  $r = 3,0$ , (c)  $r = 3,5$  e (d)  $r = 4,0$ .

#### 4.4 Softwares utilizados

##### 4.4.1 VENSIM

O software VENSIM foi desenvolvido pela Ventana Systems, Inc. ([www.vensim.com](http://www.vensim.com)) e tem sua estrutura fundamental baseada na Teoria de Sistemas. Seu uso para a modelagem de sistemas dinâmicos exige que as relações causa-efeito que governam a dinâmica do fenômeno sob estudo sejam conhecidas ou que exista uma teoria amplamente aceita que forneça suporte ao modelo em construção. Além disso, o Vensim é a ferramenta adequada para o estudo de sistemas lineares, onde o todo é a soma das partes.

Neste trabalho, o software foi utilizado na geração de modelos exploratórios para as alternâncias nos padrões de dominância observados nas comunidades de formigas. Para isso foram representados modelos de interação entre organismos e ambiente baseados nas equações do modelo de nicho construtivismo proposto por Lewontin (Rios 2004).

#### **4.4.2 TerraME**

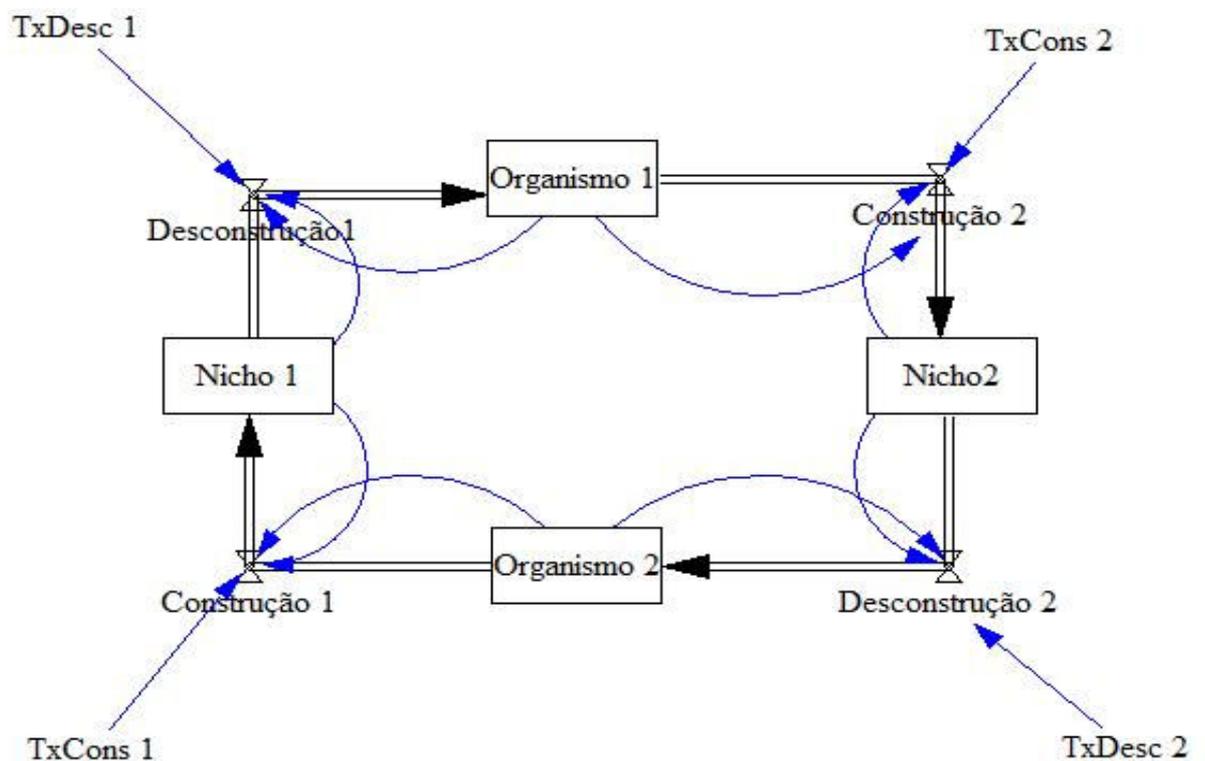
O TerraME é uma plataforma de modelagem computacional para sistemas terrestres, que possibilita a espacialização de modelos dinâmicos. É um esforço comum das instituições INPE e UFOP para desenvolver um software livre que seja flexível o bastante para representar com realismo sistemas ambientais complexos.

No presente estudo, o TerraME foi utilizado na criação de um ranque de dominância para espécies e guildas, onde o número de colocações é igual ao número de gêneros ou guildas presentes no sistema. A partir desse ranque foi gerada uma tabela onde a colocação de cada gênero ou guilda foi obtida a partir dos dados de frequência relativa dos gêneros e guildas em cada evento de coleta. Com isso foram geradas tabelas com a posição de cada gênero e guilda no ranque de dominância para cada uma das amostras. Em seguida foram obtidas médias ponderadas do ranque de cada um dos gêneros e guildas a fim de definir sua posição hierárquica na comunidade.

#### **4.5 Construção de um modelo exploratório para alternância de gêneros no *Vensin*.**

A fim de propor um possível mecanismo para explicar a instabilidade dos gêneros presentes nas assembléias de formigas estudadas foi construído um modelo experimental no programa *Vensin*, gerado a partir das equações sugeridas por Lewontin (Rios 2004) (figura 11). Esse modelo leva em consideração apenas transformações

relativas aos próprios organismos participantes do sistema e visa simular os processos descritos no cenário B, citado nos objetivos, onde a espécie 1 muda tanto o ambiente original que este passa a não conter as condições necessárias para a existência de seu próprio nicho, e assim, a espécie 1 não pode mais ocupar aquele espaço ecológico, que vazio, é ocupado pela espécie 2, que usa um conjunto de recursos e condições diferentes. Como usam recursos diferentes, e como neste caso a espécie 1 sumirá antes da 2 entrar, não ha competição direta no processo”. Dessa forma, o modelo tem como finalidade explorar as possibilidades de como os processos internos as comunidades ecológicas podem afetar seu comportamento estrutural.



**Figura 11: Modelo de nicho construção programado a partir das equações propostas por Lewontin (2000).**

Nesse modelo as equações de nicho construção modulam o crescimento e diminuição das dimensões dos nichos e das populações de organismos através de

funções de crescimento logístico (equações 9, 10, 11 e 12) representadas no diagrama de fluxos pelas setas duplas e pretas. Dessa forma, a capacidade suporte da população do Organismo 1 depende da dimensão do Nicho 1 (equações 5 e 9), ou seja, quanto maior a dimensão do nicho relativo ao organismo, maiores são suas possibilidades de crescimento. A mesma relação é aplicada ao Organismo e Nicho 2, porém com taxas peculiares a cada organismo (equações 7 e 11). Na figura 11, os mecanismos de retroalimentação presentes nas equações logísticas são representados pelas setas simples azuis e curvas.

No sentido inverso, a desconstrução do Nicho 1 depende do crescimento da população do Organismo 1 (equações 8 e 12), ou seja, o modelo pressupõe que quanto maior a população ocupando determinado nicho, maior a intensidade das modificações sob as quais o mesmo estará submetido, levando a sua conseqüente desconstrução. Novamente, as taxas de desconstrução também são peculiares a cada organismo.

Os dois sistemas, Ambiente *versus* Organismo 1 e Ambiente *versus* Organismo 2, são conectados pelo mesmo princípio, onde as dimensões do Nicho 2 tem como capacidade suporte a população do Organismo 1 (equações 6 e 10), partindo do pressuposto de que as mudanças desempenhadas pelo crescimento populacional do Organismo 1 sobre o Nicho 1 levam à criação do Nicho 2, que, por sua vez, é favorável ao crescimento populacional do Organismo 2 (equações 7 e 11).

Buscamos apresentar o comportamento de modelos matemáticos para dinâmica populacionais tanto contínuas (equações 5, 6, 7 e 8 ) como discretas (equações 9, 10, 11 e 12). Abaixo são apresentadas as formulações contínua e discreta do modelo de nicho construtivismo desenvolvido nesse trabalho.

- Equações do modelo contínuo de nicho construtivismo:

$$\frac{dOrganismo1}{dt} = txDesc1 \times Organismo1 \times (1 - Organismo1 / Nicho1) - \frac{dNicho2}{dt} \quad \text{Equação 5}$$

$$\frac{dNicho2}{dt} = txCons2 \times Nicho2 \times (1 - Nicho2 / Organismo1) - \frac{dOrganismo2}{dt} \quad \text{Equação 6}$$

$$\frac{dOrganismo2}{dt} = txDesc2 \times Organismo2 \times (1 - Organismo2 / Nicho2) - \frac{dNicho1}{dt} \quad \text{Equação 7}$$

$$\frac{dNicho1}{dt} = txCons1 \times Nicho1 \times (1 - Nicho1 / Organismo2) - \frac{dOrganismo1}{dt} \quad \text{Equação 8}$$

- Equações do modelo discreto de nicho construtivismo:

$$Organismo1_{t+1} = (1 + txDesc1) \times Organismo1_t \times (1 - Organismo1_t / Nicho1_t) - \Delta Nicho2_t, \quad \text{Equação 9}$$

$$Nicho2_{t+1} = (1 + txConst2) \times Nicho2_t \times (1 - Nicho2_t / Organismo1_t) - \Delta Organismo2_t, \quad \text{Equação 10}$$

$$Organismo2_{t+1} = (1 + txDesc2) \times Organismo2_t \times (1 - Organismo2_t / Nicho2_t) - \Delta Nicho1_t, \quad \text{Equação 11}$$

$$Nicho1_{t+1} = (1 + txConst1) \times Nicho1_t \times (1 - Nicho1_t / Organismo2_t) - \Delta Organismo2_t, \quad \text{Equação 12}$$

#### 4.6 Ordenação de dominância.

A partir das tabelas geradas no TerraME, foram feitos gráficos das proporções de ocorrência dos gêneros e guildas em cada colocação do ranque ao longo das amostras. Em seguida os gêneros e guildas foram organizados seguindo a ordem de dominância obtida através da média ponderada dos dados de ordenação ao longo das amostras, da maior (colocação 1 no ranque) para a menor (número total de espécies ou guildas na análise).

A ordenação decrescente foi feita com a finalidade de mostrar possíveis diferenças na composição hierárquica do ranque de dominância entre as áreas.

## 5 Resultados

### 5.1 *Análise de Sensibilidade do Modelo Computacional de Nicho*

#### *Construtivismo*

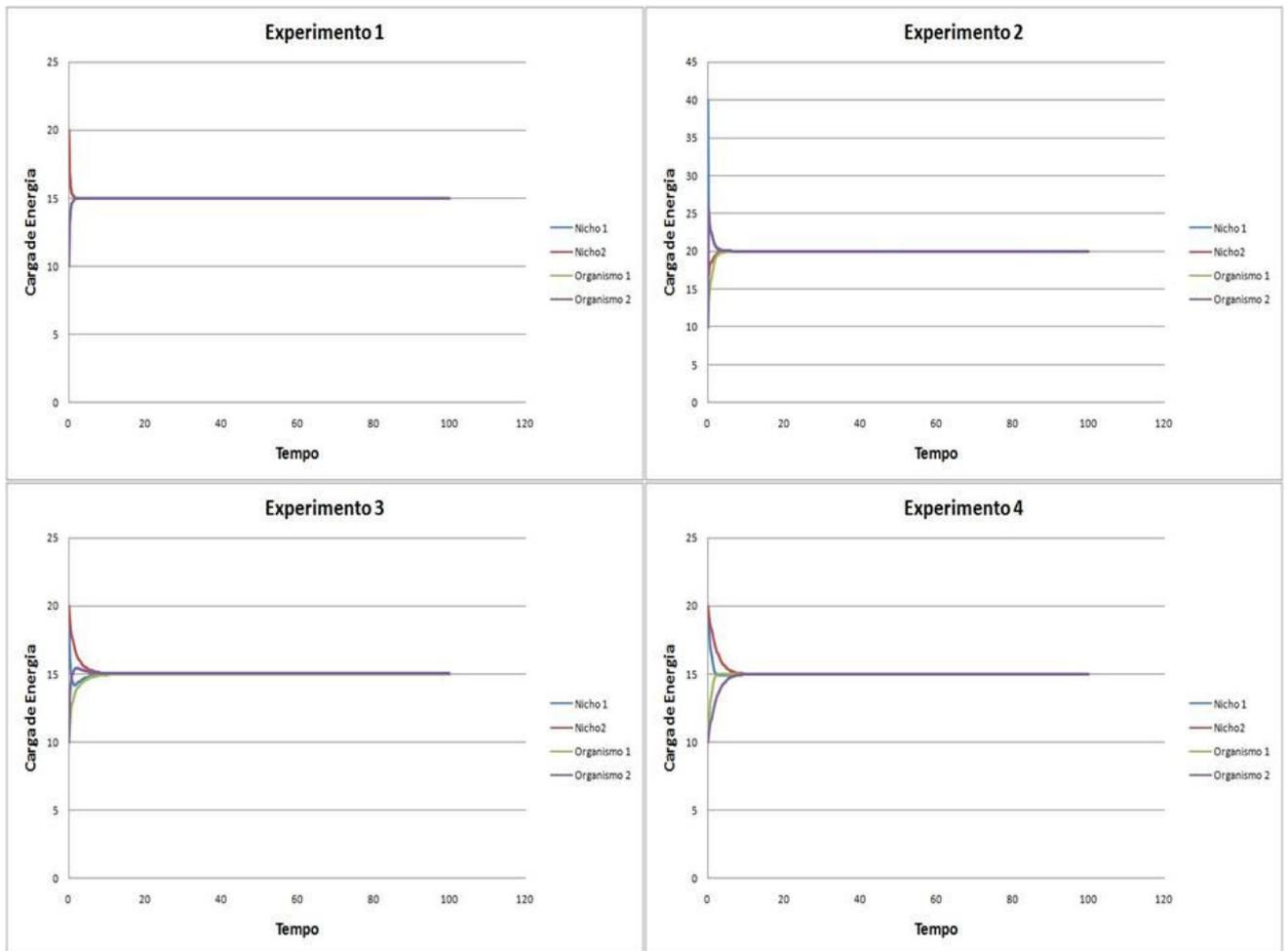
##### 5.1.1 *Simulações em tempo contínuo.*

A fim de estudar o comportamento do modelo gerado a partir das equações contínuas, foram feitos diversos experimentos usando diferentes taxas de construção e desconstrução assim como diferentes valores iniciais de estoque para os sistemas componentes do modelo.

Os resultados gerados a partir da simulação em tempo contínuo mostraram a estabilização das duas populações, assim como a de seus nichos correlacionados em todos os experimentos simulados (figura 12). Nesse caso, apesar de assumir uma capacidade suporte móvel o curto tempo de resposta impossibilita grandes extrapolações populacionais levando todo o sistema se estabilizar independente das diferenças presentes nas taxas e quantidades iniciais de energia em cada estoque. Podemos perceber que a estabilização se dá no valor médio de energia do sistema como um todo, onde o somatório da energia total presente no sistema se divide igualmente pelo número de componentes de estoque ou sistemas, neste caso igual a 4 (tabela 1).

Experimento	Organismo1		Organismo2		Condição Inicial				TotEnergia
	txDesc1	txCons2	txDesc2	txCons1	Nicho1	Nicho2	Org1	Org1	
1	0.5	0.5	0.5	0.5	20	20	10	10	60
2	0.5	0.5	0.5	0.5	40	20	10	10	80
3	0.75	0.05	0.5	0.5	20	20	10	10	60
4	0.75	0.05	0.25	0.05	20	20	10	10	60

Tabela 1: Valores para as taxas e cargas usados nas simulações contínuas.



**Figura 12: Flutuações populacionais para os organismos 1 e 2 geradas a partir da construção e desconstrução de seus respectivos nichos ao longo de 100 ciclos.**

### 5.1.2 Simulações em tempo discreto.

Nos experimentos os gerados a partir das equações discretas, buscou-se analisar o comportamento de um sistema no qual os organismos 1 e 2 constroem e destroem o ambiente a uma taxa fixa igual a 0,5. Nestas condições, o sistema não apresenta sensibilidade às variações nas proporções iniciais de estoque. Em contrapartida, ao se considerar diferentes taxas (tabela 2) de construção e desconstrução o modelo evidenciou diferentes respostas (figura 13).

Para o experimento 1 usamos taxas de desconstrução iguais para ambos organismos, variando apenas as taxas de desconstrução (figura 13). Nesse caso, apesar

de apresentar certa instabilidade inicial, devido à lenta resposta das populações à aproximação da capacidade de suporte, o modelo estabiliza-se novamente no valor médio do total energético do sistema.

No experimento 2, foram usadas taxas bastante diferentes para cada organismo. O organismo 1 assume taxas de construção e desconstrução maiores que o organismo 2. Pode-se dizer que as transformações desempenhadas pelo organismo 1 sobre o ambiente são mais intensas que as desempenhadas pelo organismo 2. Nesse caso, observa-se a duplicação de período das populações de ambos os organismos, quando a cada passo de tempo elas assumem um entre dois estados possíveis e recorrentes, e que elas flutuam em amplitudes constantes e médias populacionais relacionadas às flutuações de seus nichos correlacionados (figura 13).

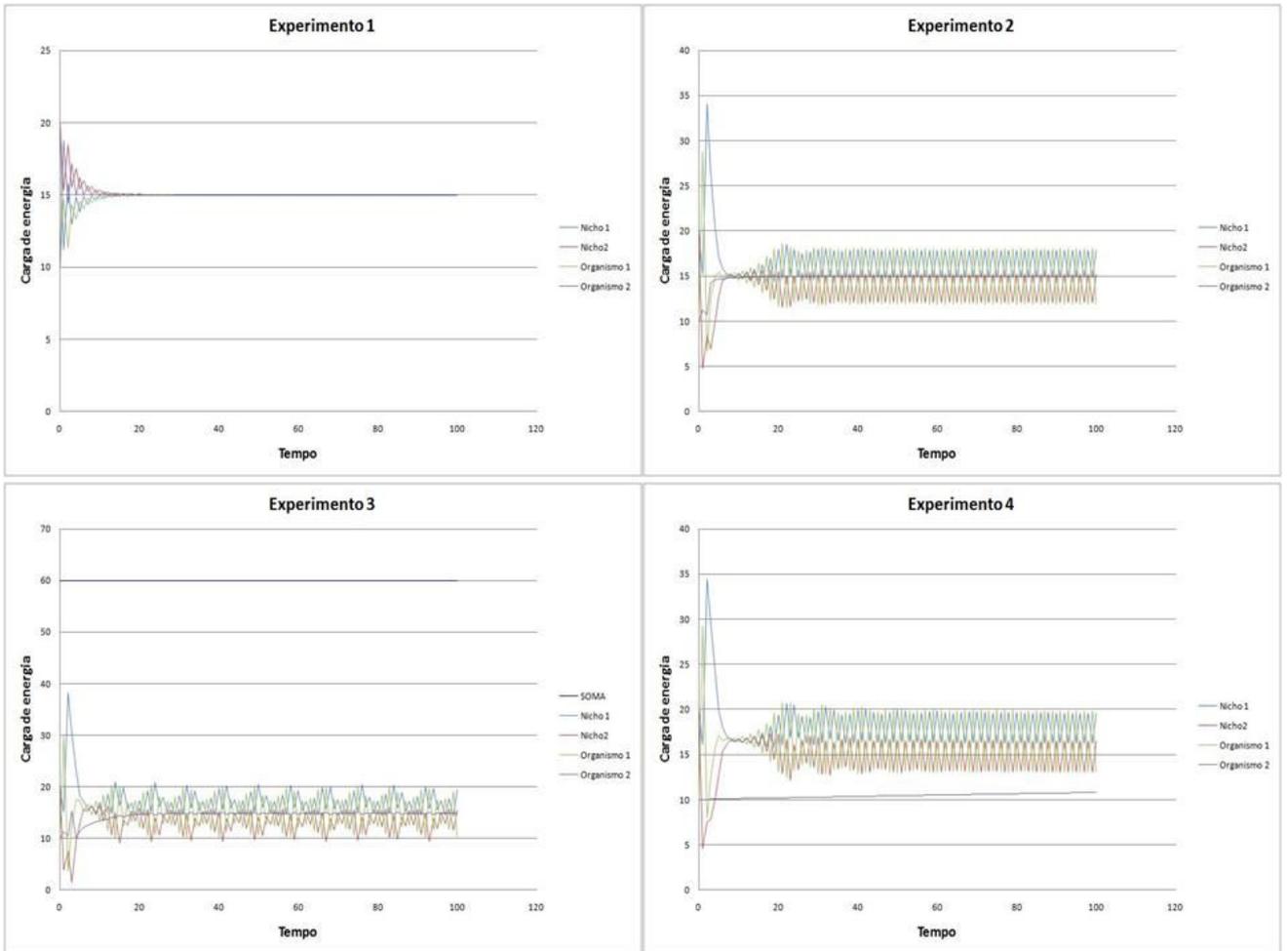
Para as simulações do experimento 3 foi usada a mesma estratégia do experimento 2, no entanto a diferença relativa entre as taxas dos organismos 1 e 2 foi maior. Nesse caso observamos a quadriplicação de período, dando à dinâmica do sistema um novo nível de complexidade. Além disso, nota-se que o organismo 1, com maiores taxas de transformação, tem média populacional muito maiores que o organismo 2. No entanto, ambos os organismos variam com a mesma amplitude.

A fim de explorar ainda mais o fenômeno observado nos comportamentos dos modelos 2 e 3, buscamos intensificar ainda mais a diferença relativa nas taxas de transformação dos organismos 1 e 2. Esse resultado foi particularmente interessante, onde o organismo 1, com maiores taxas, assumiu grandes variações populacionais ao longo do tempo geradas a partir da quadriplicação de período. No entanto, o organismo 2, com menores taxas, assumiu um comportamento completamente distinto, onde seu crescimento apresentou crescimento suave, contínuo e determinístico (figura 13). Com a

intenção de obter informações mais detalhadas sobre esse comportamento, o mesmo modelo foi gerado para 1000 ciclos de simulação. Nesse caso, podemos constatar que o organismo 2 cresce de forma logística até atingir um ponto estável, mesmo mediante a flutuações de sua capacidade suporte (figura 14).

Experimento	Organismo1		Organismo2		Condição Inicial				TotEnergia
	txDesc1	txCons2	txDesc2	txCons1	Nicho1	Nicho2	Org1	Org1	
1	0.75	0.05	0.75	0.25	20	20	10	10	60
2	0.77	0.77	0.05	0.05	20	20	10	10	60
3	0.79	0.79	0.05	0.05	20	20	10	10	60
4	0.77	0.77	0.0005	0.0005	20	20	10	10	60

Tabela 2: Valores para as taxas e cargas usados nas simulações discretas.



**Figura 13: Flutuações populacionais para os organismos 1 e 2 geradas a partir da construção e desconstrução de seus respectivos nichos ao longo de 100 ciclos.**

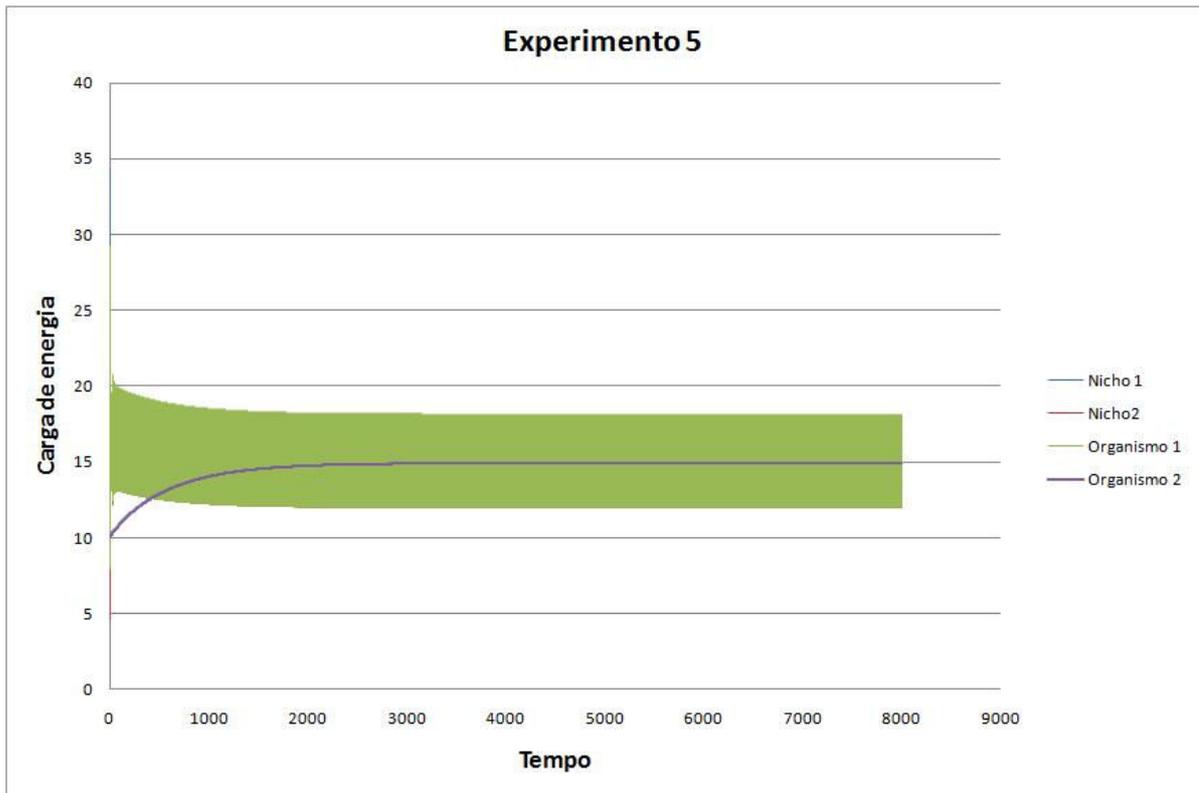
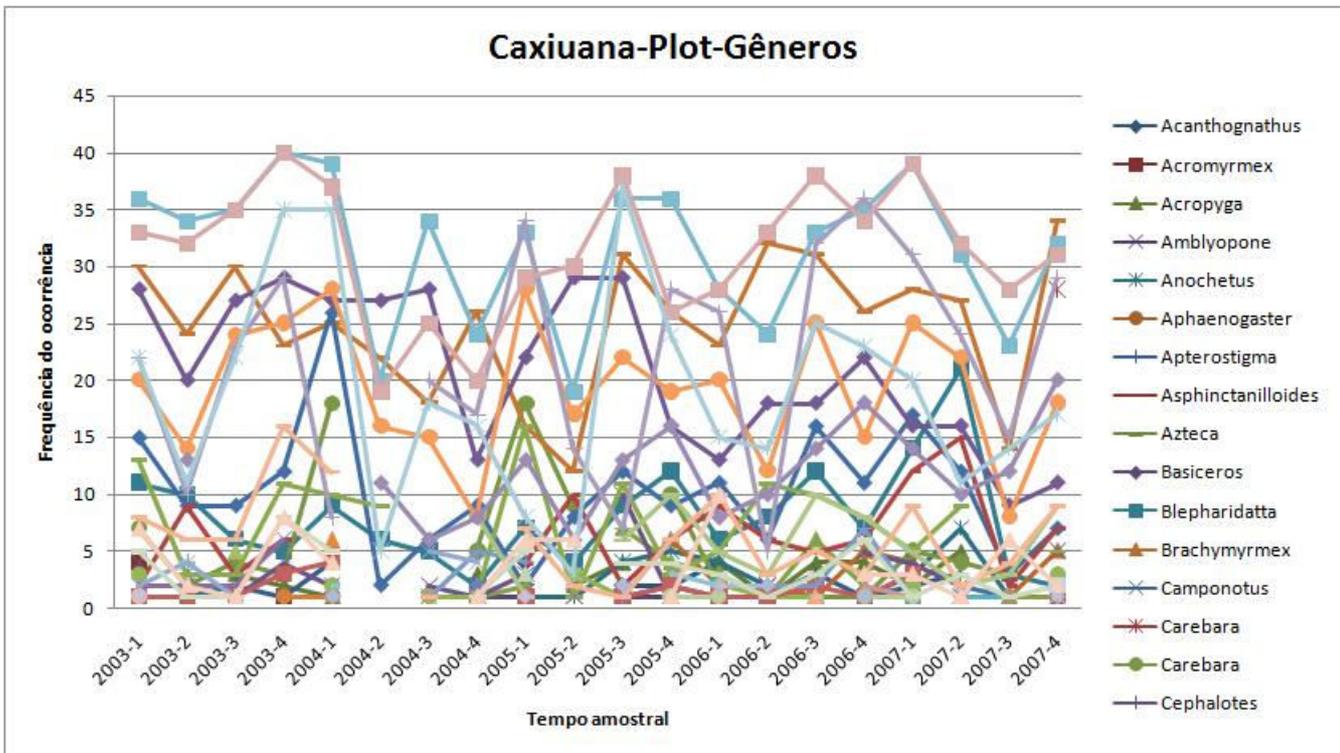


Figura 14: experimento 4 com 1000 ciclos de simulação evidenciando a estabilização populacional do organismo 2.

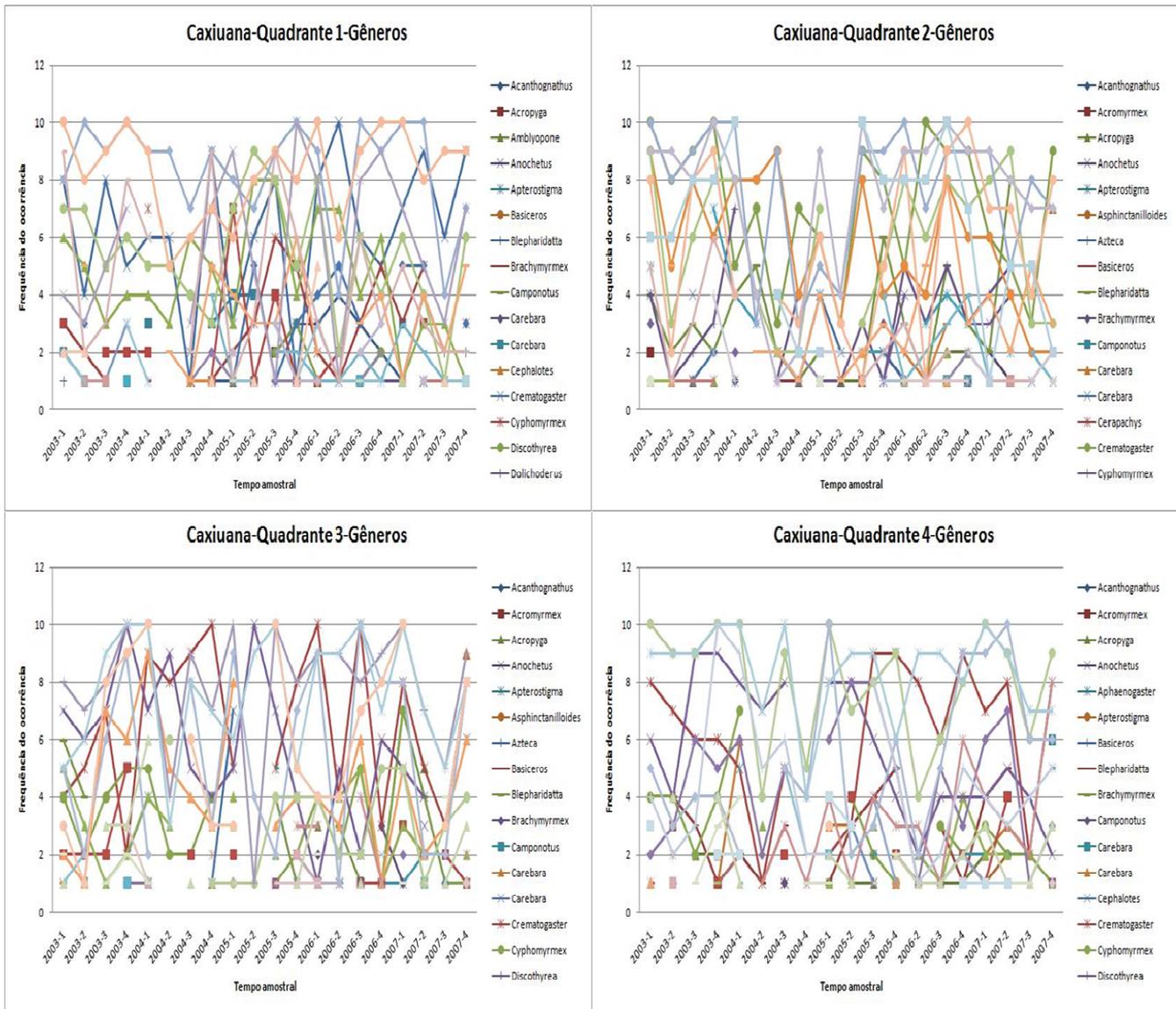
## 5.2 Flutuações estruturais na composição de assembléias de formigas de serapilheira.

Os dados de frequência dos gêneros ao longo do período amostrado para o plot de Caxiuanã sugerem grande instabilidade temporal na composição das comunidades em questão, onde os gêneros assumem diferentes posições de dominância ao longo dos eventos de coleta (figura 15).



**Figura 15: Flutuação temporal da frequência de ocorrência dos gêneros de formigas ao longo do tempo amostrado para o plot de Caxiuana.**

O mesmo comportamento instável foi observado quando os dados do plot foram analisados em quadrantes separados. No entanto a configuração estrutural das comunidades em cada um dos quadrantes apresentou-se de maneira distinta entre eles, mostrando indícios de instabilidade espacial (figura 16). Ou seja, além de variarem sua posição na dominância da assembléia no tempo, os gêneros também apresentam variações quando analisados em escalas espaciais diferentes.



**Figura 16: Flutuação temporal da frequência de ocorrência dos gêneros de formigas ao longo do tempo amostrado para os quadrantes em separado do plot de Caxiuanã.**

As análises exploratórias dos dados coletados em ambos os plots do site da Costa Rica também evidenciaram o mesmo comportamento, evidenciando a aparente recorrência da instabilidade temporal e espacial das assembléias de formigas de serrapilheira em florestas tropicais.

No entanto, ao serem reorganizadas em guildas tróficas, o comportamento da estrutura de dominância das assembléias de formigas muda dramaticamente, onde a sobreposição de uma guilda sobre as outras se mantém ao longo da maioria dos eventos

de coleta, evidenciando que a existência de uma notável estabilidade temporal na estrutura de guildas tróficas da assembléia (figura 17). O mesmo também ocorre quando os quadrantes que compõem o plot são analisados em separado, onde a estrutura de dominância das guildas apresenta uma ordenação semelhante nos quatro quadrantes, tornando evidente certa estabilidade espacial das assembléias sob a escala ecológica de guildas tróficas (figura 18).

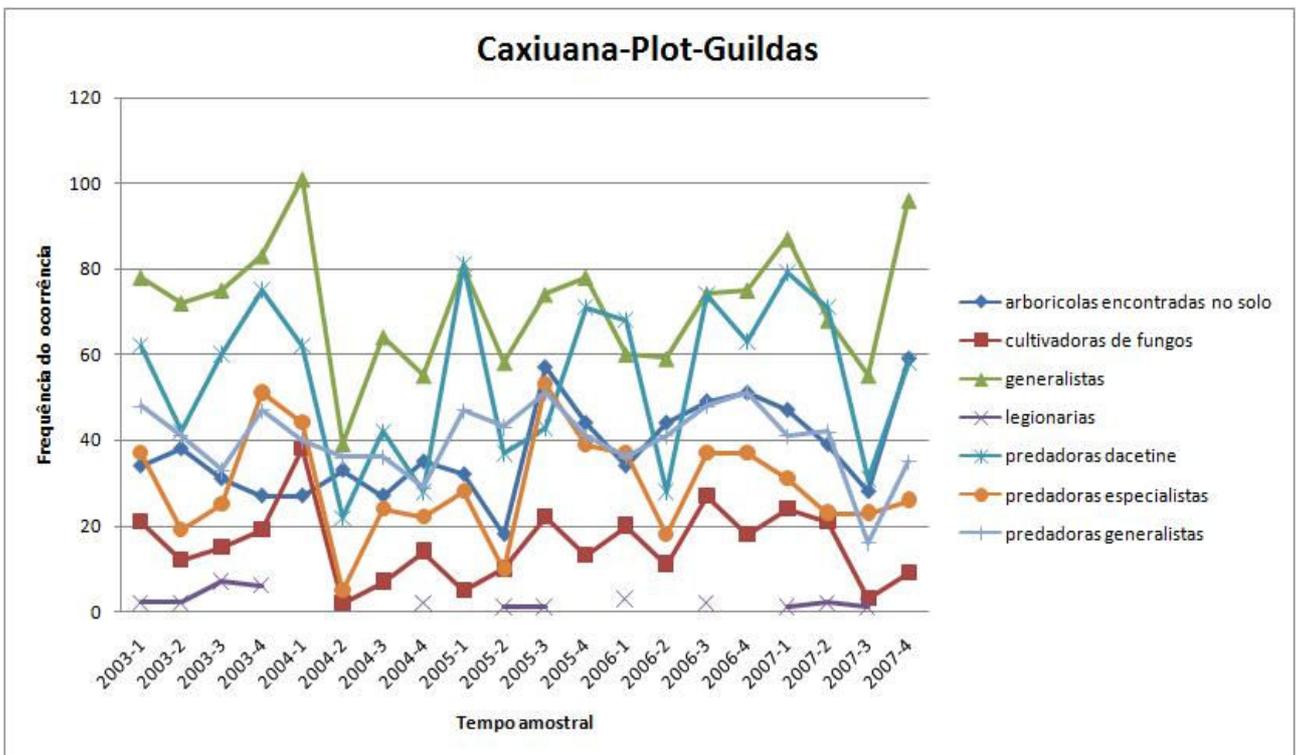


Figura 17: Flutuação temporal da frequência de ocorrência das guildas de formigas ao longo do tempo amostrado para o plot de Caxiuana.

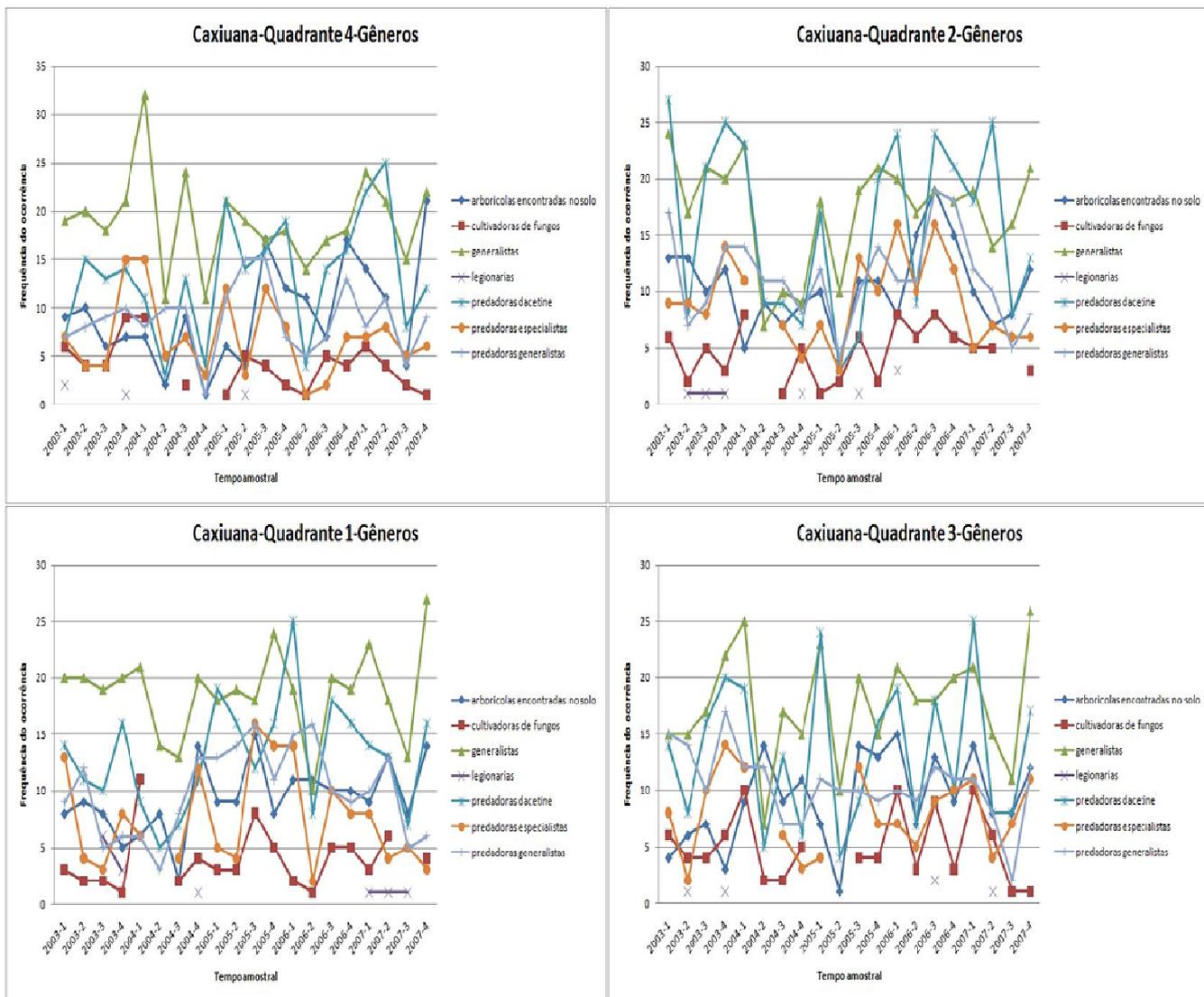
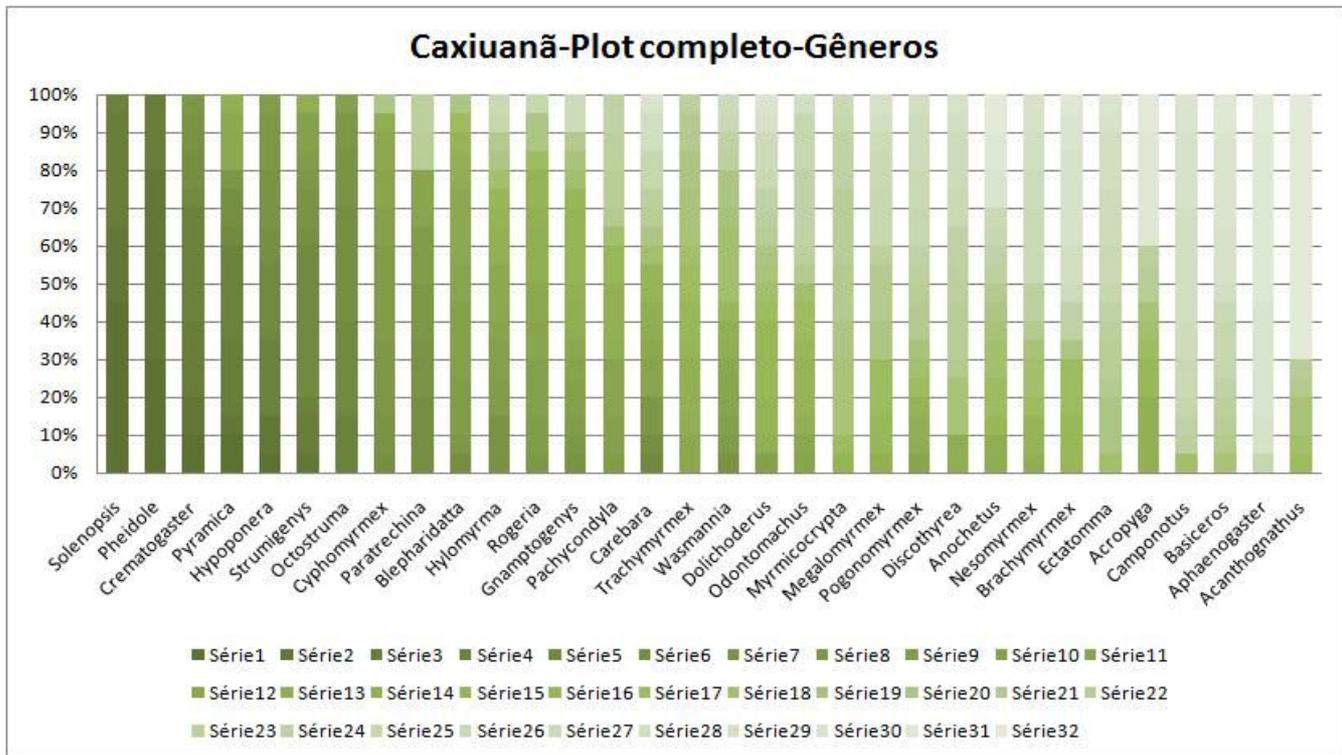


Figura 18: Flutuação temporal da frequência de ocorrência dos guildas tróficas de formigas ao longo do tempo amostrado para os quadrantes em separado do plot de Caxiuanã.

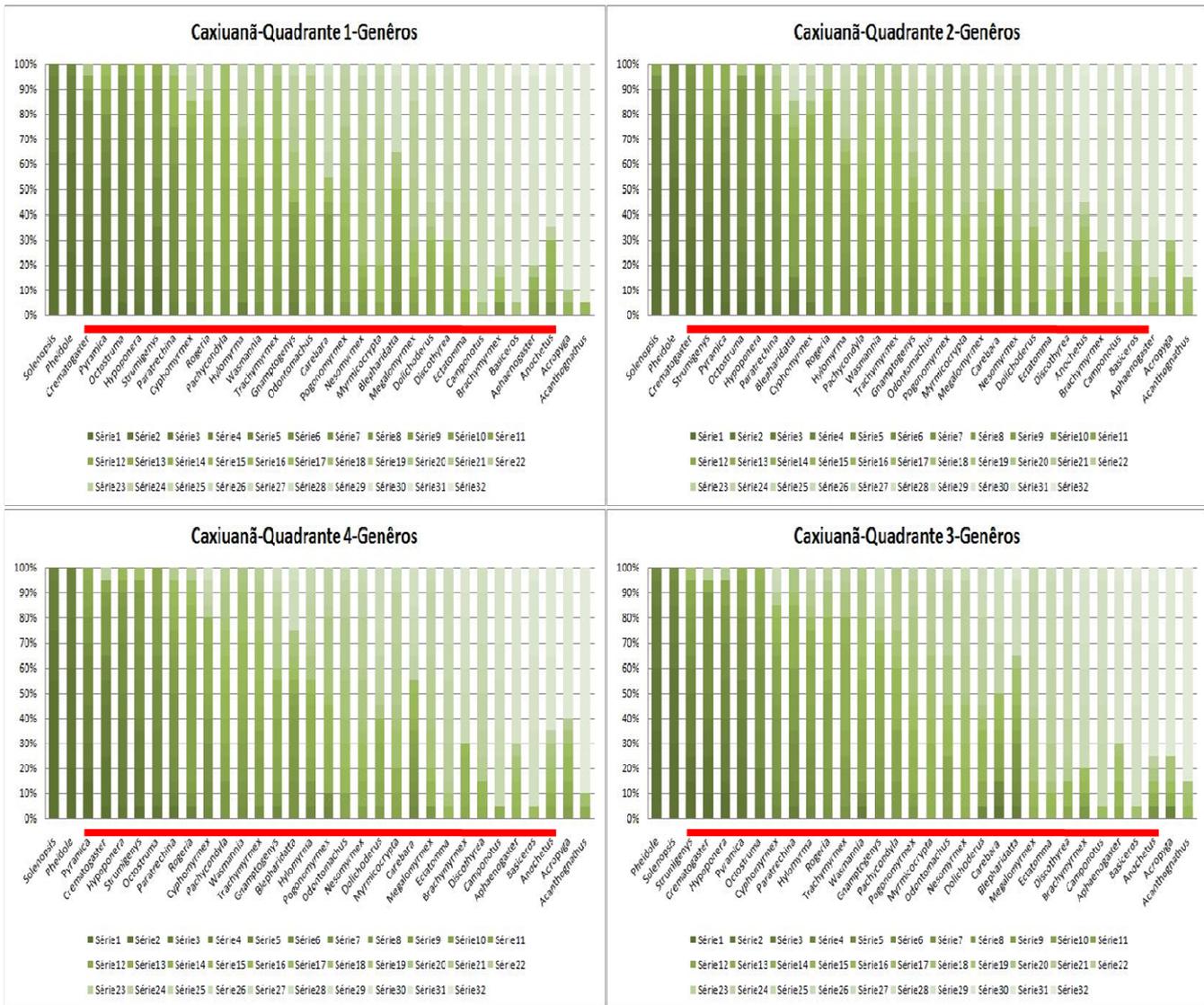
### 5.3 Caracterização da estrutura de dominância de gêneros das assembléias de formigas em diferentes escalas espaciais.

O gráfico gerado a partir da ordenação hierárquica de dominância para os gêneros no plot de Caxiuanã evidenciam a configuração de gêneros presente como um todo (figura 21). Nesse gráfico, os gêneros encontrados nas primeiras posições (colunas mais escuras), assumem posições de dominância mais elevadas.



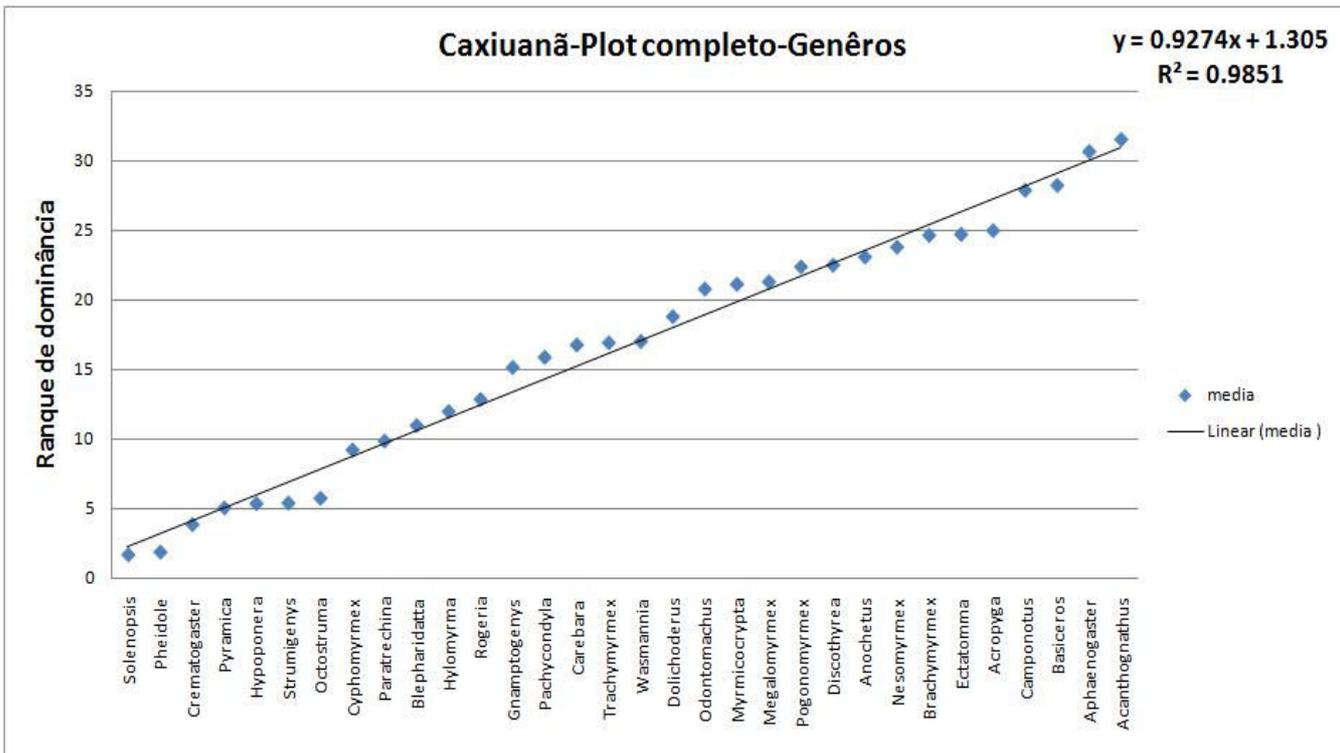
**Figura 19: Estrutura hierárquica de dominância para os gêneros do plot de Caxiuanã**

A mesma análise feita para os quadrantes em separado mostrou configurações hierárquicas distintas para cada um dos quadrantes, onde os gêneros marcados em vermelho assumem posições diferentes daquelas apresentadas pelo plot como um todo (figura 22). Apenas os gêneros mais dominantes (*Solenopsis* e *Pheidole*), e os dois mais raros (*Aphaenogaster* e *Acanthognathus*), mantiveram suas posições na estrutura nos quatro quadrantes.



**Figura 20: Estrutura hierárquica de dominância para os gêneros dos quatro quadrantes do plot de Caxiuanã.**

Para comparar o comportamento da estrutura de dominância entre o plot e os quadrantes foram feitas análises de dispersão dos gêneros ao longo das médias da ordenação de dominância ajustados a uma linha de tendência. Primeiro foi obtido o ajuste do plot a fim de definir sua continuidade hierárquica, organizando os gêneros por ordem de dominância segundo as médias ponderadas do ranque de ordenação, o ajuste obtido foi de 98% (figura 23).



**Figura 21:** Análise de dispersão dos gêneros ao longo das médias ponderadas de dominância ajustados à linha de tendência para o plot de Caxiuanã. Ajuste de 98%.

Em seguida foram feitas as mesmas análises para as médias ponderadas dos quadrantes, no entanto, para demonstrar a instabilidade espacial da estrutura de dominância, as análises foram feitas usando a mesma ordenação dos gêneros obtida com a análise do plot. O ajuste obtido para os plots foi cerca de 10% menor, evidenciando mudanças na estrutura de dominância nos diferentes quadrantes (figura 24).

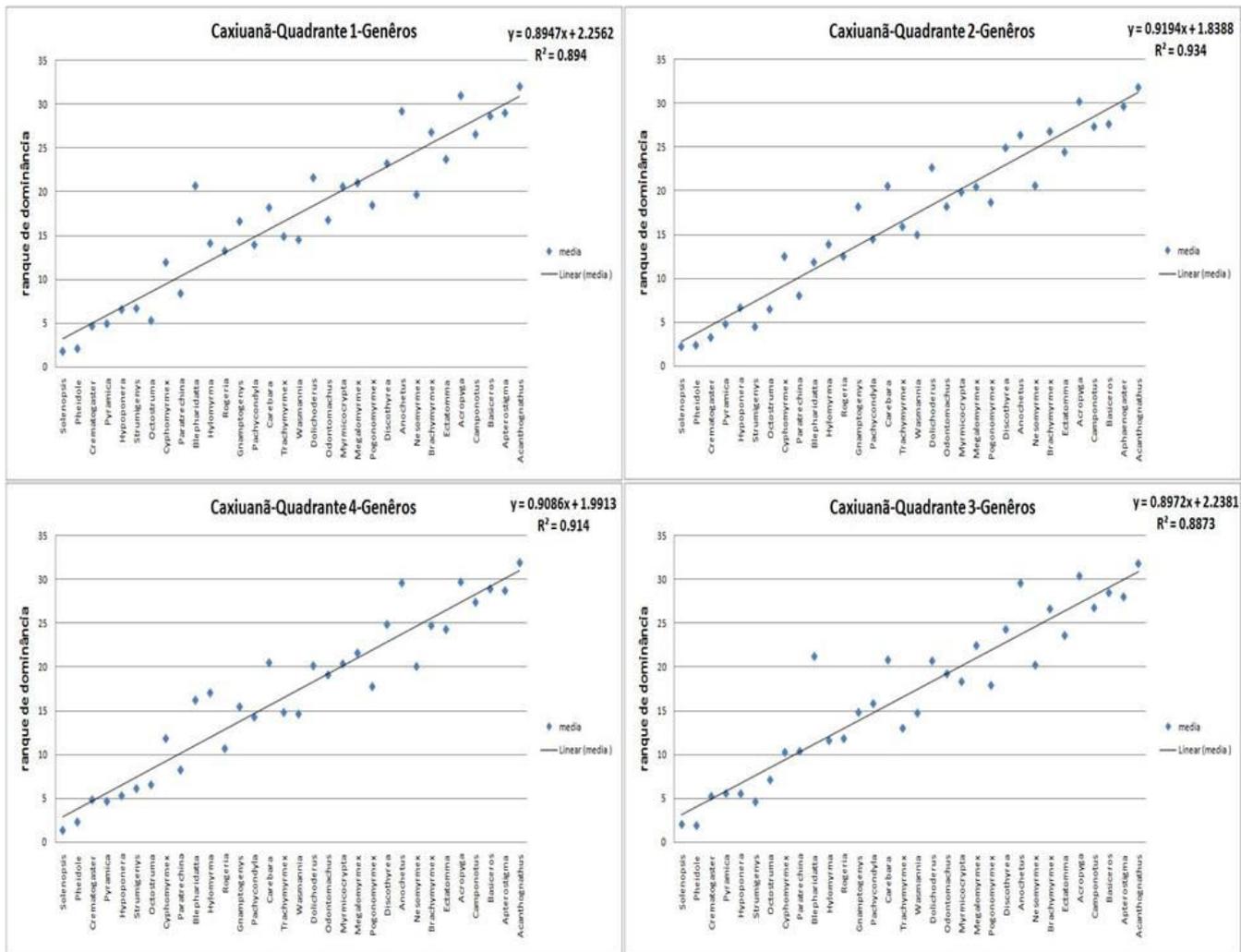


Figura 22: Análise de dispersão dos gêneros, ordenados segundo o plot, ao longo das médias ponderadas de dominância dos quadrantes, ajustados à linha de tendência.

Os dados dos plots da Costa Rica foram submetidos ao mesmo procedimento e apresentaram resultados extremamente semelhantes (tabela 3) aos observados para Caxiuanã, onde a ordenação dos gêneros se mostra diferente para cada um dos quadrantes. Tal recorrência compõe uma forte evidência da grande instabilidade na estrutura de dominância dos gêneros nas assembléias de formigas tropicais.

Quadrante	Plot 1	Plot 2
Plot completo	0.9869	0.9782
Quadrante 1	0.8482	0.8514
Quadrante 2	0.7973	0.8613
Quadrante 3	0.8634	0.8626
Quadrante 4	0.8333	0.8236

Tabela 3: Valores de R<sup>2</sup> para os gêneros da Costa Rica.

#### 5.4 Caracterização da estrutura de dominância de guildas Tróficas das assembléias de formigas em diferentes escalas espaciais.

Quando a estrutura hierárquica das guildas tróficas foi analisada pelas mesmas análises realizadas para os gêneros (figuras 25 e 26), as a comparação entre as diferentes escalas espaciais evidenciaram um padrão completamente diferente.

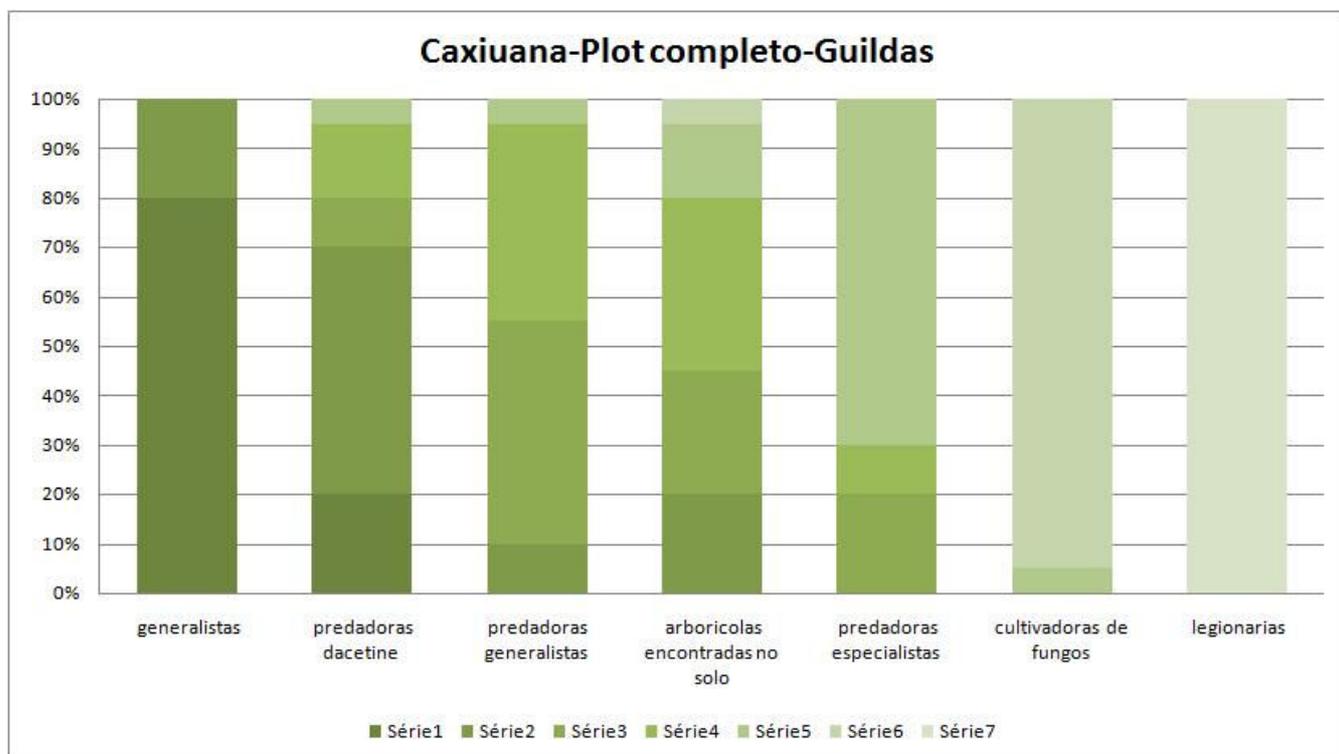
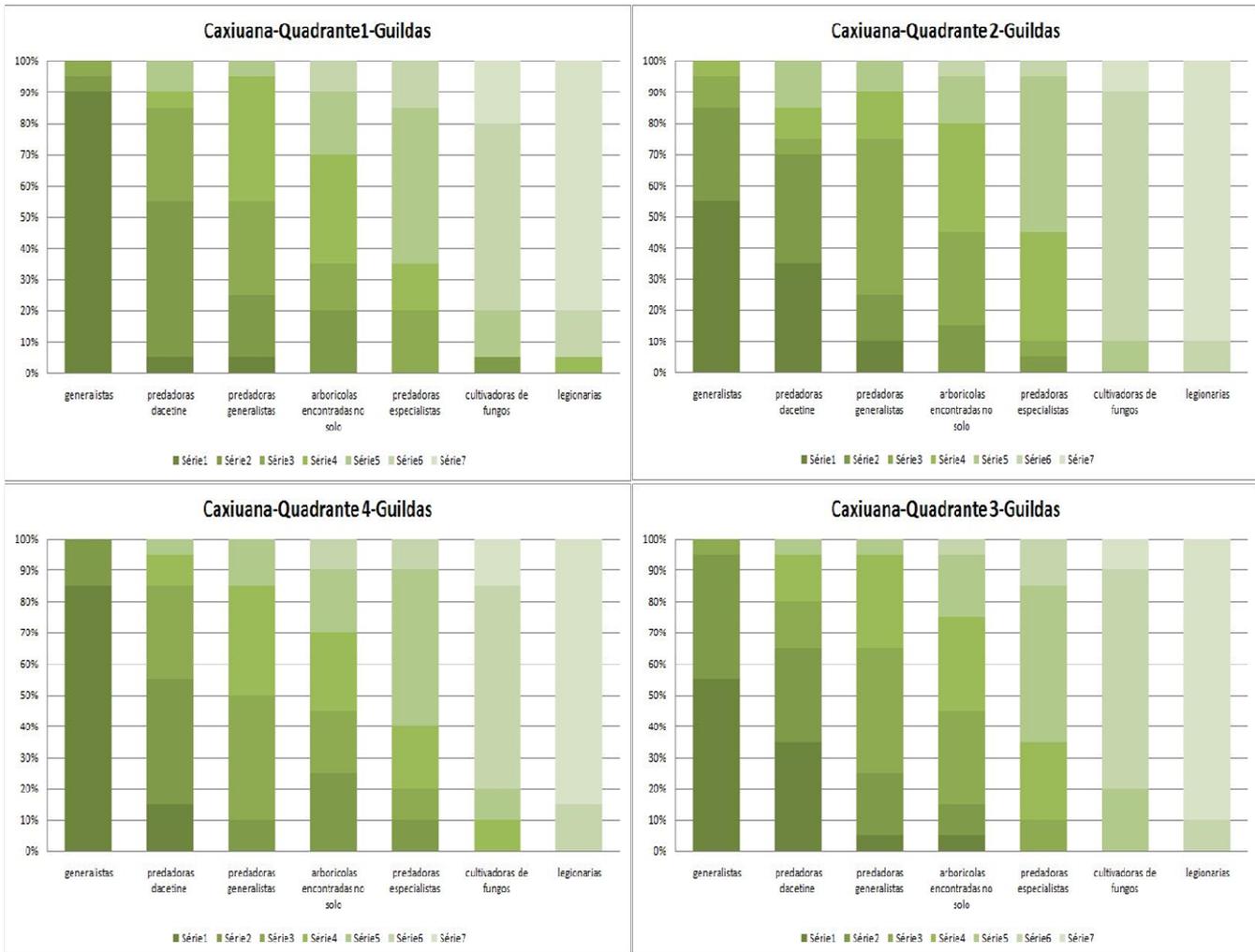


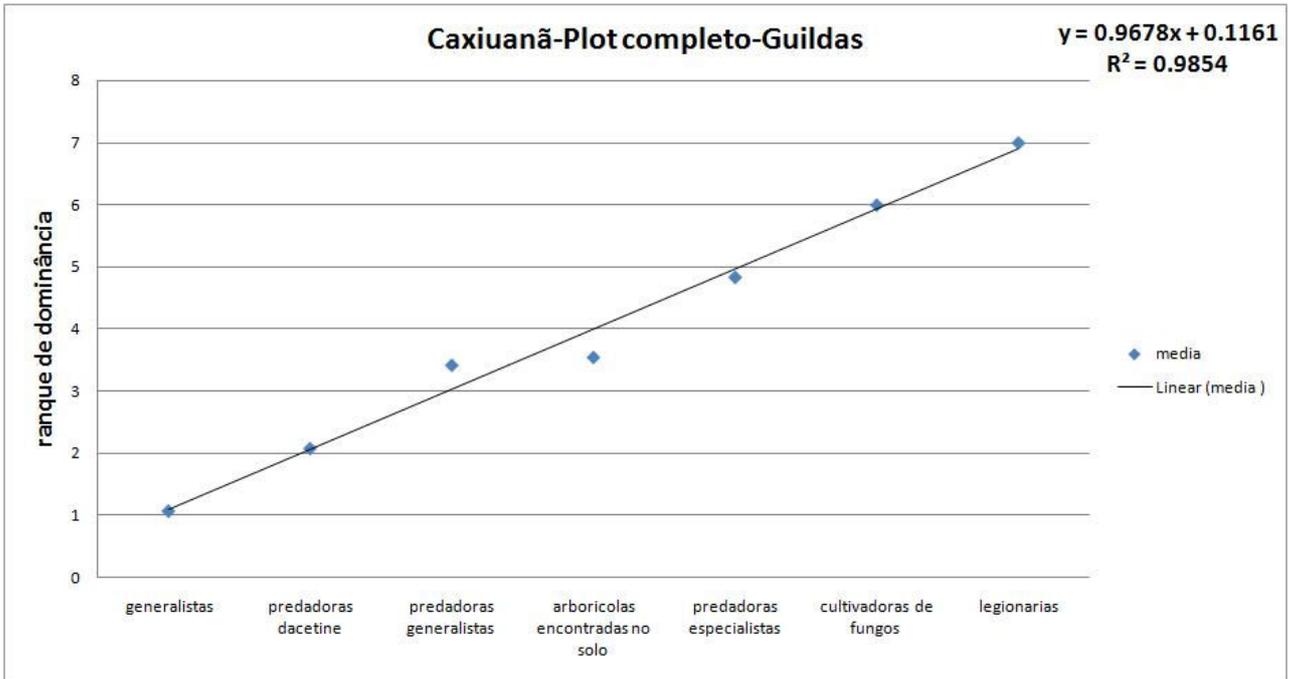
Figura 23: Estrutura hierárquica de dominância para as guildas tróficas do plot de Caxiuana

As análises realizadas para os quadrantes de Caxiuanã em separado mostraram a mesma configuração hierárquica de guildas em todos os quadrantes, evidenciando a constância estrutural das guildas nas duas escalas espaciais estudadas (figura 26).

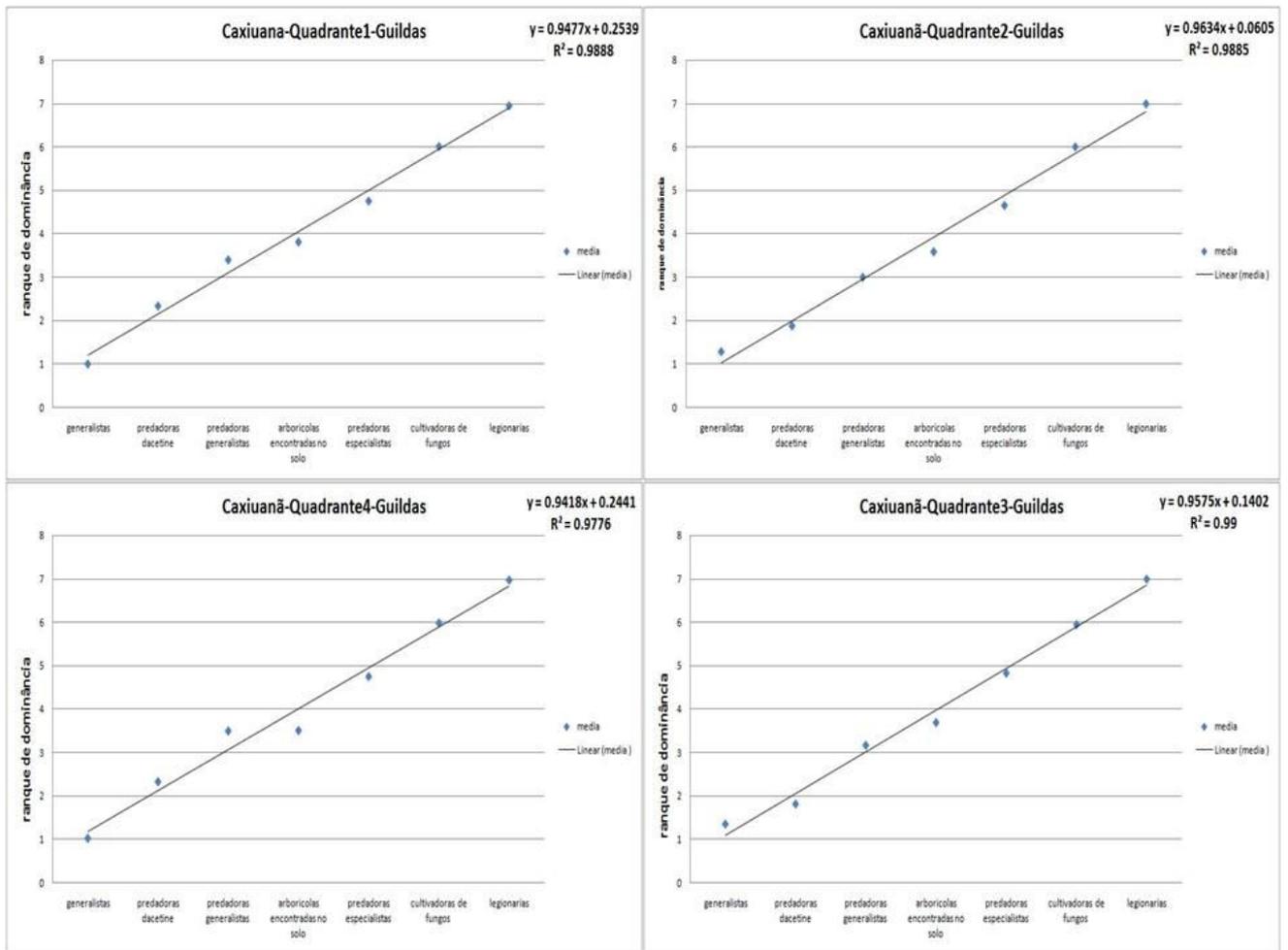


**Figura 24: Estrutura hierárquica de dominância para as guildas dos quatro quadrantes do plot de Caxiuanã.**

A manutenção da mesma estrutura hierárquica de guildas nas diferentes escalas espaciais também é evidenciada pelas análises de dispersão (figuras 27 e 28). O ajuste obtido com a análise do plot como um todo se mostrou recorrente em todos os quatro quadrantes (entre 97% e 99%), sendo que os quadrantes 2 e 3 apresentaram um ajuste ligeiramente maior que o plot (figura 28).



**Figura 25:** Análise de dispersão das guildas tróficas ao longo das médias ponderadas de dominância ajustados à linha de tendência para o plot de Caxiuanã. Ajuste de 98%.



**Figura 26: Análise de dispersão das guildas tróficas, ordenados segundo o plot, ao longo das médias ponderadas de dominância dos quadrantes, ajustados à linha de tendência.**

Os resultados obtidos a partir das análises dos plots da Costa Rica evidenciaram o mesmo comportamento observado em Caxiuanã. Com exceção do quadrante 1 do plot 1 marcado em vermelho, que apresentou inversão na posição das guildas “arborícolas encontradas no solo” e “predadoras especialistas” em relação à configuração apresentada pelo plot (figura 29).



**Figura 27: Estrutura hierárquica de dominância para as guildas dos quatro quadrantes do plot 1 da Costa Rica. Mudança na configuração em relação as guildas do plot como um todo marcada em vermelho.**

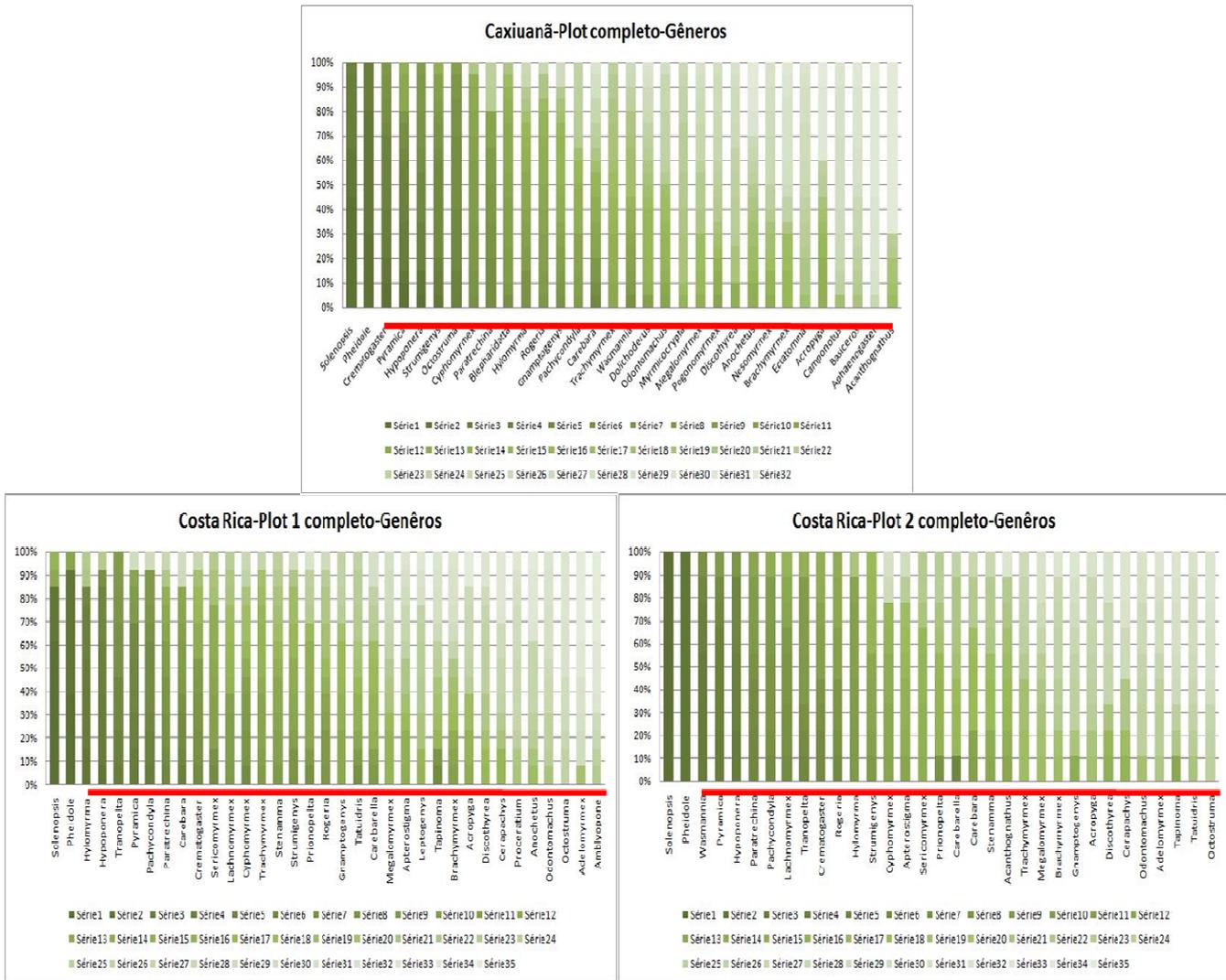
As análises de dispersão realizadas com os dados da Costa Rica apresentaram resultados semelhantes aos encontrados em Caxiuanã, onde se observou variações na configuração hierárquica dos gêneros nas duas escalas espaciais e a manutenção da configuração hierárquica das guildas tróficas (tabela 4).

Quadrante	Plot 1	Plot 2
Plot completo	0.9877	0.9873
Quadrante 1	0.9355	0.9042
Quadrante 2	0.9665	0.9468
Quadrante 3	0.9291	0.9552
Quadrante 4	0.9188	0.8522

Tabela 4: Valores de R<sup>2</sup> para as guildas da Costa Rica.

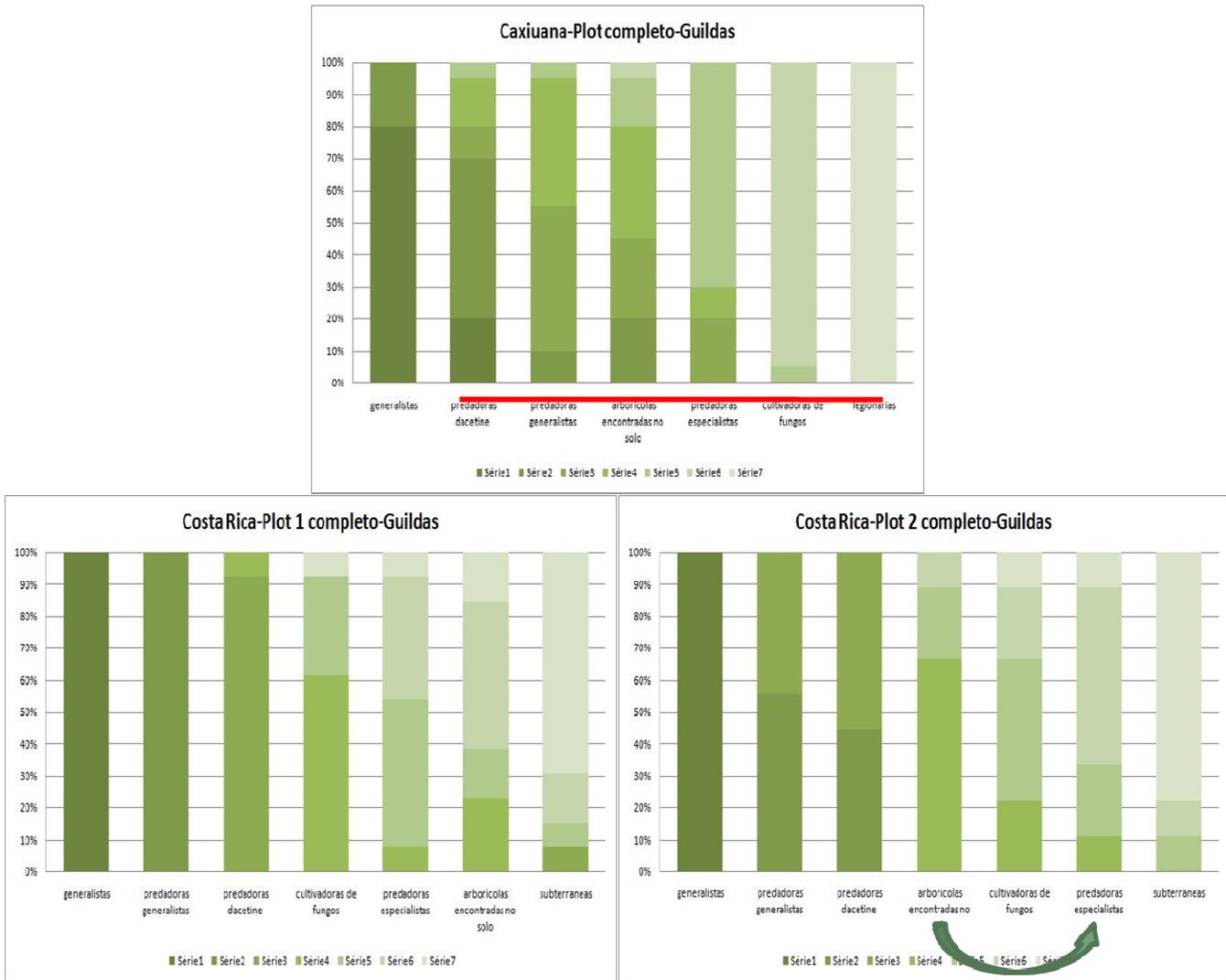
### 5.5 *Comparação entre as estruturas hierárquicas de guildas tróficas entre as duas regiões estudadas.*

A comparação entre as configurações da estrutura hierárquica de gêneros de Caxiuanã e Costa Rica mostraram grande dissimilaridade (figura 30). Sendo que apenas os dois gêneros mais abundantes mantiveram suas posições entre as áreas.



**Figura 28: Comparação entre as estruturas hierárquicas dos gêneros entre os três plots estudados. Gêneros que alternaram suas posições entre as áreas marcadas em vermelho.**

A mesma comparação feita para os dados de guildas tróficas mostrou grande dissimilaridade entre os plots de Caxiuana e da Costa Rica, em especial com relação à guilda menos abundante nos dois lugares, sendo que em Caxiuana esta posição é ocupada pela guilda de formigas legionárias e na Costa Rica pela guilda de formigas subterrâneas. No entanto, os dois plots da Costa Rica apresentaram estruturas hierárquicas de guildas muito semelhantes, com exceção da guilda de arborícolas encontradas em serapilheira, que se deslocou da sexta para a quarta posição (figura 31).



**Figura 29: Comparação entre as estruturas hierárquicas dos guildas tróficas entre os três plots estudados. Guildas que alternaram suas posições entre as áreas marcadas em vermelho. Troca de posição evidenciada pela seta em verde.**

Os resultados comparativos das análises de dispersão, onde as médias ponderadas do ranque de dominância do plot 2 da Costa Rica foram ajustadas à configuração estrutural do plot 1 da Costa Rica apresentaram um ajuste relativamente alto(80%) (figura 32) em relação ao modelo gerado a partir do ajuste do plot 2 da Costa Rica ajustado ao plot de Caxiuanã (0,2%) (figura 33).

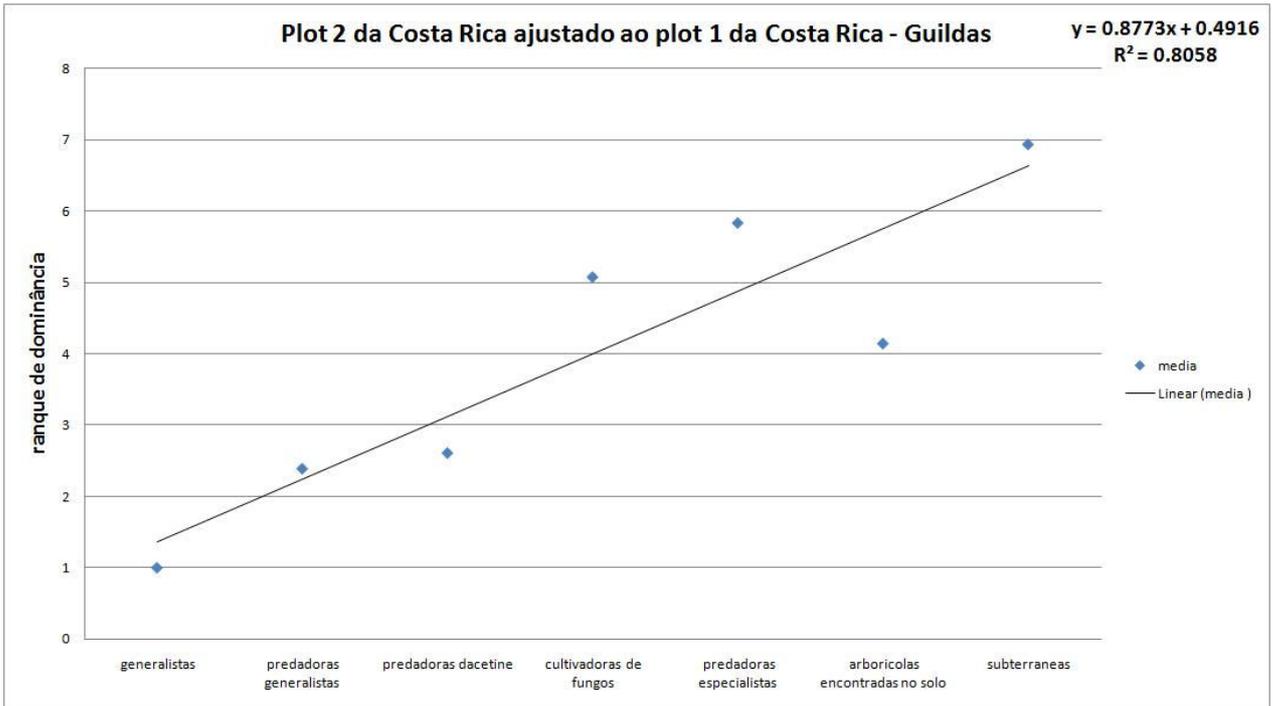


Figura 30: Plot 2 da Costa Rica ajustado à configuração hierárquica do plot 1 da costa rica. Ajuste de 80%.

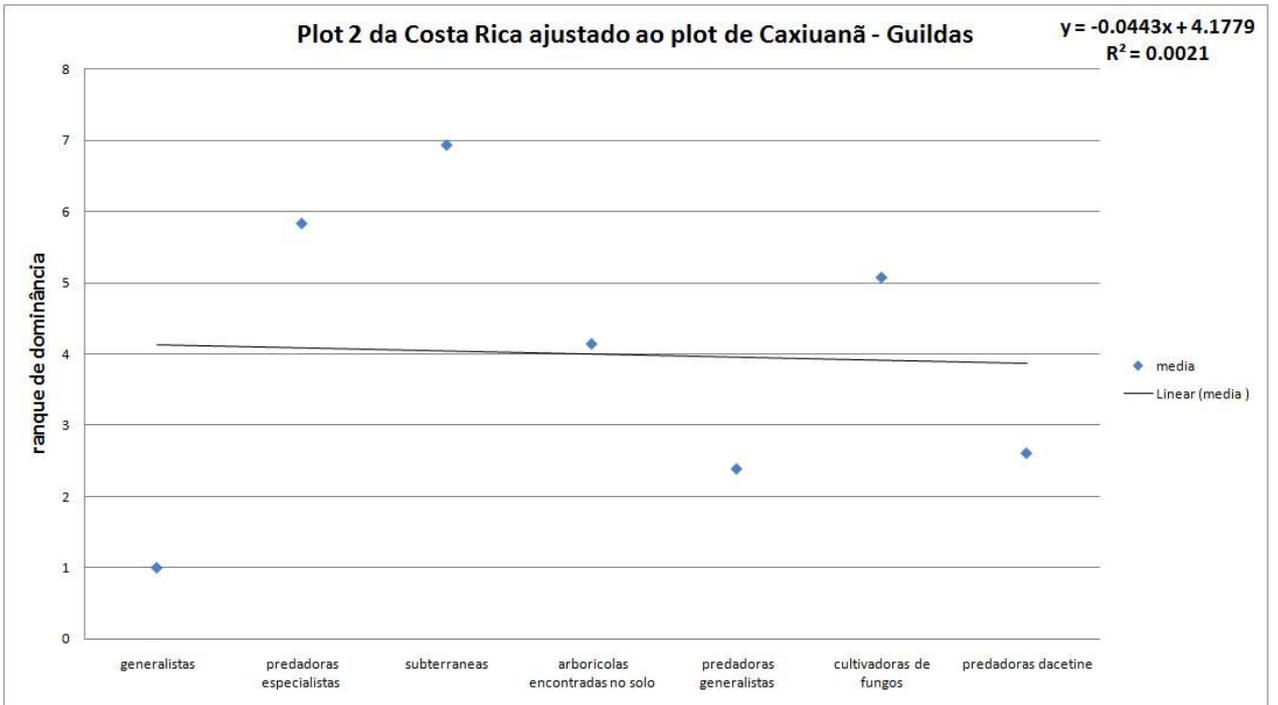


Figura 31: Plot 2 da Costa Rica ajustado à configuração hierárquica do plot de Caxiuanã. Ajuste de 0,2%.

## 6 Discussão

### 6.1 *O papel funcional das guildas tróficas*

O termo guilda refere-se a grupos de organismos que demandam os mesmos tipos de recursos para sua subsistência e utilizam as mesmas estratégias para ocupação de seus nichos (Terborgh & Robinson 1986). Embora esse conceito possa ser considerado um sinônimo de grupo funcional por alguns autores, o termo guilda é aplicado para agrupamentos de espécies mais refinados que grupos funcionais, uma vez que um grupo funcional pode ser constituído com representantes de mais de uma guilda e uma guilda não pode ser constituída por mais de um grupo funcional (Silvestre 2000). Sendo assim, para esse trabalho, entenderemos guildas tróficas como uma das possibilidades de grupos funcionais, admitindo que toda guilda trófica é um grupo funcional mas nem todo grupo funcional é uma guilda trófica.

Quanto mais aumentamos o número de variáveis ecológicas ao compor uma guilda, mais nos aproximamos da definição de nicho ecológico e, no sentido oposto, quanto menos variáveis são consideradas mais nos aproximamos do conceito de grupo funcional (Silvestre 2000).

Ao considerarmos o conceito de guildas tróficas assumimos que os organismos que compõem esse grupo utilizam os mesmos tipos de recursos alimentares e as mesmas estratégias para sua aquisição. Portanto também podemos pressupor que tais organismos são competidores em potencial (Putman 1994). Nesse caso, de acordo com o princípio de exclusão competitiva proposto por Gause, duas espécies competindo pelo mesmo recurso limitado poderiam não coexistir na mesma localidade, onde uma será excluída do sistema ao longo do tempo, caso seu coeficiente de competitividade “alfa” for muito menor que o da outra espécie (Begon 1996).

No entanto podemos observar uma grande diversidade de gêneros pertencentes à mesma guilda ocorrendo simultaneamente no mesmo espaço, o que parece contrariar a idéia de exclusão competitiva implícita ao conceito de guildas tróficas, já que essa idéia pressupõe a eliminação gradativa de espécies do sistema, afetando negativamente sua diversidade. Mais do que isso, além da elevada diversidade taxonômica da mesma guilda presente no mesmo local também podemos observar um comportamento instável na estrutura de dominância desses taxa ao longo do tempo. Partindo dessas observações podemos considerar que, apesar de assumirem dimensões de nicho sobrepostas, as espécies diferentes presentes numa mesma guilda apresentam estados de vantagem competitiva instáveis ao longo do tempo, ocasionando as oscilações de dominância.

Para explicar esse fenômeno devemos levar em conta a inconstância estrutural do nicho ao longo do tempo e do espaço. Condições e recursos estão inevitavelmente sujeitos a mudanças, levando o nicho a assumir diferentes configurações. Tais mudanças podem ser desencadeadas por diversos processos presentes no ecossistema indo de variações nos padrões climáticos a interações interespecíficas, como por exemplo, a predação ou transformações de determinados parâmetros de recursos e condições pelos próprios organismos presentes no sistema.

## ***6.2 As variações estruturais na composição dos gêneros***

Tendo em vista o pressuposto acima podemos separar os fenômenos reestruturadores do ambiente em dois grupos principais em relação à comunidade presente no ecossistema. O primeiro formado pelas interferências externas à comunidade, como mudanças de temperatura, pluviosidade, lixiviação, etc. O segundo caracterizado por alterações estruturais do nicho inerentes a própria comunidade, onde variações nas populações das espécies envolvidas no sistema irão afetar aspectos do nicho como intensidade de predação, disponibilidade de recursos e de locais para

nidificação. Nesse último aspecto podemos considerar que a simples presença de uma espécie no sistema já configura um novo parâmetro do nicho em relação à outra espécie que ocorra no mesmo lugar.

Com relação ao segundo grupo de fenômenos estruturadores podemos inseri-lo dentro do conceito de *nicho construtivismo* (Lewontin 2000), para o qual foi gerado um modelo exploratório com o objetivo de entender as suas possibilidades de dinâmicas. Apesar de ainda ser um modelo experimental e envolver possíveis resíduos matemáticos ainda não completamente entendidos, o modelo discreto mostrou como resultado uma grande diversidade de comportamentos, onde vários padrões de complexidade podem ser obtidos. Nesse caso, podemos considerar o uso do modelo como ferramenta exploratória para estudar e descrever ecossistemas complexos, onde os mecanismos de transformação inerentes aos próprios organismos presentes no sistema poderiam levar a comportamentos igualmente complexos.

Isso consta como evidência de que o processo de nicho construção pode de fato estar por traz da instabilidade observada nas assembléias, já que o comportamento gerado na simulação discreta evidenciou a possibilidade de alternância na dominância das populações ao longo do tempo simulado. Tal efeito está ligado à inconstância dos nichos a partir da desconstrução resultante das interações dos organismos que os utilizam. Acoplando a capacidade suporte do organismo ao seu respectivo nicho e a capacidade suporte do nicho à população do segundo organismo em questão estamos conferindo à capacidade suporte a possibilidade de variar ao longo do tempo. Dessa forma, as possibilidades do sistema assumir comportamentos caóticos é otimizada.

No caso das populações de formigas, foi assumido o modelo discreto partindo do pressuposto que as colônias reproduzem de maneira discreta a cada evento de dispersão,

onde uma colônia tem potencial de gerar diversas rainhas num mesmo evento, que por sua vez irão gerar novas colônias. Dessa forma, mesmo quando a capacidade suporte de seus nichos se encontra próxima dos limites as populações tendem a reproduzir-se a partir de seu potencial no tempo presente, onde a informação de que o nicho se encontra desfavorável só ira ter uma resposta após a extrapolação da capacidade suporte, desencadeando o decrescimento populacional e possíveis fenômenos de alternância de dominância a partir de flutuações populacionais instáveis com complexidade de períodos e amplitudes.

O comportamento caótico é previsto para sistemas discretos com taxas de crescimento bastante elevadas, onde o crescimento rápido da população associado ao maior tempo de resposta levaria a extrapolação da capacidade suporte (May 1976). No entanto, quando acoplamos a capacidade suporte ambiental às populações de organismos o movimento descendente do nicho se soma ao movimento ascendente da população, levando o sistema a assumir duplicação de períodos e possivelmente comportamentos caóticos sem apelar para taxas exageradas de crescimento, o que leva o modelo a descrever com mais realismo os sistemas ecológicos pois podem usar como parâmetros taxas de crescimento mais próximas às observadas para os organismos em questão.

Sendo assim, à medida que a população 1 cresce, a amplitude do nicho 1 diminui, aumentando assim a intensidade com que as população extrapola a capacidade suportes relacionada à dimensão de seu nicho respectivo. Tal processo resulta no decrescimento da população 1 e consecutivo incremento do nicho 2 desencadeando assim a alternância das duas populações.

A partir disso, podemos entender a instabilidade observada na composição dos gêneros de formigas como resultado da evolução estrutural do ambiente onde estão inseridos. Onde as variações gerais do ecossistema, como sazonalidade e processos sucessionais da vegetação, somados às transformações locais desempenhadas pelas interações das próprias formigas levam a assembléia a assumir diferentes configurações como resposta.

Outro fenômeno interessante apresentado pelo modelo foi o resultado obtido no experimento 5, onde diferenças marcantes nas taxas de transformação dos organismos levam suas população a comportamentos categoricamente diferentes. Neste caso o comportamento extremamente complexo exibido pelo organismo 1 contrasta-se com o comportamento contínuo e estável exibido pelo organismo 2. Sendo assim, podemos concluir que taxas de transformação muito pequenas levam a comportamentos contínuos, mesmo em sistemas baseados em equações discretas. Mais do que isso, é possível obter-se os dois tipos de comportamentos a partir do mesmo modelo, o que traz à tona a possibilidade de se simular, num mesmo modelo, organismos com comportamentos populacionais completamente diferentes, como por exemplo, insetos e mamíferos.

### ***6.3 As guildas tróficas como Sistemas Complexos Adaptativos***

Apesar da instabilidade observada no comportamento da estrutura de gêneros, ao reorganizarmos as formigas em grupamentos de guildas tróficas observamos um comportamento estrutural relativamente mais estável no tempo e no espaço. Mesmo nas diferentes escalas espaciais analisadas, a organização hierárquica das guildas se mantém dentro de uma mesma região.

Sendo assim, podemos identificar todos os componentes pressupostos nos modelos de SAC (Levin 1999) nas guildas tróficas de formigas. Seus correspondentes específicos são:

- Diversidade e individualidade de seus componentes - Os gêneros que compõem cada guilda. Nesse aspecto é evidente a elevada diversidade desse componente, assim como sua individualidade, caracterizada por sua classificação taxonômica.
- Interações localizadas entre os componentes - Os gêneros apresentam alta diversidade de interações entre si.
- Um processo autônomo - Nesse caso a seleção natural se mostra evidente a partir da resposta das populações dos gêneros a mudanças dos nichos aos quais se inserem

Sob essa perspectiva, mesmo com flutuações extremamente dinâmicas na composição dos gêneros, a funcionalidade ecológica das assembléias é mantida. Mais do que isso, a alta diversidade de gêneros compondo as guildas confere a elas diferentes formas de responder as mudanças locais do ecossistema, mesmo que um de seus componentes estruturais seja suprimido por condições desfavoráveis.

Esse arranjo estrutural confere ao sistema a resiliência necessária para assumir seu papel de base estruturadora do ecossistema no qual ele se insere, onde a instabilidade presente em seus componentes (gêneros) é absorvida através da redundância funcional, mantendo a funcionalidade das guildas em diferentes circunstâncias ambientais. Desta forma, toda a cadeia de processos ecológicos dependentes da funcionalidade desse sistema é relativamente assegurada, possibilitando a agregação de complexidade ao ecossistema como um todo.

O entendimento da funcionalidade dos agrupamentos taxonômicos sob a perspectiva de SCAs pode ser uma das chaves para novas propostas de conservação e monitoramento dos ecossistemas, onde a diversidade assume um papel central. A partir disso, novos modelos podem ser gerados onde a detecção da diversidade adequada para a manutenção funcional do sistema possa ser medida e monitorada. Sob essa perspectiva seria possível detectar possíveis problemas nos ecossistemas a partir da perda de diversidade antes que sua funcionalidade seja comprometida por ações degradadoras.

#### ***6.4 O uso da estrutura de guildas tróficas para caracterização de diferentes***

##### ***Biomias***

A distribuição geográfica de espécies, gêneros, famílias e mesmo categorias superiores de vegetais e animais frequentemente refletem as divergências geográficas em que se encontram. No entanto, um mapa de biomas, com frequência não representa um mapa de distribuição de espécies. Em vez disso ele mostra onde podemos encontrar áreas de terras dominadas com vegetações de diferentes aspectos, formas e processos fisiológicos (Townsend 2006).

Nesse sentido, Raunkiaer (1934) desenvolveu a idéia de “formas de vida”, baseado no profundo discernimento do significado ecológico das plantas em seus respectivos contextos ecossistêmicos. A partir disso ele usou o espectro de formas de vida presentes em diferentes tipos de vegetação como meio de descrever seu caráter ecológico.

Sendo assim, a composição do espectro em qualquer habitat em particular permite aos ecólogos realizar uma descrição resumida de sua vegetação e conseqüente classificação. Sob essa perspectiva, a taxonomia detalhada de suas floras e faunas poderia apenas enfatizar o quanto elas são diferentes.

No entanto, a grande maioria dos sistemas de classificação de biomas é baseada na composição vegetal e desconsidera a composição da fauna presente em cada ambiente. Apesar disso, é válido perguntar se há, para fauna de uma área, algum conjunto de características com função comparável às “formas de vida” vegetais.

Nesse trabalho, o resultado comparativo entre as estruturas de guildas tróficas das duas regiões analisadas mostraram diferenças consideráveis entre si, sendo que dentro das áreas as estruturas são recorrentes. Com isso podemos interpretar as guildas tróficas como “formas de vida” similares as propostas para vegetação, incorporando um importante parâmetro zoológico para classificação de biomas.

## **7 Bibliografia**

BASSET, Y. & NOVOTNY, V. 1999. **Species diversity of insects herbivores on *Ficus* spp. in Papua New Guinea.** *Biological Journal of the Linnean Society* 67, 477-499.

BATRA, P. 2006. **TEAM Ant Protocol.** Washington, DC, 21 p.

BEGON, M; HARPER, C.R. & TOWNSEND, C.R. 1996. **Ecology, individuals, populations and communities.** 3<sup>a</sup> ed. Cambridge, MA, Blackwell Science Ltd. 1068p.

BRICMONT, J. 1996. **Science of chaos or chaos in science?**, *em:* <http://xyz.lanl.gov/abs/chaodyn/9603009>.

BOSCHETTI, F. 2008. **Mapping the complexity of ecological models.** *Ecological complexity* 5 :37 – 47.

- BORGES, P.A.V. & BROWN, V.K. 2004 **Arthropod community structure in pastures of an island archipelago (Azores): looking for local-regional species richness patterns at small-scales.** Bulletin of Entomological Research, 94: 111-121
- BRANDÃO, C.F; SILVA, R.R; DELABIE, J.H. 2009.**Formigas (Hymenoptera).** Bioecologia e nutrição de insetos. Cap 9. p 323-369.Embrapa informação tecnológica. Brasília.
- CLEMENTS, F.E. 1916. **Plant Succession: an analysis of the development of vegetation.** Publ. No. 242 Carnegie Institution, Washington.
- COSTA, R. F; SILVA, V. P. R; RUIVO, M. L. P; MEIR, P.; COSTA, A. C. L.; MALHI, Y. S.; BRAGA, A. P.; GONÇALVES, P. H. L; SILVA, J. A.; & GRACE, J. 2007. **Transpiração em espécie de grande porte na Floresta Nacional de Caxiuanã, Pará.** Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental v.11, n.2, p.180-189
- CONNELL, J. H. & SLATYER, R. O. 1977 **Mechanisms of succession in natural communities and their role m community stability and organisation.** Am Nat, 111 1119-1144
- CRAWLEY, M.J. & MAY, R.M. 1987. **Population dynamics and plant community structure: competition between annuals and perennials.** *J. Theor. Biol.*, 125, 475-489.
- DAVIDSON, D.W., S.C. COOK, R.R. SNELLING & T.H. CHUA. 2003. **Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies.** Science 300: 969-972.

- DAVIDSON, D.W. 1998. **Resource discovery versus resource domination in ants: A functional mechanism for braking the tradeoff.** *Ecological Entomology* 23: 484-490
- DEANGEIS, D. L., BARTELL, S.M., BREKERT, A.L., 1989. **Effects of nutrient cycling and food-chain length on resilience.** *Am. Nat.*134, 778±805.
- DELABIE, J.H. C.; FISHER, B. L.; MAJER, J.D.; WRIGHT, I.W. **Sampling effort and choice of methods.** in AGOSTI, D., MAJER, J.D., ALONSO, L.E. & SCHULTZ, T.R. *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity.* Washington and London, Smithsonian, Institution Press, 1ª ed., 280 pp. 2000.
- ERWIN, T.L. 1982. **Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species.** *Coleopterists Bulletin* 36:74-75.
- FEIGENBAUM, M. J. 1983. **Universal behavior in nonlinear systems, in *Order in chaos*, Los Alamos, N.M., 1982, *Phys. D* 7 (1-3) (), 16-39.**
- FERNANDEZ, F. 2004. **O poema imperfeito: Crônicas de biologia, conservação da natureza e seus heróis.** 2ª EDIÇÃO. Editora UFPR.
- FITTKAU, E. J. & KLINGE, H. 1973. **On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem.** *Biotropica*, Vol. 5, No. 1 pp. 2-14
- FOLGARAIT, P. J. 1998. **Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review.** *Biodiversity and Conservation* 7, 1221-1244.
- FRANKIE, G.W.; BAKER, H.G. & OPLER, P.A. 1974. **Comparative phonological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica.** *Journal of ecology*, 62, 881-919.

- FRITZ, R.S. 1983 **Ant protection of a host plant's defoliator: consequence of an ant-membracid mutualism.** *Ecology*, 64, 789-797.
- GAUSE, G.F. 1934. **"The Struggle for Existence"** Williams and Wilkins, Baltimore,
- GLEICK, J. 1987**Chaos: Making a new science.** Viking, New York, N.Y., U.S.A.
- GILLER, P.S. 1996. **The diversity of soil communities, the poor man's tropical rainforest.** *Biodiversity and Conservation*, 5:135-168.
- GREENSLADE, P.J.M. 1983 **Ecology of soil invertebrates.** *Soils: An Australian view point.* Melbourne: CSIRO/Academic Press p 645-669
- GORSHKOV, V.G.; GORSHKOV, V.V.; MAKARIEVA, A.M. 2000. **Biotic regulation of the environment: key issue of global change.** Springer-Praxi, Cornwall, UK.
- HOLLING, C.S. 1959. **The Components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the european pine sacufly.** *Can. Entomology*, **91**, pp. 293-320
- HOLLAND, J. 1995. **Hidden Order: How Adaptation Builds Complexity.** Massachusetts, Addison Wesley
- HUTCHINSON.E.G. 1979. **El Teatro Ecologico y el drama evolutivo.** Espanha, Blume ecologia
- HUTCHINSON, E.G. 1957. **A treatise in limnology**, v. 1. Wiley.
- HUTCHINSON, E.G. 1958. **Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?** *The American Naturalist*, Vol. XCIII, No. 870
- HUXLEY, C.R. & CUTLER, D.F. 1991. **Ant-plant interactions.** Oxford University Press, oxford

- INOUE, B.D. & AGRAWAL, A.A. 2004. **Ant mutualists alter the composition and attack rate of the parasitoid community for the gall wasp *Disholcaspis eldoradensis* (Cynipidae)**. *Ecological Entomology* (2004) 29, 692–696
- ITO, F. & HIGASHI, S. 1991 **An indirect mutualism between oaks and wood ants via aphids**. *Journal of Animal Ecology*, 60, 463–470.
- KITCHING, R. L. 2001 **FOOD webs IN phytotelmata: “Bottom-Up” and “Top-Down” Explanations for Community Structure**. *Annual Review of Entomology* Vol. 46: 729-760
- LA SALLE, J.; GAULD, I. D. 1993. **Hymenoptera and Biodiversity**. CAB International, Wallingford, Inglaterra, 348 pp.
- LAW, A.M.; KELTON, W.D. 1991 **Basic simulation modeling**. In: **Simulation modeling and analysis**. 2ed, New York,
- LAWTON, J.H.2001. **Earth system science**. *Science*. Vol. 292: 19-65
- LAWTON, J.H.1989. **Food webs**. Pages 43-78 in J.M. Cherrett, ed. *Ecological concepts*. Blackwell Scientific. Oxford.
- LEVIN, S. 1999. **Fragile Dominion. Complexity and the Commons**. Massachusetts, Perseus Books
- LEWONTIN, R. 2000. **A tripla hélice: gene, organismo e ambiente**. Rio de Janeiro, Companhia das Letras.
- LOEHLE, C. 1988. **Robust parameter estimation for nonlinear models**. *Ecological Modelling*. Volume 41, Issues 1-2, April 1988, Pages 41-54
- LORENZ, E. 1963 **Deterministic nonperiodic flow**. *J. Atmospheric Sci.* **20**, 130-141.
- LOTKA, A.J. 1925. **Elements of physical biology**, William and Wilkins, Baltimore.

- MALTHUS, T. 1798. **An Essay on the Principle of Population**. Printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard, London
- McDADE, L. A., K. S. BAWA, H. A. HESPENHEIDE & G. S. HARTSHOM. 1993. **La Selva, ecology and natural history of a neotropical rainforest**. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- MAY, R.M. 1983. **The structure of food webs**. Nature. London. 301:556-558
- MAY, R.M. 1976. **Simple mathematical models with very complicated dynamics**. Nature, Vol. 261, p.459.
- MAYR, E. 2001. **What evolution is**. Basic Books, New York
- MELLA, F.A.A. 2004 **Dos sumérios a babel**. São Paulo, ed. Hemus, s/d. p.112-29.
- MORALES, M.A. 2000. **Mechanisms and density dependence of benefit in an ant-membracid mutualism**. Ecology, 81, 482-489.
- ODUM, E.P. 1988. **Ecologia**. Guanabara Koogan. Rio de Janeiro
- OLIVEIRA, L. L.; COSTA, R. F.; COSTA, A. C. L.; SOUSA, F. A. S.; BRAGA, A. P. 2008. **MODELAGEM DA INTERCEPTAÇÃO NA FLORESTA NACIONAL DE CAXIUANÃ, NO LESTE DA AMAZÔNIA**. Revista Brasileira de Meteorologia, v.23, n.3, 318-326, 2008
- PAINE, R.T., 1988. **Food webs: road maps of interactions of grists for theoretical development?** Ecology 69, 1648±1654.
- PICKETT, S.T.A., KOLASA, G., JONES, C.G., 1994. **Ecological Understanding: the Nature of Theory and the Theory of Nature**. Academic Press, New York.
- PICKETT, S.T.A. 1976. **Succession: an evolutionary interpretation**. Am Nat, 110 107-119
- PIMM, S.L. 1982. **Food webs**. Chapman & Hall. London

- PUTMAN, R.J. 1994. **Community Ecology**. London, Chapman & Hall. 178p.
- R. RACHIDE, “**Dinâmica de Populações: Um Breve Histórico**”, Universidade Federal de Viçosa, III Bienal de SBM, 2006, Brasil
- RAFIKOV, M. 2003. **Notas do Minicurso: Aplicação dos modelos matemáticos no controle de populações**. Departamento de Matemática. UFSC
- RAUNKIAER, C. 1934. **The life forms of plants and statistical geography**. Clarendon. Oxford, 632p.
- RICKLEFS, R.E. 2003. **A economia da natureza**. Guanabara Koogan. Rio de Janeiro
- RIOS, I.R. 2004. **A Teoria do Nicho Ecológico: Benefícios e Malefícios**. Ecologia Teórica: Desafios para o aperfeiçoamento da Ecologia no Brasil. Belo Horizonte, Editora O Lutador, p27-41
- ROSENZWIEG, M.L. & MACARTHUR, R.H. 1963. **Graphical Representation and stability conditions of predator-prey interactions**, *Am. Nat.* **97**, (1963), 209-223.
- SILVESTRE, R. 2000. **Estrutura de comunidades de formigas do cerrado**. Tese de Doutorado. Departamento de Biologia. Universidade de São Paulo – Ribeirão Preto.
- SLOOT, P. 2007, **Population Dynamics in Vensim@PLA**. Disponível em <[http://artemis.wszib.edu.pl/~sloot/9\\_4.html](http://artemis.wszib.edu.pl/~sloot/9_4.html)>
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1977. **Habitat, the Templet for Ecological Strategies?** *Journal of Animal Ecology*, Vol. 46, No. 2, pp. 337-365 British Ecological Society
- STRONG, D.R. 1988. **Parasitoid theory: from aggregation to dispersal**. *Trend in ecology and evolution*. 3:227-280

- TERBORGH, J. & ROBINSON, S. 1986. Guilds and their utility in Ecology. **In:** Kikkawa, J.& Derek, J.A. (eds.) **Community Ecology**. London, Blackwell Scientific Publications. P.65-90.
- TOWNSEND, C.R., BEGON, M. & HARPER, J.L. 2006. **Fundamentos em Ecologia**. São Paulo, Editora Artmed, 2ª edição. 102 p
- VERHULST, P.F. 1838. **Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement**. Correspondances Mathematiques et Physiques, 10, 113-121.
- VIANA, J.S.; ALMEIDA, S.S.; CONCEIÇÃO, C.; FERREIRA, E.; ALVES, N.; SILVA, R. 2003. **Comparação estrutural e florística entre os ambientes de Terra-Firme e Igapó do entorno da Estação Científica Ferreira Penna – ECFPn**. In: Seminário de 10 anos de atividades da ECFPn, Caxiuanã, 1, 2003, Belém. Resumos.
- VOLTERRA, V. **Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically**, *Nature*, 118, (1926), 558-560.
- WARREN, P.H. 1989. **Spatial and temporal variation in the structure of a freshwater food web**. *Oikos*. 55:599-311
- WILSON, E.O. 1971. **The insect societies**. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- WIENER, N. 1948. **Cybernetics, or control and communication in the animal and the machine**. Cambridge, Massachusetts: The Technology Press; New York: John Wiley & Sons, Inc.
- WHITTAKER, R.H., LEVIN, S.A., ROOT, R.T. 1973. **Niche, habitat and ecotope**. *The American Naturalist*, Vol. 107, No. 955 (May - Jun., 1973), pp. 321-338.

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)