

Laboratório Nacional de Computação Científica  
Programa de Pós Graduação em Modelagem Computacional

**Dinâmica de redes tróficas sob efeitos indiretos mediados  
por traço e densidade**

Por

**José Carlos Lisbôa Recarey Eiras**

PETRÓPOLIS, RJ - BRASIL

FEVEREIRO DE 2010

# **Livros Grátis**

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

Milhares de livros grátis para download.

**DINÂMICA DE REDES TRÓFICAS SOB EFEITOS INDIRETOS  
MEDIADOS POR TRAÇO E DENSIDADE**

**José Carlos Lisboa Recarey Eiras**

DISSERTAÇÃO SUBMETIDA AO CORPO DOCENTE DO LABORATÓRIO  
NACIONAL DE COMPUTAÇÃO CIENTÍFICA COMO PARTE DOS  
REQUISITOS NECESSÁRIOS PARA A OBTENÇÃO DO GRAU DE MESTRE  
EM CIÊNCIAS EM MODELAGEM COMPUTACIONAL

Aprovada por:

---

Prof. Michel Iskin da Silveira Costa, D.Sc  
(Presidente)

---

Prof. Lucas Del Bianco Faria, D.Sc.

---

Prof. Frederic Gerard Christian Valentin, Ph.D

---

Prof. Marcus Vinicius Vieira, Ph.D

PETRÓPOLIS, RJ - BRASIL  
FEVEREIRO DE 2010

Recarey-Eiras, José Carlos Lisbôa

E35d        Dinâmica de redes tróficas sob efeitos indiretos mediados por traço e densidade / José Carlos Lisbôa Recarey Eiras. Petrópolis, RJ. : Laboratório Nacional de Computação Científica, 2010.

xii, 64 p. : il.; 29 cm

Orientadore(s): Michel Iskin da Silveira Costa e Lucas Del Bianco Faria

Dissertação (M.Sc.) – Laboratório Nacional de Computação Científica, 2010.

1. Predação (Biologia).    2. Animais - Comportamento.  
3. Forrageamento.    4. Resposta Antipredatória.    I. Costa, Michel Iskin da Silveira. II. LNCC/MCT. III. Título.

CDD 591.53

Penso que não cegámos,  
penso que estamos cegos,  
Cegos que vêem, Cegos que,  
vendo, não vêem.

*(Ensaio sobre a cegueira - José Saramago)*

# Agradecimentos

Agradeço a Deus, por ter me dado força, luz, saúde, harmonia, discernimento, lucidez e compreensão.

Agradeço à minha família pelo apoio, à meus pais pela vida e educação, minha irmã pelo mensagem de suporte na hora de dificuldade e ao pingo e lorde pelos momentos de distração tão necessários.

Agradeço à minha namorada pela amizade, convivência, amor e compreensão quando passava mais tempo com meu trabalho do que com ela. Foi somente assim que ultrapassei tantos obstáculos.

Agradeço aos amigos pela convivência, força, apreço e sufrágio. O dia-a-dia sozinho tenderia ao impossível. Obrigado pelo suporte tanto técnico quanto psico-pedagógico. Agradeço mais diretamente ao Leo que me aguentou ao longo desses dois loucos anos de mestrado. Valeu meu irmãozinho.

Agradeço às meninas da secretaria pelo pronto atendimento, ajudando a resolver toda situação da forma mais parcimoniosa. Agradeço também ao Gazoni pelo apoio técnico que ajudou a catalisar a produção desta dissertação.

Agradeço ao LNCC e seus professores pela oportunidade de obter o Grau de Mestre tão próximo de casa.

Agradeço ao Prof. Lucas Del Bianco pela co-orientação e suporte.

Agradeço ao Prof. Michel Iskin pela orientação, calma e planejamento, o que me ajudou muito na formação profissional.

A todos: Muito obrigado. Sou eternamente grato pela ajuda.

Resumo da Dissertação apresentada ao LNCC/MCT como parte dos requisitos necessários para a obtenção do grau de Mestre em Ciências (M.Sc.)

## **DINÂMICA DE REDES TRÓFICAS SOB EFEITOS INDIRETOS MEDIADOS POR TRAÇO E DENSIDADE**

José Carlos Lisbôa Recarey Eiras

Fevereiro , 2010

**Orientador:** Michel Iskin da Silveira Costa, D.Sc

**Co-orientador:** Lucas Del Bianco Faria, D.Sc.

A predação, classicamente descrita como sendo o efeito negativo do predador sobre a densidade de suas presas, será aqui analisada a respeito de seus efeitos sobre o comportamental da presa, na forma de resposta antipredatória. Respostas antipredatórias podem surgir sobre a morfologia, a fisiologia e/ou o comportamental da presa, pela predação ou pela mera presença do predador, nesse caso denominado de predador não letal. Nesse contexto examinamos principalmente o efeito do predador sobre o forrageamento e a mudança de habitat de suas presas, como forma de resposta antipredatória. Por meio dos diversos modelos pesquisados, buscamos avaliar as dinâmicas da forma usualmente analisada, através dos efeitos indiretos mediados pela densidade, e analisar essa mesma dinâmica adicionada dos efeitos indiretos mediados por traço, através da modelagem comportamental.

Abstract of Dissertation presented to LNCC/MCT as a partial fulfillment of the requirements for the degree of Master of Sciences (M.Sc.)

**FOOD WEB DYNAMICS UNDER INDIRECT EFFECTS  
MEDIATED BY TRAIT AND DENSITY**

José Carlos Lisboa Recarey Eiras

February, 2010

**Advisor:** Michel Iskin da Silveira Costa, D.Sc

**Co-advisor:** Lucas Del Bianco Faria, D.Sc.

Predation, classically described as the negative effect of the predator on the density of their prey, will be examined for their effects on the behavior of prey, in the form of antipredator responses. Antipredator responses may arise on the morphology, physiology and/or the behavior of prey, by predation or by the mere presence of the predator, in this case called non-lethal predator. In this context we mainly examine the effect of predators on foraging and change of habitat of their prey, as a antipredator response. Through the diversity of models surveyed, we exam the dynamics as often they are analysed, through indirect effects mediated by density, and exam the same dynamic added of the trait-mediated indirect effects, through behavioral modeling techniques.

# Sumário

<b>1</b>	Introdução	1
<b>2</b>	Mecanismos de predação e efeitos antipredatórios	4
2.1	Introdução . . . . .	4
2.2	Primeiro Mecanismo: Saturação na resposta funcional do consumidor	4
2.3	Segundo Mecanismo: Forrageamento adaptativo . . . . .	7
2.4	Conclusão . . . . .	12
<b>3</b>	Interações indiretas mediadas por traço e densidade em cadeias tróficas	14
3.1	Introdução . . . . .	14
3.2	Interações indiretas mediadas por densidade em uma cadeia tritrófica	15
3.3	Interações indiretas mediadas por densidade e por traço em uma cadeia tritrófica . . . . .	19
3.4	Efeitos base-topo e topo-base em uma cadeia tritrófica com efeitos indiretos mediados por densidade e traço . . . . .	21
3.5	Predação como componente ambiental e predador de risco . . . . .	24
3.5.1	Predação como componente ambiental . . . . .	25
3.5.2	Predador de risco . . . . .	28
3.6	Conclusão . . . . .	33
<b>4</b>	Efeitos indiretos em competição mediada por predação	34
4.1	Introdução . . . . .	34
4.2	Modelo Mediado por Densidade . . . . .	35

4.3	Modelo Mediado por Densidade e Traço . . . . .	40
4.4	Conclusão . . . . .	44
<b>5</b>	<b>Comportamento induzido por predador em cadeias tróficas abertas</b>	<b>46</b>
5.1	Introdução . . . . .	46
5.2	Modelo de uma cadeia tritrófica aberta a imigrações e emigrações .	46
5.3	Forageamento fixo . . . . .	48
5.4	Forageamento variável . . . . .	52
5.5	Conclusão . . . . .	58
<b>6</b>	<b>Discussão</b>	<b>59</b>
	 <b>Referências Bibliográficas</b>	 <b>62</b>

# Lista de Figuras

## Figura

2.1	Diagrama trófico de uma cadeia tritrófica composta por recurso, consumidor e predador de densidade constante . . . . .	5
2.2	Efeito do aumento da densidade de predadores ( $P$ ) nas isóclinas do modelo recurso-consumidor (2.1) . . . . .	7
2.3	Esquema trófico de uma cadeia tritrófica onde o predador atua somente no consumidor via o seu forrageamento no recurso . . . . .	8
2.4	Efeito do número de predadores nas isóclinas da presa e do consumidor para o modelo (2.10) . . . . .	11
2.5	Plano de fase recurso - consumidor ( $R \times N$ ) para o modelo (2.10) .	12
3.1	Diagrama trófico de uma cadeia tritrófica composta por recurso ( $R$ ), consumidor ( $C$ ) e predador ( $P$ ) . . . . .	15
3.2	Diagrama trófico de uma cadeia composta por recurso, consumidor e predador, onde ocorrem efeitos indiretos mediados pela densidade e por traço . . . . .	19
3.3	Gráficos das densidades de Recurso ( $R$ ), Consumidor ( $C$ ) e Predador ( $P$ ) em interações mediadas somente pela densidade ( $a$ ) e mediados por densidade e traço comportamental ( $b$ e $c$ ) em uma cadeia tritrófica de acordo com a variação da capacidade suporte ( $K$ ) . . .	22
3.4	Diagrama de uma cadeia tritrófica com predação como componente ambiental . . . . .	25

3.5	Variação das densidades de equilíbrio do recurso e do consumidor (equações 3.12) no modelo mediado por densidade de acordo com a variação da densidade do predador ( $P$ ) . . . . .	26
3.6	Variação das densidades de equilíbrio do recurso e do consumidor (equações 3.12) no modelo mediado por densidade de acordo com a variação da produtividade primária ( $K$ ) . . . . .	27
3.7	Variação das taxa de ataque em função da densidade do predador ( $P$ ) no modelo (3.11) mediado por densidade . . . . .	27
3.8	Esquema trófico de uma cadeia tritrófica onde o predador (de densidade constante) atua no consumidor de forma indireta via a sua taxa de ataque . . . . .	28
3.9	Variação das densidades de equilíbrio do recurso e do consumidor (equações 3.14) do modelo (3.13) de acordo com a variação da capacidade suporte ( $K$ ) no caso mediado por traço . . . . .	29
3.10	Variação das densidades de equilíbrio do recurso e do consumidor (equações 3.14) do modelo (3.13) de acordo com a variação do predador ( $P$ ) no caso mediado por traço . . . . .	30
3.11	Variação das taxas de ataque de acordo com a variação do predador ( $P$ ) no caso mediado por traço (modelo 3.13) . . . . .	31
3.12	Variação das densidades e taxas de ataque em função de $K$ e $P$ para os casos mediados por densidade e por densidade e traço . . . . .	32
4.1	Diagrama de uma rede trófica composta por consumidores competidores ( $N_1$ e $N_2$ ) por interferência mediados pela densidade de $N_1$ por um predador ( $P$ ) . . . . .	35
4.2	Plano de fase para o modelo de competição por interferência (4.3) .	38
4.3	Efeito da variação de $\alpha_{21}$ na dinâmica do modelo de competição mediado por predação (4.3) no espaço de fase $N_1 \times N_2 \times P$ . . . . .	39
4.4	Série temporal demonstrando um caso de extinção de $N_2$ para o caso (d) da figura 4.3 . . . . .	40

4.5	Diagrama de uma rede trófica composta por consumidores competidores por interferência mediados por densidade (efeito direto) e por traço (efeito indireto, seta pontilhada) por um predador	41
4.6	Gráfico de $\alpha_{21}$ em função de $P$ descrevendo o efeito indireto exercido pelo predador . . . . .	42
4.7	Efeito da variação de $\alpha_{21max}$ na dinâmica do modelo de competição mediado por densidade e traço (4.4) no espaço de fase $N_1 \times N_2 \times P$	43
4.8	Série temporal demonstrando um caso de extinção de $N_2$ para o caso (d) da figura 4.7 . . . . .	44
5.1	Diagrama de uma cadeia tritrófica sem interferência do predador no forrageamento do consumidor . . . . .	47
5.2	Isóclinas do modelo (5.3) com forrageamento fixo . . . . .	49
5.3	Plano de fase do modelo (5.3) com forrageamento fixo . . . . .	50
5.4	Efeito da densidade do predador ( $P$ ) sobre a densidade de equilíbrio do recurso ( $A$ ) no caso de forrageamento fixo . . . . .	51
5.5	Efeito da densidade do predador sobre a densidade de equilíbrio do consumidor ( $G$ ) no caso de forrageamento fixo . . . . .	51
5.6	Diagrama de uma cadeia tritrófica onde o predador interfere no forrageamento do consumidor . . . . .	52
5.7	Isóclinas do modelo (5.5) com forrageamento variável . . . . .	54
5.8	Plano de fase do modelo (5.5) com forrageamento variável. . . . .	55
5.9	Efeito da densidade do predador ( $P$ ) sobre a densidade de equilíbrio do recurso ( $A$ ) no caso de forrageamento variável . . . . .	56
5.10	Efeito da densidade do predador ( $P$ ) sobre a densidade de equilíbrio do consumidor ( $C$ ) no caso de forrageamento variável . . . . .	56
5.11	Comparação entre as isóclinas e densidades para os casos de forrageamento fixo e variável . . . . .	57

# Capítulo 1

## Introdução

Predação é usualmente descrita como o efeito negativo que uma espécie, denominada predador, tem sobre uma outra espécie, denominada presa. Através dessa mesma definição é considerado que o predador tem um efeito negativo sobre a sobrevivência, crescimento e reprodução de sua presa, ao passo que esta possui um efeito positivo sobre estas mesmas características na população do predador (Abrams, 1992b).

A predação, além de afetar a densidade das populações das presas, também pode produzir nestas uma resposta antipredatória em decorrência do risco de predação. Efeitos causados pelo risco de predação são alterações em características fenotípicas sofridas pelas presas com a finalidade de reduzir seu risco de mortalidade por predação. Estes efeitos podem ser morfológicos, fisiológicos e/ou comportamentais, como mudanças de habitat, agregação, variação nos padrões de movimento e no forrageamento, sensibilidade às condições do ambiente e vigilância de grupo (Creel e Christianson, 2008). De uma forma geral esses efeitos são denominados efeitos indiretos mediados por traço.

Dessa maneira os efeitos de um predador sobre a demografia da sua presa podem ser divididos em efeitos diretos e efeitos indiretos. Os efeitos diretos são originados da ação direta da predação que reduz a densidade da presa, ao passo que os efeitos indiretos podem ser oriundos tanto da predação (e.g., variação das densidades de níveis tróficos em decorrência dos efeitos de cascata trófica) quanto

do forrageamento do predador. Respostas antipredatórias também podem se manifestar pela mera presença do predador sem a ocorrência da predação (Abrams, 1992b; Nelson *et al.*, 2004; Creel e Christianson, 2008). Neste caso o predador denomina-se predador de risco (Krivan e Schmitz, 2004).

Dada essa concomitância de processos, é importante separar as interações indiretas mediadas pela densidade das interações indiretas mediadas por traço. Com a finalidade de entender melhor esse somatório de efeitos diretos e indiretos que o predador exerce sobre as presas, é necessário compreender a importância de cada uma dessas respostas antipredatórias na determinação da dinâmica das espécies, visto que esses efeitos indiretos podem ser tão ou mais fortes que os efeitos ocasionados pelos efeitos diretos (Creel e Christianson, 2008).

Os modelos a serem utilizados na análise deste trabalho consistem em modelos estratégicos de dinâmica de redes e cadeias tróficas. Modelos estratégicos diferem de modelos táticos porque sacrificam a precisão descritiva em prol da obtenção de princípios gerais que podem ser aplicáveis a vários sistemas de estruturas diferentes. Embora não correspondam em detalhe a nenhum sistema específico, tentam prover uma estrutura conceitual para a compreensão e discussão de várias categorias de fenômenos básicos (Levins, 1966; May, 1973).

No que tange o objetivo deste trabalho, os modelos estratégicos usados provêm alguns resultados dinâmicos básicos que permeiam vários tipos de cadeias tróficas sob efeitos de interações indiretas mediadas por densidade e/ou traço.

Esta dissertação está organizada da seguinte forma:

No capítulo 2, a ênfase se dá sobre um mecanismo anti-predatório baseado no compromisso (“*trade-off*”) do consumidor entre forragear e evitar o risco de predação. Este compromisso é determinado pela maximização da aptidão (“*fitness*”) do consumidor.

No capítulo 3, comparam-se as dinâmicas de cadeias tritróficas fechadas a movimentos migratórios sob o efeito de interações indiretas mediadas por densidade e aquelas mediadas por traço.

No capítulo 4, tem-se como base um modelo de um predador-chave que intermedeia duas presas competitivas por interferência. Avaliam-se as consequências dos efeitos indiretos mediados por traço e densidade causados pelo predador-chave na dinâmica deste sistema competitivo mediado por predação.

No capítulo 5, em contrapartida ao analisado no capítulo 3, estudam-se as consequências de efeitos indiretos mediados por traço e densidade em uma cadeia tritrófica aberta a movimentos migratórios.

Por fim, no capítulo 6, faz-se uma discussão tecendo algumas considerações relacionadas à comparação entre os modelos analisados.

# Capítulo 2

## Mecanismos de predação e efeitos antipredatórios

### 2.1 Introdução

A predação é usualmente descrita como sendo o efeito negativo que o predador acarreta sobre a presa, e conseqüentemente esta exerce um efeito positivo no predador. Por outro lado a predação também pode produzir nas presas respostas antipredatórias que geram efeitos indiretos na dinâmica (Paine, 1966; Abrams, 1992b; Lima, 1998; Creel e Christianson, 2008). Estes efeitos indiretos podem ser tão ou mais fortes que os efeitos diretos (i.e., consumo), contrariando a expectativa clássica de que o predador somente afeta negativamente suas presas.

Dentro do contexto de efeitos diretos e indiretos este capítulo apresenta dois modelos, apresentados por Abrams (1992b), que descrevem mecanismos pelos quais um predador pode ocasionar resultados positivos sobre a população de suas presas.

### 2.2 Primeiro Mecanismo: Saturação na resposta funcional do consumidor

Seja o seguinte esquema de uma cadeia tritrófica:

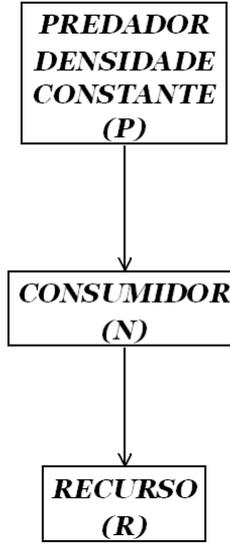


Figura 2.1: Diagrama trófico de uma cadeia tritrófica composta por recurso, consumidor e predador de densidade constante. As setas indicam consumo.

Um possível modelo para o diagrama trófico da figura 2.1 pode ser descrito por (Abrams, 1992b):

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= rR \left( 1 - \frac{R}{K} \right) - \frac{aRN}{1 + aT_h R}, \\ \frac{dN}{dt} &= N \left( \frac{baR}{1 + aT_h R} - m_N - e_P P \right). \end{aligned} \tag{2.1}$$

$R$  representa a densidade do recurso,  $N$  representa a densidade do consumidor,  $r$  é a taxa intrínseca de crescimento do recurso,  $K$  é a capacidade suporte do meio,  $a$  é a taxa de ataque do consumidor,  $T_h$  é o tempo de manipulação do recurso pelo consumidor,  $b$  é a taxa de conversão de biomassa do recurso para o consumidor,  $m_c$  é a taxa de mortalidade per capita independente da densidade do consumidor,  $e_P$  é taxa de ataque per capita de consumidor do predador e  $P$  é o parâmetro que define a densidade constante do predador.

Uma densidade constante de predador pode descrever um predador generalista cuja densidade não varia em função do consumidor  $N$  em virtude da

sua dieta variada de presas. Uma outra possibilidade seria um ciclo de vida de  $P$  bem mais longo do que  $N$  e  $R$ , mantendo assim a sua população constante ao longo do período analisado.

A isóclina do recurso ( $dR/dt = 0$ ) é dada por:

$$N = \frac{r(K - R)(RaT_h + 1)}{Ka}, \quad (2.2)$$

e a do consumidor ( $dN/dt=0$ ) por:

$$R = \frac{(m_N + e_P P)}{a(b - T_h(m_N + e_P P))}, \quad (2.3)$$

e estão desenhadas no plano de fase  $R \times N$  na figura 2.2. Um aumento na taxa de mortalidade total per capita do consumidor,  $(m_N + e_P P)$ , por exemplo, em decorrência do aumento da predação ( $P$ ), move a isóclina da presa para a direita (ver figura 2.2). Desta forma, a população de equilíbrio do consumidor aumenta. É importante ressaltar que para o modelo (2.1), tal configuração (isóclina da presa à esquerda do pico da parábola) apresenta oscilações sustentadas (ciclo-limite), sendo portanto necessário calcular o valor médio do consumidor e do recurso (ao invés dos respectivos valores do ponto de equilíbrio). Entretanto, com aumento de  $P$ , a isóclina da presa se aproxima do pico da parábola aumentando os valores do ponto de equilíbrio do recurso e do consumidor (pontos **A** e **B** na figura 2.2). Neste caso, esse aumento das populações de equilíbrio indica um aumento nas populações médias durante as oscilações sustentadas, e concomitantemente as oscilações diminuem de amplitude. Desta forma, um aumento do predador pode ocasionar um aumento da sua presa, o consumidor, e simultaneamente um aumento do recurso - uma correlação positiva entre níveis adjacentes -, uma característica não encontrada na análise topo-base de cadeias tróficas.

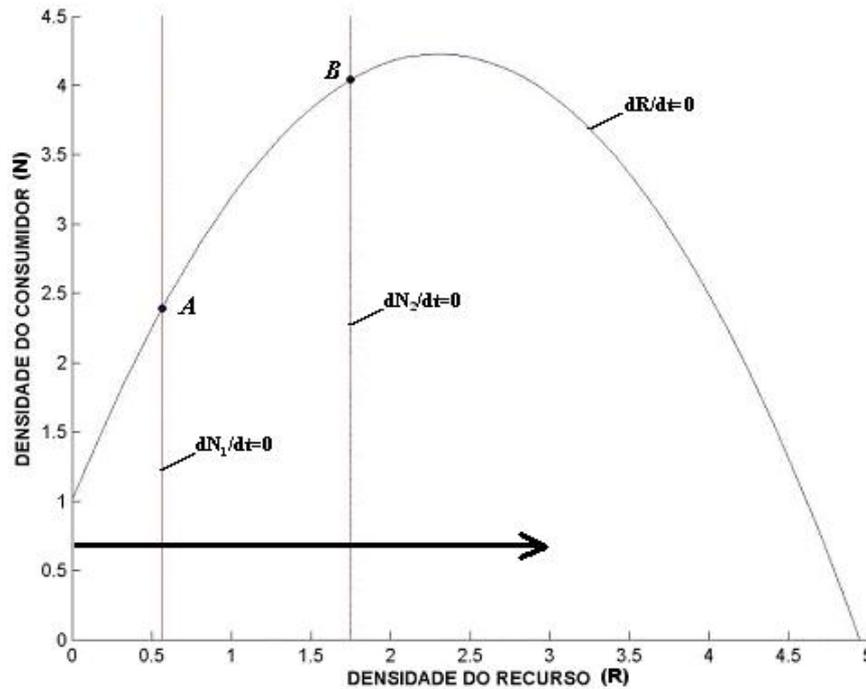


Figura 2.2: Efeito do aumento da densidade de predadores ( $P$ ) nas isóclinas do modelo recurso-consumidor (2.1). Os equilíbrios (instáveis) ocorrem nos locais onde as isóclina do recurso ( $dR/dt = 0$ ) e do consumidor ( $dN/dt = 0$ ) se interceptam, representados pelos pontos **A** e **B**.  $P = 0,1$  na isóclina do consumidor  $dN_1/dt=0$ , enquanto que  $P= 0,8$  na isóclina do consumidor  $dN_2/dt=0$ . A seta cheia indica o aumento de  $P$ . Valores dos parâmetros (Abrams, 1992b):  $a = r = e_P = 1$ ,  $b = 10$ ,  $m_c = 2$ ,  $K = 4,95$ ,  $T_h = 3$ .

Quando a isóclina do consumidor ( $dN/dt=0$ ) se localiza à direita do pico da parábola ( $dR/dt=0$ ), um aumento de  $P$  leva a uma diminuição de  $N$  e aumento de  $R$  - o efeito da cascata trófica. É importante lembrar que neste caso os pontos de equilíbrio são localmente estáveis e, por conseguinte dão a informação exata das populações de recurso e consumidor com o aumento de  $P$ .

### 2.3 Segundo Mecanismo: Forrageamento adaptativo

O esquema trófico da figura 2.1 supõe que a relação consumidor-recurso não se altera mediante alterações na densidade do predador. Isso pode ser observado na figura 2.2, onde o formato da isóclina do recurso ( $dR/dt=0$ , equação (2.2)) não se altera com a variação da densidade do predador.

Um outro mecanismo proposto para modelar as alterações na relação consumidor-recurso na presença do predador, ocorre quando o consumidor exibe um forrageamento adaptativo com compromisso (“*trade-off*”) entre forragear e evitar o predador (um comportamento antipredatório, Seghers (1974); Abrams (1992b); Werner e Anholt (1993)), como mostrado na figura 2.3.

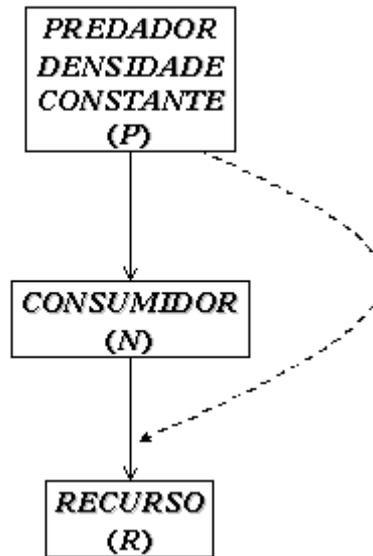


Figura 2.3: Esquema trófico de uma cadeia tritrófica onde o predador atua somente no consumidor via o seu forrageamento no recurso. Seta cheia - interação trófica. Seta tracejada - efeitos indiretos (inibição do forrageamento do consumidor pelo predador).

Um modelo proposto para o esquema 2.3 pode ser descrito por (Abrams (1992b)):

$$\frac{dR}{dt} = Rf(R) - CNR, \tag{2.4}$$

$$\frac{dN}{dt} = N[BCR - D - g(C)P].$$

$R$  representa a densidade do recurso,  $N$  representa a densidade do consumidor,  $f(R)$  é a taxa de crescimento per capita do recurso,  $B$  é a conversão de biomassa do recurso em biomassa do consumidor,  $D$  é a taxa de mortalidade

per capita independente da densidade do consumidor,  $P$  é a densidade constante do predador,  $C$  representa o esforço de forrageamento e  $g(C)$  é uma função que representa o risco de o consumidor ser capturado por predador por unidade de tempo em função deste forrageamento. Para efeito de análise, escolhe-se a taxa de crescimento per capita do caso logístico para  $f(R)$ :

$$f(R) = r \left( 1 - \frac{R}{K} \right), \quad (2.5)$$

e para a função de risco,

$$g(C) = C^2. \quad (2.6)$$

Segundo (2.6), o risco de o consumidor ser capturado pelo predador aumenta com o esforço de forrageamento  $C$ . Seguindo a linha de vários trabalhos (Abrams, 1992b; Krivan e Schmitz, 2004), o compromisso entre forrageio do consumidor e seu risco de ser capturado pelo predador ( $P$ ) é determinado pela maximização da taxa de variação per capita do consumidor (i.e.,  $dN/Ndt$ ) em função do esforço de forrageamento ( $C$ ). Com frequência, a taxa de variação per capita é utilizada como um índice de aptidão (“*fitness*”) das espécies (Abrams, 1992b; Krivan e Diehl, 2005).

A taxa de variação per capita do consumidor é dada por:

$$\frac{1}{N} \frac{dN}{dt} = [BCR - D - C^2P]. \quad (2.7)$$

Objetivando a maximização do compromisso deriva-se (2.7) em função de  $C$ :

$$\frac{d \left( \frac{1}{N} \frac{dN}{dt} \right)}{dC} = BR - 2CP. \quad (2.8)$$

Fazendo  $d\left(\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}\right) = 0$ , e resolvendo-se para  $C$ , obtém-se:

$$C_{opt} = \frac{BR}{2P}, \quad (2.9)$$

onde  $C_{opt}$  representa o esforço de forrageamento ótimo mediante o risco de predação. Observa-se por (2.9) que existe uma razão entre a densidade de recursos ( $R$ ) e a do predador ( $P$ ).

Substituindo-se em (2.4), a taxa de crescimento per capita do caso logístico (2.5) e este forrageamento ótimo,  $C_{opt}$ , o novo sistema recurso-consumidor será dado por:

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= rR \left(1 - \frac{R}{K}\right) - \left(\frac{BR}{2P}\right) RN, \\ \frac{dN}{dt} &= N \left(BCR - D - \left(\frac{BR}{2P}\right)^2 P\right). \end{aligned} \quad (2.10)$$

A isóclina do consumidor ( $dN/dt = 0$ ) é dada por:

$$R = \sqrt{\frac{4DP}{B^2}}, \quad (2.11)$$

ao passo que a do recurso ( $dR/dt = 0$ ) por:

$$N = \left(\frac{2rP}{BR}\right) \left(1 - \frac{R}{K}\right). \quad (2.12)$$

Notar que, ao contrário da isóclina do consumidor dada por (2.2), a isóclina do consumidor dada por (2.11) depende da densidade do predador ( $P$ ).

O gráfico com ambas as isóclinas, variando somente o valor do predador ( $P$ ) está apresentado na figura 2.4, onde é possível a visualizar um efeito positivo do predador sobre a população de recurso e consumidor. Isto é, um aumento na população do predador gerou um aumento nas populações de recurso e do consumidor (pontos **A** e **B**). Observa-se, entretanto, que ao se aumentar continuamente  $P$  acima de um certo limite, a população do consumidor decai (ponto **C**), ao passo que a do consumidor cresce. Assim o efeito característico de cascata trófica surge quando  $P$  ultrapassa esse valor crítico.

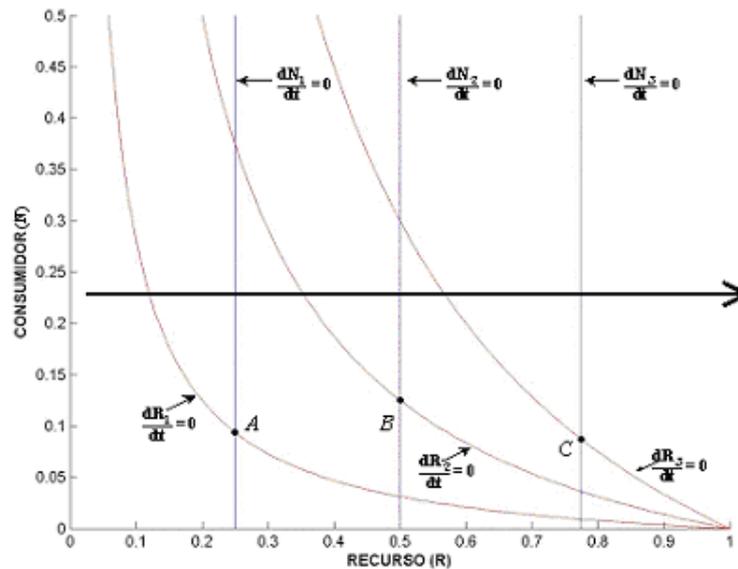


Figura 2.4: Efeito do número de predadores nas isóclinas da presa e do consumidor para o modelo (2.10). As interseções entre as isóclinas com o mesmo subscrito, determinam um ponto de equilíbrio, sendo estes representados pelos pontos **A**, **B** e **C**.  $P = 0,015625$  para as isóclinas assinaladas com o subscrito 1,  $P = 0,0625$  para as isóclinas assinaladas com o subscrito 2, e  $P = 0,15$  para as isóclinas assinaladas com o subscrito 3. A seta cheia indica o aumento de  $P$ . Valores dos parâmetros (Abrams, 1992b):  $r = K = B = D = 1$ .

O plano de fase  $R \times N$  com as isóclinas e algumas trajetórias tendendo ao ponto de equilíbrio estável estão mostradas na figura 2.5.

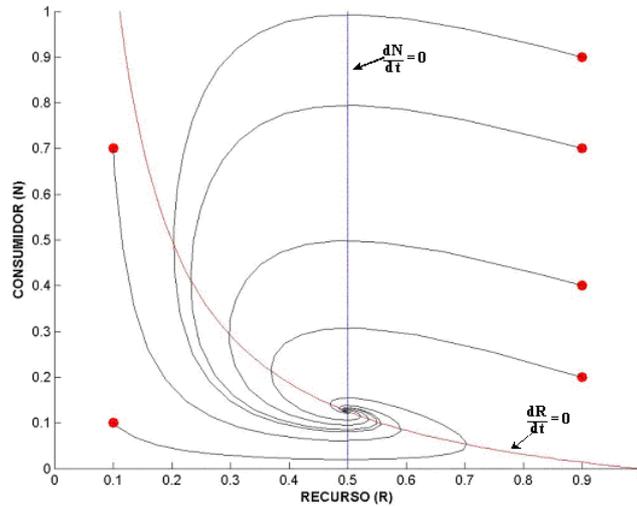


Figura 2.5: Plano de fase recurso - consumidor ( $R \times N$ ) para o modelo (2.10). Diferentes condições iniciais convergem para um ponto de equilíbrio único, representado pelo encontro das isóclinas. Valores dos parâmetros (Abrams, 1992b):  $r = K = B = D = 1$  e  $P = 0,0625$ . ● - condições iniciais.

## 2.4 Conclusão

Os mecanismos selecionados demonstraram que um aumento na densidade do predador pode gerar um aumento simultâneo no equilíbrio na densidade de sua presa e no recurso de sua presa, quer no contexto de efeitos diretos (i.e., consumo), quer no contexto de resposta anti-predatória.

No primeiro contexto, um aumento na densidade de predador pode ocasionar um aumento na densidade de equilíbrio da presa. Embora esse equilíbrio seja instável gerando oscilações sustentadas (ciclo-limite), Abrams (1992b) afirma que o valor médio dessas oscilações pode aumentar com o aumento da densidade de predador (e.g., pontos **A** e **B** na figura 2.2).

No segundo contexto, onde o consumidor possui um compromisso (“trade-

*off*”) entre evitar o predador e se nutrir, existe uma faixa de valores da densidade do predador que gera um efeito indireto positivo no consumidor, aumentando a densidade deste no equilíbrio.

Vale salientar que, diferente do primeiro modelo onde as dinâmicas eram instáveis quando ocorria o aumento do consumidor, neste segundo modelo a dinâmica gerada consiste na aproximação assintótica das trajetórias a um único ponto de equilíbrio.

Dessa forma foram mostradas duas formas pelas quais o aumento na densidade do predador pode causar um aumento na densidade de sua presa, resultando em um aumento entre níveis tróficos adjacentes.

# Capítulo 3

## Interações indiretas mediadas por traço e densidade em cadeias tróficas

### 3.1 Introdução

Efeitos indiretos oriundos de respostas anti-predatórias podem influenciar significativamente a dinâmica de comunidades de espécies interativas. Na interação trófica predador-presa (recurso-consumidor) é importante ressaltar o papel que efeitos indiretos e diretos podem desempenhar na dinâmica.

O predador pode concomitantemente preda o consumidor e inibir o forrageamento deste sobre seu recurso. O predador também pode inibir o forrageamento da sua presa sem que ocorra predação direta, isto é, sem que o predador cause dano ao consumidor. Dessa forma o forrageamento do consumidor sobre seu recurso será inibido pela mera presença do predador - o chamado risco de predação (Abrams, 1992a; Christianson e Creel, 2007).

Quando o predador causa dano ao consumidor denominamos interação mediada por densidade e quando a sua presença inibe o forrageamento do consumidor denominamos interação mediada por traço.

Neste capítulo serão estudados quatro modelos de cadeia tritrófica, sob a influência de efeitos mediados pela densidade e por traço com intuito de avaliar qual a contribuição de cada um desses itens para a determinação da dinâmica das espécies.

### 3.2 Interações indiretas mediadas por densidade em uma cadeia tritrófica

Uma cadeia tritrófica composta de um predador, consumidor e um recurso é mostrada na figura 3.1 por meio de um diagrama trófico.

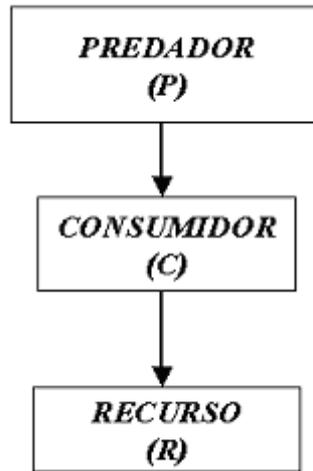


Figura 3.1: Diagrama trófico de uma cadeia tritrófica composta por recurso ( $R$ ), consumidor ( $C$ ) e predador ( $P$ ). As setas indicam consumo.

Um possível modelo para a cadeia tritrófica da figura 3.1 pode ser dado por:

$$\begin{aligned}\frac{dR}{dt} &= rR \left(1 - \frac{R}{K}\right) - \Lambda_C RC, \\ \frac{dC}{dt} &= C (e_C \Lambda_C R - m_C - \Lambda_P P), \\ \frac{dP}{dt} &= P (e_P \Lambda_P C - m_P).\end{aligned}\tag{3.1}$$

onde  $R$  denota a população de recurso,  $C$  a de consumidor e  $P$  a de predador;  $r$  é a taxa intrínseca de crescimento do recurso,  $K$  é a capacidade suporte do meio,  $\Lambda_C$  é a taxa de ataque do consumidor sobre o recurso,  $e_C$  é o coeficiente de conversão de energia entre o nível trófico do recurso e o nível trófico do consumidor (que se traduz em crescimento corporal, sobrevivência e fecundidade para este último),  $m_C$  é a taxa de mortalidade *per capita* do consumidor,  $\Lambda_P$  a taxa de ataque do predador sobre o consumidor,  $e_P$  é o coeficiente de transmissão de energia entre o nível trófico do consumidor e o nível trófico do predador (que se traduz em crescimento corporal, sobrevivência e fecundidade para este último),  $m_P$  é a taxa de mortalidade *per capita* do predador.

O modelo (3.1) possui as seguintes populações de equilíbrio, onde o índice  $D$  denota efeito indireto mediado por densidade:

$$\begin{aligned}
 R_D &= K \left( 1 - \frac{\Lambda_C m_P}{e_P r \Lambda_P} \right), \\
 C_D &= \frac{m_P}{e_P \Lambda_P}, \\
 P_D &= \frac{e_C \Lambda_C K}{\Lambda_P} \left( 1 - \frac{\Lambda_C m_P}{e_P r \Lambda_P} \right) - \frac{m_C}{\Lambda_P}.
 \end{aligned} \tag{3.2}$$

Com base nas expressões das três populações de equilíbrio acima, é importante verificar quais as condições de existência para a cadeia tritrófica, qual seja, a ocorrência de coexistência das três espécies, Para isso é preciso que  $R_D > 0$ ,  $C_D > 0$  e  $P_D > 0$ . Da expressão de  $R_D$  tem-se que:

$$e_P > \frac{\Lambda_C m_P}{r \Lambda_P}. \tag{3.3}$$

Essa condição implica que a transferência de energia entre os níveis tróficos de consumidor e predador deve estar acima de um valor mínimo para existência da cadeia tritrófica. Da expressão de  $P_D$  tem-se que:

$$K > \frac{\frac{m_C}{e_C \Lambda_C}}{1 - \frac{\Lambda_C m_P}{e_P r \Lambda_P}}. \quad (3.4)$$

Essa condição indica que a quantidade de energia no nível trófico do recurso (a capacidade suporte do ambiente) deve ser superior a um limite para que as três espécies coexistam. É importante caracterizar este limite. Para isso, considere-se a seguinte cadeia ditrófica composta de recurso e consumidor somente (i.e.,  $P = 0$  em (3.1) ):

$$\begin{aligned} \frac{dR}{dt} &= rR \left(1 - \frac{R}{K}\right) - \Lambda_C RC, \\ \frac{dC}{dt} &= C(e_C \Lambda_C R - m_C). \end{aligned} \quad (3.5)$$

O modelo (3.5) possui as seguintes populações de equilíbrio:

$$\begin{aligned} R^* &= \frac{m_C}{e_C \Lambda_C}, \\ C^* &= \frac{r}{\Lambda_C} \left(1 - \frac{m_C}{K e_C \Lambda_C}\right). \end{aligned}$$

Para que o consumidor coexista com o recurso é necessário que  $C^* > 0$ , ou seja,

$$K > \frac{m_C}{e_C \Lambda_C}. \quad (3.6)$$

O valor dado por (3.6) é a quantidade mínima de recurso necessária para manter a cadeia ditrófica dada por (3.5). Comparando (3.6) com (3.3), verifica-se que é necessária uma capacidade do ambiente maior que a ditrófica para manter uma cadeia tritrófica.

Além disso, observa-se que pelas expressões (3.2) que somente o recurso e o predador aumentam as suas densidades com o aumento da produtividade primária (efeito base topo, “*bottom-up*”). O consumidor, por sua vez, é insensível a esse aumento.

Por outro lado, é importante verificar qual o efeito do predador sobre os demais níveis no regime de equilíbrio, determinando como alterações nesse nível trófico afetam os resultados da dinâmica. Para se realizar essa análise topo-base (“*top-down*”), extrai-se  $R_D$  de  $dC/dt = 0$  e  $C_D$  de  $dR/dt = 0$  em (3.1), obtendo-se:

$$R_D = \frac{m_C + \Lambda_P P_D}{e_C \Lambda_C}, \quad (3.7)$$

$$C_D = \frac{r(e_C \Lambda_C K - m_C - \Lambda_P P_D)}{e_C \Lambda_C^2 K}. \quad (3.8)$$

As expressões (3.7) e (3.8) reforçam a idéia dos efeitos indiretos de cascata trófica: um aumento da densidade de equilíbrio do predador acarreta um decréscimo na densidade de equilíbrio consumidor e conseqüentemente um aumento na densidade de equilíbrio do recurso. Vale salientar que um aumento na densidade do predador pode ser causado pela diminuição de sua taxa de mortalidade *per*

$capita$ ,  $m_P$  (por exemplo, por meio de uma diminuição de sua captura). Em outras palavras, a combinação das interações tróficas gera um efeito indireto entre a densidade do predador e a do recurso – os chamados efeitos indiretos mediados pela densidade.

### 3.3 Interações indiretas mediadas por densidade e por traço em uma cadeia tritrófica

Até o momento foi visto o caso de efeitos indiretos mediados pela densidade em uma cadeia tritrófica como proposto na figura 3.1. Uma possível forma de efeitos indiretos mediados por traço e por densidade em uma cadeia tritrófica pode ser visualizada na figura 3.2.

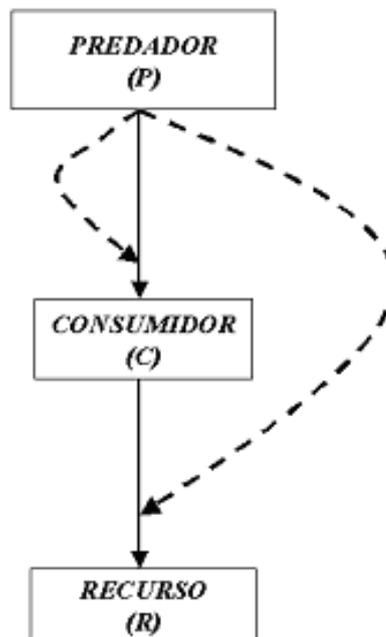


Figura 3.2: Diagrama trófico de uma cadeia composta por recurso, consumidor e predador, onde ocorrem efeitos indiretos mediados pela densidade e por traço. Setas cheias – interações tróficas; setas tracejadas – efeitos indiretos mediados por traço.

As interações tróficas observadas na figura 3.2 são idênticas às da figura 3.1. Entretanto as setas pontilhadas indicam que a presença do predador pode inibir não só a interação trófica entre o consumidor e seu recurso, bem como a sua interação com o consumidor. Por exemplo, a presença do predador pode impor um risco de predação quando o consumidor forrageia, acarretando a inibição do forrageamento do consumidor sobre o recurso. Este seria um efeito indireto mediado por um traço comportamental.

Um possível modelo para o esquema trófico da figura 3.2 pode ser dado por:

$$\begin{aligned}\frac{dR}{dt} &= rR \left(1 - \frac{R}{K}\right) - \lambda_C e^{-\alpha P} RC, \\ \frac{dC}{dt} &= C (e_C \lambda_C e^{-\alpha P} R - m_C - \lambda_P e^{-\beta P} P), \\ \frac{dP}{dt} &= P (e_P \lambda_P e^{-\beta P} C - m_P).\end{aligned}\tag{3.9}$$

Comparando (3.9) com (3.1), constata-se que os parâmetros utilizados são os mesmos com exceção das expressões das taxas de ataque  $\Lambda_C$  e  $\Lambda_P$  que são dadas por:

$$\begin{aligned}\Lambda_C(P) &= \lambda_C e^{-\alpha P}, \\ \Lambda_P(P) &= \lambda_P e^{-\beta P}.\end{aligned}\tag{3.10}$$

Isto significa que a taxa de ataque do consumidor sobre o recurso,  $\Lambda_C$ , é

composta de uma taxa de ataque máxima constante,  $\lambda_C$ , modulada por uma exponencial decrescente dependente da densidade do predador,  $P$ . A constante positiva  $\alpha$  denota a intensidade da influência da densidade do predador na taxa de ataque  $\Lambda_C$ , mostrando que o forrageio do consumidor é inibido pela presença do predador.

Por outro lado, a diminuição da atividade do consumidor (e consequentemente sua menor exposição ao risco de predação) diminui a taxa de ataque do predador,  $\Lambda_P$ , sobre o consumidor (a constante positiva  $\beta$  denota a intensidade da influência da densidade do predador na sua própria taxa de ataque,  $\Lambda_P$ ). Segundo Krivan e Schmitz (2004), esta é uma forma plausível de supor que a diminuição de  $\Lambda_P$  seja proporcional a de  $\Lambda_C$ .

O modelo (3.9) descreve, portanto, uma dinâmica de cadeia tritrófica onde há a ocorrência de efeitos indiretos mediados pela densidade, bem como efeitos indiretos mediados por traço.

### **3.4 Efeitos base-topo e topo-base em uma cadeia tritrófica com efeitos indiretos mediados por densidade e traço**

De forma similar ao que foi feito para o modelo (3.1), é importante verificar quais são as consequências dos efeitos topo-base e base-topo no modelo (3.9). Como o modelo (3.9) não possui uma solução analítica para seus pontos de equilíbrio (Krivan e Schmitz, 2004), recorre-se a simulações computacionais, a fim de avaliar os efeitos base-topo e topo-base nas populações de equilíbrio.

A figura 3.3 possibilita a visualização dessas perturbações, fazendo possível uma comparação entre o caso mediado somente por densidade (gráfico (a),  $\alpha = \beta = 0$ ), e o caso mediado por densidade e traço (gráficos (b) e (c),  $\alpha, \beta > 0$ ).

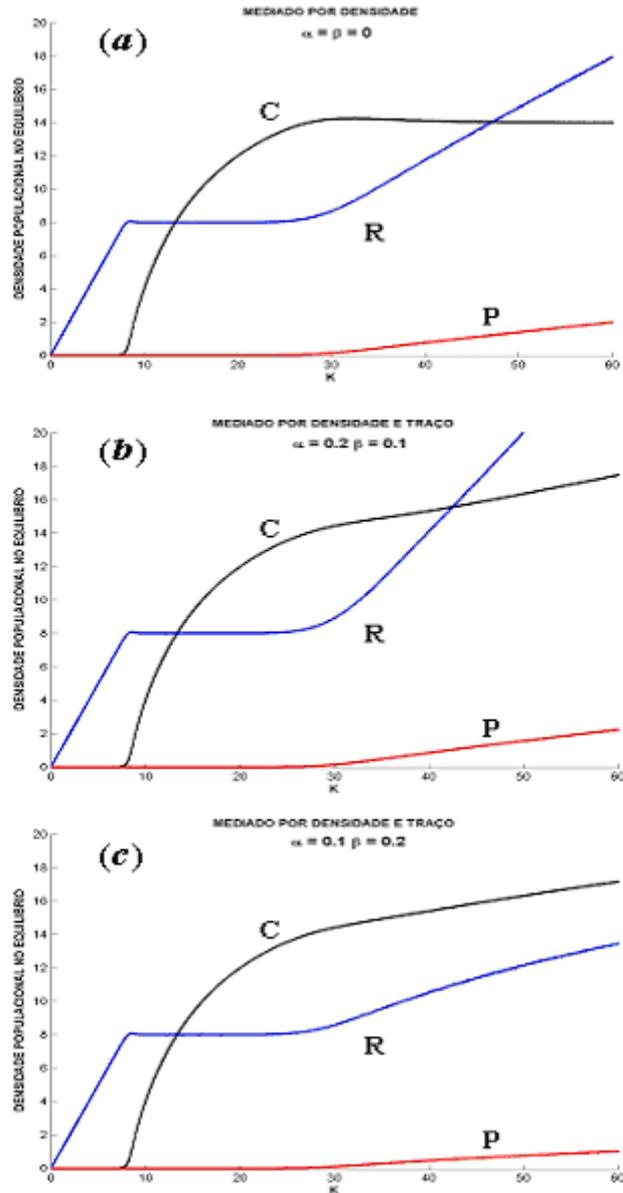


Figura 3.3: Gráficos das densidades de Recurso ( $R$ ), Consumidor ( $C$ ) e Predador ( $P$ ) em interações mediadas somente pela densidade ( $a$ ) e mediados por densidade e traço comportamental ( $b$  e  $c$ ) em uma cadeia tritrófica de acordo com a variação da capacidade suporte ( $K$ ). ( $a$ ) - caso mediado somente por densidade ( $\alpha = \beta = 0$ ); ( $b$ ) - caso mediado pela densidade e pelo traço ( $\alpha = 0,2; \beta = 0,1$ ); ( $c$ ) - caso mediado pela densidade e pelo traço ( $\alpha = 0,1; \beta = 0,2$ ). Valores dos parâmetros (Kriván e Schmitz, 2004):  $\lambda_P = 0,05$ ;  $\lambda_C = e_C = e_P = 0,1$ ;  $m_C = 0,08$ ;  $m_P = 0,07$ ;  $r = 2$ .

O protocolo computacional para a geração da figura 3.3 é similar ao utilizado na construção de um diagrama de bifurcação. Consiste na simulação dinâmica de longo prazo (portanto, superando a fase transitente) do modelo em questão para cada valor de um parâmetro selecionado. Como o regime permanente é

localmente estável para os parâmetros selecionados, desenha-se somente o valor final de simulação da densidade de cada compartimento em função do valor do parâmetro (Kot, 2001).

A figura 3.3(a) mostra os efeitos base-topo no modelo com efeitos indiretos mediados pela densidade (equações 3.1), ao passo que a figura 3.3(b) mostra os mesmos efeitos no modelo com efeitos indiretos mediados por densidade e traço (equações 3.9). Para gerar esses efeitos as perturbações são provocadas pelo enriquecimento do meio (aumento da capacidade suporte  $K$ ).

A partir de uma capacidade suporte que sustenta a cadeia tritrófica (expressão (3.3)), a figura 3.3(a) evidencia o aumento da densidade de equilíbrio do recurso, que por sua vez causa, por efeito indireto, um aumento na densidade de equilíbrio do predador, sem entretanto alterar a densidade de equilíbrio consumidor, cujo valor permanece constante. Notar que as taxas de ataque são constantes ao longo do gradiente de produtividade primária, uma vez que não dependem de nenhuma densidade dos componentes da cadeia tritrófica (i.e.,  $\Lambda_C(P) = \lambda_C$ ,  $\Lambda_P(P) = \lambda_P$ ).

A figura 3.3-b mostra o caso em que a taxa de ataque do consumidor decresce mais lentamente do que a taxa de ataque do predador com o aumento da densidade do predador ( $\alpha < \beta$ ). Por outro lado, a figura 3.3-c mostra o caso em que a taxa de ataque do consumidor decresce mais rapidamente do que a taxa de ataque do predador com o aumento da densidade do predador ( $\alpha > \beta$ ). Ambas as figuras evidenciam que o efeito do aumento da produtividade primária no recurso no caso mediado por densidade e traço pode ser maior ou menor do que no caso mediado somente por densidade (comparar casos (b) e (c) com (a)). No caso mediado por densidade a densidade do consumidor mantém-se constante, uma vez que o aumento no recurso é balanceado por um aumento do predador. No instante que a

atividade do consumidor varia com a densidade do predador, esse balanceamento é rompido, fazendo com que a densidade do consumidor varie com o enriquecimento de nutriente. Os casos (b) e (c) também mostram que recursos e consumidores podem crescer simultaneamente no caso mediado por densidade e traço, ao passo que o clássico caso mediado por densidade não prevê correlações positivas entre níveis adjacentes (caso (a)).

Um resultado crucial desta análise diz respeito ao fato de que ambas as estruturas produzem efeitos similares no nível do recurso. Isto indica que experimentos de campo destinados a testar efeitos base-topo deveriam isolar os efeitos de comportamento dos de densidade. Caso contrário, poderia se concluir que os efeitos de densidade são os principais componentes da dinâmica, quando na realidade esse papel poderia estar sendo desempenhado por efeitos mediados por traço. O isolamento do ponto de vista teórico de efeitos indiretos mediados por densidade e por traço será abordado a seguir.

### **3.5 Predação como componente ambiental e predador de risco**

A fim de separar os efeitos de comportamento dos de densidade, supõe-se que os predadores não possuam uma dinâmica e, portanto, sejam constantes em número ao longo do tempo. Entretanto, eles podem influenciar os parâmetros e variáveis do sistema recurso-consumidor ao qual estão ligados. Por exemplo, supõe-se que o risco de predação, que aumenta com a densidade de predador, influencia a dinâmica do sistema recurso-consumidor por intermédio da variação dos valores dos parâmetros que descrevem a atividade de forrageamento dos consumidores. Desta forma os predadores são tratados como uma componente do ambiente da interação recurso-consumidor. Esta estrutura também pode corresponder a experimentos de campo onde se explora o efeito de predadores na dinâmica da comunidade pela manipulação do número de predadores, examinando-se subsequentemente as interações e a dinâmica das espécies em níveis inferiores na teia alimentar.

### 3.5.1 Predação como componente ambiental

No caso de predação como componente ambiental, supõe-se que os consumidores sejam inflexíveis, isto é, não respondem comportamentalmente à presença do predador. Desta forma, os efeitos indiretos do predador passados aos recursos via consumidor se desenrolam de uma forma mediada pela densidade. Um esquema trófico correspondente a este caso pode ser dado pela figura 3.4:

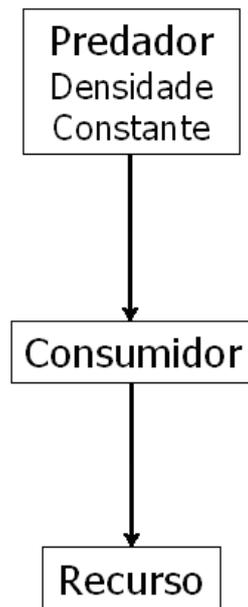


Figura 3.4: Diagrama de uma cadeia tritrófica com predação como componente ambiental. Setas cheias – interações tróficas.

Um possível modelo para o esquema trófico da figura 3.4 pode ser dado por:

$$\begin{aligned}\frac{dR}{dt} &= rR \left(1 - \frac{R}{K}\right) - \Lambda_C RC, \\ \frac{dC}{dt} &= C (e_C \Lambda_C R - m_C - \Lambda_P P).\end{aligned}\tag{3.11}$$

onde os parâmetros e as variáveis são definidos como no modelo (3.1), sendo que

agora o predador  $P$  é uma constante e  $\Lambda_C(P) = \lambda_C$  e  $\Lambda_P(P) = \lambda_P$ .

As populações de equilíbrio do modelo (3.11) são dadas por:

$$R_D = \frac{m_C + \Lambda_P P}{e_C \Lambda_C},$$

$$C_D = r \left( \frac{e_C \Lambda_C K - m_C - \Lambda_P P}{e_C \Lambda_C^2 K} \right).$$
(3.12)

que são as mesmas do modelo (3.1) (substituindo  $P_D$  por  $P$ ), quando o predador possui sua própria dinâmica. As expressões acima evidenciam o fenômeno da cascata trófica – um aumento de  $P$  acarreta um aumento de  $R$  e uma diminuição de  $C$  (ver figura 3.5).

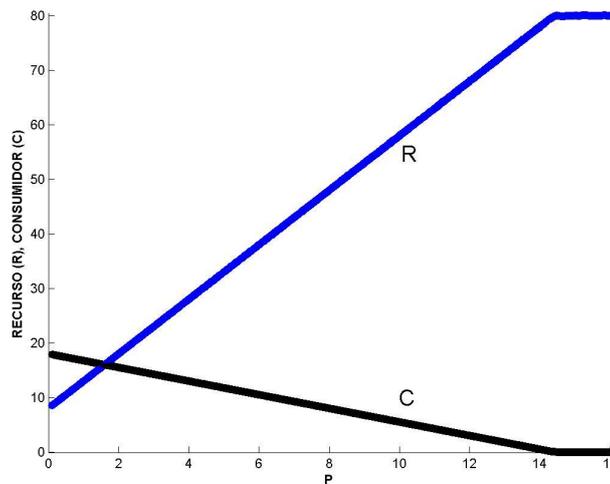


Figura 3.5: Variação das densidades de equilíbrio do recurso e do consumidor (equações 3.12) no modelo mediado por densidade de acordo com a variação da densidade do predador ( $P$ ). Valores dos parâmetros (Kriván e Schmitz, 2004):  $K = 80$ ;  $\Lambda_C = e_C = 0,1$ ;  $r = 2$ ;  $m_C = 0,08$ ;  $\Lambda_P = 0,05$ .

O efeito do aumento da produtividade primária na densidade do recurso e consumidor pode ser visto na figura 3.6, cujo resultado é qualitativamente similar ao do modelo (3.1) (cf. figura 3.3(a)).

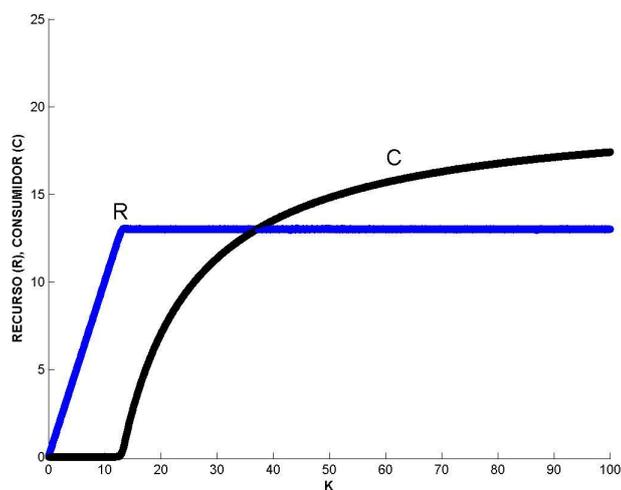


Figura 3.6: Variação das densidades de equilíbrio do recurso e do consumidor (equações 3.12) no modelo mediado por densidade de acordo com a variação da produtividade primária ( $K$ ). Valores dos parâmetros (Krivan e Schmitz, 2004):  $\Lambda_C = e_C = 0,1$ ;  $r = 2$ ;  $m_C = 0,08$ ;  $\Lambda_P = 0,05$ ;  $P = 1$ .

Por fim, o gráfico das taxas de ataque em função de  $P$  são mostrados na figura 3.7.

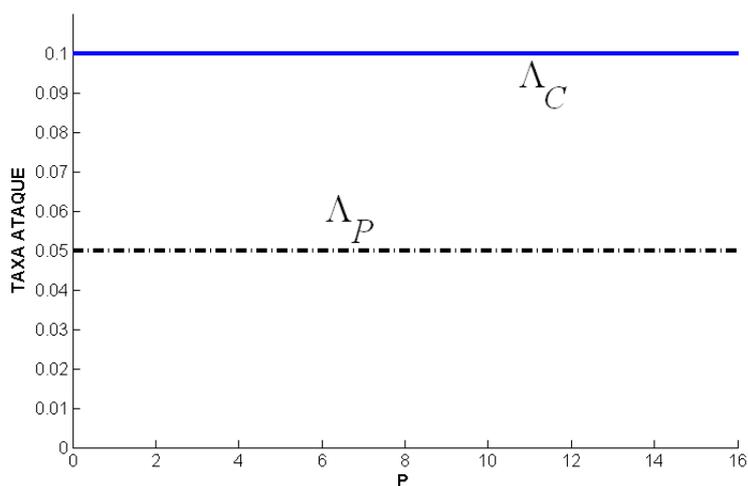


Figura 3.7: Variação das taxa de ataque em função da densidade do predador ( $P$ ) no modelo (3.11) mediado por densidade. Valores dos parâmetros (Krivan e Schmitz, 2004):  $K = 80$ ;  $\Lambda_C = e_C = 0,1$ ;  $r = 2$ ;  $m_C = 0,08$ ;  $\Lambda_P = 0,05$ .

### 3.5.2 Predador de risco

Neste contexto, os consumidores são flexíveis, ou seja, respondem de forma comportamental à presença do predador pela diminuição de sua atividade de forrageio. O predador continua desempenhando o papel de componente ambiental, mas agora não consome o consumidor (ver figura 3.8). Neste caso o predador é denominado de predador de risco e seus efeitos indiretos no recurso via consumidor são mediados somente por traço.

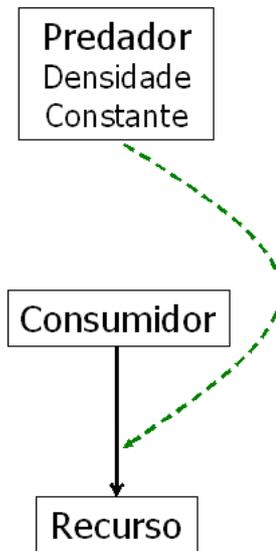


Figura 3.8: Esquema trófico de uma cadeia tritrófica onde o predador (de densidade constante) atua no consumidor de forma indireta via a sua taxa de ataque. Seta cheia – interação trófica; seta tracejada – efeitos indiretos mediados por traço.

Um possível modelo para o diagrama trófico da figura 3.8 onde não ocorre a predação do consumidor pelo predador (i.e.,  $\lambda_P = 0$ , e portanto  $\Lambda_P = 0$ ) pode ser dado por:

$$\frac{dR}{dt} = rR \left( 1 - \frac{R}{K} \right) - \lambda_C e^{-\alpha P} RC, \quad (3.13)$$

$$\frac{dC}{dt} = C (e_C \lambda_C e^{-\alpha P} R - m_C).$$

As populações de equilíbrio são (o índice  $T$  denota efeitos indiretos mediados por traço):

$$R_T = \frac{e^{\alpha P} (m_C + P)}{e_C \lambda_C},$$

$$C_T = \frac{e^{\alpha P r} [e_C K \lambda_C - e^{\alpha P} m_C]}{e_C K \lambda_C^2}. \quad (3.14)$$

Variando-se a produtividade primária ( $K$ , efeito base-topo) tem-se o seguinte gráfico das populações de recurso e consumidor no equilíbrio (figura 3.9):

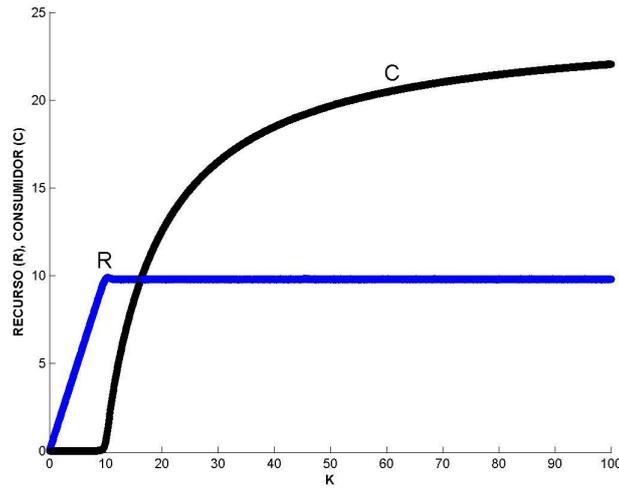


Figura 3.9: Variação das densidades de equilíbrio do recurso e do consumidor (equações 3.14) do modelo (3.13) de acordo com a variação da capacidade suporte ( $K$ ) no caso mediado por traço. Valores dos parâmetros (Krivan e Schmitz, 2004):  $\Lambda_C = e_C = 0,1$ ;  $\alpha = 0,2$ ;  $r = 2$ ;  $m_C = 0,08$ ;  $P = 1$

O comportamento observado na figura anterior é qualitativamente similar ao caso mediado somente pela densidade, qual seja, aumento do consumidor e invariância do recurso (figura 3.6).

Variando-se o predador ( $P$ , efeito topo-base) tem-se a figura 3.10 com o gráfico das populações de recurso e consumidor no equilíbrio.

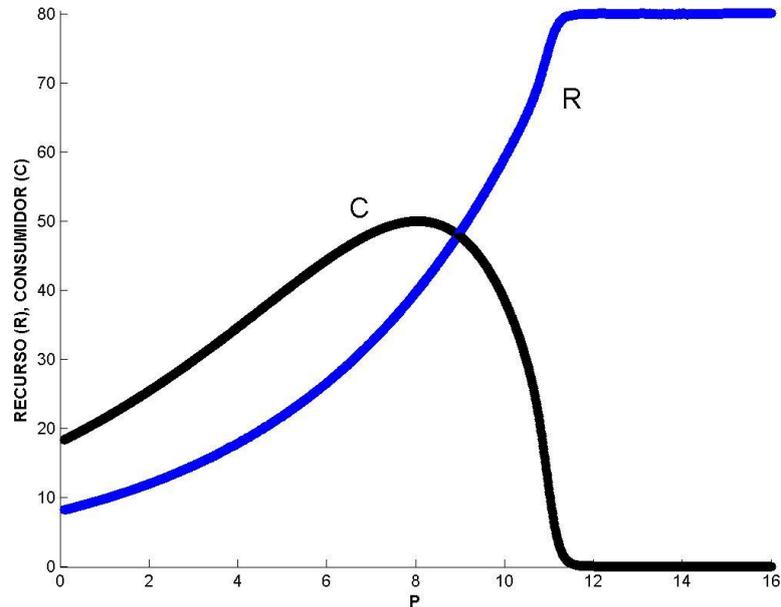


Figura 3.10: Variação das densidades de equilíbrio do recurso e do consumidor (equações 3.14) do modelo (3.13) de acordo com a variação do predador ( $P$ ) no caso mediado por traço. Valores dos parâmetros (Krivan e Schmitz, 2004):  $K = 80$ ;  $\Lambda_C = e_C = 0,1$ ;  $\alpha = 0,2$ ;  $r = 2$ ;  $m_C = 0,08$ .

No tocante ao recurso observa-se um efeito de cascata trófica com o aumento do predador, uma vez que o recurso aumenta a sua densidade.

O consumidor, por sua vez, aumenta a sua densidade até um certo valor de  $P$ , decrescendo monotonicamente a zero em decorrência da alta intensidade de predação com o aumento da densidade de  $P$  acima de um valor específico. Ou seja, o consumidor possui um comportamento não monotônico em função da variação de  $P$ .

Importante lembrar que resultado semelhante foi obtido no Capítulo 2 quando o efeito indireto mediado por traço era oriundo de uma maximização da aptidão do consumidor.

As funções que determinam as taxas de ataque,  $\Lambda_C$  e  $\Lambda_P$ , são mostradas na figura 3.11:

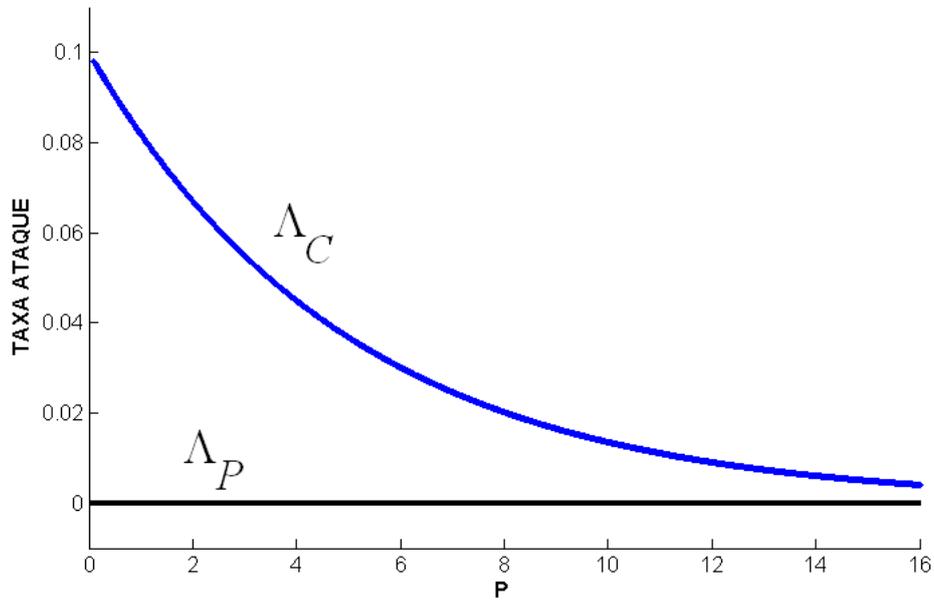


Figura 3.11: Variação das taxas de ataque de acordo com a variação do predador ( $P$ ) no caso mediado por traço (modelo 3.13). Valores dos parâmetros (Krivan e Schmitz, 2004):  $K = 80$ ;  $\Lambda_C = e_C = 0,1$ ;  $\alpha = 0,2$ ;  $r = 2$ ;  $m_C = 0,08$ .

Finalmente, uma síntese das figuras 3.5, 3.6, 3.7, 3.9, 3.10 e 3.11 pode ser vista na figura 3.12.

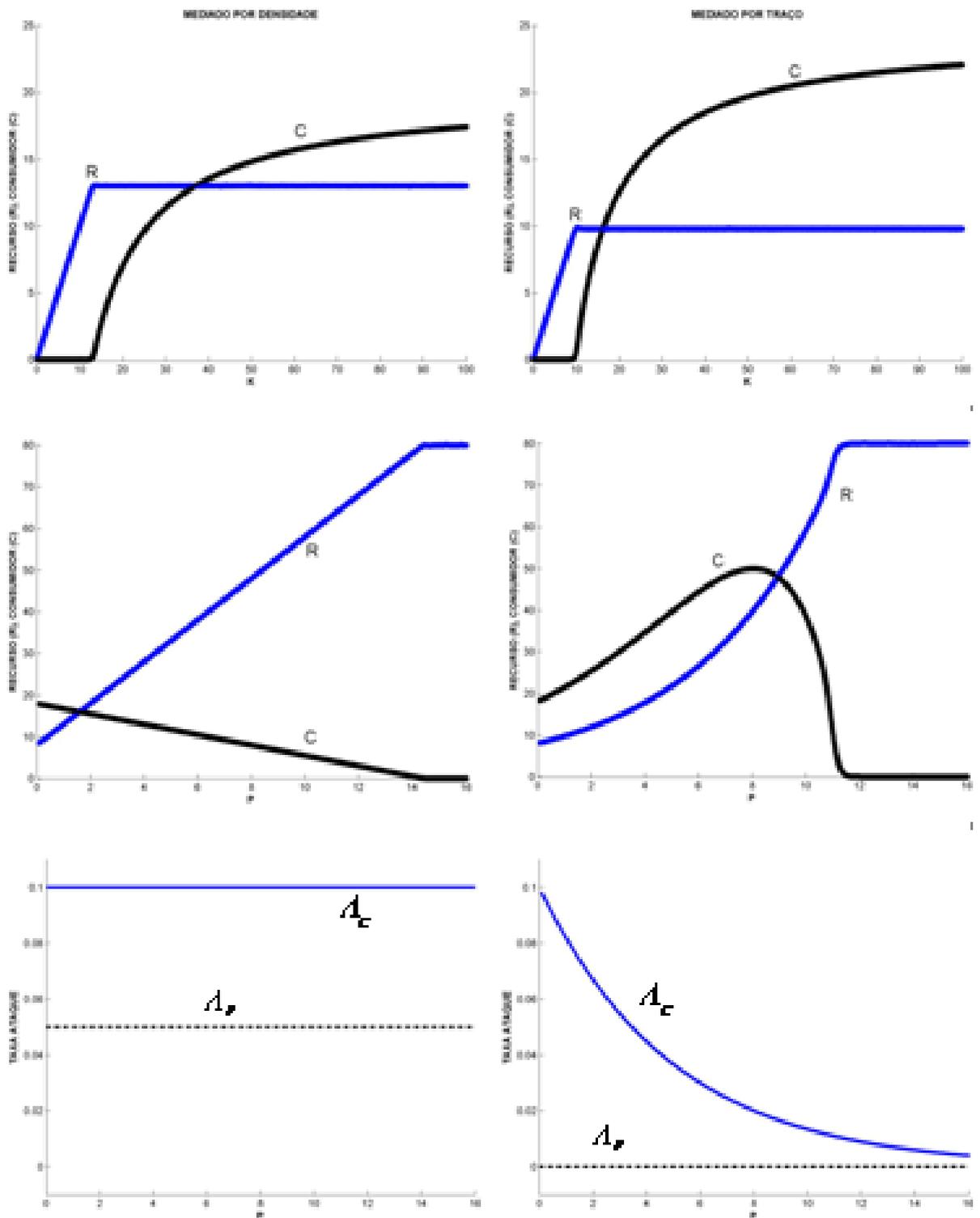


Figura 3.12: Variação das densidades e taxas de ataque em função de  $K$  e  $P$  para os casos mediados por densidade e por densidade e traço.

### 3.6 Conclusão

Neste capítulo foram estudados três modelos de cadeia tritrófica sob a influência de efeitos mediados pela densidade e por traço. Uma diferença importante com relação ao capítulo 2 diz respeito à ausência de qualquer tipo de otimização de aptidão (“*fitness*”) na elaboração da resposta anti-predatória do consumidor.

No caso de uma cadeia tritrófica onde a densidade do predador era variável, o efeito indireto deste sobre o consumidor pode gerar um aumento na densidade do consumidor com o próprio aumento do predador. Este resultado contraria frontalmente o efeito de cascata trófica quando da existência tão somente de efeitos mediados pela densidade.

Os resultados são qualitativamente similares aos anteriores quando se considera o caso em que o predador possui uma densidade constante ao longo do tempo - denominados predador letal e predador de risco.

Esses resultados vêm corroborar a importância de efeitos mediados por densidade e traço na determinação da dinâmica das espécies - portanto, fatores que deveriam ser considerados em contextos experimentais.

# Capítulo 4

## Efeitos indiretos em competição mediada por predação

### 4.1 Introdução

Quando espécies competidoras se sobrepõem significativamente no uso de seus recursos, a expectativa teórica prevê que uma ou mais dessas espécies competidoras se extingirão (Morin, 1999). Em geral isso se deve ao fato de que uma dessas espécies é competitivamente superior às demais.

Neste contexto, um predador-chave pode ser definido como aquele que interfere significativamente na relação entre populações que pertencem a um mesmo nível trófico e competem pelo mesmo recurso.

Ao exercer uma força de predação mais intensa sobre a população da espécie competidora superior, o predador possibilita que um ou mais competidores inferiores coexistam com a espécie competitivamente superior. Dentre várias possibilidades, o predador pode afetar diretamente a densidade da espécie competidora superior, ou afetar a intensidade de competição (traço) dessa espécie com as outras espécies competidoras, ou ambas as situações podem ocorrer.

Dentro desta estrutura, este capítulo analisa como efeitos mediados pela densidade e por traço podem alterar a dinâmica de duas espécies competitivas por interferência sob a influência de um predador-chave.

## 4.2 Modelo Mediado por Densidade

O esquema trófico apresentado na figura 4.1 descreve uma competição por interferência de dois consumidores mediada pela predação de um dos consumidores.

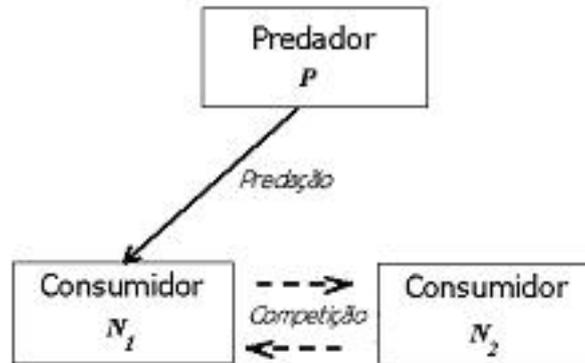


Figura 4.1: Diagrama de uma rede trófica composta por dois consumidores competidores por interferência ( $N_1$  e  $N_2$ ) mediados pela densidade de  $N_1$  por um predador ( $P$ ).

Um modelo para o esquema trófico da figura 4.1 pode ser dado por Vandermeer e Maruca (1998):

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= N_1 (1 - N_1 - \alpha_{12}N_2 - \alpha_{13}P), \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 (1 - N_2 - \alpha_{21}N_1), \\ \frac{dP}{dt} &= P (rN_1 - m),\end{aligned}\tag{4.1}$$

onde  $P$  representa a densidade populacional do predador,  $N_1$  e  $N_2$  são as densidades populacionais das espécies competidoras,  $r$  é a taxa de ataque do predador sobre  $N_1$ ,  $m$  é a taxa de mortalidade *per capita* independente da densidade do predador e  $\alpha_{ij}$  é o coeficiente de interferência da população da espécie  $j$  sobre a população da

espécie  $i$ . Esse coeficiente de interferência pode representar tanto a interferência decorrente da competição interespecífica por um recurso determinado, quanto representar a interferência decorrente da predação. Dessa forma, dependendo das espécies associadas, é possível denominar o coeficiente  $\alpha_{ij}$  de coeficiente de competição da espécie  $j$  sobre a espécie  $i$  ou coeficiente de predação da espécie  $j$  sobre a espécie  $i$ .

O modelo (4.1) gera os seguintes pontos de equilíbrio:

$$\begin{aligned}
 N_1^* &= \frac{m}{r}, \\
 N_2^* &= 1 - \alpha_{21} \frac{m}{r}, \\
 P^* &= \frac{(r - r\alpha_{12} - m + \alpha_{12}\alpha_{21}m)}{r\alpha_{13}}.
 \end{aligned} \tag{4.2}$$

Para que a rede trófica persista é necessário que as três populações sejam estritamente positivas. Portanto,

$$N_2^* > 0,$$

implica que:

$$\alpha_{21} < \frac{r}{m},$$

e

$$P^* > 0,$$

implica que

$$r > m.$$

Para ressaltar o papel desempenhado pelo predador-chave na dinâmica de espécies competitivas é importante observar que na ausência do predador  $P$ , o modelo (4.1) é um modelo de competição por interferência de Lotka-Volterra (Lotka, 1998), cujos resultados dinâmicos consistem na coexistência das espécies ou na exclusão competitiva dependente ou não das populações iniciais. Este subsistema competitivo (i.e., quando  $P = 0$ ) toma a seguinte forma:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= N_1 (1 - N_1 - \alpha_{12}N_2), \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 (1 - N_2 - \alpha_{21}N_1). \end{aligned} \tag{4.3}$$

Seus parâmetros foram escolhidos de tal forma que o resultado da exclusão competitiva depende das populações iniciais, como mostrado na figura 4.2. Notar que à medida que  $\alpha_{21}$  aumenta, um maior número de populações iniciais tende a exclusão competitiva de  $N_2$ , evidenciando que  $N_1$  é um competidor mais dominante para cada caso.

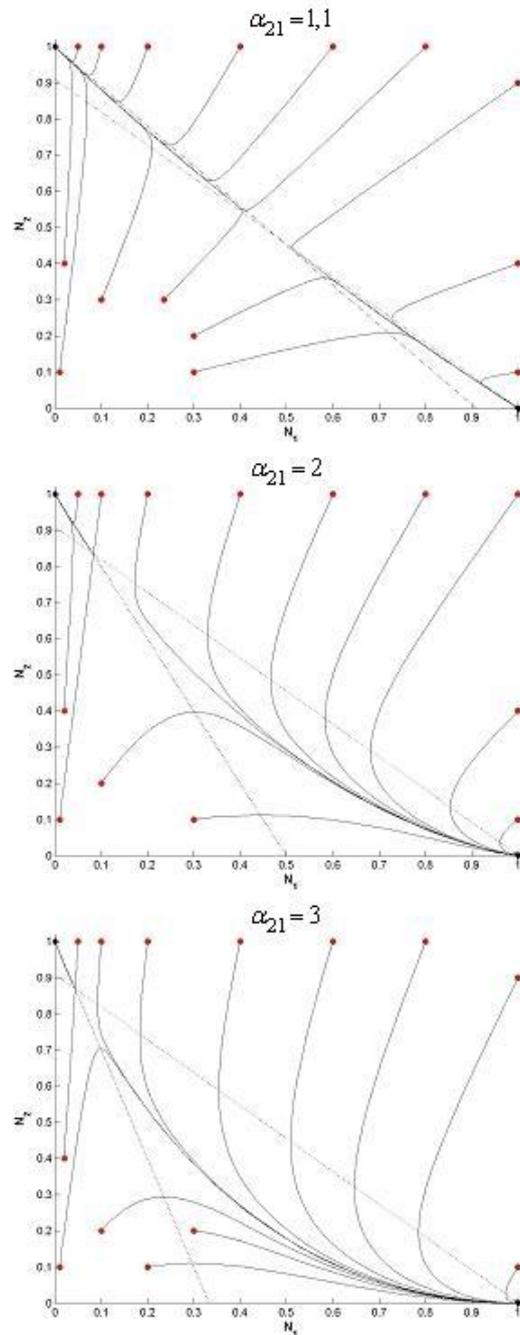


Figura 4.2: Plano de fase para o modelo de competição por interferência (4.3). Valores dos parâmetros (Vandermeer e Maruca, 1998):  $\alpha_{12} = 1,1$ ;  $\alpha_{13} = 1$ ,  $r = 4$ ,  $m = 1$ ;  $\alpha_{21} = [1,1; 2; 3]$ . Exclusão competitiva dependente das populações iniciais. Quanto mais elevado o valor de  $\alpha_{21}$ , maior o número de populações iniciais que levam à extinção de  $N_2$ . • - condições iniciais.

Acoplado-se um predador ao modelo (4.3) via  $N_1$  obtemos um modelo como no esquema trófico da figura 4.1. As simulações da figura 4.3 mostram que os resultados dinâmicos (condições iniciais em  $\bullet$  e trajetória contínua) podem ser diversos ao se alterar  $\alpha_{21}$  - coexistência estável ou provida de oscilações do tipo ciclo limite ou oscilações complexas. A exclusão competitiva (condições iniciais em  $\blacklozenge$  e trajetória pontilhada) pode ocorrer em todos os casos citados e continua a depender das populações iniciais.

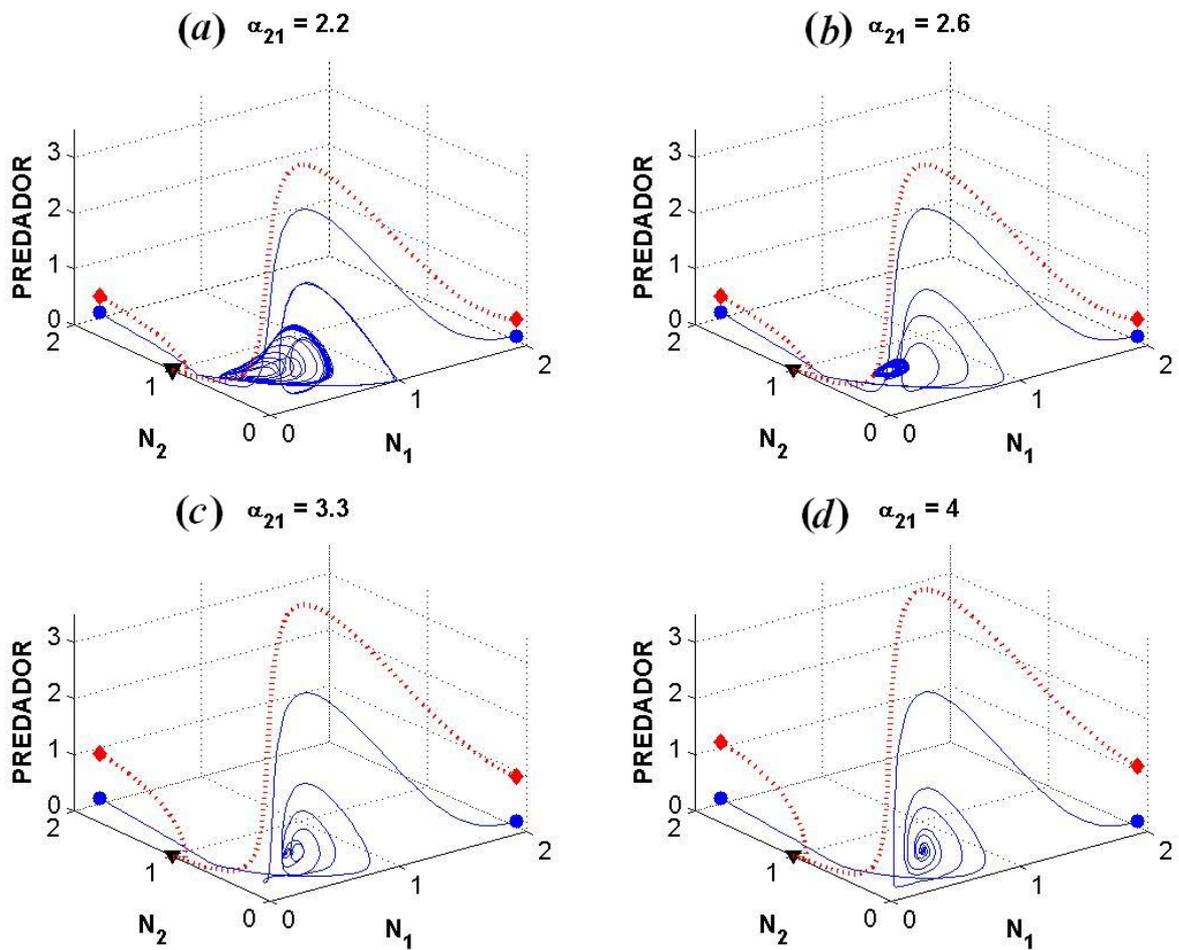


Figura 4.3: Efeito da variação de  $\alpha_{21}$  na dinâmica do modelo de competição mediado por predação (4.3) no espaço de fase  $N_1 \times N_2 \times P$ . Valores dos parâmetros (Vandermeer e Maruca, 1998):  $\alpha_{12} = 1,1$ ,  $\alpha_{13} = 1$ ,  $r = 4$ ,  $m = 1$ . (a) - Caos. (b) - Ciclo limite. (c) - Estabilidade. (d) - Exclusão competitiva de  $N_2$ .  $\bullet$  e  $\blacklozenge$  - Condições iniciais.  $\blacktriangledown$  - extinção de  $N_1$  e  $P$ .

A figura 4.4 mostra a dinâmica no tempo para um conjunto de populações iniciais do caso (d) da figura 4.3, onde ocorre a extinção de  $N_2$

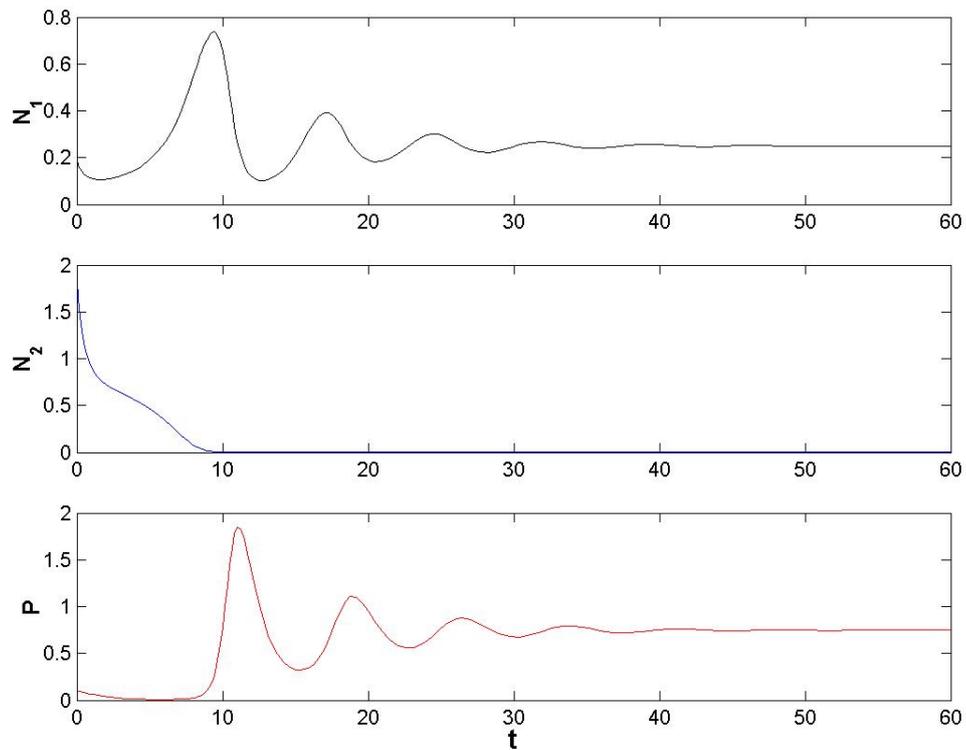


Figura 4.4: Série temporal demonstrando um caso de extinção de  $N_2$  para o caso (d) da figura 4.3.

### 4.3 Modelo Mediado por Densidade e Traço

O esquema trófico mostrado na figura 4.5 representa uma competição por interferência mediada por densidade e por traço por um predador de topo.

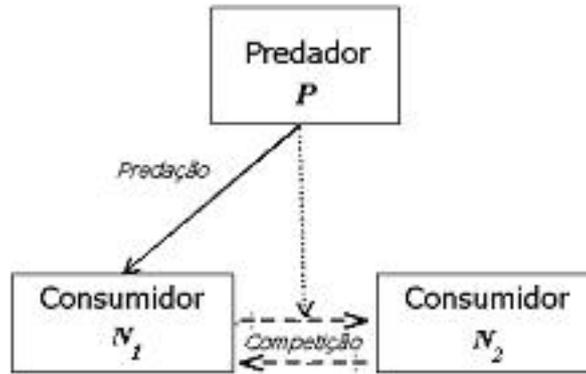


Figura 4.5: Diagrama de uma rede trófica composta por consumidores competidores por interferência mediados por densidade (efeito direto) e por traço (efeito indireto, seta pontilhada) por um predador. O efeito indireto se dá por meio da diminuição da intensidade de competição exercida por  $N_1$  em  $N_2$ .

Um modelo para o esquema trófico da figura 4.5 pode ser descrito por:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= N_1 (1 - N_1 - \alpha_{12}N_2 - \alpha_{13}P), \\ \frac{dN_2}{dt} &= N_2 (1 - N_2 - f(P)N_1), \\ \frac{dP}{dt} &= P (rN_1 - m), \end{aligned} \tag{4.4}$$

onde as variáveis são as mesmas descritas para o modelo (4.1), com exceção de  $f(P)$ . Este termo é uma função dependente da densidade do predador ( $P$ ) que descreve a influência do predador sobre a intensidade de competição por interferência do competidor  $N_1$  sobre  $N_2$ . Comparando-se (4.3) com (4.1), constata-se que  $f(P)$  desempenha um papel de coeficiente de interferência variável dependente de  $P$ .

Essa função pode ser representada pela expressão:

$$f(P) = \frac{\alpha_{21max}}{1 + bP}, \quad (4.5)$$

onde  $\alpha_{21max}$  é o coeficiente de interferência máximo do competidor 1 sobre o competidor 2 e  $b$  é um coeficiente que denota a intensidade do efeito indireto que a população de predador exerce sobre o coeficiente máximo de interferência (ver figura 4.6).

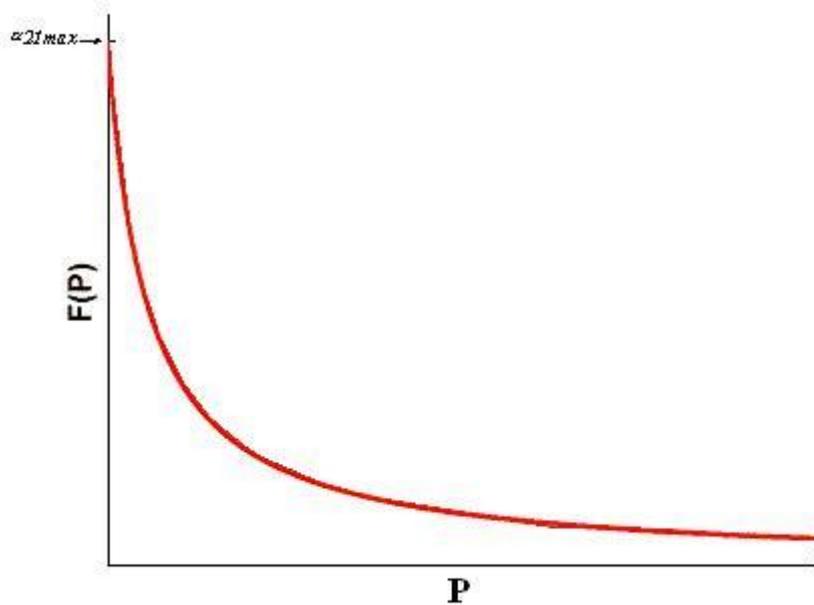


Figura 4.6: Gráfico de  $\alpha_{21}$  em função de  $P$  descrevendo o efeito indireto exercido pelo predador.  $\alpha_{21max}$  é o valor máximo do coeficiente de interferência de  $N_1$  em  $N_2$  na ausência de predação ( $P=0$ ).  $b$  denota a intensidade da influência da densidade do predador no coeficiente de competição.

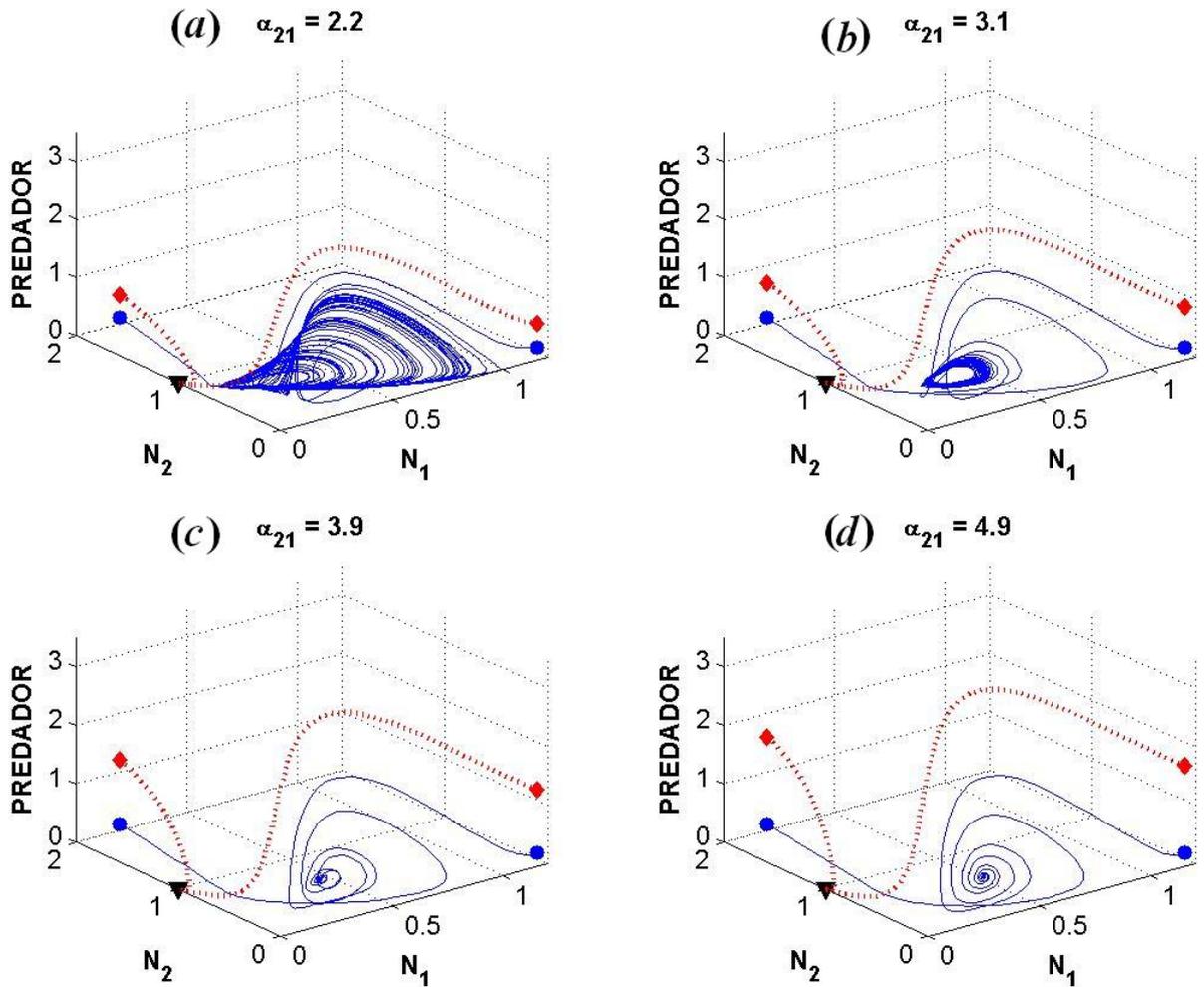


Figura 4.7: Efeito da variação de  $\alpha_{21max}$  na dinâmica do modelo de competição mediado por densidade e traço (4.4) no espaço de fase  $N_1 \times N_2 \times P$ . Valores dos parâmetros (Vandermeer e Maruca, 1998):  $\alpha_{12} = 1,1$ ,  $\alpha_{13} = 1$ ,  $r = 4$ ,  $m = 1$ . (a) - Caos. (b) - Ciclo limite. (c) - Estabilidade. (d) - Exclusão competitiva de  $N_2$ . • e ♦ - Condições iniciais. ▼ - extinção de  $N_1$  e  $P$ .

A figura 4.7 mostra o espaço de fase do modelo (4.4) para vários valores de  $\alpha_{21max}$ . A exclusão competitiva pode ocorrer em todos os casos citados e continua a depender das populações iniciais (figura 4.7). Nos casos (a),(b) e (c), as trajetórias pontilhadas denotam a extinção do competidor superior  $N_1$ . De forma similar ao modelo mediado somente pela densidade, os resultados dinâmicos podem ser diversos ao se alterar  $\alpha_{21max}$  - coexistência estável ou provida de oscilações do tipo ciclo limite ou oscilações complexas.

O traço comportamental existente no modelo (4.4) permitiu que a

coexistência das espécies competidoras ocorresse para uma faixa de valores mais extensa de coeficientes de competição quando comparada ao caso mediado somente pela densidade.

A figura 4.8 mostra a dinâmica no tempo para um conjunto de populações iniciais do caso (d) da figura 4.7 que leva  $N_2$  à extinção.

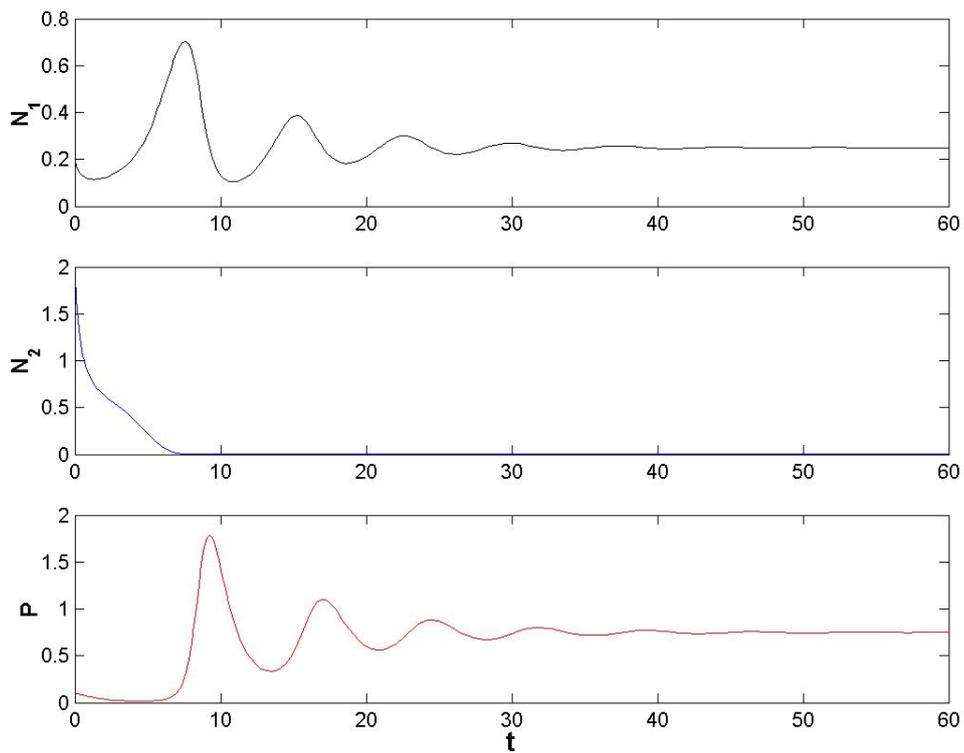


Figura 4.8: Série temporal demonstrando um caso de extinção de  $N_2$  para o caso (d) da figura 4.7.

#### 4.4 Conclusão

Predação-chave é uma das formas pelas qual um predador pode ocasionar coexistência entre espécies competitivas.

Neste capítulo mostrou-se que a influência de um predador-chave sobre a densidade da espécie competitivamente superior pode gerar uma gama de comportamentos dinâmicos, variando da estabilidade para a instabilidade. Interessante ressaltar que este resultado dinamicamente complexo é gerado em um contexto bem mais simples do que aquele comumente apresentado em textos de ecologia teórica (Vandermeer e Maruca, 1998) (cf. Case (1999)).

Um resultado qualitativamente similar é obtido quando se acrescenta ao efeito mediado pela densidade, um efeito mediado por traço, qual seja, a diminuição da intensidade competitiva da espécie superior com a presença do predador. Entretanto, a coexistência das espécies competidoras ocorre para uma faixa de valores mais extensa de coeficientes de competição quando comparada ao caso mediado somente pela densidade.

# Capítulo 5

## Comportamento induzido por predador em cadeias tróficas abertas

### 5.1 Introdução

Neste capítulo estudam-se as consequências de respostas comportamentais múltiplas de um consumidor que regula seu forrageamento segundo a densidade de um predador de topo, e sua emigração conforme a densidade de sua presa bem como a de seu predador. A escala de tempo considerada é tal que o consumidor não se reproduz, sendo a sua densidade, portanto, regulada por movimentos migratórios e seu consumo pelo predador. Diferentemente das cadeias tróficas analisadas anteriormente, esta é uma cadeia trófica aberta a movimentos migratórios.

### 5.2 Modelo de uma cadeia tritrófica aberta a imigrações e emigrações

Na figura 5.1 apresenta-se um esquema trófico de uma cadeia tritrófica onde o predador de topo possui uma densidade populacional constante, com imigração de recurso e consumidor e emigração somente de consumidor:

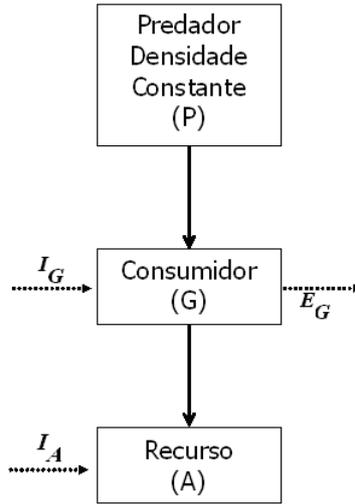


Figura 5.1: Diagrama de uma cadeia tritrófica sem interferência do predador no forrageamento do consumidor. Seta cheia - interação trófica; seta pontilhada - emigração ( $E$ ), imigração ( $I$ ).

Uma modelo para o esquema trófico da figura 5.1 pode ser dado por (Diehl *et al.* (2000)):

$$\frac{dA}{dt} = I_A + rA \left[ 1 - \left( \frac{A}{K} \right)^n \right] - aAG_e, \quad (5.1)$$

$$\frac{dG}{dt} = I_G - e_{G0} \exp(-\alpha A + \gamma P) G - cG_e,$$

onde  $A$  representa a biomassa do recurso e  $G$  a densidade populacional do consumidor;  $I_A$  e  $I_G$  são as taxas de imigração, respectivamente do recurso e consumidor;  $r$  é a taxa de crescimento intrínseco do recurso;  $K$  é a capacidade suporte do meio;  $n$  descreve o grau de declínio da função de produtividade *per capita* do recurso, (quando  $n = 1$  a função de produtividade se reduz a equação logística);  $a$  é a taxa de ataque do consumidor;  $c$  é a taxa de ataque do predador;  $e_{G0}$  é a taxa máxima de emigração per capita do consumidor na ausência de predadores e recurso;  $\alpha$  e  $\gamma$  são coeficientes que denotam a intensidade da dependência da densidade de recurso e predador, respectivamente, na taxa de emigração do

consumidor;  $P$  é a densidade populacional do predador, tratada como parâmetro ao invés de uma variável da dinâmica;  $G_e$  é uma função que representa a quantidade de consumidores em atividade de forrageamento.

A função  $G_e$  pode ser definida conforme o forrageamento fixo ou variável. Na seção seguinte passa-se à análise do modelo (5.1) com forrageamento fixo.

### 5.3 Forrageamento fixo

No caso de forrageamento fixo, a função  $G_e$  no modelo (5.1) é construída de maneira que a quantidade de consumidores forrageadores não dependa da densidade populacional do predador ( $P$ ). Dessa forma,  $G_e$  é definida como:

$$G_e = g_{e0}G, \quad (5.2)$$

onde  $g_{e0}$  é a proporção de consumidores que estão efetivamente forrageando (e conseqüentemente expostos à predação pelo predador). Assim, o modelo (5.1) toma a seguinte forma para descrever forrageamento fixo:

$$\frac{dA}{dt} = I_A + rA \left[ 1 - \left( \frac{A}{K} \right)^n \right] - aAGg_{e0}, \quad (5.3)$$

$$\frac{dG}{dt} = I_G - e_{G0} \exp(-\alpha A + \gamma P) G - cg_{e0}GP.$$

A isóclina do recurso ( $dA/dt=0$ ) é dada por:

$$G = \frac{I_A + rA \left[ 1 - \left( \frac{A}{K} \right)^n \right]}{aAg_{e0}}$$

enquanto a do consumidor ( $dG/dt=0$ ) por:

$$G = \frac{I_G}{e_{G0} \exp(-\alpha A + \gamma P) + c g_{e0} P}.$$

Por meio das isóclinas é possível avaliar o efeito topo-base exercido pelo predador de topo nos demais níveis tróficos como mostrado no plano de fase  $A \times G$  da figura 5.2 para valores crescentes da densidade do predador  $P$ .

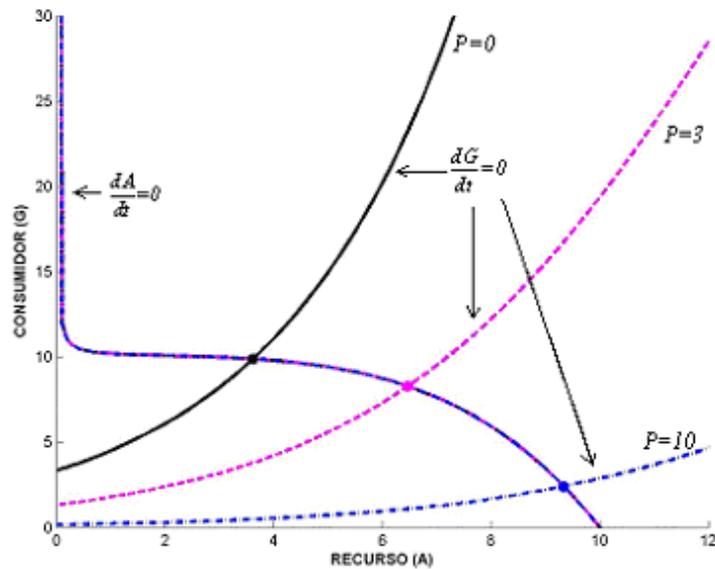


Figura 5.2: Isóclinas do modelo (5.3) com forrageamento fixo. Isóclinas contínuas ( $P = 0$ ), tracejadas ( $P = 3$ ), e ponto - tracejadas ( $P = 10$ ). As interseções das isóclinas com mesmo valor de  $P$  indicam pontos de equilíbrio. Valores dos parâmetros (Diehl *et al.*, 2000):  $I_A = 0,01$ ;  $I_G = 1$ ;  $r = 0,5$ ;  $K = 10$ ;  $n = 4$ ;  $a = 0,1$ ,  $e_{G0} = 0,3$ ;  $\alpha = 0,3$ ;  $\gamma = 0,3$ ;  $c = 0,01$  e  $g_{e0} = 0,5$ .

Devido à inexistência de expressões analíticas das populações de equilíbrio, recorre-se a simulações a fim de mostrar como  $A$  e  $G$  variam com  $P$  no equilíbrio. Dado que os parâmetros seleccionados geram pontos de equilíbrio localmente estáveis (ver figura 5.3),

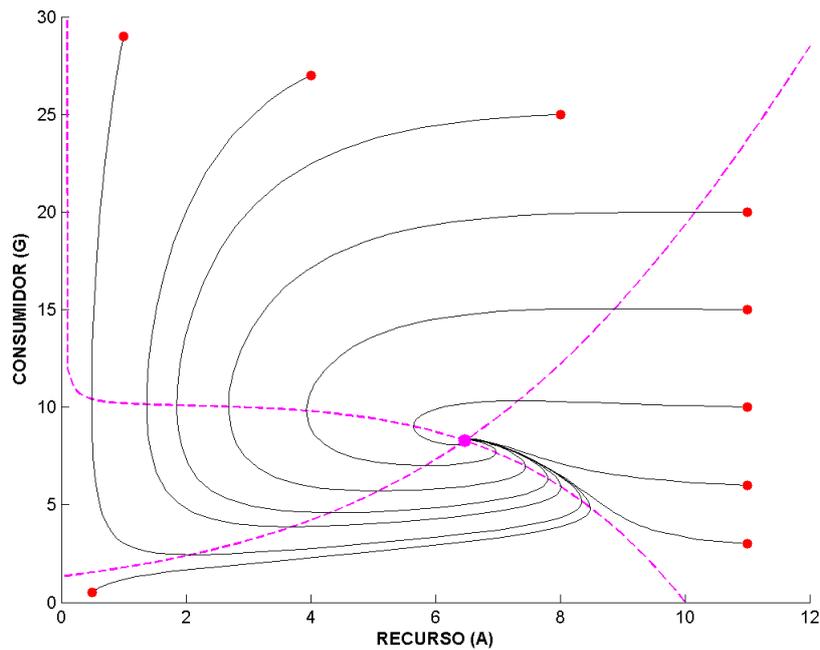


Figura 5.3: Plano de fase do modelo (5.3) com forrageamento fixo. Valores dos parâmetros (Diehl *et al.*, 2000):  $I_A = 0,01$ ;  $I_G = 1$ ;  $r = 0,5$ ;  $K = 10$ ;  $n = 4$ ;  $a = 0,1$ ;  $e_{G0} = 0,3$ ;  $\alpha = 0,3$ ;  $\gamma = 0,3$ ;  $c = 0,01$ ;  $g_{e0} = 0,5$  e  $P = 3$ . ● – condições iniciais.

o protocolo computacional consiste na simulação dinâmica de longo prazo (portanto, superando a fase transitória) do modelo em questão para cada valor do parâmetro seleccionado, desenhando-se somente o valor final de simulação da densidade de cada compartimento em função do valor do parâmetro escolhido.

Dessa forma obtém-se que a variação do recurso ( $A$ ) em função de  $P$  no forrageamento fixo é dada como mostrado na figura 5.4:

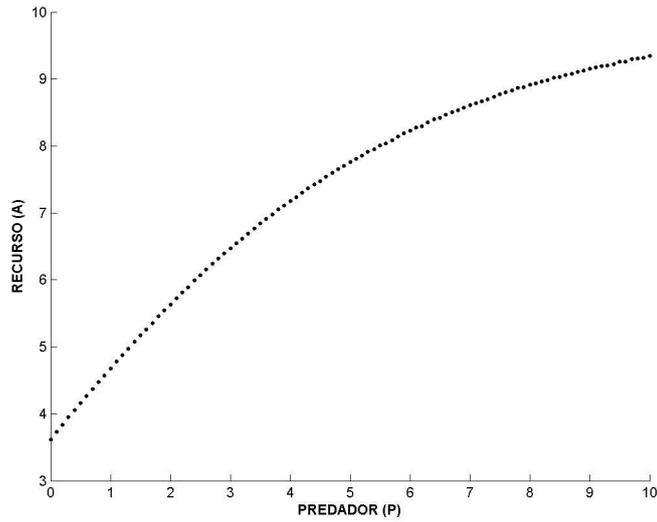


Figura 5.4: Efeito da densidade do predador ( $P$ ) sobre a densidade de equilíbrio do recurso ( $A$ ) no caso de forrageamento fixo. Valores dos parâmetros (Diehl *et al.*, 2000):  $I_A = 0,01$ ;  $I_G = 1$ ;  $r = 0,5$ ;  $K = 10$ ;  $n = 4$ ;  $a = 0,1$ ;  $e_{G0} = 0,3$ ;  $\alpha = 0,3$ ;  $\gamma = 0,3$ ;  $c = 0,01$  e  $g_{e0} = 0,5$ .

A variação do consumidor ( $G$ ) em função de  $P$  no forrageamento fixo está mostrada na figura 5.5.

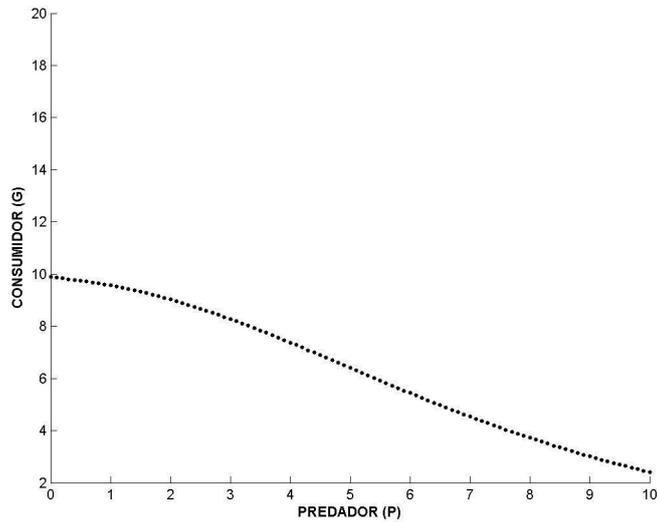


Figura 5.5: Efeito da densidade do predador sobre a densidade de equilíbrio do consumidor ( $G$ ) no caso de forrageamento fixo. Valores dos parâmetros (Diehl *et al.*, 2000):  $I_A = 0,01$ ;  $I_G = 1$ ;  $r = 0,5$ ;  $K = 10$ ;  $n = 4$ ;  $a = 0,1$ ;  $e_{G0} = 0,3$ ;  $\alpha = 0,3$ ;  $\gamma = 0,3$ ;  $c = 0,01$  e  $g_{e0} = 0,5$ .

As figuras 5.4 e 5.5 mostram que o efeito de cascata trófica (neste caso efeitos indiretos mediados somente pela densidade) pode ocorrer em cadeias tróficas abertas a movimentos migratórios, de forma similar ao que ocorre em cadeias tróficas fechadas analisadas em outros capítulos.

#### 5.4 Forrageamento variável

O esquema trófico de uma cadeia tritrófica com imigração de recurso, imigração e emigração de consumidor, predador de densidade constante e efeito indireto do predador na taxa de ataque do consumidor sobre o recurso está mostrado na figura 5.6.

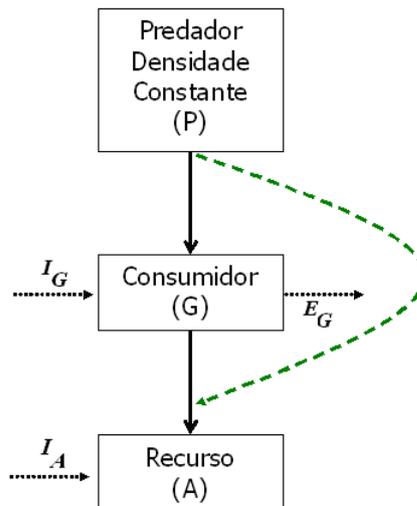


Figura 5.6: Diagrama de uma cadeia tritrófica onde o predador interfere no forrageamento do consumidor. Setas cheias - interação trófica; seta pontilhada - emigração ( $E$ ), imigração ( $I$ ). Setas curvas tracejadas - efeito indireto.

Considerando-se o forrageamento variável, designa-se a função  $G_e$  como dependente da densidade do predador ( $P$ ):

$$G_e = \left( \frac{g_{e0}}{1+P} \right) G, \quad (5.4)$$

onde  $g_{e0}$  é a proporção máxima de consumidores forrageadores, que ocorre na ausência de predadores ( $P = 0$ ). Assim a função  $G_e$  é construída de maneira que a quantidade de consumidores forrageando decresça com o aumento da densidade populacional do predador ( $P$ ), diferentemente da equação (5.2) com forrageamento fixo, onde a proporção de herbívoros forrageadores é fixa. Dessa forma no contexto de forrageamento variável o modelo (5.1) se torna:

$$\begin{aligned} \frac{dA}{dt} &= I_A + rA \left[ 1 - \left( \frac{A}{K} \right)^n \right] - aAG \left( \frac{g_{e0}}{1+P} \right), \\ \frac{dG}{dt} &= I_G - e_{G0} \exp(-\alpha A + \gamma P) G - c \left( \frac{g_{e0}}{1+P} \right) PG. \end{aligned} \quad (5.5)$$

A isóclina do recurso ( $dA/dt=0$ ) é dada por:

$$G = \left( I_A + rA \left[ 1 - \left( \frac{A}{K} \right)^n \right] \right) \left( \frac{1+P}{aAg_{e0}} \right),$$

enquanto a do consumidor ( $dG/dt=0$ ) por:

$$G = \frac{I_G}{\left( e_{G0} \exp(-\alpha A + \gamma P) + c \left( \frac{g_{e0}}{1+P} \right) P \right)}.$$

Como na seção anterior, por meio das isóclinas é possível avaliar o efeito top-down exercido pelo predador de topo nos demais níveis tróficos como mostrado no plano de fase  $A \times G$  da figura 5.7 para valores crescentes da densidade do predador  $P$ .

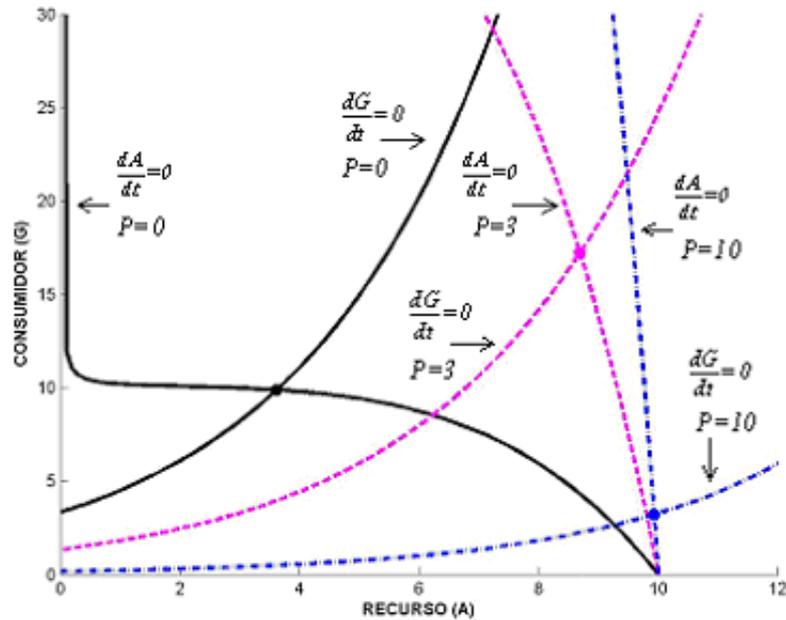


Figura 5.7: Isóclinas do modelo (5.5) com forrageamento variável. Isóclinas contínuas ( $P = 0$ ), tracejadas ( $P = 3$ ), e ponto - tracejadas ( $P = 10$ ). As interseções das isóclinas com mesmo valor de  $P$  indicam pontos de equilíbrio. Valores dos parâmetros (Diehl *et al.*, 2000):  $I_A = 0,01$ ;  $I_G = 1$ ;  $r = 0,5$ ;  $K = 10$ ;  $n = 4$ ;  $a = 0,1$ ;  $e_{G0} = 0,3$ ;  $\alpha = 0,3$ ;  $\gamma = 0,3$ ;  $c = 0,01$  e  $g_{e0} = 0,5$ .

Novamente, devido à inexistência de expressões analíticas das populações de equilíbrio (fato reforçado pela inclusão de não linearidades adicionais), recorre-se a simulações a fim de mostrar como  $A$  e  $G$  variam com  $P$  no equilíbrio. Dado que os parâmetros selecionados geram pontos de equilíbrio localmente estáveis (ver figura 5.8),

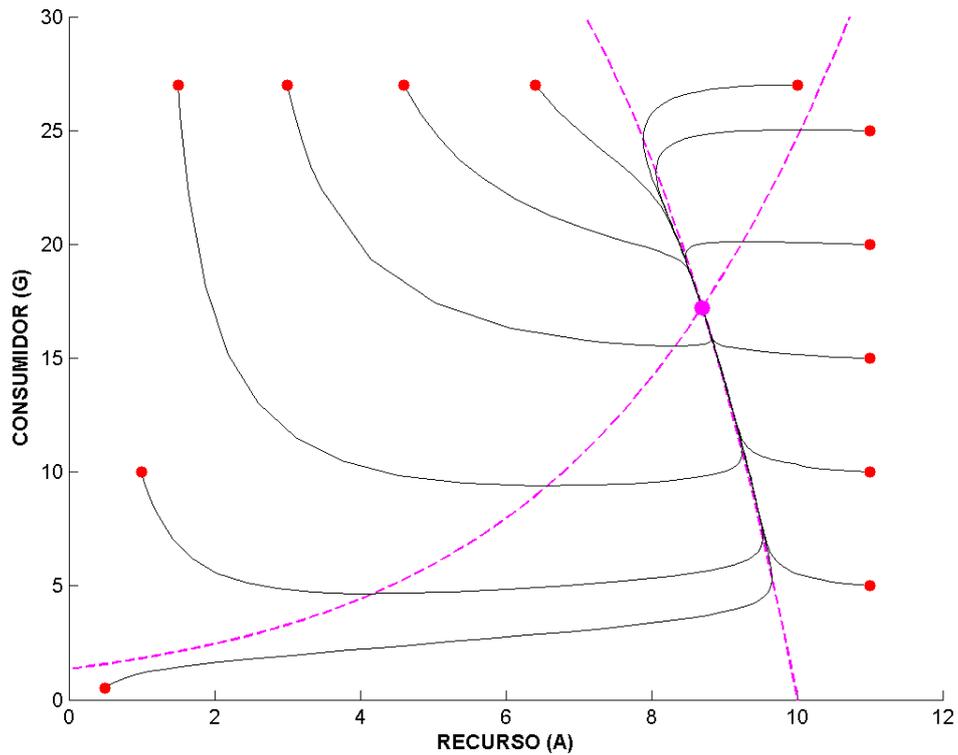


Figura 5.8: Plano de fase do modelo (5.5) com forrageamento variável. Valores dos parâmetros (Diehl *et al.*, 2000):  $I_A = 0,01$ ;  $I_G = 1$ ;  $r = 0,5$ ;  $K = 10$ ;  $n = 4$ ;  $a = 0,1$ ;  $e_{G0} = 0,3$ ;  $\alpha = 0,3$ ;  $\gamma = 0,3$ ;  $c = 0,01$ ;  $g_{e0} = 0,5$  e  $P = 3$ . ● – condições iniciais.

o protocolo computacional consiste, novamente, na simulação dinâmica de longo prazo (portanto, superando a fase transiente) do modelo em questão para cada valor do parâmetro selecionado, desenhando-se somente o valor final de simulação da densidade de cada compartimento em função do valor do parâmetro escolhido.

Dessa forma obtém-se que a variação do recurso ( $A$ ) em função de  $P$  no forrageamento fixo é dada pela figura 5.9:

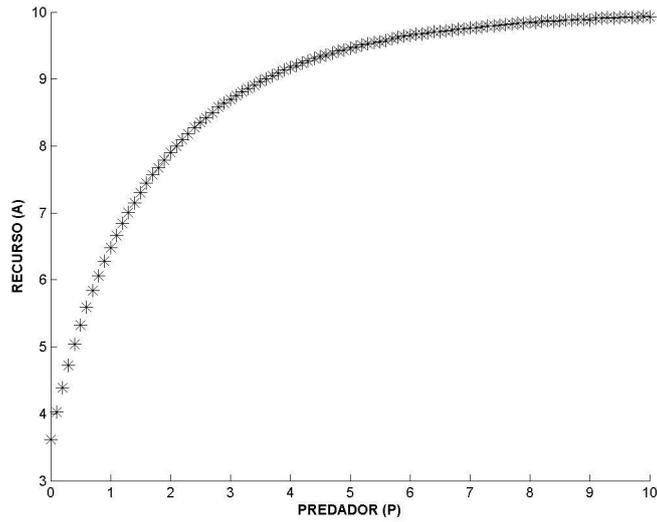


Figura 5.9: Efeito da densidade do predador ( $P$ ) sobre a densidade de equilíbrio do recurso ( $A$ ) no caso de forrageamento variável. Valores dos parâmetros (Diehl *et al.*, 2000):  $I_A = 0,01$ ,  $I_G = 1$ ,  $r = 0,5$ ,  $K = 10$ ,  $n = 4$ ,  $a = 0,1$ ,  $e_{G0} = 0,3$ ,  $\alpha = 0,3$ ,  $\gamma = 0,3$ ,  $c = 0,01$  e  $g_{e0} = 0,5$ .

A variação do consumidor ( $G$ ) em função de  $P$  forrageamento variável está mostrada figura na 5.10.

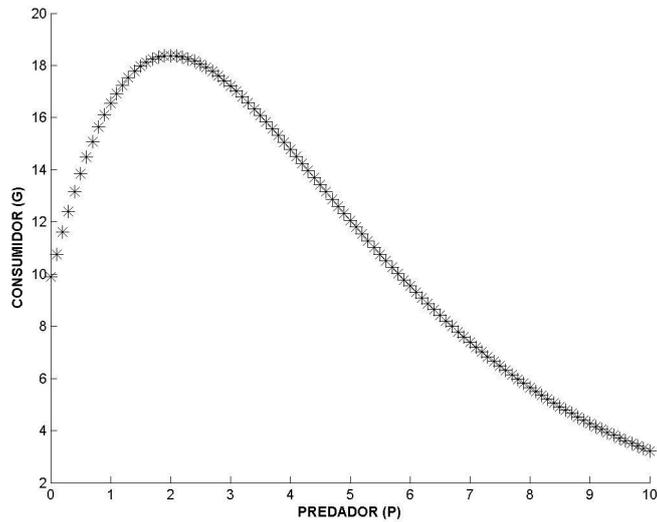


Figura 5.10: Efeito da densidade do predador ( $P$ ) sobre a densidade de equilíbrio do consumidor ( $C$ ) no caso de forrageamento variável. Valores dos parâmetros (Diehl *et al.*, 2000):  $I_A = 0,01$ ;  $I_G = 1$ ;  $r = 0,5$ ;  $K = 10$ ;  $n = 4$ ;  $a = 0,1$ ;  $e_{G0} = 0,3$ ;  $\alpha = 0,3$ ;  $\gamma = 0,3$ ;  $c = 0,01$  e  $g_{e0} = 0,5$ .

As informações obtidas anteriormente nos casos de forrageamento fixo e variável podem ser condensadas na figura 5.11.

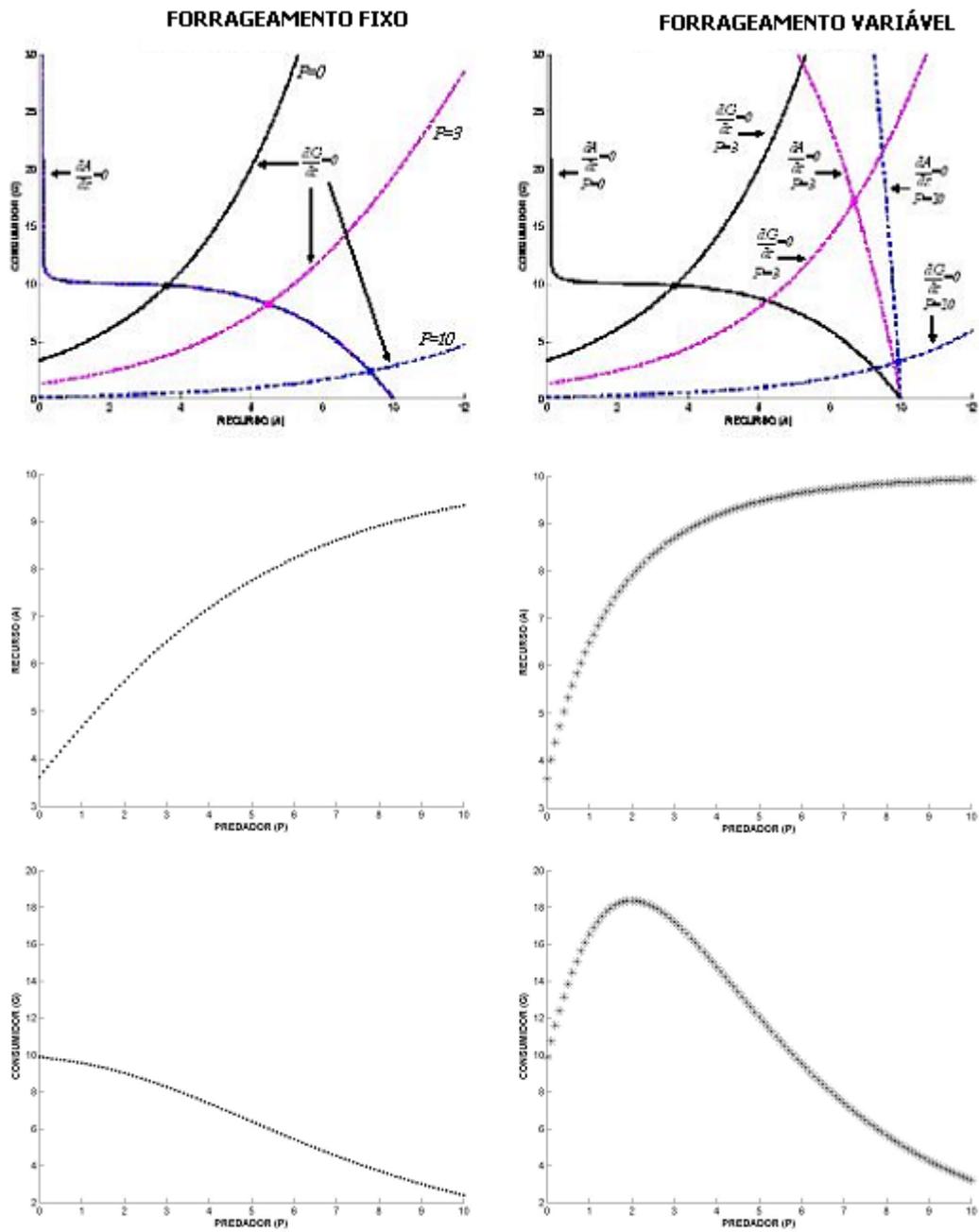


Figura 5.11: Comparação entre as isóclinas e densidades para os casos de forrageamento fixo e variável.

Enquanto que no modelo com forrageamento fixo, quanto maior a densidade do predador, menor a densidade do consumidor e maior a densidade do recurso

(corroborando o efeito da cascata trófica), no modelo com forrageamento variável, o aumento da densidade do predador, dentro de certos limites, causa um aumento na densidade do consumidor e do recurso, como evidenciado no capítulo 1 com o forrageamento adaptativo.

## **5.5 Conclusão**

Neste capítulo foram estudados dois modelos de cadeia tritrófica aberta a movimentos migratórios de recurso e consumidor.

No primeiro caso foram considerados somente os efeitos mediados pela densidade. Constatou-se que um aumento de predador de topo induzia uma diminuição do consumidor e um consequente aumento do recurso - efeito topo base também visto em cadeias tróficas fechadas. Interessante notar que este efeito de cascata trófica também ocorre em um contexto de migrações dependentes da densidade.

No segundo caso, dado o mesmo contexto de migrações dependentes da densidade, foram considerados efeitos indiretos mediados por traço e densidade. Neste contexto, ocorreu um concomitante aumento de recurso e consumidor para uma faixa de valores de densidade de predador de topo, como nas instâncias anteriores de sistemas fechados a migrações.

# Capítulo 6

## Discussão

Classicamente a predação é definida como os efeitos negativos causados pelo predador sobre suas presas, onde um aumento na densidade da presa gera um aumento na população do predador, ao passo que um aumento na densidade do predador provoca um decréscimo na população da presa (Abrams, 1992b).

Além de afetar demograficamente a presa, o predador é capaz, através da sua mera presença, de originar respostas antipredatórias nas populações de suas presas, respostas essas que podem ter aspectos morfológicos, fisiológicos e/ou comportamentais (Creel e Christianson, 2008). Esse conjunto de fatores pode influenciar significativamente a dinâmica das espécies que compõem uma rede ou cadeia trófica. Neste trabalho recorreu-se a modelos estratégicos com intuito de avaliar o efeito de perturbações base-topo e topo-base em cadeias e redes tróficas onde ocorrem interações indiretas mediadas por traço e densidade.

Um resultado que permeia os vários casos de cadeia tritrófica fechada a movimentos migratórios analisados, consiste na possibilidade do aumento do consumidor quando a população de seu predador aumenta até um certo nível. Este resultado - obtido com a presença de efeitos indiretos mediados por traço - contraria a expectativa de que o recurso deve diminuir com o aumento da densidade de seu consumidor no equilíbrio. Após esse nível específico de densidade do predador, a pressão predatória faz com que o consumidor comece a diminuir. É interessante frisar que essa dinâmica pode ocorrer no caso em que o predador possui uma

população variável, bem como na instância em que sua população é constante.

Os mesmos resultados continuam a valer para a mesma cadeia tritrófica analisada, onde o predador é constante em número e os movimentos migratórios ocorrem nos níveis tróficos de consumidor e recurso. Esses princípios gerais que permeiam alguns modelos vêm mostrar o papel que modelos estratégicos desempenham na análise teórica de dinâmica de comunidades.

No modelo de competição por interferência mediado por predação, os efeitos indiretos mediados por traço mantêm a variedade dinâmica desse modelo, que inclui estabilidade, oscilações e comportamento complexo com oscilações não padronizadas, aumentando porém o domínio de valores de coeficientes de competição que possibilitam a persistência da rede trófica, quando comparado ao caso da mesma rede somente com efeitos indiretos mediados pela densidade.

Em sistemas naturais a ocorrência simultânea de efeitos indiretos mediados por traço e densidade é frequente (Paine, 1966; Paine *et al.*, 1990; Abrams, 1992b; Wootton, 1994; Diehl *et al.*, 2000; Peacor e Werner, 2000; Nelson *et al.*, 2004; Preisser *et al.*, 2005; Hoverman, 2007; Preisser e Bolnick, 2008). Este fato evidencia a importância de separá-los no contexto experimental, visto que uma perturbação em um dado sistema (e.g., topo-base e/ou base-topo) será influenciada por esses dois tipos de efeitos indiretos, o que certamente se manifestará nos resultados experimentais. Portanto, uma atribuição dos resultados exclusiva a efeitos indiretos mediados pela densidade poderia acarretar uma compreensão equivocada da dinâmica inerente ao sistema em questão. O estudo teórico de efeitos indiretos mediados por traço vem recebendo uma atenção significativa em ecologia teórica (Taylor, 1984; Abrams, 1992b; Diehl *et al.*, 2000; Peacor e Werner, 2001; Krivan e Schmitz, 2004; Krivan e Diehl, 2005; Kimbrell *et al.*, 2007; Okuyama e Bolker, 2007; Creel e Christianson, 2008).

Em redes tróficas onívoras de três espécies, o ataque do predador de topo sem consumir o consumidor pode aumentar a vigilância deste último, bem como alterar a vigilância da presa compartilhada pelo predador e consumidor. Esta

resposta comportamental pode contribuir para manter a estabilidade do sistema (Kimbrell *et al.*, 2007).

As consequências de estratégias defensivas usadas por presas na resposta ao risco de predação têm sido categorizadas sob o rótulo de efeitos de não-consumo dos predadores (“*nonconsumptive effects (NCE) of predators*”). A importância deste tópico se manifesta na publicação recente de um compêndio de vários artigos lidando com este tipo de efeito na dinâmica de presas em várias estruturas (Preisser e Bolnick, 2008).

Um dos argumentos levantados se baseia no fato de que o efeito de não-consumo do predador sobre o uso do recurso pela presa pode ressaltar ou obscurecer os efeitos de consumo direto, e por conseguinte dificultar a previsão dos resultados dinâmicos de interações predador-presa e predador-presa-recurso no nível de comunidade.

Dados os modelos analisados neste trabalho, bem como um subconjunto de suas possíveis extensões, todos evidenciam o papel que modelos estratégicos podem desempenhar na compreensão dos fatores que promovem comportamento dinâmico de redes tróficas sob o efeito de interações mediadas por densidade e/ou traço.

## Referências Bibliográficas

- P. A. Abrams. Predators that benefit prey and prey that harm predators: unusual effects of interacting foraging adaptations. *The American Naturalist*, 140:573–600, 1992a.
- P. A. Abrams. Why don't predators have positive effects on prey populations? *Evolutionary Ecology*, 6:449–457, 1992b.
- T. J. Case. *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press, 1ª edição, 1999.
- D. A. Christianson e S. Creel. A review of environmental factors affecting elk winter diets. *Journal of Wildlife Management*, 71(1):164–176, 2007.
- S. Creel e D. Christianson. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(4):194–201, 2008.
- S. Diehl, S. D. Cooper, K. W. Kratz, R. M. Nisbet, S. K. Roll, S. W. Wiseman, e T. M. Jr. Jenkins. Effects of multiple, predator-induced behaviors on short-term producer-grazer dynamics in open systems. *The American Naturalist*, 156(3):293–313, 2000.
- J. T. Hoverman. *The ecology and evolution of inducible defenses in the freshwater snail *Helisoma trivolvis**. Tese de Doutorado, University of Pittsburgh, Pittsburgh, 2007.
- T. Kimbrell, R. D. Holt, e P. Lundberg. The influence of vigilance on intraguild predation. *Theoretical Population Biology*, 249(2):218–234, 2007.

- M. Kot. *Elements of mathematical Ecology*. Cambridge University Press, 1<sup>a</sup> edição, 2001.
- V. Krivan e S. Diehl. Adaptive omnivory and species coexistence in tri-trophic food webs. *Theoretical Population Biology*, 67(2):85–99, 2005.
- V. Krivan e O.J. Schmitz. Trait and density mediated indirect interactions in simple food webs. *Oikos*, 107(2):239–250, 2004.
- R. Levins. The strategy of model building in population biology. *American Scientist*, 54:421–431, 1966.
- S. L. Lima. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience*, 48(1):25–34, 1998.
- A. J. Lotka. *Analytical theory of biological populations / Translated and with an introduction by David P. Smith and Helene Rossert*. New York: Plenum Press, 1<sup>a</sup> edição, 1998.
- R. M. May. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press - N. Y., 1<sup>a</sup> edição, 1973.
- P. J. Morin. *Community Ecology*. Blackwell Science, Inc., 1<sup>a</sup> edição, 1999.
- E. H. Nelson, C. E. Matthews, e J. A. Rosenheim. Predators reduce prey population growth by inducing changes in prey behavior. *Ecology*, 85(7):1853–1858, 2004.
- T. Okuyama e B. M. Bolker. On quantitative measures of indirect interactions. *Ecology Letters*, 10:264–271, 2007.
- R. T. Paine. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100(910):65–75, 1966.
- R. T. Paine, J. T. Wootton, e P. D. Boersma. Direct and indirect effects of peregrine falcon predation on seabird abundance. *The Auk*, 1(1):1–9, 1990.

- S. D. Peacor e E. E. Werner. Predator effects on a assemblage of consumers through induced changes in consumer foraging behavior. *Ecology*, 81(7):1998–2010, 2000.
- S. D. Peacor e E. E. Werner. The contribution of trait-mediated indirect effects to the net effects of a predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(7):3904–3908, 2001.
- E. L. Preisser e D. I. Bolnick. When predators don't eat their prey: Nonconsumptive predator effects on prey dynamics. *Ecology*, 89(9):2414–2445, 2008.
- E. L. Preisser, D. I. Bolnick, e M. F. Benard. Scared to death? the effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology*, 86(2): 501–509, 2005.
- B. H. Seghers. Schooling behavior in the guppy (*poecilia reticulata*): an evolutionary response to predation. *Evolution*, 28:486–489, 1974.
- R. J. Taylor. *Predation*. London: Chapman and Hall, 1<sup>a</sup> edição, 1984.
- J. Vandermeer e S. Maruca. Indirect effects with a keystone predator: Coexistence and chaos. *Theoretical Population Biology*, 54(1):38–43, 1998.
- E. E. Werner e B. R. Anholt. Ecological consequences of trade-off between growth and mortality rates mediated by foraging activity. *The American Naturalist*, 142 (2):242–272, 1993.
- J. T. Wootton. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *ANN. REV. ECOL. SYS.*, 25:443–466, 1994.

# 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](#)