

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

## **Dinâmica de Nutrientes e Redes Tróficas**

Por

**Leonardo Gama Felix**

PETRÓPOLIS, RJ - BRASIL

MAIO DE 2009

# **Livros Grátis**

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

Milhares de livros grátis para download.

# DINÂMICA DE NUTRIENTES E REDES TRÓFICAS

**Leonardo Gama Felix**

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. Frédéric Gerard Christian Valentin, Ph.D

---

Prof. Jean Louis Valentin, D.Sc.

PETRÓPOLIS, RJ - BRASIL  
MAIO DE 2009

Gama Felix, Leonardo

F316d        Dinâmica de nutrientes e redes tróficas / Leonardo Gama Felix.  
Petropolis, RJ. : Laboratório Nacional de Computação Científica, 2009.  
xiv, 53 p. : il.; 29 cm

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

Dissertação (M.Sc.) – Laboratório Nacional de Computação Científica,  
2009.

1. População biológica. 2. Dinâmica de populações - ecologia. 3. Redes  
tróficas. 4. Nutrientes. I. Iskin da Silveira Costa, Michel. II. LNCC/MCT.  
III. Título.

CDD 577.88

”A mente que se abre a uma nova idéia,  
jamais voltará ao seu tamanho original.”

*(Albert Einstein)*

**Dedicatória**  
À minha família.

# Agradecimentos

Ao Professor Michel, pela paciência e dedicação.

Ao Professor Lucas, pelas dicas e conselhos.

Ao Zeca que desde o início esteve comigo nessa caminhada como um irmão.

À Mariana que me ilumina com sua presença.

Ao Arthur, ao Paulo , à Chandra e à todos os colegas do LNCC.

Aos meus amigos do peito, sei que desejam o melhor pra mim.

À Ana Néri, sempre atenciosa e a todas as pessoas da secretaria da pós.

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 NUTRIENTES E REDES TRÓFICAS

Leonardo Gama Felix

Maio , 2009

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

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

Uma rede trófica reúne as trocas de matéria e energia que ocorrem entre as espécies e entre o meio biótico e abiótico. Visto que os componentes abióticos formam a fonte de recursos basais, a abordagem deste trabalho consiste na avaliação dos efeitos da entrada de nutrientes alóctones em modelos estratégicos que descrevem a dinâmica de redes e cadeias tróficas, concentrando-se na determinação das características das populações de equilíbrio e das dinâmicas das espécies com diferentes respostas funcionais. Modelos estratégicos que contêm informações acerca do comportamento de populações interativas frente à entrada de nutrientes são uma base importante no delineamento de fenômenos gerais que podem ocorrer dentro da dinâmica de comunidades.



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

## NUTRIENT DYNAMICS AND FOOD WEBS

Leonardo Gama Felix

May, 2009

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

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

A food web comprises exchanges of matter and energy that occur among species and between biotic and abiotic environment. Given that abiotic components form the basal resources, the approach of this work consists of evaluating the effects of nutrients input in strategic models that describe food web and chain dynamics. Its focus lies on the determination of the nature of equilibrium populations as well as on their dynamics for different functional responses. Strategic models that describe the behavior of interactive populations under nutrient inputs are an important basis for outlining general phenomena that occur in community dynamics.

# Sumário

<b>1</b>	Introdução	1
<b>2</b>	Dinâmica de Nutriente - Autótrofo - Detrito	4
2.1	Introdução . . . . .	4
2.2	Dinâmica nutriente - autótrofo - detrito . . . . .	4
2.3	Modelo da dinâmica de nutriente-autótrofo . . . . .	7
2.4	Conclusão . . . . .	12
<b>3</b>	Dinâmica de nutriente-autótrofo-herbívoro	13
3.1	Introdução . . . . .	13
3.2	Um modelo da dinâmica de autótrofo-herbívoro com resposta funcional tipo I . . . . .	14
3.3	Um modelo da dinâmica do autótrofo-herbívoro com resposta funcional tipo II . . . . .	16
3.4	Um modelo da dinâmica de nutriente-autótrofo-herbívoro-detritos .	19
3.5	Um modelo da dinâmica de uma cadeia trófica composta por nutriente-autótrofo-herbívoro com resposta funcional tipo I . . . . .	21
3.6	Um modelo da dinâmica de nutriente-autótrofo-herbívoro com resposta funcional tipo II . . . . .	24
3.7	Conclusão . . . . .	27
<b>4</b>	Dinâmica de cadeias tróficas com controle pelo doador	29
4.1	Introdução . . . . .	29

4.2	Modelo autótrofo-nutriente-detritos com controle pelo doador . . . .	29
4.3	Modelo de nutriente-autótrofo-herbívoros de várias ordens - detrito com controle pelo doador . . . . .	31
4.4	Um modelo de cadeia trófica com controle topo-base com resposta funcional tipo II . . . . .	36
4.5	Conclusão . . . . .	39
<b>5</b>	<b>Dinâmica de cadeias tróficas competitivas</b>	<b>40</b>
5.1	Introdução . . . . .	40
5.2	Modelo de competição por interferência . . . . .	40
5.3	Modelo de competição por exploração . . . . .	42
5.4	Modelo de competição por exploração e herbívoro especialista . . .	44
5.5	Resposta Funcional tipo I . . . . .	44
5.6	Resposta Funcional tipo II . . . . .	47
5.7	Conclusão . . . . .	49
<b>6</b>	<b>Discussão</b>	<b>50</b>
	<b>Referências Bibliográficas</b>	<b>53</b>

# Lista de Figuras

## Figura

2.1	Diagrama trófico composto por nutriente ( $N$ )-autótrofo ( $X$ )-detrito ( $D$ ). As setas mostram a direção do fluxo de componentes (biomassa ou nutriente). . . . .	5
2.2	Diagrama de blocos da dinâmica de nutriente-autótrofo. As setas mostram a direção do fluxo de componentes (biomassa ou nutriente). A mortalidade do autótrofo passa diretamente ao compartimento de nutriente (cf. figura 2.1). . . . .	8
2.3	Isóclinas do nutriente ( $dN/dt = 0$ ) e do autótrofo ( $dX/dt = 0$ ) no plano de fase $X \times N$ . '▲' - pontos de equilíbrio ( <b>A</b> e <b>B</b> ). Valores dos parâmetros: $d_1 = e_1 = 0,1; r_1 = 0,6; r_n = 0,005; k_1 = 1,1; I_n = 0,8$ (linha cheia); $I_n = 1,5$ (linha pontilhada). . . . .	9
2.4	Algumas trajetórias no plano de fase $X \times N$ junto com isóclinas do nutriente ( $dN/dt = 0$ ) e do autótrofo ( $dX/dt = 0$ ) '▲'- ponto de equilíbrio estável ( <b>A</b> ). Valores dos parâmetros: $I_n = 0,8; r_n = 0,005; r_1 = 0,6; k_1 = 1,1$ e $d_1 = e_1 = 0,1$ . '●'- Condições iniciais. . .	10
2.5	Gráficos das densidades dos compartimentos de nutriente ( $N$ ), autótrofo ( $X$ ) em função do aporte de nutriente ( $I_n$ ) no modelo (2.7 - 2.8). Variação do aporte de nutriente ( $I_n$ ): 0 até 0.02. Valores dos parâmetros: $r_n = 0,005; r_1 = 0,6; k_1 = 1,1; d_1 = e_1 = 0,1$ . . . .	11
3.1	Esquema trófico de uma cadeia di-trófica sem a dinâmica de nutriente. A seta indica consumo. . . . .	14

3.2	Isóclina do autótrofo ( $dX/dt = 0$ ), do herbívoro ( $dY/dt = 0$ ) e uma trajetória do modelo (3.1) - (3.2) no plano de fase $X \times Y$ . A dinâmica converge para o ponto de equilíbrio <b>A</b> - (■). Valores dos parâmetros: $r_1 = 0,9; d_2 = 0,8; f = 0,6; \eta = 0,4$ . '•'- Condição inicial. . . . .	16
3.3	Isóclinas do autótrofo ( $dX/dt = 0$ ) e do herbívoro ( $dY/dt = 0$ ), a população de equilíbrio (■) junto com uma trajetória no plano de fase $X \times Y$ . A dinâmica do sistema é instável quando a isóclina do herbívoro se localiza à esquerda do pico da parábola ( $X_m$ ). Valores dos parâmetros: $r_1 = 0,9; d_2 = 0,02; f = 0,5; \eta = 0,1; b = 30; g_1 = 0,01$ . '•'-Condição inicial. . . . .	18
3.4	Isóclinas do autótrofo ( $dX/dt = 0$ ) e do herbívoro ( $dY/dt = 0$ ), a população de equilíbrio (■) junto com algumas trajetórias no plano de fase $X \times Y$ . A dinâmica do sistema é estável quando a isóclina do herbívoro se localiza à direita do pico da parábola ( $X_m$ ). Valores dos parâmetros: $r_1 = 0,9; d_2 = 0,035; f = 0,5; \eta = 0,1; b = 30$ e $g_1 = 0,01$ . '•'-Condições iniciais. . . . .	19
3.5	Diagrama da dinâmica dos compartimentos: nutriente ( $N$ )-autótrofo ( $X$ )-herbívoro ( $Y$ )-detrito ( $D$ ) com ciclagem de nutriente.	20
3.6	Diagrama da dinâmica de uma cadeia trófica com compartimentos de nutriente ( $N$ )-autótrofo ( $X$ )-herbívoro ( $Y$ ). . . . .	22
3.7	Gráficos das densidades dos compartimentos de nutriente ( $N$ ), autótrofo ( $X$ ), herbívoro ( $Y$ ) em função do aporte de nutriente ( $I_n$ ) no modelo (3.10) - (3.12) com resposta funcional tipo I. Variação do aporte de nutriente ( $I_n$ ): 0 até 1.5. Valores dos parâmetros: $r_n = 10; r_1 = 5; f = 6; k_1 = 0,5; e_1 = 0,1; e_2 = 20; \eta = 1; . . . . .$	23

3.8	Gráficos das densidades dos compartimentos de nutriente ( $N$ ), autótrofo ( $X$ ), herbívoro ( $Y$ ) em função do aporte de nutriente $I_n$ no modelo (3.13) com resposta funcional tipo II. Variação do aporte de nutriente $I_n$ : 0 até 0.6. Valores dos parâmetros: $r_n = 1; r_1 = 10; f_2 = 4; e_1 = e_2 = 1; k_1 = 0,08; b_2 = 0,23; \eta = 1$ . . . . .	25
3.9	Espaço de fase nutriente ( $N$ ) $\times$ autótrofo ( $X$ ) $\times$ herbívoro ( $Y$ ) do modelo (3.13). Resposta funcional tipo II entre nutriente, autótrofo e herbívoro. Valores dos parâmetros: $I_n = 0,4; r_n = 1, r_1 = 10; f_2 = 4; k_1 = 0,08; b_2 = 0,23; e_1 = 1; e_2 = 1; \eta = 1$ . '•'- Condições iniciais.	26
3.10	Espaço de fase nutriente ( $N$ ) $\times$ autótrofo ( $X$ ) $\times$ herbívoro ( $Y$ ) do modelo (3.13). Resposta funcional tipo II entre nutriente, autótrofo e herbívoro. Valores dos parâmetros: $I_n = 0,8; r_n = 1, r_1 = 10; f_2 = 4; k_1 = 0,08; b_2 = 0,23; e_1 = 1; e_2 = 1; \eta = 1$ . '•'- Condições iniciais.	27
4.1	Modelo da dinâmica de nutriente - autótrofo - detrito com controle pelo doador descrito pela função $F(N)$ . $N$ - nutriente, $X$ - autótrofo, $D$ - detrito. . . . .	30
4.2	Modelo de rede trófica <b>com controle pelo doador</b> . $N$ - nutriente, $X$ - autótrofo, $Y$ - herbívoro, $Z$ - carnívoro de primeira ordem, $W$ - carnívoro de segunda ordem e $D$ - detritos. . . . .	32
4.3	Crescimento linear da cadeia trófica (4.3) com controle pelo doador seguindo o aumento do aporte de nutriente ( $I_n$ ). $N$ - nutriente; $X$ - autótrofo; $Y$ - herbívoros, $Z$ - carnívoro primário; $W$ - carnívoro secundário; $D$ - detritos. Valores dos parâmetros: $r_n = 0,005, r_1 = 0,3, d_D = d_1 = 0,1, d_2 = 0,01, d_3 = 0,02, d_4 = 0,03, f_2 = 6, f_3 = f_4 = 10, e_D = 0,1, e_1 = e_2 = e_3 = e_4 = 0,01; \eta = 1$ . Variação do aporte de nutriente ( $I_n$ ): 0 até 1,5. . . . .	35
4.4	Modelo de cadeia trófica com um nível de carnívoro. $N$ - nutriente, $X$ - autótrofo, $Y$ - herbívoro, $Z$ - carnívoro de primeira ordem. . . .	36

4.5	Modelo (4.4) com resposta funcional tipo II. $N$ -nutriente; $X$ -autótrofo; $Y$ - herbívoro, $Z$ - carnívoro. Valores dos parâmetros: $r_n = 1, r_1 = 10, f_2 = 4, f_3 = 3,5, e_1 = e_2 = e_3 = 1, k_1 = 0,08, b_2 = 0,23, b_3 = 0,4, \eta = 1$ . Variação do aporte de nutriente ( $I_n$ ): 0 até 0,3.	38
5.1	Esquema de competição por interferência. $X_1$ - competidor 1, $X_2$ - competidor 2. A dinâmica do recurso pelo qual se compete não está explícito no esquema. A competição é veiculada pelos coeficientes $\alpha_{21}$ e $\alpha_{12}$ .	41
5.2	Esquema representando competição por exploração. $N$ - nutriente; $X_1$ - autótrofo 1; $X_2$ - autótrofo 2.	42
5.3	Esquema trófico de competição por exploração com herbívoros especialistas. $N$ - nutriente, $X_1$ -autótrofo 1, $X_2$ - autótrofo 2, $Y_1$ - herbívoro 1, $Y_2$ - herbívoro 2.	44
5.4	Densidade dos compartimentos do modelo (5.6) com resposta funcional tipo I em função da variação do aporte de nutriente em uma cadeia trófica com dois herbívoros especialistas. Valores dos parâmetros: $r_n = 1; \eta = 1; r_1 = 0,5; r_2 = 0,3; e_1 = e_2 = e_3 = e_4 = 1; f_1 = f_2 = 0,1$ . Variação do aporte de nutriente ( $I_n$ ): 0 até 100.	47
5.5	Densidade dos compartimentos do modelo (5.8) com resposta funcional tipo II em função da variação do aporte de nutriente em uma cadeia trófica com dois herbívoros especialistas. Valores dos parâmetros: $r_n = 0,05; r_1 = 2; r_2 = 0,6; \eta = 1; e_1 = 0,01; e_2 = e_3 = 0,05; e_4 = 0,07; f_1 = f_2 = 1; k_1 = 20; k_2 = 0,3; b_1 = b_2 = 2$ . Variação do aporte de nutriente ( $I_n$ ): 0 até 0,09.	48

# Capítulo 1

## Introdução

Todos os sistemas orgânicos agem de forma interdependente dentro de ciclos biológicos. Esses ciclos são integrados a ciclos geoquímicos e formam os ciclos biogeoquímicos. A matéria inorgânica é incorporada na matriz orgânica através de processos de síntese (Lehninger, 2006) e usada para estocar energia que posteriormente irá possibilitar o crescimento e a reprodução das espécies. A morte dos indivíduos das espécies faz com que as estruturas orgânicas se desagreguem em matéria inorgânica, retornando assim ao ciclo.

Dentro da estrutura do ciclo biológico há dois tipos de seres vivos : (1) autótrofos, que sintetizam suas próprias moléculas orgânicas responsáveis pela estrutura do corpo, estoque de energia e funções de manutenção; (2) heterótrofos, que se nutrem de outros organismos.

Autótrofos retiram da luz solar e de componentes inorgânicos presentes no meio em que vivem a energia necessária para suprir o seu crescimento, sobrevivência e reprodução. Herbívoros retiram os nutrientes necessários às funções de crescimento, manutenção e reprodução se alimentando dos autótrofos. Carnívoros obtêm seus recursos ao se alimentarem de herbívoros ou de outros carnívoros. Por fim, há os decompositores que se alimentam de matéria orgânica não viva oriunda de vários organismos. Os decompositores são responsáveis por transformar a matéria orgânica em matéria inorgânica fechando o ciclo de nutrientes (Ricklefs, 2003).



A organização dos itens bióticos e abióticos explanados acima pode ser formulada a partir de níveis tróficos, e a estrutura formada por esses diversos níveis pode se inserir em uma cadeia ou rede trófica. Segundo Diehl e Feissel (2001), um dos modos de perturbação antrópica mais invasiva consiste na liberação de nutrientes que enriquecem o ambiente através do aumento de recursos abióticos, podendo conseqüentemente afetar de forma significativa a estrutura de comunidade, diversidade de espécies e o funcionamento de ecossistemas.

Com intuito de avaliar esses impactos, diversos modelos estratégicos foram desenvolvidos para reproduzir os fluxos e ciclos de energia e matéria que ocorrem em uma rede/cadeia trófica (DeAngelis **et al.**, 1989). De forma oposta aos modelos táticos, modelos estratégicos sacrificam a precisão descritiva em prol da obtenção de princípios gerais que podem ser aplicáveis a vários sistemas (May, 1973). 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.

Partindo do princípio de que um sistema pode ser dividido em vários compartimentos homogêneos e conectados uns com os outros (DeAngelis, 1992), o objetivo visado por este trabalho foi apresentar e analisar modelos cujos compartimentos consistem em seres bióticos (e.g., autótrofos, herbívoros, etc.) e itens abióticos (nutrientes). Variando-se o tipo de interação entre esses componentes, estuda-se o efeito do aporte exógeno de nutriente ao sistema em questão nos diversos compartimentos.

Esta dissertação está organizada da seguinte forma:

No capítulo 2 estuda-se o modelo nutriente - autótrofo - detrito. Avalia-se a dinâmica de cada nível trófico tanto para a ciclagem de nutrientes passando por um compartimento de detritos quanto para a ciclagem composta somente pela conversão direta de autótrofos em nutrientes.

No capítulo 3 primeiramente analisa-se uma cadeia di-trófica composta por um autótrofo e um herbívoro, onde o nutriente é modelado via a capacidade suporte

do ambiente. Dentro deste contexto averigua-se a influência de diferentes respostas funcionais na dinâmica das espécies sob o enriquecimento de nutriente. Em seguida analisam-se os modelos de dinâmica de nutriente - autótrofo - herbívoro com e sem ciclagem de nutriente para respostas funcionais do tipo I e II.

No capítulo 4 o enfoque se concentra nos modelos de cadeia trófica com controle pelo doador e sua comparação com as dinâmicas com controle topo-base de modelos similares no que tange o número de níveis tróficos. Ambas as estruturas são analisadas sob a perturbação do aporte de nutriente.

No capítulo 5 são abordados dois tipos de cadeias tróficas competitivas. O primeiro modelo estudado consiste em uma cadeia trófica com um nível formado de dois autótrofos que competem pelo mesmo recurso. O segundo modelo consiste no primeiro com a adição de dois herbívoros especialistas consumindo respectivamente seus recursos (autótrofos).

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

# Capítulo 2

## Dinâmica de Nutriente - Autótrofo - Detrito

### 2.1 Introdução

A importância da limitação de nutriente reside em seus efeitos no comportamento dinâmico dos sistemas em virtude da sua própria dinâmica bem como da sua ciclagem. Um primeiro passo para a avaliação desses efeitos consiste na montagem de um modelo dinâmico para os compartimentos de nutriente, autótrofo e detritos. Para efeito de simplificação, todas as espécies autotróficas serão condensadas em um único compartimento de autótrofos, o que é uma hipótese razoável quando todos os autótrofos do sistema em questão são da mesma espécie. Além disso, a hipótese vem de encontro à homogeneidade populacional geralmente suposta em modelos estratégicos. Eliminando-se o compartimento dinamicamente passivo de detritos, é feita uma análise do comportamento das populações de autótrofo e concentração de nutriente no equilíbrio em função do aumento do aporte de nutriente exógeno ao sistema.

### 2.2 Dinâmica nutriente - autótrofo - detrito

Um diagrama envolvendo o fluxo de biomassa e nutriente entre os compartimentos de nutriente, autótrofo e detritos está mostrado na figura 2.1:

Um modelo para o diagrama da figura 2.1 pode ser dado por

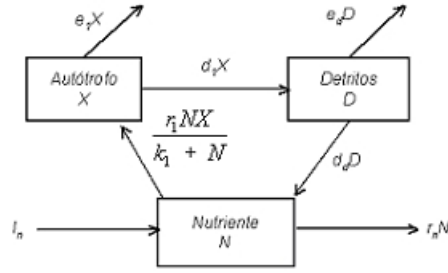


Figura 2.1: Diagrama trófico composto por nutriente ( $N$ )-autótrofo ( $X$ )-detrito ( $D$ ). As setas mostram a direção do fluxo de componentes (biomassa ou nutriente).

$$\frac{dN}{dt} = I_n - r_n N - \frac{r_1 N X}{k_1 + N} + d_D D, \quad (2.1)$$

$$\frac{dX}{dt} = \frac{r_1 N X}{k_1 + N} - (d_1 + e_1) X, \quad (2.2)$$

$$\frac{dD}{dt} = d_1 X - (d_D + e_D) D, \quad (2.3)$$

onde  $N$  é a massa de nutriente,  $X$  a biomassa de autótrofo e  $D$  a biomassa de detrito;  $I_n$  é a taxa de aporte de nutriente para o sistema;  $r_n$  é a taxa de saída de nutriente por nutriente, i.e., por concentração de nutriente do sistema;  $r_1$  é a taxa máxima de crescimento per capita do autótrofo;  $k_1$  é a concentração de meia saturação do consumo de nutriente pelo autótrofo;  $d_D$  é a taxa de decomposição dos detrito por detrito (i.e., por unidade de biomassa do detrito) que passa a ser nutriente disponível;  $e_D$  é a taxa de saída dos detrito por detrito do sistema;  $d_1$  é a taxa de perda de biomassa autotrófica per capita que passa para detrito;  $e_1$  representa a taxa de perda de biomassa autotrófica per capita do sistema. Pela

figura 2.1 constata-se que  $d_1$  e  $d_D$  são perdas recuperáveis pelo sistema, ao passo que  $e_D$  e  $e_1$  são irrecuperáveis. Supõe-se, sem perda de generalidade, que o coeficiente de conversão de nutriente para biomassa autotrófica seja igual a um (cf. termo  $r_1NX/(k_1 + N)$ ). Esta convenção será adotada ao longo de todo o texto.

Conforme o modelo dado pelas equações (2.1-2.3), o compartimento do nutriente recebe um aporte externo ao sistema e uma entrada pela degradação da matéria detritica que se converte novamente em nutriente. A saída de nutriente do sistema é dependente diretamente da quantidade de nutriente. Outra saída do compartimento de nutriente é a sua conversão em biomassa autotrófica. Esta saída depende tanto da quantidade de nutriente quanto da biomassa do autótrofo (modulada por um fator de conversão).

O crescimento do autótrofo é um balanço entre a taxa de produção e a taxa de perda de sua biomassa. A taxa de produção de biomassa é representada por uma função do tipo Monod com a forma:  $r_1NX/(k_1 + N)$ . A taxa de perda do autótrofo é representada pela saída irrecuperável do sistema (DeAngelis, 1992). A dispersão para fora do sistema pode ocorrer por diversos agentes de transporte, sendo animais, ventos e água os mais proeminentes (Ricklefs, 2003). Por exemplo, animais que carregam sementes presas a seus corpos ou pedaços de planta para construção de ninhos, e ventos que carregam sementes aladas e folhas, são fatores capazes de deslocar esses itens para fora da área do sistema. A matéria autotrófica também pode ser ingerida e depositada junto aos excrementos em lugares distantes do sistema. Por sua vez, a água, em lugares que ocorrem cheias regulares, atua como um fator de dispersão ao levar plântulas, juvenis de plantas para longe do local de origem. Este mesmo fator de dispersão pode ocorrer nos oceanos pela ação das correntes e marés (Ricklefs, 2003). Em contrapartida, há a saída recuperável por mortalidade e decomposição da biomassa autotrófica, a qual se converte em biomassa detritica.

Os detritos, por sua vez, não influenciam a dinâmica do sistema, recebendo e perdendo a biomassa autotrófica morta. Parte dessa perda se converte em nutriente

( $N$ ) no sistema e parte é perdida para fora do sistema de forma irrecuperável ( $e_D D$ ).

O modelo (2.1)-(2.3) possui os seguintes pontos de equilíbrio:

$$N^* = \frac{k_1(d_1 + e_1)}{r_1 - e_1 - d_1}, \quad (2.4)$$

$$X^* = \frac{\left[ I_n - r_n \left( \frac{k_1(d_1 + e_1)}{r_1 - e_1 - d_1} \right) + d_D \right] (e_D + d_D)}{d_1 d_D + d_1 e_D + d_D e_1 + e_1 e_D}, \quad (2.5)$$

$$D^* = \frac{d_1 \left[ I_n - r_n \left( \frac{k_1(d_1 + e_1)}{r_1 - e_1 - d_1} \right) + d_D \right] (e_D + d_D)^2}{d_1 d_D + d_1 e_D + d_D e_1 + e_1 e_D}. \quad (2.6)$$

Segundo as expressões (2.4)-(2.6), observa-se que o nutriente não varia em função da mudança do aporte de nutriente ( $I_n$ ). Por outro lado, tanto o autótrofo quanto os detritos crescem linearmente com o aumento de  $I_n$ . Este resultado segue a linha de comportamento de cadeias tróficas sob o efeito de enriquecimento de nutriente, qual seja, níveis tróficos adjacentes não possuem nenhuma correlação quanto a este efeito de enriquecimento.

### 2.3 Modelo da dinâmica de nutriente-autótrofo

No modelo apresentado na seção anterior, o compartimento de detrito desempenha um papel de um componente passivo - a matéria orgânica oriunda do autótrofo se deteriora naquele compartimento, passando em seguida para o compartimento de nutriente. Por conseguinte, é possível eliminar o compartimento de detrito, fazendo com que a matéria orgânica do autótrofo passe diretamente ao recipiente de nutriente como mostrado na figura 2.2.

Um modelo para o esquema da figura 2.2 pode ser dado por:

$$\frac{dN}{dt} = I_n - r_n N - \frac{r_1 N X}{k_1 + N} + d_1 X, \quad (2.7)$$

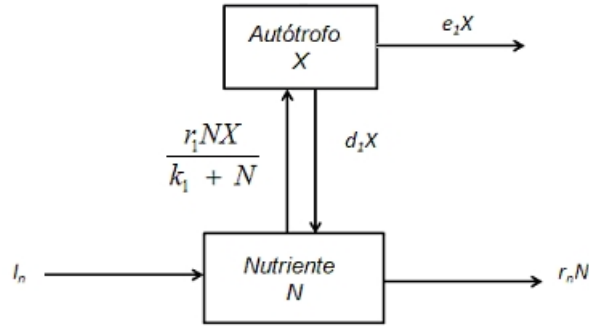


Figura 2.2: Diagrama de blocos da dinâmica de nutriente-autótrofo. As setas mostram a direção do fluxo de componentes (biomassa ou nutriente). A mortalidade do autótrofo passa diretamente ao compartimento de nutriente (cf. figura 2.1).

$$\frac{dX}{dt} = \frac{r_1 N X}{k_1 + N} - (d_1 + e_1) X, \quad (2.8)$$

onde as variáveis e os parâmetros são os mesmos do modelo (2.1) - (2.3). A isóclina do autótrofo ( $dX/dt = 0$ ) é dada por:

$$N = \frac{k_1(d_1 + e_1)}{r_1 - e_1 - d_1},$$

ao passo que a isóclina do nutriente ( $dN/dt = 0$ ) por:

$$X = \frac{(I_n - r_n N)(k_1 + N)}{r_1 N + d_1(k_1 + N)}.$$

O ponto de equilíbrio do modelo (2.7)-(2.8) contendo todos os compartimentos é dado por:

$$N^* = \frac{k_1(d_1 + e_1)}{r_1 - e_1 - d_1}, \quad (2.9)$$

$$X^* = \frac{(I_n - r_n \left[ \frac{k_1(d_1 + e_1)}{r_1 - e_1 - d_1} \right]) (k_1 + \left[ \frac{k_1(d_1 + e_1)}{r_1 - e_1 - d_1} \right])}{r_1 \left[ \frac{k_1(d_1 + e_1)}{r_1 - e_1 - d_1} \right] + d_1 (k_1 + \left[ \frac{k_1(d_1 + e_1)}{r_1 - e_1 - d_1} \right])}. \quad (2.10)$$

De forma similar ao modelo (2.1) - (2.3), as expressões (2.9) e (2.10) mostram que o nutriente ( $N$ ) não varia com o aporte de nutriente ( $I_n$ ), mas depende dos parâmetros intrínsecos ao autótrofo, como a taxa de crescimento e as taxas de perda de biomassa (mortalidade e saída do sistema). O autótrofo, por sua vez, depende do aporte de nutriente ( $I_n$ ), crescendo linearmente com o aumento deste. O desenho da isóclina do nutriente ( $dN/dt = 0$ ) e do autótrofo ( $dX/dt = 0$ ) no plano de fase  $N \times X$  mostra o referido acréscimo de autótrofo com o aumento do aporte de nutriente ( $I_n$ ) (pontos **A** e **B** na figura 2.3).

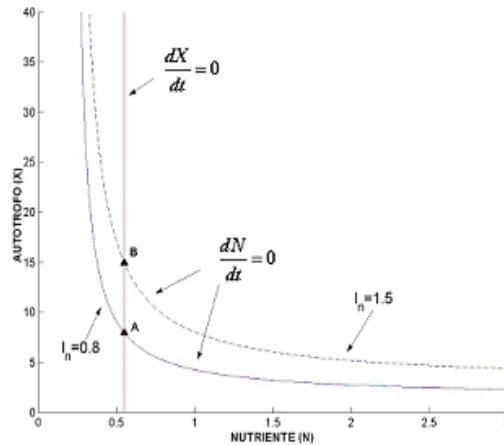


Figura 2.3: Isóclinas do nutriente ( $dN/dt = 0$ ) e do autótrofo ( $dX/dt = 0$ ) no plano de fase  $X \times N$ . '▲' - pontos de equilíbrio (**A** e **B**). Valores dos parâmetros:  $d_1 = e_1 = 0,1$ ;  $r_1 = 0,6$ ;  $r_n = 0,005$ ;  $k_1 = 1,1$ ;  $I_n = 0,8$  (linha cheia);  $I_n = 1,5$  (linha pontilhada).

A figura 2.4 mostra a dinâmica de nutriente e autótrofo para algumas condições iniciais no plano de fase  $N \times X$ . As simulações evidenciam que as trajetórias convergem para o ponto de equilíbrio (encontro das isóclinas) estável,



indicando a coexistência do sistema nutriente-autótrofo (2.7) - (2.8) para esse nível de aporte de nutriente.

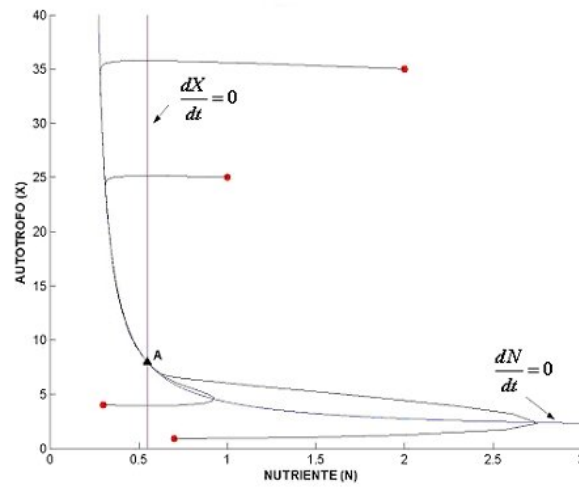


Figura 2.4: Algumas trajetórias no plano de fase  $X \times N$  junto com isóclinas do nutriente ( $dN/dt = 0$ ) e do autótrofo ( $dX/dt = 0$ ) '▲'- ponto de equilíbrio estável (A). Valores dos parâmetros:  $I_n = 0,8$ ;  $r_n = 0,005$ ;  $r_1 = 0,6$ ;  $k_1 = 1,1$  e  $d_1 = e_1 = 0,1$ . '●'- Condições iniciais.

Por fim, a figura 2.5 mostra o efeito do aumento do aporte de nutriente,  $I_n$ , no comportamento de nutriente e autótrofo no equilíbrio. O protocolo computacional utilizado na montagem desta figura consiste na simulação dinâmica de longo prazo do modelo em questão (portanto, superando a fase transiente) 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, uma vez que sua dinâmica é estável. Dessa forma obtém-se a variação do nutriente ( $N$ ) e do autótrofo ( $X$ ) em função de  $I_n$ .

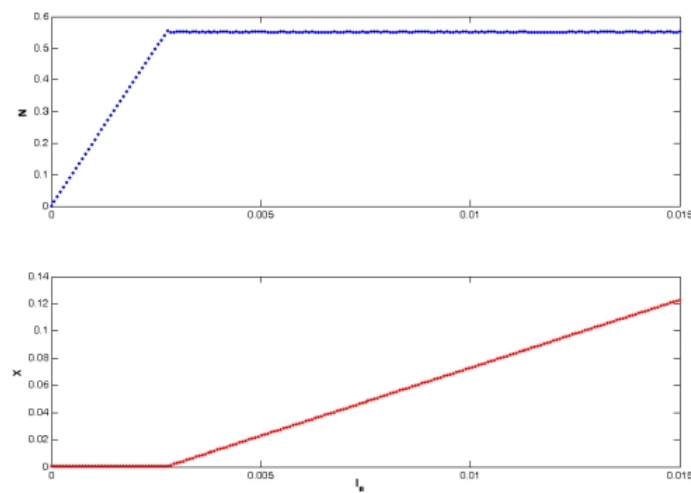


Figura 2.5: Gráficos das densidades dos compartimentos de nutriente ( $N$ ), autótrofo ( $X$ ) em função do aporte de nutriente ( $I_n$ ) no modelo (2.7 - 2.8). Variação do aporte de nutriente ( $I_n$ ): 0 até 0.02. Valores dos parâmetros:  $r_n = 0,005$ ;  $r_1 = 0,6$ ;  $k_1 = 1,1$ ;  $d_1 = e_1 = 0,1$ .

Antes que o aporte atinja um nível que permita a invasão e persistência do autótrofo, o nutriente cresce linearmente com  $I_n$ . Quando o aporte alcança uma quantidade suficiente para permitir a invasão do autótrofo (e sua persistência no sistema), o nível de nutriente torna-se constante em decorrência de seu consumo pelo autótrofo, comprovando assim as expressões (2.9) e (2.10) dos respectivos compartimentos no equilíbrio.

## 2.4 Conclusão

A inserção de um componente autotrófico é a primeira etapa da complexificação da dinâmica de nutrientes consumidos por autótrofos (DeAngelis, 1992). Um modelo da dinâmica de nutriente-autótrofo-detrito com consumo de nutriente descrito por uma função de Monod foi construído. Em seguida, com a mesma função de consumo, foi apresentado um modelo da dinâmica de nutriente-autótrofo com ciclagem de nutriente sem o compartimento de detrito ( $D$ ). Devido à característica analítica de ambos os modelos foi possível calcular as suas populações de equilíbrio e constatar a invariância do nutriente e o aumento do autótrofo com o aumento do aporte de nutriente – uma característica de cadeias tróficas com controle topo-base (Moore **et al.**, 2004).

# Capítulo 3

## Dinâmica de nutriente-autótrofo-herbívoro

### 3.1 Introdução

O próximo passo na escalada de um modelo mais completo para a dinâmica de nutrientes é a consideração de um nível de herbívoros na cadeia trófica. Pode-se utilizar de duas abordagens básicas: inserir um nível de herbívoros numa cadeia nutriente - autótrofo ou considerar os nutrientes em uma cadeia autótrofo - herbívoro (DeAngelis, 1992).

O modelo que representa dinâmica entre autótrofos e herbívoros com a resposta funcional do tipo I (Lotka-Volterra) é o primeiro a ser descrito. A dinâmica foi analisada através das isóclinas, pontos de equilíbrio e graficamente através da variação de certos parâmetros. A inserção de uma resposta funcional do tipo II (Holling tipo II) possibilitou uma mudança no modo como o sistema se comporta, alterando o resultado do primeiro modelo.

A inserção, no modelo, de um compartimento que representa a quantidade de nutrientes do meio, permite a análise do efeito que o aporte de nutrientes tem na cadeia trófica. A análise dos pontos de equilíbrio torna-se muito complexa, por isso a análise gráfica foi ressaltada. Primeiro foi observado, em uma cadeia trófica contendo nutrientes - autótrofos - herbívoros com resposta funcional do tipo I, o efeito da variação do aporte de nutrientes nas regiões em que era mantida a

estabilidade do sistema. Para a mesma cadeia foi usada uma resposta funcional do tipo II. Por fim espaços de fase foram analisados para duas situações distintas: uma sem variações cíclicas, quando o aporte não desestabiliza a dinâmica do sistema; e a outra com variações cíclicas, quando o aporte desestabiliza a dinâmica.

### 3.2 Um modelo da dinâmica de autótrofo-herbívoro com resposta funcional tipo I

O seguinte esquema trófico representa uma cadeia di-trófica composta de autótrofo e herbívoro sem a dinâmica de nutriente figura 3.1:

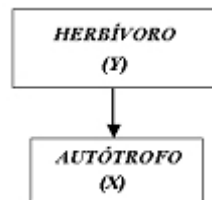


Figura 3.1: Esquema trófico de uma cadeia di-trófica sem a dinâmica de nutriente. A seta indica consumo.

Um modelo para a interação autótrofo-herbívoro da figura (3.1) pode ser dado por:

$$\frac{dX}{dt} = (r_1 - g_1 X)X - fXY, \quad (3.1)$$

$$\frac{dY}{dt} = \eta fXY - d_2 Y, \quad (3.2)$$

$X$  é a biomassa de autótrofo e  $Y$  a biomassa do herbívoro;  $r_1$  é a taxa intrínseca de crescimento do autótrofo;  $g_1$  é uma constante que denota a intensidade da taxa de mortalidade per capita dependente da densidade do autótrofo (dada por  $g_1 X$ );  $d_2$  é a taxa de mortalidade per capita independente da densidade do herbívoro;  $\eta$  é o fator de eficiência de conversão de biomassa de autótrofo em biomassa de herbívoro;  $f$  é a taxa de ataque do herbívoro sobre o autótrofo. O modelo (3.1)-(3.2) possui as seguintes populações de equilíbrio:

$$X^* = \frac{d_2}{\eta f}, \quad (3.3)$$

$$Y^* = \frac{r_1 - g_1 \frac{d_2}{\eta f}}{f}. \quad (3.4)$$

Analisando o ponto de equilíbrio do autótrofo ( $X^*$ ) nota-se que este depende dos parâmetros que caracterizam o herbívoro. O ponto de equilíbrio do herbívoro ( $Y^*$ ), por sua vez, indica a sua dependência dos parâmetros do autótrofo bem como do próprio herbívoro.

Reescrevendo a equação dinâmica de do autótrofo ( $X$ ) como:

$$\frac{dX}{dt} = r_1 \left( 1 - \frac{X}{\frac{r_1}{g_1}} \right) X - fXY,$$

constata-se que o primeiro termo do membro direito é o crescimento logístico com a capacidade suporte dada por  $r_1/g_1$ . Neste contexto, a capacidade suporte é um índice de produtividade primária que parametriza a quantidade de nutriente no sistema. Portanto, um aumento do nutriente (correspondendo a um aumento de  $r_1$  ou uma diminuição de  $g_1$ ) acarreta um aumento do herbívoro no equilíbrio,  $Y^*$ , ao passo que o autótrofo no equilíbrio,  $X^*$ , mantém-se constante. Uma trajetória no plano de fase  $X \times Y$  junto com o desenho da isóclina do autótrofo ( $dX/dt = 0$ ) e do herbívoro ( $dY/dt = 0$ ) mostra que o sistema se estabiliza em um ponto de equilíbrio dado por (3.3) e (3.4) (ponto **A** na figura 3.2), qual seja, ocorre a coexistência das espécies.

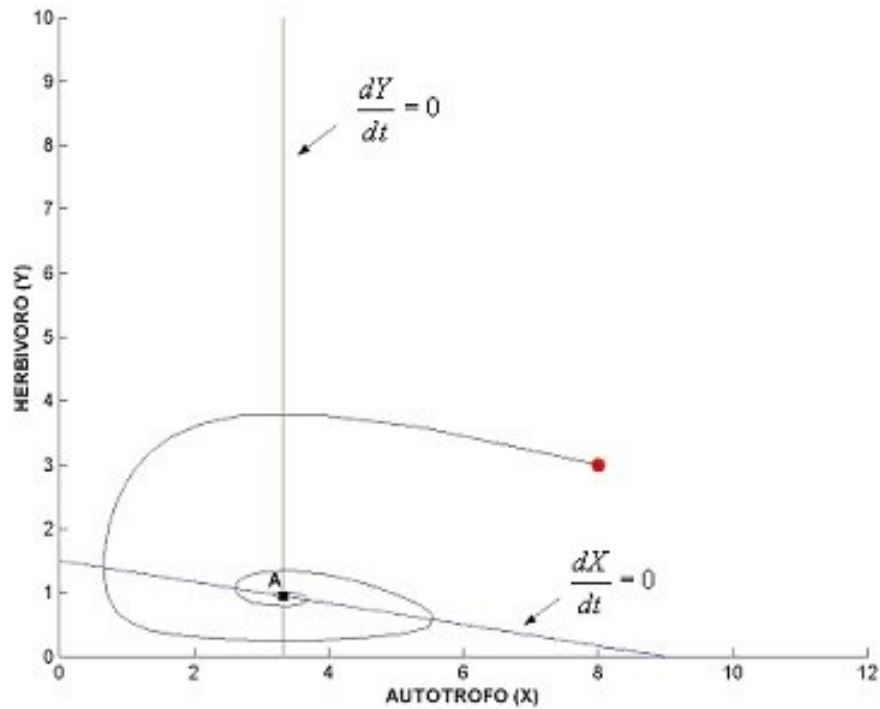


Figura 3.2: Isóclina do autótrofo ( $dX/dt = 0$ ), do herbívoro ( $dY/dt = 0$ ) e uma trajetória do modelo (3.1) - (3.2) no plano de fase  $X \times Y$ . A dinâmica converge para o ponto de equilíbrio **A** - (■). Valores dos parâmetros:  $r_1 = 0,9$ ;  $d_2 = 0,8$ ;  $f = 0,6$ ;  $\eta = 0,4$ . '●'- Condição inicial.

### 3.3 Um modelo da dinâmica do autótrofo-herbívoro com resposta funcional tipo II

A resposta funcional (taxa de consumo),  $f_{XY}$ , do modelo (3.1)-(3.2) é do tipo I. Sua característica principal diz respeito à ausência da saturação para quaisquer densidades de herbívoro e autótrofo. Quando se efetua a substituição da resposta funcional do tipo I por outra do tipo II no modelo, há uma incorporação do efeito de saturação na taxa de consumo do herbívoro, que representa os limites fisiológicos nas taxas de consumo e assimilação da biomassa autotrófica pelo herbívoro. Neste caso o modelo (3.1)-(3.2) se torna:

$$\frac{dX}{dt} = (r_1 - g_1 X)X - \frac{fXY}{b + X}, \quad (3.5)$$

$$\frac{dY}{dt} = \eta \frac{fXY}{b + X} - d_2 Y, \quad (3.6)$$

onde as variáveis e parâmetros são os mesmos do modelo (3.1) - (3.2), exceção feita ao parâmetro adicional  $b$  que representa uma densidade de meia saturação do autótrofo. Isto significa que quando  $X = b$ , a taxa de consumo per capita do herbívoro é dada por

$$\begin{aligned} &\text{Taxa de consumo} \\ &\text{per capita} \qquad = \frac{fX}{b + X} \stackrel{(X=b)}{=} \frac{f}{2}, \\ &\text{do herbívoro} \end{aligned}$$

qual seja, a metade da taxa máxima de consumo do herbívoro. As populações de equilíbrio do modelo (3.5)-(3.6) onde ocorre a coexistência das espécies (i.e., ponto de equilíbrio não-trivial,  $X^*, Y^* > 0$ ) são dadas por:

$$X^* = \eta \frac{d_2 b}{\eta f - d_2}, \quad (3.7)$$

$$Y^* = \frac{(r_1 - g_1 X^*)(b + X^*)}{f}. \quad (3.8)$$

O ponto de equilíbrio do autótrofo depende somente dos parâmetros do herbívoro, de forma similar ao caso da resposta funcional tipo I (cf., expressão 3.3). O ponto de equilíbrio do herbívoro é dependente de seus próprios parâmetros e dos parâmetros do autótrofo. A isóclina do herbívoro ( $dY/dt = 0$ ) permanece uma reta vertical, ao passo que a do autótrofo ( $dX/dt = 0$ ) é uma parábola (diferente da reta com inclinação negativa do modelo dado pelas equações (3.1) e (3.2)). Essa



mudança estrutural da isóclina do autótrofo decorre da inclusão do termo não linear da resposta funcional tipo II.

O plano de fase  $X \times Y$  mostra que quando o ponto de equilíbrio se situa à esquerda do valor máximo da isóclina do autótrofo ( $X_m$ ), este é instável e a dinâmica do sistema tende a um ciclo limite (figura 3.3).

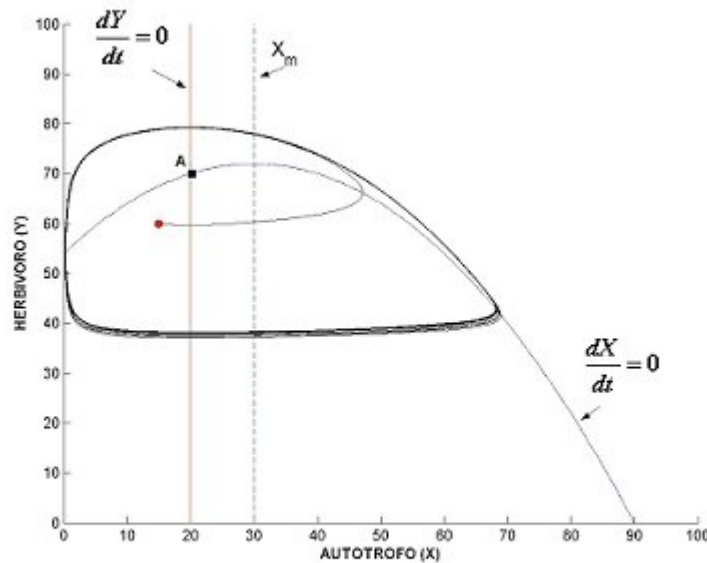


Figura 3.3: Isóclinas do autótrofo ( $dX/dt = 0$ ) e do herbívoro ( $dY/dt = 0$ ), a população de equilíbrio (■) junto com uma trajetória no plano de fase  $X \times Y$ . A dinâmica do sistema é instável quando a isóclina do herbívoro se localiza à esquerda do pico da parábola ( $X_m$ ). Valores dos parâmetros:  $r_1 = 0,9$ ;  $d_2 = 0,02$ ;  $f = 0,5$ ;  $\eta = 0,1$ ;  $b = 30$ ;  $g_1 = 0,01$ . '●'-Condição inicial.

Quando o ponto de equilíbrio se situa à direita do máximo da isóclina do autótrofo ( $X_m$ ), este é estável e a dinâmica do sistema tende assintoticamente ao ponto de equilíbrio, indicando assim uma coexistência estável das duas populações (figura 3.4).

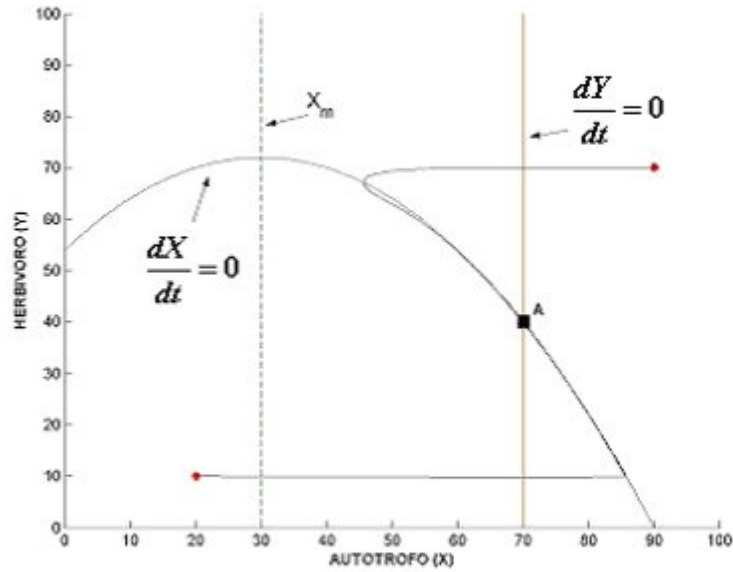


Figura 3.4: Isóclinas do autótrofo ( $dX/dt = 0$ ) e do herbívoro ( $dY/dt = 0$ ), a população de equilíbrio (■) junto com algumas trajetórias no plano de fase  $X \times Y$ . A dinâmica do sistema é estável quando a isóclina do herbívoro se localiza à direita do pico da parábola ( $X_m$ ). Valores dos parâmetros:  $r_1 = 0,9$ ;  $d_2 = 0,035$ ;  $f = 0,5$ ;  $\eta = 0,1$ ;  $b = 30$  e  $g_1 = 0,01$ . '•'-Condições iniciais.

### 3.4 Um modelo da dinâmica de nutriente-autótrofo-herbívoro-detrítos

Na seção anterior os modelos continham o nutriente veiculado pela capacidade suporte, esta descrita pela relação  $r_1/g_1$ , qual seja, um parâmetro fixo. A inserção de um compartimento que representa a quantidade de nutriente presente no sistema com suas respectivas entradas e saídas é uma das formas de considerar a dinâmica e a ciclagem de nutriente como visto no capítulo 1. A figura 3.5 apresenta um diagrama da dinâmica nutriente - autótrofo - herbívoro - detrito:

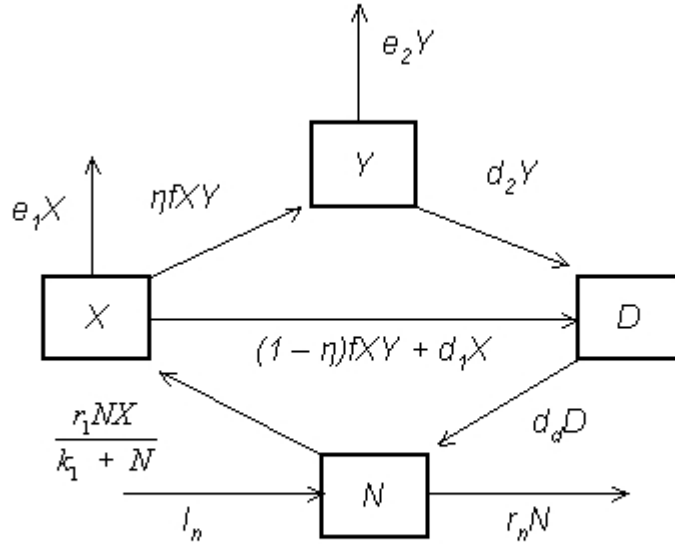


Figura 3.5: Diagrama da dinâmica dos compartimentos: nutriente ( $N$ )-autótrofo ( $X$ )-herbívoro ( $Y$ )-detrito ( $D$ ) com ciclagem de nutriente.

Um modelo para a dinâmica descrita na figura 3.5 pode ser dado por:

$$\begin{aligned}
 \frac{dN}{dt} &= I_n - r_n N - \frac{r_1 N X}{k_1 + N} + d_D D, \\
 \frac{dX}{dt} &= \frac{r_1 N X}{k_1 + N} - f X Y - (d_1 + e_1) X, \\
 \frac{dY}{dt} &= \eta f X Y - (d_2 + e_2) Y, \\
 \frac{dD}{dt} &= (1 - \eta) f X Y + d_1 X + d_2 Y - d_D D,
 \end{aligned} \tag{3.9}$$

$N$  é a quantidade de nutriente;  $X$  é a biomassa de autótrofo e  $Y$  a biomassa dos herbívoro;  $I_n$  é o aporte de nutriente no sistema;  $r_n$  é a taxa de saída por nutriente do sistema;  $\eta$  é a eficiência de conversão de biomassa autotrófica pelo herbívoro;  $r_1$

é a taxa máxima de crescimento da biomassa de autótrofo;  $k_1$  é uma constante de meia saturação;  $d_1$  é a taxa de mortalidade per capita do autótrofo;  $e_1$  é a taxa per capita de perda de biomassa autotrófica do sistema;  $d_2$  é a taxa de mortalidade per capita do herbívoro;  $e_2$  é a taxa de perda per capita de biomassa do herbívoro;  $d_D$  é a taxa de decomposição do detrito por detrito e  $f$  é a taxa de ataque do herbívoro sobre o autótrofo. De forma similar ao capítulo 1, o nível de nutriente controla a taxa de crescimento do autótrofo por meio de uma função de crescimento de Monod,  $r(N) = r_1NX/(k_1 + N)$ . Os detritos comportam, além da mortalidade do autótrofo e herbívoro ( $d_1X, d_2Y$ ), a quantidade de biomassa autotrófica que não foi consumida pelo herbívoro ( $(1 - \eta) fXY$ ). Esses três últimos componentes formam a ciclagem de nutrientes da figura 3.5.

Do modelo (3.1-3.2) constata-se que a população de equilíbrio do autótrofo ( $X^*$ ) não depende dos outros componentes do sistema, i.e.,

$$X^* = \frac{d_2 + e_2}{\eta f}.$$

Dentre outros aspectos, isto significa que um aumento no aporte de nutriente ( $I_n$ ) não afetará a população de equilíbrio do autótrofo. Este resultado é semelhante ao enriquecimento de nutriente nos modelos (3.1)-(3.2), e (3.3)-(3.4), onde o nutriente é representado por dois parâmetros ( $r_1/g_1$ ). Ou seja, a dinâmica de nutriente bem como a sua ciclagem não altera a resposta do autótrofo ao enriquecimento de nutriente.

### **3.5 Um modelo da dinâmica de uma cadeia trófica composta por nutriente-autótrofo-herbívoro com resposta funcional tipo I**

Retirando-se o compartimento de detrito e os respectivos termos de ciclagem de nutriente do esquema trófico da figura 3.5, tal como foi feito no capítulo 1, obtém-se o seguinte diagrama trófico para nutriente-autótrofo-herbívoro (ver figura 3.6):

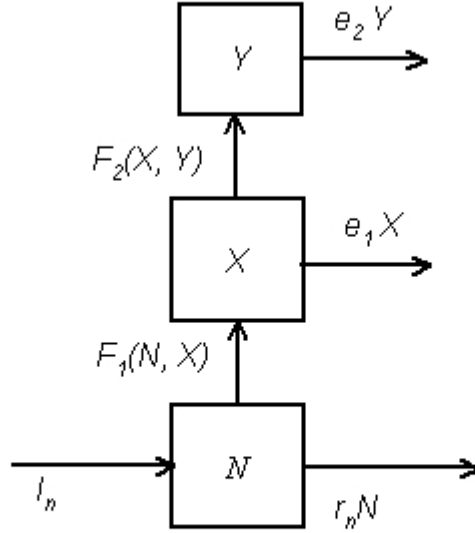


Figura 3.6: Diagrama da dinâmica de uma cadeia trófica com compartimentos de nutriente ( $N$ )-autótrofo ( $X$ )-herbívoro ( $Y$ ).

Um modelo para a cadeia trófica da figura 3.6 pode ser dado por:

$$\frac{dN}{dt} = I_n - r_n N - \frac{r_1 N X}{k_1 + N}, \quad (3.10)$$

$$\frac{dX}{dt} = \frac{r_1 N X}{k_1 + N} - f X Y - e_1 X, \quad (3.11)$$

$$\frac{dY}{dt} = \eta f X Y - e_2 Y, \quad (3.12)$$

onde as variáveis e os parâmetros são os mesmos do modelo (3.1)-(3.2) e as funções  $F$  da figura 3.6 são dadas por:

$$F_1(N, X) = \frac{r_1 N X}{k_1 + N},$$

$$F_2(X, Y) = \eta f X Y.$$

De forma análoga ao modelo (3.1)-(3.2), o autótrofo não se altera com o aporte de nutriente ( $I_n$ ),

$$X^* = \frac{e_2}{\eta f},$$

ao passo que o nutriente e o herbívoro crescem com o aumento do aporte ( $I_n$ ), como mostrado na figura 3.7 quando os três compartimentos coexistem.

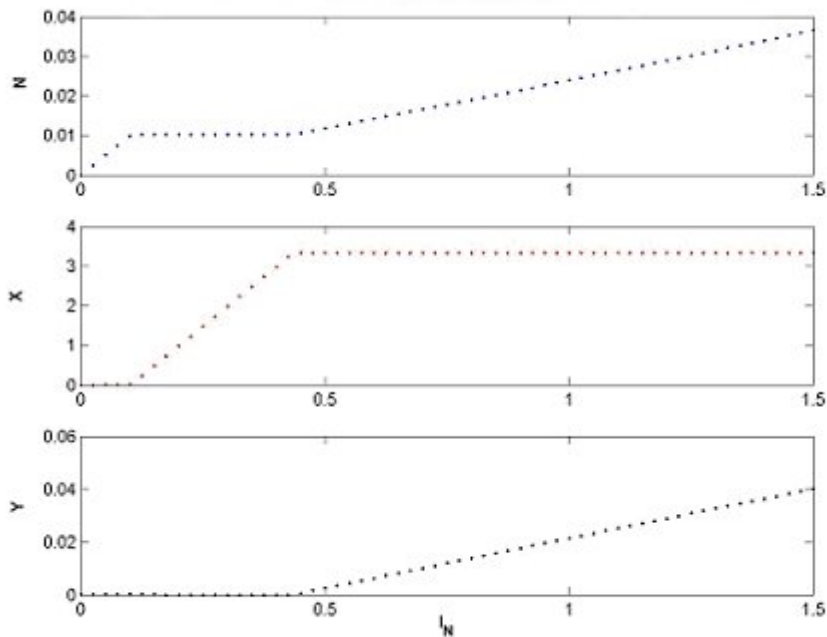


Figura 3.7: Gráficos das densidades dos compartimentos de nutriente ( $N$ ), autótrofo ( $X$ ), herbívoro ( $Y$ ) em função do aporte de nutriente ( $I_n$ ) no modelo (3.10) - (3.12) com resposta funcional tipo I. Variação do aporte de nutriente ( $I_n$ ): 0 até 1.5. Valores dos parâmetros:  $r_n = 10$ ;  $r_1 = 5$ ;  $f = 6$ ;  $k_1 = 0,5$ ;  $e_1 = 0,1$ ;  $e_2 = 20$ ;  $\eta = 1$ ;

Para baixos valores de  $I_n$  a quantidade de nutriente cresce linearmente com este aporte até o ponto em que o autótrofo pode invadir o sistema, após o qual o nutriente é mantido constante em virtude de seu consumo pelo autótrofo. O autótrofo, por sua vez, cresce linearmente até a invasão do herbívoro. A partir deste ponto, o herbívoro controla a densidade de autótrofo, que por sua vez libera o aumento da densidade de nutriente (figura 3.7).

### 3.6 Um modelo da dinâmica de nutriente-autótrofo-herbívoro com resposta funcional tipo II

Tendo em vista que a resposta funcional tipo II pode gerar uma instabilidade na interação autótrofo-herbívoro (sem a dinâmica explícita de nutriente) como mostrado na figura 3.3, nesta seção monta-se um modelo com a mesma estrutura do modelo (3.11)-(3.12), porém com uma resposta funcional tipo II ao longo de toda a cadeia trófica:

$$\begin{aligned}\frac{dN}{dt} &= I_n - r_n N - \frac{r_1 N X}{k_1 + N}, \\ \frac{dX}{dt} &= \frac{r_1 N X}{k_1 + N} - \frac{f_2 X Y}{b_2 + X} - e_1 X, \\ \frac{dY}{dt} &= \eta \frac{f_2 X Y}{b_2 + X} - e_2 Y.\end{aligned}\tag{3.13}$$

As variáveis e os parâmetros são os mesmos do modelo (3.10) - (3.12), exceção feita a  $b_2$  que representa a densidade de meia saturação dos herbívoro e  $f_2$  é a taxa máxima de consumo do herbívoro. As funções  $F$  da figura 3.6 são dadas por:

$$F_1(N, X) = \frac{r_1 N X}{k_1 + N},\tag{3.14}$$

$$F_2(X, Y) = \eta \frac{f_2 X Y}{b_2 + X}.\tag{3.15}$$

De acordo com o modelo (3.14) e (3.15), o nutriente cresce linearmente com o aporte de nutriente até a invasão do autótrofo. O autótrofo, por sua vez, cresce com o aporte, e o nível de nutriente é mantido constante por meio de seu consumo pelo autótrofo. Após a invasão do herbívoro (possibilitada pelo aumento do aporte de nutriente), o autótrofo é mantido constante e o nutriente volta a aumentar com  $I_n$  (figura 3.8).

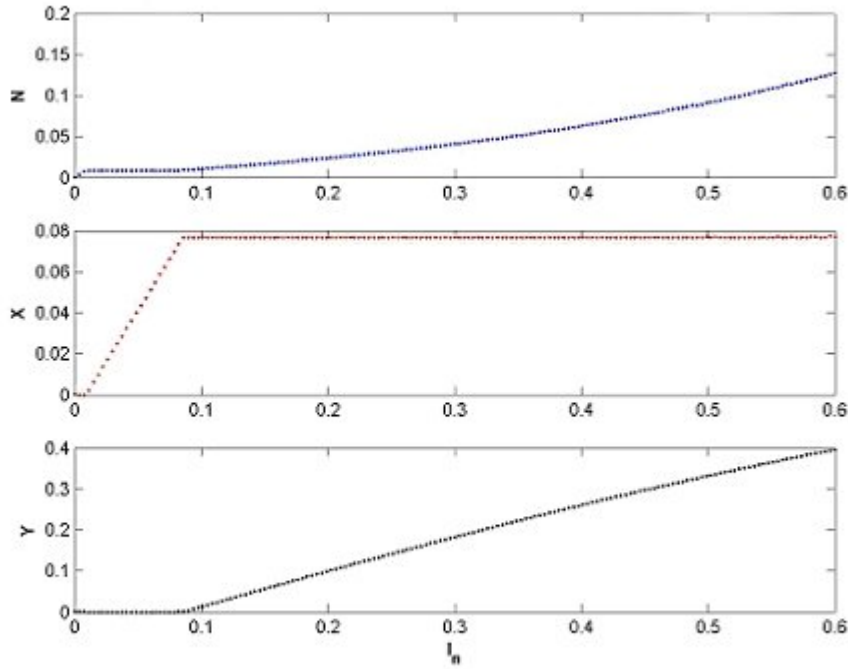


Figura 3.8: Gráficos das densidades dos compartimentos de nutriente ( $N$ ), autótrofo ( $X$ ), herbívoro ( $Y$ ) em função do aporte de nutriente  $I_n$  no modelo (3.13) com resposta funcional tipo II. Variação do aporte de nutriente  $I_n$ : 0 até 0.6. Valores dos parâmetros:  $r_n = 1$ ;  $r_1 = 10$ ;  $f_2 = 4$ ;  $e_1 = e_2 = 1$ ;  $k_1 = 0,08$ ;  $b_2 = 0,23$ ;  $\eta = 1$ .

A característica estável das populações de equilíbrio para os valores de  $I_n$  analisados é similar ao modelo (3.10)-(3.12) com resposta funcional tipo I. Entretanto, para valores mais altos de  $I_n$ , o comportamento dinâmico de (3.13) passa a ser composto por oscilações, indicando uma instabilidade na dinâmica.

Nas figuras 3.9 e 3.10 são desenhadas trajetórias no espaço de fase nutriente ( $N$ )  $\times$  autótrofo ( $X$ )  $\times$  herbívoro ( $Y$ ) com dois valores crescentes de  $I_n$ . Observa-se que para  $I_n = 0,4$  o sistema é estável (conferir a figura 3.9 com a figura 3.8 para este valor de  $I_n$ ), ao passo que para  $I_n = 0,8$  o sistema apresenta oscilações sustentadas (ciclo-limite). Isso corrobora a desestabilização da cadeia trófica autótrofo-herbívoro com nutriente descrito pela capacidade suporte dada por (3.1)-(3.2) com a elevação do nível de nutriente, seguindo o postulado pelo paradoxo do enriquecimento de nutriente (Rosenzweig, 1971).



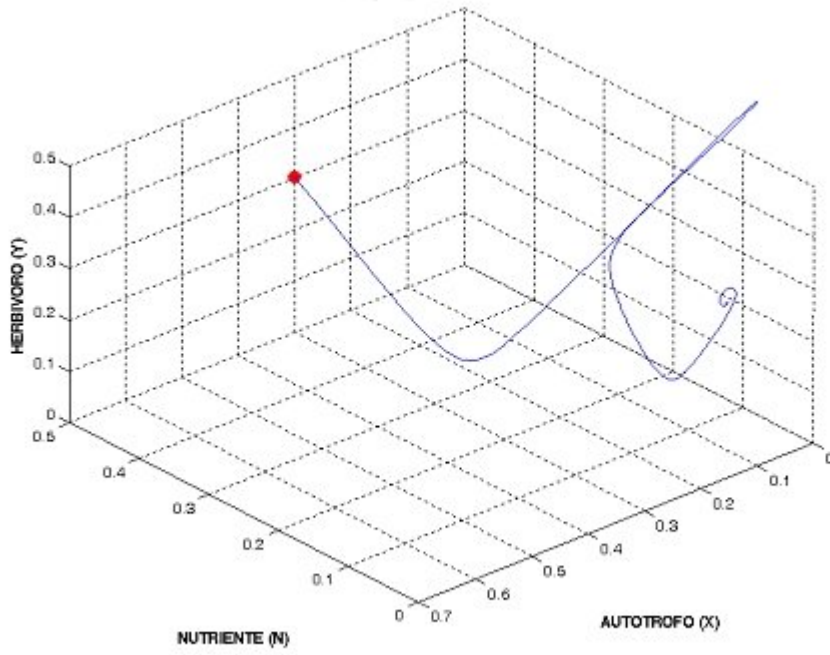


Figura 3.9: Espaço de fase nutriente ( $N$ )  $\times$  autótrofo ( $X$ )  $\times$  herbívoro ( $Y$ ) do modelo (3.13). Resposta funcional tipo II entre nutriente, autótrofo e herbívoro. Valores dos parâmetros:  $I_n = 0,4$ ;  $r_n = 1$ ,  $r_1 = 10$ ;  $f_2 = 4$ ;  $k_1 = 0,08$ ;  $b_2 = 0,23$ ;  $e_1 = 1$ ;  $e_2 = 1$ ;  $\eta = 1$ . '●'- Condições iniciais.

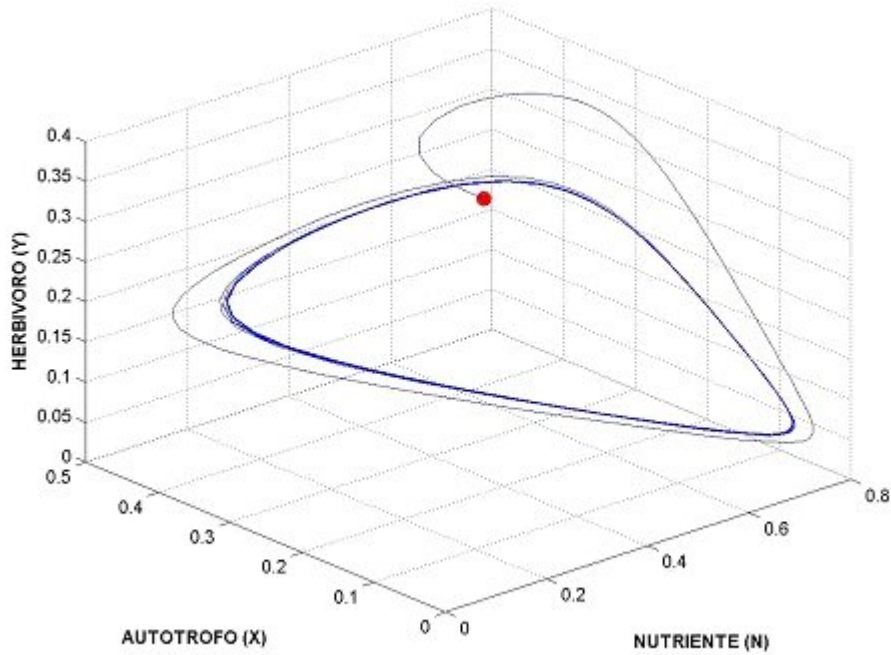


Figura 3.10: Espaço de fase nutriente ( $N$ )  $\times$  autótrofo ( $X$ )  $\times$  herbívoro ( $Y$ ) do modelo (3.13). Resposta funcional tipo II entre nutriente, autótrofo e herbívoro. Valores dos parâmetros:  $I_n = 0,8$ ;  $r_n = 1$ ,  $r_1 = 10$ ;  $f_2 = 4$ ;  $k_1 = 0,08$ ;  $b_2 = 0,23$ ;  $e_1 = 1$ ;  $e_2 = 1$ ;  $\eta = 1$ . '•'- Condições iniciais.

### 3.7 Conclusão

O foco do estudo da dinâmica de nutriente - autótrofo - herbívoros se concentrou na influência da dinâmica de nutriente nesta cadeia trófica. Como no capítulo anterior, a análise se baseou na variação do aporte de nutrientes. Um limiar mínimo de nutriente é necessário para que o autótrofo se estabeleça, e um nível maior ainda se faz necessário para o estabelecimento do herbívoro. Com a invasão e persistência do herbívoro, o autótrofo torna-se constante em função do controle topo-base exercido pelo herbívoro. Neste caso, o nutriente aumenta com o seu próprio aporte em decorrência do controle do autótrofo exercido pelo herbívoro. Dinâmica similar ocorre no caso de modelo autótrofo-herbívoro sem a modelagem explícita de nutriente. Um interessante efeito previsto no modelo é o paradoxo do enriquecimento de nutrientes que gera oscilações sustentadas nas populações com

o aumento do aporte de nutrientes (Rosenzweig, 1971). Esse efeito pode ocasionar a extinção de uma população, caso as oscilações levem-na a níveis relativamente baixos (Mougi e Nishimura, 2008). Muito ainda se discute sobre a estabilização de sistemas frente ao enriquecimento de nutrientes. Em sistemas como Daphnia (consumidor) e algas (recurso) nem sempre ocorre a desestabilização do sistema com o enriquecimento de nutrientes (McCauley e Murdoch, 1990).

# Capítulo 4

## Dinâmica de cadeias tróficas com controle pelo doador

### 4.1 Introdução

Uma cadeia trófica é composta de diferentes níveis tróficos bem definidos, onde um determinado nível trófico se alimenta do nível imediatamente inferior e serve de alimento para o nível imediatamente superior. Dada essa estrutura, o nível basal pode controlar a densidade de níveis superiores (efeito base-topo) e/ou níveis superiores podem influenciar a densidade de níveis inferiores (efeito topo-base). Dentro deste contexto pode ocorrer um efeito especial quando a densidade de um nível trófico é dependente exclusivamente da densidade do nível inferior do qual se alimenta. Este efeito é denominado controle pelo doador. Neste capítulo estudam-se modelos controlados pelo doador em diversos níveis tróficos sob efeito do aumento de aporte de nutriente. Em seguida analisam-se alguns modelos de controle topo-base de complexidade similar sob o mesmo tipo de perturbação com o intuito de comparar as dinâmicas resultantes em contextos díspares de consumo.

### 4.2 Modelo autótrofo-nutriente-detritos com controle pelo doador

Até o presente, os fluxos que denotam interações tróficas entre os compartimentos de uma cadeia trófica dependiam da densidade dos compartimentos correspondentes. Um outro enfoque consiste no fato de que esses

fluxos dependem somente da densidade do compartimento que se encontra no nível adjacente inferior ao nível considerado - o chamado controle pelo doador. Considerar o esquema trófico de autótrofo-nutriente-detritos com controle pelo doador apresentado na figura 4.1:

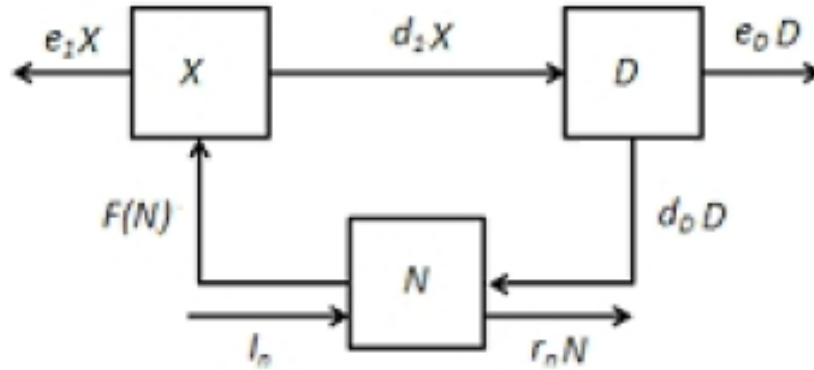


Figura 4.1: Modelo da dinâmica de nutriente - autótrofo - detrito com controle pelo doador descrito pela função  $F(N)$ .  $N$  - nutriente,  $X$  - autótrofo,  $D$  - detrito.

Um modelo da dinâmica da figura 4.1 com controle pelo doador pode ser descrito por:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= I_n - (r_1 + r_n)N + d_D D, \\ \frac{dX}{dt} &= r_1 N - (d_1 + e_1) X, \\ \frac{dD}{dt} &= d_1 X - (d_D + e_D) D, \end{aligned} \tag{4.1}$$

onde a função trófica  $F$  da figura 4.1 é dada por:

$$F(N) = f_1 N.$$

$N$  é o nível de nutriente;  $X$  é a densidade de autótrofo;  $D$  é a densidade de detritos;  $r_1$  é a taxa intrínseca de crescimento do autótrofo;  $I_n$  é o aporte de nutriente

para o sistema;  $r_n$  é a taxa de saída por nutriente do sistema;  $d_D$  é a taxa de decomposição dos detritos por detrito que se tornam nutriente disponível;  $d_1$  é a taxa de mortalidade per capita do autótrofo;  $e_D$  a perda per capita de nutriente associada aos detritos do sistema;  $e_1$  é a taxa de perda per capita de autótrofos do sistema;  $F$  representa a taxa de produção no autótrofo. Notar que pela forma da função  $F$ , a reprodução do autótrofo depende somente do nutriente ( $N$ ) e não de sua interação com este como suposto nos casos anteriores (i.e., reprodução de autótrofo dada por  $r_1NX/(k_1 + N)$ )- esta estrutura é denominada **controle pelo doador**.

As populações de equilíbrio do modelo com controle pelo doador (4.1) são dadas por

$$\begin{aligned} X^* &= \frac{r_1 N^*}{d_1 + e_1}, \\ D^* &= \frac{d_1 X^*}{d_D + e_D}, \\ N^* &= \frac{(d_D + e_D)(d_1 + e_1) I_n}{(d_D + e_D)(d_1 + e_1)(r_1 + r_n) - d_D d_1 r_1}. \end{aligned} \tag{4.2}$$

Uma diferença marcante com os demais modelos vistos anteriormente é que neste caso todos os componentes crescem linearmente com o aumento de aporte de nutriente ( $I_n$ ). Em outras palavras, os níveis tróficos adjacentes

de nutriente e autótrofo estão positivamente correlatados com o enriquecimento de nutriente.

### 4.3 Modelo de nutriente-autótrofo-herbívoro-carnívoros de várias ordens - detrito com controle pelo doador

O esquema trófico de uma estrutura com nutriente-autótrofo-herbívoro-carnívoros de várias ordens - detrito com controle pelo doador é mostrado na figura 4.2.

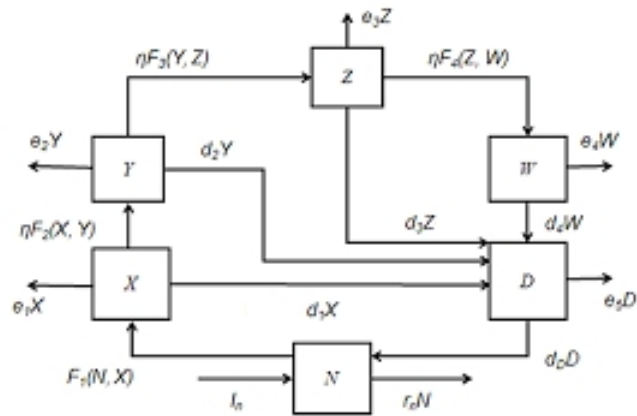


Figura 4.2: Modelo de rede trófica **com controle pelo doador**.  $N$  - nutriente,  $X$  - autótrofo,  $Y$  - herbívoro,  $Z$  - carnívoro de primeira ordem,  $W$  - carnívoro de segunda ordem e  $D$  - detritos.

Um modelo para esquema trófico da figura 4.2 com controle pelo doador pode ser descrito por:

$$\begin{aligned}
\frac{dN}{dt} &= I_n - r_n - r_1N + d_D D, \\
\frac{dX}{dt} &= r_1N - (d_1 + e_1 + f_2)X, \\
\frac{dY}{dt} &= \eta f_2X - (d_2 + e_2 + f_3)Y, \\
\frac{dZ}{dt} &= \eta f_3Y - (d_3 + e_3 + f_4)Z, \\
\frac{dW}{dt} &= \eta f_4Z - (d_4 + e_4)W, \\
\frac{dD}{dt} &= d_1X + d_2Y + d_3Z + d_4W - (d_D + e_D)D.
\end{aligned} \tag{4.3}$$

Embora os termos  $F$  da figura 4.2 estejam apresentados como dependentes de compartimentos adjacentes da cadeia trófica, a estrutura de controle pelo doador gera a seguinte forma em (4.3):

$$F_1(N, X) = F_1(N) = f_1N ,$$

$$F_2(X, Y) = F_2(X) = f_2X ,$$

$$F_3(Y, Z) = F_3(Y) = f_3Y ,$$

$$F_4(Z, W) = F_4(Z) = f_4Z ,$$

$N$  é o nível de nutriente;  $X$  é a densidade do autótrofo;  $Y$  é a densidade de herbívoro;  $Z$  é a densidade de carnívoro de primeira ordem;  $W$  é a densidade de



carnívoro de segunda ordem;  $D$  é a densidade de detritos;  $r_1$  é a taxa máxima per capita (de nutriente) de consumo de nutriente pelo autótrofo;  $I_n$  é o aporte de nutriente para o sistema;  $r_n$  é a saída de nutriente por nutriente do sistema;  $d_D$  é a taxa per capita de detrito que se decompõe e passa a ser nutriente disponível;  $d_1$  é a mortalidade per capita do autótrofo;  $d_2$  é a mortalidade per capita do herbívoro;  $d_3$  é a mortalidade per capita do carnívoro de primeira ordem;  $d_4$  é a mortalidade per capita do carnívoro de segunda ordem;  $e_D$  a perda per capita de detrito para fora do sistema;  $e_1$  representa taxa de perda per capita de autótrofo do sistema;  $e_2$  representa taxa de perda per capita de herbívoro do sistema;  $e_3$  representa taxa de perda per capita de carnívoro de primeira ordem do sistema;  $e_4$  representa taxa de perda per capita de carnívoro de segunda ordem do sistema;  $f_2$  é a taxa de perda per capita do autótrofo passada para o herbívoro;  $f_3$  é a taxa de perda per capita do herbívoro passada para o carnívoro de primeira ordem;  $f_4$  é a taxa de perda per capita do carnívoro de primeira ordem passada para o carnívoro de segunda ordem.  $\eta$  é a taxa de conversão de biomassa entre níveis adjacentes.  $F_i$  ( $i = 1, 2, 3, 4$ ) representa as taxas de produção em cada nível trófico.

A figura 4.3 mostra que o aumento do aporte de nutriente no sistema leva a um aumento linear de todos os seus componentes repetindo o efeito visto no modelo (4.1). Esse aumento caracteriza um efeito do tipo controle pelo doador, onde o fator controlador da densidade do compartimento depende somente da densidade do nível trófico adjacente inferior.

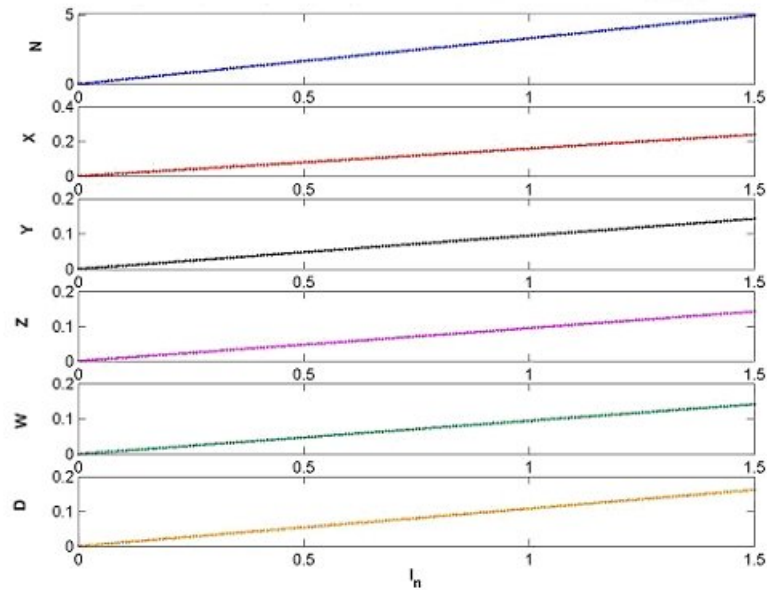


Figura 4.3: Crescimento linear da cadeia trófica (4.3) com controle pelo doador seguindo o aumento do aporte de nutriente ( $I_n$ ).  $N$  - nutriente;  $X$  - autótrofo;  $Y$  - herbívoros,  $Z$  - carnívoro primário;  $W$  - carnívoro secundário;  $D$  - detritos. Valores dos parâmetros:  $r_n = 0,005$ ,  $r_1 = 0,3$ ,  $d_D = d_1 = 0,1$ ,  $d_2 = 0,01$ ,  $d_3 = 0,02$ ,  $d_4 = 0,03$ ,  $f_2 = 6$ ,  $f_3 = f_4 = 10$ ,  $e_D = 0,1$ ,  $e_1 = e_2 = e_3 = e_4 = 0,01$ ;  $\eta = 1$ . Variação do aporte de nutriente ( $I_n$ ): 0 até 1,5.

É importante ressaltar que os dois processos de simplificação - eliminação do compartimento de detrito alocando a ciclagem diretamente no compartimento de nutriente e a eliminação da própria ciclagem de nutriente (i.e.,  $d_i = 0(i = 1, 2, 3, 4)$ ) - usados nos capítulos anteriores, não alteram qualitativamente a dinâmica dos compartimentos no equilíbrio com o aumento do aporte de nutriente ( $I_n$ ). Assim, é possível comparar os resultados obtidos nesta seção com modelos de controle topo-base de complexidade similar, o que será feito na seção seguinte.

#### 4.4 Um modelo de cadeia trófica com controle topo-base com resposta funcional tipo II

Um esquema de cadeia trófica envolvendo nutriente, autótrofo, herbívoro e carnívoro sem ciclagem de nutriente pode ser visualizado na figura 4.4:

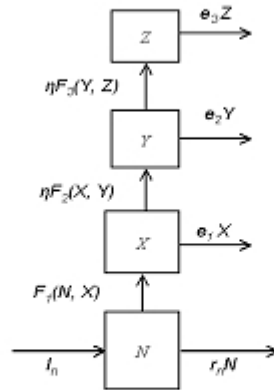


Figura 4.4: Modelo de cadeia trófica com um nível de carnívoro.  $N$  - nutriente,  $X$  - autótrofo,  $Y$  - herbívoro,  $Z$  - carnívoro de primeira ordem.

Um modelo para o esquema trófico da figura 4.4 pode ser descrito por:

$$\begin{aligned}
\frac{dN}{dt} &= I_n - \frac{r_1NX}{k_1 + N} - r_nN, \\
\frac{dX}{dt} &= \frac{r_1NX}{k_1 + N} - \left( \frac{f_2XY}{b_2 + X} \right) - e_1X, \\
\frac{dY}{dt} &= \eta \left( \frac{f_2XY}{b_2 + X} \right) - \frac{f_3YZ}{b_3 + Y} - e_2Y, \\
\frac{dZ}{dt} &= \eta \left( \frac{f_3YZ}{b_3 + Y} \right) - e_3Z.
\end{aligned} \tag{4.4}$$

As funções de interação trófica  $F$  na figura 4.4 são definidas da seguinte forma:

$$\begin{aligned}
F_1(N, X) &= \frac{r_1NX}{k_1 + N}, \\
F_2(X, Y) &= \frac{f_2XY}{b_2 + X}, \\
F_3(Y, Z) &= \frac{f_3YZ}{b_3 + Y}.
\end{aligned}$$

O modelo (4.4) consiste em respostas funcionais e numéricas do tipo Monod para o autótrofo (um caso de resposta funcional tipo II para absorção de nutrientes) e tipo II para os demais níveis tróficos.

$N$  é o nível de nutriente;  $X$  é a densidade do autótrofo;  $Y$  é a densidade de herbívoros;  $Z$  é a densidade de carnívoro de primeira ordem;  $r_1$  é a taxa máxima de crescimento do autótrofo;  $I_n$  é o aporte de nutriente para o sistema;  $r_n$  é a taxa de saída de nutriente por nutriente do sistema;  $k_1$  é a concentração de meia saturação do nutriente;  $e_1$  representa a taxa de perda de autótrofo por autótrofo do sistema;  $e_2$  a taxa de perda de herbívoro por herbívoro do sistema;  $e_3$  a taxa de perda de carnívoro por carnívoro do sistema;  $f_2$  é a taxa máxima de ataque do herbívoro;  $f_3$  é a taxa máxima de ataque do carnívoro.  $\eta$  é a taxa de conversão de biomassa

entre níveis tróficos adjacentes. Os termos  $b_i$  são as densidades de meia saturação dos respectivos níveis tróficos.  $F_i$  representa as taxas de produção em cada nível trófico, oriundas da interação entre níveis tróficos adjacentes.

A figura 4.5 mostra o controle topo-base à medida que novos níveis tróficos vão sendo incorporados à cadeia trófica.

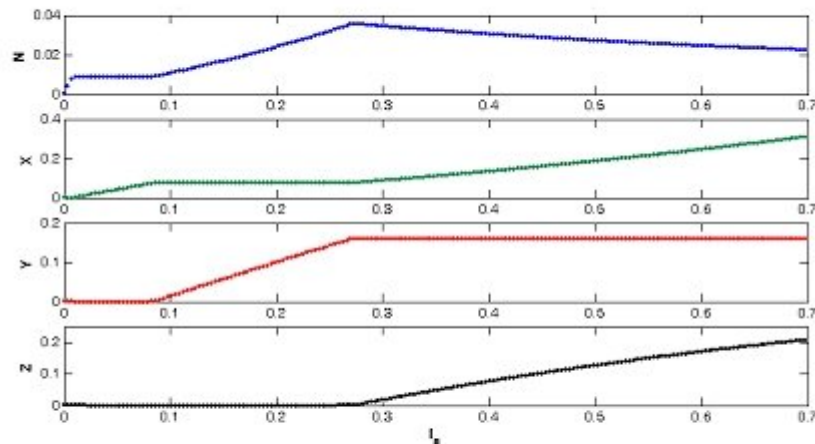


Figura 4.5: Modelo (4.4) com resposta funcional tipo II.  $N$ -nutriente;  $X$ -autótrofo;  $Y$ - herbívoro,  $Z$ - carnívoro. Valores dos parâmetros:  $r_n = 1, r_1 = 10, f_2 = 4, f_3 = 3, 5, e_1 = e_2 = e_3 = 1, k_1 = 0,08, b_2 = 0,23, b_3 = 0,4, \eta = 1$ . Variação do aporte de nutriente ( $I_n$ ): 0 até 0,3.

Interessante notar o decréscimo de nutriente com a entrada do carnívoro ( $Z$ ). O controle topo-base de  $Z$  sobre  $Y$  faz com que  $Y$  seja constante no equilíbrio (resultado obtido por  $dZ/dt = 0$ ). Neste caso, as perdas per capita do autótrofo serão dadas por  $(f_2 Y / (b_2 + X)) + e_1$ . Como  $Y$  está controlado por  $Z$ ,  $X$  fica liberado para crescer, diminuindo por conseguinte o termo da perda per capita do autótrofo dado por  $f_2 Y / (b_2 + X)$ . Ou seja, o total de perda per capita do autótrofo diminui (uma vez que  $e_1$  é constante), aumentando assim a taxa de crescimento per capita de  $X$  dada por  $r_1 N / (k_1 + N)$ . Esse aumento impinge um consumo crescente de

nutriente, levando ao decréscimo de sua concentração.

#### 4.5 Conclusão

A dinâmica de cadeias tróficas é significativamente dependente de efeitos base-topo e/ou topo-base. Uma estrutura diferente dessas duas é o controle pelo doador, onde a espécie que serve de recurso para seu consumidor influencia a dinâmica deste, não ocorrendo o contrário, no entanto (Poggiale **et al.**, 1998). Os modelos controlados pelo doador analisados mostram um aumento de todos os níveis com o aumento do aporte de nutriente, sendo concomitante a invasão e a persistência de cada nível – um efeito até então não encontrado nos modelos estudados neste trabalho. Para confirmar tal fato, foram apresentados modelos com controle topo-base de complexidade similar aos do tipo controle pelo doador sob efeito da variação de aporte de nutriente. As simulações confirmaram o aumento gradual da cadeia trófica com o aumento do aporte, bem como a constância e a variação de certos níveis com o comprimento da própria cadeia trófica. Essas diferenças comportamentais ratificam a importância da controle pelo doador na resposta dinâmica de cadeias e redes tróficas sob a influência do aumento do aporte de nutriente. O controle pelo doador pode se manifestar em sistemas heterogêneos, onde a predação de uma pequena parcela da população não influencia na população geral da presa (Poggiale **et al.**, 1998). Também ocorre o controle pelo doador quando a influência da predação é proeminente em organismos mais velhos ou debilitados por alguma doença (Pimm, 1982).

# Capítulo 5

## Dinâmica de cadeias tróficas competitivas

### 5.1 Introdução

Uma rede trófica é composta por uma diversidade de organismos onde alguns podem ocupar o mesmo nível trófico e ter nichos ecológicos muito parecidos, cujos recursos podem ser limitantes. Essa situação resultará em competição por exploração ou por interferência. Um modelo composto por nutriente e dois autótrofos competitivos por exploração é analisado à luz do aporte de nutriente. Sua dinâmica é significativamente alterada no que tange à coexistência das espécies, quando se inserem dois herbívoros especialistas que se nutrem dos respectivos autótrofos.

### 5.2 Modelo de competição por interferência

Uma outra estrutura de competição consiste na competição por interferência. O esquema trófico da figura 5.1 representa duas espécies competindo por interferência.

Neste contexto o nutriente não é considerado explicitamente (cf. figura 5.2) por intermédio de uma dinâmica própria conforme o esquema da figura 5.1. Um modelo para o esquema trófico da figura 5.1 pode ser descrito por:

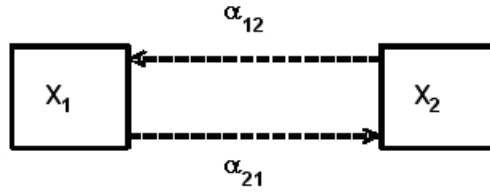


Figura 5.1: Esquema de competição por interferência.  $X_1$  - competidor 1,  $X_2$  - competidor 2. A dinâmica do recurso pelo qual se compete não está explícito no esquema. A competição é veiculada pelos coeficientes  $\alpha_{21}$  e  $\alpha_{12}$ .

$$\begin{aligned} \frac{dX_1}{dt} &= r_1 \left( 1 - \frac{X_1}{K_1} - \frac{\alpha_{12}X_2}{K_1} \right) X_1, \\ \frac{dX_2}{dt} &= r_2 \left( 1 - \frac{X_2}{K_2} - \frac{\alpha_{21}X_1}{K_2} \right) X_2, \end{aligned} \tag{5.1}$$

onde  $X_1$  é a densidade do autótrofo 1;  $X_2$  é a densidade do autótrofo 2;  $r_1$  é a taxa máxima de crescimento do autótrofo 1;  $\alpha_{12}$  é o coeficiente de interferência causada pelo autótrofo 2 no autótrofo 1;  $\alpha_{21}$  é o coeficiente de interferência causada pelo autótrofo 1 no autótrofo 2;  $r_2$  é a taxa de crescimento do autótrofo 2;  $K_1$  é a capacidade de suporte do meio para o autótrofo 1 e  $K_2$  é a capacidade de suporte do meio para o autótrofo 2 - esses dois parâmetros descrevem implicitamente o nutriente. Os possíveis resultados dinâmicos para esta estrutura competitiva incluem coexistência bem como exclusão competitiva de uma das espécies.



### 5.3 Modelo de competição por exploração

O esquema trófico mostrado na figura 5.2 representa uma competição entre duas espécies ( $X_1$  e  $X_2$ ) pela exploração de um recurso em comum ( $N$ ).

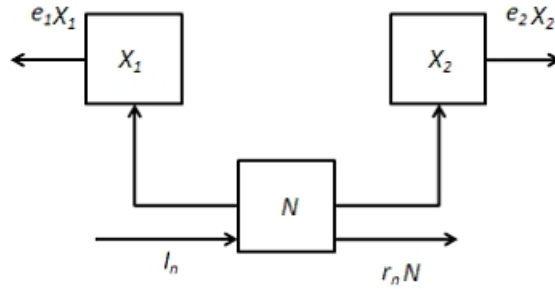


Figura 5.2: Esquema representando competição por exploração.  $N$  - nutriente;  $X_1$  - autótrofo 1;  $X_2$  - autótrofo 2.

Um modelo para a figura 5.2 pode ser dado por:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= I_n - r_n N - \frac{r_1 X_1 N}{k_1 + N} - \frac{r_2 X_2 N}{k_2 + N}, \\ \frac{dX_1}{dt} &= \frac{r_1 X_1 N}{k_1 + N} - e_1 X_1, \\ \frac{dX_2}{dt} &= \frac{r_2 X_2 N}{k_2 + N} - e_2 X_2, \end{aligned} \tag{5.2}$$

$N$  é o nível de nutriente;  $X_1$  é a densidade do autótrofo 1;  $X_2$  é a densidade do autótrofo 2;  $r_1$  é a taxa máxima de crescimento do autótrofo 1;  $r_2$  é a taxa máxima de crescimento do autótrofo 2;  $I_n$  é o aporte de nutriente para o sistema;  $r_n$  é a taxa de saída de nutriente por nutriente do sistema;  $e_1$  é a mortalidade per capita do autótrofo 1;  $e_2$  é a mortalidade per capita do autótrofo 2;  $k_1$  e  $k_2$  são as constantes

de meia saturação do autótrofo 1 e 2, respectivamente. No cálculo dos pontos de equilíbrio de (5.2) há dois valores para o compartimento de nutriente:

$$N_1^* = \frac{e_1 k_1}{r_1 - e_1}, \quad (5.3)$$

ou

$$N_2^* = \frac{e_2 k_2}{r_2 - e_2}. \quad (5.4)$$

As expressões (5.3) e (5.4) significam que, a menos que os parâmetros sejam idênticos, as duas espécies competidoras não podem coexistir. Portanto o modelo (5.2) leva à exclusão competitiva de uma das espécies. A expressão (5.3) refere-se ao caso em que há um equilíbrio com  $X_1$  e  $N$ , ao passo que (5.4) se refere a este mesmo tipo de equilíbrio com  $X_2$  e  $N$ .

Interessante observar que se

$$\frac{e_1 k_1}{r_1 - e_1} < \frac{e_2 k_2}{r_2 - e_2}, \quad (5.5)$$

$N_2$  se extingue, uma vez que sua taxa de variação,  $dX_2/dt$ , será sempre negativa.

Para isso, basta verificar que

$$\frac{dX_2}{dt} = \frac{r_2 X_2 N}{k_2 + N} - e_2 X_2 < 0,$$

$$\frac{r_2 N}{k_2 + N} < e_2,$$

$$N < \frac{e_2 k_2}{r_2 - e_2}.$$

Assim, se  $X_1$  e  $N$  se estabilizarem em (5.3),  $X_2$  não conseguirá invadir e persistir no sistema, uma vez que

$$N_1^* = N = \frac{e_1 k_1}{r_1 - e_1} < \frac{e_2 k_2}{r_2 - e_2},$$

e neste caso,  $dX_2/dt < 0$ .

Este resultado de exclusão competitiva - somente uma espécie persiste no sistema - pode ser estendido para  $n$  espécies competitivas por um único recurso (Smith e Waltman, 1995). O modelo 5.2 possui um único resultado dinâmico de exclusão competitiva contrastando com os dois resultados possíveis - exclusão ou coexistência - apresentado pelo modelo (5.1).

#### 5.4 Modelo de competição por exploração e herbívoro especialista

A inserção de outros níveis tróficos no esquema trófico da figura 5.2 pode ocorrer de formas distintas tais quais, predadores de topo de cadeia especialistas ou generalistas. Nesta seção será considerada a inserção de dois herbívoros especialistas no esquema trófico de competição por exploração da figura 5.2, como mostrado na figura 5.3.

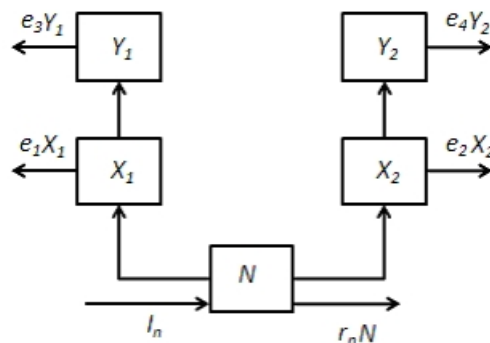


Figura 5.3: Esquema trófico de competição por exploração com herbívoros especialistas.  $N$  - nutriente,  $X_1$  - autótrofo 1,  $X_2$  - autótrofo 2,  $Y_1$  - herbívoro 1,  $Y_2$  - herbívoro 2.

#### 5.5 Resposta Funcional tipo I

Um modelo da figura 5.3 com resposta funcional do tipo I pode ser dado por:

$$\begin{aligned}
\frac{dN}{dt} &= I_n - r_n N - r_1 X_1 N - r_2 X_2 N, \\
\frac{dX_1}{dt} &= r_1 X_1 N - f_1 X_1 Y_1 - e_1 X_1, \\
\frac{dX_2}{dt} &= r_2 X_2 N - f_2 X_2 Y_2 - e_2 X_2, \\
\frac{dY_1}{dt} &= \eta f_1 X_1 Y_1 - e_3 Y_1, \\
\frac{dY_2}{dt} &= \eta f_2 X_2 Y_2 - e_4 Y_2.
\end{aligned} \tag{5.6}$$

Como nas análises anteriores, não há um compartimento de detritos, apenas as taxas de saídas por mortalidade (irrecuperáveis) nos diversos níveis tróficos.  $N$  é o nível de nutriente;  $X_1$  é a densidade do autótrofo 1;  $X_2$  é a densidade do autótrofo 2;  $Y_1$  é a densidade do herbívoro 1;  $Y_2$  é a densidade do herbívoro 2;  $r_1$  é a taxa intrínseca de crescimento do autótrofo 1;  $r_2$  é a taxa intrínseca de crescimento do autótrofo 2;  $I_n$  é o aporte de nutriente para o sistema;  $r_n$  é a taxa de saída de nutriente do sistema por nutriente;  $e_1$  é a taxa de mortalidade per capita do autótrofo 1;  $e_2$  é a taxa de mortalidade per capita do autótrofo 2;  $e_3$  é a taxa de mortalidade per capita do herbívoro 1;  $e_4$  é a taxa de mortalidade per capita do herbívoro 2;  $f_1$  é a taxa de ataque do herbívoro 1 e  $f_2$  é a taxa de ataque do herbívoro 2.  $\eta$  é uma taxa de conversão de biomassa autotrófica em biomassa de herbívoro.

Os pontos de equilíbrio do modelo (5.6) são dados por:

$$\begin{aligned}
N^* &= \frac{I_n}{r_n + r_1 \frac{e_3}{f_1} + r_2 \frac{e_4}{f_2}}, \\
X_1^* &= \frac{e_3}{f_1}, \\
X_2^* &= \frac{e_4}{f_2}, \\
Y_1^* &= \frac{r_1 \left( \frac{I_n}{r_n + r_1 \frac{e_3}{f_1} + r_2 \frac{e_4}{f_2}} \right) - e_1}{f_1}, \\
Y_2^* &= \frac{r_2 \left( \frac{I_n}{r_n + r_1 \frac{e_3}{f_1} + r_2 \frac{e_4}{f_2}} \right) - e_2}{f_2}.
\end{aligned} \tag{5.7}$$

Pode-se observar que o nutriente ( $N^*$ ) e os herbívoros ( $Y_1^*, Y_2^*$ ) dependem diretamente do aporte de nutriente ( $I_n$ ) - níveis tróficos não adjacentes estão positivamente correlacionados com o aumento de nutriente, como previsto pelo controle base-topo de cadeias tróficas. Os pontos de equilíbrio dos autótrofos competidores dependem somente da taxa de mortalidade per capita e da taxa de ataque de seus respectivos herbívoros especialistas. Por conseguinte, os autótrofos não variam com o aporte de nutriente. A análise do aumento do aporte de nutriente e seu efeito nos níveis tróficos (Fig. 5.4) permite verificar o efeito de cascata trófica. Quando o aporte alcança uma quantidade suficiente para permitir a invasão do herbívoro especialista  $Y_1$ , o autótrofo 1 torna-se constante, e o nutriente aumenta conseqüentemente. O mesmo ocorre com o predador especialista  $Y_2$  e o autótrofo  $X_2$ . Com a presença dos dois herbívoros e a conseqüente constância dos dois autótrofos, o crescimento do compartimento de nutriente torna-se bem mais acentuado.

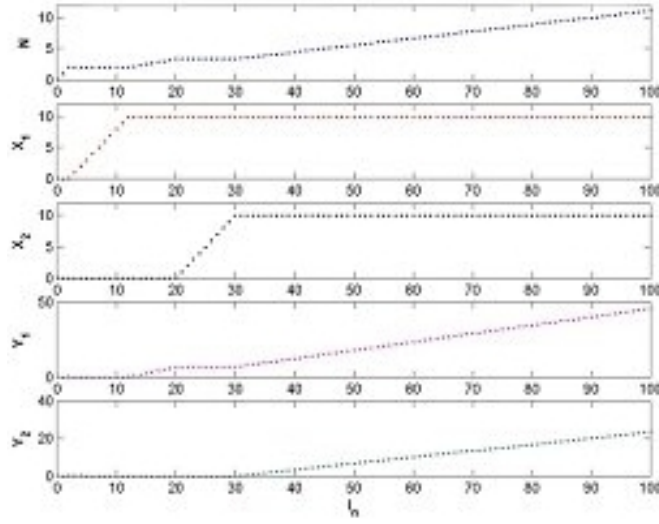


Figura 5.4: Densidade dos compartimentos do modelo (5.6) com resposta funcional tipo I em função da variação do aporte de nutriente em uma cadeia trófica com dois herbívoros especialistas. Valores dos parâmetros:  $r_n = 1$ ;  $\eta = 1$ ;  $r_1 = 0,5$ ;  $r_2 = 0,3$ ;  $e_1 = e_2 = e_3 = e_4 = 1$ ;  $f_1 = f_2 = 0,1$ . Variação do aporte de nutriente ( $I_n$ ): 0 até 100.

## 5.6 Resposta Funcional tipo II

A mesma análise da seção anterior pode ser feita usando-se a resposta funcional do tipo II. O modelo resultante é dado por:

$$\begin{aligned} \frac{dN}{dt} &= I_n - r_n N - \frac{r_1 N}{k_1 + N} X_1 - \frac{r_2 N}{k_2 + N} X_2, \\ \frac{dX_1}{dt} &= \frac{r_1 N}{k_1 + N} X_1 - \frac{f_1 X_1}{b_1 + X_1} Y_1 - e_1 X_1, \\ \frac{dX_2}{dt} &= \frac{r_2 N}{k_2 + N} X_2 - \frac{f_2 X_2}{b_2 + X_2} Y_2 - e_2 X_2, \\ \frac{dY_1}{dt} &= \frac{\eta f_1 X_1}{b_1 + X_1} Y_1 - e_3 Y_1, \\ \frac{dY_2}{dt} &= \frac{\eta f_2 X_2}{b_2 + X_2} Y_2 - e_4 Y_2. \end{aligned} \tag{5.8}$$

As variáveis e parâmetros são os mesmos do modelo (5.8), exceção feita a

$b_i$  ( $i = 1, 2$ ) que representam as densidades de meia saturação e  $f_i$  ( $i = 1, 2$ ) representam as taxas máximas de ataque dos herbívoros  $Y_1$  e  $Y_2$ .

A figura 5.5 mostra que o efeito do aumento do aporte de nutriente na cadeia trófica permanece igual ao efeito provocado pela resposta funcional do tipo I. Interessante ressaltar que a inserção de dois herbívoros especialistas pode eliminar a exclusão competitiva inerente ao módulo de competição por exploração composto por  $X_1$ ,  $X_2$  e  $N$ . Tal fato não aconteceria caso se inserissem herbívoros generalistas que predassem ambos os competidores e possuísssem populações constantes.

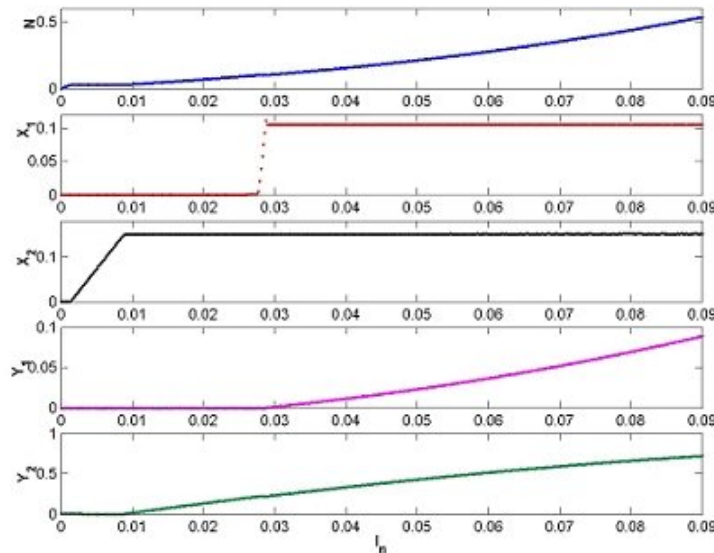


Figura 5.5: Densidade dos compartimentos do modelo (5.8) com resposta funcional tipo II em função da variação do aporte de nutriente em uma cadeia trófica com dois herbívoros especialistas. Valores dos parâmetros:  $r_n = 0,05$ ;  $r_1 = 2$ ;  $r_2 = 0,6$ ;  $\eta = 1$ ;  $e_1 = 0,01$ ;  $e_2 = e_3 = 0,05$ ;  $e_4 = 0,07$ ;  $f_1 = f_2 = 1$ ;  $k_1 = 20$ ;  $k_2 = 0,3$ ;  $b_1 = b_2 = 2$ . Variação do aporte de nutriente ( $I_n$ ): 0 até 0,09.

## 5.7 Conclusão

A competição ocorre sempre quando os recursos são limitantes, seja dentro de uma mesma espécie, seja em espécies diferentes. Em ambos os casos isso pode levar à extinção de uma ou mais espécies. No modelo de competição por exploração estudado, a espécie que consegue subsistir com o menor nível de nutriente exclui a outra – o fenômeno da exclusão competitiva. Tal exclusão não ocorre quando somente todos os parâmetros das duas espécies são idênticos – uma situação irrealista do ponto de vista biológico. A inserção de herbívoros especialistas no modelo de competição por exploração possibilita a coexistência de ambos os competidores. A teia trófica passa a ter um controle topo-base realizado por ambos os herbívoros. Cada herbívoro especialista controla o nível de seu respectivo autótrofo e libera o crescimento do nível de nutriente, diminuindo assim a sua competição exercida pelos dois autótrofos (DeAngelis, 1992).



# Capítulo 6

## Discussão

A interação entre os seres vivos e seu ambiente - o acoplamento entre a parte biótica e abiótica - se insere no contexto de ecologia de ecossistemas (Stiling, 1999). A organização desses ítems bióticos e abióticos pode ser formulada a partir de níveis tróficos e a estrutura constituída por esses diversos níveis pode formar uma cadeia ou rede trófica. Com esses dados foram montados modelos estratégicos que possuem a estrutura de semi-quimiostato, uma vez que o recurso (no caso, nutriente) e os demais níveis tróficos têm valores diferentes de vazão para fora do sistema (Murdoch *et al.*, 2003). Isso ocorre em contrapartida ao quimiostato, onde há uma saída controlada (igual) de nutrientes e demais níveis tróficos. Historicamente o quimiostato tem sido usado como meio de cultura de bactérias limitadas por nutrientes em estudos envolvendo o metabolismo e fisiologia microbiana e, ultimamente, em estudos de dinâmica populacional (Grivet, 2001). Partindo de um modelo estratégico simples composto por compartimentos de nutriente e autótrofo, montou-se paulatinamente uma série de modelos com níveis tróficos superiores, analisando-se em cada um deles o efeito do aporte de nutriente. Um resultado comum aos modelos foi a alternância de níveis tróficos com o enriquecimento de nutriente - somente níveis não adjacentes possuíam uma correlação positiva com o aumento do aporte. Esse fato corrobora o efeito base-topo da teoria proposta por Oksanen *et al.* (1981), que é válido também para o caso em que o nutriente é veiculado pela capacidade suporte. Uma estrutura que

apresentou uma correlação positiva entre todos os níveis tróficos é a referente ao modelo com controle pelo doador (DeAngelis (1992); Pimm (1982)). A estrutura de rede trófica sob a forma de semi-quimiostato mostra que a inserção de dois herbívoros especialistas geram a coexistência de autótrofos que competem pelo mesmo recurso por exploração. Na ausência desses herbívoros especialistas, o resultado da dinâmica é a exclusão competitiva de um dos autótrofos para qualquer nível de populações iniciais (Smith e Waltman, 1995). Aliada à dinâmica de nutriente, a ciclagem deste é uma extensão dos modelos aqui analisados, bem como de outras redes tróficas. Um tópico de interesse diz respeito à inserção de detritívoros, criando assim uma possível cadeia trófica de detritos em adição à uma cadeia de herbívoros. Essa duas cadeias - detritos e herbívoros - podem compartilhar um predador de topo, cuja predação pode exercer efeito indiretos mediados pela densidade nas duas estruturas (Attayde e Ripa, 2008). Nos modelos aqui estudados, o nutriente possuía uma entrada alóctone e uma saída, ao passo que os demais níveis possuíam somente uma saída irrecuperável quando a ciclagem não era considerada. Em contrapartida a esta estrutura, a entrada alóctone de níveis tróficos bióticos tem sido levantada como um possível fator de alteração da dinâmica de redes/cadeias tróficas com dinâmica de nutriente (Loreau e Holt, 2004). No âmbito de nutrientes e detritos, cresce a importância da modelagem dos processos de decomposição com intuito de verificar quais as possíveis influências que estes processos podem exercer na dinâmica dos demais níveis considerados dentro da rede trófica (Moore **et al.**, 2004). Por fim, os aspectos espaciais que envolvem processos de difusão, advecção de todos os níveis tróficos podem também ser modelados para se avaliar quais as influências que tais processos exercem na dinâmica de todos os níveis em comparação com os resultados obtidos para os casos em que tais processos não foram considerados (Carbonel e Valentin, 1999). Dados os modelos analisados neste trabalho, bem como um subconjunto de possibilidades de extensão mencionado, todos ressaltam o papel que modelos estratégicos podem desempenhar na compreensão dos fatores que promovem comportamento de redes

tróficas com dinâmica explícita de nutriente.

# Referências Bibliográficas

- J.L. Attayde e J. Ripa. The coupling between grazing and detritus food chains and the strength of trophic cascades across a gradient of nutrient enrichment. **Ecosystems**, 11(6), 2008.
- C.A.A.H. Carbonel e J.L. Valentin. Numerical modelling of phytoplankton bloom in the upwelling ecosystem of c.f.b. **Ecological Modelling**, 116(15):135–148, 1999.
- D.L. DeAngelis. **Dynamics of Nutrients and Food Webs**. London Chapman & Hall, 1992.
- D.L. DeAngelis, P.J. Mulholland, A.V. Palumbo, A.D. Steinman, M.A. Huston, e J.W. Elwood. Nutrient dynamics and food-web stability. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 20:71–95, 1989.
- S. Diehl e M. Feissel. Intraguild prey suffer enrichment of their resources: a microcosm experiment with ciliates. **Ecology**, 82(11):2977–2983, 2001.
- J.P. Grivet. Nonlinear population dynamics in the chemostat. **Computing in Science and Engineering**, páginas 48–55, 2001.
- A.L. Lehninger. **Princípios de Bioquímica**. Sarvier, 2006.
- M. Loreau e R.D. Holt. Spatial flows and the regulation of ecosystems. **The American Naturalist**, 163(4):606–615, 2004.
- R.M. May. **Stability and Complexity in Model Ecosystems**. Princeton University Press, 1973.

- E. McCauley e W.W. Murdoch. Predator-prey dynamics in environments rich and poor in nutrients. **Nature**, 343:455–457, 1990.
- J.C. Moore, E.L. Berlow, D.C. Coleman, P.C. de Ruiter, Q. Dong, Hastings A, N.C. Johnson, K.S. McCann, K. Melville, P.J. Morin, K. Nadelhoffer, A.D. Rosemond, D.M. Post, J.L. Sabo, K.M. Scow, M.J. Vani, e D.H. Wall. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. **Ecology Letters**, 7:584–600, 2004.
- A. Mougi e K. Nishimura. The paradox of enrichment in an adaptive world. **Proc. R. Soc. B**, 275:2563–2568, 2008.
- W.W. Murdoch, C.J. Briggs, e R.M. Nisbet. **Consumer-Resources dynamics**. Princeton University Press, 2003.
- L. Oksanen, S.D. Fretwell, J. Arruda, e P. Niemela. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. **The American Naturalist**, 118(2):240, 1981.
- S.L. Pimm. **Food Webs**. Chapman and Hall, 1982.
- J.C. Poggiale, J. Michalski, e R. Arditi. Emergence of donor control in patchy predator-prey systems. **Bulletin of Mathematical Biology**, 60:1149–1166, 1998.
- R.E. Ricklefs. **Econômia da Natureza**. Guanabara Koogan, 2003.
- M.L. Rosenzweig. Paradox of enrichment: Destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. **Science**, 171(1):385–387, 1971.
- H. Smith e P. Waltman. **The Theory of the Chemostat**. Cambridge University Press, 1995.
- P. Stiling. **Ecology: Theories and Applications**. Prentice Hall, 1999.

# 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](#)