

---

# Interacções entre espécies - Predação

## 8. Introdução à Predação

### 8.1 Definições

Quase todos os livros de texto de ecologia tem a sua própria definição de predação. Suponho que a falta de consenso deriva de variações no grau de reconhecimento, por parte dos autores, de que um acto de predação é, independentemente do seu significado ecológico (nível populacional de organização da matéria viva), um acto comportamental (nível individual de organização). Outros tipos de interacções entre espécies, como a competição e o mutualismo, não implicam necessariamente comportamentos individuais bem visíveis, e a definição destas interacções deriva apenas do seu significado ecológico. A predação, pelo contrário, pode ser definida como um acto comportamental individual, um processo ecológico, ou, mais frequentemente, uma combinação de ambos.

Como em todas as definições de termos com significado ecológico, a dificuldade reside em saber quão específica a definição deve ser ou, o que é equivalente, quantas excepções se está disposto a tolerar. Por razões pedagógicas, apresento em seguida uma sequência de definições de predação retiradas de livros de ecologia e do uso verbal dado por ecologistas; as definições estão alinhadas por ordem crescente de generalidade:

*(a) Ocorre predação quando um organismo mata outro com o objectivo de se alimentar dele.*

Esta é talvez a definição mais comum. Alguns ecologistas restringi-la-iam ao reino animal, mas outros permitiriam a inclusão de plantas (como presa ou predador). O traço característico desta definição é que requer a existência de um acto comportamental do predador e a morte da presa, mas, num sentido mais lato, esta definição inclui o consumo de sementes e certos tipos de herbivorismo. Os parasitas, contudo, estão excluídos (por definição, o parasita não mata o hospedeiro), mas os parasitóides estão incluídos (o parasitóide mata o hospedeiro).

*(b) Ocorre predação quando indivíduos de uma espécie comem matéria viva de outra espécie.*

Esta definição inclui a definição (a), mais o herbivorismo e ainda todos os tipos de parasitismo. A diferença resulta de se abandonar o requisito de que a presa deve morrer. A preferência por esta definição

deriva em geral do reconhecimento de que existe uma certa arbitrariedade na distinção entre predação e parasitismo.

*(c) Predação é um processo pelo qual uma população beneficia às custas de outra.*

Esta definição difere das anteriores ao ignorar por completo o tipo de comportamento individual envolvido no acto de predação. Foca apenas as consequências ecológicas do processo. Os ecologistas teóricos tendem a favorecer esta definição, pois é aquela que melhor enquadra as suas equações matemáticas (ver adiante) e frequentemente apresentam outras versões desta definição que querem dizer pouco mais ou menos o mesmo. Rosenzweig (1973), por exemplo, ocupado com problemas de coevolução da presa e do predador, escreveu que «Um predador explora a população de vítimas se, e só se, (i) a adaptabilidade (fitness) média da vítima é diminuída pelo aumento da densidade do predador e (ii) a adaptabilidade média do predador aumenta quando a densidade da vítima aumenta». Pimm (1982) e Gomes (1993), ocupados em analisar teias tróficas por meio de métodos gráficos, dizem que «quando duas espécies estão unidas por duas linhas, tendo uma linha um sinal "-" e a outra linha um sinal "+", as espécies podem ser encaradas como predador e presa, ou espécie receptora e espécie dadora».

*(d) Predação é qualquer processo ecológico em que energia e matéria fluem de uma espécie para outra.*

Esta definição tem a vantagem de não deixar lugar para excepções. Note-se, contudo, que a definição inclui todos os organismos heterotróficos. Até mesmo os ecologistas matemáticos torcem o nariz à inclusão, por exemplo, dos decompositores nesta definição (estas criaturas requerem em geral equações diferentes...). A definição enfatiza, contudo, o papel da predação como mecanismo de transferência de energia ao longo da teia trófica.

Esta lista de definições não é exaustiva e a escolha depende muito da utilidade que tenham para cada caso específico.

**EXERCÍCIO.** Retirar 2 ou 3 livros da biblioteca que abordem o tema "predação" e procurar uma definição. Discutir se a definição dada se enquadra entre estas ou se justifica que se aumente a lista.

Um ecologista comportamental talvez escolha a definição (a) mas para filosofar sobre ecologia, a escolha certa talvez seja (c) ou (d); para efectuar modelos do ciclo de materiais num ecossistema (carbono, azoto etc.) a escolha recai sobre (d). Para fins de investigação de campo eu prefiro a (b), mas para fins teóricos escolho a (c). É esta última, de resto, que adopto no decorrer das páginas que se seguem.

Independentemente da definição de predação adoptada, a interacção presa-predador é uma peça fundamental da grande teia ecológica, razão por que tem sido um dos principais objectos de estudo em Ecologia Animal. Poder-se-ão talvez considerar três tipos de estudos presentes na literatura sobre predação. (i) O primeiro é do tipo teórico e as suas origens estão associadas a pioneiros como Lotka (1925), Volterra (1926) e Nicholson and Bailey (1935). Aqui foram desenvolvidos modelos matemáticos que pretendem

reproduzir o comportamento dinâmico da interação presa-predador na natureza sob pressupostos variados que dizem respeito aos mecanismos subjacentes a essa interação. (ii) O segundo tipo de estudos é de natureza experimental e as suas origens estão associadas ao nome de Gause (1934). Foram criadas interações presa-predador em condições laboratoriais, usando animais fáceis de manipular, como protozoários e artrópodes. O comportamento destes sistemas pode então ser comparado com modelos teóricos do tipo (i). Finalmente, (iii) o terceiro tipo de estudos são as investigações de campo, onde é possível observar interações entre populações selvagens (introduzidas pelo ecologista ou já existentes) que têm sido interpretadas à luz de princípios vários derivados dos tipos de estudo (i) e (ii).

Existe um objectivo de estudo importante, comum a muitos destes estudos, que me parece estar na mente de muitos ecologistas sempre que o tema predação é discutido. Trata-se de saber se é ou não possível a um predador controlar o crescimento da população presa e, caso seja possível, como e em que condições ocorre esse controle. O "controle" pode ser feito, evidentemente, levando o sistema presa-predador para um equilíbrio trivial (a presa extingue-se) ou para um equilíbrio estável, em que as duas espécies coexistem, estando a presa numa densidade populacional abaixo do seu  $K$ . O interesse prático desta questão é evidente, se recordarmos que certas presas são espécies de artrópodes que sob certas condições têm explosões populacionais ("booms"), constituindo pragas na agricultura e problemas sanitários graves. O problema é portanto central para os biólogos interessados no controle biológico de pragas. Neste texto dedico alguma atenção a este problema que, embora seja eminentemente prático, tem merecido considerável atenção por parte da teoria ecológica

Começo por apresentar o contexto matemático geral em que se pode enquadrar a interacção presa-predador, quer em reprodutores contínuos, quer em sazonais. Neste último caso incluo a interacção hospedeiro-parasitóide, que é costume tomar como sendo um caso particular de relação presa-predador e, também, a interacção praga-inimigo, no caso da presa constituir uma praga e o predador ser o seu inimigo natural introduzido pelo homem para controlar a praga. O contexto matemático geral permite posteriormente "encaixar" vários tipos de pressupostos acerca das características ecológicas da presa e do predador. Estas características dizem respeito à existência (ou não) de autoregulação nas duas populações, às respostas funcional e numérica do predador, à forma como o predador pesquisa a presa no espaço etc. Globalmente, estas características constituem aquilo que se designa por componentes da predação, assunto que discuto no fim, não sem antes apresentar em detalhe o estudo de sistemas presa-predador com algumas das características ecológicas mais simples que se pode conceber.

## 8.2 Equações gerais. Resposta funcional e resposta numérica.

### *Reprodutores Contínuos*

Nesta Secção vou apresentar um sistema de equações, de índole muito geral, que representa a interacção entre um predador (densidade simbolizada por  $Y$ ) e a sua presa (com densidade  $X$ ). Verdadeiramente  $X$  e  $Y$  não têm que se referir estritamente a uma presa e um predador, poderão tratar-se, respectivamente, de um hospedeiro e do seu parasitóide, como é frequente no controle biológico de pragas, ou, de um modo geral, de duas espécies que se enquadrem na definição (c) da Secção 8.1. Na ausência do predador, a presa deve ter uma taxa de crescimento que, como se viu no estudo da população isolada, deve ser uma função qualquer da sua própria densidade. Assumindo que se trata de um reprodutor contínuo:

$$dX/dt = f(X)$$

Suponha-se que, em vez de viver isolada, a presa é consumida pelo predador. Se, em média, *um indivíduo* predador consumir a quantidade  $g(X,Y)$  de presa por unidade de tempo, então a taxa de crescimento da presa deve ser:

$$dX/dt = f(X) - Yg(X,Y) \quad [8.1a]$$

A função  $g(X,Y)$  designa-se por resposta funcional do predador. Representa o consumo *per capita* médio do predador num instante de tempo e, repare-se, é uma função das densidades populacionais das duas espécies. Tratando-se a resposta funcional de uma medida individual, o impacto global do predador sobre a presa é obtido multiplicando a resposta funcional pela densidade do predador,  $Y$ .

**EXERCÍCIO.** Pensa no significado biológico da resposta funcional e porque é que deve depender de  $Y$  e de  $X$ . A resposta funcional não terá em atenção o grau de não-saciamento do predador (daí ser função de  $X$ )? Não terá em atenção também a possível existência de interferência entre os predadores (daí ser função de  $Y$ )? Para uma densidade constante do predador, como será que  $g(X,Y)$  varia quando  $X$  aumenta?

Considere-se agora o predador e suponha-se que ele é monofágico, portanto depende unicamente da presa  $X$ . A sua taxa de crescimento deve depender das densidades das duas populações. Por um lado, a densidade *per capita* do predador deve aumentar em função ( $u$ ) da quantidade de presa ingerida por cada predador,  $g(X,Y)$ . Por outro lado, a densidade do predador deve decrescer por acção da sua taxa de mortalidade  $v$ , ela própria função da densidade, i.e.  $v(Y)$ . Assim:

$$dY/dt = [u g(X,Y) - v(Y)] Y \quad [8.1b]$$

A quantidade  $u g(X,Y) - v(Y)$  representa o crescimento *per capita* do predador, e designa-se por resposta

numérica do predador. Multiplicando por  $Y$ , obtem-se a variação da densidade da população de predadores.

O sistema [8.1], formado pelo par de equações [8.1a] e [8.1b], é praticamente o mais geral que se pode escrever para representar a interação entre uma presa e um predador, ambos reprodutores contínuos. A grande maioria das equações na literatura são casos particulares do sistema [8.1]. Consoante a forma algébrica que se pretenda dar à equação de crescimento da presa, à resposta funcional e à resposta numérica, assim se terá um sistema de equações presa-predador particular para estudar um problema particular de interesse.

O sistema [8.1] permite ter em atenção qualquer tipo de interação entre os indivíduos predadores (i.e.  $g$  e  $v$  são funções de  $Y$ ): por exemplo agressão mútua na presença da presa, ou incapacidade de caçar sem ser em grupo. Uma simplificação frequente na literatura, porém, consiste em pressupôr que os indivíduos predadores não interferem uns com os outros nas suas actividades. Se assim fôr, tanto a resposta funcional como a numérica são independentes da densidade do predador, i.e.  $g(X,Y)$  passa a ser apenas  $g(X)$  e  $v(Y)$  passa a ser uma constante.

### 8.3 O sistema presa-predador mais simples em reprodutores contínuos: o modelo Lotka-Volterra

É sabido que algumas populações naturais exibem oscilações persistentes da sua densidade populacional, com uma periodicidade que em geral é discutível. Quase todos os livros de ecologia trazem um dos exemplos que mais tem intrigado os ecologistas: o caso do lince e da lebre do Canadá (Fig. 8.1).

Pensa-se hoje que as oscilações do sistema lince-lebre não podem ser explicadas por modelos tão simples como os que vou aqui apresentar (e.g. Schaffer 1984, Begon et al 1990 Cap. 10). Poderão, contudo, os modelos presa-predador prever comportamentos populacionais qualitativamente deste tipo ?

O caso particular mais simples que se pode conceber do sistema [8.1], é aquele em que:

- (1) A presa cresce exponencialmente quando isolada, i.e.  $f(X) = rX$
- (2) A resposta funcional do predador é linear. A quantidade de presa consumida por predador é uma proporção constante ( $a$ ) da densidade da presa:  $g(X) = aX$ . Note-se que  $a$  é uma medida da eficiência com que o predador captura presas. Note-se também que o facto de  $a$  ser constante pressupõe capacidade *ilimitada* de um predador para consumir presas numa unidade de tempo.
- (3) A resposta numérica é apenas uma constante multiplicada pela resposta funcional, i.e.  $u g(X,Y) = caX$ . Quer dizer, cada quantidade de presa consumida ( $aX$ ) é imediatamente convertida em população de predador. A taxa de conversão (ou de eficiência trófica) é medida por  $c$ .
- (4) Na ausência da presa, o predador morre com uma taxa de mortalidade,  $d$ , constante, i.e.  $v(Y) = dY$ .

Figure 52.20 Population cycles in snowshoe hare and lynx

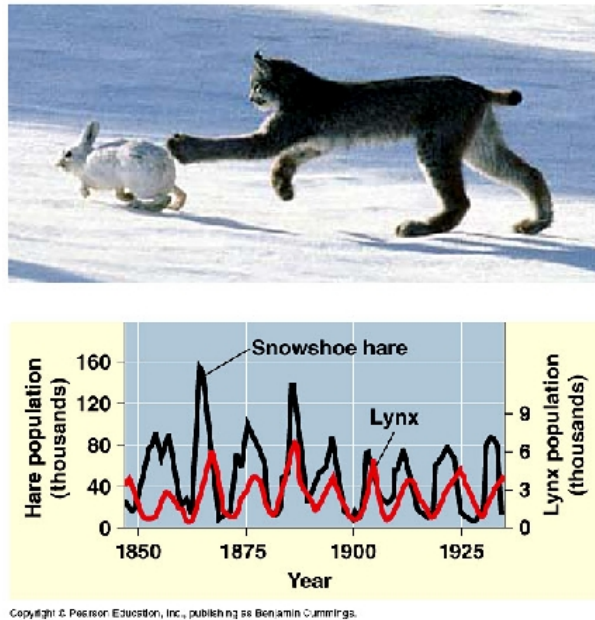


Figura 8.1. Registos que remontam a 1840 da companhia de peles canadiana Hudson Bay Fur Company. A companhia deteve por muito tempo o monopólio do comércio de peles do lince e da sua presa exclusiva, a lebre. Em ordenadas, o número de peles vendidas por caçadores à companhia. Ambas as espécies atravessaram ciclos dramáticos, com periodo de aproximadamente 10 anos.

*EXERCÍCIO.* Que forma geométrica teria, neste caso, a curva de decréscimo de  $Y$  com o tempo ?

Com estes pressupostos e recorrendo a [8.1], pode-se escrever o sistema de equações presa-predador de Lotka-Volterra:

$$\frac{dX}{dt} = rX - aXY \quad \text{para a presa}$$

[8.3]

$$\frac{dY}{dt} = caXY - dY \quad \text{para o predador}$$

O sistema de Lotka-Volterra pode ser analisado recorrendo a técnicas gráficas, de comportamento qualitativo do sistema em espaço de fase, à semelhança do que se fez com as equações Lotka-Volterra de competição. Comece-se por determinar o lugar geométrico de todos os pontos em que a taxa de crescimento da presa e a taxa de crescimento do predador se anulam, i.e. as isoclinas da presa e do predador:

para a presa,  $dX/dt = 0$  quando  $rX - aXY = 0 \Rightarrow Y^* = r/a$  [8.4]

para o predador,  $dY/dt = 0$  quando  $caXY - dY = 0 \Rightarrow X^* = d/ca$

Onde  $Y^*$  e  $X^*$  representam densidades de equilíbrio. Assim, quando a densidade do predador é  $r/a$  a taxa de crescimento da presa anula-se (qualquer que seja a densidade da presa). Quando a densidade da presa é  $d/ca$  a taxa de crescimento do predador anula-se (qualquer que seja a densidade do predador). Este é o primeiro aspecto interessante a registar neste modelo: *aquilo que determina se a densidade de uma das populações aumenta ou diminui, é a densidade da outra população.*

À semelhança do que se fez na análise da competição, pode-se traçar as isoclinas da presa e do predador no espaço de fase definido por eixos que representam as densidades da presa e do predador (Fig. 8.2). A isoclina da presa é uma linha horizontal paralela ao eixo X, a isoclina do predador é uma paralela ao eixo Y. O sistema Lotka-Volterra prevê sempre a existência de um ponto de equilíbrio não trivial, o ponto de intersecção destas duas perpendiculares.

Considere-se agora o sentido de deslocação das densidades, X e Y, nas zonas do espaço de fase delimitadas pelas isoclinas:

*Para a presa* - Quando a densidade do predador é inferior a  $r/a$ , a taxa de crescimento da presa é positiva, logo X tende a crescer; quando  $Y > r/a$ , a taxa de crescimento  $dX/dt$  é negativa, logo X tende a decrescer (Fig. 8.2a).

*Para o predador* - Quando a densidade da presa é inferior a  $d/ca$ , a taxa de crescimento do predador é negativa, logo Y tende a decrescer; quando  $X > d/ca$ , a taxa de crescimento  $dY/dt$  é positiva, logo Y tende a crescer (Fig. 8.2b).

**EXERCÍCIO.** Verificar que isto é verdade usando as equações [8.3].

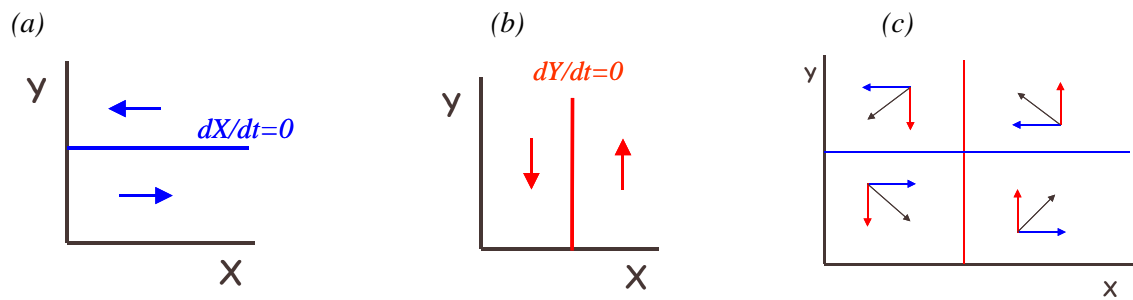


Figura 8.2. Isoclinas da (a) presa e (b) do predador representadas separadamente e (c) em conjunto. Nos

gráficos (a) e (b), as setas representam o sentido de deslocação das respectivas espécies nas diferentes zonas do espaço de fase; no gráfico (c) as setas a preto representam o sentido de deslocação do sistema como um todo.

Quando o sentido de deslocação das duas espécies é combinado, o sistema presa-predador descreve uma trajectória circular no espaço de fase (Fig. 8.2), em sentido contrário ao dos ponteiros do relógio. É possível demonstrar, matematica e geometricamente, que estas trajectórias são *órbitas fechadas* (Fig. 8.3), por oposição, por exemplo, a espirais concêntricas (círculos progressivamente mais apertados tendendo para um ponto central) ou excêntricas (círculos que alargam progressivamente até que uma das espécies se extingue).

Existe um aspecto interessante relativo a estas trajectórias. Dado um par de densidades iniciais da presa e do predador, diga-se  $X_0$  e  $Y_0$ , o sistema descrito por [8.3] inicia a sua deslocação numa trajectória fechada, ininterruptamente, já não saindo dessa trajectória a menos que seja perturbado por factores externos. Periódicamente, o sistema passa por  $(X_0, Y_0)$ . Caso seja perturbado (por exemplo, chegam predadores imigrantes), o sistema desloca-se para uma trajectória ao lado da primeira e prossegue ininterruptamente até nova perturbação. Por outras palavras, quando o sistema está dentro de um destes círculos e é perturbado, *não* tende a retornar ao círculo inicial. Logo, *não estamos em presença de círculos estáveis*. Contudo, depois de perturbado, o sistema também não tende a afastar-se cada vez mais do círculo inicial. Logo, não estamos também em presença de círculos instáveis. A regra é: o sistema fica no círculo em que é colocado. Um equilíbrio deste tipo designa-se por equilíbrio neutralmente estável (ou indiferente).

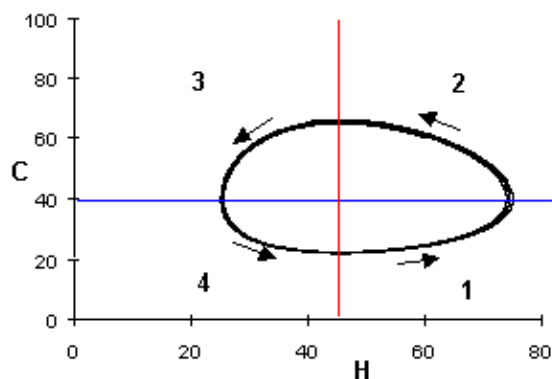


Figura 8.3. Trajectórias do sistema presa-predador previstas pelas equações Lotka-Volterra. O sistema desloca-se no sentido das setas, permanecendo dentro de um círculo até ser deslocado para outro círculo por uma perturbação. A amplitude dos círculos depende das condições iniciais ( $C$ = carnívoro,  $H$ =herbívoro).

Mais importante, contudo, é perceber o significado deste comportamento em termos de evolução das



densidades populacionais em função do tempo. Se se atender a que os eixos do espaço de fase são as densidades populacionais, conclui-se que, com o passar do tempo, *as densidades das duas espécies efectuam oscilações contínuas*. Como o movimento dentro do espaço de fase tem o sentido dos ponteiros do relógio, sugere-se fortemente que os picos da densidade da presa antecedem os picos da densidade do predador (Fig. 8.4).

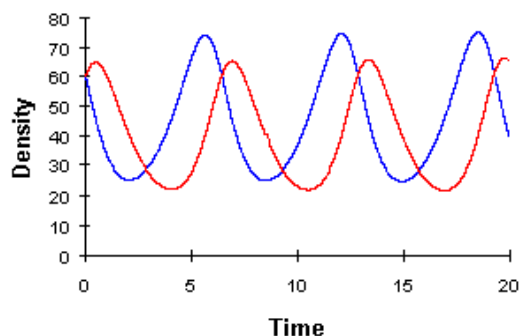


Figura 8.4 Oscilação das densidades da presa e do predador segundo o modelo Lotka-Volterra. A presa está a azul e o seus maximos antecedem os do predador (a vermelho).

As equações Lotka-Volterra, por muito simples que sejam, prevêm portanto uma tendência intrínseca dos sistemas presa-predador para a oscilação. Tratando-se de oscilações neutralmente estáveis, a *amplitude* das mesmas é completamente arbitrária: depende apenas das condições iniciais do sistema e não de parâmetros populacionais. A *frequência* das oscilações, contudo, é determinada pelos parâmetros do modelo.

Está fora de causa, evidentemente, levar o sistema Lotka-Volterra muito a sério. A estabilidade neutral dos seus ciclos significa, na prática, que o sistema estaria constantemente a saltar de um ciclo para outro porque o meio ambiente está em mudança constante. Uma população presa (ou predador), seguindo estas equações, não exibiria ciclos regulares mas, devido a perturbações constantes, flutuaria erráticamente. Mal iniciava um ciclo era logo desviada para outro. Dado tempo suficiente, *o resultado prático da estabilidade neutral é a extinção eventual de pelo menos uma das populações*, levada para densidades populacionais muito baixas por uma sucessão de perturbações desfavoráveis das quais nunca tendeu a recuperar.

O mecanismo básico que gera oscilações no modelo é uma série de "atrasos" entre as densidades das duas populações. O primeiro atraso é entre o instante em que há "muitas presas" e o instante em que há "muitos predadores" (um atraso que indica que a abundância do predador não pode responder instantaneamente à abundância da presa). O subsequente aumento da abundância do predador, contudo, leva à redução da abundância da presa para "poucas presas". Ocorre então outro atraso entre "poucas presas" e "poucos predadores", e assim sucessivamente. O "controle" que as duas populações efectuam uma à outra tem um atraso permanente que explica as oscilações. Recorde-se, a este propósito, o que se aprendeu na Secção 4.4

acerca de oscilações da equação logística causadas por atrasos. De um modo geral, é sabido que os *atrasos* (em inglês "time delays" ou "time lags") *na regulação de sistemas complexos* (leia-se não-lineares) *têm tendências destabilizadoras* que se podem manifestar, por exemplo, na forma de oscilações mais ou menos violentas.

#### **8.4 O princípio de Volterra e o controle de pragas com insecticidas generalistas.**

Embora seja muito simples e irrealista, o sistema presa-predador Lotka-Volterra tem algumas características que vieram posteriormente a revelar-se presentes em muitos outros modelos presa-predador e que, portanto, merecem a nossa atenção. Uma dessas características é a propensão já referida para oscilações do sistema, dentro de certa gama de valores de densidades populacionais e/ou de parâmetros biológicos. Uma outra, um tanto surpreendente, é o chamado princípio de Volterra que tem interesse prático directo no controle de pragas com insecticidas.

A maior parte dos organismos que constituem pragas agrícolas são insectos herbívoros como afídeos, lagartas, certos escaravelhos etc.. Em geral estes animais são presa de outros insectos, como por exemplo escaravelhos predadores e insectos parasitóides. Um insecticida generalista (e.g. DDT) é um químico que mata todos os insectos indiscriminadamente, herbívoros e carnívoros. Óbviamente, a aplicação dum insecticida generalista, aumenta a taxa de mortalidade dos predadores ( $d$ ) e reduz a taxa intrínseca de crescimento da presa ( $r$ ).

Suponha-se agora que a presa e o seu predador estão aproximadamente em equilíbrio ou que, pelo menos, oscilam em torno do equilíbrio. Nesse caso as densidade  $Y^*$  e  $X^*$  dadas por [8.4] representam valores médios das suas densidades populacionais. Por acção do insecticida, a densidade de equilíbrio da *presa tende a aumentar*, porque  $d$  aumenta, e a densidade do *predador tende a diminuir*, porque  $r$  diminui. Em última instância, o resultado da aplicação do insecticida será um aumento na abundância da praga e uma diminuição do seu predador, exactamente o oposto daquilo que normalmente se pretende. Este efeito é designado por princípio de Volterra. Surge em qualquer modelo em que a abundância do predador seja principalmente controlado pela taxa de crescimento da presa e a abundância da presa pela taxa de mortalidade do predador.

Verdadeiramente, o princípio de Volterra *subestima* o prejuízo potencial causado por insecticidas. Primeiro porque químicos como o DDT tendem a acumular nos níveis mais elevados da teia trófica e a médio ou longo prazo acabam por se tornar específicos para os predadores. Em segundo lugar porque as gerações das presas são em geral mais curtas que as dos predadores e, portanto, as pragas desenvolvem adaptativamente (por selecção natural) resistências aos insecticidas mais depressa que os predadores. Não espanta portanto que a experiência tenha mostrado que o "controle" de pragas com insecticidas requiera doses massivas de químicos que pretendem "matar tudo" de uma vez. Fica o aviso: antes de usar insecticida é crucial investigar se a praga está sob controle natural de um predador.

### 8.5 Ainda reprodutores contínuos: O sistema de Lotka-Volterra com regulação da presa.

Introduza-se agora um pouco mais de realismo no modelo Lotka-Volterra. Suponha-se que a presa se autoregula na ausência do predador. Como se está a considerar que ambas as espécies são reprodutores contínuos, a forma mais fácil de o fazer é assumir que a presa tem crescimento logístico, i.e.  $f(X) = rX - (r/K)X^2$ .

O sistema de equações presa-predador passa então a escrever-se:

$$\frac{dX}{dt} = rX - \frac{r}{K}X^2 - aXY \quad \text{para a presa}$$

[8.5]

$$\frac{dY}{dt} = -dY + caXY \quad \text{para o predador}$$

As densidades de equilíbrio não-trivial para as duas espécies são agora:

$$\text{para a presa, } \frac{dX}{dt} = 0 \quad \text{quando } Y^* = \frac{r}{a} \left( 1 - \frac{X^*}{K} \right) = \frac{r}{a} \left( 1 - \frac{d}{caK} \right)$$

[8.6]

$$\text{para o predador, } \frac{dY}{dt} = 0 \quad \text{quando } X^* = \frac{d}{ca}$$

**EXERCÍCIO.** Demonstrar [8.6]. Desenhar as nulclinas da presa e do predador, assinalando os pontos onde cortam os eixos do espaço de fase... sem olhar às figuras das páginas que se seguem !

A densidade de equilíbrio da presa ( $X^*$ ) é idêntica à do modelo Lotka-Volterra, mas  $Y^*$  tem um novo termo,  $(1 - X^*/K)$ , que se fica a dever à introdução de regulação na presa. A densidade da presa ainda é determinada por características do predador e a densidade do predador por características da presa. Note-se que a capacidade de sustentação da presa ( $K$ ) influencia a abundância do predador porque influencia o "turnover" da presa, i.e. a sua capacidade de renovação. De facto, quando  $X^*$  está próximo de  $K$ , a presa cresce lentamente: as presas capturadas são substituídas lentamente. Quando  $X^*$  está próximo de  $K$ , o sistema no equilíbrio suporta uma pequena população de predadores.

As equações [8.6] mostram que o princípio de Volterra ainda é válido no modelo com regulação da presa.

**EXERCÍCIO.** Porquê ?

Mas há um outro aspecto que é novo neste modelo. O factor  $1 - d/(caK)$  na equação para  $Y^*$  implica que o predador não existe caso  $caK < d$ , quer dizer, *existem certas gamas de valores dos parâmetros biológicos da presa e do predador que impossibilitam a coexistência das duas espécies*. Quando uma taxa de mortalidade elevada ( $d$ ) do predador não é compensada por um  $K$  suficientemente elevado da presa, o predador extingue-se. Recorde-se que no modelo Lotka-Volterra, pelo contrário, a coexistência era teóricamente sempre possível.

As equações [8.6] representam as isoclinas do sistema [8.5]. A isoclina da presa ( $dX/dt = 0$ ) é agora uma recta com inclinação negativa, enquanto a isoclina do predador ( $dY/dt = 0$ ) é idêntica à do modelo Lotka-Volterra. As duas isoclinas podem intersectar-se ou não (Fig. 8.5); quando o fazem, originam um ponto de equilíbrio do sistema em que, simultâneamente,  $dX/dt = 0$  e  $dY/dt = 0$ . A intersecção não ocorre quando  $d/ca > K$ , como se fez notar acima.

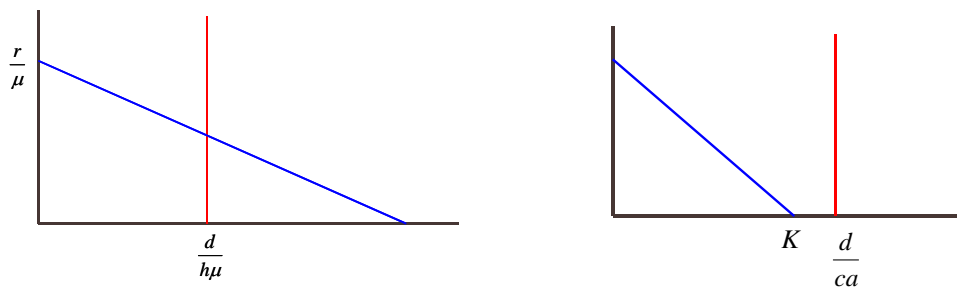


Figura 8.5. Isoclinas da presa a azul e do predador a vermelho, quando a presa tem autoregulação. As isoclinas podem intersectar-se (à esquerda) ou não (à direita) conforme a relação de grandeza entre os parâmetros do predador ( $d, c, a$ ) e a densidade equilibrada ( $K$ ) da presa.

**EXERCÍCIO.** Considerar o caso em que as isoclinas se intersectam. Qual o sentido de deslocação do sistema presa-predador em cada zona do espaço de fase? (Não vale espreitar a página seguinte).

Considere-se agora o sentido de deslocação das densidades,  $X$  e  $Y$ , nas zonas do espaço de fase delimitadas pelas isoclinas, quando estas se intersectam:

*Para a presa* - Quando a presa está abaixo da sua isoclina, a sua densidade tende a crescer. Inversamente, a densidade da presa decresce quando está acima da sua isoclina. Para compreender isto, suponha-se que a presa vive isolada, sem predador ( $Y = 0$ ). Nesse caso a presa desloca-se ao longo do eixo das abcissas e, porque cresce logisticamente, tende para o seu ponto de atracção  $K$ . A presença do predador tem por efeito deslocar o ponto de atracção para valores inferiores (ao longo da isoclina da presa), mas a presa cresce sempre que se encontre abaixo da sua isoclina.

Para o predador - Exactamente como no modelo Lotka-Volterra, quando a densidade da presa é inferior a  $d/ca$ , a taxa de crescimento do predador é negativa, logo  $Y$  tende a decrescer; quando  $X > d/ca$ , a taxa de crescimento  $dY/dt$  é positiva, logo  $Y$  tende a crescer.

O resultado é uma deslocação do sistema em sentido contrário ao dos ponteiros do relógio, tal como no modelo Lotka-Volterra. Existe contudo uma diferença fundamental relativamente a esse sistema mais simplista: desta vez a trajectória do sistema também é curvilínea, mas não é fechada. É possível demonstrar, matematicamente e geometricamente, que estas trajectórias formam uma trajectória curvilínea, não-fechada, convergente para o ponto de equilíbrio onde as isoclinas intersectam (Fig. 8.6). O sistema nunca forma oscilações permanentes, como no modelo Lotka-Volterra, mas pode formar oscilações amortecidas. Neste último caso, o aspecto da sua trajectória em espaço de fase é uma espiral convergente para o ponto de equilíbrio (Fig. 8.6B). Em resumo, *quando existe um ponto de equilíbrio, este é globalmente estável*. Além disso, o sistema pode oscilar, mas se o faz as oscilações são amortecidas.

A ocorrência, ou não, de oscilações amortecidas depende da relação entre  $K$  e os outros parâmetros do modelo. Quando  $K$  é relativamente baixo não há oscilações (Fig. 8.6A), quando  $K$  é relativamente elevado formam-se oscilações (Fig. 8.6B). *O aumento de  $K$  tem portanto consequências destabilizadoras* para o sistema: induz oscilações que, pelo menos inicialmente, podem ter amplitudes elevadas. Quer dizer, o melhoramento das condições ambientais da presa pode destabilizar o sistema presa-predador. Este estranho efeito, já observado de resto em experiências de campo, foi designado por *paradoxo do enriquecimento* por Rosenzweig (1971). Retomarei este assunto na Secção 8.8.

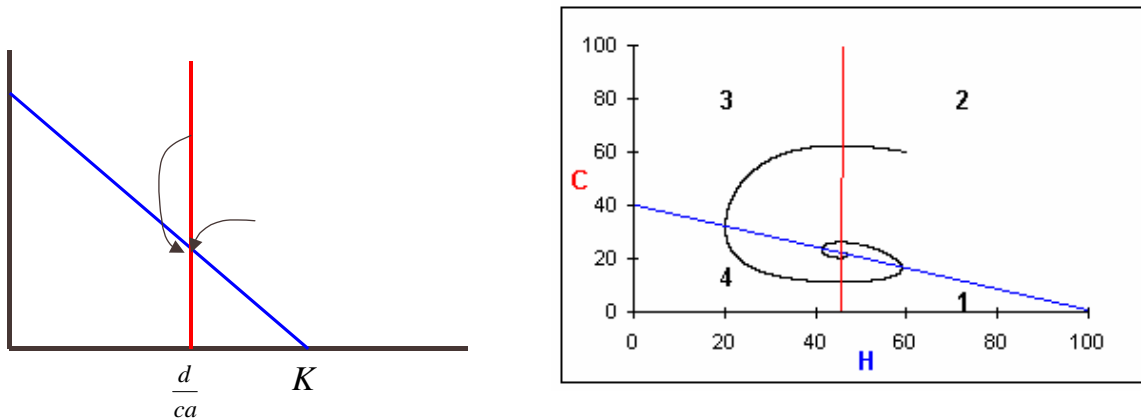


Figura 8.6. Trajectórias do sistema presa-predador previstas pelas equações [8.5]. **A.** Não se formam oscilações amortecidas com  $K$  baixo ( $r=0.5$ ,  $a=0.01$ ,  $c=0.02$ ,  $K=750$ ). **B.** Formam-se oscilações amortecidas com  $K$  alto ( $r=0.5$ ,  $a=0.01$ ,  $c=0.02$ ,  $K=3000$ ).

## 9. As Componentes da Predação

Não obstante a sua simplicidade, os modelos apresentados permitiram ilustrar dois aspectos importantes das interações presa-predador:

(i) A existência de uma ligação estreita entre a dinâmica das duas populações, originando um sistema com grande propensão para oscilar. O mecanismo é claro: altas densidades da presa tendem a originar altas densidades do predador que, por sua vez, deprimem a densidade da presa, o que conduz a baixas densidades do predador que, por sua vez, permitem novo crescimento da densidade da presa e assim sucessivamente. O facto destas oscilações serem permanentes, divergentes ou convergentes, depende de pressupostos acerca de certos detalhes da interacção (por exemplo, a existência ou não de autoregulação na presa). (ii) As densidades de equilíbrio de qualquer das populações depende de parâmetros populacionais da outra população. Esta interdependência origina paradoxos e resultados intuitivamente inesperados quando o sistema é perturbado. Vimos já o conflito indivíduo-população, o princípio de Volterra e o paradoxo do enriquecimento.

*EXERCÍCIO.* Certifica-te que compreendes inteiramente a *justificação* de tudo o que está escrito acima, se necessário revendo o capítulo anterior.

Vimos que quando a taxa de crescimento da presa depende da sua própria densidade (i.e. a presa autoregula-se), a interacção presa-predador pode tornar-se estável. Se bem que o despoletar de mecanismos de autoregulação faça sentido em populações sujeitas a recursos limitados, é admissível que muitas vezes o equilíbrio presa-predador decorra em níveis de densidades populacionais em que o efeito de autoregulação da presa nunca se faça sentir. A presa pode pura e simplesmente oscilar em torno de valores médios demasiado baixos para que os seus indivíduos sintam quaisquer limitações de recursos. É muito importante, portanto, que prestemos também atenção aos predadores, nomeadamente como agentes de estabilização do sistema.

No que respeita aos predadores, o sistema Lotka-Volterra contém simplificações biologicamente pouco aceitáveis. As respostas funcional e numérica são lineares e os predadores não apresentam qualquer forma de interacção entre si, nem durante o processo de captura das presas nem durante o consumo das mesmas. Não são também tidas em consideração certas particularidades tão familiares ao ecologista que está no campo. Por exemplo, na natureza o habitat é heterogéneo, proporciona refúgios para as presas e processos de migração entre áreas com características físicas e populacionais diferentes. Todos estes aspectos são componentes importantes do processo de predação. Podem ser tidos em atenção nos nossos modelos matemáticos e são por vezes bastante influentes no destino final do sistema presa-predador. O passo seguinte consiste então em definir formas biologicamente razoáveis para as componentes da predação.

## 9.1 A resposta funcional do predador

Quando se estuda a dinâmica da predação, parece lógico efectuar uma distinção entre os factores que afectam a eficiência do predador durante os actos de pesquisa e captura de presas e os factores que influenciam a forma como a quantidade de presas consumidas se vai traduzir em taxa de crescimento da população predadora. Esta distinção conduz ao reconhecimento das duas respostas do predador: a resposta funcional e a numérica<sup>1</sup>, já introduzidas no Capítulo anterior. Vou começar pela resposta funcional. Antes de mais, recorde-se que se define como a *abundância (número, peso...) de presas que, em média, é consumida por um indivíduo predador numa unidade de tempo*. No modelo Lotka-Volterra assumiu-se que não havia limite para essa abundância à medida que a quantidade de presas aumenta: o predador nunca se sacia. No modelo Nicholson-Bailey pressupôs-se que a quantidade de encontros presa-predador (e, portanto, de presas consumidas) era também directamente proporcional à abundância das presas. O predador também não se sacia e quanto mais presas há mais ele vai capturando, numa mesma unidade de tempo (!). Nada disto parece razoável e por isso interessa perguntar: que forma terá então uma resposta funcional biologicamente aceitável ?

**EXERCÍCIO.** Queres pôr à prova a tua intuição ecológica e tentar dar uma resposta qualitativa a isto ? Sugestão: Pensa primeiro no que acontece quando há muito poucas presas e os predadores andam desvairados à procura delas. Pensa depois no que acontecerá à medida que vai havendo mais presas.

Quando a densidade da presa é baixa, espera-se que o consumo individual dos predadores seja uma função crescente da densidade da presa: quanto mais há, mais eles consomem por unidade de tempo. Para densidades da presa mais elevadas, um predador deve deixar de ser capaz de processar o alimento a uma velocidade capaz de acompanhar eventuais aumentos da densidade da presa. A partir de certo valor de  $X$ , o predador sacia-se: atinge um consumo médio por unidade de tempo que é ideal para o seu metabolismo e não passa a consumir mais só pelo simples facto de haver mais presas disponíveis (excepção, evidentemente, para certas populações da espécie humana). Note-se também que o predador requer tempo para matar, comer e até repousar, é-lhe impossível capturar um número indiscriminado de presas na mesma unidade de tempo. Existem várias formas de descrever o aumento e subsquente abaulamento da curva de  $g(X)$ , a resposta funcional em função da densidade da presa. Tradicionalmente, os livros de texto de ecologia apresentam as três curvas propostas por Holling (1959) (Fig. 9.1).

---

<sup>1</sup> Esta terminologia data de meados do século XX. Foi introduzida por Solomon em 1949 e explorada por Holling entre 1959 e 1965.

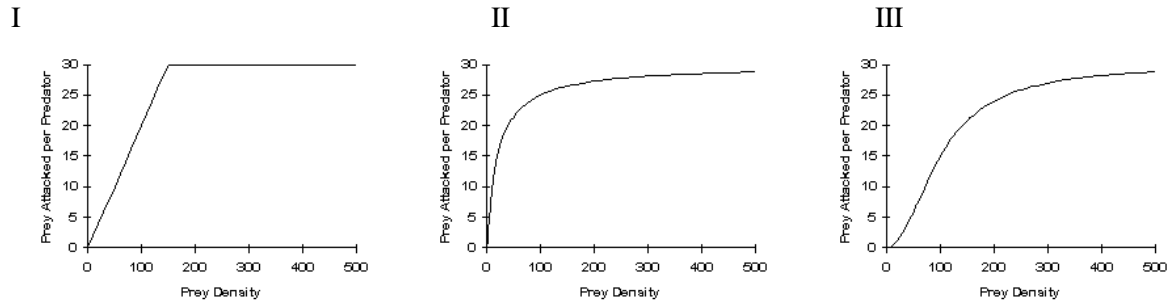


Figura 9.1. Os três tipos de respostas funcionais,  $g(X)$ . I - linear, com um limite máximo; II - Convexa; III - Sigmóide.

Note-se que na simplicidade do sistema [8.1] se supôs a existência de uma resposta funcional do tipo I, mas sem limite máximo. Apesar de irrealista, há que reconhecer que essa opção constitui uma boa aproximação à fase ascendente de todas as outras curvas. É, portanto, apenas válida para uma gama de baixas densidades da população de presas. Faço contudo notar que em muitas situações em que a densidade da presa é baixa (não necessariamente devido à acção do predador) e em que o ecologista não dispõe da informação necessária para optar entre as três curvas de Holling, a simplicidade dessa opção pode justificar a sua utilização.

### *Resposta funcional tipo II*

A resposta funcional do tipo II é aquela a que vou dedicar mais atenção. Na literatura ecológica a equação matemática que exprime o tipo II aparece frequentemente com o nome de "disc-equation" de Holling. A tradução adequada em português é provavelmente "equação dos discos" (!) pois o nome inglês advém de Holling ter deduzido a equação colocando estudantes de olhos vendados à caça de "presas" que afinal eram discos de cartão dispersos numa superfície plana.

A razão por que os biólogos em geral preferem o tipo II ao tipo I sem limite máximo, tem a ver com a ideia que vagamente costumamos designar por "saciamento" do predador. Como *quantificar* esta ideia? Uma forma de o fazer consiste em raciocinar em termos do tempo que o predador dispense a pesquisar a presa. Um predador saciado, por exemplo, não pesquisa, limita-se a uma série de actividades que colectivamente se podem considerar de repouso (relativamente à pesquisa e captura de presas). Mas verdadeiramente, para além do repouso, há toda uma série de ingredientes biológicos que distingue o tipo II do tipo I sem limite máximo. O acto de predação implica pesquisa, morte da presa, ingestão e repouso. *Tudo isto leva tempo*. Este tempo, na literatura anglo-saxónica, é colectivamente designado por "handling time" (o que talvez se possa traduzir por tempo de manipulação).

Quando se pensa no tempo disponível para um predador encontrar uma presa, há portanto que distinguir



entre a unidade de tempo total disponível,  $T$  (por exemplo, o tempo de vida do predador) e o tempo efectivamente passado a pesquisar presas,  $T_s$ . Assim:

$$T_s = T - (\text{tempo de manipulação total})$$

Este tempo de manipulação total é, obviamente, o "handling time" de uma presa, representado por  $T_h$ , vezes o número de encontros do predador com presas:

$$T_s = T - T_h \cdot (\text{número de encontros com presas})$$

Já tropeçámos uma vez no número de encontros presa-predador. Foi no Capítulo anterior, a propósito do sistema Nicholson-Bailey [*Nota - este assunto não foi leccionado em 2005/06*], chamámo-lhe então  $N_e$ . Mas  $N_e$  era o número total de encontros de predadores com presas durante uma certa unidade de tempo. O número de encontros de *um* predador será evidentemente  $N_e/Y_t$ . O tempo de pesquisa do nosso predador será então:

$$T_s = T - T_h (N_e / Y_t) \quad [9.1]$$

Quando o sistema Nicholson-Bailey foi deduzido, viu-se que um raciocínio muito simplista leva a quantificar  $N_e$  durante uma certa unidade de tempo, como sendo  $N_e = a X_t Y_t$ . Onde  $a$  era a taxa de pesquisa a aplicar no intervalo de tempo considerado. Vou agora ser um pouco mais rigoroso na explicitação do tempo. Seja  $T$  o tal intervalo de tempo que queremos considerar. Pode-se então escrever:

$$N_e = a' T X_t Y_t \quad [9.2]$$

Sendo  $a'$  a taxa de pesquisa num intervalo de tempo unitário. A relação entre  $a'$  e  $a$  será evidentemente,  $a = a'T$ .

Está-se agora em condições de representar o número de encontros presa-predador de uma forma mais realista, i.e. tendo em conta que o predador passa tempo a fazer coisas que não contribuem directamente para encontrar presas. Para isso, basta substituir  $T$ , na equação [9.2], por tempo de pesquisa  $T_s$ , tal como este está expresso em [9.1]. Obtem-se então:

$$N_e = a' \left[ T - T_h \left( \frac{N_e}{Y_t} \right) \right] X_t Y_t$$

rearranjando e substituindo  $a'T$  por  $a$ , pode-se exprimir o número de encontros por predador assim,

$$\frac{N_e}{Y_t} = \frac{a X_t}{1 + a X_t \left( \frac{T_h}{T} \right)} \quad [9.3]$$

Esta equação é a nossa resposta funcional tipo II, cuja forma geométrica está representada na Fig. 9.1. A equação pode ser utilizada, como caso particular da função  $g(X,Y)$ , em sistemas presa-predador, ambos *reprodutores contínuos*. A equação não é contudo adequada para reprodutores sazonais, em particular sistemas hospedeiro-parasitóide.

**EXERCÍCIO.** a) Deduzir [9.3]. b) A quantidade  $T_h/T$  tem um significado biológico preciso. Trata-se do inverso do número *máximo* de presas que um predador é capaz de consumir durante o tempo T (por exemplo o seu tempo de vida). Percebes porquê ? c) Em que situação estamos quando o "handling time" é nulo ?

## Literatura Citada

- Arditi, R. 1983. A unified model of the functional response of predators and parasitoids. *Jour. Animal Ecology* **52**:293-303.
- Arditi, R. and HR Akçakaya. 1990. Underestimation of mutual interference of predators. *Oecologia* **83**:358-361.
- Beddington, J.R. 1975. Mutual interference between parasites or predators and its effect on searching efficiency. *Jour. Animal Ecology* **44**:331-340.
- Beddington, J.R., C.A. Free, and J.H. Lawton. 1975. Dynamic complexity in predator-prey models framed in difference equations. *Nature* **225**:58-60.
- Beddington, J.R., C.A. Free, and J.H. Lawton. 1976. Concepts of stability and resilience in predator-prey models. *Jour. Animal Ecology* **45**:791-815.
- Beddington, J.R., Hassell, M.P. and Lawton, J.H. 1976. The components of arthropod predation. II. The predator rate of increase. *Jour. Animal Ecology* **45**:165-185.
- Beddington, J.R. and R.M. May. 1975. Time delays are not necessarily destabilizing. *Mathematical Biosciences* **27**:109-117.
- Begon, M., J.L. Harper, and C.R. Townsend. 1990 (2nd Ed). *Ecology. Individuals, Populations and Communities*. Blackwel Sci. Publ.
- Free, C.A., J.R. Beddington, and J.H. Lawton. 1977. On the inadequacy of simple models of mutual interference for parasitism and predation. *Jour. Animal Ecology* **46**:543-554.

- Godfray, HC and SP Blythe. 1990. Complex dynamics in multispecies communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B* **330**:221-233.
- Gomes, MC 1992. *Apontamentos de Dinâmica Populacional*. Edição da Ass. Estud. da FCUL, Lisboa.
- Gomes, MC. 1993. *Predictions Under Uncertainty. Fish Assemblages and Food Webs on the Grand Banks of Newfoundland*. ISER Publ., St. John's, Nfld, Canada.
- Hassell, M.P. 1978. *Arthropod Predator-Prey Systems*. Princeton Univ. Press, NJ, NJ, USA.
- Hassell, M.P. and R.M. May. 1973. Stability in insect host-parasite models. *Jour. Animal Ecology* **42**:693-726.
- Holling, C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *Canadian Entomologist* **91**:293-320.
- Holling, C.S. 1966. The strategy of building models of complex ecological systems. In: Watt, K.E. (ed.). *Systems Analysis in Ecology*. Academic Press, NY, NY, USA.
- Kuno, E. 1987. Principles of predator-prey interactions in theoretical, experimental, and natural population systems. *Advances in Ecological Research* **16**, 249-337.
- Lotka, AJ. 1925. *Elements of physical biology*. Baltimore: Williams & Wilkins Co.
- MacArthur, RH. 1972. *Geographical Ecology*. Harper and Row, NY, NY, USA.
- May, RM. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Murdoch, WW, J Chesson, and PL Chesson. 1985. Biological control in theory and practice. *American Naturalist* **125**:344-366.
- Murdoch, WW and A Oaten. 1975. Predation and population stability. *Advances in Ecological Research* **9**:1-131.
- Nicholson, A.J. and V. A. Bailey. 1935. The balance of animal populations. Part I. *Proceedings of the Zoological Society of London* **3**, 551-598.
- Pimm, S. 1982. *Food Webs*. Chapman and Hall, London.
- Rosenzweig, M.L. 1971. Paradox of enrichment: destabilization of exploitation ecosystems in ecological time. *Science* **171**:385-387.
- Rosenzweig, M.L. 1973. Evolution of the predator isocline. *Evolution* **27**:84-94.

Volterra, V. 1926. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. R. Accad. Naz. dei Lincei. Ser. VI, vol. 2.

Yodzis, P. 1989. *Introduction to Theoretical Ecology*. Harper & Row, NY, NY, USA.