

Módulo 18

Interacções entre espécies - Predação

18. Introdução à Predação

18.1 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, por isso, a definição destas interacções decorre 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 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 (sistemas Lotka-Volterra e Nicholson-Bailey).

18.2 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 18.1. 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:

$$\frac{dX}{dt} = f(X)$$

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:

$$\frac{dX}{dt} = f(X) - g(X, Y)Y \quad [18.1a]$$

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 (equação [18.1a]).

EXERCÍCIO. Qual o significado biológico da resposta funcional e porque é que deve depender de Y e de X ? A resposta funcional não terá em atenção a abundância da presa (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, isto é, $v(Y)$. Assim:

$$\frac{dY}{dt} = [u g(X, Y) - v(Y)]Y \quad [18.1b]$$

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 [18.1], formado pelo par de equações [18.1a] e [18.1b], é praticamente o mais geral que se pode escrever para representar a interacção entre uma presa e um predador, ambos reprodutores contínuos. A grande maioria das equações na literatura são casos particulares do sistema [18.1]. 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 [18.1] permite ter em atenção qualquer tipo de interacção entre os indivíduos predadores (g e v são funções de Y): por exemplo agressão mútua na presença da presa, ou necessidade de formar grupos para caçar. Uma simplificação frequente na literatura, porém, consiste em pressupôr que os indivíduos predadores não interferem significativamente uns com os outros. 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.

Reprodutores sazonais (em particular hospedeiro-parasitóide)

Existe um modelo presa-predador geral, equivalente a [18.1], para reprodutores sazonais. Este último tem importância fundamental no estudo teórico do controle biológico de pragas, por ser em geral adequado à descrição da interacção hospedeiro-parasitóide em artrópodes (ver Secção 18.6). A densidade das duas populações na geração $t+1$ está relacionada com as densidades na geração anterior, t , do seguinte modo:

$$\begin{aligned} X_{t+1} &= RX_t G(X_t, Y_t) \\ Y_{t+1} &= UX_t [1 - G(X_t, Y_t)] \end{aligned} \quad [18.2]$$

onde R é a taxa de incremento da presa (ou do hospedeiro) na ausência do predador (ou do parasitóide). A função $G(\cdot)$ dá-nos a *probabilidade* de que uma presa não seja capturada (ou um hospedeiro parasitado) e portanto encerra os nossos pressupostos sobre o comportamento do predador quando este busca a presa. Assim, $X_t G(X,Y)$ é a quantidade de presas, não capturadas, que crescem com taxa R , para ir originar X_{t+1} . U é um coeficiente de conversão das presas ingeridas em predadores. No caso da relação hospedeiro-parasitóide em artrópodes, U é frequentemente tomado como igual a 1, pois em muitos casos um hospedeiro infestado permite a eclosão de um parasitóide. Há dois pormenores de índole geral a ter em conta nesta formulação geral dos reprodutores sazonais. Ao contrário do modelo diferencial [18.1], aqui a conversão da

energia consumida pelo predador em nascimento de mais predadores não é imediata: demora uma geração. Assim, o benefício para o predador, expresso por $1 - G(\cdot)$, obtido na geração t , apenas se reflecte em crescimento da sua população na geração $t+1$. O segundo pormenor, é que tudo o que está à direita do sinal igual em [18.2] representa "abundância populacional" (expressa em densidade, número, ou peso), enquanto no sistema [18.1] representava "variação da abundância populacional" (expressa também em densidade, número ou peso).

Uma vez definido o contexto matemático para a descrição da interacção presa-predador (sistemas [18.1] e [18.2]), o passo seguinte consiste em tomar decisões sobre a forma algébrica das funções f , g , u , v , G , U que é mais adequada para cada caso particular de interacção presa-predador ou hospedeiro-parasitóide. O estudo qualitativo de um sistema assim definido, permite investigar se é possível a coexistência entre presa e predador, em que condições, quais as consequências prováveis de alterações ambientais ou biológicas e, finalmente, se é possível a regulação da presa pelo predador, aspecto particularmente interessante quando a presa pode constituir uma praga.

Já de seguida vou analisar certos casos particulares muito simples que, não obstante o seu aparente irrealismo biológico, permitem chegar a conclusões instrutivas, em geral comuns a outros sistemas presa-predador mais complexos e realistas. As conclusões mais relevantes destes últimos são apresentadas numa fase posterior.

18.3 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 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. 18.1).

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 ?

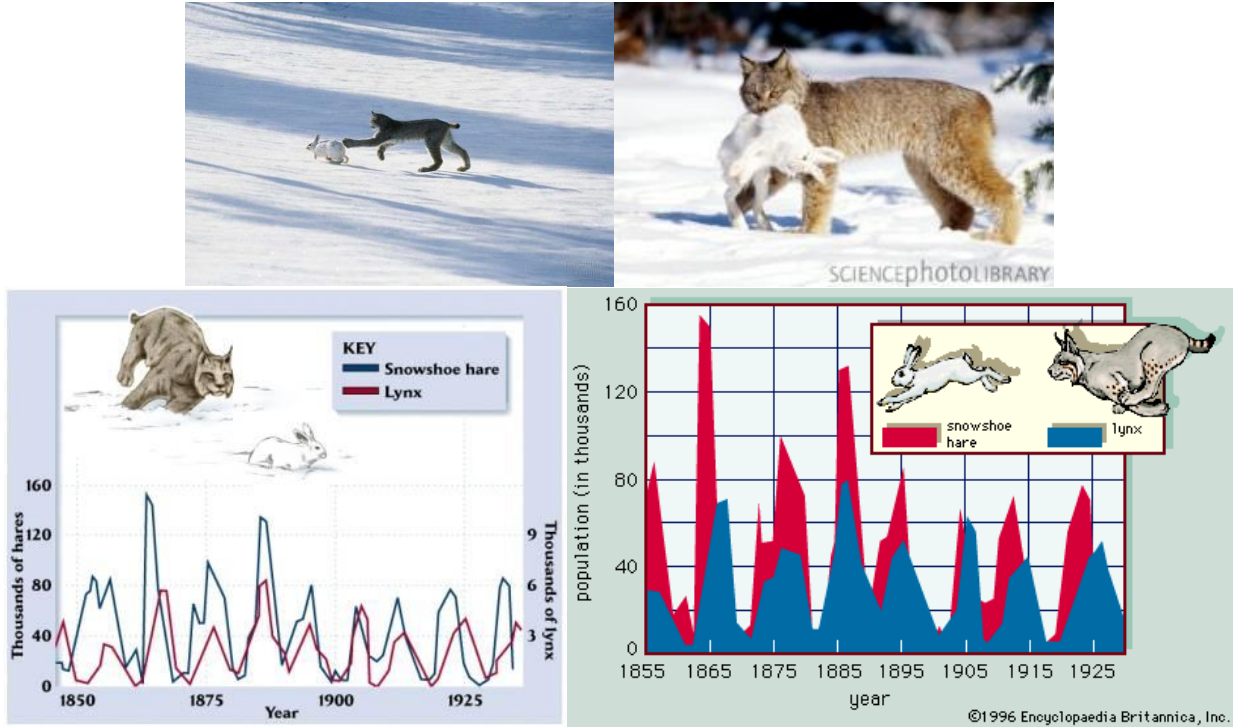


Figura 18.1. Registos que remontam a 1840 da companhia de peles canadiana Hudson Bay Fur Company. A companhia deteve por muito tempo o monopólio do comércio de peles do lince e da sua presa exclusiva, a lebre. Em ordenadas, o número de peles vendidas por caçadores à companhia. Ambas as espécies atravessaram ciclos dramáticos, com período de aproximadamente 10 anos. Os dois gráficos têm a mesma informação, embora com grafismo diferente.

O caso particular mais simples que se pode conceber do sistema [18.1], 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. $v(Y) = dY$.

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

Com estes pressupostos e recorrendo a [18.1], pode-se escrever o sistema de equações presa-predador de

Lotka-Volterra:

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

[18.3]

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

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:

$$\text{para a presa, } dX/dt = 0 \quad \text{quando} \quad rX - aXY = 0 \quad \Rightarrow \quad Y^* = r/a$$

[18.4]

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

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. 18.2). 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. 18.2a).

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. 18.2b).

EXERCÍCIO. Verificar que isto é verdade usando as equações [18.3].

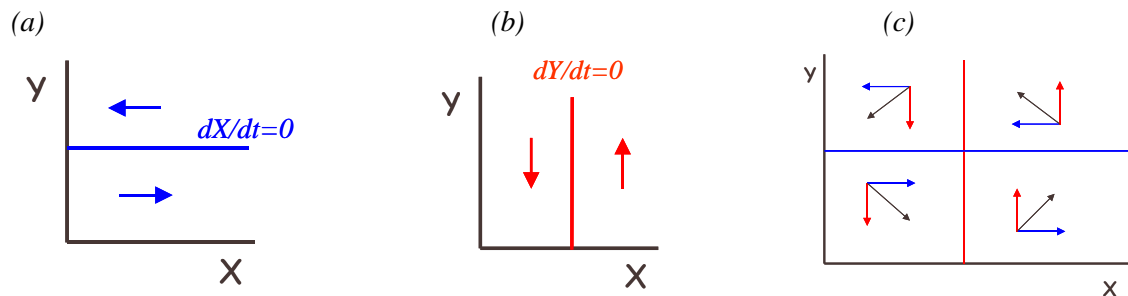


Figura 18.2. Isoclinas da (a) presa e (b) do predador representadas separadamente e (c) em conjunto. Nos gráficos (a) e (b), as setas representam o sentido de deslocação das respectivas espécies nas diferentes zonas do espaço de fase; no gráfico (c) as setas a preto representam o sentido de deslocação do sistema como um todo. Em (a) a isocлина da presa corta as ordenadas em $Y^*=r/a$; em (b) a isocлина do predador corta as abscissas em $X^*=d/ca$.

Quando o sentido de deslocação das duas espécies é combinado, o sistema presa-predador descreve uma trajectória circular no espaço de fase (Fig. 18.2), em sentido contrário ao dos ponteiros do relógio. É possível demonstrar, matematicamente e geometricamente, que estas trajectórias são *órbitas fechadas* (Fig. 18.3), 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 [18.3] 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).

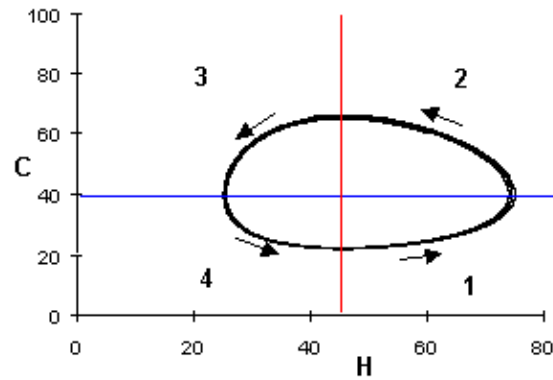


Figura 18.3. Trajectórias do sistema presa-predador previstas pelas equações Lotka-Volterra. O sistema desloca-se no sentido das setas, permanecendo dentro de um círculo até ser deslocado para outro círculo por uma perturbação. A amplitude dos círculos depende das condições iniciais (C= carnívoro, H=herbívoro).

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. 18.4).

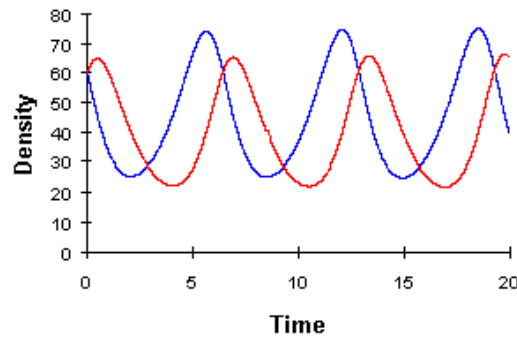


Figura 18.4 Oscilação das densidades da presa e do predador segundo o modelo Lotka-Volterra. A presa está a azul e os seus máximos antecedem os do predador (a vermelho).

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 subsquente 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.

18.4 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 [18.4] 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 requeira 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.

18.5 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:

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

[18.5]

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

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

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

[18.6]

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

EXERCÍCIO. Demonstrar [18.6]. 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 [18.6] 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 teoricamente sempre possível.

As equações [18.6] representam as isoclinas do sistema [18.5]. 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. 18.5); quando o fazem, originam um ponto de equilíbrio do sistema em que, simultaneamente, $dX/dt = 0$ e $dY/dt = 0$. A intersecção não ocorre quando $d/ca > K$, como se fez notar acima.

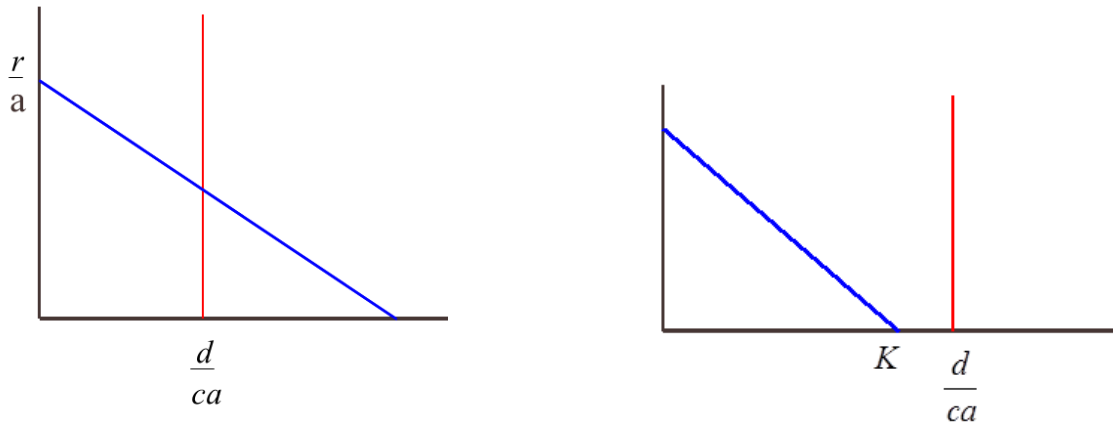


Figura 18.5. Isoclinas da presa a azul e do predador a vermelho, quando a presa tem autoregulação. As isoclinas podem intersectar-se (à esquerda) ou não (à direita) dependendo da relação de grandeza entre os parâmetros do predador (d , c , a) e a densidade equilibrada (K) da presa.

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 encontra 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. 18.6). 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. 18.6B). 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. 18.6A), quando K é relativamente elevado formam-se oscilações (Fig. 18.6B). *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 18.8.

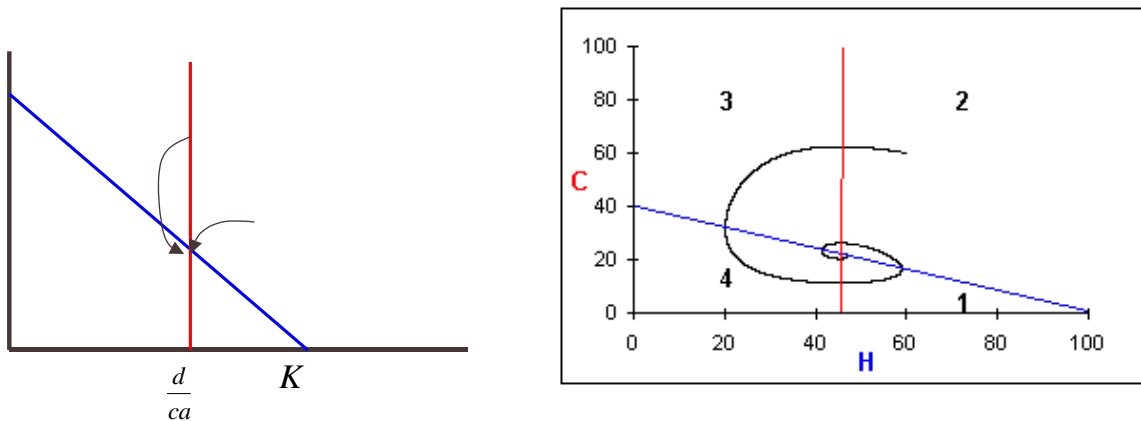


Figura 18.6. Trajectórias do sistema presa-predador previstas pelas equações [18.5]. **A.** Não se formam oscilações amortecidas com K baixo ($r=0.5$, $a=0.01$, $c=0.02$, $K=750$). **B.** Formam-se oscilações amortecidas com K alto ($r=0.5$, $a=0.01$, $c=0.02$, $K=3000$).

18.6 Reprodutores sazonais: os insectos parasitóides e o modelo Nicholson-Bailey

Muitos dos estudos laboratoriais de sistemas presa-predador (estudos do tipo (ii) - ver Secção 18.1) têm-se centrado em artrópodes, especialmente insectos. Tal deve-se ao facto de se tratarem em geral de espécies com gerações curtas e fáceis de manter em laboratório. Uma outra razão é que existe um certo tipo de insectos cujo ciclo de vida é, sob vários aspectos, bem mais simples que o de outros predadores e, portanto, mais adequado à simplicidade dos modelos matemáticos dos ecologistas. Trata-se dos insectos parasitóides, que pertencem principalmente às ordens dos Diptera e dos Hymenoptera e diferem dos verdadeiros parasitas pelo facto de matarem os seus hospedeiros. A diversidade e abundância destes animais está longe de ser

desprezível. Compreendem cerca de 14% dos cerca de 1 milhão de espécies de insectos conhecidas e, portanto, cerca de 8% de todas as espécies de metazoários descritas. Outra boa razão para dedicarmos atenção especial aos parasitóides é que, por razões que espero esclarecer ao longo deste texto, constituem uma arma muito importante em controle biológico de pragas. De facto, o agente biológico ideal para manter uma praga em níveis baixos de forma estável, em geral, não é um predador, é provavelmente um parasitóide. Hospedeiros e parasitóides são quase sempre reprodutores sazonais e por isso vou apresentar a teoria matemática da relação presa-predador em reprodutores sazonais, tendo em mente a relação hospedeiro-parasitóide. A teoria aqui apresentada é no entanto quase sempre generalizável aos verdadeiros predadores.

Deixem-me primeiro recordar-vos algumas noções mínimas indispensáveis sobre o ciclo de vida de um parasitóide. Numa espécie típica, apenas a fêmea adulta procura o hospedeiro. Fá-lo com a finalidade de depositar os seus ovos sobre, dentro, ou perto do hospedeiro. Existem muitas espécies em que as fêmeas depositam vários ovos por hospedeiro e existe considerável variância no número de ovos depositados por fêmea por hospedeiro encontrado. Contudo, se o hospedeiro só suporta o desenvolvimento de uma larva, em geral apenas um ovo é depositado. Neste caso, se o hospedeiro voltar a ser atacado, apenas a primeira larva costuma sobreviver. Nalgumas espécies as fêmeas adultas sabem reconhecer se um hospedeiro já está parasitado. Quando o ovo do parasitóide eclode, a larva alimenta-se do hospedeiro a partir do lado de fora (ectoparasitismo) ou de dentro (endoparasitismo). Inicialmente afecta pouco o hospedeiro, mas à medida que se aproxima do estado de pupa, passa a atacar órgãos vitais do hospedeiro, acabando por liquidá-lo antes de eclodir.

Existem duas características deste ciclo de vida que permitem simplificações importantes na modelação matemática da interação entre as duas populações. (1) Como apenas as fêmeas adultas buscam hospedeiros, não há necessidade de ter em conta a possível existência de grupos etários na população de parasitóides. A nossa função $1-G(.)$ do sistema [18.2] fica portanto mais simples. De facto, em outros sistemas presa-predador, nomeadamente em vertebrados, é muito comum a existência de uma estrutura etária. Surgem então grandes complicações porque os animais com idades diferentes costumam ter diferentes eficiências no processo de busca, detecção e ataque à presa, dando origem a uma função $1 - G(.)$ para cada idade. (2) O número de hospedeiros parasitados numa dada geração, define de forma muito aproximada o subsequente número de parasitóides na geração seguinte (i.e., a função de conversão U de [18.2] é simples). Isto é consequência de que, na maior parte das espécies, cada hospedeiro infectado tende a originar um número constante de larvas de parasitóides. É muito frequente, por exemplo, o caso mais simples, em que esse número é igual à unidade. Note-se que com predadores verdadeiros a situação é bem mais complicada, pois em geral é difícil definir como é que o número de presas consumidas se reflecte na fecundidade das fêmeas.

À semelhança do que fiz com os reprodutores contínuos, apresento agora um modelo presa-predador muito simples para reprodutores sazonais: o modelo de Nicholson-Bailey. Este modelo é homólogo do

sistema Lotka-Volterra, no sentido de que serve de "modelo controlo", uma base de trabalho muito simples, a partir da qual se poderão efectuar refinamentos posteriores, tendentes a um maior realismo biológico... e à inevitável complexidade matemática a ele associada. Nicholson and Bailey (1935) efectuaram os seguintes pressupostos:

- (1) Na ausência de predador, a presa cresce geometricamente. Isto é, R , no sistema [18.2], é uma constante.
- (2) O número de encontros ocorridos, N_e , entre as presas e os Y predadores num certo intervalo de tempo, é directamente proporcional à abundância das presas e dos predadores:¹

$$N_e = a X_t Y_t \quad [18.7]$$

sendo a uma constante que mede *eficiência de pesquisa* do predador. O número médio de encontros de *uma* presa é $N_e/X_t = a Y_t$. Note-se que a , pode ser entendida como a proporção de presas que foi encontrada por cada predador, i.e. $a = (N_e/X_t) 1/Y_t$. Se se tratar de parasitóides, a quantidade $(N_e/X_t) 1/Y_t$ representa o número médio de ovos depositados por hospedeiro (i.e. N_e/X_t) por cada parasitóide (i.e. $1/Y_t$). A equação [18.7] define a resposta funcional do predador, à semelhança do que aconteceu no sistema Lotka-Volterra (Secção 18.3), mas ainda não é a nossa função $G(X, Y)$ do sistema [18.2].

- (3) O número de encontros presa-predador (N_e), "distribui-se" aleatoriamente pelo espaço. Por outras palavras, presas e predadores distribuem-se homogéneamente pelo espaço habitado e, quando os predadores pesquisam presas, fazem-no de forma aleatória através do espaço.

Recorda que em bioestatística aprendeste que a distribuição de probabilidades Poisson é adequada para descrever a ocorrência de acontecimentos discretos, aleatórios, no espaço. O parâmetro que define a distribuição é o número médio de ocorrências por unidade de tempo, a média da distribuição: m . A distribuição de Poisson permite obter as probabilidades de ocorrerem $0, 1, \dots, k$ acontecimentos. Estas são dadas por: $e^{-m}, e^{-m} m, \dots, e^{-m} (m^k/k!)$. No nosso caso, a média da distribuição é o número médio de encontros por presa (i.e. N_e/X_t , onde N_e é o número total de encontros com X_t presas).

Se assim fôr, a probabilidade de uma presa *não* ser encontrada (ou um hospedeiro não ser parasitado) por 1 ,

¹*Em reprodutores sazonais, o número de encontros presa-predador (N_e) decorre num intervalo discreto de tempo. Se a presa fôr um hospedeiro e o predador um parasitóide, então a equação [18.7] descreve de facto o número de encontros porque, depois de infectado, o hospedeiro continua disponível para novos encontros. Contudo, no caso de predadores verdadeiros, a equação deve ser encarada como se a densidade das presas, X_t , não se modificasse durante o intervalo de tempo, ou porque cada presa comida é logo substituída, ou porque o predador pesquisa de forma sistemática evitando cobrir uma dada área mais de uma vez.*

2 ou mais predadores, durante um certo período de tempo é dada pelo primeiro termo da distribuição de Poisson (e^{-m}), i.e. a probabilidade do acontecimento "zero encontros". A média da distribuição é (equação [18.7]): $m = N_e/X_t = a Y_t$, logo, a probabilidade de uma presa *não* ser encontrada é:

$$e^{-\frac{N_e}{X_t}}$$

a nossa função $G(\cdot)$ do sistema [18.2]. A probabilidade de uma presa ser encontrada, (ou de um hospedeiro ser parasitado) é dada por um menos o primeiro termo da distribuição de Poisson:

$$1 - e^{-\frac{N_e}{X_t}} = 1 - e^{-aY_t} \quad [18.8]$$

O número de ataques a presas, N_a , é obtido multiplicando a probabilidade de uma presa ser encontrada (por 1, 2, ou mais predadores), pelo número de presas:²

$$N_a = X_t [1 - e^{-N_e/X_t}] = X_t [1 - e^{-aY_t}] \quad [18.9]$$

(4) Existe uma proporcionalidade directa entre o número de predadores que ocorre numa geração e o número de presas que foram ingeridas pelos progenitores desses predadores. (Como referi acima, este é um pressuposto que traduz bem a realidade biológica no caso hospedeiro-parasitóide). Quer dizer, $Y_{t+1} = C N_a$ sendo C a constante de proporcionalidade.

Posto isto, o número de presas no início da geração $t+1$ é então dado pelo número de presas que *não* foram encontradas (i.e. o primeiro termo da distribuição de Poisson vezes o número de presas no início da geração t) vezes a sua taxa de crescimento (R):

$$X_{t+1} = R X_t e^{-aY_t} \quad [18.10a]$$

O número de predadores no início da geração $t+1$ é directamente proporcional ao número de presas capturadas. Assim, a nossa função de conversão, U do sistema [18.2], é a constante de proporcionalidade, C (em parasitóides, é frequente tomar $C = 1$):

$$Y_{t+1} = C X_t [1 - e^{-aY_t}] \quad [18.10b]$$

O sistema [18.10], formado por estas duas equações, é designado por sistema Nicholson-Bailey.

²É evidentemente irrealista pressupor que uma presa pode ser atacada por 2, 3 ou mais predadores. Na Secção 9.1, a propósito da resposta funcional do tipo II, esta deficiência será corrigida.

As densidades de equilíbrio da presa e do predador, X^* e Y^* , são obtidas fazendo simplesmente $X_t = X_{t+1} = X^*$ e $Y_t = Y_{t+1} = Y^*$, substituindo depois estes valores de equilíbrio em [18.10]. Obtém-se:

$$X^* = \frac{R \ln R}{(R-1)aC}, Y^* = \frac{\ln R}{a} \quad [18.11]$$

EXERCÍCIO. Demonstrar [18.11]

Quer dizer, para cada valor da eficiência de pesquisa do predador (a) e da taxa de incremento da presa (R), existe uma combinação única de densidades da presa e do predador em que o sistema está em equilíbrio. Tal como no modelo Lotka-Volterra, a densidade de equilíbrio de cada população está dependente de parâmetros da outra população (a presa depende de a , C ; o predador depende de R).

Neste modelo muito simples é já visível um interessante paradoxo, presente também em modelos presa-predador mais complexos, o *conflito indivíduo-população* nos predadores. O paradoxo é que qualquer melhoria da eficiência de pesquisa dos predadores (a), conseguida através de um processo evolutivo por selecção natural, a nível individual, resulta inevitavelmente numa diminuição da densidade de equilíbrio da própria população predadora ! Trata-se sem dúvida de um problema evolutivo interessante, que cai no âmbito da interface Genética-Dinâmica Populacional.

Sabe-se desde há muito que o ponto (X^*, Y^*) do sistema Nicholson-Bailey é um *ponto de equilíbrio instável*. O mais pequeno desvio da densidade de qualquer das populações relativamente a este ponto, origina oscilações de amplitude crescente (i.e. oscilações divergentes) nas duas populações, até à extinção

Do ponto de vista prático, o comportamento do sistema Nicholson-Bailey não é distinguível dos ciclos neutralmente estáveis do sistema de Lotka-Volterra: em ambos os casos, pura e simplesmente não é de esperar que tais comportamentos existam em sistemas presa-predador que persistem na natureza. Do ponto de vista matemático, o comportamento dos dois sistemas é diferente. Oscilações divergentes são coisas diferentes de ciclos neutrais. As razões para estas diferenças de comportamento têm muito pouco a ver com os pressupostos que foram feitos acerca do comportamento dos predadores. De facto, May (1973) mostrou que as diferenças técnicas entre os dois sistemas, resultam do facto de um modelo estar expresso em termos de equações diferenciais, enquanto o outro está expresso em termos de equações às diferenças com um atraso de 1 geração. Se se reformular o sistema diferencial de Lotka-Volterra em termos de equações às diferenças (como é feito, por exemplo, no Apêndice II de Hassell 1978), o sistema resultante exhibe também oscilações divergentes, qualitativamente muito semelhante às do sistema Nicholson-Bailey.

18.7 O sistema Nicholson-Bailey com autoregulação da presa

Naturalmente Nicholson, um entomologista australiano que pedira ajuda matemática ao físico Bailey, sabia que os sistemas presa-predador (ou hospedeiro-parasitóide) selvagens não podem exibir oscilações divergentes. Tanto na natureza como no laboratório observam-se interações presa-predador, ambos reprodutores sazonais, que persistem por muitas gerações. Para explicar a coexistência das duas populações, Nicholson sugeriu que as populações selvagens habitam ambientes espacialmente fragmentados, dentro dos quais existem agregações populacionais homogêneas. Dentro destas, o modelo seria válido, gerando instabilidade com extinção local de uma das populações. Processos de emigração e imigração seriam então essenciais na manutenção das duas populações na área total. Hoje em dia sabemos que este é apenas um dos mecanismos possíveis para estabilizar o sistema Nicholson-Bailey. Os ecologistas da segunda metade do século XX desenvolveram grandes esforços teóricos e experimentais para esclarecer a forma como alterações aos pressupostos das equações [18.10] permitem que o hospedeiro e o seu parasitóide coexistam de forma estável. Um dos pressupostos mais fáceis de alterar é o primeiro, segundo o qual a presa não dispõe de mecanismos de autoregulação quando cresce sózinha. Um tratamento matemático da introdução desta complexidade adicional no sistema [18.10] foi apresentada por três ecologistas ingleses, Beddington, Free e Lawton.

Beddington et al. (1975) tomaram uma versão "às diferenças" da equação logística dos reprodutores contínuos. Recorde-se (eq. [4.25]) que a equação se pode escrever na seguinte forma:

$$\frac{\ln X_{t+1} - \ln X_t}{\Delta t} = r \left(1 - \frac{X_t}{K} \right)$$

Tomando um intervalo de tempo unitário ($t = 1$ geração) e deslogaritmizando,

$$X_{t+1} = X_t e^{r \left(1 - \frac{X_t}{K} \right)} \quad [18.12]$$

Apesar de eu não ter apresentado esta equação a propósito do crescimento da população isolada de reprodutores sazonais, devo informar os meus leitores que a equação [18.12] é actualmente conhecida por equação de Ricker (e historicamente conhecida por equação de Moran³), tem um longo "pedigree" de autores que a utilizaram em diferentes circunstâncias. Note-se que a componente e^r da equação representa a taxa de crescimento máxima por geração, quando $X_t \approx 0$, enquanto $(1 - X/K)$ funciona como uma ansa de autoregulação.

³Moran apresentou a equação num artigo de dinâmica populacional em 1950 (*Biometrika*, **6**:250-258), mas a equação já tinha sido usada pelo famoso economista P. Samuelson na década de 40. Actualmente, é apresentada nos livros de Ecologia com o nome de equação de Ricker, pois foi muito popularizada no mundo da biologia pesqueira por este cientista canadiano.

O simplismo do sistema Nicholson-Bailey pressupunha que, quando sózinha, a presa cresce geometricamente ($X_{t+1} = R X_t$). Se, em vez disso, o crescimento fôr dado por [18.12], a equação [18.10a] altera-se e o sistema passa a escrever-se:

$$Y_{t+1} = C X_t [1 - e^{-a Y_t}] \quad [18.13b]$$

$$X_{t+1} = X_t e^{[r(1 - \frac{X_t}{K}) - a Y_t]} \quad [18.13a]$$

Ao contrário do sistema original, o sistema Nicholson-Bailey com autoregulação da presa ([18.13]), *pode* possuir um ponto de *equilíbrio globalmente estável* (Beddington et al. 1975). As características comportamentais do novo sistema dependem da combinação dos valores de dois parâmetros (Fig. 18.7), o logaritmo da taxa máxima de crescimento ($r = \ln e^r$) e a quantidade $q = (X^*/K)$ que é uma medida da "depressão" da densidade de equilíbrio da presa, relativamente a K , devido à presença do predador. A análise matemática do sistema [18.13] é relativamente complicada. Não é possível explicitar os valores de X^* e Y^* com a mesma facilidade que se conseguiu escrever as equações [18.11] para o sistema Nicholson-Bailey (*EXERCÍCIO*: é saudável que desconfiem do que eu digo e... tentem). A análise matemática revela um comportamento dinâmico surpreendentemente rico, que inclui a possibilidade de um ponto de equilíbrio estável, do aparecimento de ciclos estáveis, de ciclos-limite estáveis⁴ e de caos. Os estudantes interessados devem consultar as referências citadas por Beddington et al. (1975).

⁴Os ciclos-limite surgem-nos aqui pela primeira vez e não devem ser confundidos com ciclos estáveis de período P . São atractores bidimensionais de forma circular que atraem as trajectórias à sua volta.

FALTA FIGURA

Figura 18.7 O comportamento do sistema Nicholson-Bailey com autoregulação da presa é determinado pelas combinações de valores de dois parâmetros, r e q ($= X^*/K$). Na área a tracejado da figura existe um ponto de equilíbrio estável, para o qual o sistema tende monotonicamente (exponential damping) quando perturbado, ou tende com oscilações amortecidas (oscillatory damping). Na zona não-tracejada, o sistema entra em ciclos estáveis ou em caos. Na região A as flutuações são da ordem de grandeza das observadas na natureza, mas na região B são tão grandes que, na prática, os predadores extinguir-se-iam. O ponto P na área estável serve para ilustrar o "paradoxo do enriquecimento" (ver texto).

Para valores realistas de e^r existe uma vasta gama de valores de q para os quais a coexistência é possível. Desde que a densidade equilibrada da presa na presença de predadores (X^*) não desça abaixo de aproximadamente 0.4 de K (Fig. 18.7), o efeito de autoregulação da presa é suficiente para estabilizar o sistema Nicholson-Bailey modificado. É interessante, contudo, notar que se a densidade equilibrada da presa na ausência de predadores (K) for a pouco e pouco aumentada, por exemplo devido a um aumento artificial dos recursos limitantes da presa, a estabilidade do sistema diminui. Um ponto na região estável, como P na Figura 18.7, mover-se-ia para baixo, entrando na região de oscilações e depois na região instável A. Quer dizer, *o aumento do K da presa, mantendo-se tudo o resto constante, promove a desestabilização do sistema.* Voltamos a tropeçar no paradoxo do enriquecimento.

18.8 O paradoxo do enriquecimento ("The paradox of enrichment") e os processos de eutroficação.

No início da década de 70 efectuaram-se várias experiências em sistemas aquáticos que geraram considerável polémica. As experiências eram do seguinte tipo. Aumentava-se, por exemplo, a concentração de nitratos dum pequeno lago, com o objectivo de investigar se este aumento do K dos produtores primários (algas) conduziria a uma melhoria geral das condições ambientais para todos os habitantes do lago. Se tal acontecesse, talvez fosse possível aumentar a produção de espécies haliêuticas, i.e. espécies aquáticas exploradas pela pesca. Paradoxalmente, este enriquecimento nutricional muitas vezes não tinha por consequência um aumento da produção geral do sistema aquático, conduzindo, pelo contrário, à extinção de algumas espécies, com consequente perda de diversidade biológica. Rosenzweig (1971) chamou-lhe o paradoxo do enriquecimento e apresentou uma explicação teórica possível para os insucessos.

Tanto no caso dos reprodutores contínuos (Secção 18.5), como agora no caso dos sazonais, os sistemas presa-predador (Lotka-Volterra e Nicholson-Bailey) com regulação da presa, oferecem uma explicação

possível para o paradoxo de Rosenzweig. Se a densidade máxima sustentada da presa (as algas) é aumentada, o resultado do aumento de K é deslocar o ponto de equilíbrio e, possivelmente, desestabilizar o comportamento do sistema em torno desse ponto. As oscilações geradas podem ser de amplitude suficientemente grande para levar à extinção de pelo menos uma população, com a consequente extinção de outras populações em "efeito de cascata" (ver Pimm 1982 sobre estes efeitos).

Ocasionalmente ainda há quem sugira a possibilidade de que a eutroficação (aumento da concentração de nutrientes nas massas de água, em geral devido a actividades humanas) possa "fertilizar" o mar, eventualmente causando aumento da biomassa das populações de peixes e das capturas. No entanto, a perda de diversidade registada por Rosenzweig foi detectada em muitos outros estudos de comunidades vegetais em que ocorreram processos de eutroficação (e.g. Begon et al. 1990, Cap. 24). Desde há muito os ecologistas sabem que estes processos conduzem em geral a aumentos da produção primária, originando comunidades dominadas por poucas espécies de fitoplâncton com grandes densidades populacionais. Os modelos presa-predador, evidentemente, explicam apenas uma parte da história. A mortalidade de populações da parte superior da teia trófica, no seguimento dos processos de eutroficação, e as consequentes percas de diversidade biológica, pouco ficam a dever à dinâmica das relações presa-predador. Na verdade, a ideia de que a eutroficação conduz a um aumento das capturas da pesca é baseada num raciocínio pouco mais elaborado do que aquele que diz que o aumento da ração dos peixes num aquário vai acelerar o seu crescimento. Seria evidentemente mais realista pensar que não existe ninguém para limpar o fundo do aquário e em seguida avaliar as consequências da desoxigenação causada por uma grande quantidade de matéria orgânica aí abandonada a apodrecer !

9. As Componentes da Predação

Não obstante a sua simplicidade, os modelos Lotka-Volterra e Nicholson-Bailey permitiram ilustrar dois aspectos importantes das interações presa-predador:

(i) A existência duma 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.

No 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, os sistemas Lotka-Volterra e Nicholson-Bailey contêm simplificações biologicamente pouco aceitáveis. Nestes modelos, 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, mais exactamente, para as funções g , u , v , G , U dos sistemas [18.1] e [18.2].

9.1 A resposta funcional do predador

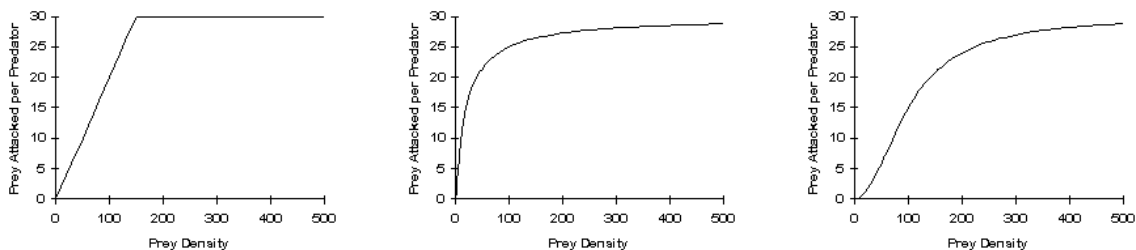
Quando se estuda a dinâmica da predação, parece lógico efectuar uma distinção entre os factores que afectam a eficiência do predador durante os actos de pesquisa e captura de presas e os factores que influenciam a forma como a quantidade de presas consumidas se vai traduzir em taxa de crescimento da população predadora. Esta distinção conduz ao reconhecimento das duas respostas do predador: a resposta funcional e a numérica⁵, 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

⁵ Esta terminologia data de meados do século XX. Foi introduzida por Solomon em 1949 e explorada por Holling entre 1959 e 1965.

sacia. No modelo Nicholson-Bailey pressupõe-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 subsequente 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).



I

II

III

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 dos sistemas [18.1] e [18.2] 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. Felizmente para os nossos estudantes há formas mais tranquilas de deduzir a equação.

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 (recorda a equação [18.7]), 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. A equação [18.7] pode-se 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:

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

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

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

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?

EXERCÍCIO. E em reprodutores sazonais? Recorda que é necessário calcular N_a . Como é?

Recorde-se o que ficou dito na Secção 18.6. Vimos que em reprodutores sazonais, há necessidade de fazer uma distinção entre número de encontros, N_e , e número de presas (ou hospedeiros) realmente atacados, N_a , a fim de obter a nossa função $G(X,Y)$. No caso de haver um intervalo de tempo discreto, durante o qual decorre a interação presa-predador, há necessidade de calcular a probabilidade de uma presa ser (ou não ser) atacada no decorrer desse intervalo. No caso do sistema Nicholson-Bailey, a função $G(X,Y)$ foi construída pressupondo pesquisa aleatória no espaço e pressupondo que um hospedeiro infectado continua disponível para posteriores ataques pelo parasitóide. No caso de se tratarem de verdadeiros predadores, pressupôs-se que uma presa consumida era substituída de imediato por outra presa, por forma a que X_t permanecesse constante durante o período de interacção presa-predador.

Se se mantiverem estes pressupostos, não é difícil determinar o número de presas realmente atacadas (N_a). Basta recordar que, sob o pressuposto de pesquisa aleatória no espaço, a probabilidade de uma presa ter zero encontros com o predador é dada pelo primeiro termo da distribuição de Poisson, e^{-m} , sendo m o número de encontros por presa (N_e/X_t), obtido a partir de [9.3]. Subtraindo da unidade, obtém-se a probabilidade de uma presa ser capturada 1, 2 ou mais vezes, quer dizer, a função $G(X,Y)$. Multiplicando tudo pela densidade da presa, obtém-se o número de presas capturadas no caso da resposta II:

$$N_a = X_t \left[1 - e^{-\frac{aY_t}{1 + aX_t(T_h/T)}} \right] \quad [9.4]$$

Esta quantidade, a chamada "equação de ataques", multiplicada pelo coeficiente U apropriado, fornece uma equação para o predador no sistema [18.2].

Existe, evidentemente, algo de muito irrealista em assumir que uma presa pode ser consumida uma, duas, ou mais vezes pelos predadores. Um predador consome uma presa e esta deixa de estar disponível para ser consumida por outro predador, mesmo que o novo predador encontre a "posição" onde a presa estava. Um parasitóide, pelo contrário, ataca um hospedeiro mas deixa que o hospedeiro possa voltar a ser encontrado por um novo parasitóide. É necessário portanto começar por fazer uma distinção entre predadores e parasitóides. A equação [9.4] não é adequada para predadores, mas *pode* ser adequada para parasitóides.

Há que fazer uma segunda distinção, desta vez dentro dos parasitóides. Há parasitóides que atacam hospedeiros mesmo quando estes estão já infectados, provocando o chamado superparasitismo. Outros parasitóides, contudo, não atacam hospedeiros infectados, podendo perder mais ou menos tempo (T_p) até reconhecerem que o hospedeiro está infectado. No caso extremo em que reconhecem imediatamente que o hospedeiro está infectado ($T_p = 0$) e não atacam, comportam-se como verdadeiros predadores. A equação [9.4] não é adequada para estes parasitóides. No outro extremo, temos parasitóides que perdem tanto tempo com um hospedeiro infectado como perderiam se este não estivesse infectado ($T_p = T_h$). Nesse caso [9.4] é adequada, pois o hospedeiro pode ser encontrado várias vezes, fazendo sempre o parasitóide perder tanto tempo como se fosse a primeira vez. Na maior parte dos casos está-se numa situação intermédia, em que 0

$< T_p < T_h$. Existem na literatura vários exemplos de refinamentos comportamentais (marcas, odores, etc.), através dos quais os parasitóides detectam que o hospedeiro já está doente, perdendo pouco tempo com ele.

Arditi (1983) apresentou uma "equação de ataques" que contempla todos os casos acima descritos, pressupondo que a pesquisa por parte dos predadores é feita aleatoriamente. Vou apresentar a equação sem demonstração (estudantes interessados devem consultar o Apêndice de Arditi (1983)):

$$N_a = X_t \left[1 - e^{\frac{-a'TY + a'(T_h - T_p)N_a}{1 + a'T_p X}} \right] \quad [9.5]$$

Sendo T_h o tempo de manipulação de um hospedeiro saudável, T_p o tempo perdido com um hospedeiro já infectado, a' a taxa de pesquisa, T o tempo total de interação entre as duas espécies e N_a o número de ataques realmente ocorridos.

EXERCÍCIO. Verifica que quando o parasitóide não discrimina entre hospedeiros infectados e não infectados ($T_h = T_p$) a equação [9.5] reduz-se a [9.4].

EXERCÍCIO. Quando o parasitóide se comporta como um verdadeiro predador, $T_p = 0$, reconhece e abandona de imediato um hospedeiro já doente. Escreve a forma de [9.5] nesse caso. Essa é a "equação de ataques" de predadores que pesquisam aleatoriamente. Foi deduzida em 1971.

Resposta funcional tipo III

A resposta funcional III aplica-se a situações em que o predador desenvolve muito pouco esforço (em termos de a' e/ou em termos de T_s) para capturar a presa, quando a densidade (X) da presa é baixa. Pode haver várias razões para que isso aconteça. Pode suceder, por exemplo, que o predador tenha presas alternativas, às quais presta maior atenção quando X é baixa. Contudo, à medida que X aumenta, o predador começa a dedicar-lhe atenção crescente (T_s aumenta). Alguns autores têm também argumentado que o tipo III pode ser explicado por um processo de aprendizagem da parte do predador. Quando X é baixo, o predador não tem experiência suficiente (ou não formou a chamada "searching image" da presa) acerca de como pesquisar e capturar esta presa (baixo valor de a'). A partir de certa densidade da presa, o predador "aprendeu" o suficiente sobre ela para súbitamente começar a capturá-la com grande eficiência (ponto de inflexão da curva sigmóide). Julgo poder também justificar-se o tipo III em termos bioenergéticos. O balanço entre energia dispendida a pesquisar presas e energia ganha por presa capturada, pode justificar longos períodos de repouso (baixo T_s) quando a densidade da presa é baixa. A partir de certo valor de X , o balanço pode tornar-se favorável a um súbito aumento de T_s , com conseqüente aumento do número de presas capturadas por predador. Em qualquer caso, o tipo III caracteriza-se pelo facto de *um ou mais componentes da actividade de pesquisa do predador (a' , T_s) estarem na dependência directa da densidade*

da presa. Este tipo de dependência pode ocorrer tanto em vertebrados como em invertebrados (Hassell 1978).

A importância de distinção entre o tipo II e o tipo III prende-se com o facto de as duas respostas funcionais gerarem efeitos diferentes nas propriedades de estabilidade dos sistemas matemáticos presa-predador em que elas sejam eventualmente inseridas. *Enquanto o tipo II tende a desestabilizar os sistemas, o tipo III contribui para a sua estabilidade*. Embora eu não apresente aqui uma demonstração formal das propriedades comportamentais de sistemas do tipo [18.1] e [18.2] quando neles são inseridas as respostas funcionais II e III⁶, aquilo que se aprendeu no Capítulo anterior permite compreender, intuitivamente, as razões por que os dois tipos de resposta funcional exercem um efeito diferente sobre a estabilidade do sistema.

EXERCÍCIO. Recorda o efeito sobre a estabilidade da inserção de autoregulação da presa nos sistemas Lotka-Volterra e Nicholson-Bailey. Agora uma pergunta difícil: qual das respostas funcionais (II ou III) pode imitar este efeito, pelo menos até certo nível de densidade das presas ?

Como se viu no Capítulo anterior, mecanismos de regulação dependente da densidade (i.e. de autoregulação) da presa, contribuem para a estabilização do sistema presa-predador em que são inseridos, quer em reprodutores contínuos quer em sazonais. Por outras palavras, sempre que dX/dt (em contínuos) ou $X_{t+1} - X_t$ (em sazonais) forem quantidades que se tornem mais pequenas quando a densidade populacional X_t aumenta e, inversamente, aumentem quando a densidade X_t diminui, podemos esperar uma maior propensão para a estabilidade por parte dos sistemas em que estes mecanismos estão inseridos.

Na resposta funcional II, existe um mecanismo dependente da densidade da presa, X , mas este nunca é suficientemente forte para igualar (e ainda menos contrariar) o efeito do crescimento de X . De facto, quando a densidade da presa aumenta, a predação (número de presas consumidas por predador) também aumenta, mas fá-lo *de uma forma mais lenta* que o aumento da própria densidade X (o valor da derivada da curva da resposta funcional tipo II vai ficando sempre cada vez mais pequeno - cf. Fig. 9.1). O tipo II não funciona portanto como um mecanismo de autoregulação e não admira que origine sistemas ainda menos estáveis que sistemas muito simplórios, com resposta funcional I sem limite superior (caso de Lotka-Volterra e

⁶ *Os estudantes interessados devem consultar:*

Hassell, M. and R. May. 1973. Stability in insect host-parasite models. *Journal of Animal Ecology* **42**:693-736

Murdoch, W. and A. Oaten. 1975. Predation and population stability. *Advances in Ecological Research* **9**:2-131

Hassell, M. and Comins. 1978. Sigmoid functional responses and population stability. *Theoretical Population Biology*, **12**.

Nicholson-Bailey). Na resposta funcional III, existe uma fase do crescimento da densidade populacional da presa (a fase anterior ao ponto de inflexão da curva sigmóide) durante a qual a predação actua como um verdadeiro mecanismo de regulação (a derivada até ao ponto de inflexão vai sempre aumentando). Quer dizer, a um aumento da densidade X, corresponde um aumento *mais rápido* da predação sobre a própria densidade X (Fig. 9.1). Em ambos os casos (tipo II e III), contudo, existem valores muito altos da densidade da presa para os quais o predador se saciou e não consome mais presas mesmo que X continue a aumentar. Não é portanto de prever que a resposta funcional III, *sózinha*, seja suficiente para estabilizar um sistema presa-predador em todas as circunstâncias.

9.2 Interferência entre predadores

À medida que a densidade dos predadores aumenta, aumenta também a probabilidade de estes se encontrarem enquanto pesquisam as presas ou enquanto estão a consumir uma presa capturada. O efeito destes encontros designa-se, globalmente, por interferência mútua entre predadores. A interferência mútua pode ser nula, se os predadores se ignoram completamente, mas pode também traduzir-se por comportamentos mais ou menos complexos, em que os predadores perdem tempo sem pesquisar presas. Pode-se portanto esperar que a *eficiência de pesquisa (a) durante um certo período de tempo (T) isto é,*

$$a = a'T = \frac{I}{Y_t} \ln \left[\frac{X_t}{X_t - N_a} \right] \quad [9.6]$$

EXERCÍCIO. Derivar [9.6] a partir de [18.9]

decline à medida que a densidade Y dos predadores aumenta [Ver ANEXO I ao Capítulo 9]. Hassell (1978) reviu literatura de experiências laboratoriais com artrópodes predadores, citando exemplos em que este declínio foi observado. Reacções comuns entre os predadores, além da diminuição da eficiência de pesquisa, incluem também tendência a uma maior dispersão espacial (procurando assim diminuir a sua densidade), redução da fecundidade das fêmeas e, no caso dos parasitóides, alterações do sex-ratio dos ovos depositados a favor dos machos. Estão documentados, por exemplo, casos de rápida dispersão espacial de parasitóides no seguimento da sua introdução com o fim de controlar pragas. A velocidade de dispersão (medida como a distância ao ponto de introdução do parasitóide, por unidade de tempo) aumenta por vezes exponencialmente. Contudo, sabe-se que quando o crescimento exponencial de uma população é aliado a uma dispersão espacial aleatória, o resultado é um aumento linear da distância ao ponto de partida com o tempo. Existe portanto forte suspeita de que, nestes casos, a interferência mútua funciona como um acelerador da dispersão espacial.

Se os predadores interferem entre si enquanto procuram as presas, o cálculo do tempo passado por um predador a pesquisar presas (T_s) deve ter em conta não apenas o já nosso conhecido "handling time" (Secção

9.1), mas também o tempo perdido a interferir com outros predadores. Assim, se T fôr o tempo total de que um predador dispõe (e.g. a sua longevidade), a equação [9.1] deve ser prolongada da seguinte forma:

$$T_s = T - T_h (N_e/Y_t) - (\text{tempo total desperdiçado a interferir com outros predadores})$$

ou, mais exactamente:

$$T_s = T - T_h (N_e/Y_t) - (\text{tempo desperdiçado a interferir com 1 predador}) \times (\text{número de predadores encontrados}) \quad [9.7]$$

Beddington (1975) pegou neste raciocínio e pressupôs que os predadores se moviam de forma aleatória pelo espaço, chegando a uma expressão matemática para os termos escritos por extenso dentro dos parêntesis de [9.7]. Seguindo passos muito semelhantes aos que nós demos para obter a equação [9.3], Beddington (1975) chegou a uma expressão simples para representar o número médio de encontros por predador (N_e/Y_t):

$$\frac{N_e}{Y_t} = \frac{a X_t}{1 + a X_t \left(\frac{T_h}{T}\right) + b T_w Y_t} \quad [9.8]$$

A expressão [9.8] difere de [9.3] apenas no termo do denominador em que está o produto $b T_w$. O parâmetro b é a taxa de encontro com outros predadores (análoga à taxa de encontro com presas, a'). T_w é o tempo desperdiçado de cada vez que outro predador é encontrado. O produto $b T_w$ representa portanto a intensidade de interação com um predador, e o produto $b T_w Y_t$ mede a intensidade total de interação com predadores. A equação pressupõe que pode haver interferência entre os predadores durante a manipulação da presa (T_h).⁷

EXERCÍCIO. Se b é análogo a a' , quando se trata de encontros entre predadores em vez de encontros com as presas, então $b T_w$ é análogo a quê ?

Seguindo um raciocínio semelhante ao que se utilizou para deduzir [9.4], o número de presas consumidas, quando há interferência entre predadores, será obviamente:

$$X_t \left[1 - e^{-\frac{a Y}{1 + a X (T_h/T) + b T_w Y}} \right] \quad [9.9]$$

⁷Para ver um modelo em que se pressupõe que não há interferência durante T_h , consultar: Rogers and Hassell. 1974. General models for insect parasite and predator searching behaviour: interference. *Journal Animal Ecology* **43**:239-253.

Existem poucos estudos teóricos sobre as consequências da introdução de interferência mútua entre predadores na estabilidade das interações presa-predador. Hassell and May (1973), trabalhando com equações às diferenças do tipo [18.2], mostraram que quando num sistema presa-predador (sem autoregulação da presa) existe interferência entre predadores expressa de uma forma muito simples, a estabilidade do sistema parece depender essencialmente da combinação de valores entre a taxa de crescimento da presa (r no sistema Lotka-Volterra, R no Nicholson-Bailey) e uma medida de interferência mútua a que Hassell e May [Ver ANEXO I ao Capítulo 9] chamaram m ($m = 0$ para inexistência de interferência, $m = 1$ para interferência muito forte). Em geral, quanto mais alta a taxa de crescimento da presa, maior a tendência para a instabilidade. Esta tendência, contudo, é fortemente contrariada logo que m tem valores positivos acima de 0.2-0.3, valores que não diferem muito dos valores de m medidos em artrópodes em condições laboratoriais (Hassell 1978). A impressão generalizada entre os ecologistas teóricos é, portanto, que a *interferência mútua tem um efeito estabilizador* nestas interações. No sistema Nicholson-Bailey, por exemplo, existe um ponto de equilíbrio estável logo que se introduz interferência mútua.

Agregação espacial e interferência entre predadores

A expressão [9.8] pressupõe que os predadores pesquisam as presas aleatoriamente pelo espaço. Trata-se de um pressuposto matematicamente conveniente mas biologicamente pouco realista. A informação disponível na literatura sobre o comportamento de predadores sugere que na natureza a pesquisa aleatória é excepção em vez de regra. A maior parte das presas e dos predadores tendem a exhibir distribuições "contagiosas"⁸ no espaço que, supostamente, lhes conferem a vantagem adaptativa de lhes permitir concentrarem-se nos locais onde existe maior quantidade de alimento. Esta questão é abordada com mais detalhe na Secção 9.4, mas é oportuno desde já notar que, na natureza, onde existe elevado grau de heterogeneidade espacial, é de esperar que as presas formem agregações nas áreas que, por qualquer razão, lhes são mais favoráveis. Quando em pesquisa, os predadores tenderão a localizar primeiro as áreas de agregação das presas e, seguidamente, a agregar-se também sobre essas áreas.

A agregação dos predadores sobre as agregações de presas, tem consequências importantes para a interferência entre predadores. Em primeiro lugar, é evidente que a simples existência de agregações de predadores aumenta directamente a interferência mútua, por aumentar a frequência de encontros entre predadores. Existe contudo um segundo efeito, mais subtil, que Free, Beddington and Lawton (1977) baptizaram com o nome de pseudo-interferência.

⁸ O termo *distribuição contagiosa* é introduzido aqui com dois sentidos. Por um lado transmite intuitivamente a ideia de que os indivíduos tendem a formar aglomerados pelo espaço. Por outro lado refere-se a um conjunto de distribuições estatísticas adequadas para descrever este tipo de distribuição espacial. Entre estas, o exemplo mais divulgado é a *distribuição binomial negativa*.

Regra geral, os predadores localizam as agregações de presas e concentram-se sobre elas. Fazem-no porque assim cada predador aumenta a proporção de presas que encontra por unidade de tempo, i.e. aumenta a sua eficiência de pesquisa a' . Quando a densidade dos predadores não é muito alta, uma área de agregação de presas está portanto associada a altas eficiências de pesquisa. Contudo, se a densidade dos predadores é alta, as áreas de agregação de presas devem estar a ser pesadamente exploradas. Um predador emboscado numa destas áreas vai encontrar muitas "posições" de presas das quais pouco mais resta que as partes esqueléticas e, se se tratar de um parasitóide, encontrará muitos hospedeiros já infectados. Assim, mesmo que não exista interferência mútua ($T_w = 0$), a eficiência de pesquisa dentro das áreas de agregação de presas deve diminuir com o aumento da densidade dos predadores. Esta relação inversa entre a' e Y_t , costuma ser a forma habitual de detectar interferência mútua (cf. ANEXO I ao Capítulo 9), contudo, neste caso, a mesma relação inversa será observada, ainda que $T_w = 0$. Foi este efeito que Free et al. (1977) designaram por pseudo-interferência. Na prática, é muito difícil separar o efeito da interferência mútua e da pseudo-interferência quando a densidade dos predadores aumenta num ambiente espacialmente heterogéneo.

Haverá alguma vantagem adaptativa para a população de predadores na existência de interferência mútua? A pergunta faz algum sentido, se se pensar que a interferência mútua faz diminuir a quantidade de encontros presa-predador numa dada unidade de área e, portanto, poderia parecer um comportamento "mal-adaptado" por parte da população de predadores. A existência de agregações, numa paisagem espacialmente heterogénea, sugere contudo uma explicação adaptativa para $T_w > 0$. Regra geral, os predadores deviam localizar as agregações de presas (de forma não-aleatória) e aí passar mais tempo, pois dentro destas a eficiência de pesquisa é maior do que se a pesquisa fosse aleatória por todo o habitat. Mas quando a densidade dos predadores é muito elevada, a transição para um comportamento em que as presas são mais homoganeamente pesquisadas pelo espaço poderá ser algo muito vantajoso para o predador. Nessa altura, a interferência mútua pode constituir o mecanismo de transferência de um tipo de comportamento para outro. Fá-lo, aumentando a dispersão dos predadores de áreas de agregação onde a densidade dos predadores é (ou ameaça ser) muito elevada para outras áreas de agregação ou de baixa densidade de presas e predadores, tornando-se assim um aliado útil no processo de pesquisa.

9.3 A resposta numérica do predador

Quando o predador é um parasitóide, pode-se em geral assumir que a taxa de crescimento da sua população está linearmente relacionada com o número de hospedeiros que são atacados (Secção 18.6). Em geral, um hospedeiro origina um número médio constante de parasitóides (no caso mais simples, um parasitóide). No caso de predadores verdadeiros, porém, é pouco provável que este simplismo traduza bem a realidade biológica. Raramente é possível estabelecer uma ligação entre a fecundidade dos adultos reprodutores e o número de presas que estes consumiram desde que nasceram. Por outras palavras, raramente se conhece a equação do predador nos sistemas [18.1] e [18.2] que expressa a chamada resposta

numérica do predador (Secção 18.2). Na ausência deste tipo de informação, há duas formas de resposta numérica (eq. [18.1b]) a que os autores têm recorrido com alguma frequência para reprodutores contínuos: onde d , c , m são constantes positivas. A ideia subjacente a [9.10] é que na ausência de presas, o predador morre com uma taxa constante, d , devido, obviamente, a passar fome. Nesse caso, $d Y / dt = - d Y$. Mas quando as presas estão presentes e o predador as consome com uma taxa dada pela resposta funcional, i.e. $g(X, Y)$, cada quantidade de presa consumida é *convertida* em população de predador. A constante c mede essa taxa de conversão.

$$\frac{dY}{dt} = [c g(X, Y) - d] Y_t \quad \begin{array}{l} [9.10] \\ [9.10] \end{array}$$

$$\frac{dY}{dt} = r Y_t \left(1 - \frac{Y_t}{m g(X, Y)} \right) \quad [9.11]$$

EXERCÍCIO. Nota que a equação do predador no sistema Lotka-Volterra [18.3] era um caso particular de [9.10]. Que forma tem $g(X, Y)$ no sistema Lotka-Volterra? Qual a forma do gráfico de Y (densidade do predador) contra o tempo (t) quando não há presas? Poderá c ser superior a 1? em que circunstâncias?

A equação [9.11] deve já ser familiar. Pressupõe simplesmente que o predador cresce com taxa intrínseca r , de acordo com o modelo logístico [4.11]. A única diferença em relação ao modelo logístico é que a densidade máxima equilibrada do predador (K) é expressa na forma $m g(X)$, quer dizer, a densidade equilibrada é proporcional a uma taxa de consumo de presas, ela própria função da densidade das presas: $g(X)$.

Estes dois modelos são mais fenomenológicos do que outra coisa qualquer. As constantes c e m , em particular, não traduzem um esforço sério de compreensão da forma como o alimento ingerido é convertido em descendência do predador. Na verdade, a taxa de crescimento da população predadora deve depender de pelo menos três grupos de factores: a taxa de desenvolvimento individual (o crescimento individual até à idade de 1ª maturação), a fecundidade dos adultos e a taxa de sobrevivência de cada grupo etário. Provavelmente, cada um destes três factores é uma função diferente da disponibilidade de presas e, por isso, é de esperar que a taxa de crescimento global da população predadora esteja relacionada de forma bastante complexa com o número de presas disponíveis. Existem na literatura discussões da forma como esta relação pode ser matematicamente representada. A que me parece mais completa deve-se a Beddington, Hassell and Lawton (1976) e foi feita tendo em mente os reprodutores sazonais. Estes autores derivam equações que relacionam, separadamente, sobrevivência, fecundidade e desenvolvimento do predador com a densidade da presa. Contudo, face à complexidade matemática resultante de englobar simultaneamente estes três aspectos na resposta numérica, Beddington, Free and Lawton (1976) fazem simplificações conducentes a um modelo

que, embora muito mais simples e (mais uma vez) fenomenológico, retém algumas das características principais dum modelo que fosse mais completo e englobante. É esse modelo mais simples que passo a expôr.

Suponha-se que o número médio de descendentes deixados para a geração $t+1$ por um predador da geração parental (i.e. Y_{t+1}/Y_t)⁹ é proporcional ao número de presas consumidas ao longo da vida do predador. Ou seja,

$$Y_{t+1}/Y_t = c \text{ (número de presas consumidas por um predador durante a sua vida)}$$

Sendo c a constante que expressa eficiência a converter presas consumidas em descendência do predador. Existe contudo um número mínimo de presas que devem ser consumidas para assegurar funções fisiológicas indispensáveis ao desenvolvimento do predador (metabolismo base e crescimento até idade de 1ª maturação). Esta quantidade de alimento mínimo (b) deve ser subtraído ao número de presas consumidas durante a vida, pois não será utilizado pelo predador para funções reprodutivas, logo:

$$Y_{t+1}/Y_t = c \text{ (núm. de presas consumidas por um predador durante a sua vida - } b \text{)}$$

O número de presas consumidas pela população de predadores é uma quantidade que já encontrámos anteriormente. Na Secção 18.6 chamei-lhe N_a e mostrei que podia ser calculado pela equação [18.9]. O número de presas consumidas por predador é evidentemente N_a/Y_t , logo,

$$\frac{Y_{t+1}}{Y_t} = c \left[\frac{N_a}{Y_t} - b \right] \quad [9.12]$$

Esta equação é válida para $N_a/Y_t > b$. No caso em que $N_a/Y_t \leq b$, toma-se $Y_{t+1}/Y_t = 0$. A Fig. 9.2 apresenta a forma geométrica de [9.12]. Em Beddington, Free and Hassell (1976) pode ser encontrada evidência experimental de que a fecundidade de vários predadores (que se presume directamente proporcional a Y_{t+1}/Y_t) se relaciona com o número de presas ingeridas segundo a forma geométrica da Fig. 9.2.

FALTA FIGURA

⁹Na Secção 3.1 este quociente foi denominado taxa de incremento da população.

Figura 9.2. A relação entre a taxa de incremento dos predadores e o número de presas consumidas durante a vida de um predador médio segundo a equação [9.12]. A constante b representa a quantidade mínima de alimento para ocorrer reprodução e a constante c representa a eficiência de conversão de presas consumidas em descendência. A linha tracejada indica o valor de equilíbrio da população de predadores (de Beddington, Free and Hassell 1976).

Recorrendo agora a [18.9] para expressar N_a , obtém-se uma resposta numérica para reprodutores sazonais:

$$Y_{t+1} = c [X_t (1 - e^{-aY}) - b Y_t] \quad [9.13]$$

EXERCÍCIO. É fácil deduzir [9.13], mas mesmo assim tenta.

Beddington, Free and Lawton (1976) estudaram as propriedades dinâmicas de um sistema presa-predador para reprodutores sazonais, em tudo idêntico ao sistema [18.13]¹⁰, excepto no facto de a equação do predador ser agora a equação [9.13], com o parâmetro adicional b , o alimento mínimo necessário ao predador para assegurar reprodução. Quando $b = 0$ está-se na situação descrita pela Fig. 18.7. O efeito de aumentar b , considerando assim o predador como um verdadeiro predador (e não um parasitóide), é *reduzir* a área de espaço paramétrico que gera estabilidade na Fig. 18.7. Quer dizer, passa a haver menos combinações dos parâmetros r e q que originam um ponto de equilíbrio estável.

Existe uma outra consequência de colocar $b > 0$. É que enquanto para $cb = 0$, o ponto de equilíbrio (X^*, Y^*) , que eventualmente exista, é um ponto de equilíbrio *globalmente* estável, quando $cb > 0$, o ponto de equilíbrio passa a ser *localmente* estável. Por outras palavras, o sistema [18.13], no qual $cb = 0$, pode ter um ponto de equilíbrio estável, quaisquer que sejam os valores iniciais das densidades das duas populações, X e Y . Mas logo que $cb > 0$ nem todas as combinações iniciais de X e Y são atraídas pelo ponto de equilíbrio (X^*, Y^*) , mesmo quando este existe. Esta característica do modelo [18.13], quando nele se inclui o parâmetro b , tem em si uma mensagem para quem pretenda usar verdadeiros predadores em programas de controle biológico de pragas. É que pode suceder que seja muito importante determinar qual é o balanço adequado entre abundância de presas e abundância de predadores antes de lançar os predadores na zona de praga, i.e. as condições iniciais (X, Y) podem ser importantes para o sucesso do controle da praga.

¹⁰ Recorda que [8.13] é o sistema Nicholson-Bailey com autoregulação da presa. Recorda também que esta autoregulação tornava o sistema N.-B. estável quando se verificam certas combinações dos parâmetros r e q , tal como se sumariza na Fig. 8.7.

9.4 Heterogeneidade espacial

Até aqui tenho quase sempre pressuposto que os predadores pesquisam as presas aleatoriamente no espaço do seu habitat (este pressuposto foi explicado na Secção 18.6 e reapareceu explicitamente na Secção 9.1), como se vivessem num mundo espacialmente homogéneo. Mas é claro que na natureza existem heterogeneidades ambientais (quanto ao alimento, variáveis físicas, etc.) que fazem com que as presas se distribuam no espaço de forma não-aleatória. Qualquer livro de introdução à Ecologia refere que a distribuição dos animais no espaço tende a exibir formas contagiosas, com os organismos mais ou menos agregados em áreas que por qualquer razão lhes são mais favoráveis. Em princípio, os predadores tendem também a passar mais tempo de pesquisa nas zonas em que as presas são abundantes e, como se verá, esta pesquisa não-aleatória é um dos factores que maior influência tem para a dinâmica da relação presa-predador. As suas consequências práticas são provavelmente muito grandes, como veremos no Capítulo 10 a propósito do controle biológico de pragas.

Ao estudar heterogeneidade espacial, é central o conceito de "área de agregação" de presas. Coloquei aspas porque o termo utilizado na literatura anglo-saxónica é "patch". Seguindo o Oxford Dictionary, um "patch" pode-se traduzir por uma área mais ou menos larga que, pelas suas características (por exemplo biológicas), é distinguível da área mais vasta em que se encontra inserido. No presente contexto, faz sentido usar "área de agregação" ou apenas "agregação" para traduzir "patch", mas isso não significa que esta tradução seja sempre a mais apropriada em Ecologia. A agregação de presas é vista como uma unidade discreta no espaço pesquisado pelo predador. Podem ser folhas de plantas, grupos de arbustos, zonas onde a água é mais abundante, ou outras. Por qualquer razão (odores, sons gerados pela presa, estímulos visuais, tipo de habitat, etc.), estas unidades são reconhecidas pelo predador, havendo em geral um comportamento distinto em áreas de agregação de presas e outro em áreas de não-agregação.

A pesquisa da presa passa em geral por um período inicial de localização das agregações de presas, seguido de procura da presa dentro da área de agregação. É de esperar que o predador se comporte de tal forma que consiga passar mais tempo dentro das agregações onde a taxa de encontro com a presa é mais elevada. A forma que tem a relação entre a variável y : "tempo passado dentro de cada área de agregação de presas" e a variável x : "densidade da presa dentro de cada agregação" depende dos mecanismos comportamentais do predador. É de esperar que, em geral, y aumente com x , embora de forma não linear (cf. Hassell 1978).

Existem duas formas principais segundo as quais a heterogeneidade espacial tem sido levada em consideração nos modelos matemáticos da relação presa-predador:

I. Modelos que descrevem explicitamente o que é que acontece em cada uma de n agregações homogêneas diferentes ($n > 1$), onde presa e predador interactivam, e depois descrevem a forma como os animais se movem entre as agregações.

II. Modelos que não descrevem explicitamente os detalhes do comportamento do predador face às agregações de presas, mas representam a influência global que esse comportamento tem sobre a taxa de encontro com presas.

Dentro destes dois grupos de modelos existem evidentemente subdivisões, mas deixem-me ilustrar melhor.

Grupo I: mecanismos comportamentais dentro e fora das áreas de agregação de presas

Hassell and May (1973) apresentaram um modelo de heterogeneidade espacial em presa-predador, posteriormente refinado por outros ecologistas, que serve para propósitos ilustrativos. Hassell e May pressupuseram que, devido à heterogeneidade espacial, existem n agregações de presas. Na agregação i ($i = 1, \dots, n$) está a fracção α_i da população de presas e a fracção β_i da população de predadores (tanto o somatório dos α_i 's como o somatório dos β_i 's dão igual a 1). A função de predação $G(X,Y)$ (recorda o sistema [18.2] e a Secção 18.6) pode-se então escrever:

$$G(X, Y) = \sum_{i=1}^n [\alpha_i e^{-\alpha \beta_i Y_i}] \quad [9.14]$$

EXERCÍCIO. Escrever o sistema Nicholson-Bailey com a heterogeneidade espacial expressa por [9.14]

A equação [9.14], quando incorporada no modelo Nicholson-Bailey, fornece um modelo de índole geral para explorar as consequências de diferentes formas de distribuição espacial da presa e do predador. De facto, podemos estabelecer regras segundo as quais as duas espécies se distribuem, desde que saibamos exprimir essas regras em termos de α_i 's e de β_i 's. Estes são depois substituídos em [9.14] e o comportamento do modelo é estudado. Uma prática comum tem sido, por exemplo, postular uma certa distribuição espacial para as presas (que nos dá os α_i 's) e depois uma função que mede a "força" da agregação dos predadores sobre as agregações de presas (obtendo os β_i 's). Em vez de atribuir arbitrariamente valores aos α_i 's, é habitual postular um certo tipo de distribuição espacial das presas, proveniente de uma distribuição estatística que tenha dado boas provas para descrever a distribuição de animais no espaço. A mais comum em Ecologia é a distribuição binomial negativa e qualquer livro de Ecologia quantitativa fala das suas características (vê Southwood 1978 ou Ludwig and Reynolds 1988).

Os refinamentos possíveis ao modelo de base [9.14] só têm limitação na imaginação dos ecologistas ou no comportamento de cada predador. Depois, a dificuldade reside apenas em "matematizar" as ideias. A título

ilustrativo, tomo por exemplo o artigo de Murdoch and Oaten (1975). Estes autores pressupuseram que:

1. O predador pesquisa aleatoriamente dentro de cada área de agregação.
2. O predador deixa uma agregação se não encontrar nenhuma presa dentro dum período de tempo limite, L . Se encontrar uma presa antes de L passar, a "contagem" do tempo recomeça desde o início logo que o "handling time" correspondente à presa encontrada tenha acabado.
3. Existe um certo tempo médio para viajar de área de agregação para área de agregação.
4. Dentro de cada área de agregação, a presa distribui-se segundo o modelo de Poisson ou a distribuição binomial negativa.

Com estes pressupostos e o modelo base [9.14], Murdoch and Oaten mostram que a relação entre o tempo de pesquisa por área de agregação (y) e a densidade da presa dentro de cada agregação (x) é uma curva sigmóide¹¹, e que o aumento do tempo de trânsito de agregação para agregação contribui para estabilizar a interação presa-predador.

Grupo II: refúgios para a presa

Os modelos que descrevem os mecanismos de agregação dos predadores nas áreas de agregação das presas podem-se tornar consideravelmente complicados, num esforço para capturar os factores que determinam a distribuição das duas espécies e a taxa de encontros entre elas. Esta complexidade corresponde, no fundo, à passagem do estado de modelo analítico ao de modelo simulativo (recorda a Secção 1.3). Infelizmente, significa também grande proliferação de parâmetros e intractabilidade analítica. Se bem que os modelos simulativos possam ser numericamente integrados e "postos a correr" em computador, torna-se muito mais difícil compreender o comportamento qualitativo das duas populações em função de um número pequeno de parâmetros. Uma forma de rodear esta dificuldade consiste em procurar formas *minimamente* complicadas de incorporar a pesquisa não-aleatória do predador, retendo simultaneamente as consequências desta para as duas populações. Alguns autores têm utilizado distribuições estatísticas, com parâmetros desprovidos de significado biológico óbvio, para descrever a probabilidade de encontro presa-predador. Está-se assim no Grupo II de modelos de heterogeneidade espacial. Exemplos mais simples de modelos do Grupo II são os que consideram a existência de refúgios para a presa.

A existência de agregações de presas e de predadores que tendem a agregar-se mais nas mais densas

¹¹*De passagem, faço notar que a questão do tempo óptimo que um predador deve passar dentro de cada agregação de presas tem feito correr rios de tinta entre os ecologistas que trabalham em teoria de "optimal foraging" (pesquisa otimizada), em que se procura determinar a estratégia de pesquisa que um predador deve adoptar para maximizar a captura de presas com o mínimo de esforço, i.e. visitando o menor número possível de agregações. Em geral estes problemas têm também implicações evolutivas, pois a optimização referida tem implicações directas para a fitness do predador.*

agregações de presas é, fenomenologicamente, algo muito semelhante à existência de refúgios para as presas. É que se os predadores passam pouco tempo nas agregações de presas com baixa densidade, quando pura e simplesmente não as ignoram de todo (isto porque a localização de uma agregação pode depender da densidade de presas lá presente), as agregações de baixa densidade funcionam como refúgios para estas. Assim, pode-se ignorar o *mecanismo* devido ao qual certas presas não são encontradas e levar-se apenas em consideração o fenómeno "certas presas são mais difíceis de encontrar que outras".

Matematicamente, os refúgios podem estar entre dois extremos:

1. Em cada geração, existe uma *proporção* constante de presas que estão protegidas.
2. Em cada geração, existe um *número* constante de presas protegidas.

EXERCÍCIO. Imagina situações em que cada uma destas possibilidades seria mais adequada.

Por exemplo, qual seria a mais adequada para as seguintes situações:

- a) As presas deslocam-se para áreas inacessíveis ao predador de uma forma que é independente da presença dos predadores. E se não fôr independente ?
- b) Os refúgios têm formas físicas discretas, como buracos no chão ou locais de dissimulação.

Estes dois casos são fáceis de representar matematicamente. Começo pelo primeiro, pressupondo que a proporção de presas acessíveis aos predadores é p . Nesse caso estão refugiadas $(1 - p)$ presas. Eis alguns exemplos de como isto pode ser tido em consideração em modelos matemáticos já estudados:

No sistema Lotka-Volterra [18.3] basta substituir X por $p X$ no termo da predação:

$$\begin{aligned} dX/dt &= r X - a p X Y \\ dY/dt &= c a p X Y - d Y \end{aligned} \tag{9.15}$$

No sistema Nicholson-Bailey [18.10], o número de presas na geração seguinte, X_{t+1} , é igual ao número de presas refugiadas vezes a sua taxa de incremento: $R (1 - p) X_t$. A estas adiciona-se o número de presas que estiveram disponíveis ao predador mas que não foram capturadas, vezes a sua taxa de incremento: $R p X_t \exp(-a Y_t)$. O crescimento do predador é função, não de X_t , mas de $p X_t$.

EXERCÍCIO. Escreve o sistema Nicholson-Bailey com as modificações descritas.

Se se pretender utilizar respostas funcionais não lineares, basta apenas ter em atenção que só estão disponíveis $p X_t$ presas. A resposta funcional II (equação [9.3]), por exemplo, escrever-se-ia:

$$\frac{N_e}{Y_t} = \frac{a p X_t}{1 + a p X_t \left(\frac{T_h}{T}\right)}$$

Considere-se agora o segundo caso, em que estão refugiadas um número fixo, X_0 , de presas. A tomada em consideração dos refúgios faz-se substituindo X_t por $(X_t - X_0)$ nos locais apropriados dos modelos, já indicados acima. Queres experimentar ?

Heterogeneidade e estabilidade

São numerosos os estudos que se seguiram a Hassell and May (1973) sobre as consequências da heterogeneidade espacial para a estabilidade dos sistemas presa-predador. Felizmente, são praticamente todos concordantes numa coisa: *a heterogeneidade tem uma influência fortemente estabilizadora nas interações presa-predador*. Isto, independentemente da heterogeneidade ser matematicamente representada por mecanismos de agregação de predadores nas zonas de agregação das presas (Grupo I de modelos) ou representações fenomenológicas das consequências dessas agregações (Grupo II de modelos), como por exemplo refúgios. Como vimos atrás (Secção 9.2), a explicação adiantada por Free et. al. (1977) para o efeito de estabilização causado pelas agregações é a pseudo-interferência, segundo a qual ocorre um decréscimo da eficiência do parasitóide à medida que a sua densidade aumenta, em consequência de os parasitóides encontrarem um número crescente de hospedeiros já parasitados.

A análise da estabilidade de modelos Nicholson-Bailey, incorporando a equação [9.14] com diferentes distribuições das presas e diferentes forças de agregação do predador sobre as agregações de presas, permitiu chegar a conclusões de índole geral que passo a sumarizar:

1. A incorporação de [9.14] *estabiliza*¹² o modelo Nicholson-Bailey. Por outras palavras, passa a haver uma gama de valores de um parâmetro populacional, mais concretamente do R , para a qual o modelo [18.10] modificado passa a ter um ponto de equilíbrio (X^*, Y^*) estável.

¹²*De um modo geral, eu digo que uma certa característica biológica ou ambiental estabiliza um modelo, quando esse modelo passa a ter um ponto de equilíbrio estável (ou, pelo menos, um ciclo estável) para uma gama de valores mais larga de um ou mais parâmetros populacionais, logo que essa característica é incorporada no modelo. Por exemplo, supõe que um modelo presa-predador admite coexistência das duas espécies no equilíbrio estável (X, Y) quando $0 < R < 3$. Se, após incorporação de uma certa característica biológica, até aí ausente no modelo, esta gama de valores de R passar a ser $0 < R < 4$, eu digo que essa característica é estabilizante para a interação presa-predador. Um outro exemplo mais extremo é, evidentemente, quando se passa duma situação em que a coexistência nunca era possível para uma em que passa a haver um equilíbrio estável após incorporação da nova característica.*

2. A estabilização aumenta quando aumenta o contraste entre as concentrações de presas em diferentes áreas de agregação (a_i 's muito diferentes entre si) e o *predador tem forte tendência a agregar-se sobre as agregações de presas maiores* (quer dizer, os b_i 's são muito pequeninos para os a_i 's mais pequenos e são muito grandes para os a_i 's maiores). O aumento do número de áreas de agregação das presas (n) também tende a estabilizar a interacção.

Repito que estas conclusões são de índole geral. Em cada situação particular, os detalhes da distribuição da presa e do predador têm um carácter muito influente nas características comportamentais do sistema e na sua estabilidade. Não há dúvida, contudo, que a tendência para o predador se agregar em áreas de maior concentração de presas, quando estas se distribuem heterogéneamente no espaço, tem forte tendência estabilizadora na interacção entre as duas espécies.

A mesma tendência estabilizadora tem sido observada de um modo geral em modelos do tipo Nicholson-Bailey com refúgios. Entre os dois tipos de refúgios considerados, os que protegem uma proporção de presas e os que protegem um número de presas, são estes últimos que parecem conferir estabilidade ao sistema de forma mais robusta. A estabilidade em modelos com uma proporção de presas protegidas depende de um balanço delicado entre muito poucas presas protegidas e demasiadas presas protegidas (para detalhes consultar Hassell and May 1973).

ANEXO I à Secção 9.

Determinação experimental da eficiência de pesquisa do predador.

A eficiência de pesquisa do predador, a' , define-se como a proporção de presas encontradas por unidade de tempo por predador (verifica que isto é verdade olhando para a eq. [9.2]). Se houver interferência mútua, a' deve ser uma função decrescente de Y . Em 1969, Hassell e Varley sugeriram que a relação entre a' e Y seria algo do tipo: $a' = QY^{-m}$, sendo Q uma constante que representa proporção de presas encontradas quando $Y = 1$ e m um parâmetro empírico que mede a "força" da interferência mútua. Logaritmando esta expressão, pode-se tentar determinar m por regressão linear, assumindo que m é constante: $\log a' = \log Q - m \log Y$. Efeitos deste tipo foram já observados tanto em sistemas laboratoriais com artrópodes como em situações experimentais no campo, tanto com predadores como com parasitóides. Hassell (1978) apresenta um sumário de valores de m estimados até à data, os quais variam entre 0.2 e 1.2.

Para efectuar a regressão linear acima descrita, há que obter valores de a' para vários valores de Y . Os autores têm estimado a' recorrendo à expressão [9.6]:

$$a' = \frac{I}{YT} \ln\left(\frac{X}{X - N_a}\right) \quad [9.6]$$

onde X e Y são, respectivamente, o número de presas e predadores presentes no início da experiência, T é o período durante o qual dura a interação e N_a é o número de presas atacadas. Numa experiência típica, repetem-se as interações com valores fixos de X e T mas fazendo variar o Y . O parâmetro m é então estimado colocando num gráfico os sucessivos pares ordenados ($\log a'$, $\log Y$) e ajustando a recta de regressão. Este procedimento pressupõe, evidentemente, que a' varia apenas com Y e que não depende dos valores escolhidos para X e T .

Recentemente, Arditi and Akçakaya (1990) criticaram este método, mostrando que provavelmente quase todos os valores de m estimados na literatura estão subestimados. Arditi and Akçakaya (1990) notam que a expressão [18.9], que origina [9.6], só é válida quando T é inteiramente devotado à pesquisa de presas, quer dizer, a resposta funcional é do tipo I (recorde-se a Secção 9.1). Se os predadores obedecem a uma resposta funcional II devido, por exemplo, ao "handling time" e, além disso, são verdadeiros predadores, não atacando "posições" de presas já previamente atacadas (o que inclui também o caso da relação hospedeiro-parasitóide quando o parasitóide não ataca hospedeiros já parasitados, i.e. $T_p < T_h$), a utilização de [9.6] conduz à *subestimação* do valor de m . Os mesmos autores mostram, porém, que no caso pouco comum de parasitóides que não discriminam entre hospedeiros infectados e não-infectados ($T_p = T_h$), a utilização de [9.6] é adequada. Arditi and Akçakaya (1990) sugerem um método de regressão não-linear, com auxílio computacional, para estimar m sem enviesamentos.

Em qualquer caso, convém notar que a ligação por regressão entre a' e Y , é puramente empírica, ao contrário do raciocínio mecanicista exposto no texto para chegar à equação [9.8]. O simplismo da relação empírica peca por pressupor que m é uma constante. O mais provável é m não ser constante: observou-se frequentemente que a relação entre $\log Y$ e $\log a'$ era mais curvilínea do que linear. Na verdade, faz biologicamente sentido que m (a força da interferência, recorde-se) tome valores diferentes para diferentes valores de Y .

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.