



**ESTRUTURA TRÓFICA DE COMUNIDADES DE
PEIXES: PREMISSAS PARA SELEÇÃO DE
PRESAS E EFEITOS DE PERTURBAÇÕES
NATURAIS**

LAVRAS – MG

2014

ANGELO BARBOSA MONTEIRO

**ESTRUTURA TRÓFICA DE COMUNIDADES DE PEIXES:
PREMISSAS PARA SELEÇÃO DE PRESAS E EFEITOS DE
PERTURBAÇÕES NATURAIS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais em Ecossistemas Fragmentados e Agrossistemas, para obtenção do título de Mestre.

Orientador

Dr. Lucas Del Bianco Faria

LAVRAS – MG

2014

**Ficha Catalográfica Elaborada pela Coordenadoria de Produtos e
Serviços da Biblioteca Universitária da UFLA**

Monteiro, Ângelo Barbosa.

Estrutura trófica de comunidades de peixes : premissas para
seleção de presas e efeitos de perturbações naturais / Ângelo
Barbosa Monteiro. – Lavras : UFLA, 2014.

86 p. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2014.

Orientador: Lucas Del Bianco Faria.

Bibliografia.

1. Networks ecológicas. 2. Modelo probabilístico. 3. Pulsos de
inundação I. Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 574.526323

ANGELO BARBOSA MONTEIRO

**ESTRUTURA TRÓFICA DE COMUNIDADES DE PEIXES:
PREMISSAS PARA SELEÇÃO DE PRESAS E EFEITOS DE
PERTURBAÇÕES NATURAIS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais em Ecossistemas Fragmentados e Agrossistemas, para obtenção do título de Mestre.

APROVADA, em 20 de outubro de 2014.

Dr. Mário Almeida Neto UFG

Dr. Wesley Augusto Conde Goody USP

Dr. Lucas Del Bianco Faria

Orientador

LAVRAS – MG

2014

À minha mãe Dilza Maria Barbosa
À Nhielma Araújo

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Apesar de ser meu nome no início desse trabalho, ele nunca seria concebido sozinho. Por isso dedico algumas linhas para agradecer a todas as pessoas que de certa forma acrescentaram com o seu pouquinho nesse empreendimento. De forma direta ou indireta todos os citados a seguir tiveram sua contribuição, sejam com importantes comentários, orientações ou ideias; seja ajudando a esquecer por um momento de todas as teorias e análises e à lembrar do “mundo externo”.

Tenho de agradecer primeiro ao Lucas, que encarou o risco de ficar louco por aceitar ser meu orientador no mestrado. Se ainda não consegui, prometo me esforçar mais para enlouquecê-lo no doutorado. Tenho que agradecer imensamente pela paciência que teve e por toda liberdade que pude desfrutar com relação às minhas ideias (é claro, com ele sempre colocando meus pés no chão quando voava alto demais). Tanto pelas ideias diretas ao projeto, como pelas palavras e conselhos, profissionais e pessoais, sou grato.

Agradeço ao Prof. Paulo por aceitar coorientar e por disponibilizar seus dados para que pudéssemos desenvolver esse projeto. Tanto nas ideias iniciais, quanto nas discussões finais, estive disposto a me ajudar nessa transição de peixes às redes. Por sorte conseguimos parar nos dados de mestrado (após a ideia de um projeto com seus dados de doutorado não ter dado certo), caso contrário teria que procurar por seus deveres de casa de escola para que alguma coisa desse certo.

Aos amigos do laboratório agradeço pelo companheirismo do dia a dia, pelas discussões profissionais e conversas informais. Principalmente à Juliana, Laís, Alexandre, Simone, Jéssica e Carolina, mas também à todos os estagiários que passaram e/ou permaneceram, cada um no seu tempo. Estendo também esse

agradecimento a todos do Programa de Ecologia Aplicada, amigos que fiz nesse período.

Em um lado menos profissional, sou imensamente grato à minha mãe Dilza por acreditar em mim e no meu potencial sem nunca questionar. Por me ajudar de todas as maneiras que preciso e por sempre estar me esperando com carinho e comida gostosa quando vou para casa. Com certeza, sem ela, nada disso seria possível. Por tudo, sou grato.

À minha companheira fiel de aventuras, namorada, amiga e tudo o mais que tenho direito, Nhielma, tenho apenas a agradecer por estar comigo e me incentivar no meio de todo esse processo. Nosso companheirismo, e saber que nossos finais de semana estão chegando, sempre me dão animo em qualquer situação.

Agradeço finalmente a todos os amigos, novos e velhos e a todos os familiares que abraçaram esse projeto e toda a dedicação que dei a ele.

Obrigado

“Eu quase que nada [...] sei. Mas desconfio de muita coisa. O senhor concedendo, eu digo: para pensar longe, sou cão mestre – o senhor solte em minha frente uma ideia ligeira, e eu rastreio essa por fundo de todos os matos. Amém!”

Guimarães Rosa

RESUMO

Neste estudo desenvolveu-se um modelo teórico, utilizando premissas simples, para prever as presas potenciais de peixes piscívoros. Esse modelo foi utilizado para preencher uma lacuna em análises de interações tróficas de peixes, pois o grau de refinamento para essas interações pode ser insuficiente para a descrição da rede. Com esse modelo, foi possível montar redes tróficas de comunidades de peixes em três lagoas marginais para avaliar o efeito de uma perturbação natural (longo período de seca) na estrutura e estabilidade das interações; avaliar o papel dos pulsos de inundação na resiliência das comunidades após períodos de perturbação; e decifrar características estruturais das interações tróficas, como as premissas ecológicas responsáveis por sua ocorrência e os meios pelos quais a complexidade relaciona-se à estabilidade. Foi observado que a razão alométrica entre presa e predador, uma probabilidade de predação e o tamanho populacional são premissas ecológicas capazes de prever presas potenciais de peixes piscívoros, principalmente em ambientes simplificados. Quanto aos efeitos da perturbação natural sobre as redes tróficas, foi observado que as alterações dependem da riqueza na comunidade. A estrutura, medida por uma série de métricas, variou com a riqueza de espécies. A configuração dos módulos de interações presentes na rede também possuiu a mesma variação e a ocorrência de módulos estáveis dependeu da robustez da rede à perda de espécies. Em períodos de maior perturbação as redes foram mais sensíveis à perda de espécies e os módulos de interação mais ocorrentes foram mais estáveis. Em períodos de maior estabilidade, em que as redes eram mais robustas à perdas, os módulos mais ocorrentes foram menos estáveis. Por fim, determinou-se o papel dos pulsos de inundação como um fator importante na resiliência da estrutura trófica das comunidades de peixes em lagoas marginais após períodos de perturbações naturais.

Palavras-chave: Networks ecológicas. Modelo probabilístico. Pulsos de inundação.

ABSTRACT

In this study we developed a theoretical model, using simple premisses, to predict the potential prey of piscivorous fish. This model was used to fill a gap in the analysis of fish trophic interactions, since the degree of refinement for these interactions may be insufficient to describe the network. With this model, it was possible to assemble food webs of fish communities in three lagoons, to evaluate the effect of a natural disturbance (extended drought) in the structure and stability of interactions; evaluate the role of flood pulses on the resilience of communities after periods of disturbances; and decipher the structural characteristics of trophic interactions, such as premises responsible for their occurrence and the means by which the complexity is related to the stability. It was observed that the allometric ratio predator and prey, a probability of predation and population size are ecological assumptions capable of predicting potential prey of piscivorous fish, especially in simplified environments. Regarding the effects of natural disturbance on the trophic webs, it was observed that the changes depend on the species richness of the community. The structure measured by a number of metrics, varied with species richness. The configuration of modules interactions also varied and the occurrence of stable modules depended on the robustness of the network to loss of species. In periods of increased disturbance, networks were more sensitive to species loss and there was a higher occurrence of more stable modules. In periods of greater stability, when the networks were more robust to losses, there was a higher occurrence of less stable modules. Lastly, we determined the role of flood pulses as an important factor in the resilience of the trophic structure of fish communities in marginal lagoons after periods of natural disturbances.

Keywords: Ecological networks. Probabilistic model. Flood pulses.

LISTA DE FIGURAS

ARTIGO 1

- Figura 1 Desempenho quantitativo (QT) e qualitativo (QL) de 5000 simulações de 396 modelos de interações de piscívoros comparados às matrizes de predação (a) Matriz A e (b) Matriz B. Cada ponto representa um modelo com uma combinação de parâmetros (λ , a, b) respectiva. 39
- Figura 2 Desempenho quantitativo (QT) e qualitativo (QL) de 5000 simulações de 396 modelos que superestimam o número de interações de piscívoros comparados às matrizes de predação (a) Matriz A ($QL= 0.22 + 0.17.QT$) e (b) Matriz B ($QL= 0.40 + 0.27.QT$). Cada ponto representa um modelo com uma combinação de parâmetros (λ , a, b) respectiva. 40
- Figura 3 Desempenho quantitativo (QT) e qualitativo (QL) de 5000 simulações de 396 modelos que subestimam o número de interações de piscívoros comparados às matrizes de predação (a) Matriz A ($QL= 0.24 - 0.23.QT$) e (b) Matriz B ($QL= 0.38 - 0.37.QT$). Cada ponto representa um modelo com uma combinação de parâmetros (λ , a, b) respectiva. 41
- Figura 4 Desempenho quantitativo (QT) e qualitativo (QL) de 5000 simulações de 396 modelos de interações de piscívoros comparados às matrizes de predação (a) Matriz A e (b) Matriz B desconsiderando a invertívora *Rhamdia branneri*. Cada ponto representa um modelo com uma combinação de parâmetros (λ , a, b) respectiva. 43
- Figura 5 Distribuição das frequências relativas de ocorrência de presas em 5000 simulações dos modelos (a) $\lambda=0.3$, $a=4$, $b=1$ e (b) $\lambda=0.4$, $a=0.5$, $b=0.5$ 44
- Figura 6 Distribuição das frequências relativas de ocorrência de presas em 5000 simulações do modelo nulo. 44

APÊNDICE A

- Figura 1 Desempenho quantitativo (QT) e qualitativo (QL) de 5000 simulações de 396 modelos de interações de piscívoros desconsiderando a terceira premissa comparados às matrizes de predação (a) Matriz A e (b) Matriz B. Cada ponto representa um modelo com uma combinação de parâmetros (λ , a, b) respectiva. 57

Figura 2 Frequência relativa de ocorrência das presas em 5000 simulações para os modelos (a) $\lambda=0.3$, $a=4$, $b=1$ e (b) $\lambda=0.4$, $a=0.5$, $b=0.5$ e (c) nulo. 58

ARTIGO 2

- Figura 1 Variação da nas três lagoas analisadas por Pompeu & Godinho (2006), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil. (■) Cural de Vara, (●) Cajueiro e (▲) Juazeiro..... 66
- Figura 2 Variação das métricas estruturais de 2000 simulações das redes tróficas das três lagoas analisadas por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil..... 71
- Figura 3 Configuração dos motifs de 3 espécies mais ocorrentes em 2000 simulações de estabilidade nas três lagoas analisadas por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil. Círculos preenchidos indicam espécies com autoregulação e setas indicam o predador..... 72
- Figura 4 Configuração dos motifs de 4 espécies mais ocorrentes em 2000 simulações de estabilidade nas três lagoas analisadas por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil. Círculos preenchidos indicam espécies com autoregulação e setas indicam o predador..... 73
- Figura 5 Motifs de três espécies mais ocorrentes em 2000 simulações das redes trófica das lagoas (a) Cural de Vara, (b) Cajueiro e (c) Juazeiro, analisadas em quatro períodos por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil..... 74
- Figura 6 Motifs de quatro espécies mais ocorrentes em 2000 simulações das redes trófica das lagoas (a) Cural de Vara, (b) Cajueiro e (c) Juazeiro, analisadas em quatro períodos por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil..... 75
- Figura 7 Distribuição do autovalor de 2000 simulações de estabilidade dos motifs de (a) três e (b) quatro espécies mais ocorrentes nas três lagoas analisadas por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil..... 76
- Figura 8 Simulação de perda de espécies das redes tróficas das lagoas (a) Cural de Vara, (b) Cajueiro e (c) Juazeiro em quatro períodos, analisadas por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil. Os resultados referem-se à média de 2000 simulações..... 77

LISTA DE TABELAS

ARTIGO 1

Tabela 1 Média da capacidade de predição qualitativa (QL) e quantitativa (QT) dos melhores modelos da Matriz A, Matriz B e do modelo nulo - p refere-se à probabilidade de uma predição qualitativa maior ou igual pelos modelos nulos com QT menor ou igual a 0.10....	42
---	----

APÊNDICE A

Tabela 1 Matrizes de predação (A e B) usadas como referência para teste de capacidade de predição de modelo de interações de piscívoros. Dados adaptados de Novakowski et al. (2007) e Delariva (2002).....	55
Tabela 2 Média da capacidade de predição qualitativa (QL) e quantitativa (QT) de 5000 simulações de modelos considerando apenas a primeira premissa (janela de predação). Em destaque o melhor ajuste.	57
Tabela 3 Média da capacidade de predição qualitativa (QL) e quantitativa (QT) de 5000 simulações dos melhores modelos da Matriz A e Matriz B desconsiderando a terceira premissa - p refere-se à probabilidade de uma predição qualitativa maior ou igual pelos modelos nulos com QT menor ou igual a 0.10.	58

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE	
1	INTRODUÇÃO GERAL..... 15
1.1	Perspectiva histórica..... 15
1.2	Padrões estruturais universais em redes tróficas..... 16
1.3	Padrões estruturais: novos dados, novos modelos..... 17
1.4	Estrutura e estabilidade..... 19
	REFERÊNCIAS..... 22
SEGUNDA PARTE – ARTIGOS..... 26	
	ARTIGO 1 Premissas simples predizendo a seleção de presas de peixes piscívoros..... 27
	ARTIGO 2 Perturbações naturais em lagoas marginais: efeitos da seca e o papel dos pulsos de inundação na estrutura e estabilidade das redes tróficas..... 57

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL

Sistemas ecológicos são compostos por complexas associações entre espécies e mesmo comunidades simples podem apresentar uma complexidade capaz de desfiar a compreensão humana (POLIS, 1991). Dentre várias abordagens, o estudo de redes tróficas é um processo de abstração dessa complexidade, procurando padrões dinâmicos e estruturais, com poucas variáveis sumárias e o mínimo de pressupostos (SCHAFFER 1981, COHEN et al., 1990).

1.1 Perspectiva histórica

Elton (1927) foi um dos primeiros pesquisadores a relatar a importância das interações entre as espécies e destacou o papel das interações tróficas como um dos quatro fundamentos para decifrá-las. Definiram os termos *food chains* (cadeias tróficas) para compreender o processo de transferência de energia entre as espécies e *food cycles* como a combinação de todas as cadeias tróficas de uma comunidade. Além disso, Elton foi também um dos primeiros pesquisadores a procurar entender como essa complexidade relacionava-se com a estabilidade das populações, defendendo que comunidades simples eram mais suscetíveis à surtos populacionais (ELTON, 1958). Outro pesquisador a trabalhar na relação complexidade e estabilidade foi Robert MacArthur (1955) que, através de uma abordagem matemática das interações, propôs que a complexidade (no número de presas disponíveis a uma espécie) proporcionava diferentes caminhos para a transferência de energia da base da cadeia ao topo, aumentando as eficiências de consumo e impedindo surtos populacionais de uma ou poucas espécies. A complexidade, portanto, estabilizaria comunidades simples.

Robert May (1972) desafiou essa noção tradicional por uma análise formal de modelos matemático de interações lineares. Em seu trabalho, criou cenários de interações entre espécies, onde cada cenário correspondia a um universo estático e cada espécie interagia com as demais de forma e intensidade aleatória. Como resultado observou que o aumento no número de espécies, força de interação e conectância (i.e. aumento da complexidade) desestabilizavam as interações, contradizendo as ideias até então aceitas. Porém, dificilmente as espécies interagem de forma aleatória, e uma grande crítica aos resultados de May (1972), foi o fato de serem desconsideradas estruturas realistas (HAYDON, 2000). Em relação ao trabalho de May (1972), Lawlor (1978) argumenta que a questão não é se a complexidade aumenta em comunidades aleatórias, como aquelas criadas por May (1972), mas quais padrões estruturais distinguem comunidades reais e como esses padrões estruturais contribuem para a estabilidade. Assim iniciou-se a procura por regularidades estruturais em redes tróficas empíricas, procurando por regras e generalizações de padrões estruturais (BRIAND e COHEN, 1984; SUGIHARA et. al., 1989) e estruturas capazes de garantir maior estabilidade à comunidades naturais (PIMM, 1979).

1.2 Padrões estruturais universais em redes tróficas

Motivados por descobrir a ocorrência de padrões estruturais, análises de coleções empíricas de redes tróficas pareciam indicar resultados universais, independentes do número de espécies (SUGIHARA et. al., 1989). A estrutura era analisada através de uma série de métricas, como a proporção de espécies de topo, intermediárias e basais; a proporção de interações entre cada um desses tipos; tamanhos de cadeias e grau de compartimentalização (JORDÁN e SCHEURING, 2004). Modelos foram propostos como forma de definir as regras

capazes de gerar e prever regularidades estruturais e o Modelo de Cascata foi àquele com melhores resultados (COHEN e NEWMAN, 1985).

O Modelo de Cascata ordena as espécies em um intervalo de 0 a 1 (justificado, por exemplo, como relações alométricas de tamanho corporal) com cada espécie podendo consumir presas abaixo de seu valor hierárquico por uma probabilidade constante, dependente da riqueza e conectância (COHEN e NEWMAN, 1985). O modelo conseguiu prever diversas métricas estruturais de redes tróficas empíricas e parecia indicar os fenômenos responsáveis pela interação entre as espécies (COHEN, 1990). Contudo, análises estatísticas e dados empíricos de melhor qualidade indicaram que os padrões preditos pelo Modelo de Cascata eram antes artefatos metodológicos do que atributos biológicos (SCHOENER, 1989; WINEMILLER, 1990; MARTINEZ, 1991).

A agregação de espécies e a baixa resolução na identificação dos grupos tróficos dos dados analisados pelo Modelo de Cascata resultaram no descarte das ideias de padrões universais (i.e. independentes da riqueza) das métricas estruturais (PAINE, 1988). Observou-se que as métricas estruturais eram dependentes da riqueza e a qualidade dos dados fundamentais nas análises estruturais de redes tróficas (MARTINEZ, 1991). Esses fatores motivaram coletas mais refinadas de interações tróficas, de forma a garantir melhores análises estruturais (COHEN et. al., 1993).

1.3 Padrões estruturais: novos dados, novos modelos

Redes tróficas de melhor qualidade permitiram comparações mais precisas das métricas estruturais, não apenas entre redes tróficas de diferentes comunidades, mas com outros tipos de redes. *Networks* descrevem uma variedade de sistemas, relacionando componentes através de ligações. Esses sistemas passam pelos campos da sociologia, biologia, química, genética,

tecnologia e informação (ALBERT e BARABÁSI, 2002). A comparação das redes tróficas com outras redes demonstrou tanto padrões estruturais compartilhados, como características únicas (ALBERT e BARABÁSI, 2002; DUNNE et. al., 2002a; 2002b; MILO et. al., 2002; PROULX et. al., 2005). Além disso, novos dados permitiram o aparecimento de novos modelos, capazes de reproduzir os padrões estruturais encontrados (STOUFFER, 2010).

Os modelos de análises estruturais de interações tróficas foram divididos por Stouffer (2010) em duas categorias: modelos fenomenológicos e modelos em nível de população. Os modelos fenomenológicos, como o Modelo de Cascata, são construídos associando regras heurísticas para a realização das interações e são validados pela capacidade de predição de uma série de métricas estruturais das redes naturais (WILLIAMS e MARTINEZ, 2008). Apesar de cada modelo basear-se em regras específicas, Stouffer e colaboradores (2005) demonstraram analiticamente que associar algum tipo ordenação entre as espécies, com uma probabilidade de predação das espécies abaixo do valor de ordenação do predador por uma distribuição exponencial decrescente, fundamental para predição da estrutura de redes empíricas por um modelo.

Como exemplo, o modelo fenomenológico que melhor reproduziu a estrutura de redes tróficas complexas foi o Modelo de Nicho (WILLIAMS e MARTINEZ, 2008). No Modelo de Nicho as espécies são ordenadas em um intervalo de 0 a 1 como no Modelo de Cascata (indicando a posição da espécie em uma dimensão de nicho), porém cada consumidor interage com os recursos dentro de um intervalo de tamanho dado por uma distribuição beta, com valor central sorteado de uma distribuição uniforme em um intervalo definido (WILLIAMS e MARTINEZ, 2000). Dessa forma, e diferente do Modelo de Cascata, o Modelo de Nicho permite loops (e.g. um ciclo de interações do tipo $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow A$) e canibalismo. O Modelo de Nicho reproduz as regras de ordenação e probabilidade de predação por uma distribuição exponencial

decrecente (a distribuição beta reproduz essa característica), como avaliado por Stouffer e colaboradores (2005), e por isso é capaz de reproduzir dados empíricos de redes tróficas.

Os modelos em nível de população, por outro lado, procuram pelas regras empíricas de estrutura de interações através das decisões ecológicas individuais e comportamentais dos indivíduos. Utilizam de fenômenos emergentes como adaptação (LOEUILLE e LOREAU, 2005), traços evolutivos (ROSSBERG et. al., 2005) e forrageamento ótimo (PETCHEY et. al., 2008). Esses modelos, contudo, baseiam-se na estimação de parâmetros populacionais específicos, a partir de informações biológicas das espécies que compõem a rede (STOUFFER, 2010). O uso de parâmetros de cada espécie aumenta o realismo e capacidade de predição dos modelos, porém reduz sua generalidade (LEVINS, 1966).

1.4 Estrutura e estabilidade

A estabilidade das redes tróficas é analisada tradicionalmente por duas abordagens. Na abordagem dinâmica são analisados módulos de interações. Módulos são definidos como as interações entre recursos e consumidores, os quais, dadas condições favoráveis de coevolução, funcionam como unidades funcionais, capazes de produzir padrões previsíveis e persistentes (*sensu* PAINE, 1980). Estruturalmente foram definidos por Milo e colaboradores (2002) como *motifs*: padrões de interconexões ocorrendo em redes complexas em um número significativamente maior do que em redes randômicas. Uma estrutura modular é montada e os parâmetros populacionais definidos *a priori*. Após, é avaliado a alteração na estabilidade (ver MCCANN, 2000 para definições de estabilidade) pela alteração de um ou poucos parâmetros. Essas análises consideram

essencialmente as alterações populacionais no tempo (GELLNER e MCCANN, 2012).

Uma segunda abordagem se dá através das matrizes de interações entre espécies, como o trabalho de May (1972), mas utilizando estruturas modulares específicas. Diferente da abordagem dinâmica, a abordagem de matrizes não define os parâmetros *a priori*, mas os sorteia a partir de uma distribuição específica. As análises não são feitas temporalmente, e cada simulação representa um cenário estático de interações. Várias simulações são realizadas e a distribuição dos valores de estabilidade das matrizes computados. O objetivo principal da análise de matrizes é comparar as distribuições de valores de estabilidade de estruturas modulares diferentes e determinar àquela mais estável (GELLNER e MCCANN, 2012).

Uma forma de determinar a estabilidade de redes mais complexas do que módulos simples é através de simulações de remoção de espécies (MONTROYA e SOLÉ, 2001, DUNNE et. al., 2002). Muito antes de achar sua utilidade para problemas ecológicos, simulações de remoção já haviam sendo realizadas para diversos tipos de redes. O aspecto principal dessa análise é determinar a capacidade da rede manter-ser conectada após sucessivas perdas de seus componentes (ALBERT e BARABÁSI, 2002). Em um mundo em que comunidades naturais estão cada vez mais ameaçadas por ações antrópicas, a determinação da capacidade de perda de espécies torna-se fundamental para conservação dessas comunidades (ESTES et al., 2008). De forma geral, diferentes redes ecológicas possuem diferentes níveis de robustez à remoção, porém todas são sensíveis à perda de espécies-chave (PAINE, 1966; MONTROYA e SOLÉ, 2001; DUNNE et. al., 2002; JORDÁN, 2009).

O presente estudo avaliou variações temporais dos padrões estruturais em redes de interações de comunidades de peixes de lagoas marginais. Procurou sintetizar as diferentes análises e avaliar seus resultados de forma integrada com

o objetivo de determinar o papel da estrutura na estabilidade das comunidades. Ademais, utilizou de um modelo fenomenológico para determinar as presas potenciais de uma parte das redes analisadas, com o objetivo de determinar quais premissas são fundamentais na escolha dessas presas. As análises foram feitas todas com dados secundários o que pode ajudar na procura por novas abordagens em estudos de comunidades naturais.

REFERÊNCIAS

ALBERT, R.; BARABÁSI, A. L. Statistical mechanics of complex networks. **Reviews of modern physics**, v.74, n. 1, p. 47, 2002.

BRIAND, F.; COHEN, J. E. Community food webs have scale-invariant structure. **Nature**, v. 307, p. 264-267, 1984.

COHEN, J. E. et al. Improving food webs. **Ecology**, p. 252-258, 1993.

COHEN, J. E., et al. Community Food Webs: Data and Theory. Biomathematics Springer, Berlin , 1990.

COHEN, J. E.; NEWMAN, C. M. A stochastic theory of community food webs: I. Models and aggregated data. **Proceedings of the Royal society of London. Series B. Biological sciences**, v. 224, n. 1237, p. 421-448, 1985.

DUNNE, J. A., et al. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. **Ecology letters**, v. 5, n. 4, p. 558-567, 2002b.

DUNNE, J. A., et al. Small networks but not small worlds: unique aspects of food web structure. **Proc. Nat. Acad. Sci.** 2002a.

ELTON, C. S. **The ecology of invasions by animals and plants**. London: Chapman & Hall, 1958.

ELTON, C. S. **Animal ecology**. University of Chicago Press, 1927.

ESTES, J. A. et al. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. **Science**, v. 282, n. 5388, p. 473-476, 1998.

GELLNER, G.; MCCANN, K. Reconciling the omnivory-stability debate. **The American Naturalist**, v. 179, n. 1, p. 22-37, 2012.

HAYDON, D. T. Maximally stable model ecosystems can be highly connected. **Ecology**, v. 819, p. 2631-2636, 2000.

JORDÁN, F. Keystone species and food webs. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 364, n.1524, p. 1733-1741, 2009.

JORDÁN, F.; SCHEURING, I. Network ecology: topological constraints on ecosystem dynamics. **Physics of Life Reviews**, v.13, p. 139-172, 2004.

LAWLOR, L. R. A comment on randomly constructed model ecosystems. **American Naturalist**, p. 445-447, 1978.

LEVINS, R. The strategy of model building in population biology. **American scientist**, p. 421-431, 1966.

LOEUILLE, N.; LOREAU, M. Evolutionary emergence of size-structured food webs. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102, n. 16, p. 5761-5766, 2005.

MACARTHUR, R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. **Ecology**, v. 36, n. 3, p. 533-536, 1955.

MARTINEZ, N. D. Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web. **Ecological Monographs**, p. 367-392, 1991.

MAY, R. M. Will a large complex system be stable? **Nature**, v. 238, p. 413-414, 1972.

MCCANN, K. S. The diversity–stability debate. **Nature**, v. 405, n. 6783, p. 228-233, 2000.

MILO, R. et al. Network motifs: simple building blocks of complex networks. **Science**, v. 298, n. 5594, p. 824-827, 2002.

MONTOYA, J. M.; SOLÉ, R. V. Small world patterns in food webs. **Journal of theoretical biology**, v. 214, n. 3, p. 405-412, 2002.

PAINE, R. T. Food web complexity and species diversity. **American Naturalist**, p. 65-75, 1966.

PAINE, R. T. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. **The Journal of Animal Ecology**, p. 667-685, 1980.

PAINE, R. T. Road maps of interactions or grist for theoretical development? **Ecology**, v. 69, n. 6, p. 1648-1654, 1988.

PETCHEY, O. et al. Size, foraging, and food web structure. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 11, p. 4191-4196, 2008.

PIMM, S. L. 1979. The structure of food webs. **Theoretical Population Biology**, v. 16, n. 2, p. 144-158, 1979.

PIMM, S. L. **Food webs**. Springer Netherlands, 1982.

POLIS, G. A. 1991. Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory. **American naturalist**, p. 123-155, 1991.

PROULX, S. R. et al. Network thinking in ecology and evolution. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 206, p. 345-353, 2005.

ROSSBERG, A. G. et al. An explanatory model for food-web structure and evolution. **Ecological Complexity**, v. 23, p. 312-321, 2005.

SCHAFFER, W. M. Ecological abstraction: the consequences of reduced dimensionality in ecological models. **Ecological monographs**, p. 384-401, 1981.

SOLE, R. V.; MONTOYA, M. Complexity and fragility in ecological networks. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 268, n. 1480, p. 2039-2045, 2001.

STOUFFER, D. B. et al. Quantitative patterns in the structure of model and empirical food webs. **Ecology**, v. 86, n. 5, p. 1301-1311, 2005.

STOUFFER, D. B. Scaling from individuals to networks in food webs. **Functional ecology**, v. 24, n. 1, p. 44-51, 2010.

SUGIHARA, G., et al. Scale invariance in food web properties. *Science*, v. 245, n. 4913, p. 48-52, 1989.

WILLIAMS, R. J.; MARTINEZ, N. D. Simple rules yield complex food webs. **Nature**, v. 404, n. 6774, p. 180-183, 2000.

WILLIAMS, R. J.; MARTINEZ, N. D. Success and its limits among structural models of complex food webs. **Journal of Animal Ecology**, v. 77, n. 3, p. 512-519, 2008.

WINEMILLER, K. O. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. **Ecological monographs**, v. 60, n. 3, p. 331-367, 1990.

SEGUNDA PARTE

ARTIGOS

ARTIGO 1

PREMISSAS SIMPLES PREDIZENDO A SELEÇÃO DE PRESAS DE PEIXES PISCÍVOROS

Preparado de acordo com as normas da Theoretical Ecology

Angelo B. Monteiro*, Lucas Del Bianco Faria

Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil.

* Corresponding author: Angelo B. Monteiro (angelobmonteiro@gmail.com);

Email: Lucas Del Bianco Faria (lucasdbf@gmail.com)

RESUMO

Estudos de interações tróficas em ictiologia procuram por impactos de alterações antrópicas no ambiente. Essas interações podem ser descritas por estudos diretos de análises estomacais, mas a identificação de peixes parcialmente digeridos impõe desafios na determinação das presas de peixes piscívoros, o que torna menor o grau de refinamento desses itens alimentares em relação aos demais. Este trabalho teve por objetivo propor um modelo teórico, que assume premissas ecológicas, para estimar presas potenciais de peixes piscívoros como forma de aumentar o poder de precisão de análises tróficas de comunidades de peixes. As premissas adotadas foram: (i) janela de predação dada pela relação alométrica entre presa/predador e (ii) uma probabilidade de predação (iii) associada à abundância das presas. Testamos a capacidade do modelo em reproduzir dados empíricos de duas matrizes de predação. Foi gerado um modelo nulo em que todas as presas tinham a mesma chance de serem predadas e testado se as premissas adotadas melhoram o poder de predição. Os melhores ajustes foram de 23% das interações preditas na Matriz A e 45% na matriz B. O melhor modelo da Matriz B foi significativamente melhor que o modelo nulo. Quando considerado apenas as espécies estritamente piscívoras os melhores ajustes foram de 35% das interações preditas na Matriz A e 63% na matriz B. Os resultados sugerem que as premissas ecológicas simples adotadas podem ser utilizadas em modelos para prever a seleção de presas de peixes piscívoros, contribuindo para uma melhor compreensão das redes tróficas aquáticas naturais.

Palavras-chave: Redes tróficas. Estrutura de networks. Comunidade de peixes. Tamanho corporal. Modelo probabilístico.

ABSTRACT

Studies of trophic interactions in ichthyology seek to determine the effects of anthropogenic changes on the environment. These interactions can be described by direct studies of stomach contents; however, identifying partially digested fish makes determining the prey of piscivorous fish a challenge. Thus, a decrease in the level of refinement of these food items is observed when compared with other food items. This study aimed to propose a theoretical model with ecological assumptions to estimate the potential prey of piscivorous fish to increase the precision of trophic analyses of fish communities. The following assumptions were adopted: (i) a predation window given by the prey/predator allometric ratio and (ii) a predation probability, which is associated with (iii) prey abundance. We tested the ability of this model to reproduce the empirical data of two predation matrices. A null model in which all prey had the same chance of being predated was created and used to test whether the assumptions adopted were able to enhance the model's predictability. The best fits were 23% and 45% of the interactions predicted in Matrix A and in Matrix B, respectively. The best Matrix B model was significantly better at predicting interactions than the null model. When considering only strictly piscivorous species, the best fits were 35% and 63% of the interactions predicted in Matrix A and in Matrix B, respectively. These results suggest that the simple ecological assumptions adopted may be used in models to predict the prey selection of piscivorous fish, contributing to a better understanding of natural aquatic trophic networks.

Keywords: Food webs. Networks structure. Fish communities. Body-size. Probabilistic model.

Introdução

As interações tróficas é um tema central em ecologia desde os primeiros trabalhos na área (ELTON, 1927). A importância dessas interações deriva do fato de promoverem formas de descrever e analisar impactos em comunidades naturais (PAINE, 1980; PIMM, 2002). O estudo de redes tróficas pode se definido como uma ferramenta para decifrar a complexidade de interações presentes em uma comunidade, pois para compreender sua dinâmica, é necessário descrever os caminhos pelos quais as espécies se conectam (COHEN et al., 1993; BERLOW et al., 2004).

Em ictiologia estudos de interações tróficas são utilizados principalmente para descrever as consequências de intervenções antrópicas no meio ambiente, no auxílio de estratégias de manejo e no controle de estoque de recursos pesqueiros (HANN e DELARIVA, 2003). Essas interações podem ser avaliadas por estudos diretos de análises estomacais, definindo os itens potenciais e preferências de consumo das espécies por diversas metodologias (WINEMILLER, 1990; HANN e DELARIVA, 2003). Contudo, as relações de peixes piscívoros e suas presas não recebem o mesmo grau de refinamento, pois a identificação de peixes parcialmente digeridos impõem grandes desafios. Em grande parte dos casos é atribuído o item “peixe” para essas espécies como o melhor grau de identificação. Não considerar essas interações promove lacunas nas interações entre as espécies e tornam inviáveis análises estruturais de toda comunidade.

Este trabalho teve por objetivo propor um modelo teórico, que assume premissas ecológicas como abundância e janela de predação, para estimar presas potenciais de peixes piscívoros como forma de aumentar o poder de precisão de análises tróficas de comunidades de peixes.

Materiais e métodos

O modelo proposto seguiu três premissas ecológicas básicas, identificadas como as principais responsáveis pela seleção de presas por espécies piscívoras: (i) as espécies possuem uma “janela de predação”, (ii) cada espécie possui uma probabilidade diferente de ser predada e (iii) espécies mais abundantes têm maior chance de serem predadas. O modelo foi testado em dados empíricos publicados por Novakowski et. al. (2007), e disponíveis em Delariva (2002) e Delariva et. al., (2013).

Janela de predação

A habilidade do predador em capturar e manusear a presa é dependente do tamanho corporal em várias espécies, sendo essa regra bastante evidente em peixes (CLEASSEN et. al., 2002; MITTELBACH e PERSSON, 1998). Um grande tamanho do predador leva à melhor acuidade visual, capacidade natatória e tamanho de boca (LUNDVALL et. al., 1999; MITTELBACH e PERSSON, 1998). Cleassen et. al. (2002) definem a alometria presa-predador como “janela de predação”: um intervalo de tamanho das presas utilizado pelo predador. A janela de predação desempenha um papel fundamental nas interações e pode ser responsável pela estabilidade nas dinâmicas populacionais ou na escolha das melhores presas pelo predador (BROSE et. al., 2006; PETCHEY et al., 2008). Mittelbach e Persson (1998) argumentam que a variação na dieta de piscívoros pode estar mais ligada à diferenças alométricas entre presa-predador do que a morfologia das espécies. Esta foi a primeira premissa adotada no modelo: uma capacidade de predação dependente da razão do tamanho máximo da presa sobre o tamanho máximo do predador (λ).

Probabilidade de predação

Modelos de interações com perspectivas fenomenológicas atribuem regras para a existência de interações dentre uma ordenação de presas potenciais (COHEN e NEWMAN, 1985; WILLIAMS e MARTINEZ, 2000; CATTIN et. al., 2004). Estudos teóricos sugerem que modelos de interações tróficas devam considerar uma distribuição exponencial decrescente ou aproximada de probabilidade de predação, ou seja, muitas espécies com probabilidade pequena de serem consumidas e poucas espécies com altas probabilidades. Modelos que assumiram essa regra conseguiram prever diversas características de dados estruturais de redes tróficas de alta qualidade (STOUFFER et. al. 2005). Uma probabilidade de predação para cada espécie foi a segunda premissa assumida no modelo, porem foram testadas diversas distribuições de probabilidade.

Probabilidade de predação dependente do tamanho populacional

Estudos teóricos também demonstram que quando o predador não possui preferência fixa por uma presa, a escolha é determinada pela densidade populacional (POST et al. 2000; FARIA e COSTA 2009). Essa resposta numérica caracteriza as forças fracas de interação, as quais são mais frequentes e também responsáveis pelo equilíbrio nas dinâmicas populacionais (MCCANN, 2000). Essa foi a terceira premissa adotada, associando as maiores probabilidades de predação às espécies com maior número de indivíduos como explicado abaixo.

O modelo

O modelo foi construído atribuindo às presas potenciais de cada espécie piscívora através da regra: a presa i será presa potencial da espécie j se a razão do comprimento padrão máximo de i sobre o comprimento padrão máximo de j for menor ou igual à λ , atendendo dessa forma à primeira premissa. Foram testadas janelas de predação entre $\lambda=0.2$ à $\lambda=0.7$, seguindo valores observados em trabalhos empíricos (MITTELBACH e PERSSON 1998; MONTAÑA et. al., 2011).

Após, para cada presa potencial i foi sorteada uma probabilidade de interação realizada, retirada de uma distribuição Beta (a , b), atendendo à segunda premissa. A distribuição beta é uma função densidade probabilidade de limite zero e um e composta por dois parâmetros a e b . A combinação desses parâmetros permite testar diversos tipos de distribuições, tornando essa distribuição ideal para modelagens e utilizada em outros modelos de redes tróficas (WILLIAMS e MARTINEZ, 2000; BOLKER, 2007). Foram testada combinação de parâmetros variando a entre 0.5 e 5 e b entre 0.5 e 10.

As probabilidades de predação foram ordenadas de forma que as espécies com maior densidade populacional foram atribuídas com as maiores probabilidades, atendemos a terceira e última premissa. O número de indivíduos foi retirado dos dados empíricos utilizados para validar o modelo, como explicado abaixo. Assim, uma interação será designada se a probabilidade de predação for maior que o acaso (e.g., maior que um número aleatório tirado de uma distribuição uniforme entre 0 e 1).

Validando o modelo a dados empíricos

Cada modelo, com uma combinação de parâmetro, foi simulado 5000 vezes e testados pela sua capacidade média de predição das matrizes de predação disponíveis em Novakowski et. al., (2007). Nesse trabalho os autores

identificaram os itens alimentares de quatro espécies piscívoras e, como forma de avaliar o impacto sobre a dieta dessas espécies, apresentaram duas matrizes de predação, uma antes (Matriz A) e uma após (Matriz B) a construção do reservatório de Salto Caxias (bacia do rio Iguaçu, PR). Delariva (2002) e Delariva et. al. (2013) dispõem os dados das espécies da região (e.g as presas potenciais) com seus tamanhos corporais e abundância. A validação do modelo foi testada pela sua capacidade quantitativa e qualitativa de predição média, sendo avaliada qual a combinação de parâmetros mais se aproximam às matrizes de referência.

A capacidade quantitativa foi avaliada pela taxa de erro média do número de interações preditas, dada pela fórmula:

$$QT = \frac{1}{n} \cdot \sum_{i=1}^n \frac{\sqrt{(I_p - I_o)^2}}{I_o}$$

onde, QT é a capacidade de predação quantitativa do modelo, I_p o número de interações preditas, I_o o número de interações observadas e n o número de simulações. Por essa métrica, quanto mais próximo de zero o valor de QT , melhor a predição do modelo.

A capacidade qualitativa foi avaliada pelo número de interações corretamente preditas, proposto por Petchey et. al. (2008) como sendo uma forma robusta de testar a precisão de modelos de interações tróficas. Porém, o número de interações não foi fixado *a priori* como no modelo de Petchey et. al. (2008), pelo fato de não ser possível o pesquisador saber quantas interações existam de fato. Dessa forma, em vez de testar o número de interações certas sobre o número de interações preditas pelo modelo, como feito por esses autores, analisamos o desempenho qualitativo através da fórmula:

$$QL = \frac{1}{n} \cdot \sum_{i=1}^n \frac{I_a}{I_m}$$

onde, QL é o desempenho qualitativo de predição do modelo, I_a o número de interações corretamente preditas, I_m o número de interações na matriz e n o número de simulações. Ou seja, a proporção das interações corretamente preditas nas Matrizes de referência. Por essa métrica, quanto mais próximo de um, melhor o desempenho qualitativo do modelo.

O modelo também foi testado nas Matrizes de referência sem a presença de *Rhamdia branneri*, uma espécie considerada piscívora por Delariva (2002), mas invertívora por Novakowski et. al., (2007). Objetivou-se, assim, testar o efeito de predadores oportunistas na capacidade de predição do modelo.

Um modelo nulo, considerando ausência de restrições alométricas e de abundância, e probabilidade de predação constante dado pela conectância das matrizes ($C=0.21$ para a Matriz A e $C=0.23$ para a Matriz B) foram simulados 5000 vezes. Novamente uma interação foi designada se a probabilidade de predação fosse maior que o acaso (e.g. maior que um número aleatório tirado de uma distribuição uniforme entre 0 e 1). Esse modelo nulo teve como objetivo garantir que todas as espécies possuísem a mesma chance de serem predadas. Foi construída a distribuição de QL dos modelos nulos e observada a probabilidade em obter um resultado maior ou igual ao modelo considerando as premissas descritas.

Por fim, foram comparadas as distribuições de frequência de seleção como forma de avaliar se os modelos garantem maior ocorrência de frequências de seleção baixas em relação às frequências de seleção altas. Definiu-se frequência de seleção como a frequência de ocorrência de uma presa nas

simulações. Assumiu-se que frequências de seleção baixas reflitam pouca preferência por determinadas presas, ou seja, forças fracas de interação e frequências de seleção elevadas como preferência fixa ou forte de interação.

Resultados

Foram gerados 396 modelos compreendendo cada combinação de parâmetros (λ , a , b). Os modelos tiveram proporção de acerto (desempenho qualitativo) de $QL=0.01\pm 0.02$ à $QL=0.58\pm 0.04$ das interações da Matriz A e uma taxa de erro de número de interações (desempenho quantitativo) variando de $QT=0.07\pm 0.06$ à $QT=2.06\pm 0.10$. Na Matriz B, os modelos tiveram melhor desempenho, com desempenho qualitativo variando de $QL=0.01\pm 0.02$ à $QL=0.89\pm 0.03$ das interações preditas e quantitativo variando de $QT=0.07\pm 0.06$ à $QT=1.94\pm 0.10$ (Figura 1; Tabela 1 apêndice).

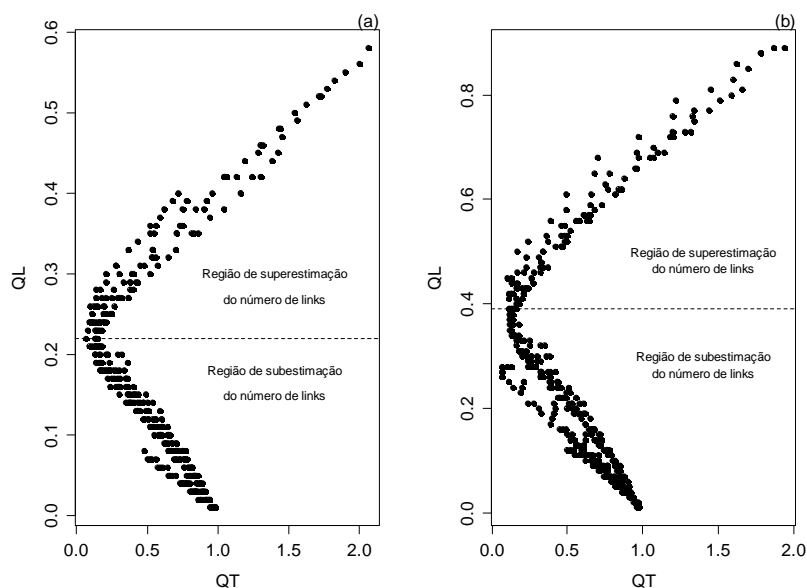


Figura 1 Desempenho quantitativo (QT) e qualitativo (QL) de 5000 simulações de 396 modelos de interações de piscívoros comparados às matrizes de predação (a) Matriz A e (b) Matriz B. Cada ponto representa um modelo com uma combinação de parâmetros (λ , a , b).

Os desempenhos qualitativos foram sensíveis ao número de interações preditas. O valor de QT pode referir-se à superestimação ou subestimação do número de links. Quando o número de links é superestimado (região acima da reta de referência; Figura 1) o desempenho qualitativo aumenta (Figura 2). Quando o número de links é subestimado (região abaixo da reta de referência; Figura 1), o desempenho qualitativo diminui (Figura 3).

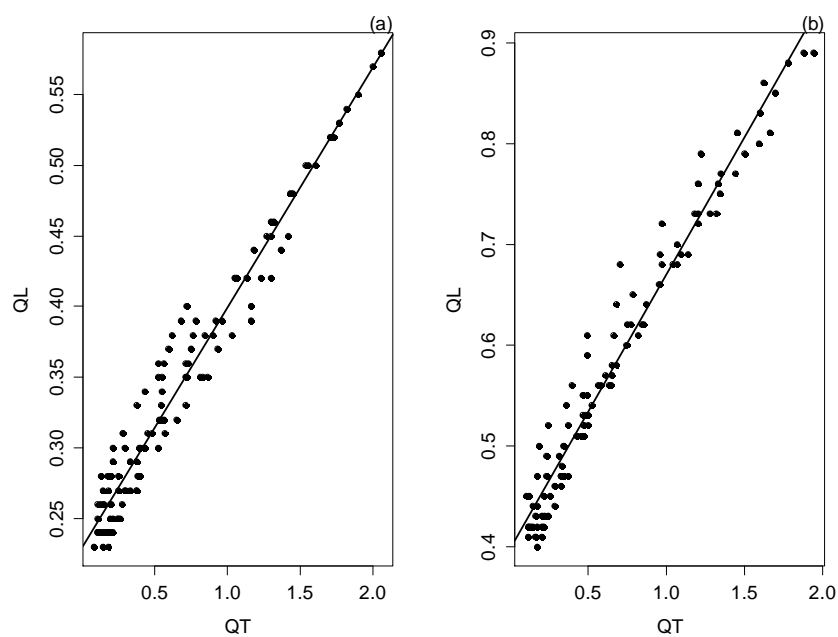


Figura 2 Desempenho quantitativo (QT) e qualitativo (QL) de 5000 simulações de 396 modelos que superestimam o número de interações de piscívoros comparados às matrizes de predação (a) Matriz A ($QL = 0.22 + 0.17.QT$) e (b) Matriz B ($QL = 0.40 + 0.27.QT$). Cada ponto representa um modelo com uma combinação de parâmetros (λ , a , b).

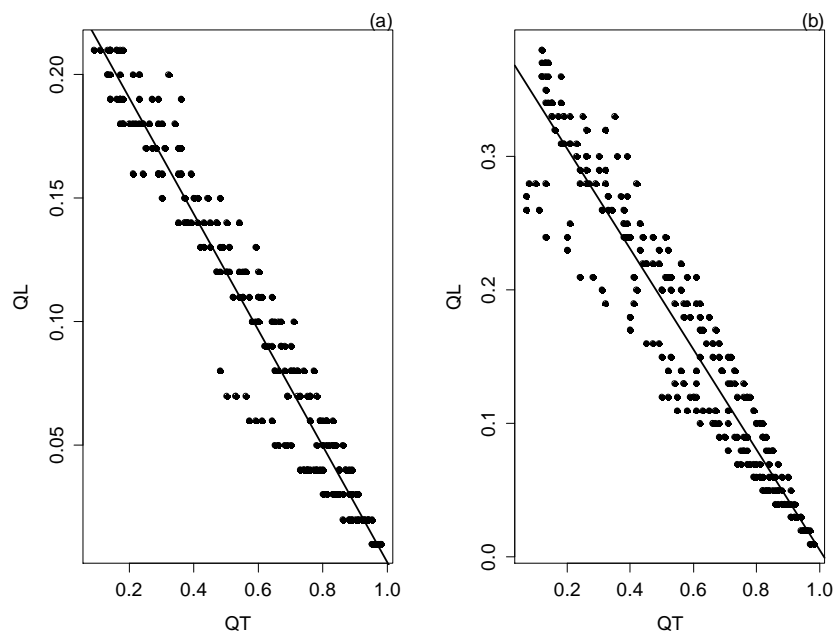


Figura 3 Desempenho quantitativo (QT) e qualitativo (QL) de 5000 simulações de 396 modelos que subestimam o número de interações de piscívoros comparados às matrizes de predação (a) Matriz A ($QL = 0.24 - 0.23 \cdot QT$) e (b) Matriz B ($QL = 0.38 - 0.37 \cdot QT$). Cada ponto representa um modelo com uma combinação de parâmetros (λ , a , b) respectiva.

Pela dependência do desempenho qualitativo no número de links estimados, foram considerados como os melhores modelos àqueles que maximizaram o desempenho quantitativo (i.e. minimizaram a taxa de erro). Definindo um valor de corte de $QT \leq 0.10$, os melhores ajustes foram de $QL = 0.23 \pm 0.05$ e $QT = 0.08 \pm 0.06$ ($\lambda = 0.3$, $a = 4$, $b = 1$) para a Matriz A e $QL = 0.45 \pm 0.06$ e $QT = 0.10 \pm 0.08$ ($\lambda = 0.4$, $a = 0.5$, $b = 0.5$) para a Matriz B (Tabela 1). Esses modelos tiveram distribuição de probabilidades exponencial crescente e distribuição com concavidade para cima respectivamente.

O modelo nulo teve desempenho médio de $QL = 0.21 \pm 0.09$ e $QT = 0.15 \pm 0.11$ para a Matriz A e $QL = 0.23 \pm 0.08$ e $QT = 0.14 \pm 0.11$ para a Matriz B.

Apenas 42% dos modelos tiveram $QT \leq 0.10$ na Matriz A e apenas 44% na Matriz B. Considerando apenas estes, a probabilidade de um resultado maior ou igual que $QL=0.23$ para a Matriz A foi de $p=0.55$. A probabilidade de um resultado maior ou igual a $QL=0.45$ para Matriz B foi de $p=0.003$ (Tabela 1).

Delariva (2002) determina *Rhamdia branneri* como piscívora pela análise do índice de frequência de ocorrência. Por outro lado, Novakowski et al., (2007), analisa através do índice de importância alimentar e observa que essa espécie possui na verdade uma preferência invertívora, não sendo peixe seu principal alimento. Esse fato diminuiu o poder de predição do modelo: apesar de ter se alimentado de presas com grande número de indivíduos, atendendo a terceira premissa, a primeira premissa não foi totalmente cumprida, pois essa espécie possui grande tamanho e os modelos atribuíram maior número de interações potenciais que não se realizaram. De fato, se não for incluída nas análises, a capacidade de predição dos modelos aumenta (Figura 4) e o poder de predição do melhor modelo passa a ser de $QL=0.35 \pm 0.05$ e $QT=0.09 \pm 0.07$ para a Matriz A e $QL=0.63 \pm 0.05$ e $QT=0.07 \pm 0.05$ para a Matriz B (Tabela 1).

Tabela 1 Média da capacidade de predição qualitativa (QL) e quantitativa (QT) dos melhores modelos da Matriz A, Matriz B e do modelo nulo - p refere-se à probabilidade de uma predição qualitativa maior ou igual pelos modelos nulos com QT menor ou igual a 0.10.

Modelo	Matriz A		Matriz B		p
	QL	QT	QL	QT	
Com <i>Rhamdia branneri</i>					
$\lambda=0.3, a=4, b=1$	0.23 ± 0.05	0.08 ± 0.06	-	-	0.55
$\lambda=0.4, a=0.5, b=0.5$	-	-	0.45 ± 0.06	0.10 ± 0.08	0.003
Nulo	0.21 ± 0.09	0.15 ± 0.11	0.23 ± 0.08	0.14 ± 0.11	-
Sem <i>Rhamdia branneri</i>					
$\lambda=0.4, a=2, b=0.5$	0.35 ± 0.05	0.09 ± 0.06	-	-	0.28
$\lambda=0.4, a=3, b=0.5$	-	-	0.64 ± 0.04	0.10 ± 0.06	0.001
Nulo	0.25 ± 0.10	0.19 ± 0.13	0.25 ± 0.11	0.21 ± 0.13	-

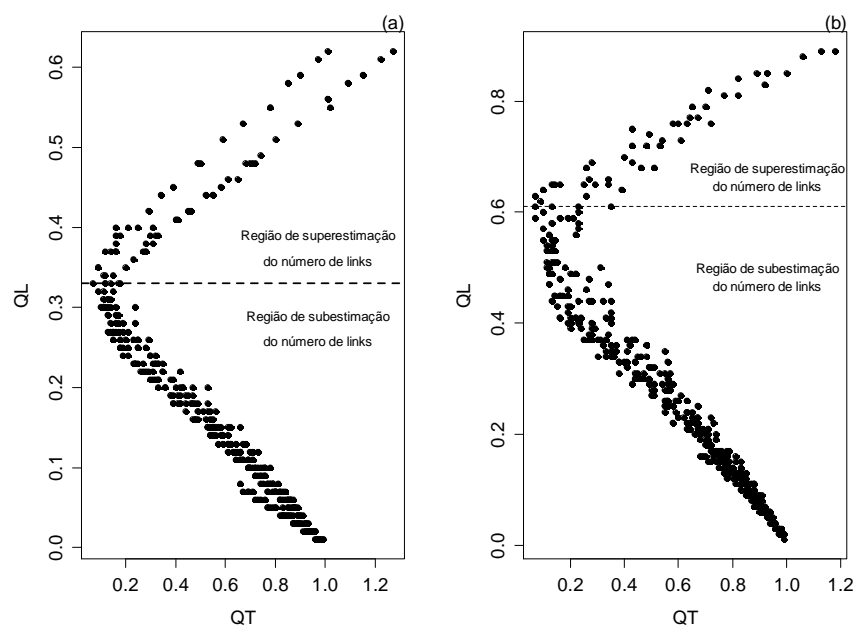


Figura 4 Desempenho quantitativo (QT) e qualitativo (QL) de 5000 simulações de 396 modelos de interações de piscívoros comparados às matrizes de predação (a) Matriz A e (b) Matriz B desconsiderando a invertívora *Rhamdia branneri*. Cada ponto representa um modelo com uma combinação de parâmetros (λ , a , b) respectiva.

Tanto os modelos aqui propostos, considerando as três premissas, quanto o modelo nulo, apresentaram padrões de distribuição de frequência de seleção muito semelhantes. Houve maior ocorrência de baixa frequência de seleção e menor ocorrência de espécies com maiores frequências de seleção (Figura 5 e Figura 6). Este padrão justifica a terceira premissa do modelo, pois garante a resposta numérica pela baixa ocorrência de forças fortes de interação (i. e. preferência alimentar fixa).

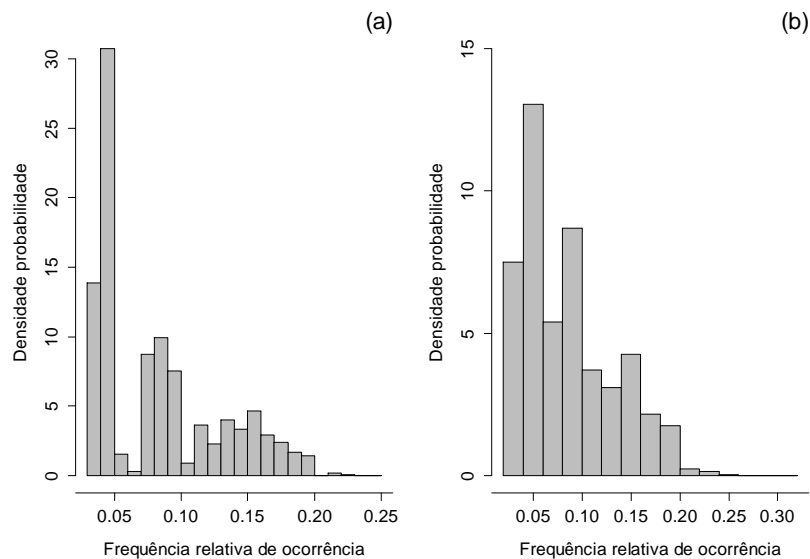


Figura 5 Distribuição das frequências relativas de ocorrência de presas em 5000 simulações dos modelos (a) $\lambda=0.3$, $a=4$, $b=1$ e (b) $\lambda=0.4$, $a=0.5$, $b=0.5$.

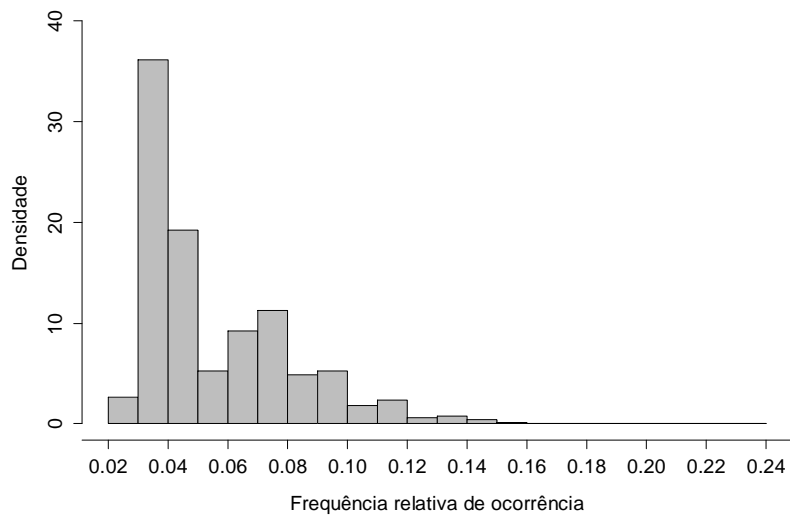


Figura 6 Distribuição das frequências relativas de ocorrência de presas em 5000 simulações do modelo nulo.

Discussão

Diferente de outros modelos fenomenológicos desenvolvidos para predição de propriedades estruturais em redes tróficas, o modelo aqui proposto teve por objetivo a predição de um tipo específico de interação de um conjunto definido de espécies. Além disso, teve como intuito desenvolver uma metodologia geral sem a necessidade de estimação de parâmetros populacionais (LEVINS, 1966). Foram definidas três premissas para a ocorrência de interações e observado como elas relacionam-se na predição de um conjunto específico de interações empíricas.

Muitos fatores influenciam na interação predador-presa como: estratégias de predação, tempo de manipulação, taxa de encontro, retorno energético e mudanças ontogênicas (JACKSON et. al., 2004; PETCHEY et. al., 2008). Foi observado, contudo, que três premissas gerais - janela de predação, probabilidade de sucesso de predação e tamanho populacional - parecem ter um importante papel na estrutura das interações de piscívoros. Modelos que consideram essas premissas podem ser capazes de prever corretamente matrizes de predação de peixes piscívoros.

O desempenho qualitativo foi dependente do desempenho quantitativo. Modelos que superestimam o número de interações automaticamente possuem maior chance de designar uma interação observada. Da mesma forma, modelos que subestimam o número de interações, possuem menor chance. O número de interações depende de dois fatores: a janela de predação determina o número de presas potenciais e a forma da distribuição determina o número de interações realizadas. Na Matriz A, a janela de predação de 0.3 permitiu menor número de presas potenciais, porém, a distribuição exponencial crescente permitiu maior número de interações realizadas. Já na Matriz B, a janela de predação de 0.4 permitiu um número intermediário de interações potenciais e a distribuição com

concavidade para cima balanceou probabilidades grandes e pequenas de interações realizadas. Esse fato foi responsável pelo melhor ajuste desses modelos.

Apesar de não considerados como melhores modelos, distribuições exponenciais decrescentes e janelas de predação grandes, também têm desempenho quantitativo, e conseqüentemente qualitativo, bons. Neste caso, a janela de predação permite grande número de interações potenciais e a distribuição exponenciais decrescentes pouca interação realizada. Como exemplo: o modelo com $\lambda=0.7$, $a=0.5$ e $b=1$ (i.e., a maior janela de predação possível e distribuição de probabilidade exponencial decrescente) teve $QL=0.30\pm 0.07$ e $QT=0.21\pm 0.14$ na Matriz A e $QL=0.50\pm 0.09$ e $QT=0.17\pm 0.13$ na Matriz B. Um desempenho qualitativo melhor, mas quantitativo pior que os modelos discutidos anteriormente.

Dessa forma, observou-se que não tanto a forma da distribuição, como proposto por Stouffer et. al., (2005), mas como ela relaciona-se com outros fatores talvez seja responsável pelo melhor ajuste. Nos modelos apresentados, a forma da distribuição relacionou-se com a janela de predação e a abundância populacional para maximizar a capacidade de predição. Especificamente, a distribuição teve que maximizar o número de interações realizadas quando a janela de predação era baixa e minimizar quando era alta. O melhor ajuste, por fim, fica pela atribuição de maiores probabilidades às presas com maior abundância. Conclui-se com isso que a janela de predação e a abundância populacional são parâmetros determinantes nas interações tróficas de piscívoros e no melhor ajuste desses modelos à dados empíricos.

A utilização de um modelo nulo, com todas as espécies tendo a mesma probabilidade de predação resultou em predições qualitativamente iguais para a Matriz A, mas não para a Matriz B. Considerando a distribuição de QL dos modelos com desempenho quantitativo abaixo do valor de corte obteve-se um

valor de p menor do que 0.05 apenas para a Matriz B. Esses resultados sugerem que as premissas adotadas possuem maior efeito em ambientes mais simplificados, uma vez que a Matriz B representa as interações após a formação do reservatório. Infere-se que isso ocorra pelo fato de que, assim como nas discussões envolvendo cascatas tróficas, ambientes simplificados possuam menos atributos capazes de amortecer a complexidade das interações (CHASE, 2000). Como exemplo, a formação do reservatório pode diminuir a presença de refúgios para as presas e as interações tornam-se muito mais condicionadas às taxas de encontro e conseqüentemente ao número de indivíduos (DELARIVA et. al., 2013).

Quando considerado apenas as espécies estritamente piscívoras a capacidade de predição do modelo aumentou. Esse fato indica que os modelos podem ser melhores empregados na previsão de matrizes com espécies estritamente piscívoras ou que possuem peixes como item alimentar mais frequente na sua dieta.

Tanto o modelo nulo, quanto o modelo proposto possuíram maior ocorrência de baixa frequência de seleção. May (1972), já havia demonstrado que um modelo nulo é estável e que o aumento da sua complexidade, no caso riqueza, conectância ou forças de interação, desestabilizavam-no. Apesar de os modelos aqui propostos utilizarem de uma abordagem diferenciada, acredita-se que o modelo nulo seja mais estável, justamente porque garanta a mesma probabilidade de predação para as presas, diluindo as frequências de seleção e não gerando forças fortes de interação. As premissas adotadas aumentaram a complexidade do modelo nulo inicial, mas garantiu maior ocorrência de forças fracas de interação em relação às forças fortes, fato que matem a estabilidade das interações (MCCANN et. al., 1998). Esse fato indica que as relações alométricas, fatores que influenciam a probabilidade de predação e a resposta

numérica possam ser uma das formas pelas quais a estrutura garanta a estabilidade das interações em redes complexas.

Como melhorar o poder de predição do modelo?

O modelo teve como objetivo a generalidade, sendo uma única janela de predação testada para todas as espécies. Caso uma maior precisão seja requerida, janelas de predação para cada espécie piscívora podem ser utilizadas e as interações modeladas separadamente. Essas janelas de predação podem ser estimadas a partir de dados secundários ou através de estudos específicos para cada espécie.

Por fim, sugere-se que o modelo aqui proposto seja testado com outros dados, contendo outras espécies, e que as melhores distribuições e janelas alométricas sejam avaliadas. Além disso, outras premissas poderiam ser adicionadas para aumentar o poder de predição e assim melhorar a qualidade das análises tróficas de peixes e as inferências delas retiradas.

REFERÊNCIAS

- Berlow, E. L., Neutel, A. M., Cohen, J. E., De Ruiter, P. C., Ebenman, B. O., Emmerson, M., Fox, W., Jansen, V. A. A., Jones, J. I., Kokkoris, G. D., Logofet, D. O., McKane, A. J., Montoya, J. & Petchey, O. (2004). Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of animal ecology*, 73(3), 585-598.
- Bolker, B.M. (2007). *Ecological Models and Data in R*. Princeton University Press.
- Brose, U., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2006). Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters*, 9(11), 1228-1236.
- Cattin, M. F., Bersier, L. F., Banašek-Richter, C., Baltensperger, R., & Gabriel, J. P. (2004). Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature*, 427(6977), 835-839.
- Chase, J. M. (2000). Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs?. *Trends in ecology & Evolution*, 15(10), 408-412.
- Claessen, D., Van Oss, C., de Roos, A. M., & Persson, L. (2002). The impact of size-dependent predation on population dynamics and individual life history. *Ecology*, 83(6), 1660-1675.
- Cohen, J. E., & Newman, C. M. (1985). A stochastic theory of community food webs: I. Models and aggregated data. *Proceedings of the Royal society of London. Series B. Biological sciences*, 224(1237), 421-448.
- Cohen, J. E., Beaver, R. A., Cousins, S. H., De Angelis, D. L., Goldwasser, L., Hoeng, K. L., Holt, R. D., Kohn, A. J., Lawton, J. H., Martinez, N. D., Malley, R. O., Page, L. M., Patten, B. C., Pimm, S. L., Polis, R. M., Schoener, T. W., Schoenly, K., Sprules, W. G., Teal, J. M., Ulanowicz, R. E., Warren, P. H.,

Wilbur, H. M., & Yodzis P. (1993). Improving Food Webs. *Ecology* 74, 252–258.

Delariva, R. L. (2002). Ecologia trófica da ictiofauna do rio Iguçu-PR sob efeito do represamento de Salto Caxias. [Trophic ecology of the fish fauna of the Iguçu River - PR under effect of the Salto de Caxias dam]. Doctoral dissertation, Universidade Estadual de Maringá, Maringá.

Delariva, R. L., Hahn, N. S., & Kashiwaqui, E. A. L. (2013). Diet and trophic structure of the fish fauna in a subtropical ecosystem: impoundment effects. *Neotropical Ichthyology*, 11(4), 891-904.

Elton, C. S. (1927). *Animal ecology*. University of Chicago Press.

Faria, L. D. B., & da Silveira Costa, M. I. (2009). The interplay between predator's prey preference and environmental heterogeneity in food web long-term stability. *Journal of theoretical biology*, 258(3), 339-343.

Hahn, N. S. & Delariva, R. L. (2003). Métodos para avaliação da alimentação natural de peixes: o que estamos usando? [Methods to evaluate natural fish feeding: what are we using?] *Interciência* 28(2),100-104.

Jackson, A. C., Rundle, S. D., Attrill, M. J., & Cotton, P. A. (2004). Ontogenetic

changes in metabolism may determine diet shifts for a sit-and-wait

predator. *Journal of Animal Ecology*, 73(3), 536-545.

Langeani, F., Castro, R. M. C., Oyakawa, O. T., Shibatta, O. A., Pavanelli, C. S. & Casatti, L., (2007). Diversidade da ictiofauna do Alto Rio Paraná: composição atual e perspectivas futuras [Ichthyofauna diversity of the upper Rio Paraná: present composition and future perspectives]. *Biota Neotropica*, 7(3), 181-197.

Levins, R. (1966). The strategy of model building in population biology. *American scientist*, 421-431.

Lundvall, D., Svanbäck, R., Persson, L., e Byström, P. (1999). Size-dependent predation in piscivores: interactions between predator foraging and prey avoidance abilities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56 (7), 1285-1292.

May, R. M. (1972). Will a large complex system be stable? *Nature*, 238, 413-414.

McCann, K., Hastings, A., & Huxel, G. R. (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395(6704), 794-798.

Mittelbach, G. G., & Persson, L. (1998). The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(6), 1454-1465.

Montaña, C. G., Layman, C. A., & Winemiller, K. O. (2011). Gape size influences seasonal patterns of piscivore diets in three Neotropical rivers. *Neotropical Ichthyology*, 9(3), 647-655.

Novakowski, G. C., Hahn, N. S., & Fugi, R. (2007). Alimentação de peixes piscívoros antes e após a formação do reservatório de Salto Caxias, Paraná, Brasil [Feeding of piscivorous fish before and after the filling of the Salto Caxias Reservoir, Parana State, Brazil]. *Biota Neotropica*, 7(2), 149-154.

Paine, R. T. (1980). Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *The Journal of Animal Ecology*, 667-685.

Petchey, O. L., Beckerman, A. P., Riede, J. O., & Warren, P. H. (2008). Size, foraging, and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(11), 4191-4196.

Pimm, S. L. (1982). *Food webs* (pp. 1-11). Springer Netherlands.

Post, D. M., Conners, M. E., & Goldberg, D. S. (2000). Prey preference by a top predator and the stability of linked food chains. *Ecology*, 81(1), 8-14.

Stouffer, D. B., Camacho, J., Guimera, R., Ng, C. A., & Nunes Amaral, L. A. (2005). Quantitative patterns in the structure of model and empirical food webs. *Ecology*, *86*(5), 1301-1311.

Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2000). Simple rules yield complex food webs. *Nature*, *404*(6774), 180-183.

Winemiller, K. O. (1990). Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological monographs*, *60*(3), 331-367.

APÊNDICE

Apêndice A - Matrizes de interações de peixes piscívoros

A Tabela 1 apresenta as matrizes adaptadas de predação de Novakowski et. al., (2007) considerando todas as espécies coletadas por Delariva (2002) com seus respectivos tamanhos e abundância populacional. As interações existentes foram designadas com “1” e ausentes com “-”. Os comprimentos padrões máximos foram considerados como a média e as abundâncias como a soma dos valores entre os períodos amostrados pelos autores (DELARIVA, 2002). *Trichomycterus* spp., *Tatia* sp. e *Gymnotus carapo* não foram amostradas por Delariva (2002), e por isso o comprimento padrão dessas espécies foi considerado a partir de dados de Langeani et. al., (2007) e a abundância como sendo “1”. O comprimento padrão máximo dos piscívoros foi de: *Hoplias malabaricus* 505mm, *Oligosarcus longirostris* 280mm, *Rhamdia branneri* 400mm e *Rhamdia voulezi* 295mm (NOVAKOWSKI et. al., 2007). Foi considerada como Matriz A, as interações Pré-barramento e Matriz B as interações Pós-barramento.

Tabela 1 Matrizes de predação (A e B) usadas como referência para teste de capacidade de predição de modelo de interações de piscívoros. Dados adaptados de Novakowski et al. (2007) e Delariva (2002).

Espécies	Sigla	Comprimento padrão máximo	Nº de indivíduos	<i>Hoplias malabaricus</i>		<i>Oligosarcus longirostris</i>		<i>Rhamdia branteri</i>		<i>Rhamdia voulezi</i>	
				Pré	Pós	Pré	Pós	Pré	Pós	Pré	Pós
<i>Ancistrus</i> sp.	Asp	119	27	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Apareiodon vittatus</i>	Ap	129	49	1	1	-	1	-	-	-	1
<i>Astyanax altiparanae</i>	Aa	102	158	1	1	1	1	-	1	-	1
<i>Astyanax</i> sp. b	Ab	129.5	699	-	1	1	1	1	1	-	1
<i>Astyanax</i> sp. c	Ac	100.5	253	1	1	-	1	-	-	-	1
<i>Astyanax</i> sp. e	Ae	80	106	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Astyanax</i> sp. f	Af	136.5	406	1	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bryconamericus</i> sp. a	Ba	68	65	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Corydoras paleatus</i>	Cp	53.5	69	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Crenicichla iguassuensis</i>	Ci	134	68	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Crenicichla</i> sp. 1	C1	151.5	18	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Crenicichla</i> sp. 2	C2	302	31	1	1	1	-	-	-	1	-
<i>Cyphocharax modestus</i>	Cm	181	162	1	1	-	1	-	-	-	1
<i>Geophagus brasiliensis</i>	Gb	172.5	57	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Glanidium ribeiroi</i>	Gr	197.5	83	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Gymnotus carapo</i>	Gc	380	1	1	1	1	-	-	-	-	-
<i>Hoplias malabaricus</i>	Hm	355	169	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hypostomus derbyi</i>	Hd	234	7	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hypostomus myersi</i>	Hmy	187.5	94	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Oligosarcus longirostris</i>	Oi	247	212	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Pimelodus ortmanni</i>	Po	234.5	48	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pimelodus</i> sp.	Psp	297	224	1	1	1	-	1	-	-	-
<i>Rhamdia branteri</i>	Rb	295	24	-	-	1	-	-	-	-	-
<i>Rhamdia voulezi</i>	Rv	296.5	13	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tatia</i> sp.	Tsp	57	1	1	-	1	-	-	-	-	-
<i>Trichomycterus</i> spp.	Tri	71	1	-	-	1	-	-	-	-	-

Formulação do modelo

Quando considerado apenas a primeira premissa observou-se baixo poder de predição dos modelos. O desempenho quantitativo variou de $0.27 \pm$

0.14 a 0.91 ± 0.05 para a Matriz A e de 0.30 ± 0.14 a 0.92 ± 0.05 para a Matriz B, todos acima do valor de corte de 0.10. O desempenho qualitativo variou de 0.01 ± 0.02 a 0.13 ± 0.07 para a Matriz A e de 0.02 ± 0.03 a 0.20 ± 0.08 para a Matriz B. Os melhores ajustes foram $QL=0.13 \pm 0.07$ e $QT=0.27 \pm 0.14$ ($\lambda=0.7$) para a Matriz A e $QL=0.20 \pm 0.08$ e $QT=0.30 \pm 0.14$ ($\lambda=0.7$) para a Matriz B (Tabela 2).

Quando consideradas a primeira e segunda premissa o desempenho qualitativo variou de 0.004 a 0.57 para a Matriz A e 0.006 a 0.83 para a Matriz B e foi dependente do desempenho quantitativo (Figura 1). Definindo um valor de corte de $QT \leq 0.10$, os melhores ajustes foram de $QL=0.26 \pm 0.05$ e $QT=0.10 \pm 0.07$ ($\lambda=0.3$, $a=2$, $b=0.5$) para a Matriz A e $QL=0.24 \pm 0.04$ e $QT=0.10 \pm 0.06$ ($\lambda=0.3$, $a=5$, $b=1$) para a Matriz B (Tabela 3). Nenhum dos dois modelos foi significativamente diferente do modelo nulo ($p=0.37$ na Matriz A; e $p=0.50$ na Matriz B). Esses modelos tiveram distribuição de probabilidades exponencial crescente e distribuição com concavidade para cima respectivamente. Esse fato demonstra que a abundância foi um fator importante na seleção de presas para os peixes após o barramento.

Considerando as três premissas, a seleção de presas entre o melhor modelo da Matriz A ($\lambda=0.3$, $a=4$, $b=1$), o melhor modelo da Matriz B ($\lambda=0.4$, $a=0.5$, $b=0.5$) diferiu do modelo nulo. Observa-se que o modelo nulo, como esperado, atribuiu a mesma chance para todas as espécies. As premissas adotadas atribuíram maior peso à determinadas espécies e menor à outras: a janela de predação determinou o número de presas e a forma da distribuição determinou a diferença de frequências de ocorrência. Quanto mais restritiva a distribuição de probabilidades, maior a diferença no peso atribuído à cada espécie (Figura 2).

Tabela 2 Média da capacidade de predição qualitativa (QL) e quantitativa (QT) de 5000 simulações de modelos considerando apenas a primeira premissa (janela de predação). Em destaque o melhor ajuste.

λ	Matriz A		Matriz B	
	QL	QT	QL	QT
0.2	0.01 \pm 0.02	0.91 \pm 0.05	0.02 \pm 0.03	0.92 \pm 0.05
0.3	0.06 \pm 0.04	0.77 \pm 0.09	0.04 \pm 0.04	0.78 \pm 0.08
0.4	0.08 \pm 0.05	0.66 \pm 0.11	0.09 \pm 0.05	0.68 \pm 0.10
0.5	0.10 \pm 0.06	0.50 \pm 0.13	0.16 \pm 0.07	0.52 \pm 0.12
0.6	0.12 \pm 0.07	0.38 \pm 0.14	0.18 \pm 0.08	0.41 \pm 0.13
0.7	0.13 \pm 0.07	0.27 \pm 0.14	0.20 \pm 0.08	0.30 \pm 0.14

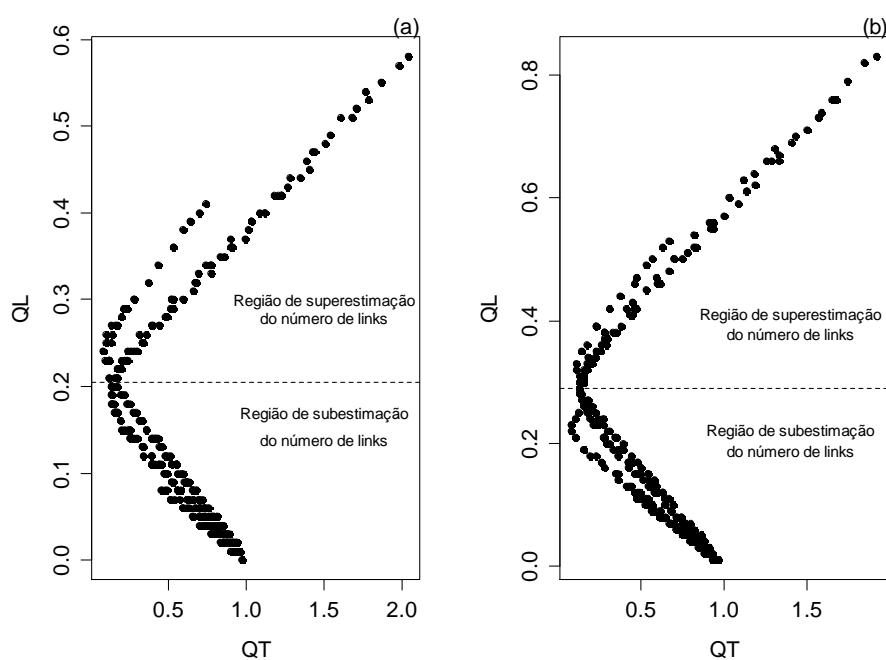


Figura 1 Desempenho quantitativo (QT) e qualitativo (QL) de 5000 simulações de 396 modelos de interações de piscívoros desconsiderando a terceira premissa comparados às matrizes de predação (a) Matriz A e (b) Matriz B. Cada ponto representa um modelo com uma combinação de parâmetros (λ , a, b) respectiva.

Tabela 3 Média da capacidade de predição qualitativa (QL) e quantitativa (QT) de 5000 simulações dos melhores modelos da Matriz A e Matriz B desconsiderando a terceira premissa - p refere-se à probabilidade de uma predição qualitativa maior ou igual pelos modelos nulos com QT menor ou igual a 0.10.

Modelo	Matriz A		Matriz B		p
	QL	QT	QL	QT	
$\lambda=0.3, a=2, b=0.5$	0.26 ± 0.05	0.10 ± 0.07	-	-	0.37
$\lambda=0.3, a=5, b=1$	-	-	0.24 ± 0.04	0.10 ± 0.06	0.50
Nulo	0.21 ± 0.09	0.15 ± 0.11	0.23 ± 0.08	0.14 ± 0.11	-

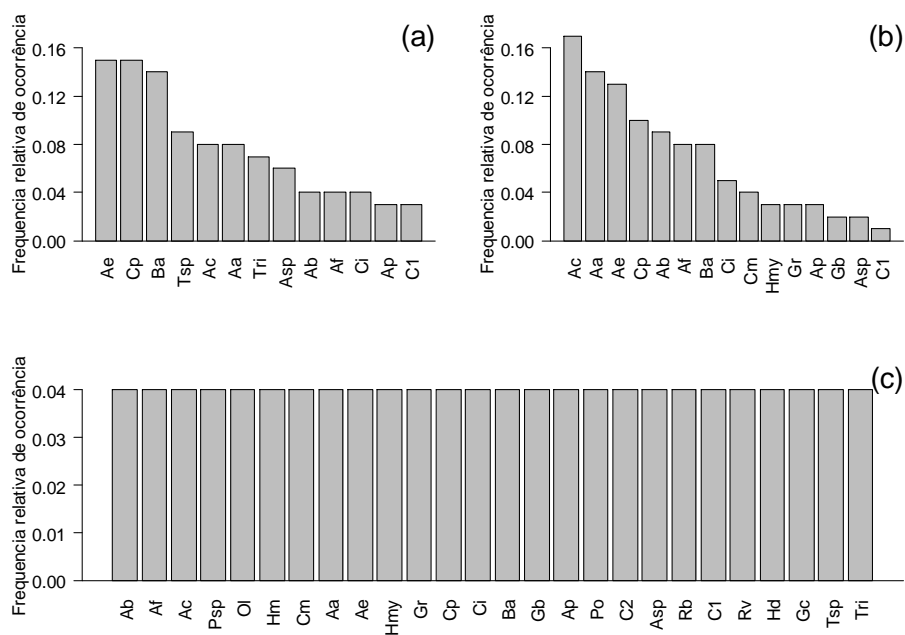


Figura 2 Frequência relativa de ocorrência das presas em 5000 simulações para os modelos (a) $\lambda=0.3, a=4, b=1$ e (b) $\lambda=0.4, a=0.5, b=0.5$ e (c) nulo.

ARTIGO 2

PERTURBAÇÕES NATURAIS EM LAGOAS MARGINAIS: EFEITOS DA SECA E O PAPEL DOS PULSOS DE INUNDAÇÃO NA ESTRUTURA E ESTABILIDADE DAS REDES TRÓFICAS

Preparado de acordo com as normas da Freshwater Biology

Angelo B. Monteiro*, Paulo Santos Pompeu, Lucas Del Bianco Faria
Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Brasil.

* Corresponding author: Angelo B. Monteiro (angelobmonteiro@gmail.com);

Email: Paulo dos Santos Pompeu (pompeu@dbi.ufla.br)

Email: Lucas Del Bianco Faria (lucasdbf@gmail.com)

RESUMO

Comunidades de peixes são tradicionalmente usadas em estudos de redes tróficas e permitem o uso de diversas técnicas de descrição das interações. Porém, a dinâmica e estrutura das interações nessas comunidades podem ser influenciadas por fatores abióticos, como a dinâmica do rio e os pulsos de inundação. Em especial, o pulso de inundação relaciona as dinâmicas entre o canal do rio e as zonas alagáveis, como lagoas marginais - ecossistemas particulares, com alta biodiversidade e que servem de berçário, abrigo e proteção para comunidades de peixes. As lagoas marginais isolam-se do canal do rio em época de seca e dependem dos pulsos de inundação, sendo que algumas podem secar até sua ocorrência. O presente trabalho teve como objetivo avaliar o efeito da seca o papel dos pulsos de inundação na estrutura da rede trófica das comunidades de peixes em lagoas marginais. De forma específica, procurou avaliar como essas perturbações alteram a estrutura da rede trófica; afetam os módulos de interações entre espécies; e influenciam na estabilidade à perda de espécies. Observou-se que a seca possui efeito na estrutura das redes tróficas de comunidades de peixes e parte das métricas estruturais variou junto à riqueza. Observou-se também que a seca altera os padrões de ocorrência dos módulos, sendo que módulos mais estáveis ocorrem em períodos de maior perturbação. Observou-se também que a seca torna as redes mais sensíveis à perda de espécies e que a ocorrência dos módulos relaciona-se com a estabilidade da rede. Por fim, os resultados indicam que os pulsos de inundação são os principais fatores que garantem a estabilidade da comunidade após períodos de seca.

Palavras-chave: Networks ecológicas. Topologia. Comunidade de peixes.

ABSTRACT

Fish communities have traditionally been used in studies of food webs and allows the use of various interactions descriptors. However, the dynamics and structure of the interactions in these communities can be influenced by abiotic factors such as the dynamics of the river and flood pulses. In particular, the flood pulse relates the dynamics between the river channel and floodplain areas, such as lagoons - particular ecosystems, with high biodiversity which serve as nursery, shelter and protection for fish communities. The marginal lagoons isolate themselves from the main channel of the river in the dry season and depend on flood pulses, some of which can dry until its occurrence. This study aimed to evaluate the effect of drought and the role of flood pulses in food web structure of fish communities in marginal lagoons. In particular, sought to evaluate how this natural impact alters the structure of the food web; the modules of species interactions; and the influences in stability and loss of species. It was observed that the drought has effect on the structure of food webs of fish communities and part of the structural metrics varied with the species richness; the drought alters the patterns of occurrence of the modules, and more stable modules occur in periods of increased disturbance; that the drought makes the food web more sensitive to species loss and the occurrence of the modules was related to the stability of the network. Finally, the results indicate that flood pulses are the key factors which guarantee the stability of the community after periods of drought.

Keywords: Ecological networks. Topology. Fish community.

Introdução

Redes tróficas funcionam como uma ferramenta de abstração ecológica, uma forma heurística de entender a estrutura e dinâmica de uma comunidade (SCHAFFER, 1981). Estudos nessa área têm por objetivo demonstrar as propriedades emergentes decorrentes das interações populacionais, considerando a dinâmica e as forças das interações, ou procurar por padrões estruturais e suas regras de ocorrência (WILLIAM e MARTINEZ, 2000; BERLOW et. al., 2004, GHANSAH et. al., 2012). Uma rede trófica é apenas uma figura representativa de parte da comunidade e considera principalmente as interações consumidor recurso (BERLOW, 2004). Essas interações podem ser identificadas ou inferidas através de observações diretas, estudos comportamentais, análises estomacais, análises químicas e diferentes tipos de modelos, resultando em um bom descritor da organização da comunidade (PAINE, 1980; COHEN et. al., 1993; STOUFFER, 2010).

Comunidades de peixes permitem o uso de diversas dessas técnicas de descrição e por isso são tradicionalmente utilizadas em estudos de redes tróficas (WINEMILLER, 1990; POST, 2000). Porém, além da dinâmica e estrutura das interações entre as espécies, comunidades de peixes também podem ser afetadas por fatores abióticos como a dinâmica do rio e os pulsos de inundação (JUNK e WANTZEN, 2004). A dinâmica do rio relaciona-se com o transporte de matéria orgânica em um continuum ecológico da cabeceira à foz, e no papel das fontes de recursos alóctones nesse processo (VANNOTE et, al., 1979). O pulso de inundação, por outro lado, relaciona as dinâmicas entre o canal do rio e zonas alagáveis, considerando as trocas laterais de água, nutrientes e organismos (JUNK et. al., 1989). Em regiões tropicais, os pulsos de inundação estão

associados à variação sazonal da precipitação e provocam efeitos na reprodução e dispersão de peixes e invertebrados; nas trocas e reciclagem de nutrientes entre o rio, zona alagável e sistema terrestre; na heterogeneidade espacial; na diversidade local; e na estrutura da comunidade de peixes e na rede trófica (WINEMILLER, 2004; JUNK e BAYLEY, 2007).

Lagoas marginais são ecossistemas particulares presentes nas planícies de inundação, com alta biodiversidade e que servem de berçário, abrigo e proteção para comunidades de peixes (WELCOME, 1985). São zonas alagáveis e influenciadas pela sazonalidade e pelos pulsos de inundação. A estação seca age como uma perturbação natural nessas lagoas, provocando maiores taxas de predação, redução na disponibilidade e qualidade de alimentos, redução do hábitat e perda de oxigênio (JUNK, 1989). Nesse período de seca, as lagoas marginais isolam-se do canal principal do rio e voltam a conectar-se apenas na próxima cheia (POMPEU e GODINHO, 2006). As comunidades presentes nesses locais podem ser determinadas pelas estratégias adotadas pela biota aquática e terrestre frente a essas constantes perturbações (JUNK et. al., 1989). Para entender como os padrões estruturais das redes tróficas associam-se à estabilidade de comunidades de peixes em lagoas marginais, é necessário entender a influência das secas e os efeitos da conexão com o rio durante os pulsos de inundação.

Assim, o presente trabalho teve como objetivo avaliar o efeito de uma perturbação natural (e.g. longo período de seca) na estrutura da rede trófica das comunidades de peixes de três lagoas marginais. Além disso, avaliou o papel dos pulsos de inundação (e.g. conexão com o rio) e os efeitos provocados em uma das lagoas. De forma específica, procurou responder as seguintes perguntas: como a estrutura da rede altera-se após uma perturbação natural decorrida de um prolongado período de seca? Como os módulos de interações entre espécies, na forma de sub-redes dentro da comunidade, ajustam-se durante esse período de

perturbação? E por fim, as comunidades tornam-se mais sensíveis à perda de espécies (e. g. a estrutura da rede trófica torna-se menos estável) devido um período prolongado de seca?

Metodologia

Foram montadas redes tróficas para cada estação (seca e chuva) de um período de dois anos, para três lagoas marginais no médio São Francisco, Minas Gerais, Brasil. As coletas de peixes e análises de conteúdo estomacal foram realizadas por Pompeu e Godinho (2006) em setembro de 1994 e 1995 (períodos de seca) e março de 1995 e 1996 (períodos de chuva).

De acordo com Pompeu e Godinho (2006) as três lagoas (Curral de Vara, Cajueiro e Juazeiro) encontram-se a jusante da barragem de Três Marias no município de Jaíba. A represa de Três Marias exerce efeito regulador no rio São Francisco, mas não modificou substancialmente o ciclo de inundação das lagoas de estudo. As lagoas Curral de Vara e Cajueiro permaneceram isoladas do rio durante todo o período de estudo e a lagoa Juazeiro secou em setembro de 1995 e conectou ao rio nas cheias de 1995 e 1996.

A riqueza de espécies nas lagoas Curral de Vara e Cajueiro diminuiu progressivamente ao longo do período de estudos devido à ausência de conexão com o rio no período de cheias 1994/1995 e 1995/1996 (Figura 1). Por outro lado, a lagoa Juazeiro foi a mais impactada pela seca e, em 1995 praticamente secou, mas recuperou após reconexão com o rio na cheia de março de 1996 (POMPEU e GODINHO, 2006).

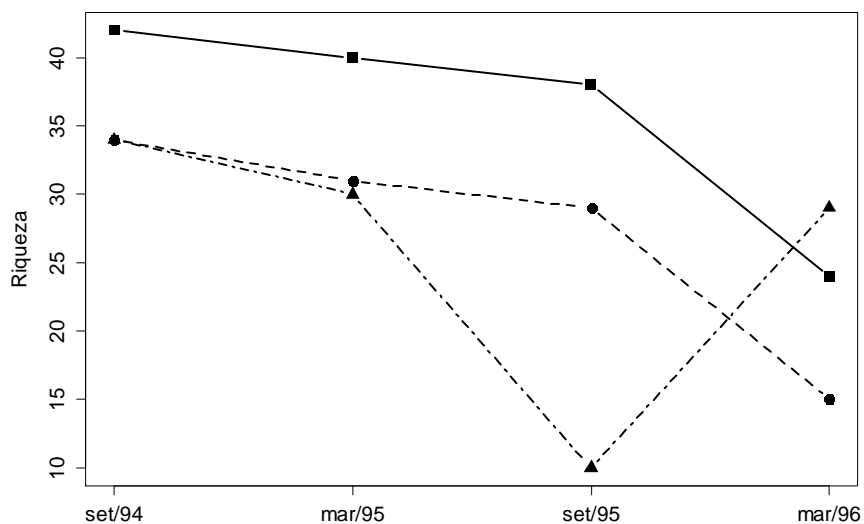


Figura 1 Variação da nas três lagoas analisadas por Pompeu & Godinho (2006), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil. (—■—) Curral de Vara, (-●-) Cajueiro e (-▲-) Juazeiro.

Pompeu e Godinho (2003) avaliaram as alterações na composição da dieta das espécies de peixes durante o mesmo período. Os itens alimentares identificados foram: escamas, algas macrófitas, frutos, insetos aquáticos, insetos terrestres, zooplânctons, detritos, moluscos e peixes. O item “peixes” identificou as espécies piscívoras, mas não determinou quais espécies foram consumidas. A identificação dessas espécies é fundamental para análises estruturais da rede trófica, uma vez que o item “peixe” é, na verdade, outro componente da rede trófica.

Dessa forma foi utilizado o modelo desenvolvido no Capítulo 1 para identificação das presas consumidas por esses piscívoros. O modelo utilizou uma relação alométrica (λ) de 0.6 e uma distribuição de probabilidades exponencial decrescente (alfa=1 e beta=4). Os valores foram escolhidos de

forma a atender a premissa de relação alométrica permissiva com probabilidade de predação restritiva (i. e. maior número de espécies com baixas chances de serem predadas). A distribuição exponencial decrescente foi escolhida, pois acredita-se que modelos que a utilizam reproduzam melhor interações reais (STOUFFER et. al., 2005).

O modelo possui a premissa de atribuir maiores probabilidades de predação para espécies mais abundantes. Por não ser possível uma padronização dos métodos de captura e pela ausência de dados de abundância, foi considerada para as análises a atribuição de menores probabilidades para espécies maiores. Acredita-se que o tamanho das espécies é o melhor substituo para a ausência de abundância, uma vez que espécies maiores possuem populações menores e necessitam de predadores grandes com grande tamanho de boca (MITTELBACH e PERSSON, 1998; COHEN et. al., 2003). Por ser um modelo probabilístico, foram rodadas 2000 simulações e utilizado as médias dos dados para cada análise.

Métricas estruturais

Para cada coleta nas três lagoas foi calculados a conectância, o número de interações por espécies (Links por espécies), a proporção de espécies basais, intermediárias e de topo, a proporção de predadores por presa, a proporção de onívoros (i.e. espécies que se alimentam em mais de um nível trófico), o diâmetro (maior distância entre dois componentes da rede), o grau de compartimentalização (média de cluster), a média do número de presas pelo número de interações, a média do número de predadores pelo número de interações, o desvio padrão da média do número de presas pelo número de interações, o desvio padrão da média do número de predadores pelo número de interações e o tamanho médio de cadeia (JORDÁN e SCHEURING, 2004).

Essas métricas foram comparadas no espaço (i. e. entre as lagoas) e no tempo (i. e. entre os períodos).

Motifs

Foi observada a frequência de ocorrência de motifs (subsistemas de interações) de três e quatro espécies em 2000 simulações de cada rede trófica. Para os motifs mais ocorrentes foi realizada uma análise de estabilidade através da construção de matrizes jacobianas. Nessas matrizes as interações são representadas pela equação:

$$\frac{dX}{dt} = X_i \left(b_i + \sum_{j=1}^n a_{ij} X_j \right)$$

onde, dX/dt é a taxa de variação da população no tempo, X o tamanho da população, b a taxa de crescimento instantânea da espécie i e a o efeito per capita da espécie j sobre a espécie i . Cada entrada na matriz representa o valor linearizado da interação no equilíbrio entre duas espécies, ou de uma espécie sobre si mesma. Um predador possui efeito negativo sobre sua presa; uma presa possui um efeito positivo sobre seu predador e uma espécie possui efeito nulo sobre ela mesma. Foi considerado que os recursos (i.e., itens alimentares) possuem efeitos negativos sobre si mesmos, pois se considerou que eles são uma representação compactada de várias interações complexas e autorreguladoras.

Seguindo Pimm e Lawton (1977), Sterner e colaboradores (1997) os valores dos parâmetros foram números reais de uma distribuição uniforme de -10 a 0 para as interações predador-presa, 0 a 0.1 presa-predador, -1 a 0 para relações intraespecíficas de itens alimentares e 0 para relações intraespecíficas

das espécies de peixes. Foram geradas 5000 matrizes e computados a média do maior autovalor. Os maiores autovalores médios de cada motif indicam o efeito de uma perturbação na estabilidade das interações. Autovalores negativos refletem a capacidade das dinâmicas em retornar ao equilíbrio, quanto maior o módulo do autovalor negativo, menor o tempo de retorno. Autovalores próximos a zero indicam que as espécies não retornam a um equilíbrio. Por fim, com autovalores positivos as dinâmicas tendem a se afastar cada vez mais do equilíbrio, quanto maior o módulo do autovalor positivo, mais instável são as dinâmicas após uma perturbação.

Simulações de remoção de espécies

Foram realizadas simulações de perda de espécies para cada lagoa, em cada período. A perda de espécies foi simulada retirando todas as interações de uma espécie aleatória, representando um cenário de extinção local dessa espécie na comunidade (i.e. desconexão da rede). A cada passo novas espécies eram retiradas levando à uma progressiva fragmentação da rede. Após cada remoção, foi observada a proporção de espécies que perderam suas interações devido à ausência da espécie retirada (i.e. extinções secundárias). Cada rede foi simulada 2000 vezes e, a partir disso, calculada a proporção média de extinções secundárias para cada extinção local simulada. Foram consideradas como mais robustas as redes tróficas em que era necessário maior número extinções locais para a fragmentação da rede.

Resultados

Foi observado nas análises das métricas estruturais que a lagoa Curral de Vara teve a menor, e a lagoa Juazeiro a maior variação das métricas ao longo do período de estudos (Tabela 1). Algumas métricas tenderam a ter variações similares às variações de riqueza (Figura 1). A perda de espécies ao longo do período de seca ocasionou menor número de interações por espécies (Links por espécie), maior proporção de espécies basais, menor proporção de espécies intermediárias, maior razão entre predador e presa, menor diâmetro, maior variação no número de presas por espécies, menor variação no número de predadores por espécies e menor tamanho de cadeia. As variações na proporção de espécies de topo, proporção de onívoros e na compartimentalização não seguiram a mesma tendência. A proporção de espécies de topo diminuiu com a riqueza para Cajueiro e Juazeiro, mas manteve-se a mesma em Curral de Vara. Já a compartimentalização foi menor na seca e maior na chuva, sendo a maior variação em Juazeiro. Houve pouca variação na proporção de onívoros em Curral de Vara e Cajueiro, mas variações associadas à sazonalidade em Juazeiro, com menor proporção em períodos de seca e maiores em períodos de chuva (Figura 2).

Tabela 1 Desvio Padrão da média de variação entre períodos das métricas estruturais em 2000 simulações das redes tróficas das três lagoas analisadas por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil.

Métricas	Curral de Vara	Cajueiro	Juazeiro
Conectância	0.01	0.01	0.00
Links por espécies	0.36	0.34	0.77
Proporção Basal	0.05	0.08	0.11
Proporção Intermediário	0.04	0.06	0.12
Proporção Topo	0.01	0.03	0.07
Proporção Predador:Presas	0.09	0.18	0.33
Proporção Onívoros	0.01	0.02	0.04
Diâmetro	0.16	0.22	0.34
Media de Cluster	0.01	0.01	0.03
DP generalidade	0.07	0.10	0.31
DP Vulnerabilidade	0.20	0.28	0.42
Tamanho de cadeia	0.14	0.15	0.31

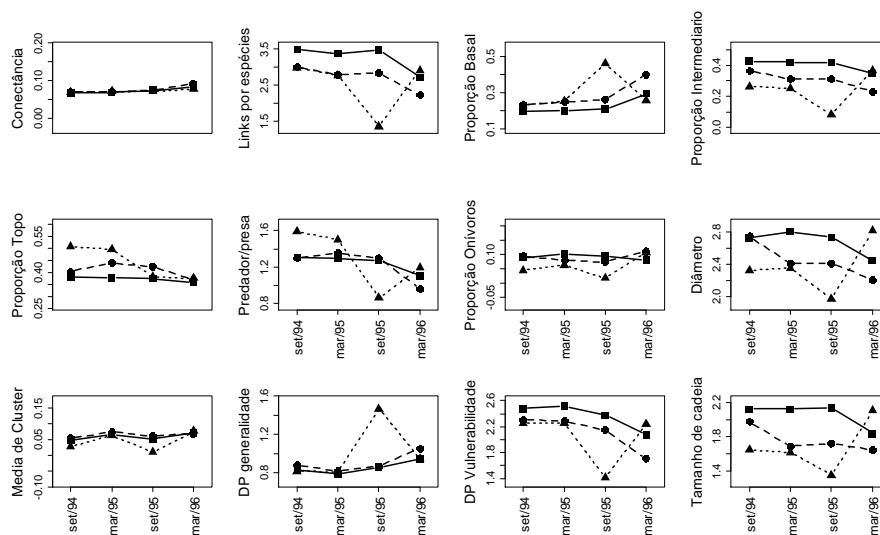


Figura 2 Variação das métricas estruturais de 2000 simulações das redes tróficas das três lagoas analisadas por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil. (—■—) Curral de Vara, (---●---) Cajueiro e (····▲····) Juazeiro.

As análises de ocorrência de motifs indicaram que as redes tróficas possuem qualitativamente o mesmo padrão de ocorrência. Nos motifs de três espécies, houve maior ocorrência do motif M3.3 (competição por exploração), seguido pelo M3.1 (competição aparente), M3.2 (cadeia trófica) e M3.4 (onivoria). Em setembro de 1995 houve alteração desse padrão na lagoa de Juazeiro. Nesse período a competição aparente tornou-se o motif mais ocorrente, juntamente com a competição por exploração (Figura 5). Porém, após a reconexão da lagoa o padrão anterior retornou. Nos motifs de quatro espécies houve maior ocorrência de M4.8 (predação intra-guilda). Em março de 1996 em Cajueiro e setembro de 1995 em Juazeiro, M4.5 (rede trófica diamante) foi o motif mais ocorrente. Neste último ainda, houve ocorrência de M4.1 (generalismo). Novamente o padrão retornou ao anterior após a reconexão da lagoa de Juazeiro em março de 1996 (Figura 6).

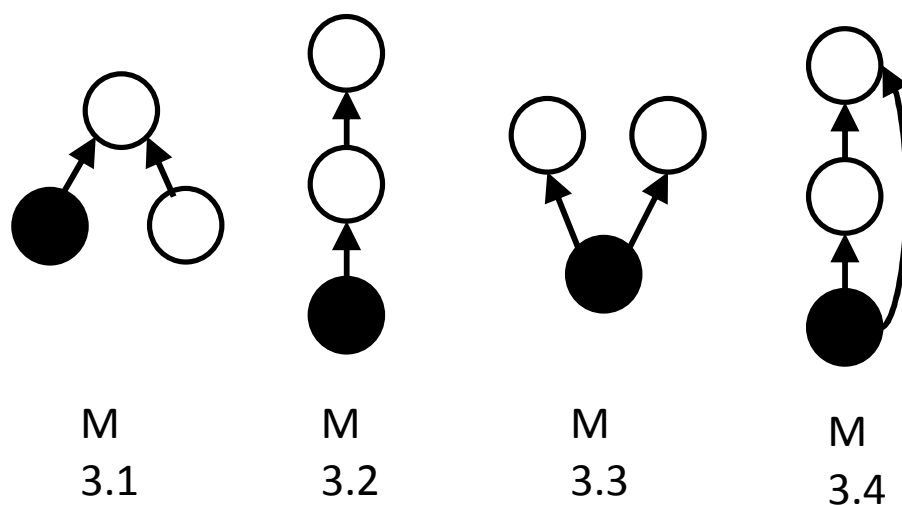


Figura 3 Configuração dos motifs de 3 espécies mais ocorrentes em 2000 simulações de estabilidade nas três lagoas analisadas por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil. Círculos preenchidos indicam espécies com autoregulação e setas indicam o predador.

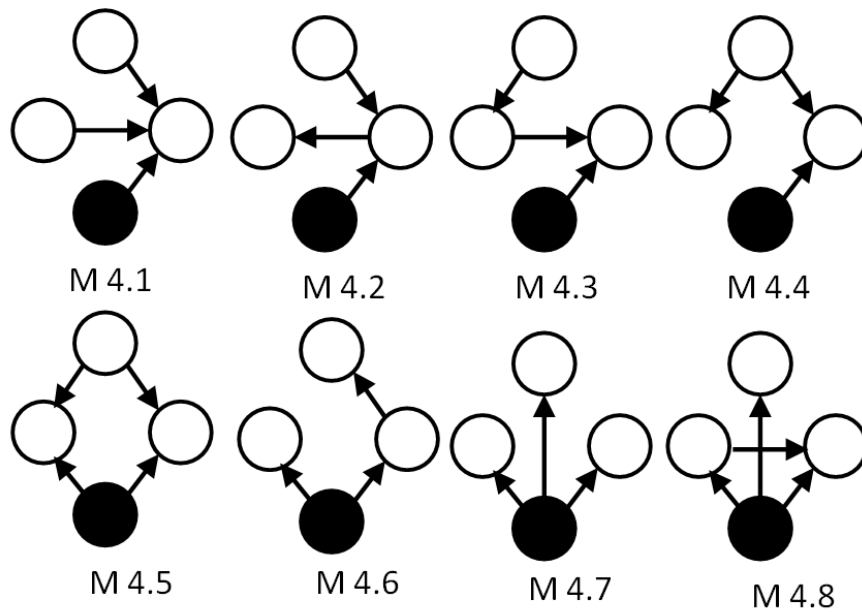


Figura 4 Configuração dos motivos de 4 espécies mais ocorrentes em 2000 simulações de estabilidade nas três lagoas analisadas por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil. Círculos preenchidos indicam espécies com autoregulação e setas indicam o predador.

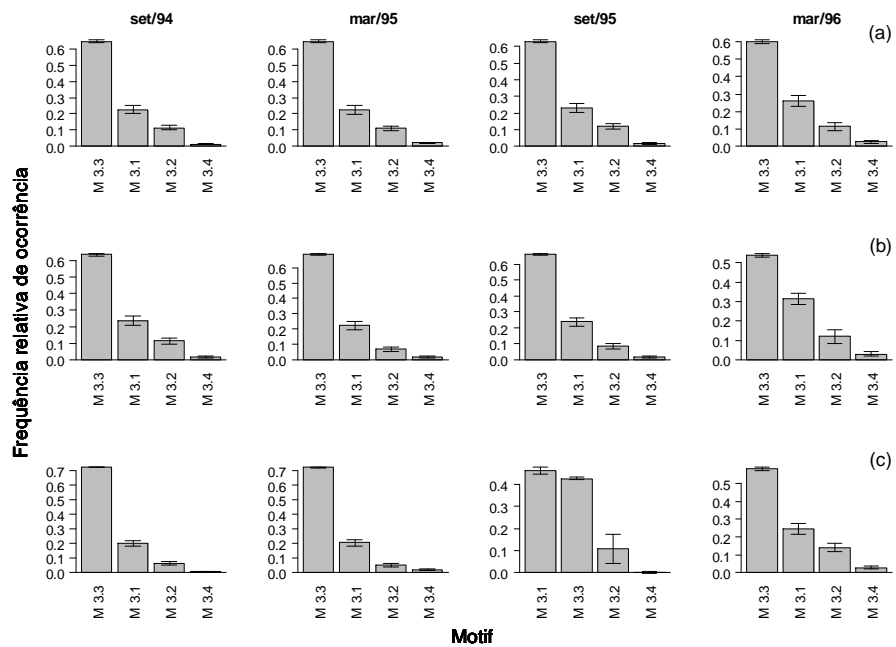


Figura 5 Motifs de três espécies mais ocorrentes em 2000 simulações das redes trófica das lagoas (a) Curral de Vara, (b) Cajueiro e (c) Juazeiro, analisadas em quatro períodos por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil.

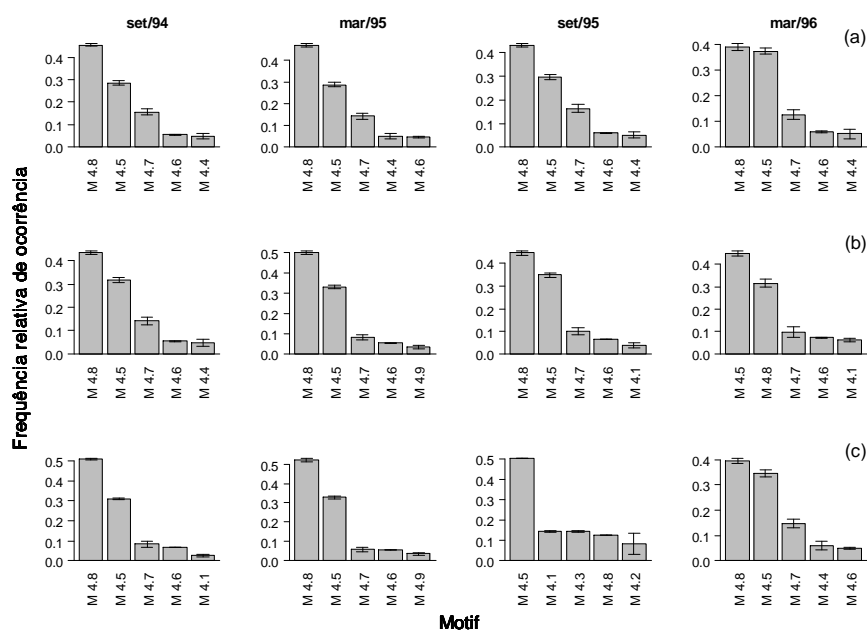


Figura 6 Motifs de quatro espécies mais ocorrentes em 2000 simulações das redes trófica das lagoas (a) Curral de Vara, (b) Cajueiro e (c) Juazeiro, analisadas em quatro períodos por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil.

A análise de estabilidade dos motifs de três espécies indicou que M3.1 (competição aparente) e M3.2 (cadeia trófica) foram os mais estáveis, seguido por M3.3 (competição por exploração). M3.4 (onivoria) configurou-se como o sendo instável (Figura 7a). Nos motifs de quatro espécies M4.4 (competição aparente aliviada) e M4.6 (cadeias desacopladas) foram estáveis; M4.1 (generalismo), M4.2 (cadeia trófica sustentada) e M4.7 (vulnerabilidade) tiveram autovalores próximos de zero. Os motifs M4.3 (cadeia trófica generalista) e M4.8 (vulnerabilidade intra-guilda) foram os mais instáveis (Figura 7b).

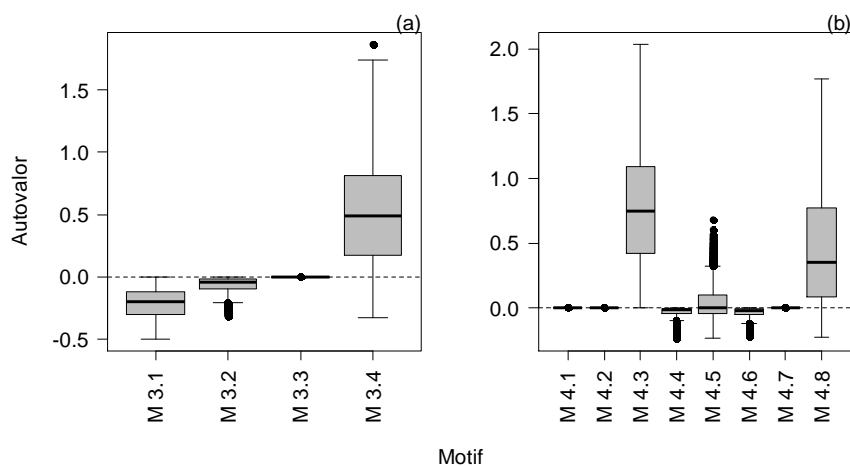


Figura 7 Distribuição do autovalor de 2000 simulações de estabilidade dos motifs de (a) três e (b) quatro espécies mais ocorrentes nas três lagoas analisadas por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil.

As simulações de remoção de espécies demonstraram, como esperado, que a perda de espécies causa desestruturação da rede e o número de extinções secundárias aumenta com a proporção de espécies removidas. No período de março de 1996 em Cajueiro e setembro de 1995 em Juazeiro a desestruturação da rede ocorreu com uma proporção de remoção menor (i.e. menor estabilidade). Porém, em Juazeiro, a reconexão com rio em março de 1996 aumentou novamente estabilidade para valores próximos aos anteriores (Figura 8).

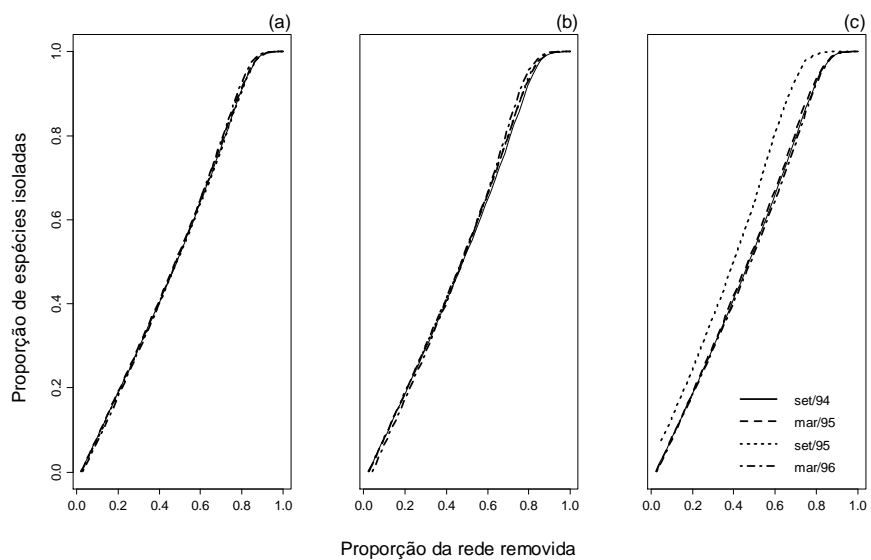


Figura 8 Simulação de perda de espécies das redes tróficas das lagoas (a) Cural de Vara, (b) Cajueiro e (c) Juazeiro em quatro períodos, analisadas por Pompeu (1997), Rio São Francisco, Minas Gerais, Brasil. Os resultados referem-se à média de 2000 simulações.

Discussão

Neste estudo, procurou-se avaliar os efeitos de uma perturbação natural (seca prolongada) na estrutura da rede trófica de comunidades de peixes em três lagoas marginais. Além disso, foi observado o efeito da conexão com o rio nesse processo e o papel dos pulsos de inundação nas comunidades de peixes de lagoas marginais. Como resultados gerais, observou-se que Juazeiro teve maior variação na estrutura da rede trófica, principalmente com alterações no período de seca de 1995 e retorno para valores próximos aos anteriores em março de 1996. Nas outras duas lagoas (Curral de Vara e Cajueiro) a variação foi principalmente no período de março de 1996 e, apesar de não terem sido afetadas como Juazeiro pela seca de setembro de 1995 continuou sofrendo impactos na estrutura da rede trófica pela ausência de pulsos de inundação.

Estudos demonstram que as métricas estruturais de redes tróficas são dependentes da riqueza (MARTINEZ, 1993; 1994). Martinez (1993) em análises de 50 redes tróficas de comunidades pelágicas e pequenos lagos temperados, observa que com o aumento do número de espécies, a proporção de espécies de topo e a proporção de espécies basais tende a diminuir; e a proporção de espécies intermediárias tende a aumentar. Em outro trabalho, Camacho e colaboradores (2002) demonstram que o coeficiente de cluster, que mede a compartimentalização da rede, tende a ser menor com o aumento do número de espécies de forma a ser possível determinar uma função capaz de prever essa variação. Oito das métricas analisadas no presente trabalho, mais a proporção de predadores de topo em Cajueiro e Juazeiro, variaram com a riqueza. Isso ocorreu porque a agregação de espécies em grandes grupos tróficos causa simplificação da rede trófica e pode interferir nas métricas estruturais (MARTINEZ, 1991).

Itens alimentares aqui considerados representam uma complexidade de interações, dificilmente descritas de forma completa, as quais incluem variações sazonais, ontogênicas, canibalismos e loops tróficos (e.g. um ciclo de interações: $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow A$; Jordán e Scheuring, 2004). Por esse motivo procurou-se destacar os resultados obtidos apenas de forma comparativa à variação da riqueza decorrente de uma perturbação natural em parte das espécies inseridas em uma rede trófica mais complexa. Dessa forma, a descrição das métricas e a comparação com outras redes tróficas não foi o objetivo deste trabalho. Os resultados obtidos indicam, assim, que perturbações naturais possuem um efeito característico nas alterações das métricas estruturais de redes tróficas, que irão depender do tipo de perturbação e das espécies presentes na comunidade.

Como exemplo, Tunney e colaboradores (2012) analisando interações mais simplificadas em lagos temperado, demonstraram de forma teórica e empírica que a contração do ecossistema resulta em maior densidade do predador de topo, maior acoplamento entre habitats distintos pelo predador (e.g. maior generalidade), maior onivoria, e menor tamanho de cadeia. Comparações puderam ser feitas a esse trabalho por se tratar do mesmo ambiente, sob influência de uma perturbação similar. As lagoas analisadas aqui estavam em uma progressiva contração, ocasionada pela seca e ausência de pulso de inundação, e um único processo de expansão no período de março de 1996 ocorreu para a lagoa Juazeiro. Duas das quatro métricas analisadas por Tunney e colaboradores (2012) puderam ser medidas: tamanho de cadeia e onivoria.

O tamanho de cadeia diminuiu e corroborou as predições e observações de Tunney e colaboradores (2012). Isso ocorreu simplesmente devido ao aumento no tamanho do ambiente permitir a presença de predadores de topo, que necessitam de maiores áreas de vida (MCCANN et. al., 2005). Post e colaboradores (2000) argumentam que em lagos temperado, a variação no

tamanho da cadeia ocorre exclusivamente pelo tamanho do ambiente e independe de outras variáveis, como a produtividade.

Por outro lado, a presença de onívoros pareceu estar mais relacionada à sazonalidade do que aos efeitos da seca. A presença de onivoria e o efeito dela na estabilidade da rede trófica é tema controverso e de debate na literatura, sendo que a abordagem estrutural por si só não é suficiente para explicar as condições de sua ocorrência (BASCOMPTE e MELIÁN, 2005). Estudos sugerem que as condições de ocorrência de onivoria e seus efeitos na rede trófica devam considerar as forças de interação e seu papel nas dinâmicas populacionais (PIMM e LAWTON, 1977; MCCANN e HASTING, 1997; GELLNER et. al., 2012). Contudo, Post e colaboradores (2000) também argumentam que é esperada redução na onivoria com o aumento do tamanho de um lago, pelo fato de a heterogeneidade do hábitat e a presença de refúgios também aumentarem.

A ocorrência de motifs pode definir a estrutura da rede e baseia-se nos processos inerentes que a geram (MILO et. al., 2002). Em redes tróficas mais complexas, Milo e colaboradores (2002) encontraram maior ocorrência de cadeias tróficas de três espécies e motifs *bi-paralelos* de quatro espécies, que, de acordo com os autores, permite melhor fluxo de energia da base ao topo. No presente estudo a ocorrência dos motifs também se relacionou com a riqueza e a perturbação natural alterou suas ocorrências na rede. Quando considerados motifs com o mesmo número de espécies, a estabilidade (definida como um autovalor negativo de uma matriz de interações) depende do número de espécies com capacidade de autoregulação (HAYDON, 1994; STERNER et. al., 1997). A autoregulação é um feedback negativo e representa efeitos de dependência da densidade como: limitação de sítios de alimentação e reprodução, respostas comportamentais e efeitos não tróficos de degradação do hábitat; quanto maior o número de espécies com autoregulação, mais estável esperam-se ser os motifs

(SETERNER et. al., 1997). As configurações de motifs consideradas são apenas uma fração das infinitas possibilidades e combinações de estruturas e autoregulações (LAWLOR, 1978; HAYDON, 2000). Dessa forma, considerou-se que as simulações corresponderam a um cenário, o qual acredita-se ser àquele mais próximo à teoria de pulsos de inundação: as dinâmicas populacionais da comunidade de peixes em lagoas marginais depende dos itens alimentares provenientes das cheias, e estes possuem suas dinâmicas fora da comunidade, até serem incorporadas pelos pulsos de inundação (JUNK e WANTZEN, 2004). Devido à complexidade das análises, não foram feitas variações no número de espécies autorreguladoras, ou sua posição no módulo. Considerações de outros cenários podem ajudar a entender a relação da estabilidade dos motifs e sua ocorrência. Como exemplo podem ser consideradas autoregulações para motifs com propósito de simular cenários com peixes territorialistas e espécies com altas taxas de competição intraespecíficas.

As taxas de extinção de espécies de peixes são as mais altas entre os vertebrados, impondo sérios desafios para sua conservação (DUDGEON et. al., 2006; BURKHEAD, 2012). Por esse fato, torna-se crítico entender os efeitos da retirada de espécies sobre a estabilidade, funcionamento e estrutura dos ecossistemas e as condições que garantam robustez às perdas (MCCANN, 2000; DUNNE et. al., 2002). Neste trabalho foram realizadas simulações de perdas de espécies e observado que a seca afeta a capacidade das comunidades em lagoas marginais sustentar extinções locais. Além disso, considerando os cenários simulados, foi observado que em períodos de menor estabilidade (i.e. menor robustez a perdas) as redes tróficas apresentaram maior ocorrência de motifs estáveis. Da mesma forma, quando não estava sob perturbação e possuía maior estabilidade, as redes tróficas apresentaram maior ocorrência de motifs menos estáveis.

Infere-se que a própria estabilidade da rede trófica permite a ocorrências de subsistemas menos estáveis. Redes tróficas simplificadas e instáveis são menos permissivas e as configurações de seus subsistemas têm de ser estáveis para garantir a persistência da rede trófica. Retomando uma das primeiras hipóteses no debate entre complexidade estabilidade, a possibilidade de diversos caminhos para a distribuição da energia na comunidade pode garantir a estabilidade em uma rede trófica complexa (MCARTHUR, 1955).

As análises de remoção de espécies simularam extinções locais aleatórias, contudo, a perda de espécies dificilmente é aleatória. Considerar simulações direcionadas às espécies menos resistentes à perturbação natural podem resultar em diferentes graus de instabilidade e predizer espécies-chave na estrutura da rede (DUNNE et. al., 2002, JORDÁN, 2009). Por exemplo, o impacto da perda das espécies migratórias podem indicar as consequências decorrentes da ausência dessas espécies pela perda de sítios de reprodução (POMPEU e GODINHO, 2006).

Como conclusão, os resultados parecem indicar que a conexão com rio durante o período de cheia é fundamental na estabilidade e manutenção da estrutura da rede trófica, principalmente após períodos de perturbações naturais como secas. Sistemas naturais diante de uma perturbação, possuem um tempo de retorno à uma condição de equilíbrio chamado de resiliência (PIMM, 1982; MCCANN, 2000). Juazeiro, em que houve conexão com o rio, retornou à estrutura dos períodos anteriores após a perturbação sofrida em setembro de 1995 (i.e maior resiliência), enquanto Curral de Vara e Cajueiro, onde não houve essa conexão, continuaram sofrendo alterações estruturais (i.e menor resiliência). Além disso, foi observado que os motivos (i. e. sub redes de interações) alteram sua ocorrência devido à contração do hábitat e esse fato parece estar relacionado à estabilidade da rede (medida como robustez à perda de espécies). Redes mais estáveis permitiram ocorrência de motivos menos

estáveis. Por fim, os resultados da simulação de retiradas de espécies corroboram com Pompeu e Godinho (2006): a presença dos pulsos de inundação são os principais fatores que garantem a estabilidade da comunidade após períodos de seca.

REFERÊNCIAS

- Bascompte, J., & Melián, C. J. (2005). Simple trophic modules for complex food webs. *Ecology*, 86(11), 2868-2873.
- Burkhead N. M. (2012). Extinction rates in North American freshwater fishes, 1900–2010. *BioScience*, 62(9), 798-808.
- Camacho, J., Guimerà, R., & Amaral, L. A. N. (2002). Robust patterns in food web structure. *Physical Review Letters*, 88(22), 228102.
- Cohen, J. E., Jonsson, T., & Carpenter, S. R. (2003). Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(4), 1781-1786.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard A., Soto, D., Stiassny, M. L. J. & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological reviews*, 81(2), 163-182.
- Dunne, J. A. (2006). The network structure of food webs. 27-86. in *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. M. Pascual J.A. Dunne, eds. Oxford University Press.
- Dunne, J. A., Williams, R. J. & Martinez, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology letters*, 5(4), 558-567.
- Elton, C. S. 1927. *Animal Ecology*. London: Sidgwick and Jackson.

Ghansah, B. A., de Almeida, P. J. A., Palmeira, C. F. & Faria, L. D. B. (2012). An introduction to dynamical systems Applied to exploited populations. *Oecologia Australis*, 16(1), 63-80.

Gellner, G. & McCann, K. (2012). Reconciling the omnivory-stability debate. *The American Naturalist*, 179(1), 22-37.

Haydon, D. (1994). Pivotal assumptions determining the relationship between stability and complexity: an analytical synthesis of the stability-complexity debate. *American Naturalist*, 14-29.

Haydon, D. T. (2000). Maximally stable model ecosystems can be highly connected. *Ecology*, 81(9), 2631-2636.

Jordán, F. (2009). Keystone species and food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1524), 1733-1741.

Jordán, F. & Scheuring, I. (2004). Network ecology: topological constraints on ecosystem dynamics. *Physics of Life Reviews*, 1(3), 139-172.

Junk, W. J. & Bayley, P. B. (2007). The Scope of the Flood Pulse Concept Regarding Riverine Fish and Fisheries, Given Geographic and Man-Made Differences between Systems. *American Fisheries Society Symposium* 49.

Junk, W. J. & Wantzen, K. M. (2004). The flood pulse concept: new aspects, approaches, and applications. An update. In: R. L. Welcomme and T. Petr (eds.). *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries, Volume 2*, Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission, RAP Publication, FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok., pp. 117-149.

Junk, Wolfgang J., Peter B. Bayley e Richard E. Sparks. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian special publication of fisheries and aquatic sciences* 106.1: 110-127.

Lawlor, L. R. (1978). A comment on randomly constructed model ecosystems. *American Naturalist*, 445-447.

MacArthur, R. (1955). Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36(3), 533-536.

Martinez, N. D. (1993). Effect of scale on food web structure. *Science*, 260(5105), 242-243.

Martinez, N. D. (1991). Artifacts or Attributes? Effects of Resolution on the Little Rock Lake Food Web. *Ecological Monographs*. 61:367–392.

Martinez, N. D. (1993). Effects of resolution on food web structure. *Oikos*, 403-412.

Mittelbach, G. G. & Persson, L. (1998). The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(6), 1454-1465.

McCann, K. S. (2000). The Diversity-Stability Debate. *Nature*. 405:228–233.

McCann, K. S., Rasmussen, J. B. & Umbanhowar, J. (2005). The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters*, 8(5), 513-523.

McCann, K., & A. Hastings. (1997). Re-evaluating the omnivory-stability relationship in food webs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 264:1249–1254, doi:10.2307/50878.

McCann, K.S. (2012). *Food Webs. Monographs in Population Biology*. Princeton University Press. 256 pp.

Milo, R., Shen-Orr, S., Itzkovitz, S., Kashtan, N., Chklovskii, D. & Alon, U. (2002). Network motifs: simple building blocks of complex networks. *Science*, 298(5594), 824-827.

Paine, R. T. (1980). Food Webs, Linkage Interaction Strength, and Community Infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49:667–685.

Paine, R. T. (1988). Food Webs: Road Maps of Interactions or Grist for Theoretical Development? *Ecology*, 69:1648–1654.

Pimm, S. L. (1982). *Food webs*. Springer Netherlands.

Pimm, S. L., & J. H. Lawton. (1978). On feeding on more than one trophic level. *Nature* 275:542–544, doi:10.1038/275542a0.

Pompeu, P. D. S. e Godinho, H. P. (2003). Ictiofauna de três lagoas marginais do médio São Francisco. In: Godinho, H. P. & Godinho, A. L. (eds). *Águas, Peixes e Pescadores do São Francisco das Minas Gerais*. PUC Minas, Belo Horizonte, 167-181.

Pompeu, P. D. S., & Godinho, H. P. (2006). Effects of extended absence of flooding on the fish assemblages of three floodplain lagoons in the middle São Francisco River, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 4(4), 427-433.

Pompeu, P. S., Godinho, H. P., Godinho, H. P., & Godinho, A. L. (2003). Dieta e estrutura trófica das comunidades de peixes de três lagoas marginais do médio São Francisco. In: Godinho, H. P. & Godinho, A. L. (eds). *Águas, Peixes e Pescadores do São Francisco das Minas Gerais*. PUC Minas, Belo Horizonte

Post, D. M., Pace, M. L., & Hairston, N. G. (2000). Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature*, 405(6790), 1047-1049.

Sterner, R. W., Bajpai, A., & Adams, T. (1997). The enigma of food chain length: absence of theoretical evidence for dynamic constraints. *Ecology*, 78(7), 2258-2262.

Stouffer, D. B., Camacho, J., Guimera, R., Ng, C. A., & Nunes Amaral, L. A. (2005). Quantitative patterns in the structure of model and empirical food webs. *Ecology*, 86(5), 1301-1311.

Tunney, T. D., McCann, K. S., Lester, N. P., & Shuter, B. J. (2012). Food web expansion and contraction in response to changing environmental conditions. *Nature communications*, 3, 1105.

Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. (1980). The river continuum concept. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 37(1), 130-137.

Welcomme, R. L. (1985). *River fisheries*. FAO fisheries technical paper 262, Rome.

Winemiller, K. O. (2004). Floodplain river food webs: generalizations and implications for fisheries management. In: *Proceedings of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries* (Vol. 2, pp. 285-309).