

O PAPEL DA ONIVORIA NA DINÂMICA DAS CADEIAS ALIMENTARES

José Luiz Attayde¹, Michel Iskin² & Luciana Carneiro³

¹Depto de Botânica, Ecologia e Zoologia, Natal, RN. Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de Biociências
Campus Universitário, Lagoa Nova, CEP: 59072-970 - Natal, RN - Brasil

²Laboratório Nacional de Computação Científica,

Av. Getúlio Vargas, 333 – Quitandinha, CEP: 25651075 - Petrópolis, RJ - Brasil

³Universidade Federal do Rio de Janeiro, Depto de Ecologia, Rio de Janeiro, RJ.

Prédio do Centro de Ciências da Saúde - Bloco A - Sala A0-008 - Sub-Solo. Ilha do Fundão, CEP: 21941-590 - Rio de Janeiro, RJ - Brasil -
Caixa-Postal: 68020

E-mails: attayde@cb.ufrn.br; michel@lnc.cnpq.br; lucca@biologia.ufrj.br

RESUMO

A teoria de cadeias alimentares é uma das teorias mais testadas da ecologia e tem sido aplicada com relativo sucesso na recuperação de lagos eutrofizados em zonas climáticas temperadas. No entanto, sua aplicabilidade para a restauração de lagos tropicais eutrofizados tem sido questionada por apresentar alguns pressupostos que ignoram características comuns e dinamicamente importantes das cadeias alimentares desses ambientes, dentre os quais podemos destacar o elevado grau de onívoros dos peixes tropicais. O presente trabalho teve como objetivo avaliar teoricamente as consequências da predação por predadores onívoros para a dinâmica das populações de autótrofos e herbívoros em uma cadeia alimentar de três níveis tróficos. Um sistema de duas equações diferenciais foi utilizado para descrever a dinâmica das populações de autótrofos e herbívoros ao longo de um gradiente de densidade de predadores e de preferência dos predadores pelos dois itens alimentares. Os resultados da análise gráfica das isoclinas do modelo demonstram que um aumento na densidade de predadores e/ou na preferência dos predadores pelos herbívoros tende a estabilizar a dinâmica das interações entre autótrofos e herbívoros. Por outro lado, algum grau de onívoros parece ser necessário para permitir a persistência de herbívoros quando as densidades dos predadores são elevadas. Esse resultado é consistente com a idéia de que cadeias alimentares com interações onívoras fracas são mais persistentes e, portanto, mais estáveis do que cadeias alimentares sem onívoros. O mecanismo responsável pelo efeito estabilizador da onívoros no nosso modelo é a substituição de presas pelo predador, que modifica a forma da resposta funcional de um tipo II para um tipo III à medida que o grau de onívoros aumenta. Portanto, concluímos que um forrageamento adaptativo do predador onívoro facilita a persistência dos herbívoros ao menos na ausência de uma resposta numérica do predador.

Palavras-chave: Onívoros, Forrageamento adaptativo, Estabilidade, Cadeia alimentar.

ABSTRACT

THE ROLE OF OMNIVORY IN THE DYNAMICS OF FOOD CHAINS. Food chain theory is one of the most tested ecological theories and has been applied with a relative success in the restoration of eutrophic temperate lakes. However, its applicability to the restoration of eutrophic tropical lakes has been questioned as some of its assumptions ignore common features that are dynamically important in food chains of these systems, which includes the high degree of omnivory found among tropical fish. The aim of this work was to theoretically investigate the consequences of omnivory by predators for the population dynamics of autotrophs and herbivores in a food chain with three trophic levels. Two differential equations were used to describe the dynamics of the system along a gradient of predator density and prey preference by predators. The results from the graphical analysis of isoclines show that increasing predator density and/or prey preference for herbivores tends to stabilize the dynamics of interactions between autotrophs and herbivores. On the other hand, some degree of omnivory seems to be necessary to allow the persistence of herbivores in the system when predator density is high. This result is consistent with the idea that food chain with weak omnivorous interactions are more persistent and, therefore, more stable than food chains without omnivory. The mechanism responsible for the stabilizing effect of omnivory in our model is the prey switching by predator, which change the predator functional response from

a type II to a type III as the degree of omnivory increases. Therefore, we conclude that an adaptative foraging of omnivorous predators enhance the persistence of herbivores in the system, at least in the absence of a numerical response of predators.

Key words: Omnivory, Adaptative foraging, Stability, Food chain.

INTRODUÇÃO

A onivoria, ou o consumo de recursos provenientes de mais de um nível trófico, é um fenômeno muito comum na natureza. No entanto, a onivoria foi durante muito tempo negligenciada nos estudos empíricos e teóricos das teias alimentares, principalmente porque os primeiros estudos teóricos apontavam este tipo de interação como um agente desestabilizador das teias alimentares (Pimm & Lawton 1978, Pimm 1982). Acreditava-se, portanto, que teias alimentares com interações onívoras seriam instáveis e, assim, raras na natureza, mas estudos posteriores acabaram por demonstrar justamente o contrário: que a onivoria é extremamente comum (Polis *et al.* 1989, Polis 1991, Diehl 1993, Coll & Guershon 2002) e que pode estabilizar a dinâmica das cadeias e teias alimentares (Fagan 1997, McCann & Hastings 1997, McCann *et al.* 1998).

Outro fator que parece ter contribuído para que a onivoria fosse negligenciada por muito tempo nos estudos ecológicos é o conceito de nível trófico, utilizado há décadas pelos ecólogos para agrupar espécies em função das suas similaridades nutricionais e assim simplificar o estudo das comunidades e dos ecossistemas. Os ecólogos simplesmente se acostumaram a trabalhar com o conceito de nível trófico e boa parte da teoria de cadeias e teias alimentares utiliza este importante conceito. No entanto, a utilidade deste conceito é altamente questionável (Cousins 1987), especialmente se a onivoria for extremamente comum na natureza como os estudos empíricos mais recentes parecem demonstrar. Recentemente, alguns autores têm criticado severamente as previsões teóricas baseadas em modelos que ignoram a onivoria e outros fatores complicadores da dinâmica das cadeias e teias alimentares (e.g., Polis & Strong 1996). No entanto, há autores que ainda defendem o uso de modelos que descrevem as redes alimentares como cadeias lineares de níveis tróficos discretos e homogêneos (Oksanen

et al. 1981, Oksanen 1991) para compreender e prever padrões gerais de estrutura e dinâmica de teias alimentares complexas (Hairston Jr. & Hairston Sr. 1997).

O nosso objetivo aqui é fazer, primeiramente, uma breve revisão do conhecimento existente sobre o papel da onivoria na dinâmica das cadeias alimentares. Em seguida, apresentaremos um modelo mínimo de onivoria que pode ser mais facilmente parametrizado com dados empíricos do que os atuais modelos de onivoria. O modelo faz algumas previsões sobre o papel da onivoria na dinâmica das cadeias alimentares que podem ser testadas experimentalmente no campo ou em laboratório. Experimentos encontram-se atualmente em andamento para parametrizar algumas funções do modelo e testar algumas de suas previsões em lagos e reservatórios tropicais, onde peixes onívoros são extremamente abundantes e importantes para a dinâmica das teias alimentares.

UMA BREVE REVISÃO DO PAPEL DA ONIVORIA

Modelos matemáticos de cadeias alimentares de três níveis com onivoria prevêem que uma coexistência estável de onívoros e consumidores intermediários só é possível se o consumidor intermediário for o competidor superior pelo recurso comum (Holt & Polis 1997) e apenas quando a produtividade deste recurso for moderada (Holt & Polis 1997, Diehl & Feiße 2000, Mylius *et al.* 2001, Borer *et al.* 2003). Em altos níveis de produtividade do recurso, o predador onívoro exclui o consumidor intermediário. Por outro lado, o consumidor intermediário exclui o onívoro quando a produtividade do recurso é baixa. Essas previsões teóricas claramente contradizem as observações empíricas de que cadeias alimentares com onivoria são capazes de persistir ao longo de um amplo espectro de produtividade dos recursos basais (Morin 1999, Mylius *et al.* 2001, Borer *et al.* 2003). Existe, portanto, uma discrepância entre a teoria e os dados que Holt & Polis

(1997) denominaram de 'um quebra cabeça na coexistência das espécies'.

Evidências teóricas sugerem que a adição de uma interação onívora fraca pode, na verdade, estabilizar cadeias alimentares que são instáveis na ausência de onivoria (McCann & Hastings 1997, McCann *et al.* 1998, Montoya & Solé 2003). Entretanto, a adição de interações onívoras moderadas ou fortes em modelos de cadeias alimentares geralmente reduz o espaço de parâmetros que permite a persistência da comunidade (Law & Blackford 1992, Fussmann & Heber 2002). A busca de mecanismos robustos que permitem explicar a persistência de interações onívoras na natureza é uma importante área de pesquisa na ecologia atualmente. Enquanto estudos teóricos continuam investigando o papel da onivoria na dinâmica e estabilidade das cadeias alimentares, estudos empíricos têm procurado identificar e entender as causas e as conseqüências da onivoria na natureza (Denno & Fagan 2003, Diehl 2003, Eubanks *et al.* 2003, Rosenheim & Corbett 2003, Singer & Bernays 2003).

Holt & Polis (1997) sugeriram que um forrageamento adaptativo dos predadores onívoros poderia facilitar a coexistência com os consumidores intermediários e estabilizar o sistema. De fato, tem sido demonstrado que o forrageamento adaptativo envolvendo alternância do recurso basal e do consumidor intermediário na dieta do onívoro facilita a coexistência de espécies em modelos de cadeias alimentares com onivoria (Krivan 2000, Krivan & Diehl 2005). De acordo com a 'regra da dieta' oriunda da teoria de forrageamento ótimo, uma presa menos 'lucrativa' (menor valor nutricional por tempo de manipulação) será excluída da dieta do predador sempre que as densidades de presas mais 'lucrativas' excederem um determinado limite. Desta forma, um consumidor intermediário deve ser ocasionalmente excluído da dieta de um predador onívoro se este for menos 'lucrativo' para o predador e o recurso basal for suficientemente abundante. Assim, o consumidor intermediário poderia se recuperar quando atingisse baixas densidades, facilitando então a sua persistência no sistema. No entanto, modelos de cadeias alimentares prevêm que o forrageamento onívoro, seja ele adaptativo ou não, só parece capaz de manter a persistência das espécies se o consumidor intermediário for a presa mais lucrativa para o predador onívoro

(Diehl 2003, Krivan & Diehl 2005). Esta condição ocorre quando o predador onívoro consome tanto material vegetal quanto animal (visando complementar sua dieta), porque a qualidade nutricional da maioria dos tecidos vegetais é inferior a dos tecidos animais. No entanto, a qualidade nutricional de artrópodos herbívoros também parece ser menor do que a qualidade nutricional de artrópodos predadores, o que pode explicar, aparentemente, a prevalência da onivoria entre os artrópodos carnívoros (Denno & Fagan 2003). A previsão teórica de que uma baixa qualidade nutricional do recurso basal é capaz de estabilizar cadeias alimentares com onivoria (Diehl 2003) é consistente com a idéia de que interações fracas entre o recurso basal e o onívoro ajudam a manter a onivoria, tanto em sistemas em equilíbrio quanto em sistemas fora do equilíbrio (McCann & Hastings 1997, McCann *et al.* 1998). Um fluxo fraco de energia e nutrientes do recurso basal para o predador onívoro reduz o risco de que uma população suficientemente grande de onívoros seja sustentada por esse fluxo a ponto de excluir o consumidor intermediário.

A flexibilidade na dieta e na seleção alimentar exibida pelos onívoros tem conseqüências complexas e intrigantes para a dinâmica populacional de consumidores e suas presas (Diehl 2003). Alguns estudos propõem que predadores onívoros desestabilizam o sistema predador-presa, uma vez que apresentam resposta denso-independente às flutuações de densidade da presa. Ou seja, a habilidade dos predadores onívoros de trocar de um tipo de alimento para outro, quando o primeiro está em baixa densidade, pode manter sua população em altas densidades e levar a supressão de espécies de presas que estejam em densidades baixas (Pimm & Lawton 1978, Holt & Polis 1997, Diehl 2003). Por outro lado, vários autores indicam que interações fracas em sistemas sujeitos a onivoria reduzem a amplitude das oscilações na abundância de consumidores e recursos. Isto tende a manter a densidade das populações longe da probabilidade estatística de se tornar extinta, processo que é considerado muito importante na promoção da persistência e da estabilidade em comunidades naturais (McCann & Hastings 1997, McCann *et al.* 1998).

Diante da discrepância entre estas duas proposições teóricas estabeleceu-se um novo horizonte de pesquisas na ecologia de cadeias e teias alimentares. A questão

mais atual é sobre as circunstâncias ecológicas sob as quais a onivoria é mantida em comunidades naturais. Buscando avaliar tal controvérsia, vários modelos teóricos têm sido desenvolvidos sobre este tema. A maior parte da literatura, baseada nos modelos tradicionais de Lotka-Volterra, tende a indicar a onivoria como um fenômeno desestabilizador (Pimm & Lawton 1978, Pimm 1982, Holt & Polis 1997, Emmerson & Yearsley 2004, Tanabe & Namba 2005). No entanto, outros trabalhos teóricos sugerem que a onivoria é uma fonte de estabilidade para o sistema, pois utilizam modelos mais realísticos com resposta funcional do tipo II (McCann & Hastings 1997, McCann *et al.* 1998, Kooi *et al.* 2002, Diehl 2003, Kuisper *et al.* 2003, Vadeboncoeur *et al.* 2005, HilleRisLambers *et al.* 2006, Vandermeer 2006), bem como noções de estabilidade também mais realistas (Law & Blackford 1992).

Segundo Rosenheim & Corbett (2003), definir as circunstâncias ecológicas sob as quais a onivoria ocorre e suas conseqüências para a estabilidade do sistema não é uma tarefa simples. Vários fatores influenciam as taxas de predação do onívoro, incluindo a probabilidade de encontro, a probabilidade de ataque, o sucesso de captura e a probabilidade de consumo. Por sua vez, cada um destes fatores é influenciado pelas habilidades do predador, da presa e de características do ambiente. Desta forma, demonstrar se a onivoria é estabilizadora ou desestabilizadora depende do contexto ambiental em que ela se expressa (Vandermeer 2006).

UM MODELO MÍNIMO DE ONIVORIA

Para explorar o impacto potencial de predadores onívoros sobre a dinâmica das interações entre autótrofos e herbívoros, nós modificamos um modelo de Scheffer (1991) que descreve, de maneira simplificada, as interações tróficas em uma cadeia alimentar de três níveis sem onivoria. Além disso, introduzimos um novo termo que descreve mudanças no hábito alimentar do predador de topo em função da sua preferência por presas alternativas (i.e., autótrofos e herbívoros) e da abundância relativa dessas presas (Post *et al.* 2000). As biomassas de autótrofos e herbívoros são as variáveis dinâmicas do modelo enquanto que a biomassa de onívoros e as

concentrações de nutrientes limitantes são fatores ambientais que podem ser manipulados experimentalmente. O predador onívoro e o *pool* de nutrientes não foram modelados como variáveis dinâmicas por duas razões: (1) para simplificar a análise teórica do modelo e (2) para facilitar a comparação das previsões teóricas com os resultados de experimentos que mantém tanto o nível de nutrientes como a densidade de predadores onívoros relativamente constantes. O modelo também pode ser visto como uma boa descrição de cadeias alimentares de três níveis com onivoria, quando a dinâmica dos autótrofos e herbívoros ocorre numa escala temporal muito mais curta do que a dinâmica dos predadores onívoros. Como exemplo, podemos citar os peixes onívoros filtradores que consomem fitoplâncton e zooplâncton em lagos e reservatórios tropicais. A formulação do modelo é a seguinte:

$$\frac{dA}{dt} = rA \frac{N}{hn + N} - cA^2 - gZ \frac{A}{ha + A} - d_A P \frac{A}{ha' + A}$$

$$\frac{dZ}{dt} = egZ \frac{A}{ha + A} - mZ - d_Z P \frac{Z}{hz + Z}$$

sendo que:

$$d_Z = \frac{pZ}{pZ + (1-p)A}$$

$$d_A = 1 - d_Z = \frac{(1-p)A}{pZ + (1-p)A}$$

onde:

A = biomassa de autótrofos (e.g., fitoplâncton)

Z = biomassa de herbívoros (e.g., zooplâncton)

N = concentração do nutriente limitante no sistema

c = coeficiente de competição dos autótrofos

e = eficiência de assimilação de presas pelos herbívoros

P = taxa máxima de predação dos predadores onívoros (e.g., peixes onívoros filtradores)

m = taxa de mortalidade dos herbívoros

r = taxa máxima de crescimento dos autótrofos

g = taxa máxima de herbivoria (*grazing*) de Z sobre A

hn = constante de meia saturação da limitação por nutriente

ha, ha' e hz são constantes de meia saturação das respostas funcionais

π = preferência dos predadores onívoros por A ou Z

O crescimento dos autótrofos é representado no modelo por uma função de Monod que descreve um crescimento limitado por nutrientes. O crescimento é dependente da concentração de nutrientes limitantes (N), da taxa máxima de crescimento dos autótrofos (r) e da constante de meia saturação (h_n), que representa a concentração de nutrientes na qual a população de autótrofos atinge 50% da sua taxa máxima de crescimento. Este crescimento dos autótrofos é regulado por uma função de mortalidade que depende do coeficiente de competição (c) e da biomassa de autótrofos (A). Esta formulação equivale à equação logística de crescimento populacional, sendo que na ausência de herbívoros ou onívoros, os autótrofos crescem até atingir uma capacidade de suporte de $A = (n/(n+h_n)) * r/c$. Portanto, assume-se explicitamente neste modelo que existe uma capacidade de suporte da população de autótrofos que é dependente do nível de nutrientes limitantes no sistema.

A herbivoria está representada no modelo por uma resposta funcional do tipo II, também descrita por uma função de Monod. Desta forma, a herbivoria depende da biomassa de autótrofos (A), da taxa de herbivoria máxima (g) e da constante de meia saturação (h_a), que representa a biomassa de autótrofos na qual o herbívoro atinge 50% da sua taxa de herbivoria máxima. Uma proporção (e) da biomassa de autótrofos ingerida pelos herbívoros é convertida em biomassa de herbívoros. A taxa de mortalidade (m) dos herbívoros não depende da densidade dos herbívoros, pois se assume que os herbívoros são mantidos bem abaixo da capacidade de suporte do ambiente pela pressão de predação dos onívoros. As mortalidades dos autótrofos e dos herbívoros pela predação dos onívoros estão representadas no modelo por respostas funcionais sigmoidais (do tipo III) que dependem das taxas de ingestão máxima dos predadores onívoros (P), das biomassas de autótrofos e herbívoros (A e Z) e das constantes de meia saturação (h_a' e h_z), que representam a biomassa de autótrofos e herbívoros nas quais o onívoro atinge 50% das suas taxas de consumo máximo.

Os termos d_A e d_Z representam a substituição das presas alternativas A e Z na dieta do predador onívoro e dependem da abundância relativa de cada tipo de presa e do termo π , que denota a preferência do predador por cada tipo de presa (Post *et al.* 2000).

O termo de preferência do predador (π) varia entre 0 e 1. Quando $\pi=0$, o predador só consome autótrofos e, portanto, é estritamente herbívoro; quando $\pi=1$, o predador só consome herbívoros e é estritamente carnívoro. Quando $\pi=0,5$, o predador consome ambas as presas em função das suas abundâncias relativas e, neste sentido, não tem preferência por nenhuma delas. Esta formulação da preferência por presas alternativas mantém a resposta funcional do tipo II do predador quando $\pi=0$ e $\pi=1$, mas permite a substituição de presas quando $0 < \pi < 1$ (Post *et al.* 2000). A substituição de presas pode produzir uma resposta funcional sigmoidal (do tipo III) e pode, portanto, estabilizar a dinâmica das interações. A substituição de presas é incorporada explicitamente no nosso modelo, pois permite que a preferência do predador onívoro influencie na forma da resposta funcional (Post *et al.* 2000).

Na análise teórica do problema, todos os possíveis tipos de dinâmica do modelo serão identificados dentro de valores realistas de parâmetros para as condições naturais de lagos e reservatórios tropicais e subtropicais e ao longo de gradientes de valores de três parâmetros: concentração de nutrientes (N), taxa de predação dos onívoros (P) e grau de onivoria (π). No momento, estão sendo produzidos mapas com curvas de bifurcação do modelo, mostrando o conjunto de condições de parâmetros nos quais diferentes tipos de dinâmica do sistema devem ocorrer. No presente trabalho, apenas uma análise gráfica das isoclinas dos autótrofos e herbívoros será apresentada para demonstrar de maneira clara o efeito da onivoria na dinâmica e estabilidade das interações entre autótrofos e herbívoros.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As propriedades do modelo são analisadas graficamente por meio das isoclinas dos autótrofos ($dA/dt = 0$) e dos herbívoros ($dZ/dt = 0$) no espaço de fase das duas variáveis de estado A e Z . As isoclinas dos autótrofos e dos herbívoros ao longo de um gradiente de valores de π e P estão demonstradas na Fig. 1a. As isoclinas dividem o espaço de fase em áreas com crescimento positivo e crescimento negativo de ambas as variáveis de estado. Por definição, os pontos de interseção das duas isoclinas definem os pontos de equilíbrio do sistema. Quando a taxa de predação dos onívoros é baixa ($P = 0,1$) e eles têm uma forte

preferência pelos autótrofos ($\pi = 0,1$), a isoclina dos herbívoros é uma linha vertical que cruza a isoclina (em forma de parábola) dos autótrofos. Dependendo dos valores dos demais parâmetros do modelo, a isoclina dos herbívoros pode cruzar a isoclina dos autótrofos à esquerda ou à direita do topo da parábola. O ponto de equilíbrio será localmente instável se as isoclinas cruzarem à esquerda e, localmente estável se cruzarem à direita do topo da parábola.

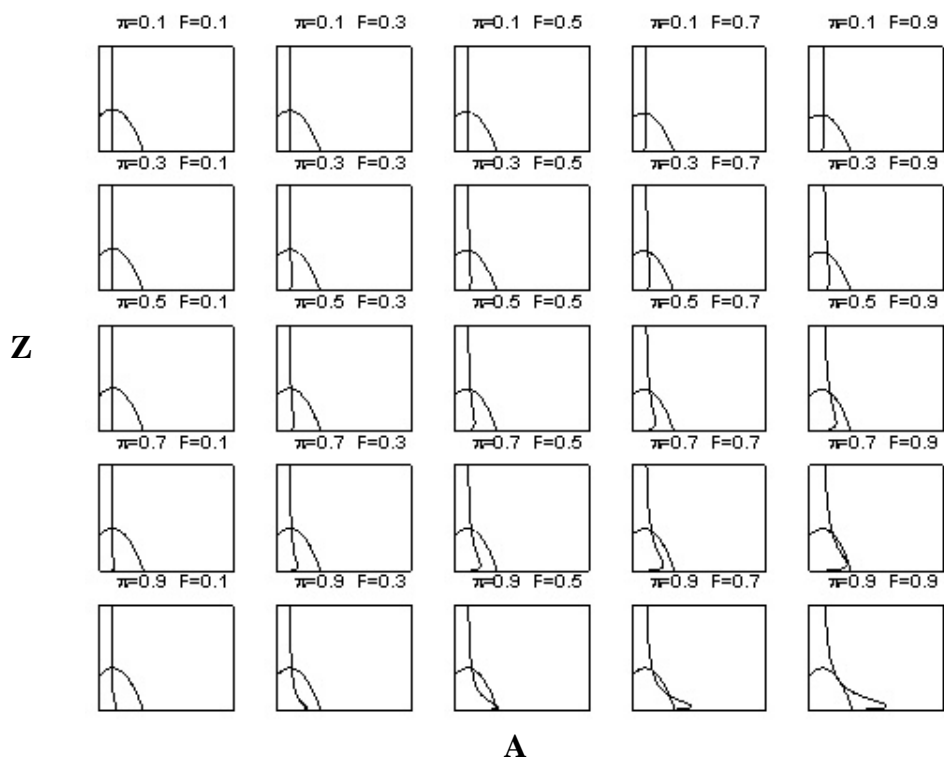
Aumentando-se apenas as taxas de predação da população de onívoros (P) e mantendo-se uma forte preferência dos onívoros pelos autótrofos ($\pi = 0,1$), praticamente nenhuma alteração é observada na forma das isoclinas dos autótrofos e herbívoros (Fig. 1a). De forma semelhante, aumentando-se a preferência do predador onívoro pelos herbívoros (π) e mantendo-se uma baixa taxa de predação ($P = 0,1$), praticamente nenhuma alteração é observada nas duas isoclinas (Fig. 1a). No entanto, à medida que as taxas de predação se elevam e o predador onívoro exibe uma preferência maior pelo herbívoro, a base da isoclina dos herbívoros se desloca para a direita, podendo cruzar a isoclina dos autótrofos mais de uma vez quando P e π são suficientemente elevados (Fig. 1a). Portanto, quando as taxas de predação são elevadas e o predador tem forte preferência pelos herbívoros, dois estados estáveis alternativos são possíveis: um ponto de equilíbrio localmente estável com alta biomassa de autótrofos e uma baixa biomassa de herbívoros e um ciclo limite estável com oscilações na biomassa de herbívoros e autótrofos. Quando a taxa de predação é muito elevada ($P = 0,9$) e o predador exibe uma preferência quase que total pelos herbívoros ($\pi = 0,9$), apenas um estado estável, com alta biomassa de autótrofos e baixa ou nenhuma biomassa de herbívoros, é possível (Fig. 1a).

De um modo geral, a trajetória das populações de autótrofos e herbívoros no espaço de fase AZ demonstra que um aumento nas taxas de predação (P) e na preferência do predador onívoro por herbívoros (π) tende a amortecer as oscilações nas abundâncias populacionais e, assim, estabilizar a dinâmica do sistema (Fig. 1b). No entanto, à medida que π se aproxima de um (1) e, o predador onívoro se aproxima de um carnívoro especialista, os herbívoros são excluídos do sistema (quando as taxas de predação P são muito elevadas; ver Fig. 1b, $P = 0,9$). Portanto, algum grau de onivoria parece ser necessário para a persistência

do sistema quando os predadores são abundantes. Esse resultado é consistente com a idéia de que cadeias alimentares com interações onívoras fracas são mais persistentes e, portanto, mais estáveis do que cadeias alimentares sem onivoria. Por outro lado, os nossos resultados sugerem que um predador onívoro generalista ($\pi = 0,5$) pode aumentar a amplitude das oscilações e assim desestabilizar a dinâmica das interações entre autótrofos e herbívoros quando comparado a um predador onívoro que tem forte preferência por herbívoros ($\pi = 0,9$). Por outro lado, este mesmo predador onívoro generalista pode reduzir a amplitude das oscilações e estabilizar a dinâmica das interações entre autótrofos e herbívoros quando comparado a um predador onívoro que tem forte preferência por autótrofos ($\pi = 0,1$).

O nosso modelo mínimo de onivoria pode não ser muito adequado para gerar dinâmicas mais realistas uma vez que não considera importantes aspectos que podem estar envolvidos na manutenção da onivoria na natureza (e.g., qualidade nutricional dos recursos), além de ignorar a dinâmica de importantes variáveis (e.g., luz, nutrientes, abundância de onívoros). O modelo não leva em consideração ainda os possíveis retardos de tempo na resposta dos herbívoros ao aumento da biomassa de autótrofos e variações estocásticas nos parâmetros modelados. No entanto, uma das características mais marcantes da dinâmica do nosso modelo é que, ao longo de um amplo espectro de concentrações de nutrientes ($0,05 < N < 5$), a persistência dos herbívoros só é possível na presença de altas densidades de predadores ($P > 0,9$) se esses predadores forem onívoros e não carnívoros ($\pi < 0,9$). Este resultado parece contradizer estudos teóricos anteriores que sugerem que a persistência dos consumidores intermediários seria dificultada pela onivoria ao longo de um amplo gradiente de produtividade do recurso comum. No entanto, o mecanismo responsável pelo efeito estabilizador da onivoria no nosso modelo é simplesmente a substituição de presas pelo predador, o que modifica a forma da resposta funcional de um tipo II para um tipo III à medida que o grau de onivoria aumenta. Quando o predador é essencialmente carnívoro ($\pi > 0,9$) ele é capaz de manter altas taxas de predação sobre a população de herbívoros mesmo quando esta se apresenta em baixas densidades, podendo levar os

a)



b)

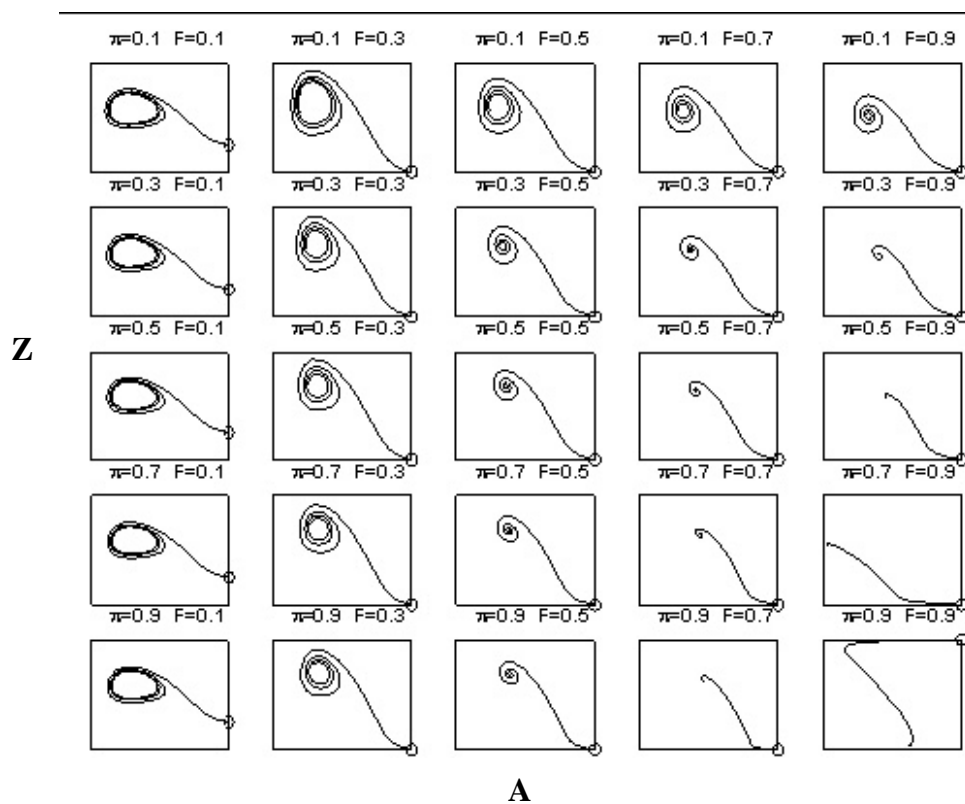


Figura 1. Isoclinas dos autótrofos e herbívoros (a) e dinâmica do sistema (b) no espaço de fase AZ, ao longo de um gradiente de taxas de predação (P) e preferência do predador onívoro (p). $N = 0,5$ e os valores dos demais parâmetros estão de acordo com Scheffer (1991).

herbívoros à extinção. O mesmo não acontece quando o predador tem a possibilidade de mudar a sua dieta quando os herbívoros estão em baixas densidades. Portanto, concluímos que um forrageamento adaptativo do predador onívoro facilita a persistência dos herbívoros, pelo menos na ausência de uma resposta numérica do predador.

REFERÊNCIAS

- BORER, E.T.; BRIGGS, C.J.; MURDOCH, W.W. & SWARBRICK, S.L. 2003. Testing intraguild predation theory in a field system: does numerical dominance shift along a gradient of productivity? *Ecology Letters*, 6: 929-935.
- COLL, M. & GUERSHON, M. 2002. Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. *Annual Review of Entomology*, 47: 267-297.
- COUSINS, S.H. 1987. The decline of the trophic level concept. *Trends in Ecology and Evolution*, 2: 312-316.
- DENNO, R.F. & FAGAN, W.F. 2003. Might nitrogen limitation promote omnivory among carnivorous arthropods? *Ecology*, 84(10): 2522-2531.
- DIEHL, S. 1993. Relative consumer sizes and the strengths of direct and indirect interactions in omnivorous feeding relationships. *Oikos*, 68: 151-157.
- DIEHL, S. 2003. The evolution and maintenance of omnivory: dynamics constraints and the role of food quality. *Ecology*, 84(10): 2557-2567.
- DIEHL, S. & FEIBEL, M. 2000. Effects of enrichment on three-level food chains with omnivory. *American Naturalist*, 155(2): 200-218.
- EMMERSON, M. & YEARSLEY, J. M. 2004. Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties. *Proceedings of the Royal Society of London Ser. B*, 271: 397-405.
- EUBANKS, M.D.; STYRSKY, J.D. & DENNO, R.F. 2003. The evolution of omnivory in heteropteran insects. *Ecology*, 84(10): 2549-2556.
- FAGAN, W.F. 1997. Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *American Naturalist*, 150(5): 554-567.
- FUSSMANN, G.F. & HEBER, G. 2002. Food web complexity and chaotic population dynamics. *Ecology Letters*, 5: 394-401.
- HAIRSTON Jr., N.G. & HAIRSTON Sr., N.G. 1997. Does food web complexity eliminate trophic-level dynamics? *American Naturalist*, 149(5): 1001-1007.
- HILLERISLAMBERS, R.; VAN DE KOPPEL, J. & HERMAN, P. M. J. 2006. Persistence despite omnivory: benthic communities and the discrepancy between theory and observation. *Oikos*, 113: 23-32.
- HOLT, R.D. & POLIS, G.A. 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *American Naturalist*, 149: 745-764.
- KOOI, B.W.; KUIJPER, L.D.J.; BOER, M.P. & KOOIJMAN, S.A.L.M. 2002. Numerical bifurcation analysis of a tri-trophic food web with omnivory. *Mathematical Biosciences*, 177: 201-228.
- KUIJPER, L.D.J.; KOOI, B.W.; ZONNEVELD, C. & KOOIJMAN, S.A.L.M. 2003. Omnivory and food web dynamics. *Ecological Modelling*, 163: 19-32.
- KRIVAN, V. 2000. Optimal intraguild foraging and population stability. *Theoretical Population Biology*, 58: 79-94.
- KRIVAN, V. & DIEHL, S. 2005. Adaptative omnivory and species coexistence in tri-trophic food webs. *Theoretical Population Biology*, 67: 85-99.
- LAW, R. & BLACKFORD, J.C. 1992. Self-assembly food webs: a global view point of coexistence of species in Lotka-Volterra communities. *Ecology*, 73: 567-578.
- MCCANN, K. & HASTINGS, A. 1997. Re-evaluating the omnivory-stability relationship in food webs. *Proceedings of the Royal Society of London Ser. B*, 264: 1249-1254.
- MCCANN, K.; HASTINGS, A. & HUXEL, G.R. 1998. Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395: 794-798.
- MONTOYA, J.M. & SOLÉ, R.V. 2003. Topological properties of food webs: from real data to community assembly models. *Oikos*, 102: 614-622.
- MORIN, P. 1999. Productivity, intraguild predation, and population dynamics in experimental food webs. *Ecology*, 80: 752-760.
- MYLIUS, S.D.; KLUMPERS, K.; DE ROOS, A.M. & PERSSON, L. 2001. Impact of intraguild predation and stage structure on simple communities along a productivity gradient. *American Naturalist*, 158: 259-276.
- OKSANEN, L. 1991. Trophic levels and trophic dynamics: a consensus emerging. *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 58-60.
- OKSANEN, L.; FRETWELL, S.D.; ARRUDA, J. & NIEMELA, P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary production. *American Naturalist*, 118: 240-261.
- PIMM, S.L. 1982. *Food webs*. Chapman & Hall, London.
- PIMM, S.L. & LAWTON, J.H. 1978. On feeding on more than one trophic level. *Nature*, 275: 542-544.
- POLIS, G.A. 1991. Complex trophic interactions in deserts: An empirical assessment of food web theory. *American Naturalist*, 138: 123-155.
- POLIS, G.A. & STRONG, D.R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, 147 (5): 813-846.

- POLIS, G.A.; MYERS, C.A. & HOLT, R.D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 297-330.
- 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: 8-14.
- ROSENHEIM, J.A. & CORBETT, A. 2003. Omnivory and the indeterminacy of predator function: can a knowledge of foraging behavior help? *Ecology*, 84(10): 2538-2548.
- SCHEFFER, M. 1991. Fish and nutrient interplay determines algal biomass: a minimal model. *Oikos*, 62: 271-282.
- SINGER, M.S. & BERNAYS, E.A. 2003. Understanding omnivory needs a behavioral perspective. *Ecology*, 84 (10): 2532-2537.
- TANABE, K & NAMBA, T. 2005. Omnivory creates chaos in simple food web models. *Ecology*, 86(12): 3411-3414.
- VADEBONCOEUR, Y.; MCCANN, K.S.; VANDERZANDEN, M.J. & RASMUSSEN, J.B. 2005. Effects of multi-chain omnivory on the strength of trophic control in lakes. *Ecosystems*, 8: 682-693.
- VANDERMEER, J. 2006. Omnivory and the stability of food webs. *Journal of Theoretical Biology*, 238: 497-504.