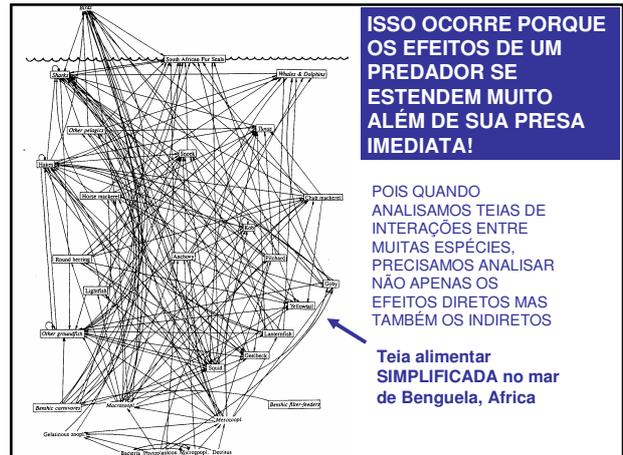


Predação tem consequências muito importantes para a organização de comunidades biológicas



EFEITO DIRETO

A ação imediata de uma espécie sobre outra (A sobre B)

Exemplos de efeito direto



Competição de interferência
Infecção de hospedeiro por parasita
Predação



Uma forma clássica (mas não perfeita) de representar interações está em codificar o sinal do efeito da interação, para cada uma das spp interagentes

	EFEITO DE A em B	EFEITO DE B em A
COMPETIÇÃO	-	-
PREDÇÃO	+	-
MUTUALISMO	+	+
COMENSALISMO	+	0
AMENSALISMO	-	0

EFEITO INDIRETO

O efeito de uma espécie sobre outra, mediada por uma espécie intermediária (isto é, efeito de A sobre C conforme mediado por B)

Efeitos indiretos mediados pela densidade

O efeito de A sobre C se dá através da **alteração na densidade** da espécie intermediária (B)



Importante: Presença de A não muda intensidade da interação entre B e C

Efeitos indiretos mediados pelos atributos

O efeito de A sobre C se dá através da **alteração nos atributos** da espécie intermediária (B)

Presença de A induz mudanças em atributos da morfologia, fisiologia, comportamento e história de vida de B (isso ocorre se o atributo for plástico)

Pode ocorrer mesmo que não haja efeitos de A na densidade de B (embora tendam a estar associados)

Importante: presença de A pode mudar a intensidade da interação entre B e C

Efeitos indiretos mediados pela densidade

O efeito de A sobre C se dá através da **alteração na densidade** da espécie intermediária (B)

Importante: Presença de A não muda intensidade da interação entre B e C

Considere uma CADEIA ALIMENTAR composta de

Um PREDADOR se alimentando de...

Um CONSUMIDOR se alimentando de...

Um RECURSO.

Como saber o efeito final (líquido, indireto) de P sobre R?

Basta multiplicar os sinais das interações ao longo do caminho de interesse, ou seja,

P sobre R?
 $(-) \times (-) = (+)$
 E R sobre P?
 $(+) \times (+) = (+)$

...Predadores podem ter efeitos positivos sobre plantas!

Hmmmm já está ficando interessante!...

Predadores
 $+ \updownarrow -$

Herbívoros
 $+ \updownarrow -$

Produtores

... e se considerarmos níveis tróficos inteiros, ao invés de indivíduos?
 Nível trófico: grupo de organismos que têm hábitos alimentares comuns, ou que usam recursos comuns
 P.ex. 'produtores', 'herbívoros', 'carnívoros'

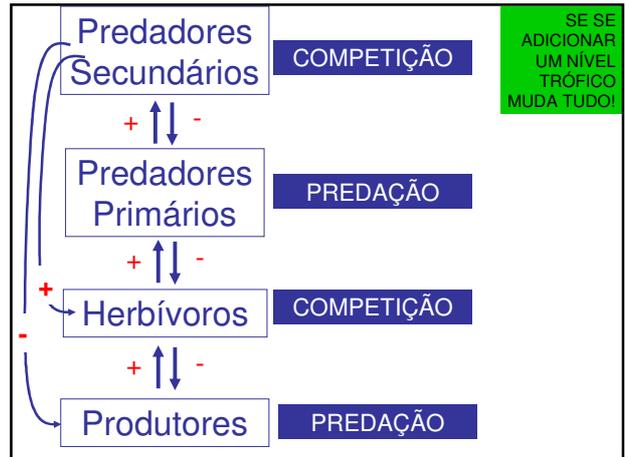
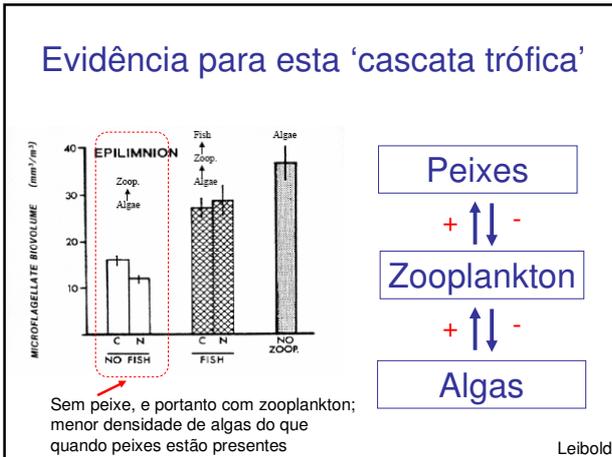
A hipótese 'O mundo é verde' de Hairston, Smith e Slobodkin (1970)*

O mundo é verde, e sempre foi; portanto herbívoros não podem ser limitados por disponibilidade de alimento. Herbívoros então devem ser limitados por predação. Por sua vez, se plantas são abundantes e não limitadas por herbivoria, então plantas devem ser limitadas por competição. E se ninguém come predadores, então predadores são limitados pela disponibilidade de herbívoros. Ou seja, há alternância do processo regulador importante em cada nível trófico

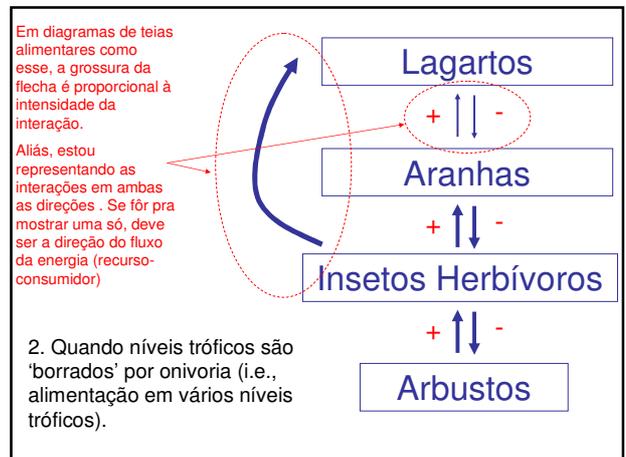
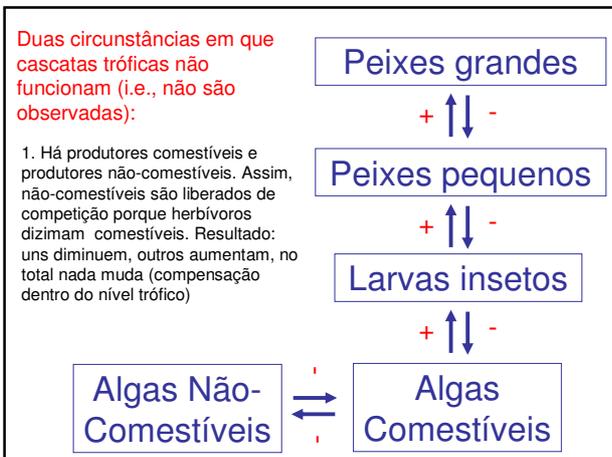
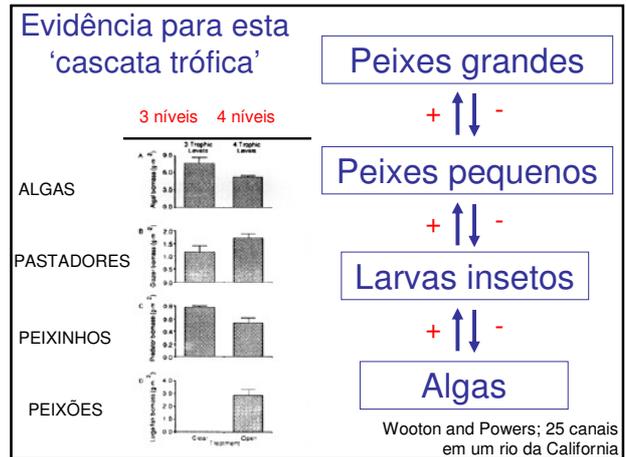
Predadores **COMPETIÇÃO**
 $+ \updownarrow -$

Herbívoros **PREDACÃO**
 $+ \updownarrow -$

Produtores **COMPETIÇÃO**
 $+ \updownarrow -$



importante para manejo de populações (biomanipulação), p.ex. para manejo de pestes (em sistemas terrestres) ou controle de eutrofização (em sistemas aquáticos)



Estes efeitos podem ter enormes consequências para comunidades!



Lontra do mar
 costa W da América do Norte; originalmente do Alasca ao México. Hoje só Alasca e Califórnia.

Predadores vorazes de invertebrados marinhos: caranguejos, moluscos, e especialmente ouriços
 Pesam ~20 kg, e consomem por dia um peso em comida equivalente a 20-23% do peso do corpo

Ouriço

Ouriços importantes pastadores das macroalgas que formam florestas de 'kelp'.

Florestas de 5-20 metros de altura!!! Como uma floresta terrestre, cria complexidade estrutural que abriga e alimenta notável diversidade e biomassa de organismos

COM LONTRA

Pressão de predação sobre ouriços, liberta florestas de kelp da pastagem.

Acúmulo de detrito da decomposição de kelp alimenta teia alimentar de alta riqueza e biomassa.

Complexidade estrutural provê abrigo para peixes menores, berçário para peixes maiores, possibilidade de diferenciação de nicho, etc.

Produtividade atrai focas e águias.

SEM LONTRA

Populações de ouriços se tornam tão densas (p.ex. 600-700/m²) que devastam macroalgas e impedem recrutamento (estabelecimento) de novas algas

Áreas improdutivas – poucas plantas e detrito para alimentar resto da teia alimentar

Diferença entre floresta e gramado!...

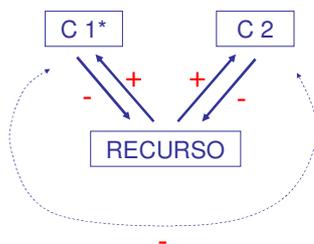
Outras formas de interações indiretas?

COMPETIÇÃO EXPLOITATIVA

Uma interação indireta mediada pelo compartilhamento de recursos

Consumidores têm efeito negativo sobre o recurso consumido; por sua vez, recurso tem efeito positivo sobre consumidores.

Assim, efeito de sp 1 sobre recurso é (-), mas efeito de recurso sobre sp 2 é (+). O efeito resultante de sp 1 sobre sp 2 é então (-) X (+) = (-)



*C de 'Consumidor'

COMPETIÇÃO EXPLOITATIVA

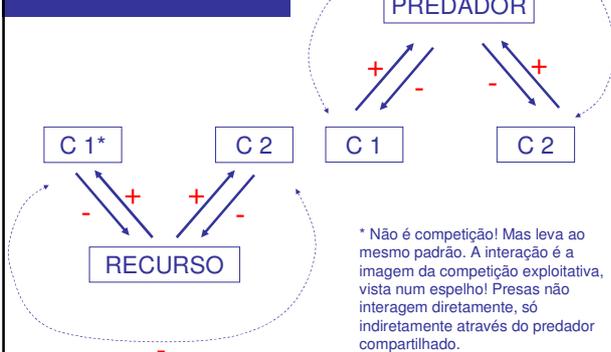
CONSEQUÊNCIAS

1. Padrões de abundância inversa entre duas espécies
2. Segregação de hábitat entre duas espécies
3. Exclusão de uma espécie de uma comunidade quando outra é introduzida



No passado, todos estes padrões foram atribuídos – fenomenologicamente – à competição interespecífica.

Mas... e se as espécies partilharem um predador, e não um recurso?



COMPETIÇÃO EXPLOITATIVA | COMPETIÇÃO APARENTE
CONSEQUÊNCIAS

1. Padrões de abundância inversa entre duas espécies
2. Segregação de hábitat entre duas espécies
3. Exclusão de uma espécie de uma comunidade quando outra é introduzida

1. Padrões de abundância inversa entre duas espécies
2. Segregação de hábitat entre duas espécies
3. Exclusão de uma espécie de uma comunidade quando outra é introduzida

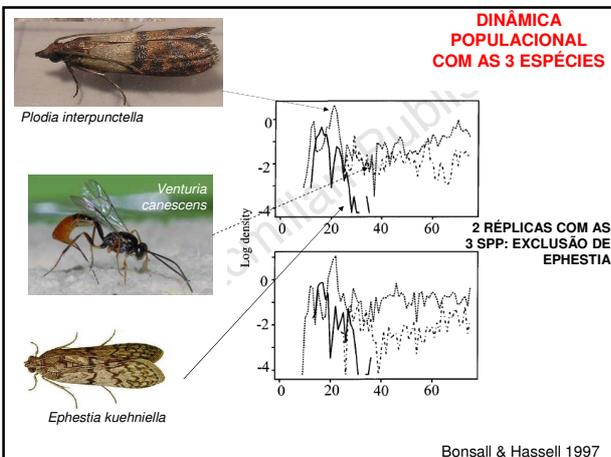
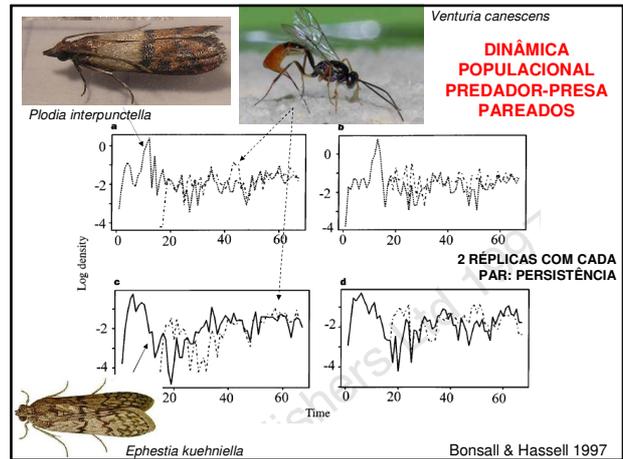
COMPETIÇÃO EXPLOITATIVA | COMPETIÇÃO APARENTE
CONSEQUÊNCIAS

Aumenta densidade da presa 1, aumenta a densidade do predador, aumenta a taxa de ataque sobre a presa 2, diminui a densidade da presa 2!

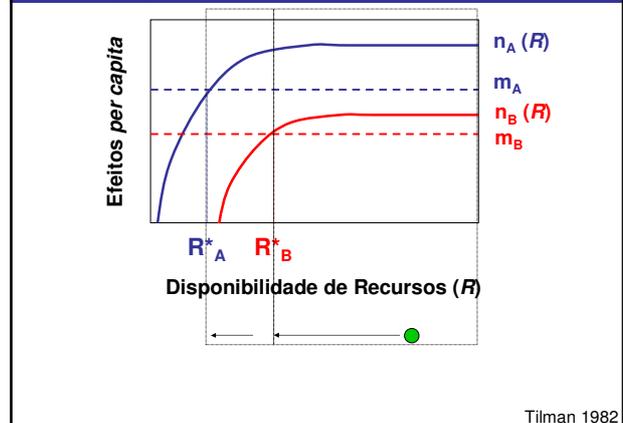
Uma forma de diminuir este efeito deletério: segregação de hábitat entre as presas!!

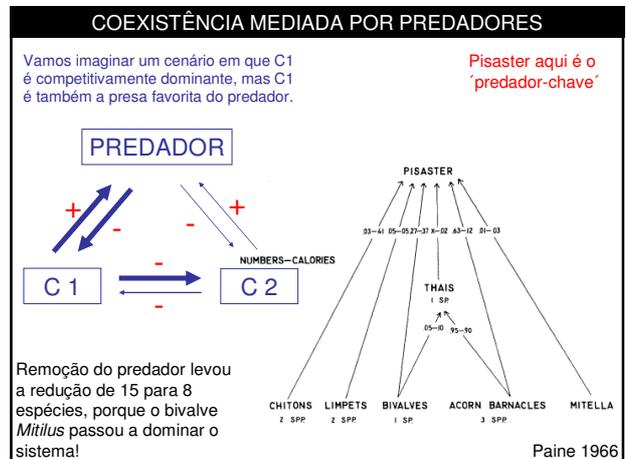
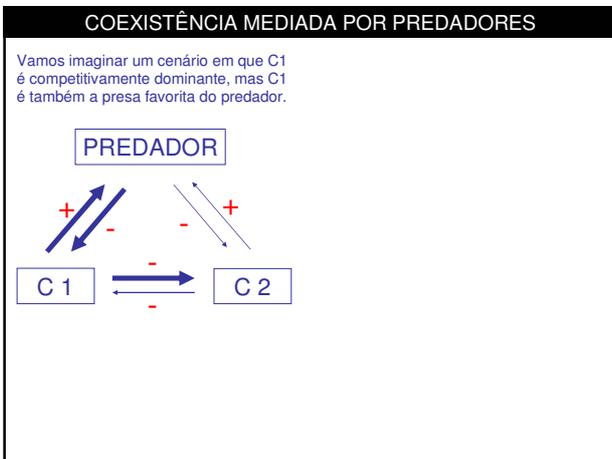
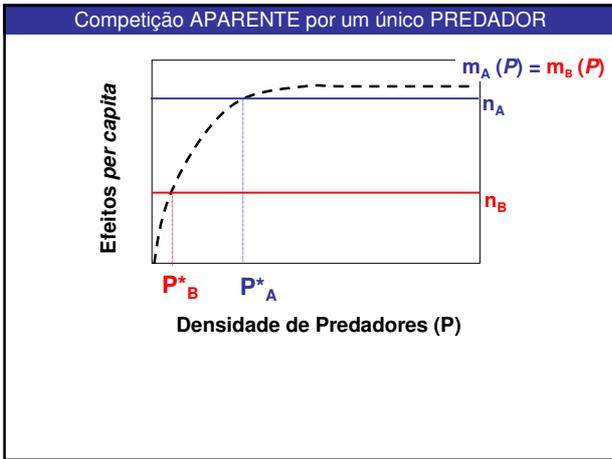
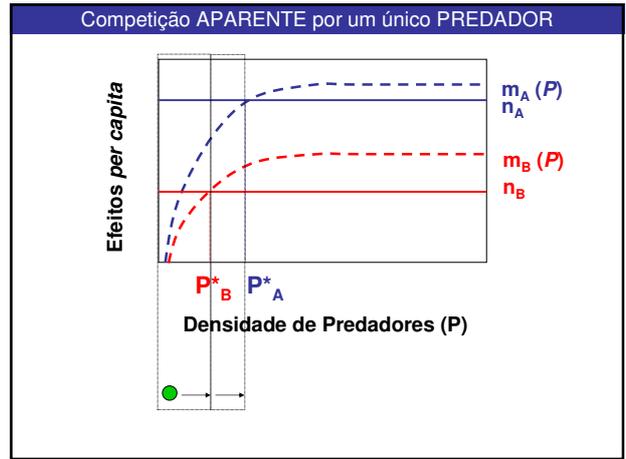
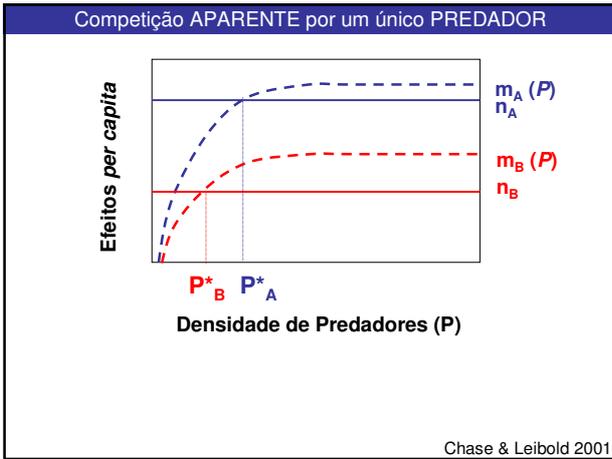
Se presa 1 aumenta suficientemente, pode levar presa 2 à extinção!

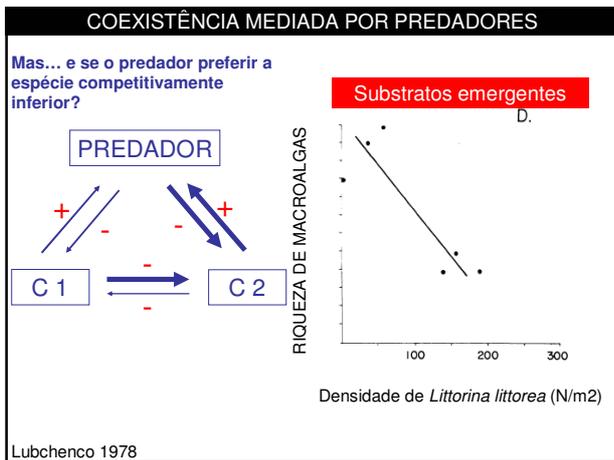
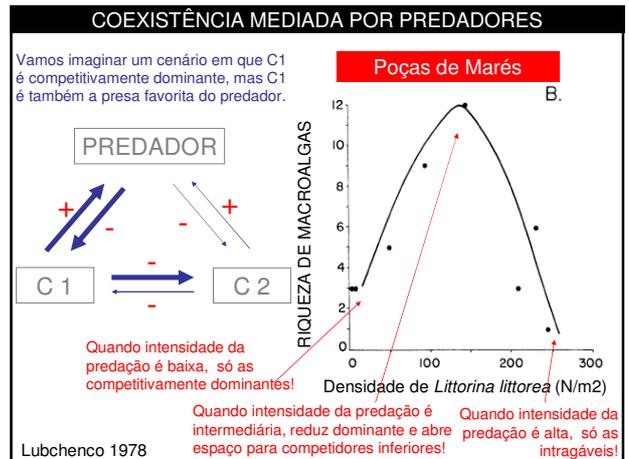
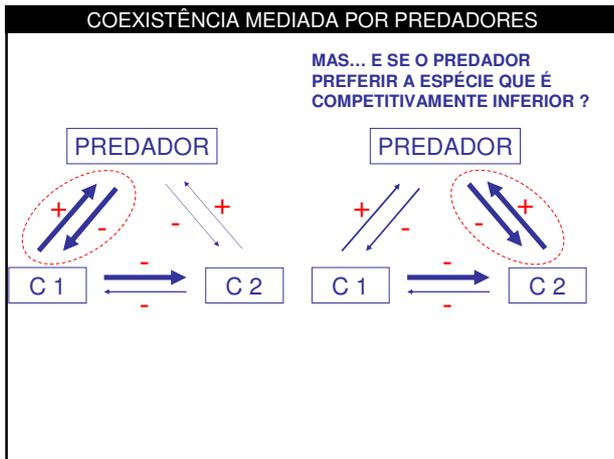
1. Padrões de abundância inversa entre duas espécies
2. Segregação de hábitat entre duas espécies
3. Exclusão de uma espécie de uma comunidade quando outra é introduzida



Competição EXPLOITATIVA por um único RECURSO







COEXISTÊNCIA MEDIADA POR PREDADORES

Como pode? Mudou a preferência do predador nos diferentes ambientes?

TABLE 1
FOOD PREFERENCES OF *Littorina littorea**

Preference Ranking	Chlorophyceae (Greens)	Phaeophyceae (Browns)	Rhodophyceae (Reds)
High	<i>Cladophora</i> <i>Enteromorpha</i> <i>Monostroma</i> <i>Spongomorpha</i> <i>Ulva</i>	<i>Ectocarpus-Pylaiella</i> <i>Elachista</i> <i>Petalonia</i> <i>Scytosiphon</i> <i>Ulva</i>	<i>Ceramium</i> <i>Porphyra</i>
Medium	<i>Rhizoclonium</i>	<i>Dictyosiphon</i>	<i>Asparagopsis</i> <i>Cystoclonium</i> <i>Dumontia</i> <i>Halosaccion</i> <i>Phycodrys</i> ... <i>Polysiphonia lanosa</i>
Low	<i>Chaetomorpha</i> <i>Codium</i>	<i>Agarum</i> <i>Ascophyllum</i> <i>Chorda</i> <i>Chordaria</i> ... <i>Desmarestia</i> <i>Fucus</i> <i>Laminaria</i> ... <i>Ralfsia</i> ... <i>Saccorhiza</i>	<i>Atleclita</i> <i>Chondrus</i> <i>Euthora</i> <i>Gigartina</i> <i>Polyides</i> <i>Rhodomenia</i>

Lubchenco 1978

COEXISTÊNCIA MEDIADA POR PREDADORES

Não! Mudou a hierarquia competitiva nos dois ambientes porque algas sujeitas a TRADEOFF!

Habilidade competitiva vs evitação de predadores/tolerância à dessecação

Algas verdes são competitivamente superiores porque crescem e ocupam espaço mais rápido, mas são por isso mesmo mais frágeis e portanto suscetíveis à predação e dessecação

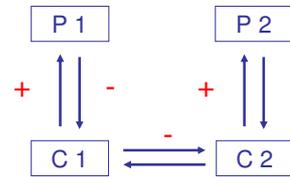
Algas marrons são mais resistentes à predação e à dessecação porque crescem mais devagar e investem mais em estrutura. Por isso competidoras inferiores.

Lubchenco 1978

Isso mostra o quanto pode ser ingênua a discussão de se é **COMPETIÇÃO**, ou **PREDÇÃO**, o processo estruturante principal de determinada comunidade

!!!

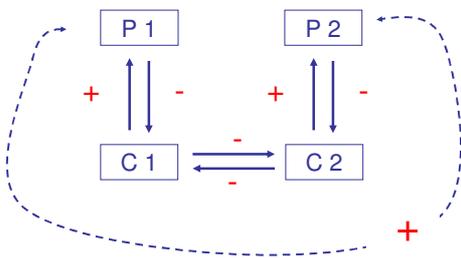
Ainda outras possibilidades?



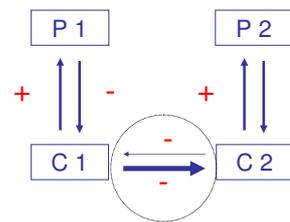
Neste cenário temos dois predadores especialistas. P1 só come C1 e P2 só come C2. Qual o efeito líquido de P1 em P2?

MUTUALISMO INDIRETO (+,+)

P1 sobre C1 (-) X C1 sobre C2 (-) X C2 sobre P2 (+) = + !



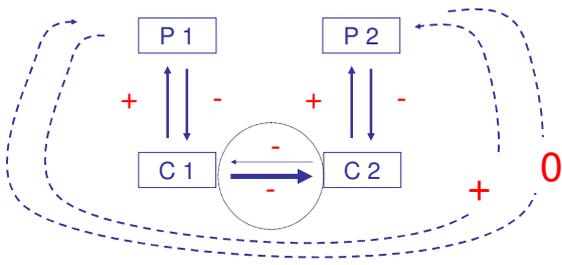
Como transformar isso num COMENSALISMO INDIRETO? (+,0)



Note o que foi feito: aqui o efeito de C1 sobre C2 é MUITO MAIOR do que o efeito de C2 sobre C1

COMENSALISMO INDIRETO

P1 sobre C1 (-) X C1 sobre C2 (-) X C2 sobre P2 (+): efeito líquido +
 P2 sobre C2 (-) X C2 sobre C1 (~0) X C1 sobre P1 (+): efeito líquido ~0



LARVA DE CHAEBORUS

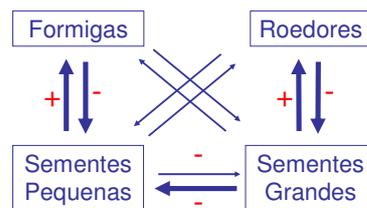
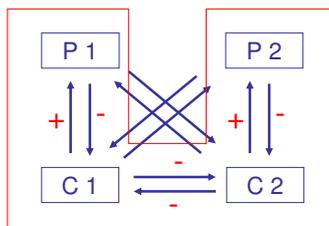
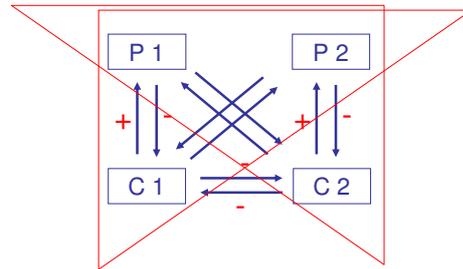
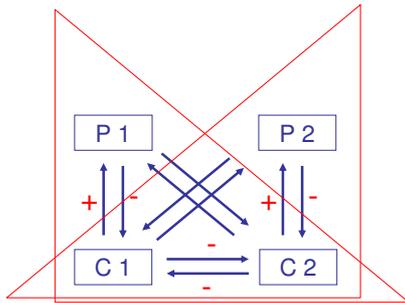
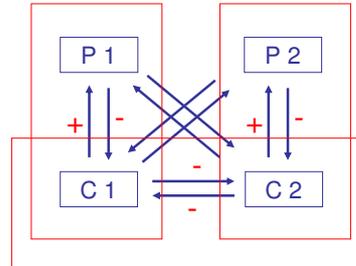
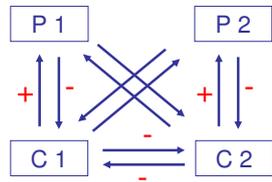
LARVA DE SALAMANDRA

ZOOPLÂNCTON HERBÍVORO PEQUENO

ZOOPLÂNCTON HERBÍVORO GRANDE

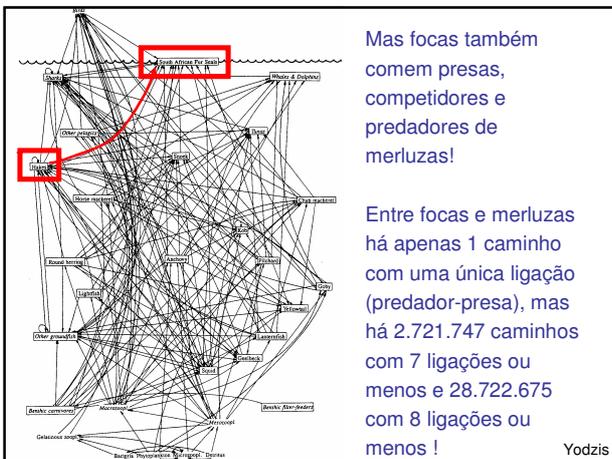
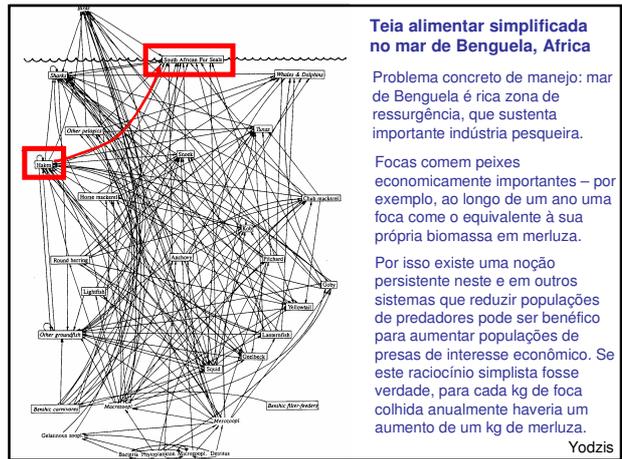
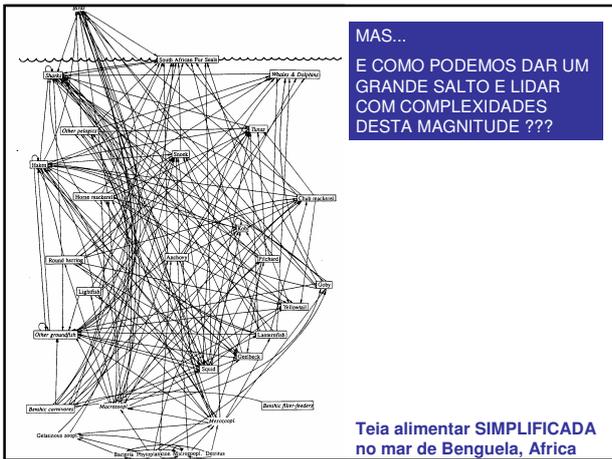
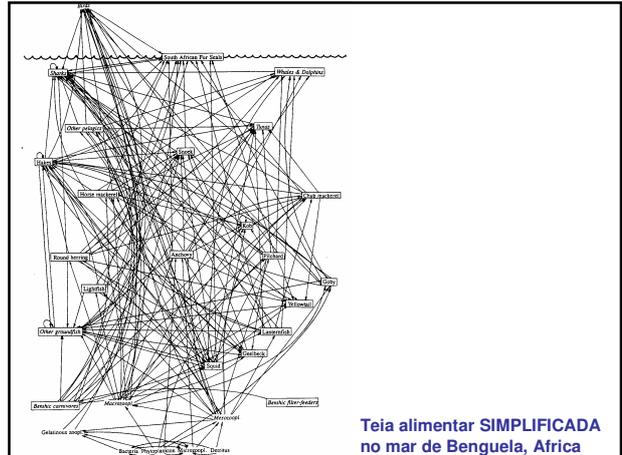
Dodson

... E se os predadores forem generalistas... qual o efeito líquido de P1 sobre P2, e de P2 sobre P1?



Brown

Notem que o EFEITO LÍQUIDO de uma espécie sobre outra é o BALANÇO DO EFEITO DIRETO MAIS TODOS OS INDIRETOS!



Modelo dinâmico baseado em energia (biomassa de cada espécie, taxa de predação, eficiência de produção de biomassa de predador a partir de biomassa de presa)

Este modelo foi parameterizado de 20 maneiras diferentes (i.e., 20 modelos) e por conseguinte os resultados foram variados.

Em alguns casos, alguns poucos caminhos dominam; em outros casos, um número intermediário de caminhos dominam; mas em outros...

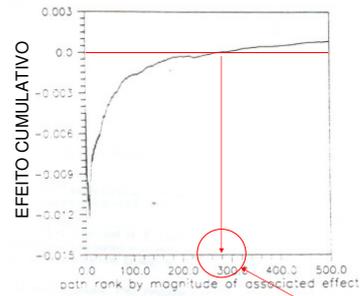
... Mas para alguns modelos não há caminhos dominantes evidentes entre focas e merluzas, e os efeitos indiretos caminham pela teia alimentar de forma muito difusa!

Table 35.2. Summary of cumulative effect, with paths ordered by length, of a seal call on hake biomass in a particular Benguela ecosystem model. The total effect, summed over all paths in the food web, is 0.001910.

Number of links in path	Number of paths with positive effect	Number of paths with negative effect	Net effect, summed over all paths this length	Cumulative effect, summed over all paths this length and shorter
1	0	1	-0.000087	-0.000087
2	5	7	-0.008997	-0.009084
3	113	44	-0.000070	-0.009154
4	1098	829	0.001631	-0.007523
5	9876	12407	0.005020	-0.002503
6	107,654	133,896	0.003111	0.000608
7	1,225,751	1,230,066	0.001005	0.001613

Número de ligações

Efeito líquido cumulativo para todos os caminhos ≤ este número de ligações



CAMINHOS RANQUEADOS DO MAIS FORTE PARA O MAIS FRACO

Se considerarmos menos do que os 273 caminhos principais, erramos no sinal do efeito líquido da interação!!!

Onde ficamos? Jogamos a toalha? Devemos menosprezar estudos de teias alimentares baseadas em teias simples, teias simplificadas ou subteias?

ALGUNS SISTEMAS SÃO NATURALMENTE SIMPLES
 OUTROS INCLUEM MUITAS ESPÉCIES MAS COM DOMINÂNCIA DE ALGUMAS POCAS
 FINALMENTE, SE EM ALGUMAS TEIAS OS EFEITOS INDIRETOS TRAFEGAM DE FORMA EXTENSA E DIFUSA, EM OUTRAS OS EFEITOS INDIRETOS PODEM SER RAPIDAMENTE ATENUADOS – NESTE CASO, SUBTEIAS PODEM SER INFORMATIVAS.

FASCINANTE

!!!

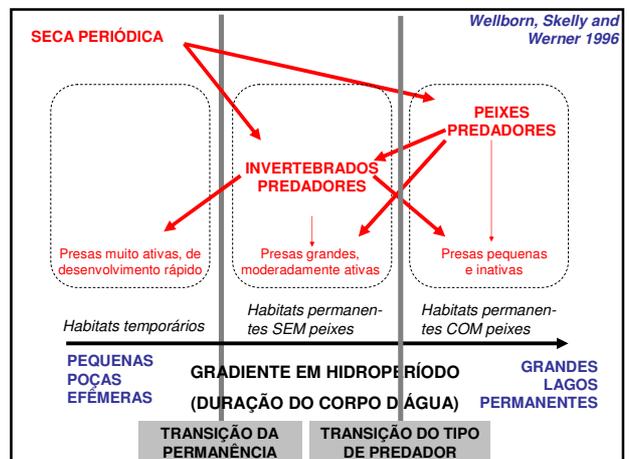
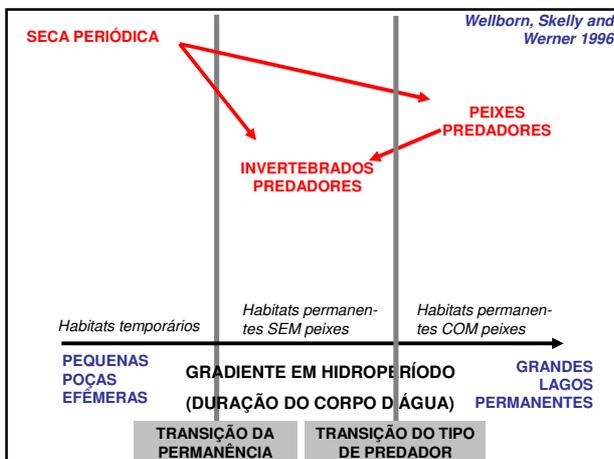
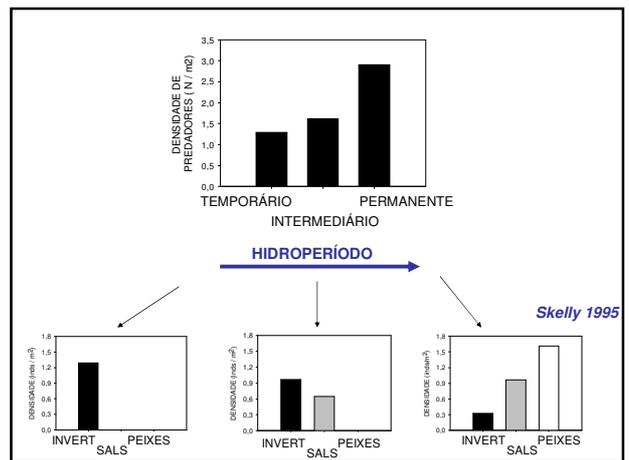
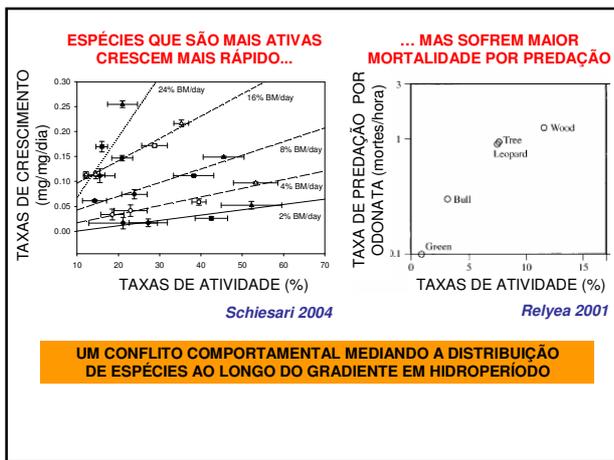
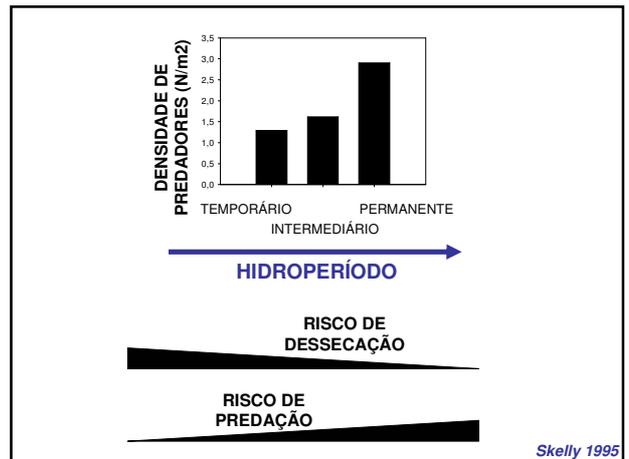
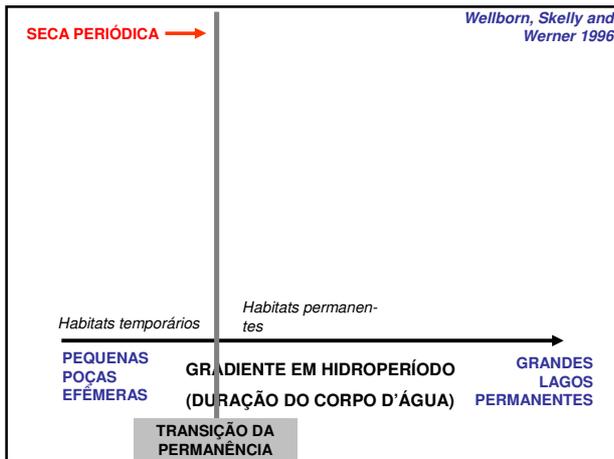
Levando agora a discussão para outra direção, predadores podem ter grande impacto sobre a evolução dos atributos da presa que minimizem o risco de predação.

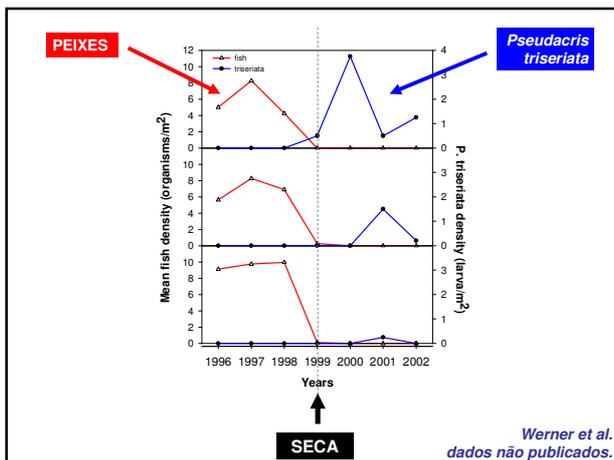
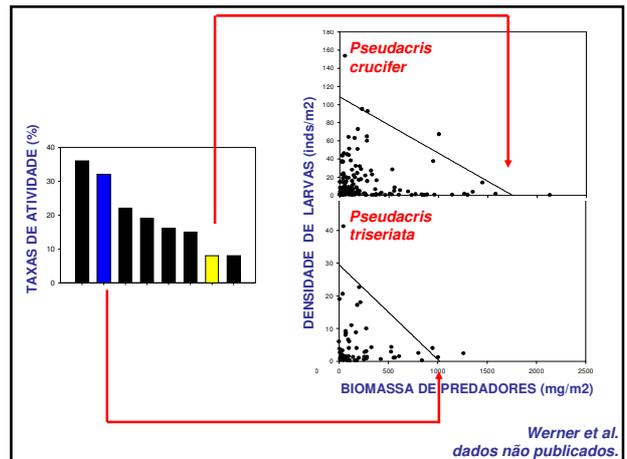
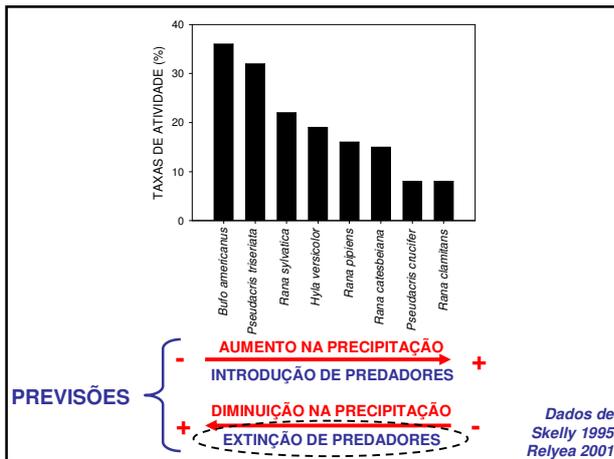
Esta evolução de atributos minimizando o risco de predação, por sua vez, pode dar a FALSA impressão de que atualmente a predação não é importante em estruturar comunidades.

O gradiente em hidroperíodo



Wellborn, Skelly & Werner 1996;
 Skelly 1995; Relyea 2001; Schiesari 2004





FASCINANTE

!!!

Bibliografia Geral

Abrams, PA, BA Menge, GG Mittlebach, DA Spiller, P Yodzis. The role of indirect effects in food webs.

Wellborn et al. 1996.