

## **A ESTRUTURA DE TEIAS TRÓFICAS**

*Henrique Corrêa Giacomini & Miguel Petrere Junior*

Laboratório de Pescarias Continentais. Departamento de Ecologia. Universidade Estadual Paulista (UNESP - Rio Claro).

*E-mail: hgiacomini@gmail.com e-mail, mpetrere@rc.unesp.br*

### **Introdução**

Uma **teia trófica** é a representação das relações alimentares entre predadores e presas numa comunidade ecológica (Pimm, 1982; Cohen, 1978). Como os recursos alimentares e os predadores estão entre os principais fatores limitantes do crescimento populacional de qualquer espécie, as interações tróficas são componentes essenciais para o entendimento da dinâmica das populações, e conseqüentemente dos padrões emergentes de coexistência e diversidade nos ecossistemas (Levin, 1970; Holt *et al.*, 1994; Tokeshi, 1999; Chesson, 2000; Giacomini, 2007). Teias tróficas naturais apresentam vários atributos que as distinguem de redes aleatórias de interações (Dunne *et al.*, 2002a; Dunne, 2005; Montoya *et al.*, 2006; Montoya & Sole, 2002; Melián & Bascompte, 2002). Ao longo de muitos anos, a Ecologia buscou estimar algumas propriedades básicas das teias tróficas e a relação de sua estrutura com o funcionamento das comunidades ecológicas (Hairston *et al.*, 1960; Paine, 1966; May, 1973b; Pimm & Lawton, 1977; Pimm, 1980, 1991; Briand & Cohen, 1984; Schoener, 1989). Alguns padrões aparentes, que mostravam que certas propriedades eram constantes em uma grande proporção de teias conhecidas, foram emergindo da quantidade crescente de dados nos anos 70 e 80 (Cohen 1978, Briand & Cohen, 1984; Briand, 1983; Cohen & Briand, 1984). Entretanto, estudos empíricos feitos nos anos seguintes acabaram por questionar a regularidade inferida pelos trabalhos anteriores, demonstrando que os padrões de interação nas comunidades são muito mais complexos e diversificados do que se supunha (Schoener, 1989; Hall & Raffaelli, 1991; Martinez, 1991; Polis, 1991; Brown *et al.*, 2001; Woodward & Hildrew, 2002). Tal complexidade elevou o desafio na busca por mecanismos de estruturação comuns, reforçando o caráter idiossincrático dos sistemas naturais até então estudados. Ainda assim, a caracterização da estrutura destas comunidades é uma necessidade premente. Por serem complexas, só podem ser

suficientemente descritas por um grande número de atributos, e os trabalhos mais recentes na área demonstram esta tendência (Williams & Martinez, 2000; 2008; Cattin *et al.*, 2004; Vermaat *et al.*, 2009). A seguir será apresentada uma descrição dos principais atributos de uma teia trófica, além de uma extensa lista daqueles utilizados por uma ampla gama de trabalhos na área.

### **Teias tróficas e seus atributos**

Uma teia trófica pode ser apresentada de duas formas principais: (i) por uma **matriz de interações** ou (ii) por um **grafo**, ou seja, um diagrama representando as espécies como **nodos** (ou vértices) e as interações como ligações (linhas ou setas) entre eles (Figura 1). Em cada uma dessas formas, temos ainda diferenças conforme o grau de quantificação das interações. Em primeiro lugar, em sua forma mais simples a teia trófica pode ser representada pela **topologia**, ou seja, apenas pela indicação de qual espécie interage com quais outras. A matriz contendo a topologia das interações é conhecida por **matriz de adjacências**, cujas células apresentam os valores 0 (ausência de interação) ou 1 (presença da interação). As **ligações tróficas** podem ser **não direcionadas** (Figura 1a-b) ou **direcionadas** (Figura 1c-d). O segundo caso indica explicitamente quem é predador e quem é presa em cada interação, e por isso a representação direcionada é necessária para a análise de atributos que requerem a distinção entre estes dois tipos básicos de espécies. Por outro lado, alguns atributos não requerem tal distinção, bastando para isso a representação não direcionada. A diferença entre as representações direcionada e não direcionada são mais evidentes no grafo: ligações direcionadas são representadas por setas, que indicam fluxos de matéria ou energia (Figura 1c). No caso da matriz de adjacências, a diferença é mais sutil: ligações não direcionadas ficam totalmente restritas a um dos triângulos da matriz (abaixo ou acima da diagonal principal, Figura 1b). Ligações direcionadas podem ser duplas: uma espécie A comendo a espécie B, e B também comendo A, o que configura um **ciclo trófico** envolvendo duas espécies. Tal ciclo pode ser notado na matriz de adjacências pela ocorrência de ligações em ambos os lados da diagonal principal (Figura 1d). Caso não ocorram ciclos, não é possível distinguir matrizes de adjacências direcionadas daquelas não direcionadas.

Quando é possível quantificar as intensidades das interações, estas podem ser representadas num grafo por meio de setas de diferentes larguras (Figura 1e), e numa

matriz de interações por meio de valores quantitativos em suas células (Figura 1f). Intensidades de interação podem ser quantificadas de diversas formas, por fluxos de biomassa absolutos ou relativos, frequência de ocorrências de itens na dieta, contribuições numéricas ou volumétricas, dentre outras (Berlow *et al.*, 2004). A forma ideal de se mensurar a intensidade é pelo efeito que cada espécie exerce sobre a taxa de crescimento *per capita* da outra espécie, devido à relação direta que ela proporciona com os modelos teóricos de dinâmica populacional (May, 1973b; Laska & Wootton, 1998). Caso se tenham estimativas de efeitos *per capita*, as representações da teia trófica devem mostrar a interação entre predador e presa como uma relação dupla: a presa exerce efeito positivo sobre o predador, mas sofre um efeito negativo do mesmo. Contudo, essa forma de interação é difícil de estimar na natureza, dependendo de experimentos de manipulação das abundâncias para que possa ser feita com o mínimo de interferência de outros fatores, inclusive de efeitos indiretos provocados por outras interações (Berlow *et al.*, 2004). Até as formas mais simples de se mensurar são complicadas de por em prática, pois dependem de um levantamento exaustivo da dieta de todos os componentes relevantes de uma comunidade. Por isso, boa parte dos estudos acaba se restringindo à topologia das interações, muito mais fácil de se estimar empiricamente e de se analisar por meio de modelos.

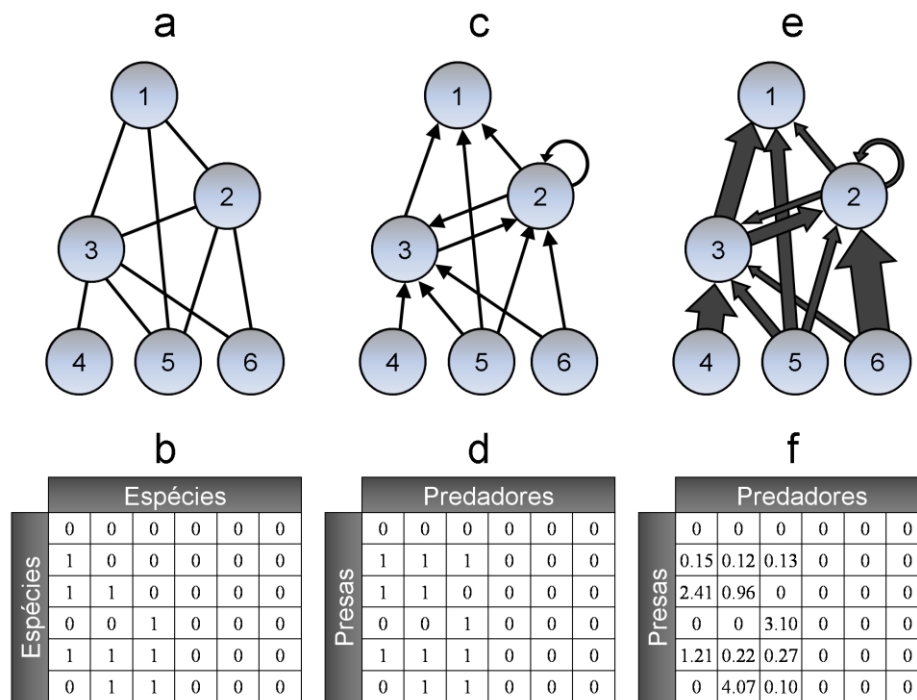


Figura 1. Representações alternativas de uma teia trófica. Os círculos representam as espécies, ou compartimentos tróficos, numerados de 1 a 6. As letras “a, c, e” são representações na forma de grafo,

associados às suas respectivas matrizes de interações (“b, d, f”). A ordem das linhas e colunas nas matrizes segue a ordem da numeração nos grafos. Em a-b, tem-se a topologia de interações não direcionadas, ignorando-se quem são os predadores e quem são as presas. Em c-d, é mostrada a topologia de interações direcionadas, na forma de setas que indicam fluxos saindo das presas em direção aos predadores. Em e-f são mostradas, além das direções, as intensidades de interação, na forma de fluxos (matéria ou energia). A seta circular representa o canibalismo exercido pela espécie 2.

A característica mais básica de uma teia trófica é o seu tamanho, ou seja, a **riqueza de espécies** componentes (S). No exemplo da Figura 1, temos  $S = 6$ . Cada componente, denominado também de **espécie trófica**, pode representar uma espécie de fato, um grupo taxonômico ou um agregado de espécies que compartilhem interações. Desta forma, a riqueza de uma teia trófica é uma função não só da riqueza propriamente dita da comunidade, mas também do nível de resolução adotado para a definição das espécies tróficas. Geralmente espécies de menor porte e menos conhecidas taxonomicamente, ou espécies produtoras (e.g. fitoplâncton, vegetais superiores) tornam-se mais agregadas em poucos componentes, enquanto espécies maiores e de maior nível trófico, como vertebrados, tendem a ser representados como componentes separados. Esse viés introduz problemas importantes, pois nos força a ter que distinguir entre propriedades resultantes de processos ecológicos genuínos daquelas propriedades que seriam meros artefatos da resolução dos dados coletados (Paine, 1988; Martinez, 1991).

Outra característica básica é a **conectância** (C), sendo a proporção de interações realizadas com relação ao total possível, variando de 0 a 1. Chamemos de L o número total de interações realizadas. Na Figura 1,  $L = 9$  no caso de interações não direcionais e  $L = 11$  no caso de interações direcionais. No primeiro caso, o total de interações possíveis é dado pelo número de células do triângulo inferior da matriz de adjacências. O seu cálculo é dado por  $S(S-1)/2$ . O canibalismo, como observado para a espécie 2 da Figura 1, costuma não entrar no cômputo das interações não direcionais. A conectância calculada para interações não direcionais, conhecida como **conectância interativa** (Dunne, 2005) é dada por:

$$C = \frac{2L}{S(S-1)} \quad (1)$$

No exemplo da Figura 1, temos  $C = 18/30 = 0.60$ . No caso direcional, o número possível de interações é dado pelo total de células na matriz de adjacências, cujo cálculo é simplesmente  $S^2$ , e assim a conectância torna-se:

$$C = \frac{L}{S^2} \quad (2)$$

Nessa forma, ela é denominada **conectância direcional** (May, 1973b; Martinez, 1991, Dunne, 2005). No exemplo, a conectância direcional é  $C = 11/36 = 0.31$ . A conectância nos dá uma idéia do quão interligadas estão as espécies. Juntamente com a riqueza, fornece uma medida de complexidade da comunidade (May, 1973b; Pimm, 1984).

Considerando a topologia de interações direcionais, uma série de outras métricas pode ser usada para caracterizar uma teia trófica, conforme as características de cada uma de suas espécies. Por exemplo, podemos dividir as espécies em três tipos principais: (i) **espécies basais**, que são consumidas, mas não consomem nenhuma outra espécie; (ii) **espécies intermediárias**, que interagem como presa e também como predador e (iii) **espécies de topo**, que consomem mas não são consumidas. Não é incomum se deparar com afirmações que designam o termo **predador de topo** a espécies de alto nível trófico, reconhecidas por consumir um grande número de outras espécies. Predadores notáveis, como o dourado *Salminus brasiliensis*, dentre outros grandes peixes, são tidos normalmente como predadores de topo. Contudo, segundo a definição dada acima, tais afirmações podem não se confirmar. O status de uma espécie como predador de topo pode mudar de local para local, não se mantendo, por exemplo, caso a ocorrência de ciclos tróficos seja preponderante. Tais ciclos podem surgir em situações onde espécies com habilidades predatórias similares co-ocorram ou, principalmente, quando se observa uma **mudança ontogenética** marcante na vulnerabilidade à predação. Em outras palavras: predadores poderosos como *S. brasiliensis* precisam crescer até atingir tamanhos típicos de adulto, e enquanto filhotes podem ser predados por outras espécies, inclusive de invertebrados. Dessa forma, a habilidade em preda outros animais, identificada muitas vezes por adaptações morfológicas (eg. dentes afiados, tamanho) ou comportamentais (eg. agressividade, táticas de captura), não deve ser confundida com o status trófico da espécie dentro de uma teia, embora possa estar correlacionada a ele. Mesmo espécies herbívoras ou detritívoras podem algumas vezes não ter predadores, e por isso devem ser consideradas de topo.

Na Figura 1(c,e), temos três espécies basais (espécies 4, 5 e 6), duas intermediárias (2 e 3) e uma de topo (1). Por meio de tal categorização, podemos atribuir a uma teia trófica três atributos: a proporção de espécies basais (B), de espécies intermediárias (I) e de topo (T). A mesma lógica procede para outros tipos de

categorização. A proporção de espécies canibais e de espécies envolvidas em ciclos tróficos são dois exemplos. Na Figura 1, as espécies 2 e 3 formam um ciclo trófico de comprimento dois. Ciclos mais extensos são também possíveis: se a espécie 3 também consumisse a espécie 1, teríamos um ciclo de comprimento três, envolvendo as espécies 1, 2 e 3. Outra categorização importante é se a espécie é **onívora** ou não. A proporção de onívoros é mais um atributo que caracteriza a teia trófica. A onivoria depende dos níveis tróficos das presas de uma espécie: se estes níveis forem diferentes, a espécie é onívora (Williams & Martinez, 2004).

O **nível trófico** de uma espécie, em termos topológicos, é dado por 1 mais o **comprimento de cadeia**, ou seja, o valor 1 somado ao número de ligações tróficas que vão de uma espécie basal até a referida espécie. Em cadeias alimentares simples, com apenas um nível por espécie, este cálculo torna-se fácil. Contudo, em teias tróficas reais a situação se complica, pois temos geralmente muitas cadeias de tamanhos diferentes ligando espécies basais a um mesmo predador. Neste caso, o nível trófico deve ser calculado por meio de um índice que agregue todos os comprimentos de cadeia da espécie num único valor. Esse índice pode ser o comprimento máximo, o comprimento mínimo, ou algum valor intermediário. É importante salientar que a existência de ciclos complica o cálculo do nível trófico das espécies envolvidas (caso das espécies 2 e 3 da Figura 1), pois uma cadeia com ciclo pode não ter um final definido. Uma das formas de se contornar o problema é passar pelas espécies do ciclo apenas uma vez quando no cálculo do comprimento de cada cadeia (Martinez, 1991). Obtemos assim a cadeia 5-2-3-1, mas ignoramos a possibilidade da existência de 5-2-3-2-3-2-3-2-3-1, e também de muitas outras que repetem o ciclo para as espécies 2 e 3. Vejamos agora a espécie 1 da Figura 1: existem onze cadeias ligando esta espécie à base da teia. A menor delas é a que liga a espécie 5 diretamente à espécie 1; as maiores *tem* comprimento de três ligações tróficas (4-3-2-1, 5-3-2-1, 5-2-3-1, 6-3-2-1 e 6-2-3-1), existindo ainda outras cinco com duas ligações cada (4-3-1, 5-3-1, 6-3-1, 5-2-1 e 6-2-1). Podemos dizer então que a espécie 1 tem nível trófico mínimo de 2, e máximo de 4. Esta variação já é suficiente para indicar que a espécie é onívora, pois só ocorrerá caso as presas tenham níveis tróficos diferentes. Existem diversas maneiras de se calcular um valor intermediário para o nível trófico da espécie. A mais simples é tomando a média dos comprimentos de todas as cadeias e somando a 1. Para a espécie 1, o seu valor é 3.36. Ao tirarmos a média dos comprimentos de todas as cadeias, assumimos que todas elas *tem* a mesma importância na dieta da espécie. Isso é o mesmo que assumir que a

contribuição energética relativa de cada uma das suas presas diretas aumentará conforme o número de recursos consumidos pelas mesmas. Isso não é necessariamente verdade. Conforme visto na Figura 1, a espécie 2 tem um maior número de cadeias que passam por ela e levam energia para a espécie 1, mas sua contribuição quantitativa para a dieta desta é menor do que a contribuição da espécie basal 5 (Figura 1e). Existem formas mais complicadas de se calcular o nível trófico, baseando-se nos níveis tróficos das presas diretas da espécie. Algumas, como o **nível trófico médio encurtado** (*short-weighted trophic level*), são mais acuradas no sentido de se aproximar das mensurações baseadas em dados quantitativos de intensidades de interação, que fornecem o nível trófico baseado em fluxos (Williams & Martinez, 2004). Para qualquer índice escolhido, tendo-se os níveis tróficos das espécies componentes, a teia trófica como um todo pode ser caracterizada também por algum índice que agregue tais níveis, como por exemplo, o valor médio, a moda, o máximo ou o mínimo.

Cada espécie pode ser caracterizada pela **generalidade** e **vulnerabilidade**, que são o seu número de espécies de presas e o seu número de espécies predadoras, respectivamente (Pimm, 1982; Schoener, 1989; Williams & Martinez, 2000). Temos ainda a **conectividade**, ou o **grau** da espécie ( $k$ ), que nada mais é que a soma de todas as suas interações, seja como predador ou como presa. A distribuição de frequências do grau é uma das formas de descrição de uma teia trófica, ou qualquer outro tipo de rede. O formato dessa distribuição pode fornecer pistas sobre como a rede foi estruturada (Strogatz, 1998; Montoya *et al.*, 2006). A média da distribuição, ou grau médio, coincide com  $L/S$ , sendo também denominada **densidade de ligação** (Dunne, 2005). O desvio padrão do grau pode ser usado como uma medida do quão desigual é a distribuição das interações entre as espécies (Montoya & Sole, 2003; Williams & Martinez, 2008). Dois atributos inerentemente não direcionais são a **distância característica média** ( $D$ ) e o **coeficiente de agrupamento** (*Cluster*, ou  $CC$ ), métricas bem difundidas dentro dos estudos de redes complexas (Strogatz, 1998; Dunne *et al.*, 2002a).

A distância característica entre duas espécies é dada pelo número mínimo de interações necessárias para ligar uma à outra. Por exemplo, uma espécie está distanciada por uma ligação ( $d = 1$ ) de seu consumidor direto, e também de cada uma de suas presas. A distância de duas ligações pode ser encontrada entre duas espécies que consomem a mesma presa (interação indireta), mas que não apresentam uma ligação direta entre si, ou então que compartilham um mesmo predador, ou ainda quando uma

consome o predador da outra (Williams *et al.*, 2002). Esta medida de distância reflete o quão rapidamente as mudanças nos componentes de uma rede podem se propagar para outros componentes. Ela ignora as direções das interações porque perturbações nas densidades das espécies podem se propagar tanto no sentido das presas quanto no sentido dos predadores. A distância característica média de uma teia trófica é a média das distâncias mínimas (d) entre todos os pares de espécies.

O outro atributo, o coeficiente de agrupamento, mede a probabilidade de que duas espécies, que estão diretamente ligadas a outra espécie em comum, também estejam diretamente ligadas entre si (Strogatz, 1998). Redes com alto coeficiente de agrupamento e pequena distância característica formam uma classe denominada de **mundo pequeno** (small-world) (Montoya & Sole, 2002). Uma propriedade esperada em tais sistemas é a rápida propagação de sinais entre os componentes, mesmo os mais distantes, proporcionando maior sincronização e facilitando a ocorrência de dinâmicas com uma coordenação global (Strogatz, 1998; Williams *et al.*, 2002).

A Tabela 1 apresenta uma coleção de atributos de teias tróficas e seus componentes, juntamente com referências onde esses atributos são aplicados em diversos tipos de análises.

Tabela 1. Principais atributos de teias tróficas e seus componentes, mostrados em ordem alfabética. A coluna “Objeto” informa qual entidade o atributo ajuda a caracterizar, se uma espécie, um grupo de espécies ou a teia trófica inteira. São apresentadas referências que *contem* descrições mais detalhadas, além de análises que utilizam os respectivos atributos. Referências diferentes podem usar siglas diferentes para representar um mesmo atributo, daí a variedade de siglas apresentadas na tabela.

Atributos	Siglas	Objeto	Descrição	Referências
Amplitude de dieta	d	Espécie	Número de presas de uma espécie	Beckerman <i>et al.</i> (2006)
Assimetria do grau	Sk	Teia trófica	Coefficiente de desvio da simetria na distribuição do grau. Assimetria positiva indica uma concentração de espécies em torno de valores baixos de grau; assimetria negativa, em torno de valores mais altos.	Montoya & Sole (2003)
Centralidade de intermediação	BC	Espécie	Índice de importância topológica da espécie, que quantifica o quão frequentemente ele está localizada no caminho mais curto ligando quaisquer outras duas espécies na rede.	Jordán <i>et al.</i> (2006)
Centralidade de proximidade	CC	Espécie	Índice de importância topológica da espécie, que quantifica o quão curtas são as distâncias mínimas entre a espécie e todas as outras espécies da rede.	Jordán <i>et al.</i> (2006)
Coeficiente de Agrupamento	Cluster, Clust, CC, Cl, C <sub>0</sub> , C	Teia trófica	Índice dado pela proporção de pares de espécies que, compartilhando uma presa ou predador em comum, também compartilham uma ligação trófica entre si	Strogatz (1998); Camacho <i>et al.</i> (2002); Dunne <i>et al.</i> (2002)a; Montoya & Solé (2002); Stouffer <i>et al.</i> (2005); Williams & Martínez (2008); Romanuk <i>et al.</i> (2009); Vermaat <i>et al.</i> (2009)



Coeficiente de variação do grau	CV <sub>k</sub>	Teia trófica	Igual ao desvio padrão do grau dividido pelo grau médio (densidade de ligação)	Montoya & Sole (2003)
Comprimento de cadeia	ChLen, ChnLg, Ch <sub>mean</sub>	Espécie ou Teia trófica	Quantidade de vezes em que a matéria orgânica é consumida, desde uma espécie basal, até chegar a uma dada espécie. Ou seja, o número de ligações tróficas ligando a espécie a uma basal. A média dentre todas as espécies é uma métrica que caracteriza o comprimento de cadeia da teia trófica	Williams & Martinez (2000); Williams & Martinez (2004); Cattin <i>et al.</i> (2004); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Comprimento de cadeia máximo	MAX <sub>cl</sub>	Teia trófica	o valor máximo dentre todos os comprimentos de cadeia ligando espécies basais a espécies de topo.	Schoener (1989); Bersier <i>et al.</i> (2002)
Comprimento de cadeia mediano	MED <sub>cl</sub>	Teia trófica	a mediana dentre todos os comprimentos de cadeia ligando espécies basais a espécies de topo.	Bersier <i>et al.</i> (2002)
Comprimento de cadeia médio	M <sub>cl</sub>	Teia trófica	a média dentre todos os comprimentos de cadeia ligando espécies basais a espécies de topo.	Bersier <i>et al.</i> (2002)
Comprimento de cadeia quantitativo	cl <sub>q</sub>	Cadeia trófica	comprimento de cadeia ajustado pela contribuição quantitativa relativa de cada um de seus fluxos. Calculado com base na teoria da informação. Tendo-se calculado o comprimento de todas as cadeias, pode-se ter um índice para a teia trófica como um todo, podendo ser a média, a mediana, o máximo, etc., dentre os valores de cl <sub>q</sub> .	Bersier <i>et al.</i> (2002)
Conectância direcional	C, L/S <sup>2</sup>	Teia trófica	Proporção de ligações tróficas direcionais realizadas com relação ao total possível	May (1973); Pimm (1982); Martinez (1991); Martinez (1993); Williams & Martinez (2000); Dunne <i>et al.</i> (2002)a; Dunne (2005); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Conectância interativa	C, L/[S(S-1)/2]	Teia trófica	Proporção de ligações tróficas direcionais realizadas com relação ao total possível	Martinez (1991); Dunne (2005)
Densidade de ligação	L/S, z, $\bar{L}$	Teia trófica	Número médio de ligações por espécie, ou grau médio	Cohen & Newman (1985); Williams & Martinez (2000); Camacho <i>et al.</i> (2002); Dunne <i>et al.</i> (2002)a; Stouffer <i>et al.</i> (2005); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Densidade de ligação quantitativa	LD <sub>q</sub>	Teia trófica	Número de ligações por espécie, ponderado pelas contribuições relativas dos fluxos de matéria. O cálculo baseia-se na teoria da informação.	Bersier <i>et al.</i> (2002)
Descontinuidade de dieta (1)	D <sub>diet</sub> , dDiet	Teia trófica	Proporção de trios de predadores cujas presas não podem ser ordenadas de forma que as três dietas sejam contíguas	Cattin <i>et al.</i> (2004); Williams & Martinez (2008)
Descontinuidade de dieta (2)	G	Teia trófica	Mede o número mínimo de lacunas nas dietas dos predadores, uma medida de afastamento da contigüidade perfeita esperada em uma teia trófica intervalar. O número mínimo de lacunas depende de uma ordenação específica das espécies de presas, o que requer o uso de técnicas de otimização combinatória	Stouffer <i>et al.</i> (2006)
Desvio-padrão da generalidade	GenSD, Gen <sub>SD</sub> , $\sigma_G$	Teia trófica	Mede a variabilidade (desvio-padrão) da generalidade normalizada entre as espécies de uma teia trófica	Williams & Martinez (2000); Cattin <i>et al.</i> (2004); Stouffer <i>et al.</i> (2005); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Desvio-padrão da vulnerabilidade	VulSD, Vul <sub>SD</sub> , $\sigma_V$	Teia trófica	Mede a variabilidade (desvio-padrão) da vulnerabilidade normalizada entre as espécies de uma teia trófica	Williams & Martinez (2000); Cattin <i>et al.</i> (2004); Stouffer <i>et al.</i> (2005); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Desvio-padrão do comprimento de cadeia	ChSD, ChnSD, Ch <sub>sd</sub>	Teia trófica	Mede a variabilidade (desvio-padrão) dos comprimentos de cadeia das espécies numa teia trófica	Williams & Martinez (2000); Cattin <i>et al.</i> (2004); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Desvio-padrão do	ConnSD,	Teia	Mede a variabilidade (desvio-padrão) do grau	Williams & Martinez

grau	LinkSD	trófica	normalizado das espécies	(2000); Williams & Martinez (2008); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Distância característica	$d, L_{\min}$	Par de espécies	Número mínimo de ligações tróficas distanciando duas espécies	Camacho <i>et al.</i> (2002); Montoya & Solé (2002); Williams <i>et al.</i> (2002); Stouffer <i>et al.</i> (2005)
Distância característica média	D, L, PathLen, Path	Teia trófica	Média das distâncias características entre todos os pares de espécies de uma teia trófica	Strogatz (1998); Dunne <i>et al.</i> (2002)a; Montoya & Solé (2002); Williams <i>et al.</i> (2002); Williams & Martinez (2008); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Generalidade	$G_i, k, D_{in}$	Espécie	O mesmo que amplitude de dieta: número de presas de uma espécie	Pimm (1982); Williams & Martinez (2000); Camacho <i>et al.</i> (2002); Stouffer <i>et al.</i> (2005); Jordán <i>et al.</i> (2006)
Generalidade escalonada	$\tilde{k}$	Espécie	Número de presas de uma espécie, dividido pelo dobro da densidade de ligação da comunidade. Possui uma distribuição de probabilidade universal para as teias tróficas.	Camacho <i>et al.</i> (2002); Stouffer <i>et al.</i> (2005)
Generalidade média	G	Teia trófica	A média das generalidades das espécies.	Schoener (1989); Bersier <i>et al.</i> (2002)
Generalidade média quantitativa	$G_q$	Teia trófica	Média das generalidades ponderadas pelos fluxos quantitativos de matéria, baseando-se na teoria da informação para seu cálculo.	Bersier <i>et al.</i> (2002)
Generalidade normalizada	Gen	Espécie	Número de presas de uma espécie, dividido pela densidade de ligação da comunidade	Williams & Martinez (2000); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Grau	$k, r, D$	Espécie	Número de ligações associadas a uma dada espécie, igual à soma do seu número de presas com o seu número de predadores	Camacho <i>et al.</i> (2002); Dunne <i>et al.</i> (2002)a; Montoya & Solé (2002); Stouffer <i>et al.</i> (2005); Jordán <i>et al.</i> (2006); Montoya <i>et al.</i> (2006)
Grau escalonado	$\tilde{r}$	Espécie	Número de ligações associadas a uma dada espécie, dividido pela densidade de ligação da comunidade. Possui uma distribuição de probabilidade universal para as teias tróficas.	Camacho <i>et al.</i> (2002); Stouffer <i>et al.</i> (2005)
Grau médio dos vizinhos	$\langle k_n \rangle$	Espécie	Média dos graus dos vizinhos diretos da espécie focal	Melian & Bascompte (2002)
Grau normalizado	Conn, Link	Espécie	Número de interações de uma espécie, dividido pela densidade de ligação da comunidade	Williams & Martinez (2008); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Herbivoria	Herbiv, Herb	Teia trófica	Proporção de herbívoros, espécies que se alimentam somente de espécies basais	Williams & Martinez (2008); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Índice de espécie-chave	K	Espécie	Mede a importância topológica da espécie levando em conta não apenas as interações diretas, mas as interações indiretas dos vizinhos com outras espécies na comunidade. A unicidade da espécie como presa (ou seja, se seus predadores possuem nenhuma ou poucas presas alternativas) ou como predadora (se suas presas <i>tem</i> nenhum ou poucos predadores alternativos) são fatores que contribuem no cálculo de k.	Jordán <i>et al.</i> (2006)
Índice de onivoria		Teia trófica	Valor médio do desvio-padrão do comprimento de cadeia das espécies na comunidade	Goldwasser & Roughgarden (1993)
Índice de onivoria quantitativa	$O_q$	Teia trófica	Média dos valores de onivoria das espécies, baseados nas contribuições quantitativas dos fluxos de matéria. Utiliza métodos da teoria da informação.	Bersier <i>et al.</i> (2002)
Índice de posição	$d_k$	Espécie	Indica quantitativamente, numa escala de zero a um,	Bersier <i>et al.</i> (2002)

			o quão “de topo” é a espécie. Se for igual a um, a espécie é de topo, se for zero, ela é basal. Para seu cálculo, utiliza informações dos fluxos de matéria, baseando-se em teoria da informação.	
Intervalidade (1)		Teia trófica	Propriedade categórica de uma teia segundo a qual a sobreposição de dieta de todos os predadores possa ser representada pela sobreposição de segmentos de reta. Implica numa contigüidade perfeita de dieta.	Cohen (1977, 1978); Pimm (1982); Cattin <i>et al.</i> (2004)
Intervalidade (2)	I	Teia trófica	Mede o grau de intervalidade de uma teia trófica, igualando-se a 1 quando ela for completamente intervalar. O valor de i baseia-se no parâmetro de contigüidade do modelo de nicho generalizado de stouffer <i>et al.</i> (2006)	Stouffer <i>et al.</i> (2006)
Ligações I-B	IB, I-B, %IB	Teia trófica	Proporção de ligações entre espécies intermediárias e basais	Martínez (1993); Bersier & Sugihara (1997); Romanuk <i>et al.</i> (2009)
Ligações I-I	II, I-I, %II	Teia trófica	Proporção de ligações entre espécies intermediárias	Martínez (1993); Bersier & Sugihara (1997); Romanuk <i>et al.</i> (2009)
Ligações T-B	TB, T-B, %TB	Teia trófica	Proporção de ligações entre espécies de topo e basais	Martínez (1993); Bersier & Sugihara (1997); Romanuk <i>et al.</i> (2009)
Ligações T-I	TI, T-I, %TI	Teia trófica	Proporção de ligações entre espécies de topo e intermediárias	Martínez (1993); Bersier & Sugihara (1997); Romanuk <i>et al.</i> (2009)
Ligações totais	L	Teia trófica	Número total de ligações tróficas	Pimm (1982); Williams & Martínez (2000); Dunne <i>et al.</i> (2002); Montoya & Solé (2003)
Nível trófico	TL	Espécie ou Teia trófica	Para espécies basais, convencionou-se usar um nível trófico igual a 1; para um predador, é dado por 1 + o comprimento de cadeia ligando ele até uma espécie basal. Para uma teia trófica, o nível trófico pode ser definido por algum índice dos níveis tróficos de suas espécies, por exemplo, o valor médio	Pimm & Lawton (1977); Martínez (1991); Williams & Martínez (2004); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Nível trófico baseado em fluxos	FBTL	Espécie	1 + a média dos níveis tróficos das presas diretas da espécie, ponderada por suas contribuições relativas de em termos de fluxo de energia ou matéria.	Williams & Martínez (2004)
Nível trófico máximo	LTL	Espécie	1 + o comprimento máximo de cadeia ligando a espécie a qualquer espécie basal	Williams & Martínez (2004)
Nível trófico médio alongado	LWTL	Espécie	1 + a média entre o nível trófico máximo (LTL) e o nível trófico médio baseado nas presas (PATL).	Williams & Martínez (2004)
Nível trófico médio baseado na cadeia	CATL	Espécie	1 + o comprimento médio de cadeia ligando a espécie a qualquer espécie basal	Williams & Martínez (2004)
Nível trófico médio baseado nas presas	PATL	Espécie	1 + a média dos níveis tróficos das presas diretas da espécie	Williams & Martínez (2004)
Nível trófico médio encurtado	SWTL	Espécie	1 + a média entre o nível trófico mínimo (STL) e o nível trófico médio baseado nas presas (PATL).	Williams & Martínez (2004); Williams & Martínez (2008); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Nível trófico mínimo	STL	Espécie	1 + o comprimento mínimo de cadeia ligando a espécie a qualquer espécie basal	Williams & Martínez (2004)
Número de cadeias	ChNum, ChnNo, Ch <sub>log</sub>	Teia trófica	Logaritmo do número de cadeias tróficas	Williams & Martínez (2000); Cattin <i>et al.</i> (2004); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Número de ligações não	I	Teia trófica	Número mínimo de ligações tróficas numa matriz de adjacência que são incompatíveis com um determinado modelo estrutural. Por exemplo, se	Allesina <i>et al.</i> (2008)

reprodutíveis			existem lacunas na dieta de algum predador, a maioria das ligações que não fazem parte de um grupo contíguo seriam as ligações incompatíveis com o modelo de nicho, pois este pressupõe total contigüidade de dieta.	
Proporção de basais	B, %B, Bas	Teia trófica	Proporção do número de espécies basais, ou seja, que não comem mas são consumidas	Martinez (1993); Bersier & Sugihara (1997); Williams & Martinez (2000); Romanuk <i>et al.</i> (2009); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Proporção de canibais	Cannib, Can, Can <sub>sp</sub> , %C	Teia trófica	Proporção de espécies canibais, ou seja, que se alimentam de sua própria espécie	Williams & Martinez (2000); Cattin <i>et al.</i> (2004); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Proporção de ciclos	Loop, Lo	Teia trófica	Proporção de espécies envolvidas em ciclos que não sejam de canibalismo	Williams & Martinez (2000); Cattin <i>et al.</i> (2004); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Proporção de espécies de topo	T, %T, Top	Teia trófica	Proporção do número de espécies de topo, ou seja, que comem mas não são consumidas	Martinez (1993); Bersier & Sugihara (1997); Williams & Martinez (2000); Romanuk <i>et al.</i> (2009); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Proporção de intermediárias	I, %I, Int	Teia trófica	Proporção do número de espécies intermediárias, ou seja, que comem e são consumidas	Martinez (1993); Bersier & Sugihara (1997); Williams & Martinez (2000); Romanuk <i>et al.</i> (2009); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Proporção de onívoros	Omniv, Omn, O, %Omn	Teia trófica	Proporção de onívoros, espécies que se alimentam de presas com diferentes níveis tróficos	Williams & Martinez (2000); Cattin <i>et al.</i> (2004); Williams & Martinez (2008); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Razão predador/presa	P:N, p:p	Teia trófica	Razão entre o número de predadores (aqueles que consomem ao menos uma espécie) e presas (aquelas que são consumidas por ao menos uma espécie), dada por $P/H = (T+I)/(B+I)$	Goldwasser & Roughgarden (1993)
Razão presa/predador	N:P	Teia trófica	Razão entre o número de presas (aquelas que são consumidas por ao menos uma espécie) e predadores (aqueles que consomem ao menos uma espécie), dada por $H/P = (B+I)/(T+I)$	Cohen (1978); Pimm (1982); Schoener (1989), Bersier <i>et al.</i> (2002)
Riqueza	S	Teia trófica	Número de componentes (espécies tróficas) de uma teia trófica	May (1973); Pimm (1982); Martinez (1991); Martinez (1993); Williams & Martinez (2000); Dunne <i>et al.</i> (2002)a; Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Similaridade de dieta	S <sub>prey</sub>	Par de espécies	Coefficiente de similaridade quanto a presas entre duas espécies (proporção de presas compartilhadas com relação ao total de presas daquele par)	Bersier & Kehrlí (2008)
Similaridade de fluxos aditiva	S <sub>FA</sub>	par de espécies	Similaridade trófica entre duas espécies ponderada pelas contribuições relativas das intensidades de interação com as presas e com os predadores	Yodzis & Winemiller (1999)
Similaridade de fluxos multiplicativa	S <sub>FM</sub>	par de espécies	O produto entre a similaridade de fluxos das presas (sobreposição de dieta) e a similaridade de fluxos para os predadores. Assim como a similaridade multiplicativa topológica, ela leva em conta a diferença funcional entre predador e presa.	Yodzis & Winemiller (1999)
Similaridade máxima média	MxSim, M <sub>sim</sub>	Teia trófica	Média da similaridade máxima observada para cada espécie	Williams & Martinez (2000); Cattin <i>et al.</i> (2004); Vermaat <i>et al.</i> (2009)
Similaridade quanto aos predadores	S <sub>pred</sub>	Par de espécies	Coefficiente de similaridade quanto a predadores entre duas espécies (proporção de predadores compartilhados com relação ao total de predadores daquele par)	Bersier & Kehrlí (2008)
Similaridade	S <sub>J</sub> , S <sub>TA</sub> , S <sub>ij</sub>	Par de espécies	Coefficiente (Jaccard) de similaridade trófica entre duas espécies (proporção de ligações compartilhadas	Yodzis & Winemiller (1999); Williams &

trófica			com relação ao total de interações daquele par)	Martinez (2000); Bersier & Kehrli (2008)
Similaridade trófica média	MSim	Teia trófica	Média de todas as similaridades tróficas das espécies	Romanuk <i>et al.</i> (2009)
Similaridade trófica multiplicativa	S <sub>TM</sub>	par de espécies	O produto entre a similaridade de dieta e a similaridade quanto aos predadores. Diferentemente da similaridade trófica, que é aditiva, a similaridade multiplicativa leva em conta a diferença funcional entre predador e presa.	Yodzis & Winemiller (1999)
Vulnerabilidade	V <sub>i</sub> , m, D <sub>out</sub>	Espécie	Número de predadores de uma espécie	Pimm (1982); Williams & Martinez (2000); Camacho <i>et al.</i> (2002); Stouffer <i>et al.</i> (2005); Jordán <i>et al.</i> (2006)
Vulnerabilidade escalonada	$\tilde{m}$	Espécie	Número de predadores de uma espécie, dividido pelo dobro da densidade de ligação da comunidade. Possui uma distribuição de probabilidade universal para as teias tróficas.	Camacho <i>et al.</i> (2002); Stouffer <i>et al.</i> (2005)
Vulnerabilidade média	V	Teia trófica	A média das vulnerabilidades das espécies.	Schoener (1989); Bersier <i>et al.</i> (2002)
Vulnerabilidade média quantitativa	V <sub>q</sub>	Teia trófica	Média das vulnerabilidades ponderadas pelos fluxos quantitativos de matéria, baseando-se na teoria da informação para seu cálculo.	Bersier <i>et al.</i> (2002)
Vulnerabilidade normalizada	Vul	Espécie	Número de predadores de uma espécie, dividido pela densidade de ligação da comunidade	Williams & Martinez (2000); Vermaat <i>et al.</i> (2009)

Outra propriedade interessante é a **intervalidade** (Cohen, 1977), que pode trazer pistas importantes sobre os mecanismos que determinam as interações tróficas numa comunidade. Uma teia trófica é dita intervalar se todas as suas presas podem ser ordenadas numa seqüência linear de tal forma que as dietas dos predadores sejam contíguas (Figura 2), o que quer dizer que as sobreposições de dieta entre eles podem ser representadas por segmentos de reta alinhados ao longo de um eixo (Pimm, 1982). A implicação disto é que, se uma teia é intervalar, necessitamos de apenas uma dimensão para explicar a seleção de presas por todos os seus predadores. Na Figura 2, a adição de uma interação entre 4 (predador) e 5 (presa) torna a teia não intervalar. Para ser intervalar, a espécie 4 deveria se alimentar também da espécie 6, de forma a preencher a lacuna resultante (Figura 2e-f). Podemos dizer que existe, no exemplo, uma dimensão bionômica ou ecológica predominante que dirige a seleção de presas. Tal dimensão pode ser o tamanho corporal (Williams & Martinez, 2000; Woodward *et al.*, 2005). A existência de uma lacuna indica que deve existir ao menos outra dimensão que impede a predação de 6 por 4. Exemplos de outras dimensões incluem a toxicidade, a presença de armas físicas como espinhos, a velocidade, dentre muitas outras. Segundo essa interpretação, e se a ordenação das presas na Figura 2 segue uma escala de tamanho corporal, diríamos que a espécie 6 tem um tamanho apropriado para ser escolhida por 4,

mas não faria parte de sua dieta por apresentar uma toxicidade (ou velocidade, etc.) acima da tolerada por este predador. Neste caso, precisaríamos ao menos de duas dimensões (tamanho e toxicidade) para explicar as interações tróficas na comunidade.

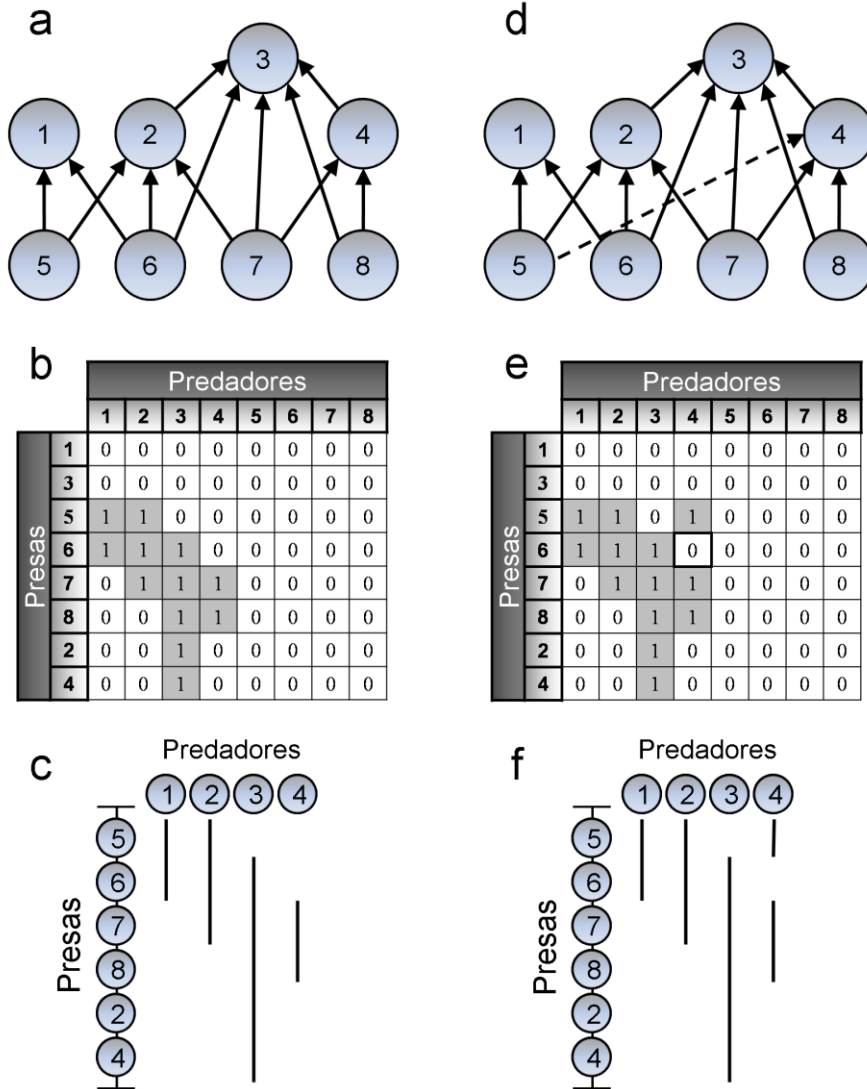


Figura 2. Exemplo de uma teia trófica intervalar (a-c), e de uma teia trófica não intervalar (d-f). A intervalaridade da primeira pode ser averiguada por meio de sua matriz de adjacências (b): as dietas dos predadores são contíguas. Ou seja, existe ao menos uma ordenação das presas de forma que não existam lacunas ao longo de cada coluna. Repare que a ordenação mostrada nas linhas difere daquela dos predadores (colunas). Ao adicionarmos uma interação entre o predador 4 e a presa 5 (seta tracejada em d), a teia torna-se não intervalar. Dessa forma, a dieta de ao menos um predador apresentará uma ou mais lacunas, não importa a ordenação das presas. Mantendo-se a ordenação do primeiro exemplo, vemos em “e” uma lacuna na dieta de 4 (célula destacada), correspondente à ausência de interação com 6. Em “c” e “f” as dietas estão representadas por segmentos de reta. Um dado predador se alimenta de uma dada presa se sua reta se sobrepõe à posição da presa ao longo do eixo vertical. Assim, predadores compartilharão presas, sendo potenciais competidores, quando suas retas se sobrepuserem verticalmente. Em “c”, basta um segmento de reta por predador para representar todas as relações tróficas na comunidade. Em “f”, existe uma lacuna na dieta do predador 4.

### **Alguns padrões empíricos**

Uma das maiores discussões acerca dos padrões na estrutura de teias tróficas refere-se à **dependência de escala**. Por escala entende-se o tamanho da teia ou seu número de componentes (S). Dados e análises mais antigas, feitas principalmente na década de 80, indicavam que alguns atributos importantes mantinham-se invariáveis com a escala (Briand & Cohen, 1984; Briand, 1983; Cohen & Briand, 1984, Pimm *et al.* 1991, Havens, 1992). Uma das principais regras invocadas na época era a de duas interações por espécie ( $L/S \approx 2$ ) (Cohen & Briand, 1984). Embora o valor médio da densidade de ligação não dependesse da riqueza, existia uma grande variância em torno desse valor. Uma das conseqüências de se ter um número médio constante de ligações por espécie é que a conectância deve decrescer hiperbolicamente com a riqueza: se  $L/S = 2$ , então  $L/S^2 = C = 2/S$ , o que configura uma relação hiperbólica entre C e S. Outros atributos, como as proporções de espécies basais, intermediárias e de topo (B, I e T), também demonstravam a propriedade de independência de escala. Em torno destes padrões foram prematuramente propostas hipóteses e modelos para explicá-los. Contudo, análises posteriores questionaram a suposta regularidade, demonstrando que esses atributos e outros mais variavam com a riqueza (Martinez, 1993). As mesmas análises levavam à conclusão de que era a conectância o atributo independente da escala, e não mais a densidade de ligação. Essas duas hipóteses concorrentes (conectância ou densidade de ligação independente de escala) levam a interpretações diferenciadas sobre os processos de escolha de presas por parte dos predadores (Pimm, 1982). Se a densidade de ligação é constante, quer dizer que os predadores tendem a possuir uma dieta predefinida, que não depende fortemente da diversidade de itens disponíveis. Os predadores de comunidades ricas seriam bastante seletivos na sua escolha, o que pode resultar de uma série de fenômenos como forrageamento ótimo (presas seriam selecionadas conforme sua qualidade), segregação espaço-temporal das presas (o que impediria acesso dos predadores a toda a variedade adicional de presas), limitações morfológicas e comportamentais, dentre outras. Se, por outro lado, a conectância for constante, significa que as espécies teriam acesso a uma proporção constante de todos os recursos disponíveis na comunidade. Nesta situação, um dado predador que consumisse três espécies numa comunidade de trinta, passaria a consumir seis espécies numa comunidade de sessenta (repare que conectância constante implica numa relação crescente linear entre a densidade de ligação e a riqueza). As espécies

nesse caso seriam verdadeiros generalistas/oportunistas, que conseguem incorporar a variedade adicional de recursos à sua dieta. Espécies filtradoras são exemplos clássicos: não importa a diversidade de itens alimentares em suspensão, basta que cumpram requisitos básicos, como tamanho máximo, para serem ingeridos (Pimm, 1982). Os efeitos de toda essa amplitude de possibilidades -- desde um predador altamente especializado com dieta fixa, até um completo generalista -- sobre a relação conectância-riqueza dependem também de como a diversidade funcional aumenta conforme aumentamos o número de espécies. Se a riqueza adicional de espécies for funcionalmente redundante (presas muito parecidas bionomicamente), os novos itens poderão muito bem ser incorporados à dieta dos predadores, mesmo aqueles razoavelmente especializados, e assim ter-se-ia uma tendência de conectância constante. Se, por outro lado, a diversidade adicional implicar sempre em inovações funcionais, seria mais difícil ecologicamente ou mesmo evolutivamente para os predadores incorporarem novas presas à dieta. Não é difícil perceber a razão de tanto interesse na relação conectância-riqueza, pois nela estão embutidos temas de importância central para a Ecologia, como o forrageamento, a evolução da especialização-generalização e da diversidade funcional nas comunidades. É fato curioso que dados mais recentes e mais refinados taxonomicamente mostrem que o número de ligações tróficas segue uma relação intermediária àquelas previstas pelas hipóteses de conectância e de densidade de ligação constantes (Montoya & Sole, 2003; Dunne, 2005). Temos então uma mistura de espécies especialistas e generalistas, e/ou uma contribuição intermediária da redundância no aumento da riqueza, o que não deixa de ser óbvio. A questão é como desenvolver um modelo que combine os dois tipos de fatores de forma a prever quantitativamente a relação descrita pelos dados.

O enorme desenvolvimento nas teorias sobre teias tróficas observado durante os últimos dez anos deve-se em grande parte ao acúmulo de dados de boa qualidade, coletados com a finalidade de se estudar teias tróficas. Anteriormente, as coleções de dados eram formadas por estudos feitos com finalidades diversas, e por isso sem a padronização e esforço adequados (Paine, 1988; Dunne, 2005). Exemplos de análises destes dados antigos podem ser encontrados em muitos trabalhos (Briand & Cohen, 1984; Cohen, 1978; Pimm, 1982; Cohen & Newman, 1985; Pimm *et al.*, 1991; Bersier & Sugihara, 1997). Os dados mais recentes restringem-se a menos de vinte teias tróficas, de certa forma ainda limitados, com riqueza variando de 29 a 182 espécies (Williams & Martinez, 2000; Dunne, 2005; Stouffer *et al.*, 2006; Allesina *et al.*, 2008).



Quinze teias tróficas em especial *tem* sido intensamente analisadas na última década, formando o alicerce empírico para uma quantidade crescente de modelos e hipóteses. Quatro delas são de ambiente terrestre (Polis, 1991; Goldwasser & Roughgarden, 1993; Hawkins *et al.*, 1997; Martinez *et al.*, 1999), três são marinhas (Opitz, 1996; Yodzis, 1998; Link, 2002), três vêm de estuários (Baird & Ulanowicz, 1989; Hall & Raffaelli, 1991; Christian & Luczkovich, 1999) e cinco de água doce (Warren, 1989; Martinez, 1991; Havens, 1992; Townsend *et al.*, 1998). As proporções são certamente enviesadas quando as comparamos com a representatividade real na biosfera de cada um desses ambientes. Um terço vem de locais de água doce, o que reflete uma tradição dentro dos estudos sobre ecologia trófica neste tipo de habitat (Sih, 1985).

Padrões importantes são observados para a distribuição do grau. Ela tende a ser assimétrica, desviando-se da distribuição de Poisson esperada numa rede aleatória, principalmente nas teias tróficas mais ricas (Montoya & Sole, 2003). Distribuições assimétricas significam que poucas espécies concentram muitas interações, e muitas contem poucas. Isso pode ser observado na Figura 3a, que apresenta o padrão de distribuição do grau para a teia trófica do lago Little Rock, Estados Unidos, descrita por Martinez (1991) e provavelmente a teia trófica com melhor resolução já estudada. Uma forma habitual de se observar a distribuição do grau é através do complementar da sua **distribuição cumulativa** (Figura 3b-c). Como a grande maioria das espécies tem pequeno grau ( $k$ ), a distribuição cumulativa mostra uma rápida ascendência e estabilização perto de 1 (Figura 3b). Dessa forma, torna-se difícil a comparação entre diferentes comunidades e modelos. Utilizando-se o complementar da cumulativa, a curva inicia-se em 1, e decresce mais lentamente, o que facilita a comparação entre comunidades e modelos (Figura 3c). Esta curva fornece a probabilidade de se obter espécies com grau  $\geq k$  (mostrado no eixo horizontal  $x$ ). Trabalhos publicados sobre o assunto costumam denominar esta distribuição simplesmente como “distribuição cumulativa”, mas sempre que a curva for decrescente, trata-se da na realidade da sua complementar.

Os dados empíricos têm demonstrado que as teias tróficas tendem a seguir padrões funcionais comuns: o complementar da curva cumulativa segue um modelo de decaimento exponencial ou uniforme (Camacho *et al.*, 2002; Dunne *et al.*, 2002a). Eles diferem do padrão esperado em redes do tipo **livre de escala** (scale-free), cuja curva é descrita por uma função potência (Barabási & Albert, 1999; Montoya *et al.*, 2006). Numa escala semi-logarítmica, o modelo exponencial é caracterizado por um

decaimento linear, e a função potência, por uma curva alongada para a direita (Figura 3c). Redes livres de escala têm um processo de formação caracterizado pela ligação preferencial àqueles nodos que já contem mais ligações. Tal processo é típico de uma série de redes já estudadas, como redes de contatos sociais humanos, e conexões da internet (Strogatz, 2001). Adaptações e restrições bionômicas, que levam as espécies a selecionarem uma fração limitada da comunidade para interagir, explicariam porque teias tróficas também não se caracterizam por este processo (Montoya *et al.*, 2006). Processos regionais também devem ser investigados. Por exemplo, Arii & Parrott (2004) mostraram que teias tróficas com distribuições não aleatórias do grau, similares às observadas empiricamente, podem ser obtidas por imigração de um conjunto regional de espécies com padrão aleatório de interações. O modo de formação de uma comunidade local, se primordialmente por evolução ou por imigração, é também um fator importante (Powell & McKane, 2009). Da mesma forma que a topologia, dados quantitativos mostram que existe uma tendência à assimetria também da distribuição das intensidades de interação (McCann, 2000; Berlow, 1999; de Ruiter *et al.*, 1995), onde a grande maioria delas é fraca, o que tem implicações para estabilidade da dinâmica das comunidades (McCann *et al.*, 1998).

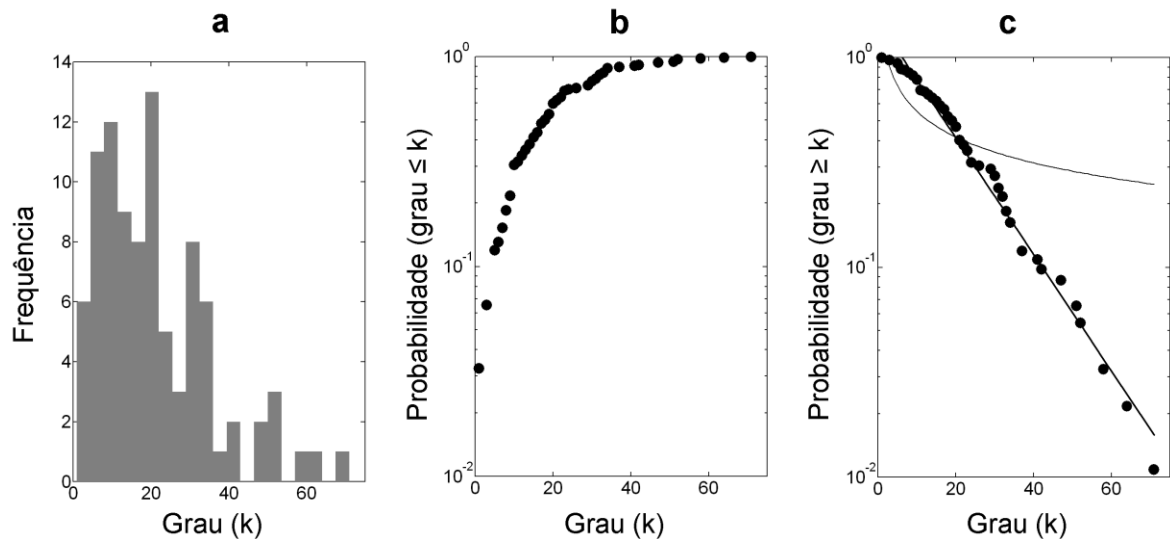


Figura 3. Distribuições do grau (k) das espécies tróficas do lago Little Rock, EUA, em sua versão agregada (Martinez 1991, Dunne *et al.* 2002a). Distribuição de freqüências absolutas (número de espécies) do grau. b) Distribuição cumulativa do grau, que dá a probabilidade de se observar um grau menor ou igual ao observado no eixo x. c) Complementar da distribuição cumulativa, que dá a probabilidade de se observar um grau maior ou igual ao observado no eixo x. Cada ponto em (a) e (b) representa um valor de grau observado na comunidade de Little Rock, e a probabilidade é calculada pela proporção de espécies tróficas nessa comunidade com grau menor ou igual (a) ou maior ou igual (b) do

que o observado. Em (b), são mostrados os ajustes do modelo exponencial (linha reta), que caracteriza muitas teias tróficas, e da função potência (curva), que caracteriza redes livres de escala. Os dados foram fornecidos por Jennifer A. Dunne.

Algumas teias tróficas bem estudadas e bem definidas taxonomicamente apresentam um coeficiente de agrupamento maior do que o esperado pelo acaso (Montoya & Solé, 2002; Melián & Bascompte, 2002), e o valor da distância entre duas espécies quaisquer numa teia trófica é em média cerca de duas ligações tróficas, estando mais de 95% das espécies distanciadas por apenas três ligações (Williams *et al.*, 2002); ou seja, as espécies estão ligadas mais proximamente entre si do que se imaginava anteriormente (Montoya *et al.*, 2006). Com isso, as redes tendem a apresentar respostas rápidas a perturbações, sendo mais resistentes do que redes aleatórias principalmente no que diz respeito à fragmentação, ou seja, retirada de um nodo (ou espécie) ao acaso (Montoya & Sole, 2002; Solé & Montoya, 2001; Melián & Bascompte, 2002). Por outro lado, são altamente sensíveis à retirada seletiva daquelas espécies que apresentam maior quantidade de ligações a elas associadas, embora tal sensibilidade diminua com a conectância da rede (Dunne *et al.*, 2002b).

No geral, existe uma ampla variação nos atributos das teias tróficas recentemente estudadas. Contudo, as diferenças não se dão de forma aleatória, existindo certo grau de organização. Vermaat *et al.* (2009), ao analisarem a covariância entre 20 atributos de 14 teias tróficas por meio de uma Análise de Componentes Principais (PCA), verificaram que 84 % de toda a variação é explicada apenas pelas três primeiras dimensões. A primeira dimensão, mais importante, caracteriza-se por alta correlação positiva com a conectância, a proporção de espécies intermediárias, o canibalismo e outros tipos de ciclos, a onivoria, a quantidade e comprimento das cadeias tróficas, a similaridade entre espécies e o coeficiente de agrupamento; e alta correlação negativa com a proporção de espécies basais, de topo e de herbívoros, a variabilidade do grau, da generalidade e da vulnerabilidade e por fim, a distância característica. A segunda e terceira dimensões tiveram importâncias bem menores, sendo interpretadas como componentes da riqueza e da produtividade primária (incluída como 21ª variável na PCA) respectivamente. Um gradiente que resume essa variação nos atributos das teias tróficas pode ser assim interpretado: em um extremo, teias mais verticais, com espécies altamente interligadas, formando grandes agrupamentos; em outro, teias mais desconectadas e espalhadas horizontalmente. As comunidades de água doce

apresentaram tendência para o segundo extremo: possuem maior grau de herbivoria (incluindo detritivoria) e menor nível trófico médio, embora tenham coeficiente de agrupamento maior para um dado nível trófico, o que, segundo os autores, pode ocorrer devido à sua maior diversidade de micro-algas bentônicas e planctônicas.

### **Modelos estruturais: explicando a complexidade pela simplicidade**

Juntamente com os padrões, surgiram também modelos para explicá-los. Diante da regularidade demonstrada pelos dados até a década de 80, Cohen & Newman (1985) apresentaram uma seqüência de modelos, hipóteses simples sobre como as ligações tróficas poderiam ser atribuídas às espécies de uma comunidade de forma a reproduzir os padrões observados empiricamente. A seqüência apresentava uma gradação em sua estruturação biológica, desde a forma puramente aleatória, livre de restrições biológicas, até uma forma ordenada e hierarquizada, que produziu os melhores ajustes aos dados disponíveis.

O modelo mais simples foi denominado “anárquico”, sendo hoje mais conhecido como **modelo aleatório** (embora todos os modelos apresentados contemham algum nível de aleatoriedade, diferindo em algumas restrições). Nele, qualquer uma das células da matriz de adjacências tinha a mesma probabilidade,  $p = c/S$ , de assumir o valor 1, onde  $c$  é o valor esperado da densidade de ligação ( $L/S$ ), e  $p$  é o valor esperado da conectância direcionada ( $C$ ). O modelo assume que a matriz de adjacências é uma coleção de ligações que são variáveis Bernoulli identicamente distribuídas, que assumem valor 1 com probabilidade  $p$ , e zero com probabilidade  $(1 - p)$ . Esse modelo permite uma variabilidade em torno das conectâncias resultantes. Uma forma mais prática de se gerar teias pelo modelo aleatório é fixar os valores de  $C$  e  $S$ . Dessa forma, teias tróficas podem ser simuladas permutando-se ao acaso exatamente  $C*S$  valores 1 dentre as  $S^2$  células da matriz de adjacências. No modelo aleatório, existe apenas uma restrição: são preservadas a riqueza e a conectância. Fora isso, não existe nenhuma estruturação biológica. Qualquer espécie pode se alimentar de qualquer outra espécie, com livre ocorrência de canibalismo, ciclos, espécies sem interação, etc. Esse modelo funciona como um modelo nulo inicial, ponto de partida para todo o tipo de análise. Como esperado, a estrutura das teias tróficas resultantes do modelo aleatório não se adequava aos padrões daquelas observadas na natureza.

Um modelo com bastante popularidade no meio científico foi o **modelo cascata** (*cascade model*) (Cohen & Newman, 1985; Dunne, 2005). Em sua versão original, as

ligações tróficas realizadas se restringem a um dos triângulos da matriz de adjacências. Todos os elementos da matriz de adjacências fora deste triângulo assumem o valor zero com probabilidade igual a 1, e todos os elementos pertencentes ao triângulo seriam variáveis Bernoulli identicamente distribuídas com probabilidade  $p = c/S$  de assumir o valor 1, e probabilidade  $(1 - p)$  de assumir o valor 0. Se o triângulo em questão for o superior (acima da diagonal principal), a espécie arbitrariamente rotulada como a primeira na sequência poderá ser presa potencial de qualquer outra espécie diferente dela mesma, mas não pode ser predadora de nenhuma. Ou seja, será necessariamente uma espécie basal caso seja consumida por qualquer outra. A espécie 2 pode ser predadora apenas da espécie 1, e ser presa da espécie 3 em diante. A última espécie da lista poderá se alimentar de qualquer outra espécie, mas não pode ser comida por nenhuma, sendo necessariamente uma espécie de topo caso de fato possua alguma presa. Dessa forma, o modelo produz uma ordenação trófica, que se aproximou razoavelmente bem dos padrões observados nos dados quando o modelo foi originalmente formulado, segundo a análise dos autores (Cohen & Newman, 1985).

O modelo cascata original assumia um valor fixo de  $c$  para qualquer teia, uma vez que os dados da época remetiam a uma constância na densidade de ligação. Como esse pressuposto não se manteve, e diante da necessidade pela comparação com modelos alternativos, foram formuladas versões aperfeiçoadas do modelo cascata. O **modelo cascata geral** (Williams & Martinez, 2000) dispõe as  $S$  espécies ao longo de um eixo abstrato unidimensional, que pode ser pensado como um eixo de ranking ou de nicho trófico (Figura 4). O valor exato de nicho de cada espécie é aleatoriamente determinado, conforme uma distribuição de probabilidade uniforme dentro do intervalo  $[0,1]$ . Essa disposição estocástica uniforme das espécies num eixo é uma propriedade comum a todos os outros modelos estruturais, daí a vantagem dessa modificação do modelo no sentido de torná-lo mais comparável. Outra diferença entre eles é que o modelo geral tem como parâmetros de entrada  $S$  e  $C$ , e não apenas  $S$ , sendo por isso mais flexível no ajuste a dados de teias tróficas reais. Seguindo a lógica hierárquica do modelo cascata, as espécies só podem preda aquelas com valores de nicho menores do que os delas. A probabilidade de que uma dada espécie seja predada por um predador potencial é igual a  $2CS/(S-1)$ , de tal forma que a teia trófica resultante tenha uma conectância esperada igual a  $C$ .

A concentração das ligações tróficas em um dos triângulos da matriz de adjacências, como observada em vários dados mais antigos, implica na escassez ou

ausência de ciclos de predação. A ausência de ciclos numa teia trófica pode resultar de restrições de *design* corporal e de comportamento. Se uma espécie 'A' tem a capacidade de subjugar 'B', sendo predadora desta, espera-se que 'B' não seja capaz de fazer o mesmo com 'A'. Esta é a idéia por trás da hierarquia imposta pelo modelo cascata. Além disto, é mais provável evolutivamente que, num determinado par em que a vantagem predatória pende mais para o lado de uma das espécies, linhagens da espécie menos favorecida sejam selecionados no sentido de desenvolver adaptações anti-predatórias, e não o contrário. Processos coevolutivos do tipo "corrida armamentista" (Abrams, 2000) provavelmente são responsáveis por ampliar tal dicotomia entre predador e presa, sendo uma explicação evolutiva para o número reduzido de ciclos em teias tróficas.

Outra restrição diz respeito à estabilidade da dinâmica numa comunidade. Ciclos de interações são bem conhecidos por promoverem desestabilização (May, 1973a; 1973b; Pimm, 1991). Comunidades com dinâmica mais instável são menos prováveis de persistir, pois tem menor capacidade de se recuperar após perturbações. Por isso, mesmo que não existam as restrições bionômicas citadas acima, seria esperado que as comunidades que vemos na natureza contenham um número menor de ciclos do que o esperado se as espécies se combinassem ao acaso (Pimm, 1982). Contudo, isso não é o que acontece em alguns casos bem estudados.

Com o objetivo de explicar as propriedades estruturais presentes nas mais complexas teias tróficas publicadas, Williams & Martinez (2000) elaboraram um modelo simples, que denominaram **modelo de nicho**. Assim como no modelo cascata, cada espécie possui um valor de "nicho" atribuído aleatoriamente dentro do intervalo [0,1] (Figura 4). As presas de uma espécie estão contidas dentro de um subintervalo, cuja amplitude  $r_i$  e centro  $c_i$  são parâmetros da espécie, sendo também determinados aleatoriamente, mas seguindo algumas restrições. O modelo de nicho alivia um pouco a hierarquia do modelo cascata, ao permitir que predadores consumam espécies com valores de nicho maiores. Outra diferença: no modelo de nicho, o intervalo contíguo  $[c_i - r_i/2, c_i + r_i/2]$  define, com probabilidade igual a 1, que as espécies nele contidas serão presas e aquelas fora dele não serão; enquanto que no modelo cascata, todas as espécies com valor de nicho abaixo de  $n_i$  podem ser presas. Uma das conseqüências é que no modelo de nicho as espécies com valores de nicho mais próximos terão mais chances de compartilhar predadores do que presas, devido à contigüidade do intervalo de dieta do predador e à indefinição parcial da posição ( $c_i$ ) onde serão localizados seus intervalos de dieta.

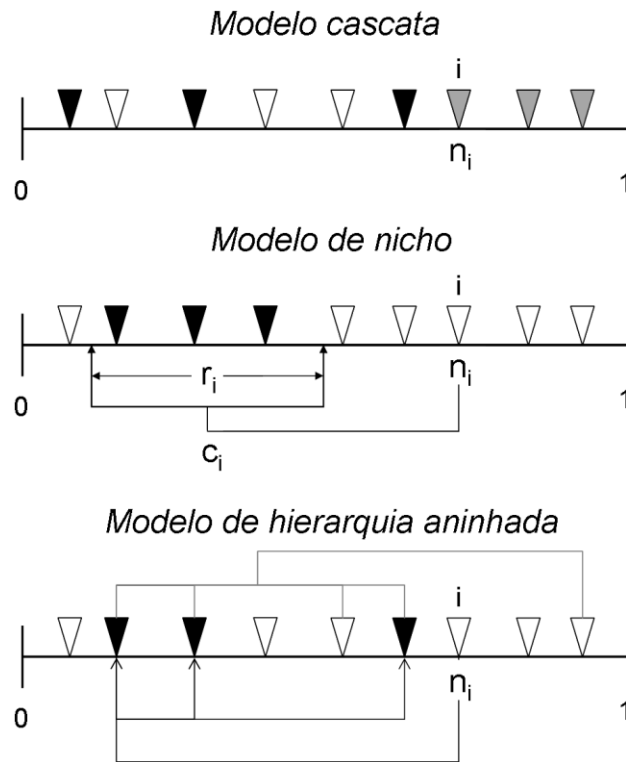


Figura 4. Principais modelos estruturais para teias tróficas. As espécies, representadas por triângulos invertidos, são posicionadas ao longo de um eixo, interpretado como um eixo de nicho trófico. O valor de nicho  $n_i$ , de uma dada espécie “i”, é gerado ao acaso seguindo uma distribuição de probabilidade uniforme delimitada pelo intervalo  $[0,1]$ . Os triângulos pretos representam espécies escolhidas como presas de “i” segundo as regras de cada modelo. **Modelo cascata:** A espécie “i” só poderá se alimentar daquelas com valor de nicho menor que o dela (espécies impedidas de entrar na dieta estão marcadas em cinza). Cada uma delas tem uma probabilidade independente, igual a  $2CS/(S-1)$  de entrar na dieta de “i”. **Modelo de nicho:** A espécie “i” se alimentará de todas as espécies contidas dentro do intervalo  $(r_i)$ , cujo centro  $(c_i)$  é localizado ao acaso dentro do intervalo uniformemente distribuído  $[r_i/2, n_i]$ . O tamanho de  $r_i$  é determinado por uma distribuição de probabilidade beta, e proporcional a  $n_i$ , de tal forma a preservar o valor determinado de conectância (C). O modelo torna possível o canibalismo e outros ciclos tróficos, permitindo que até a metade superior do intervalo  $r_i$  inclua valores maiores que  $n_i$ . **Modelo de hierarquia aninhada:** A seleção de presas ocorre num processo seqüencial. A primeira presa é sorteada dentre aquelas com nicho menor que  $n_i$  (seta saindo de “i” até a presa em preto mais à esquerda). Se ela já fizer parte da dieta de um ou mais predadores, as próximas presas de “i” serão escolhidas ao acaso dentro do subconjunto das presas destes predadores (mostrado pelo agrupamento superior cinza, que leva ao predador com maior valor de nicho). Caso se esgotem as possibilidades desse subconjunto, a próxima presa é sorteada dentre todas disponíveis na comunidade, incluindo as com nicho  $\geq n_i$ . A seleção de presas prossegue até que se complete um número previamente definido de presas para “i”, que é proporcional a  $n_i$ , mas que também possui um fator aleatório (no exemplo, esse número é igual a 3).

Williams & Martinez (2000) compararam os modelos aleatório, cascata e o de nicho com base nos atributos de sete teias tróficas, sendo três de ambientes de água doce, duas de estuários e duas de ambientes terrestres. Cada um dos modelos possui os mesmos parâmetros de entrada: S e C. Os valores desses parâmetros devem corresponder às riquezas e conectâncias observadas nas teias tróficas empíricas. Assim, para cada uma das sete teias tróficas, cada modelo gera um grande número de teias simuladas que tenham valores de riqueza e conectância idênticos ou similares aos observados na teia empírica. A medida de ajuste do modelo depende do atributo escolhido, sendo dada pelas diferenças entre os valores simulados do atributo e o valor real daquela teia. Isso é calculado para uma série de atributos, de forma a retratar aspectos complementares da estrutura trófica. O modelo de nicho produziu teias tróficas simuladas com estruturas muito mais semelhantes às daquelas das teias empíricas, reproduzindo com surpreendente precisão as doze propriedades utilizadas para descrevê-las. O modelo cascata obteve um ajuste cerca de dez vezes pior, e o aleatório demonstrou-se mais afastado ainda da realidade.

Seguindo a lógica do nicho ecológico preconizado por Hutchinson (1957), o nicho trófico de uma espécie pode ser pensado como um espaço multidimensional definido por intervalos de características bionômicas e ecológicas das presas (Cohen, 1978). Tais características podem ser dimensões morfológicas como o comprimento total, de composição química como o conteúdo de carbono (Olf *et al.*, 2009), de comportamento como a velocidade máxima, ecológicas como a posição ocupada na coluna d'água, dentre outras. Cada espécie ocuparia um ponto neste espaço (o seu valor de nicho), conforme as coordenadas de suas características, podendo se tornar presa de outra espécie caso se encerre dentro do espaço de nicho trófico desta. O modelo de nicho de Williams & Martinez (2000) demonstrou que o espaço do nicho trófico pode ser reduzido sem grandes perdas a uma única dimensão. O significado de tal dimensão ainda está sendo explorado. Certamente ela deve ser uma combinação em níveis diferenciados das variáveis bionômicas e ecológicas, mas se existe alguma dessas variáveis que sozinha pode explicar quase toda a variação no nicho trófico, a candidata mais óbvia é o tamanho corporal (Woodward *et al.*, 2005). Um dos problemas do modelo é que ele prediz que as teias tróficas sejam completamente intervalares, propriedade que já não se verifica nas teias tróficas mais recentes (Williams & Martinez, 2000).



Determinados a resolver o problema da intervalidade e a incluir regras de seleção de presas que simulem restrições filogenéticas e adaptações, Cattin *et al.* (2004) propuseram o **modelo de hierarquia aninhada**. Assim como o modelo cascata, ele possibilita a formação de teias não-intervalares. A inclusão de espécies na teia se dá por um processo sequencial de assembléia. À espécie "i", recém chegada, é designada uma presa com valor de nicho menor do que  $n_i$ . Caso tal presa já faça parte da dieta de outro(s) consumidor(es), a dieta restante da espécie "i" passa a ser um subconjunto da dieta conjunta de tal(is) consumidor(es), o que gera uma estrutura aninhada de grupos de consumidores similar aos efeitos de restrições filogenéticas. Além disso, o modelo permite que uma fração da dieta de algumas espécies fuja da imposição desses grupos, o que pode ser pensado como sendo um efeito de adaptações particulares de cada espécie. Embora ele seja mais complicado que o modelo de nicho, obteve um desempenho parecido, sendo melhor para alguns atributos, mas pior para outros.

Mesmo que uma teia trófica não seja intervalar, o grau de contigüidade da dieta poderia ainda ser um fator importante. Como ressaltado por Williams & Martinez (2000), o conceito de contigüidade seria mais útil se pensado numa escala contínua, ao invés de numa forma categórica, como sendo intervalar (contigüidade completa) ou não-intervalar. Um argumento a favor do modelo de nicho é que ele, assim como qualquer modelo científico, geraria predições idealizadas, no pressuposto de que os mecanismos subjacentes à seleção de presas sejam em essência unidimensionais, mas que fatores como variações estocásticas, contingências espaço-temporais e limitações amostrais atuem no sentido de gerar lacunas nas dietas. Sempre que possível, esses fatores devem ser incorporados ao modelo original para fornecer uma idéia de sua importância para explicar a contigüidade de dieta observada nas comunidades naturais.

Um passo anterior a este já foi dado por Stouffer *et al.* (2006): eles propuseram um modelo de nicho generalizado que permitisse caracterizar o grau de contigüidade de dieta das teias tróficas. Para tal, incluíram no modelo original um parâmetro de contigüidade,  $c$ . O valor de  $c$  dá a proporção do intervalo de dieta original que será de fato realizada. Por exemplo, se  $c = 0.5$ , então o intervalo terá uma redução simétrica de 50% (25% de cada lado). Com isso, espécies que antes fariam parte do intervalo, mas que estavam mais próximas das extremidades, deixam de ser presas da espécie "i", possuidora daquele intervalo. Essa exclusão é compensada incluindo-se na dieta outras presas, mesmo aquelas que estariam fora do intervalo original, mas com a restrição de que seus valores de nicho sejam menores ou iguais a  $n_i$ . O número de presas fora do

intervalo modificado deve ser proporcional à quantidade de presas excluídas do intervalo original, e portanto inversamente proporcional ao parâmetro  $c$ , de tal forma que a teia trófica resultante preserve o valor de conectância  $C$ . Quanto menor o valor de  $c$ , mais descontínua será a dieta, pois menos atreladas a um intervalo contíguo estarão as presas da espécie. Quando  $c = 0$ , o modelo assume uma versão ligeiramente modificada do modelo cascata, o que os autores chamaram de modelo cascata generalizado: diferente do original, esse modelo cascata permite a inclusão de presas com nicho igual a  $n_i$ , possibilitando o canibalismo. Além disso, a probabilidade de que uma dada presa seja escolhida já não é fixa como na cascata original, mas segue uma função beta. Quando  $c = 1$ , as dietas são 100% contíguas, e assim o modelo de nicho generalizado coincide com o modelo de nicho original. Stouffer *et al.* (2006) atribuíram a cada teia trófica real um nível de intervalidade (agora num sentido quantitativo, não mais categórico como antes), definindo-a como o valor máximo do parâmetro  $c$  que permite um ajuste aceitável entre as previsões do modelo e o valor empírico da métrica de descontinuidade de dieta ( $G$ ) proposta por eles (Tabela 1). Com isso, chegaram à conclusão de que as teias tróficas reais estão muito próximas da completa intervalidade.

Surpreendentemente, o modelo de nicho continua a obter os melhores ajustes aos atributos de dados reais, mesmo quando comparado a sua versão generalizada de Stouffer *et al.* (2006), ou sua versão “relaxada”, que utiliza um procedimento um pouco diferente para permitir níveis variados na contigüidade de dieta (Williams & Martinez, 2008). Essa mesma análise feita por Williams & Martinez (2008) indicou também problemas comuns a todos os modelos, o principal deles sendo a subestimativa do grau de herbivoria. Allesina *et al.* (2008) criticam a forma usual de comparar os modelos entre si e com dados reais. Eles argumentam que os vários atributos usados medidas de estrutura não constituem evidências independentes, o que de fato foi confirmado logo em seguida (Vermaat *et al.*, 2009). Além disso, alguns modelos se ajustam melhor a determinados atributos, e pior a outros, o que não permitiria uma comparação decisiva. Para resolver o problema, eles propuseram uma nova forma de estimar a qualidade de um modelo estrutural: verificando o ajuste completo entre as matrizes de adjacências preditas com aquela observada em dados reais, por meio de uma função de verossimilhança. Eles propuseram também um novo modelo estrutural, o modelo de nicho mínimo potencial. Nele, cada espécie tem um intervalo de dieta potencial, seguindo os moldes do modelo de nicho, e as duas espécies mais extremas no intervalo são consideradas presas. As intermediárias, caso existam, tem uma probabilidade igual a

$1 - f$  de também entrarem na dieta. O parâmetro  $f$  controla o grau de descontinuidade da dieta, de forma análoga (embora oposta) ao parâmetro  $c$  do modelo de nicho generalizado. O modelo mínimo potencial demonstrou ajuste muito superior aos demais conforme o critério de verossimilhança. Contudo, o seu parâmetro  $f$  é bastante complicado de se estimar a partir de dados empíricos. Mesmo com todas essas provas, a simplicidade do modelo de nicho original continua a ter grande apelo. Em vários estudos sobre dinâmica de comunidades, ele tem sido adotado para determinar a topologia das interações (Brose *et al.*, 2005; 2006; Williams, 2008; Dunne & Williams, 2009; Romanuck *et al.*, 2009). Ele já é parte de análises teóricas mais aprofundadas, com importantes implicações para a Ecologia e a conservação, como por exemplo, em trabalhos que avaliam a vulnerabilidade das comunidades à introdução e à exclusão de espécies (Dunne & Williams, 2009; Romanuck *et al.*, 2009). Estes trabalhos já permitem a identificação de atributos-chave das teias tróficas e de espécies em particular, um passo crucial para que se possa, por meio do conhecimento científico, definir prioridades em situações práticas de manejo e conservação de ecossistemas naturais.

Não se pode esquecer que toda essa teoria está fundamentada em dados de poucas teias tróficas bem estudadas, e que ainda assim tem suas limitações. Caso os dados não sejam representativos dos sistemas para os quais queremos aplicar nosso conhecimento, todas as conclusões advindas dos modelos estruturais até hoje formulados podem cair por terra. Foi o que aconteceu com o modelo cascata. Ele não resistiu à diversidade de novos dados, que mostraram que as supostas regularidades nos dados antigos eram um artefato de sua baixa qualidade e grau de resolução. O histórico da ecologia de teias tróficas tem sido um bom exemplo de que dados e teoria devem sempre caminhar lado a lado.

### **Agradecimentos**

Ao Prof. Dr. Gustavo Henrique G. Silva da UFERSA pelo convite para escrevermos este artigo. À FAPESP (processo n° 05/58185-0), ao CNPq e a UNESP pelo suporte financeiro. Aos Departamentos de Ecologia e Zoologia da UNESP pela infraestrutura. À Jennifer A. Dunne, do Santa Fe Institute (USA), por disponibilizar dados de teias tróficas.

## **Referências Bibliográficas**

- ALLESINA, S.; ALONSO, D. & PASCUAL, M. 2008. A general model for food web structure. *Science*, 320: 658-661.
- ABRAMS, P. A. 2000. The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 79-105.
- ARII, K. & PARROTT, L. 2004. Emergence of non-random structure in local food webs generated from randomly structured regional webs. *Journal of Theoretical Biology* 227: 327-333.
- BAIRD, D. & ULANOWICZ, R.E. 1989. The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. *Ecological Monographs* 59: 329-364.
- BARABÁSI, A.L. & ALBERT, R. Emergence of scaling in random networks. *Science* 286: 509-512.
- BECKERMAN, A.P.; PETCHEY, O.L. & WARREN, P.H. 2006. Foraging biology predicts food web complexity. *Proceeding of the National Academy of Sciences of USA*. 103: 13745-13749.
- BERLOW, E.L. 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature* 398: 330-334
- BERLOW, E.L.; NEUTEL, A.-M.; COHEN, J.E.; DE RUITER, P.C.; EBENMAN, B.; EMMERSON, M.C.; FOX, J.W.; JANSEN, V.A.A.; JONES, J.I.; KOKKORIS, G.D.; LOGOFET, D.O.; MCKANE, A.J.; MONTROYA, J.M. & PETCHEY, O. 2004. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology* 73: 585-598
- BERSIER, L-F. & KEHRLI, P. 2008. The signature of phylogenetic constraints on food web structure. *Ecological Complexity* 5: 132-139.
- BERSIER, L-F.; BANASEK-RICHTER, C. & CATTIN, M-F. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology* 83: 2394-2407.
- BERSIER, L-F. & SUGIHARA, G. 1997. Scaling regions for food web properties. *Proceeding of the National Academy of Sciences of USA* 94: 1247-1251.
- BRIAND, F. 1983. Environmental control of food web structure. *Ecology* 64: 253-263.
- BRIAND, F., & COHEN, J.E. 1984. Community food webs have scale-invariant structure. *Nature* 307: 264-267.
- BROSE, U.; BERLOW, E.L. & MARTINEZ, N.D. 2005. Scaling up keystone effects from simple to complex ecological networks. *Ecology Letters* 8: 1317-1325.

- BROSE, U.; WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. 2006. Allometric scaling enhances stability in complex food webs. *Ecology Letters* 9: 1228-1236.
- BROWN, J.H., WHITHAM, T.G.; ERNEST, S.K.M. & GEHRING, C.A. 2001. Complex species interactions and the Dynamics of ecological systems: long-term experiments. *Science* 293: 650.
- CAMACHO, J.; GUIMERÀ, R. & AMARAL, L.A.N. 2002. Robust patterns in food web structure. *Physical Review Letters* 88: 228102-1-4.
- CATTIN, M.-F.; BERSIER, L.-F.; BANASEK-RICHTER, C.; BALTENSBERGER, R. & GABRIEL, J.-P. 2004. Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature* 427: 835-839
- CHESSON, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:343-366.
- CHRISTIAN, R.R. & LUCZKOVICH, J.J. 1999. Organizing and understanding a winter's seagrass foodweb network through effective trophic levels. *Ecological Modelling* 117: 99-124.
- COHEN, J.E. 1977. Food webs and the dimensionality of trophic niche space. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA* 74: 4533-4536.
- COHEN, J.E. 1978. *Food webs and niche space*. Princeton University Press.
- COHEN, J.E. & BRIAND, F. 1984. Trophic links of community food webs. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA* 81: 4105-4109.
- 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 B* 224: 421-448.
- DE RUITER, P.C.; NEUTEL, A-M. & MOORE, J.C. 1995. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science* 269: 1257-1260
- DUNNE, J.A. 2005. The Network Structure of Food Webs. In: *Ecological Networks Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. pp. 27-86. Oxford University Press.
- DUNNE, J.A.; WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. 2002a. Food-web structure and network theory: the role of conectance and size. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA* 99: 12917-12922
- DUNNE, J.A.; WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. 2002b. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with conectance. *Ecology Letters* 5: 558-567.

- DUNNE, J.A. & WILLIAMS, R.J. 2009. Cascading extinctions and community collapse in model food webs. Predicting invasion success in complex ecological networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364: 1711-1723.
- GIACOMINI, H.C. 2007. Os mecanismos de coexistência como vistos pela teoria ecológica. *Oecologia Brasiliensis* 11: 521-543
- GOLDWASSER, L. & ROHGARDEN, J. 1993. Construction and analysis of a large caribbean food web. *Ecology* 74: 1216-1233.
- HAIRSTON, N. G.; SMITH, F.E. & SLOBODKIN, L.C. 1960. Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist* 94: 421-425.
- HALL, S. J. & RAFFAELLI, D. 1991. Food-Web Patterns - Lessons from a Species-Rich Web. *Journal of Animal Ecology* 60: 823-842.
- HAVENS, K. 1992. Scale and structure in natural food webs. *Science* 257: 1107-1109.
- HAWKINS, B.A.; MARTINEZ, N.D.; & GILBERT, F. 1997. Source food webs as estimators of community food web structure. *International Journal of Ecology* 18:575-586.
- HOLT, R.D.; GROVER, J. & TILMAN, D. 1994. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *The American Naturalist* 144:741-771.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium of Quantitative Biology* 22: 415-427.
- JORDÁN, F.; LIU, W. & DAVIS, A.J. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos* 112: 535-546.
- LASKA, M.S. & WOOTTON, J.T. 1998. Theoretical concepts and empirical approaches to measuring interaction strength. *Ecology* 79: 461-476.
- LEVIN, S.A. 1970. Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. *The American Naturalist* 104:413-423.
- LINK, J. 2002. Does food web theory work for marine ecosystems? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 230: 1-9.
- 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. Effect of scale on food web structure. *Science* 260: 242-243
- MARTINEZ, N.D.; HAWKINS, B.A.; DAWAH, H.A. & FEIFAREK, B.P. 1999. Effects of sampling effort on characterization of food-web structure. *Ecology* 80: 1044-1055.

- MAY, R. M. 1973a. Qualitative stability in model ecosystems. *Ecology* 54: 638-641.
- MAY, R. M. 1973b. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton University Press.
- MCCANN, K.; HASTINGS, A. & HUXEL, G.R. 1998. Weak trophic interaction and the balance of nature. *Nature* 395: 794-798
- MCCANN, K.S. 2000. The diversity-stability debate. *Nature* 405: 228-233
- MELIÁN, C.J. & BASCOMPTE, J. 2002. Complex networks: two ways to be robust? *Ecology Letters* 5: 705-708
- MONTOYA, J.M.; PIMM, S.L. & SOLÉ, R.V. 2006. Ecological networks and their fragility. *Nature* 442: 259-264
- MONTOYA, J.M. & SOLÉ, R.V. 2002. Small world patterns in food webs. *Journal of Theoretical Biology* 214: 405-412
- MONTOYA, J.M. & SOLÉ, R.V. 2003. Topological properties of food webs: from real data to community assembly models. *Oikos* 102: 614-622
- OLFF, H.; ALONSO, D.; BERG, M.P.; ERIKSSON, B.K.; LOREAU, M.; PIERSMA, T. & ROONEY, N. 2009. Parallel ecological networks in ecosystems. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*. 364: 1755-1779.
- OPITZ, S. 1996. Trophic interactions in Caribbean coral reefs. ICLARM Tech. Rep. 43, Manila, Philippines.
- PAINE, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100: 65-75.
- PAINE, R.T. 1988. Food webs: road maps of interactions or grist for theoretical development? *Ecology* 69: 1648-1654.
- PIMM, S. L. 1980. Properties of food webs. *Ecology* 61: 219-225.
- PIMM, S.L. 1982. Food webs. The University of Chicago Press.
- PIMM, S.L. 1984. The complexity and stability of ecosystems. *Nature* 307: 321-326.
- PIMM S.L. 1991. The Balance of Nature: Ecological Issues in the Conservation of Species and Communities. Chicago: University of Chicago Press, IL.
- PIMM, S.L. & LAWTON, J.H. 1977. Number of trophic levels in ecological communities. *Nature* 268: 329-331.
- PIMM, S.L.; LAWTON, J.H. & COHEN, J.E. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* 350: 669-674
- POLIS, G. 1991. Complex trophic interations in deserts: an empirical critique of food web theory. *The American Naturalist* 138: 123-155.

- POWELL, C.R. & MCKANE, A.J. 2009. Comparison of food webs constructed by evolution and by immigration. *Ecological Complexity*, In press, doi: 10.1016/j.ecocom.2009.01.002
- ROMANUK, T.N.; ZHOU, Y.; BROSE, U.; BERLOW, E.L.; WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. 2009. Predicting invasion success in complex ecological networks. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364: 1743-1754.
- SCHOENER, T.W. 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology* 70: 1559-1589.
- SIH, A.; CROWLEY, P.; MCPEEK, M.; PETRANKA, J. & STROHMEIER, K. 1985. Predation, Competition, and prey communities: A review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 269-311.
- STROGATZ, S.H. 1998. Exploring complex networks. *Nature* 410: 268-276.
- STOUFFER, D.B.; CAMACHO, J.; GUIMERÀ, R.; NG, C.A. & AMARAL, L.A.N. 2005. Quantitative patterns in the structure of model and empirical food webs. *Ecology* 80: 1301-1311.
- STOUFFER, D.B.; CAMACHO, J. & AMARAL, L.A.N. 2006. A robust measure of food web intervality. *Proceedings of The National Academy of Sciences of the USA* 103: 19015-19020.
- TOKESHI, M. 1999. *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives*. Blackwell Science Ltd.
- TOWNSEND, C.R.; THOMPSON, R.M.; MCINTOSH, A.R.; KILROY, C.; EDWARDS, E. & SCARSBROOK, M.R. 1998. Disturbance, resource supply, and food-web architecture in streams. *Ecology Letters* 1: 200-209.
- VERMAAT, J.E. & DUNNE, J.A. 2009. Major dimensions in food-web structure properties. *Ecology* 90: 278-282.
- WILLIAMS, R.J.; BERLOW, E.L.; DUNNE, J.A.; BARABÁSI, A-L. & MARTINEZ, N.D. 2002. Two degrees of separation in complex food webs. *Proceedings of National Academy of Sciences of USA* 99: 12913-12916
- WARREN, P.H. 1989. Spatial and temporal variation in a freshwater food web. *Oikos* 55: 299-311.
- WILLIAMS, R.J. 2008. Effects of network and dynamical model structure on species persistence in large model food webs. *Theoretical Ecology* 1: 1874-1746.
- WILLIAMS, R. J., & N. D. MARTINEZ. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404: 180-183.



- WILLIAMS, R.J., & MARTINEZ, N.D. 2004. Limits to trophic levels and omnivory in complex food webs: theory and data. *The American Naturalist* 163: 458-468
- WILLIAMS, R.J. & MARTINEZ, N.D. 2008. Success and its limits among structural models of complex food webs. *Journal of Animal Ecology* 77: 512 – 519.
- WOODWARD, G.; EBENMAN, B.; EMMERSON, M.C.; MONTOYA, J.M.; OLESEN, J.M.; VALIDO, A. & WARREN, P.H. 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 402-409.
- WOODWARD, G. & HILDREW, A.G. 2002. Body size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. *Journal of Animal Ecology* 71: 1063-1074.
- YODZIS, P. 1998. Local trophodynamics and the interaction of marine mammals and fisheries in the Benguela ecosystem. *Journal of Animal Ecology* 67: 635-658.
- YODZIS, P. & WINEMILLER, K.O. 1999. In search of operational trophospecies in a tropical aquatic food web. *Oikos* 87: 327-340.