

PREVENDO OS EFEITOS DA PERDA DE PREDADORES DE TOPO POR MEIO DE ANÁLISE DE REDES TRÓFICAS

Palavras-Chave: BROMÉLIAS, EFEITOS INDIRETOS, PERDA DE BIODIVERSIDADE

Autores(as):

JULIA ROSSI MORA, IB - UNICAMP

Dr. PABLO AUGUSTO POLETO ANTIQUEIRA, IB - UNICAMP

Prof. Dr. GUSTAVO QUEVEDO ROMERO, IB - UNICAMP

Prof. Dr. MATHIAS MISTRETTA PIRES (orientador), IB - UNICAMP

INTRODUÇÃO

Interações ecológicas entre indivíduos de diferentes espécies têm consequências positivas ou negativas para ao menos um dos indivíduos envolvidos e influenciam nas abundâncias das espécies em uma comunidade (McCann, 2011). Além de consequências para os participantes da interação, os efeitos de uma interação também podem influenciar outras espécies mesmo que elas não interajam diretamente com nenhuma das espécies envolvidas. Tais efeitos indiretos, que são os efeitos que uma espécie exerce sobre outra através do elo intermediário com outra espécie (Wootton, 1994), ocorrem em sistemas naturais, pois as conexões entre as espécies formam redes complexas de interações com múltiplos caminhos que as conectam direta e indiretamente (Pascual & Dunne, 2006). Em redes tróficas, por exemplo, predadores de topo estão indiretamente conectados aos produtores por meio de presas que se comportam como consumidores primários (Pimm et al., 1991). Assim, efeitos indiretos podem ter grandes implicações sobre a dinâmica da comunidade e processos ecossistêmicos.

Neste projeto, utilizamos dados de estudos experimentais (Antiqueira et al., 2018a,b) que manipularam a riqueza de predadores em microcosmos naturais (bromélias-tanque) para testar se podemos prever os efeitos da perda de espécies e, mais especificamente, da perda de predadores de topo por meio de análises de redes ecológicas. O estudo de Antiqueira et al. (2018a) revelou que tanto a riqueza quanto a composição da macrofauna e da microfauna foram influenciadas pela diversidade de predadores de topo. Efeitos emergentes não-lineares e pouco intuitivos da mudança na diversidade de predadores podem ocorrer devido às múltiplas interações e aos efeitos indiretos nas teias tróficas. Para sabermos os limites de nossa capacidade de prever esse tipo de resposta, é necessário validar as abordagens de análises de redes contrastando métodos de análise e resultados experimentais.

Geralmente supõem-se que as redes ecológicas possuem informações suficientes para inferirmos o papel das espécies nas comunidades ecológicas. Contudo, poucos estudos realizaram uma validação, com base em experimentos controlados, dos métodos quantitativos que avaliam o papel de espécies nas redes. O estudo de validação proposto aqui poderá subsidiar outros estudos teóricos ao apontar como podemos tornar mais realistas as estimativas obtidas a partir das análises quantitativas sobre estrutura e dinâmica de redes. Além disso, este estudo tem potencial para contribuir com protocolos para análise de redes mais informativas que podem ser usados em contextos mais aplicados de conservação da biodiversidade.

METODOLOGIA, RESULTADOS E DISCUSSÃO

Para a construção da rede trófica, utilizamos dados do experimento desenvolvido por Antiqueira et al. (2018a,b), que foi realizado em uma floresta de restinga no Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, na costa norte do estado de São Paulo, Brasil. Os autores utilizaram 45 bromélias da espécie *Neoregelia johannis* e monitoraram as mudanças nas comunidades que se estabeleceram em cada bromélia após submetê-las a três tratamentos diferentes de diversidade de predadores de topo: (a) ausência de predadores de topo; (b) baixa diversidade, contendo uma espécie de predador de topo, *Leptagrion andromache* (Zygoptera); (c) alta diversidade, contendo *Leptagrion andromache* (Zygoptera), *Leptagrion elongatum* (Zygoptera), *Stibasoma bicolor* (Tabanidae) e *Fidena rufopilosa* (Tabanidae) (Antiqueira et al., 2018a,b).

Geramos uma rede de interações entre os organismos bromelícolas da área de estudo, na qual os organismos são representados como nós que se conectam quando há interações tróficas entre eles. Para construirmos a rede trófica, utilizamos os dados sobre a composição das comunidades observadas durante o experimento desenvolvido por Antiqueira et al. (2018a,b) e informações sobre atributos funcionais dos organismos amostrados, baseadas nas categorias propostas por Céréghino et al. (2018a,b) e compiladas por Dr. Pablo Antiqueira e Dra. Paula Omena. O conjunto total de nós da rede inclui 75 espécies de macroinvertebrados, dentre eles, organismos filtradores, raspadores, predadores perfuradores e predadores que ingerem as presas inteiras, além de recursos basais como material vegetal, algas, micro e mesozooplâncton, material particulado e microorganismos. Os atributos incluem tamanho corporal máximo, estágio de desenvolvimento aquático, modo de reprodução, modo de dispersão, formas de resistência, modo de respiração, locomoção, alimentação, grupo de alimentação, tempo desde a eclosão até a emergência dos adultos (“cohort production interval”), defesa morfológica e forma corporal (Céréghino et al., 2018a,b).

Utilizamos métodos de *Deep Learning* para inferir interações ecológicas a partir dos atributos de predadores e presas. Para isso, treinamos redes neurais multicamadas usando a interface Keras (Allaire & Chollet, 2023) para gerar modelos de classificação que avaliam se é provável ou não que um organismo consuma o outro com base em múltiplas relações entre seus atributos (Fricke et al., 2022). O modelo foi implementado por meio de diversos pacotes, como tidyverse (Wickham et al., 2019), tidymodels (Kuhn et al., 2020), tidypredict (Ruiz & Kuhn, 2023), tensorflow (Allaire & Tang, 2024) e caret (Kuhn, 2008), utilizando a linguagem R (R Core Team, 2024). Para treinar o modelo, foram utilizadas redes bem amostradas construídas a partir de análise de conteúdo estomacal de predadores, experimentos de preferência alimentar e informações da literatura, fornecidas pelo The Bromeliad Working Group (<https://www.zoology.ubc.ca/~srivast/bwg/>).

Uma amostra aleatória de 75% dos dados de interações do conjunto de dados citado foi utilizada para treinar o modelo e os 25% dos dados restantes foram utilizados para testar a sua capacidade de predição (Fricke et al., 2022). O treinamento do modelo foi feito de forma a detectar possíveis padrões relacionando atributos funcionais e probabilidade de interação trófica entre organismos (Fricke et al., 2022). Para o ajuste do modelo, realizamos a validação cruzada entre o conjunto de dados de treino e de teste, avaliando, assim, o desempenho preditivo do modelo sob uma grade de valores de hiperparâmetros (Fricke et al., 2022). Uma vez constatada a convergência do modelo e sua alta acurácia, utilizamos 100% dos dados para treinar o modelo completo (Fricke et al., 2022). O teste do desempenho preditivo do modelo indicou uma acurácia balanceada de 0,9206. A sensibilidade, capacidade de prever corretamente a ocorrência de interações, foi de 0,9629. Já a especificidade, capacidade de prever corretamente a ausência de interações, foi de 0,8783. Esses valores indicam que o modelo tem alta capacidade de prever as interações entre os nós da rede trófica a partir dos atributos, com uma baixa probabilidade de negligenciar interações que, de fato, ocorrem e uma probabilidade um pouco maior, mas ainda consideravelmente baixa, de atribuir interações erroneamente a pares de nós que não interagem.

Esse modelo foi, então, aplicado para inferir interações tróficas desconhecidas a partir dos atributos funcionais dos organismos presentes na área de estudo de Antiqueira et al. (2018a,b). Por meio do pacote plotrix (Lemon, 2006), plotamos uma matriz potencial de interações (Figura 1), que indica as interações tróficas previstas

pelo modelo entre cada par de consumidor-recurso no conjunto de bromélias-tanque do experimento. Em seguida, plotamos a rede potencial de interações tróficas (Figura 2), utilizando os pacotes igraph (Csárdi & Nepusz, 2006) e NetIndices (Kones et al., 2009).

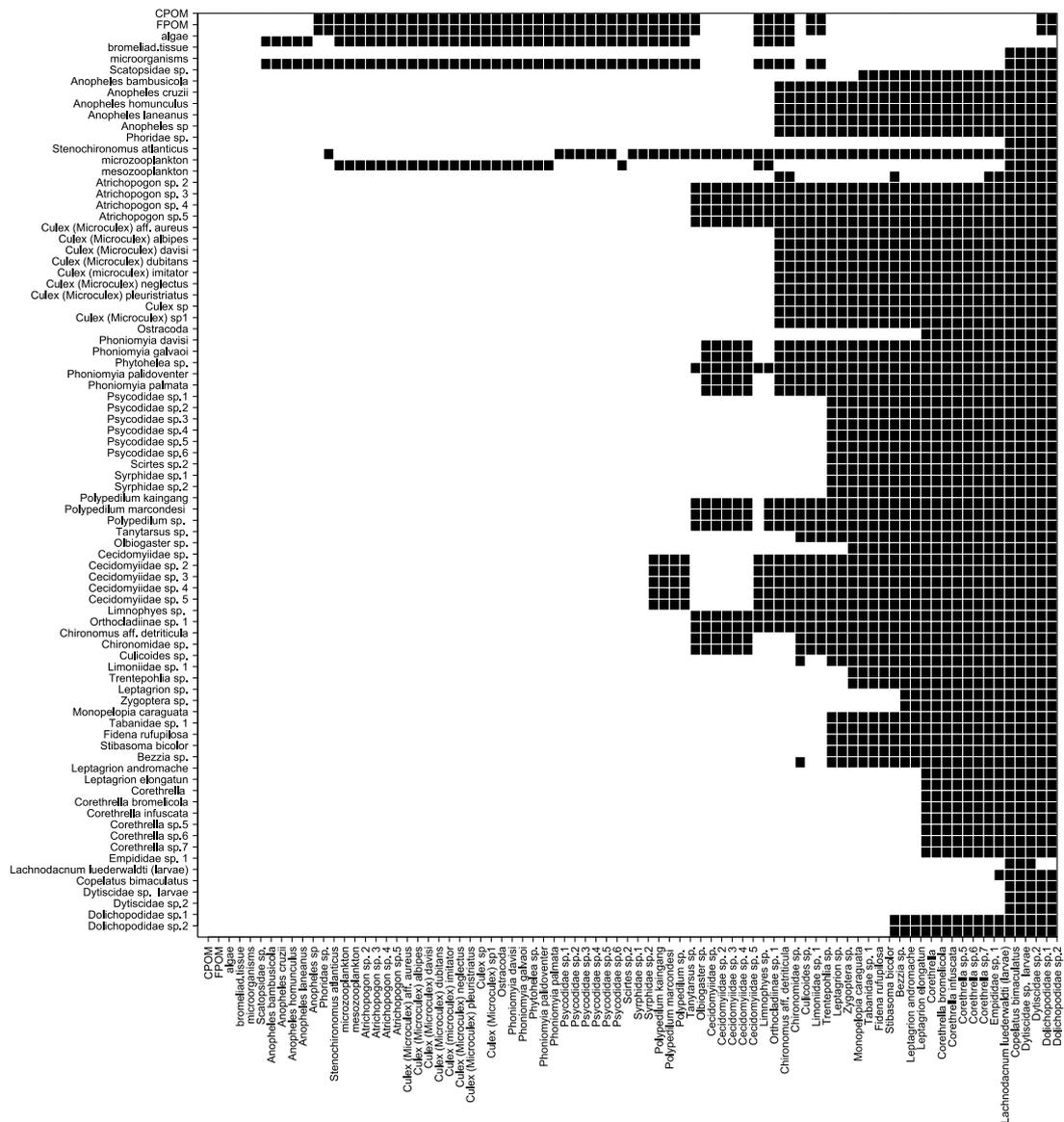


Figura 1. Matriz potencial de interações tróficas nas bromélias-tanque experimentais. Nesta, os quadrados pretos representam a presença de interação trófica entre coluna (consumidor) e linha (recurso).

Em seguida, fizemos a caracterização e a análise da estrutura da rede por meio do cálculo de métricas estruturais. Dentre as medidas descritivas, estão a ordem (S) de uma rede, que é seu número total de nós, e o número total de interações (L) (Delmas et al., 2019). Como medidas de conectividade da rede, calculamos o número médio de interações por nó (L/S), que representa a densidade de conexões de uma rede, e a conectância (calculada como L/S^2 neste tipo de rede), que informa sobre a fração do número total de interações possíveis que são, de fato, estabelecidas (Delmas et al., 2019). Utilizando índices que quantificam o nível trófico de cada nó com base na incidência de interações, calculamos também o nível trófico médio e o nível trófico máximo da rede. A rede apresenta um total de 82 nós e 2002 interações potenciais, com número médio de interações por nó de 24,415 e conectância de 0,298, aproximadamente. Esses valores estão dentro do intervalo de valores geralmente observados em redes tróficas bem amostradas que possuem conectância, por exemplo, entre 0,05 e 0,3 (Dunne et al., 2002). Os valores de nível trófico médio (2,737, aproximadamente) e máximo (3,811, aproximadamente) também são similares aos valores geralmente observados em sistemas aquáticos (e.g. Thompson & Townsend, 2005).

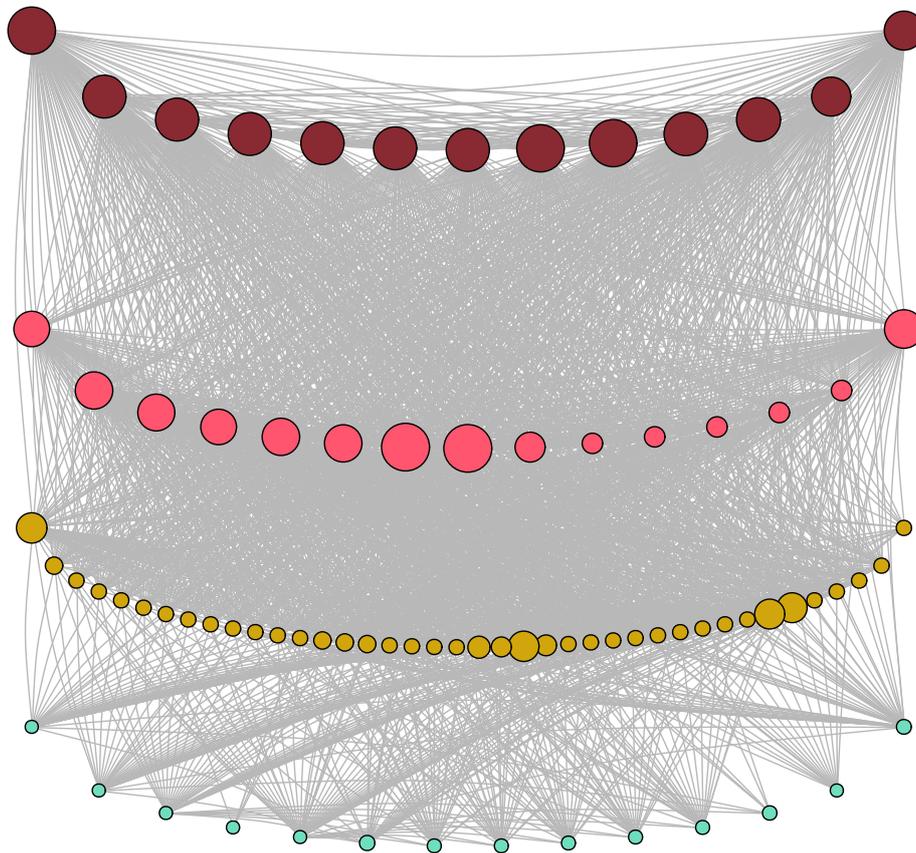


Figura 2. Rede potencial de interações tróficas entre organismos e recursos nas bromélias-tanque na área de estudo. As interações tróficas são representadas por linhas que conectam os nós (círculos) representando organismos e recursos. As cores e as posições dos nós no eixo vertical da figura estão relacionadas aos níveis tróficos dos organismos na rede. O tamanho dos nós é proporcional ao número de recursos utilizados por cada um (exceto na base da rede).

Além disso, analisamos o papel de cada nó na rede utilizando métricas que caracterizam o padrão de interações no nível do nó. O número de interações de um nó é chamado de grau (Delmas et al., 2019). Em teias tróficas, pode-se medir a generalidade, que é o número de recursos de cada nó, e a vulnerabilidade dos nós, que é o número de consumidores que utiliza cada nó como recurso (Delmas et al., 2019). O desvio padrão da generalidade dos nós desta rede é, aproximadamente, 27,464; já o desvio padrão da vulnerabilidade dos nós é, aproximadamente, 10,527. Portanto, há maior variação na generalidade em comparação com a vulnerabilidade dos nós desta rede. Em geral, muitos dos predadores do sistema apresentam generalidade alta, isto é, conseguem consumir vários tipos de presas. Os nós com maior generalidade na rede são Dolichopodidae sp.1 e Dolichopodidae sp.2 - ambos da ordem Diptera e cada um consumindo 80 recursos -, seguidos por Dytiscidae sp. (larvae), Dytiscidae sp.2 e *Copelatus bimaculatus* - todos da família Dytiscidae, ordem Coleoptera e cada um consumindo 79 recursos. Em contrapartida, os nós com maior vulnerabilidade na rede são microorganismos (vulnerabilidade: 53), *Stenochironomus atlanticus* (ordem Diptera, vulnerabilidade: 48), matéria orgânica particulada fina ("FPOM", vulnerabilidade: 45), matéria orgânica particulada grossa ("CPOM", vulnerabilidade: 45) e algas (vulnerabilidade: 43).

Também utilizamos medidas de centralidade, que quantificam quão central cada nó é para a estrutura da rede (Delmas et al., 2019). Os nós mais centrais em relação a quão próximos, em número de "links", eles estão dos outros nós (medida de "closeness") são Dolichopodidae sp.1, Dolichopodidae sp.2 (ambos com "closeness" $\approx 0,0122$), Dytiscidae sp. (larvae), Dytiscidae sp.2 e *Copelatus bimaculatus* (os três com "closeness" $\approx 0,0119$). Todos esses são predadores e correspondem justamente aos nós com maior generalidade na rede. Já os nós mais centrais em relação a quantos pares de nós eles conectam, o que é medido utilizando a métrica de centralidade por intermédio ("betweenness"), são *Bezzia* sp. (ordem Diptera, "betweenness" $\approx 160,883$), Dolichopodidae sp.1, Dolichopodidae sp.2 (ambos com "betweenness" $\approx 115,95$), Chironomidae sp. e *Chironomus* aff. *detriticula* (ambos da ordem Diptera e com "betweenness" $\approx 103,867$).

FINANCIAMENTO À PESQUISA

Processo nº 2023/15803-3, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP). As opiniões, hipóteses e conclusões ou recomendações expressas neste material são de responsabilidade dos autores e não necessariamente refletem a visão da FAPESP.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allaire, J. & Chollet, F. (2023). *keras: R Interface to 'Keras'*. R package version 2.13.0, <https://CRAN.R-project.org/package=keras>
- Allaire, J. & Tang, Y. (2024). *tensorflow: R Interface to 'TensorFlow'*. R package version 2.15.0, <https://CRAN.R-project.org/package=tensorflow>
- Antiqueira, P.A.P., Petchey, O.L., dos Santos, V.P., de Oliveira, V.M. & Romero, G.Q. (2018a). Environmental change and predator diversity drive alpha and beta diversity in freshwater macro and microorganisms. *Global Change Biology*, **24**, 3715–3728. <https://doi.org/10.1111/gcb.14314>
- Antiqueira, P.A.P., Petchey, O.L. & Romero, G.Q. (2018b). Warming and top predator loss drive ecosystem multifunctionality. *Ecology Letters*, **21**, 72–82. <https://doi.org/10.1111/ele.12873>
- Céréghino, R., Pillar, V.D., Srivastava, D.S., de Omena, P.M., MacDonald, A.A.M., Barberis, I.M., Corbara, B., Guzman, L.M., Leroy, C., Ospina Bautista, F., Romero, G.Q., Trzcinski, M.K., Kratina, P., Debastiani, V.J., Gonçalves, A.Z., Marino, N.A.C., Farjalla, V.F., Richardson, B.A., Richardson, M.J., Dézerald, O., Gilbert, B., Petermann, J., Talaga, S., Piccoli, G.C.O., Jocqué, M. & Montero, G. (2018a). Constraints on the functional trait space of aquatic invertebrates in bromeliads. *Functional Ecology*, **32**, 2435–2447. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13141>
- Céréghino, R., Pillar, V.D., Srivastava, D.S., de Omena, P.M., MacDonald, A.A.M., Barberis, I.M., Corbara, B., Guzman, L.M., Leroy, C., Ospina Bautista, F., Romero, G.Q., Trzcinski, M.K., Kratina, P., Debastiani, V.J., Gonçalves, A.Z., Marino, N.A.C., Farjalla, V.F., Richardson, B.A., Richardson, M.J., Dézerald, O., Gilbert, B., Petermann, J., Talaga, S., Piccoli, G.C.O., Jocqué, M. & Montero, G. (2018b). Data from: Constraints on the functional trait space of aquatic invertebrates in bromeliads. *Knowledge Network for Biocomplexity*. <https://knb.ecoinformatics.org/#view/doi:10.5063/F1VD6WMF>
- Csárdi, G. & Nepusz, T. (2006). The igraph software package for complex network research. *InterJournal Complex Systems*, 1695. <https://igraph.org>
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M.-H., Burkle, L.A., Dalla Riva, G.V., Fortin, M.-J., Gravel, D., Guimarães Jr., P.R., Hembry, D.H., Newman, E.A., Olesen, J.M., Pires, M.M., Yeakel, J.D. & Poisot, T. (2019). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, **94**, 16-36. <https://doi.org/10.1111/brv.12433>
- Dunne, J.A., Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2002). Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**, 12917-12922. <https://doi.org/10.1073/pnas.192407699>
- Fricke, E.C., Hsieh, C., Middleton, O., Gorchynski, D., Cappello, C.D., Sanisidro, O., Rowan, J., Svenning, J.-C. & Beaudrot, L. (2022). Collapse of terrestrial mammal food webs since the Late Pleistocene. *Science*, **377**, 1008-1011. <https://doi.org/10.1126/science.abn4012>
- Kones, J.K., Soetaert, K., van Oevelen, D. & Owino, J. (2009). Are network indices robust indicators of food web functioning? a Monte Carlo approach. *Ecological Modelling*, **220**, 370-382.
- Kuhn, M. (2008). Building Predictive Models in R Using the caret Package. *Journal of Statistical Software*, **28**, 1–26. <https://doi.org/10.18637/jss.v028.i05>
- Kuhn et al. (2020). *Tidymodels: a collection of packages for modeling and machine learning using tidyverse principles*. <https://www.tidymodels.org>
- Lemon, J. (2006). Plotrix: a package in the red light district of R. *R-News*, **6**, 8-12.
- McCann, K.S. (2011). *Food Webs (MPB-50)*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA. <https://doi.org/10.1515/9781400840687>
- Pascual, M. & Dunne, J.A. (2006). From small to large ecological networks in a dynamic world. In: *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs* (eds Pascual, M. & Dunne, J.A.). Oxford University Press, New York, NY, USA, pp. 3–24.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H. & Cohen, J.E. (1991). Food web patterns and their consequences. *Nature*, **350**, 669–674. <https://doi.org/10.1038/350669a0>
- R Core Team (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Ruiz, E. & Kuhn, M. (2023). *tidypredict: Run Predictions Inside the Database*. R package version 0.5, <https://CRAN.R-project.org/package=tidypredict>
- Thompson, R.M. & Townsend, C.R. (2005). Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams. *Oikos*, **108**, 137-148. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.11600.x>
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L.D., François, R., Grolemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T.L., Miller, E., Bache, S.M., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D.P., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K. & Yutani, H. (2019). Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, **4**, 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Wootton, J.T. (1994). The Nature and Consequences of Indirect Effects in Ecological Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **25**, 443–466. <http://www.jstor.org/stable/2097320>
-