

Análise do modelo ecossistêmico de
Loreau-Thébault: contribuindo para a
consistência de um dos blocos teóricos da
pesquisa em Biodiversidade e Funcionamento de
Ecossistemas (BFE)

Anderson A. Eduardo¹,

Programa de Pós-graduação em Ecologia, IBIO – UFBA, 40.170-290,
Salvador/BA.

Resumo. O modelo de Loreau-Thébault (2003) foi elaborado para investigar o efeito da biodiversidade sobre processos ecossistêmicos (BFE). Projeções obtidas a partir desse modelo já estão sendo alvo de testes empíricos, mas uma compreensão mais consistente do comportamento do modelo ainda carece de estudos. Portanto, o presente estudo apresenta a análise da estabilidade local das soluções desse modelo. O sistema de equações apresenta três soluções, sendo que as suas expressões analíticas foram obtidas e são apresentadas. Os resultados revelam qualitativamente que, em resposta à variação de um parâmetro, as soluções podem se cruzar e trocar estabilidade (bifurcações transcíticas), sendo observado a seguinte sequência para as regiões estáveis das soluções: solução com apenas nutrientes no sistema; solução com nutrientes e população de plantas; solução com nutrientes, população de plantas e de herbívoros. As expressões analíticas das bifurcações para cada um dos parâmetros do modelo foram obtidas e são apresentadas. Esses resultados contribuem para uma compreensão mais clara do comportamento das soluções do modelo de Loreau-Thébault, permitindo que o seu emprego como um bloco teórico da pesquisa em BEF seja feito em um contexto teórico mais esclarecido.

Palavras-chave: *ecologia; dinâmica de populações; interações tróficas; equações diferenciais; sistemas dinâmicos.*

¹andersonaed@gmail.com

1. Introdução

Tradicionalmente, em ecologia, a biodiversidade (ou diversidade biológica) tem sido estudada como uma variável resposta a processos e mudanças nos fatores ambientais abióticos (Loreau, 1998). O histórico dos estudos que buscam encontrar padrões na distribuição da diversidade de espécies remontam à própria história da ecologia (Maclaurin e Sterelny, 2008). Somente depois da constatação da exacerbada taxa de extinção atual foi que houve um esforço para buscar entender os potenciais efeitos da biodiversidade, como uma variável independente, sobre o funcionamento dos ecossistemas (Ebenman, 2011). De acordo com Caliman et al. (2009), a literatura científica em BFE (Biodiversidade e Funcionamento de Ecossistemas) tem crescido consistentemente desde a década de 1990.

A primeira década de desenvolvimento da pesquisa em BFE foi marcada por amplos debates, rendendo a conciliação de esforços empíricos e teóricos marcantes para a ecologia (Bengtsson, 1998; Naeem, 2002; Loreau et al., 2002). Passadas duas décadas de investigação e debate, a relação positiva entre biodiversidade e o funcionamento de ecossistemas se consolidou como um dos mais recentes paradigmas da ecologia (Naeem, 2002).

Além dos modelos conceituais que constituíram as principais hipóteses iniciais de pesquisa em BFE (Loreau, 2001), a resposta dos ecossistemas à diversidade de espécies também tem sido investigada através de modelos matemáticos (Loreau, 1998; Thébault e Loreau, 2003; Goudard e Loreau, 2008). Tais estudos têm ajudado a entender a relação diversidade versus processos ecossistêmicos e têm produzido hipóteses úteis para este fim, direcionando e otimizando esforços empíricos (Filip et al., 2014). Modelos tradicionais, do tipo Lotka-Volterra, são empregados em alguns casos (e.g. Worm et al., 2002), mas o modelo ecossistêmico disponibilizado por Loreau (1996, 1998) foi desenvolvido especificamente para BFE. Ele tem sido expandido e empregado para estudar mecanisticamente a influência de interações tróficas (Thébault e Loreau, 2003, 2005) e não tróficas (Goudard e Loreau, 2008) na dinâmica de processos ecossistêmicos hipotéticos.

Apesar de constituir um dos blocos teóricos em BFE, sendo empregado em explorações e sínteses teóricas (Filip et al., 2014; Loreau, 2010), as propriedades dinâmicas básicas do modelo de Loreau e suas variações permanecem pouco estudadas. Loreau (1996), quando propôs o modelo, analisou a coexistência de cadeias tróficas e também verificou que existem soluções estáveis

para um número arbitrário de plantas e herbívoros. Entretanto, a natureza dessa estabilidade das soluções não foi estudada por Loreau nem por trabalhos subsequentes.

De acordo com Hastings (2001), oscilações são uma propriedade importante dos sistemas ecológicos e podem afetar a persistência de espécies e também influenciar a resposta do sistema à perturbações (Sherratt et al., 1997; Ims et al., 2008; Ims e Fuglei, 2005). Portanto, existe uma lacuna na literatura sobre um aspecto relevante do comportamento das soluções do modelo de Loreau. Neste contexto, no presente estudo eu analisei o comportamento das soluções da versão do modelo de Loreau disponível em Thébault e Loreau (2003), lançando mão das técnicas de análise de estabilidade local para sistemas dinâmicos. Com isso, espero contribuir para uma maior consistência teórica no emprego do modelo ecossistêmico de Loreau e suas variações.

2. O modelo de Loreau-Thébault

O modelo consiste de um sistema de equações diferenciais ordinárias acopladas que simula um ecossistema com um nutriente limitante ($R(t)$), plantas ($P(t)$) e herbívoros ($H(t)$). Para facilitar as manipulações analíticas, empreguei uma versão reduzida do modelo e não considerarei o nível trófico dos carnívoros em no presente estudo. No compartimento do solo, o nutriente limitante chega até a zona de contato com as raízes das plantas ($L(t)$) a uma taxa k . Uma vez em contato com as raízes, ele é absorvido e convertido em biomassa de plantas a uma taxa a . Através de herbivoria (coeficiente b no modelo), o nutriente pode passar da biomassa das plantas para a biomassa dos herbívoros. Através de processos biológicos, como mortalidade ou perda de folhas pelas plantas, o nutriente pode deixar a biomassa das plantas e herbívoros e voltar para o solo (parâmetros m e d). Parte do nutriente é perdida pelo ecossistema local (parâmetros λ_P e λ_H) e outra parte ($(1 - \lambda_P)$ e $(1 - \lambda_H)$) é reciclada, voltando a compor o pool de nutriente local. Finalmente, nas fronteiras do ecossistema, o nutriente flui entre o estoque local e seus vizinhos a uma taxa λ_R . De acordo com o exposto por Loreau (1996, 1998), o ecossistema simulado tem apenas um nutriente limitante e a dinâmica da biomassa na população de plantas e de herbívoros pode ser modelada a partir desse nutriente. Tal sistema é representado na figura 1 e pode ser expresso pelo seguinte sistema de equações

diferenciais ordinárias (Eq. 2.1):

$$\begin{aligned}
 \frac{dR}{dt} &= \lambda_R(R_0 - R) - \frac{V_P}{V_R}k(R - L) + \frac{1}{V_R}(1 - \lambda_P)mP + \frac{1}{V_R}(1 - \lambda_H) \\
 \frac{dL}{dt} &= k(R - L) - \frac{1}{V_P}aPL \\
 \frac{dP}{dt} &= aPL - mP - bPH \\
 \frac{dH}{dt} &= bPH - dH
 \end{aligned}
 \tag{2.1}$$

Em que, além das variáveis e parâmetros já mencionados, V_P e V_R são, respectivamente, os volumes da biomassa de plantas e de nutrientes no solo e R_0 é a concentração de nutriente nos ecossistemas vizinhos.

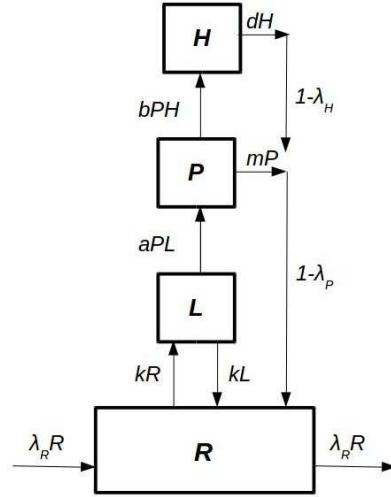


Figura 1: Diagrama de fluxo do modelo de Thébault-Loreau. Os compartimentos representam a biomassa das populações de plantas e herbívoros, a concentração de nutrientes na zona de absorção das raízes e no solo (respectivamente: P =plantas, H =herbívoros, L =zona de absorção de nutrientes e R =nutriente). As taxas (absorção e conversão de nutriente em biomassa de plantas e herbívoros, perda de biomassa por essas populações e reciclagem local do nutriente limitante) estão representadas pelas setas, com a inscrição dos parâmetros que as simulam nas equações do modelo.

Existem três soluções biologicamente relevantes para este sistema: $S1 = (\bar{R}, \bar{L}, 0, 0)$, $S2 = (\hat{R}, \hat{L}, \hat{P}, 0)$ e $S3 = (\tilde{R}, \tilde{L}, \tilde{P}, \tilde{H})$ (veja figura 3). No primeiro caso não existem plantas (nem herbívoros) no sistema e a concentração de nutriente no compartimento abiótico entra em equilíbrio no ponto (Eq. 2.2):

$$\begin{aligned}\bar{R} &= R_0 \\ \bar{L} &= R_0 \\ \bar{P} &= 0 \\ \bar{H} &= 0\end{aligned}\tag{2.2}$$

A segunda solução ($S2$) representa o caso em que a população de plantas e seu recurso existem no sistema na ausência de herbívoros. Ele é descrito pelo ponto (Eq. 2.3):

$$\begin{aligned}\hat{R} &= \frac{kmV_P\lambda_P + aR_0V_R\lambda_R}{(V_R\lambda_R + kV_P\lambda_P)a} \\ \hat{L} &= \frac{m}{a} \\ \hat{P} &= \frac{(aR_0 - m)kV_PV_R\lambda_R}{(V_R\lambda_R + kV_P\lambda_P)am} \\ \hat{H} &= 0\end{aligned}\tag{2.3}$$

\hat{R} , \hat{L} e \hat{P} devem apresentar valores positivos para que haja sentido biológico. Portanto, para a expressão de \hat{P} , verifica-se a condição $aR_0 > m$. Isso significa que a taxa de incorporação e conversão do nutriente limitante em biomassa (a), combinada com o fluxo de entrada de nutriente no ecossistema (I), deve ser maior do que a taxa de conversão de biomassa em matéria orgânica morta (m), combinada com o fluxo de saída de nutriente do ecossistema. Caso contrário, \hat{P} iguala a zero, significando a extinção da população de plantas. A solução $S3$ representa o ponto fixo interior do sistema dinâmico, coexistindo plantas e

herbívoros (Eq. 2.4):

$$\begin{aligned}
\tilde{R} &= \frac{(b^2kR_0V_P + abdR_0)V_R\lambda_R - (bdkmV_P + ad^2m)\lambda_P + (bdkmV_P + ad^2m)\lambda_H}{(b^2kV_P + abd)V_R\lambda_R + abdkV_P\lambda_H} \\
\tilde{L} &= \frac{bkR_0V_PV_R\lambda_R - dkmV_P\lambda_P + dkmV_P\lambda_H}{(bkV_P + ad)V_R\lambda_R + abdkV_P\lambda_H} \\
\tilde{P} &= \frac{d}{b} \\
\tilde{H} &= \frac{((abkR_0 - bkm)V_P - adm)V_R\lambda_R - adkmV_P\lambda_P}{(b^2kV_P + abd)V_R\lambda_R + abdkV_P\lambda_H}
\end{aligned} \tag{2.4}$$

3. Estabilidade local e bifurcações

Para estudar a estabilidade local de cada uma das soluções, analisei os autovalores de matrizes jacobianas do sistema calculadas para cada um dos pontos fixos. Assim, no caso da solução mais simples, S_1 , obtive a matriz Jacobiana (J_{S_1}):

$$J_{S_1} = \begin{pmatrix} -\lambda_R - k\frac{V_P}{V_R} & k\frac{V_P}{V_R} & m\frac{1-\lambda_P}{V_R} & d\frac{1-\lambda_H}{V_R} \\ k & -k & -\frac{aR_0}{V_P} & 0 \\ 0 & 0 & aR_0 - m & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -d \end{pmatrix}$$

Essa matriz, J_{S_1} , apresenta o seguinte polinômio característico (Eq. 3.5):

$$\begin{aligned}
(X + d)(X - aR_0 + m)(V_RX^2 + V_R\lambda_RX \\
+ kV_RX + kV_PX + kV_R\lambda_R)\frac{1}{V_R} = 0 \quad (3.5)
\end{aligned}$$

Os autovalores obtidos a partir dessa expressão são (Eq. 3.6):

$$\begin{aligned}
 X' &= \frac{\pm \left(\sqrt{(V_R \lambda_R + k V_P + k V_R)^2 - 4 k \lambda_R V_R^2} \right) - (V_R \lambda_R - k V_R - k V_P)}{2 V_R} \\
 X'' &= a R_0 - m \\
 X''' &= -d
 \end{aligned} \tag{3.6}$$

De modo geral, a solução $S1$ será estável localmente se os autovalores apresentarem parte real menor que zero (Murray, 2002; Otto e Day, 2007). Como os parâmetros deverão ser sempre valores positivos, observa-se que a expressão de X sempre resultará autovalores com parte real negativa para qualquer V_P , V_R , k e λ_R . A expressão X''' será sempre negativa e X'' será positiva apenas quando a condição $a R_0 > m$ não for satisfeita (i.e. não existirem plantas no sistema). A natureza dessa estabilidade dependerá do termo com a raiz quadrada, podendo ser assintoticamente estável (i.e. nó estável), se esse termo resultar em um número real, ou apresentar oscilações (i.e. espiral estável), caso ocorra parte imaginária associada. A expressão X' não permite uma visualização clara desse aspecto, por isso empreguei soluções numéricas para estudar o sinal dessa expressão. Nossos resultados mostram que a solução $S1$ será assintoticamente estável, assumindo valores positivos para os parâmetros (para que haja sentido biológico) e $a R_0 < m$ (veja figura 3).

Para estudar a solução $S2$, eu obtive a matriz jacobiana do sistema nessa solução, que tem a expressão (J_{S2}):

$$J_{S2} = \begin{pmatrix} -\lambda_R - k \frac{V_P}{V_R} & (1 - \lambda_P) \frac{m}{V_R} & k \frac{V_P}{V_R} & (1 - \lambda_H) \frac{d}{V_R} \\ k & -k - \frac{(a R_0 - m) k V_R \lambda_R}{(V_R \lambda_R + k V_P \lambda_P) m} & -\frac{m}{V_P} & 0 \\ 0 & \frac{(a R_0 - m) k V_P V_R \lambda_R}{(V_R \lambda_R + k V_P \lambda_P) m} & 0 & \frac{(a R_0 - m) k V_P V_R \lambda_R b}{(V_R \lambda_R + k V_P \lambda_P) a m} \\ 0 & 0 & 0 & \frac{(a R_0 - m) k V_P V_R \lambda_R b}{(V_R \lambda_R + k V_P \lambda_P) a m} - d \end{pmatrix}$$

A manipulação algébrica de J_{S_2} para a obtenção das expressões dos seus autovalores é de difícil tratamento. Assim, eu optei pelo uso de soluções numéricas para estudar o sinal dos autovalores dessa solução figura 3. Os resultados mostraram que, a partir de valores críticos para a , m e R_0 , ocorre uma bifurcação transcítica, de modo que a solução S_1 passa a ser instável e a solução S_2 passa a ser estável. Em termos ecológicos, esses resultados reforçam a consistência teórica do modelo de Thébault-Loreau, pois significam que características biológicas mínimas para uma determinada espécie (i.e. capacidade de aproveitar o nutriente limitante, a ; capacidade de sobreviver ao ambiente local, m ; disponibilidade suficiente de nutriente, R_0) são requeridas para que uma população possa ocupar o ecossistema.

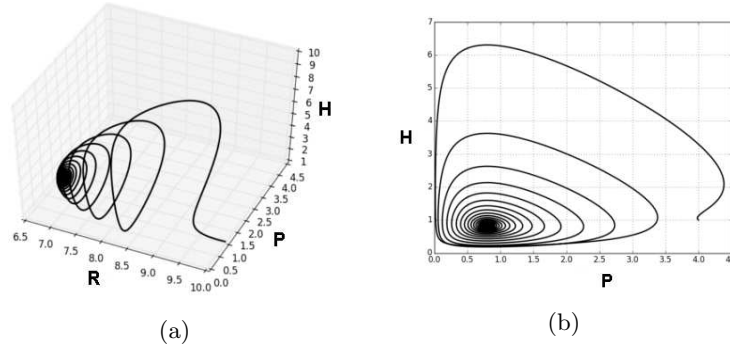


Figura 2: Dinâmica do sistema na solução $S_3 = (\tilde{R}, \tilde{L}, \tilde{P}, \tilde{H})$, ilustrando a espiral estável após a bifurcação (i.e. quando $a > 0.1656$). A figura 2a ilustra a dinâmica do sistema no espaço de dimensões R , P e H , enquanto a figura 2b considera apenas as populações de plantas, P , e herbívoros, H . Os parâmetros empregados são os mesmos da figura 3. As condições iniciais são: $R = 10$ e $L = P = H = 1$.

Através desse mesmo procedimento, eu derivei a matriz jacobiana do sistema em S_3 , que tem a expressão (J_{S_3}):

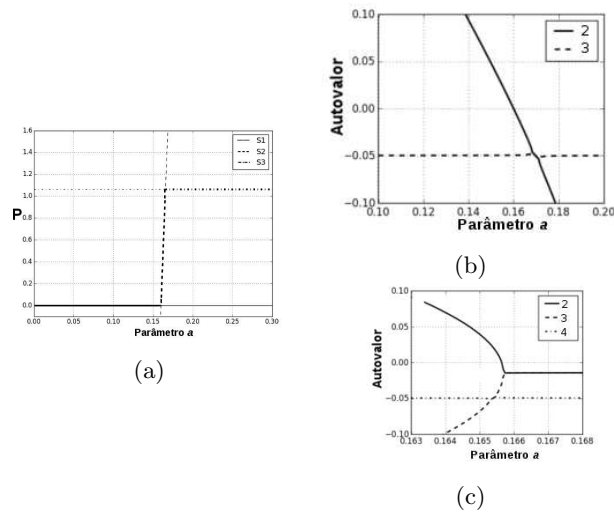


Figura 3: Resultados numéricos para as soluções do sistema de equações do modelo e para os autovalores, em função do parâmetro a (os mesmos resultados qualitativos são obtidos com os demais parâmetros). Figura 3a: resultados numéricos para $S1$ (linha), $S2$ (tracejado) e $S3$ (tracejado com pontilhado). As partes em negrito das curvas indicam as regiões onde uma solução é estável, as demais indicam onde a solução é instável. As bifurcações ocorrem com $a = 0,16$ e $a = 0,1656$. Figura 3b: resultado numérico para o segundo e o terceiro autovalor da solução $S2 = (\hat{R}, \hat{L}, \hat{P}, 0)$, em resposta ao parâmetro a (o primeiro autovalor foi sempre menor que zero e não aparece na região do gráfico). Observa-se que, quando $a = 0,16$, o segundo autovalor deixa de ser positivo e passa a ser negativo, levando a uma bifurcação transcritical, na qual $S2$ deixa de ser um ponto de sela e passa a ser um nó estável (i.e. após a bifurcação, os autovalores são sempre números reais e negativos). Figura 3c: resultado numérico para o segundo, terceiro e quarto autovalores da solução $S3 = (\tilde{R}, \tilde{L}, \tilde{P}, \tilde{H})$, na qual uma bifurcação transcritical ocorre em $a = 0,1656$, fazendo com que $S3$ deixe de ser um ponto de sela e passa a ser uma espiral estável (i.e. após a bifurcação os autovalores apresentam parte real sempre negativa, mas com parte imaginária associada). Os parâmetros empregados foram: $m = b = d = 0,8$; $k = 0,5$; $R_0 = 5$; $V_P = 10$; $V_R = 1000$; $\lambda_R = 0,05$; $\lambda_P = \lambda_H = 0,02$.

$$J_{S3} = \begin{pmatrix} -\frac{\lambda_R + kV_P}{V_R} & k\frac{V_P}{V_R} & (1-\lambda_P)\frac{m}{V_R} & (1-\lambda_H)\frac{d}{V_R} \\ k & -\frac{bkV_P + ad}{bV_P} & -\frac{abkR_0V_R\lambda_R - adkm\lambda_P + adkm\lambda_H}{(bkV_P + ad)V_R\lambda_R + adkV_P\lambda_H} & 0 \\ 0 & \frac{d}{a} & 0 & -d \\ 0 & 0 & \frac{((abkR_0 - bkm)V_P - adm)V_R\lambda_R - adkmV_P\lambda_P}{(bkV_P + ad)V_R\lambda_R + adkV_P\lambda_H} & 0 \end{pmatrix}$$

A partir dela, estudei numericamente o sinal dos autovalores. Os resultados mostraram que para todos os parâmetros do modelo existem valores críticos, em que a solução estável deixa de ser $S2$ e passa a ser $S3$, sendo que $S3$ é uma espiral estável (i.e. com a bifurcação, o sistema deixa de apresentar autovalores reais positivos e passa a apresentar autovalores complexos e com parte real sempre negativa) (figura 3 e figura 2).

Como todas as bifurcações identificadas são transcricas, as suas expressões algébricas puderam ser determinadas igualando as expressões das soluções e resolvendo essa equação para cada um dos parâmetros. Os resultados desse procedimento estão apresentados na tabela 1.

4. Discussão

A primeira versão do modelo aqui estudado foi proposto por Loreau (1996), sendo que a estrutura conceitual foi proposta por Huston e DeAngelis (1994), para o estudo da competição entre espécies em ecossistemas. De acordo com estes últimos autores, os modelos clássicos para competição interespecífica contém em seu arcabouço conceitual a premissa de que a disponibilidade de nutrientes para a comunidade é espacialmente homogênea. A estrutura conceitual proposta e explorada por Huston e DeAngelis (1994) é mais geral, incorporando ambientes homogêneos ou heterogêneos e fornecendo previsões complementares às clássicas. De fato, Loreau (1996) conduziu uma análise para avaliar as condições para a coexistência de espécies e verificou que o comportamento de seu modelo (a versão que serviu de base para o modelo do presente estudo) abrange aspectos fundamentais dos modelos clássicos de competição entre espécies. Desde Loreau (1996) esse modelo tem sido empregado principalmente para explorações numéricas de cenários em BFE, mas não

Tabela 1: Expressões analíticas das bifurcações do modelo ecossistêmico de Loreau-Thébault. A primeira coluna apresenta os parâmetros do modelo; a segunda coluna apresenta as expressões algébricas para a bifurcação que ocorre quando a solução $S1$ toca a solução $S2$; a terceira coluna apresenta as expressões algébricas para a bifurcação que ocorre quando a solução $S2$ toca a solução $S3$.

Parameter	$S1 \leftrightarrow S2$	$S2 \leftrightarrow S3$
a	$\frac{m}{R_0}$	$\frac{kV_P V_R \lambda_R b}{(bkV_P R_0 - dm)V_R \lambda_R + dkmV_P \lambda_P}$
b	—	$\frac{(V_R \lambda_R + kV_P \lambda_P)adm}{(aR_0 m)kV_P V_R \lambda_R}$
m	aR_0	$\frac{R_0 kV_P V_R \lambda_R b}{(bkV_P + da)V_R \lambda_R + dkaV_P \lambda_P}$
d	—	$\frac{(aR_0 - m)kV_P V_R \lambda_R b}{(V_R \lambda_R + kV_P \lambda_P)am}$
R_0	$\frac{m}{a}$	$\frac{kmV_P V_R \lambda_R + (V_R \lambda_R + kV_P \lambda_P)adm}{abkV_P V_R \lambda_R}$
k	—	$\frac{dmV_R \lambda_R}{(aR_0 - m)bV_P V_R \lambda_R - admV_P \lambda_P}$
λ_P	—	—
λ_H	—	—
λ_R	—	$\frac{dkmV_P \lambda_P}{(aR_0 - m)bkV_P V_R - admV_R}$
V_P	—	$\frac{dmV_R \lambda_R}{(aR_0 m)bkV_R \lambda_R adm \lambda_P}$
V_R	—	$\frac{dkmV_P \lambda_P}{(aR_0 m)bkV_P \lambda_R adm \lambda_R}$

para explorações sobre suas propriedades fundamentais. Portanto, os resultados obtidos aqui tratam-se, essencialmente, de uma ampliação das informações disponíveis, limitadas àquelas produzidas inicialmente por seu autor.

No presente estudo, foram calculadas analiticamente as três soluções ecologicamente significativas para o sistema de equações, rendendo relevantes informações sobre o funcionamento dos ecossistemas cujo funcionamento seja capturado pelo modelo. Tais soluções são consistentes, do ponto de vista da teoria ecológica. As características das plantas e herbívoros afetam a habilidade de suas populações persistirem no ecossistema, sendo que as características abióticas (disponibilidade de nutrientes) também podem ser limitantes.

As expressões para as bifurcações (1) mostraram que a capacidade dos herbívoros em manter populações no ecossistema depende criticamente da capacidade da população de plantas persistirem localmente (veja a condição $aR_0 - m > 0$). A capacidade das plantas em suportar uma população de herbívoros depende explicitamente das características espécie-específicas das plantas presentes no ecossistema (especificamente, do volume V_P , ou seja, quanto mais contato entre raízes e nutrientes, maior produtividade de biomassa, definindo a capacidade daquela espécie de planta para suportar herbívoros), das características espécie-específicas dos herbívoros (especificamente, da sua habilidade em consumir e converter a biomassa de plantas em biomassa de herbívoros, b e d), e das propriedades ambientais (o fluxo de entrada de nutrientes no ecossistema, R_0 , e o seu fluxo até as raízes das plantas, k). De forma especial, as expressões da tabela 1 mostram que quanto menor o fluxo de entrada de nutrientes, R_0 , maior será a restrição ambiental local contra espécies de plantas com baixa capacidade de produção de biomassa (matematicamente, quanto menor R_0 , maior deverá ser a). Ecologicamente, quanto menor o aporte de nutriente ao ecossistema, mais intensa e restritiva será a competição intra-específica entre os produtores.

5. Conclusão

Os resultados obtidos representam novas informações e contribuem com a compreensão atual da dinâmica do modelo de Loreau-Thébault. Futuros trabalhos que analisem a versão do modelo com mais níveis tróficos (aqui não foi considerado o nível trófico dos carnívoros) e com múltiplas espécies em cada nível trófico são necessários. Espero que este trabalho ajude a fornecer um

contexto teórico mais esclarecido e consistente para o emprego deste modelo ecossistêmico.

Agradecimentos

Agradeço à Profa. Dra. Suani Pinho e à Profa. Flora Bacelar (do Instituto de Física da UFBA), ao Prof. Pedro Rocha (do Instituto de Biologia da UFBA) e à Profa. Sabrina Araújo (do Instituto de Física da UFPR). Agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) pela bolsa de doutorado concedida durante a realização deste trabalho.

Referências

- Bengtsson, J. (1998). Which species what kind of diversity which ecosystem function some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Applied Soil Ecology*, 10(3):191–199.
- Caliman, A., Pires, A. F., Esteves, F. A., Bozelli, R. L., e Farjalla, V. F. (2009). The prominence of and biases in biodiversity and ecosystem functioning research. *Biodiversity & Conservation*, 19(3):651–664.
- Ebenman, B. (2011). Response of ecosystems to realistic extinction sequences. *Journal of Animal Ecology*, 80(2):307–309.
- Filip, J., Bauer, B., Hillebrand, H., Beniermann, A., Gaedke, U., e Moorthi, S. D. (2014). Multitrophic diversity effects depend on consumer specialization and species-specific growth and grazing rates. *Oikos*, 123(8):912–922.
- Goudard, A. e Loreau, M. (2008). Nontrophic interactions, biodiversity, and ecosystem functioning – an interaction web model. *American Naturalist*, 171(1):91–106.
- Hastings, A. (2001). Transient dynamics and persistence of ecological systems. *Ecology Letters*, 4(3):215–220.
- Huston, M. A. e DeAngelis, D. L. (1994). Competition and coexistence – the effects of resource transport and supply rates. *American Naturalist*, 144(6):954–977.

- Ims, R. A. e Fuglei, E. V. A. (2005). Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change. *Bioscience*, 55(4):311–322.
- Ims, R. A., Henden, J., e Killengreen, S. T. (2008). Collapsing population cycles. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(2):79–86.
- Loreau, M. (1996). Coexistence of multiple food chains in a heterogeneous environment: interactions among community structure, ecosystem functioning, and nutrient dynamics. *Mathematical Biosciences*, 134(2):153–188.
- Loreau, M. (1998). Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(10):5632–5636.
- Loreau, M. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning – current knowledge and future challenges. *Science*, 294(5543):804–808.
- Loreau, M. (2010). Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 365(1537):49–60.
- Loreau, M., Naeem, S., e Inchausti, P. (2002). *Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford.
- MacLaurin, J. e Sterelny, K. (2008). *What is biodiversity*. University of Chicago Press, Chicago.
- Murray, J. D. (2002). Mathematical biology i – an introduction. In *Interdisciplinary Applied Mathematics*, volume 17, página 551p. Springer, New York.
- Naeem, S. (2002). Ecosystem consequences of biodiversity loss: The evolution of a paradigm. *Ecology*, 83(2):1537–1552.
- Otto, S. P. e Day, T. (2007). *A biologist's guide to mathematical modeling in ecology and evolution*. Princeton University Press, New Jersey.
- Sherratt, J. A., B. T. Eagan, T. B., e Lewis, M. A. (1997). Oscillations and chaos behind predator-prey invasion: mathematical artifact or ecological reality. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 352(1349):21–38.

Thébault, E. e Loreau, M. (2003). Food-web constraints on biodiversity-ecosystem functioning relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(25):14949–14954.

Thébault, E. e Loreau, M. (2005). Trophic interactions and the relationship between species diversity and ecosystem stability. *American Naturalist*, 166(4):E95–E114.

Worm, B., Lotze, H. K., Hillebrand, H., e Sommer, U. (2002). Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem functioning. *Nature*, 417(6891):848–851.

