

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS AMBIENTAIS**

PEDRO PONTES BUENO GUERRA

**COMPLEXIDADE E ESTABILIDADE EM REDES
TRÓFICAS DE ECOSSISTEMAS DE ÁGUA DOCE**

**SÃO CARLOS - SP
2025**

PEDRO PONTES BUENO GUERRA

**COMPLEXIDADE E ESTABILIDADE EM REDES
TRÓFICAS DE ECOSSISTEMAS DE ÁGUA DOCE**

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação em
Ecologia e Recursos Naturais da
Universidade Federal de São Carlos
para obtenção do título de Mestre
em Ecologia e Recursos Naturais.

Área de concentração: Ecologia e
Recursos Naturais

Orientador: Dr. Victor Satoru Saito

**São Carlos - SP
2025**



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais

Folha de Aprovação

Defesa de Dissertação de Mestrado do candidato Pedro Pontes Bueno Guerra, realizada em 01/10/2025.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Victor Satoru Saito (UFSCar)

Profa. Dra. Carolina Reigada Montoya (UFSCar)

Profa. Dra. Karoline Ceron (UFC)

O Relatório de Defesa assinado pelos membros da Comissão Julgadora encontra-se arquivado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais.

Em memória de minha avó Filomena

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Natália e Paulo, por serem amor, apoio e exemplo incondicional. Amo vocês imensuravelmente.

Ao meu irmão, Gabriel, por transcender irmandade muito além do laço sanguíneo.

Às minhas avós, Filomena (*in memoriam*) e Bilú, pela ternura que sempre me acompanha.

À minha cunhada, Andressa, por ser família.

Aos amigos de Santos, São Carlos e São Paulo, por também serem família.

Ao meu orientador, professor Victor, pela amizade e apoio constantes, além de todo o respeito que sempre me foi oferecido. Obrigado pelos ensinamentos e paciência ao longo de todo o processo.

A toda a “Equipe Intervalos” - Erika, José, Julia, Laura e Luisinho - responsáveis diretos por esse trabalho ser possível. Obrigado pelos aprendizados e parceria, tornando todo o caminho não só enriquecedor, mas também prazeroso.

Aos demais colegas de laboratório, por toda a receptividade e ajuda.

Aos parceiros estadunidenses, Brian Bush, Bryan Brown, Christopher Swan, Gretel Bauer e Kurt Anderson pela parceria, comprometimento e suporte.

Ao professor Tadeu Siqueira, pela generosidade no aprimoramento do primeiro capítulo da dissertação.

Aos membros da banca examinadora, por aceitarem participar, avaliar e contribuir para o aprimoramento do trabalho.

À UFSCar e PPGERN, pelo suporte, disciplinas cursadas e conhecimento compartilhado.

À CAPES, CNPq, FAPESP (processo 2024/02873-1) e NSF pelo apoio financeiro.

“Se podes olhar, vê. Se podes ver, repara.”

José Saramago

RESUMO

Esta dissertação investiga a relação entre complexidade e estabilidade em redes tróficas de ecossistemas de água doce, estruturando-se em dois capítulos principais. O primeiro capítulo apresenta uma revisão dos conceitos-chave necessários para compreender a estrutura, a estabilidade e a complexidade das redes tróficas, acompanhada de uma análise das tendências recentes na literatura. Nele, realizamos uma quantificação geral dos estudos que abordam esses temas em ecossistemas de água doce e, em seguida, uma investigação mais aprofundada sobre as tendências publicadas nos últimos cinco anos. Os resultados destacaram os países, temas e ecossistemas mais estudados, além de elucidar as direções atuais do debate sobre estabilidade e complexidade. Essa revisão evidenciou também o avanço de abordagens multivariadas, refletindo a importância de métodos integrativos para compreender processos moldados por múltiplos fatores. O segundo capítulo traz um estudo empírico sobre a estabilidade das redes tróficas e sua relação com a complexidade em comunidades de riachos tropicais e temperados, avaliando as diferenças na dissimilaridade dessas comunidades ao longo do espaço e do tempo. Foram testadas hipóteses relacionadas a: (i) diferenças estruturais entre redes tropicais e temperadas; e (ii) fatores que favorecem a estabilidade nesses sistemas. O estudo revelou diferenças marcantes entre as estruturas das redes e padrões divergentes de diversidade em sua composição. Observou-se apenas uma fraca correlação entre parâmetros de complexidade e estabilidade, sugerindo maior instabilidade em redes tropicais e maior estabilidade em temperadas. Esses resultados ressaltam a necessidade de aprimorar modelos preditivos de interações e métricas de estabilidade, bem como de avançar em estudos que relacionem aspectos estruturais das redes à sua resiliência. De forma geral, este trabalho busca oferecer uma visão integrada sobre a complexidade e a estabilidade das redes tróficas, revisando conceitos, destacando tendências de pesquisa e apresentando um estudo de caso empírico. Os resultados reforçam a natureza multifatorial e multivariada desses processos, além da relevância de continuar investigando o tema para aprimorar a conservação de espécies, o manejo de serviços ecossistêmicos e a compreensão mais ampla dos processos ecológicos.

Palavras-chave: Complexidade. Ecossistemas de água doce. Estabilidade. Redes Tróficas.

ABSTRACT

This thesis investigates the relationship between complexity and stability in food webs of freshwater ecosystems, and is structured into two main chapters. The first chapter presents a review of the key concepts necessary to understand food web structure, stability, and complexity, together with an analysis of recent trends in the literature. In this chapter, we provide a general quantification of studies addressing these topics in freshwater ecosystems, followed by a more in-depth examination of research published in the last five years. The results highlighted the most frequently studied countries, themes, and ecosystems, while also elucidating current directions in the debate on stability and complexity. This review further revealed the growing use of multivariate approaches, reflecting the importance of integrative methods to better understand processes shaped by multiple factors. The second chapter presents an empirical study on the stability of food webs and its relationship with complexity in tropical and temperate stream communities, assessing differences in community dissimilarity across space and time. We tested hypotheses related to: (i) structural differences between tropical and temperate food webs; and (ii) factors that enhance stability in these systems. The study revealed clear differences between the structures of tropical and temperate webs, as well as divergent patterns of diversity in their composition. Only a weak correlation was found between complexity parameters and stability, suggesting increase in instability in tropical webs and increase in stability in temperate ones. These results underscore the need to improve predictive models of interactions and stability metrics, as well as to advance studies that link structural aspects of food webs to their resilience. Overall, this work seeks to provide an integrated perspective on food web complexity and stability by reviewing concepts, highlighting current research trends, and presenting an empirical case study. The findings reinforce the multifactorial and multivariate nature of these processes, while also emphasizing the importance of continued research to enhance species conservation, the management of ecosystem services, and the broader understanding of ecological processes.

Keywords: Complexity. Freshwater ecosystems. Stability. Trophic networks.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Conceitos-chave na Estrutura de Redes Ecológicas.

Figura 2 - Definições de estabilidade em redes tróficas.

Figura 3 - Definições de complexidade em redes tróficas.

Figura 4 - Distribuição de Publicações (1975-2024).

Figura 5 - Resumo das principais quantificações e distribuição de publicações ao longo de 5 anos (2020-2024).

Figura 6 - Resultado esperado para a primeira hipótese.

Figura 7 - Resultado esperado para a segunda hipótese.

Figura 8 - Síntese da Metodologia.

Figura 9 - Cálculo da Estabilidade da Rede Trófica.

Figura 10 - Rede Trófica brasileira: mês de Setembro, sítio 4_lajeado.

Figura 11 - Rede trófica estadunidense: mês de setembro, sítio CASC.

Figura 12 - Comparação de métricas de complexidade e estabilidade entre redes tróficas tropicais e temperadas.

Figura 13 - Correlação individual entre métricas de estabilidade e complexidade para as redes tróficas tropicais.

Figura 14 - Correlação individual entre métricas de estabilidade e complexidade para as redes tróficas temperadas.

Figura 15 - Composições dos Componentes Principais 1 e 2 da PCA.

Figura 16 - Modelo Linear Generalizado Misto: Correlação entre Componente 2 e Estabilidade para redes temperadas e tropicais.

Figura 17 - Dissimilaridade espacial e temporal, por abundância e biomassa, entre regiões tropicais e temperadas.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Resumo dos parâmetros utilizados pelo algoritmo *fluxweb* para cálculo da estabilidade em redes tróficas.

Tabela 2 - Resultados do modelo generalizado misto (distribuição gamma) associando métricas de complexidade e estabilidade em redes tróficas tropicais e temperadas.

Tabela 3 - Modelo misto relacionando dissimilaridade em escala espacial.

Tabela 4 - Modelo misto relacionando dissimilaridade em escala temporal.

SUMÁRIO

1. APRESENTAÇÃO DO TRABALHO	11
2. INTRODUÇÃO GERAL	12
3. REFERÊNCIAS	13
4. CAPÍTULO I: A estrutura das redes tróficas e o debate entre complexidade e estabilidade: tendências emergentes em ecossistemas de água doce	15
4.1 Resumo	16
4.2 Introdução	17
4.2.1 Redes Tróficas como Redes Ecológicas	18
4.2.2 Estrutura de Redes Tróficas	18
4.2.3 Estabilidade de Redes Tróficas	20
4.2.4 Complexidade de Redes Tróficas	21
4.2.5 O Debate Complexidade-Estabilidade	23
4.3 Metodologia	25
4.4 Resultados	26
4.5 Discussão	28
4.6 Considerações Finais	31
4.7 Referências	32
5. CAPÍTULO II: Relação entre estabilidade e complexidade em redes tróficas de riachos em zonas tropicais e temperadas	38
5.1 Resumo	39
5.2 Introdução	40
5.3 Metodologia	43
5.3.1 Coleta dos dados e montagem das redes tróficas	44
5.3.2 Cálculos de estabilidade e complexidade das redes	45
5.3.3 Análise de diversidade beta	48
5.3.4 Análise dos dados	48
5.4 Resultados	49
5.4.1 Exploração geral dos dados e componentes da rede trófica	49
5.4.2 Montagem das redes tróficas	50
5.4.3 Métricas de complexidade e estabilidade	52
5.4.4 Correlação individual entre complexidade e estabilidade	54
5.4.5 Relação entre métricas de estabilidade e complexidade	57
5.4.6 Diversidade beta espacial e temporal	60
5.5 Discussão	62
5.6 Considerações Finais	65
5.7 Referências	66
5.8 Material Suplementar	69
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	86

1. APRESENTAÇÃO DO TRABALHO

Este trabalho foi elaborado conforme as diretrizes do Regimento Interno (2023) do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal de São Carlos.

A dissertação tem como objetivo investigar eixos centrais da ecologia: as interações entre espécies e processos e dinâmicas emergentes dessas interações. O foco recai sobre ecossistemas aquáticos continentais, notáveis por sua rica biodiversidade, provisão de serviços ecossistêmicos e elevada complexidade. Como objeto de estudo principal, comunidades de macroinvertebrados aquáticos, organismos tão diversos e intrigantes quanto o ecossistema que os abriga.

Diante do crítico cenário ambiental que ameaça esses sistemas — especialmente os efeitos das mudanças climáticas —, nesta dissertação busca explorar um aspecto fundamental das redes tróficas: os mecanismos que moldam sua estabilidade. Mais especificamente, é analisada a clássica relação entre complexidade e estabilidade nessas redes.

O trabalho, após uma breve Introdução Geral, está estruturado em dois capítulos independentes, cada um com Introdução, Metodologia, Resultados, Discussão e Considerações Finais, mas ambos dedicados à mesma temática. O primeiro capítulo consiste em uma revisão bibliográfica, com ênfase nas tendências dos últimos cinco anos de pesquisas investigando a estrutura, estabilidade e complexidade de redes tróficas em ecossistemas de água doce. O segundo apresenta um estudo de caso com dados empíricos, comparando a estrutura, complexidade e estabilidade de redes tróficas em ecossistemas tropicais (Brasil) e temperados (Estados Unidos).

É importante destacar que este trabalho, especialmente o segundo capítulo, só foi possível graças a um grande esforço colaborativo. Sou privilegiado e profundamente grato por ter contado com o apoio de pesquisadores, brasileiros e estrangeiros, dedicados e movidos pela mesma curiosidade científica. De forma especial, agradeço ao meu orientador, professor Victor, pela parceria, incentivo e paciência constantes ao longo desses dois anos, um período de grande evolução pessoal e profissional.

2. INTRODUÇÃO GERAL

Um dos pilares da ecologia se dá por um melhor entendimento dos processos que moldam a biodiversidade - a variedade da vida, do nível ecossistêmico ao genético (Chivian, 2002), elemento fundamental para a viabilidade dos ecossistemas, preservação das espécies e provisão de serviços ecossistêmicos, socioculturais e econômicos (Daly, Baetens & De Baets, 2018; Sayer et al., 2025). Eventos como as mudanças climáticas, desmatamento e o avanço descontrolado da urbanização têm provocado perdas alarmantes da biodiversidade em ritmo acelerado, gerando uma preocupação urgente com o futuro da vida no planeta (Forester & Machlis, 1996; McDonald, Kareiva & Forman, 2008; Dawson et al., 2011; Barlow et al., 2016; Sayer et al., 2025).

Nesse cenário, os ecossistemas de água doce se destacam por concentrarem uma alta diversidade de espécies, mesmo ocupando uma fração ínfima do planeta, apenas 0,8% da superfície terrestre e menos de 0,01% da água disponível na Terra (Irfan & Alatawi, 2019). Apesar de sua vasta riqueza e de fornecer diversos serviços à sociedade (Morales et al., 2023), encontram-se sob nível alarmante de ameaça à sua biodiversidade, que superam os ambientes terrestres mais degradados (Dudgeon et al., 2006), onde se estima que 25% de sua fauna esteja sob risco de extinção (Sayer et al., 2025).

Nos últimos anos, as mudanças climáticas tornaram-se um tema central de preocupação e investigação científica (Dillon, Wang & Huey, 2010; Gilman et al., 2010; Beaumont et al., 2011). Além dos efeitos diretos do clima sobre a biodiversidade, os estudos também têm se concentrado no aprimoramento da capacidade preditiva quanto aos riscos potenciais e aos processos ecológicos associados às transformações climáticas (Bellard et al., 2012). Visando um enfrentamento holístico desse desafio e a formulação de medidas de conservação mais eficazes, é também fundamental aprofundar o nosso entendimento dos mecanismos que operam nas comunidades biológicas — tanto no que tange a relação das espécies com o ambiente quanto em um processo ecológico fundamental e complexo: as interações entre as próprias espécies.

As interações entre espécies moldam a organização da vida, influenciando a distribuição, riqueza e comportamento dos organismos (de Ruiter et al., 2005) e o fluxo de energia ao longo dos ecossistemas, onde dentre as formas de se estudar

essas propriedades nas comunidades ecológicas, as redes tróficas (*food webs*) tornaram-se uma ferramenta valiosa de análise. Compreender os processos que modulam a estabilidade dessas redes — isto é, a capacidade de manterem sua estrutura ou retornarem ao estado original após sofrerem perturbações (Kratina et al., 2012) — é fundamental para a biologia da conservação diante das mudanças climáticas, visto que a sobrevivência das espécies tende a depender fortemente da maneira como elas respondem a essas transformações em escala global (Lurgi et al., 2012).

3. REFERÊNCIAS

BARLOW, J. et al. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. **Nature**, v. 535(7610), pp. 144-147, 2016.

BEAUMONT, L.J. Impacts of climate change on the worlds most exceptional ecoregions. **Proc. Natl Acad. Sci. USA**, v. 108, pp. 2306–2311, 2011.

BELLARD, C et al. Impacts of climate change on the future of biodiversity. **Ecology letters**, v. 15(4), pp. 365-377, 2012.

CHIVIAN, E. (2002). Biodiversity: its importance to human health., **Harvard Medical School, Cambridge**, v. 23,pp. 6-49, 2022.

DALY, A. J., BAETENS, J. M., & DE BAETS, B. Ecological diversity: measuring the unmeasurable. **Mathematics**, v. 6(7), p.119, 2018.

DAWSON, T. P. et al. Beyond predictions: biodiversity conservation in a changing climate. **Science**, v. 332(6025), pp. 53-58, 2011.

DE RUITER, P. C., et al. Food web ecology: playing Jenga and beyond. **Science**, v. 309.5731, pp. 68-71, 2005.

DILLON, M.E., WANG, G. & HUEY, R.B. Global metabolic impacts of recent climate warming. **Nature**, v. 467, pp. 704–706, 2010.

DUDGEON, D et al. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. **Biological reviews**, v. 81(2), pp. 163-182, 2006.

FORESTER, D. J., & MACHLIST, G. E. Modeling human factors that affect the loss of biodiversity. **Conservation Biology**, v. 10(4), pp. 1253-1263, 1996.

GILMAN, S.E et al. A framework for community interactions under climate change. **Trends Ecol. Evol.**, v. 25, pp. 325–331, 2010.

IRFAN, S.; ALATAWI, A. Aquatic ecosystem and biodiversity: A review. **Open Journal of Ecology**, v. 09, pp.1-13, 2019.

KRATINA, P., LECRAW, R. M., INGRAM, T., & ANHOLT, B. R. Stability and persistence of food webs with omnivory: is there a general pattern? **Ecosphere**, v. 3(6), pp. 1-18, 2012.

LURGI, M., LOPEZ, B. C., & MONTOYA, J. M. Climate change impacts on body size and food web structure on mountain ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367(1605), pp. 3050-3057, 2012.

MCDONALD, R. I., KAREIVA, P., & FORMAN, R. T. The implications of current and future urbanization for global protected areas and biodiversity conservation. **Biological conservation**, v. 141(6), pp. 1695-1703, 2008.

MORALES, J. J et al. Fire and water: global fire impacts on physicochemical properties of freshwater ecosystems. **Fundamental and Applied Limnology**, v. 196, pp. 137-153, 2023.

SAYER, C. A et al. One-quarter of freshwater fauna threatened with extinction. **Nature**, v. 638, pp 138-145, 2025.

4. CAPÍTULO I: A ESTRUTURA DAS REDES TRÓFICAS E O DEBATE ENTRE COMPLEXIDADE E ESTABILIDADE: TENDÊNCIAS EMERGENTES EM ECOSISTEMAS DE ÁGUA DOCE

4.1 RESUMO

Neste capítulo, revisamos conceitos-chave e os avanços recentes na compreensão da estrutura, estabilidade e complexidade de redes ecológicas em ecossistemas de água doce, com foco em comunidades de peixes e macroinvertebrados. Foi realizada uma revisão bibliográfica em duas etapas: uma análise ampla de estudos publicados entre 1975 e 2024 e uma revisão focada nas pesquisas divulgadas entre 2020 e 2024. Utilizando operadores booleanos, foram consultadas as bases Google Scholar, Scopus e Web of Science com os termos “*ecological networks*”, “*trophic networks*”, “*food webs*”, “*freshwater ecosystems*”, “*structure*”, “*complexity*” e “*stability*”. A revisão de longo prazo revelou um crescimento exponencial nas publicações, evidenciando o crescente interesse por abordagens ecológicas baseadas em redes. No período mais recente de cinco anos, foram recuperados 2.094 artigos, dos quais 93 atenderam aos critérios estabelecidos para análise detalhada. A estrutura das redes tróficas emergiu como o tema mais estudado, seguida pela estabilidade e pela complexidade. China e Estados Unidos lideraram em volume de publicações. Os estudos foram distribuídos de forma equilibrada entre comunidades de peixes e de macroinvertebrados, sendo os riachos o tipo de ecossistema mais frequentemente investigado. As pesquisas sobre estabilidade geralmente relacionaram a resiliência à variação de temperatura, refletindo preocupações ligadas às mudanças climáticas, enquanto os estudos sobre complexidade destacaram a heterogeneidade do habitat como fator impulsionador da complexidade das redes tróficas. Observamos que a maioria dos estudos apoiou uma relação positiva entre a complexidade das redes tróficas e a estabilidade dos ecossistemas, contribuindo para o antigo debate sobre esse tema. Além disso, estudos que integraram fatores bióticos e abióticos em diferentes escalas espaciais e temporais ofereceram entendimentos valiosos sobre os mecanismos que moldam a dinâmica das redes em ambientes de água doce. Em síntese, destaca-se a crescente relevância dos arcações de redes ecológicas nas pesquisas em ecossistemas dulcícolas e reforça a necessidade de abordagens cada vez mais integrativas. Compreender as propriedades estruturais e funcionais dessas redes é essencial para o desenvolvimento de estratégias eficazes de conservação e manejo que promovam a manutenção da biodiversidade e da resiliência ecológica diante das mudanças ambientais.

Palavras-chave: Complexidade. Estabilidade. Mudanças Climáticas. Predação. Redes Ecológicas. Redes Tróficas.

4.2 INTRODUÇÃO

As redes tróficas (*food webs*) descrevem como a energia e a matéria se movimentam nos ecossistemas, sendo frequentemente representadas por diagramas de fluxo. Em essência, elas caracterizam a alimentação de cada organismo em um sistema. Embora essa dinâmica possa ser considerada a mais elementar entre todas as interações ecológicas, ela sintetiza aspectos centrais do funcionamento de um ecossistema, representando dinâmicas energéticas fundamentais. Por exemplo, as redes tróficas podem descrever efeitos em cascata, permitindo que produtores primários prosperem quando predadores de topo controlam os herbívoros (Carpenter et al., 2001), ou ainda revelar como a biomassa do fitoplâncton microscópico pode sustentar toda uma cadeia alimentar até chegar às maiores espécies de peixes de alto interesse econômico (Blanchard et al., 2017). Assim, compreender e avançar o campo da ecologia de redes tróficas é fundamental tanto sob a perspectiva teórica quanto aplicada, fornecendo diretrizes para a conservação da natureza e para uma gestão mais eficiente dos recursos naturais.

Os ecossistemas de água doce se destacam por sua elevada riqueza de espécies, mesmo nas áreas relativamente pequenas que ocupam, representando apenas 0,8% da superfície terrestre e menos de 0,01% da água do planeta (Irfan & Alatawi, 2019). Apesar de abrigarem alta biodiversidade e oferecerem inúmeros serviços ecossistêmicos essenciais à sociedade humana (Morales et al., 2023), estão entre os ecossistemas mais ameaçados do planeta, apresentando taxas de redução da biodiversidade que superam aquelas observadas nos ambientes terrestres mais degradados (Dudgeon et al., 2006; Sayer et al., 2025). Além disso, os ecossistemas de água doce figuram entre os mais estudados no que se refere às redes tróficas. Diversos estudos clássicos que fundamentaram a compreensão atual sobre o tema foram realizados nesses ambientes. O estudo pioneiro de Lindeman sobre pirâmides ecológicas, por exemplo, foi baseado em ecossistemas lacustres e tornou-se um dos conceitos mais amplamente difundidos da ecologia geral (Lindeman, 1942).

Durante muito tempo, no entanto, a investigação das redes tróficas concentrou-se predominantemente na análise de sua estrutura bruta e de propriedades descritivas inferidas (Paine, 1992). Pesquisas mais recentes, por outro

lado, têm abordado o tema de forma multifacetada, aprimorando a compreensão dos fatores que moldam e sustentam essas redes. Nesse contexto, o presente estudo tem como objetivos, primeiramente, revisar os conceitos fundamentais da ecologia de redes tróficas, incluindo métricas relacionadas à sua estrutura, estabilidade e complexidade e o debate em torno de suas inter-relações; e, em segundo lugar, apresentar uma revisão sistemática da literatura, examinando o conjunto de estudos produzidos na área ao longo dos últimos 50 anos, com ênfase nas publicações mais recentes e voltadas aos ecossistemas de água doce.

4.2.1 Redes Tróficas como Redes Ecológicas

As redes tróficas estão entre as redes ecológicas de maior interesse para ecólogos, geralmente descritas no nível de comunidade, com ênfase nas interações predador-presa entre espécies (Ings et al., 2009; Pimm et al., 1991). Já se demonstrou que essas interações ecológicas impactam todos os níveis de organização da biodiversidade, conectando populações, moldando traços evolutivos e a organização das comunidades, além de regular o fluxo de energia nos ecossistemas (Guimarães, 2020). Diante disso, as últimas décadas têm testemunhado um crescimento significativo no campo da ecologia de redes (Layman et al., 2015). Esse avanço envolve a investigação de padrões para compreender a estrutura dessas interações, resultando no surgimento de conceitos fundamentais para sua interpretação.

4.2.2 Estrutura de Redes Tróficas

As redes tróficas geralmente apresentam uma topologia — ou seja, a estrutura observada da rede — em que as espécies existentes são representadas como nós, e os elos (*links*) indicam suas interações (Pringle & Hutchinson, 2020), conforme ilustrado na Figura 1. As interações entre as espécies variam segundo diferentes dimensões relevantes que influenciam a estrutura trófica: (1) o número de interações revela o grau de generalismo ou especialização de uma espécie, podendo estar associado à sua probabilidade de sobrevivência (Landi et al., 2018); (2) os níveis tróficos envolvidos nessas interações determinam sua posição trófica, podendo indicar onivoria quando recursos de diferentes níveis são consumidos

Emmerson, 2005). Os poucos estudos que conseguiram quantificar essas interações observaram que espécies com interações fracas desempenham um papel fundamental, seja ao oferecer rotas alternativas para o fluxo de energia, seja ao aumentar a mortalidade em interações oscilatórias, por exemplo, predando espécies que exibem oscilações populacionais (Kadoya & McCann, 2015). Isso contribui para a formação de redes tróficas consideradas estáveis (Neutel et al., 2002; Saito et al., 2024).

Apesar de padrões estruturais semelhantes terem sido descritos em ecossistemas terrestres, marinhos e de água doce (Pimm, Lawton & Cohen, 1991), compreender as redes ecológicas ainda representa um grande desafio, devido à elevada complexidade de suas dinâmicas, nas quais as espécies mantêm múltiplas interações tróficas, diretas e indiretas, entre si (Montoya, Pimm & Solé, 2006; Pringle & Hutchinson, 2020). Essa complexidade tem impulsionado décadas de investigação científica voltada a entender como essas redes se organizam e quais processos as estruturam — sejam eles de origem antrópica (Winter & Duthie, 1998; Benstead & Pringle, 2004; Jackson et al., 2020) ou natural (Calvão, 2020; Gu et al., 2022; González-Barrientos, 2023).

4.2.3 Estabilidade de Redes Tróficas

A estabilidade constitui um processo fundamental para a compreensão das dinâmicas populacionais, sendo fundamental para a coexistência de espécies e formação de ecossistemas (Otto, Rall & Brose, 2007), além disso é essencial para a biologia da conservação e na manutenção dos serviços ecossistêmicos resultantes do funcionamento contínuo das redes tróficas (Bolnick et al., 2003). Embora seja por décadas palco de divergências em sua definição (Van Meerbeek, Jucker & Svenning, 2021), a estabilidade pode ser entendida como a propriedade de um sistema manter seu estado atual ou retornar ao seu estado original quando é sujeito à perturbações (Kratina et al., 2012). Esses processos podem ocorrer de dois modos principais: I) pelo retorno constante das densidades populacionais ao longo do tempo após um evento de perturbação (De Ruiter, Neutel & Moore, 2013); II) pelo constante equilíbrio na biomassa da comunidade ao longo do tempo, independente de variações nas densidades a nível populacional (Loreau & Mazancourt, 2013). É importante perceber que, apesar de abordar a mesma problemática (a estabilidade

da rede trófica), a utilização de diferentes métricas pode resultar em divergências analíticas, onde um sistema considerado estável avaliado por uma métrica pode não ser estável sob a perspectiva de outra, como ilustrado pela Figura 2.

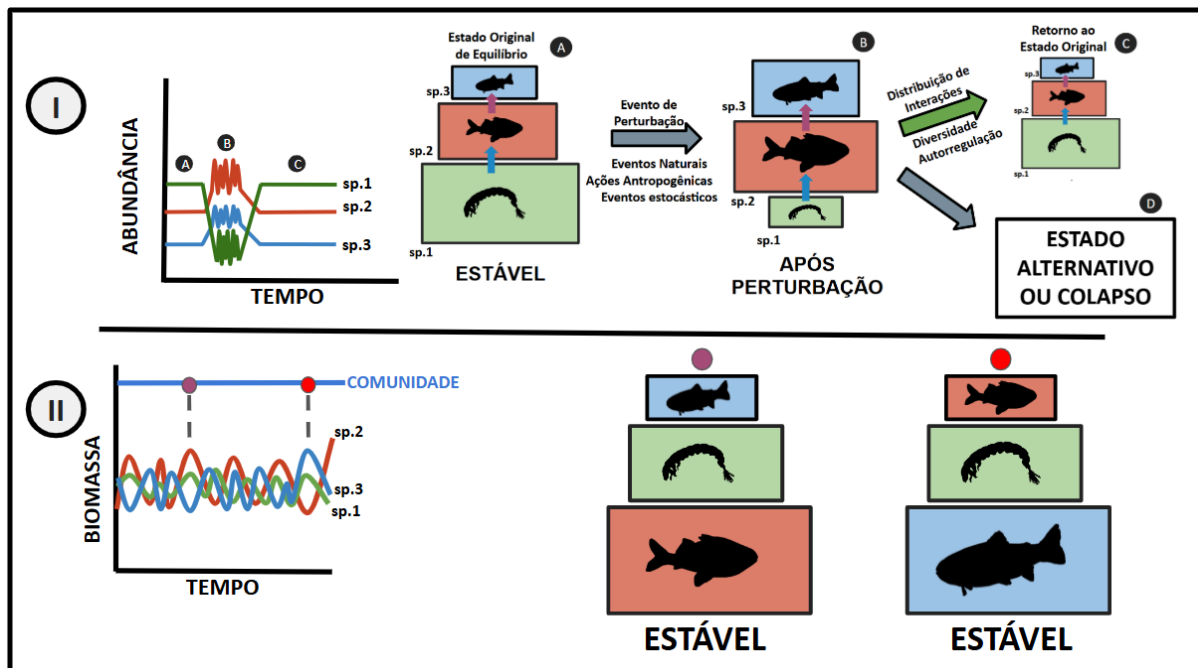


Figura 2. Definições de estabilidade em redes tróficas. Na primeira representação (I), um sistema composto por três espécies inicialmente mantém abundâncias equilibradas ao longo do tempo (A). Uma pequena perturbação altera as abundâncias das espécies, podendo levar a um ponto de inflexão e à extinção de alguma delas (B). Com o tempo, a comunidade pode se recuperar e retornar ao equilíbrio (C) ou colapsar (D). Essa recuperação pode ocorrer por meio de mecanismos como forte autorregulação intraespecífica, diversidade de espécies e distribuição das forças de interação dentro da rede. Na segunda representação (II), assume-se estabilidade pela manutenção contínua da biomassa total da comunidade ao longo do tempo, independentemente das flutuações em nível populacional. Elaborada pelo autor.

4.2.4 Complexidade de Redes Tróficas

A complexidade de uma rede trófica se refere à quantificação das interações de uma rede trófica e a análise de padrões de distribuição dessas interações. Estudos iniciais na área utilizavam a riqueza de espécies como variável preditora da complexidade, onde uma maior diversidade de espécies indicaria um maior número de interações e, conseqüentemente, mais complexidade ao sistema (MacArthur, 1955). Entretanto, o avanço nas investigações mostrou que essa correlação positiva entre riqueza e complexidade pode ser enganosa, especialmente pela integração de novas métricas que inferem a complexidade de uma rede além do simples número total de interações (Figura 3). Um aumento na riqueza de uma rede, por exemplo, pode aumentar o número total de interações observadas - uma das métricas

utilizadas para caracterizar a complexidade - chamada de **conectividade** e normalmente associada com riqueza e tamanho da rede trófica (Okuyama & Holland, 2008), porém pode reduzir o número médio de interações por espécies - outra métrica utilizada - chamada **densidade de interações ou linkage density**, métrica que também pode ser associada ao fluxo energético fornecendo um contexto ecológico mais significativo (Bersier, Banasek-Richter & Cattin, 2002; Tylianakis, Tschardt & Lewis, 2007; Landi et al., 2018).

A **conectância**, a proporção de interações observadas na rede em relação ao total de interações possíveis também apresenta grande relevância nas análises de complexidade, onde uma alta conectância indica uma rede mais densa e com maior variabilidade energética, o que poderia potencializar a estabilidade do sistema (Merz et al., 2022). Já para análises do impacto específico de uma espécie, a métrica **node degree** indica a quantidade de interações de uma espécie, podendo indicar função ecológica na rede, resiliência da espécie e potencial riscos de extinção (Landi et al., 2018).

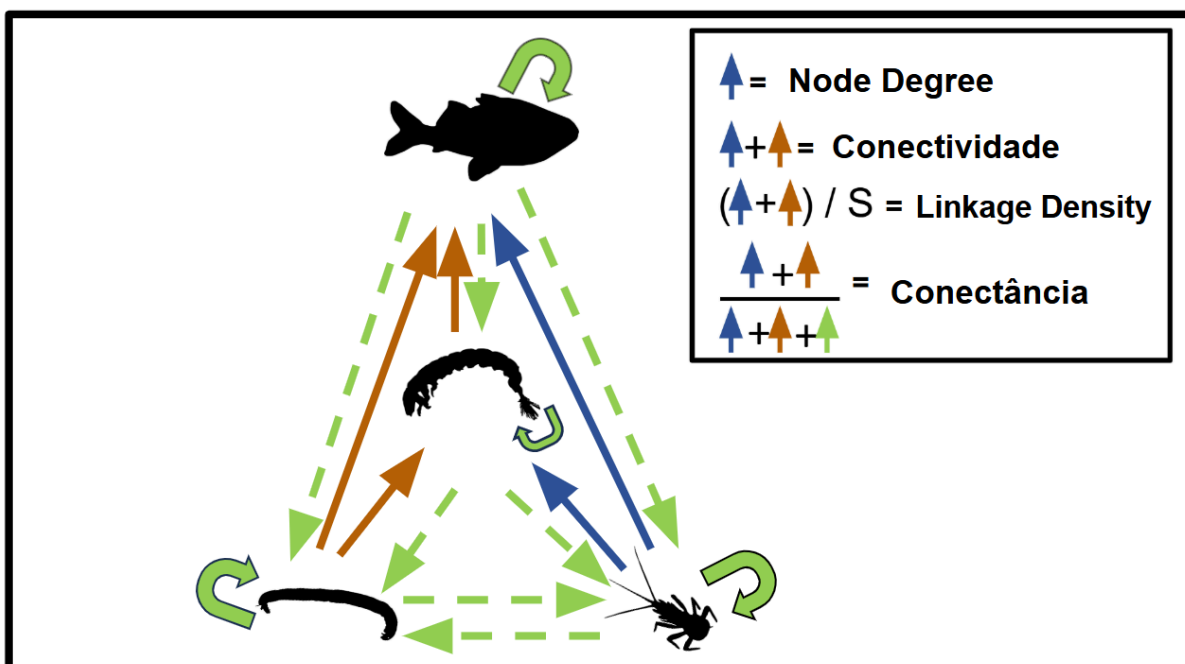


Figura 3. Definições de complexidade em redes tróficas. As setas marrons e azuis representam interações observadas nas redes tróficas, enquanto as setas verdes indicam interações potenciais que não foram observadas. A **conectividade** corresponde, portanto, à soma das interações realmente observadas, ou seja, a soma das setas marrons e azuis (neste caso, 5). A **conectância** é a razão entre o número de interações observadas (azuis + marrons) e o total de interações possíveis na rede, incluindo as verdes. O número total de interações possíveis também pode ser expresso

como o quadrado da riqueza de espécies (S^2). A **densidade de interações** (*linkage density*) representa a média de interações reais por espécie, que neste caso é a conectividade (5) dividida pelo número de espécies (5), isto é, pela riqueza de espécies (S). Por fim, o **node degree** refere-se ao número específico de interações de uma determinada espécie, destacado pela seta azul, sendo que a espécie em destaque possui um grau igual a 2 interações. Elaborada pelo autor.

Além das métricas estruturais apresentadas, pesquisas recentes têm adotado um contexto ecológico mais amplo para compreender melhor os fatores que determinam a complexidade das redes tróficas. Isso inclui a consideração de aspectos como a escala espacial, a topologia da rede e a interação entre relações diretas e indiretas na determinação da estrutura e dinâmica das redes (Montoya, Rodríguez & Hawkins, 2003; Galiana et al., 2022). Além disso, a integração da teoria das metacomunidades — que investiga como processos regionais e locais interagem para moldar as comunidades em diferentes escalas espaciais e temporais — têm fornecido contribuições valiosas para entender como a complexidade das redes tróficas emerge e se mantém nas paisagens (Pillai, Gonzalez & Loreau, 2011). Em conjunto, essas abordagens reforçam a ideia de que a complexidade ecológica não deriva apenas do número de espécies ou de conexões, mas também da arquitetura intrincada e dinâmica das interações que definem os ecossistemas.

4.2.5 O Debate Complexidade-Estabilidade

Um debate clássico na ecologia se dá pela relação entre estabilidade e complexidade, onde se questiona: redes tróficas mais complexas tendem a potencializar ou enfraquecer a estabilidade de um sistema ecológico?

As primeiras linhas de pensamento tendiam à uma correlação positiva entre esses dois processos pelos estudos de Odum (1953), indicando que mais vias energéticas (ocasionadas por maior riqueza) para níveis tróficos superiores providenciaram maior resistência contra perturbações que poderiam levar à perda de espécies. MacArthur (1955), enfatizando que maior diversidade de presas poderia gerar maior generalidade nas interações - e mais vias energéticas alternativas - e Elton (1958), em experimentos com poucas espécies conduzidos em laboratório, corroboraram com os estudos de Odum, reforçando essa correlação positiva.

Em 1972, Robert May ganhou destaque ao questionar a relação entre estabilidade e complexidade, defendendo que um demasiado aumento na diversidade poderia causar o que ele chamou de perturbações por interações indiretas, o que aumentaria a imprevisibilidade do sistema e a geração de efeitos em cascata em caso de perturbação. Os estudos de May, por outro lado, recebiam questionamentos sobre o modo com que as comunidades estudadas foram montadas (que seriam muito diferentes de comunidades reais) e a necessidade de testes em matrizes de interações mais realistas (De Angelis, 1975; Yodzis, 1981; McCann, Hastings & Huxel, 1998; Neutel, Heesterbeek & De Ruiter, 2002; De Ruiter et al., 2005; Dunnet et al., 2002; Dunne et al., 2005).

Uma linha mais recente, contrastando as ideias de May, se deu pela investigação dos padrões de distribuição das interações, liderada por Kevin McCann (2000). Nesse caso, uma alta quantidade de interações fracas seriam responsáveis por conferir estabilidade à rede, potencializando a manutenção de funções ecológicas, enquanto nos estudos de May as forças de interação eram geradas ao acaso, onde interações fortes poderiam estar desacompanhadas de interações fracas que inibiriam seu poder de desestabilização, gerando dinâmicas de interação com alto poder oscilatório na rede quando são perdidas (May, 1972; May, 1973; McCann, 2000). Os argumentos de McCann foram observados em diversos modelos empíricos, de ecossistemas de água doce à redes tróficas de solos indicando uma prevalência de interações fracas em redes tróficas consideradas estáveis (Neutel, Heesterbeek & De Ruiter, 2002; Kadoya & McCann, 2015; Saito et al., 2024).

Mesmo existindo por décadas, a correlação entre a complexidade e estabilidade de redes tróficas vem sendo um tópico de discussão, também devido à utilização de diferentes métricas de complexidade e estabilidade e na disparidade nas dinâmicas entre modelos teóricos e empíricos (Landi et al., 2018). Com base no arcabouço teórico apresentado, o primeiro capítulo visa realizar uma revisão sistemática de estudos em ecossistemas de água doce envolvendo a estrutura, estabilidade e complexidade de redes tróficas (além das tendências de correlação entre complexidade e estabilidade nesses estudos). A revisão visa analisar os padrões de publicação dos últimos 50 anos — com ênfase nas investigações mais atuais, entre 2020 e 2024.

4.3 METODOLOGIA

Foram realizadas duas revisões sistemáticas: a primeira, de caráter automatizado, analisou publicações dos últimos 50 anos (1975–2024) nas bases *Scopus* e *Web of Science*; a segunda consistiu em uma busca manual restrita ao período de 2020 a 2024, abrangendo as plataformas *Google Scholar*, *Scopus* e *Web of Science*. O objetivo foi selecionar estudos que investigassem os fatores responsáveis por moldar a estrutura de redes tróficas compostas por macroinvertebrados e/ou peixes, bem como pesquisas que abordassem a complexidade, a estabilidade e a relação entre esses dois processos.

Ambas as seleções foram realizadas por meio de filtros de busca aplicados a artigos que contivessem os termos “*food webs*”, “*ecological networks*”, “*trophic networks*” ou “*interaction networks*”, combinados com “*structure*”, “*stability*” ou “*complexity*”, e “*aquatic ecosystems*” ou “*freshwater ecosystems*”, utilizando os operadores booleanos “AND” e “OR” para possibilitar as combinações de termos. Na base de dados Scopus, os filtros foram aplicados ao título, resumo ou palavras-chave dos artigos, sendo a busca limitada às áreas do conhecimento “Ciência Ambiental”, “Ciências Agrícolas e Biológicas” e “Bioquímica, Genética e Biologia Molecular”.

Na revisão dos 50 anos, foi realizada uma busca automatizada, com remoção de duplicatas e quantificação de informações relativas ao grupo focal do estudo (peixes e macroinvertebrados), ao tipo de ecossistema investigado (classificados como lântico, lótico, marinho, zonas úmidas ou não especificado) e ao tema principal do estudo (classificado como estrutura, estabilidade, complexidade ou estabilidade–complexidade). Para essa análise, utilizou-se o pacote *bibliometrix* do R, convertendo os arquivos BibTeX com os resultados da *Web of Science* e da *Scopus* em *dataframes*, com base no título, resumo e ano de publicação.

Na segunda revisão (2020 a 2024), após a busca inicial, foi realizado um processo de triagem manual, no qual as publicações foram analisadas individualmente, sendo selecionados os estudos que abordavam comunidades de macroinvertebrados e/ou peixes. Capítulos de livros e duplicatas foram excluídos. Os artigos restantes foram categorizados e quantificados conforme o ano de

publicação, local de realização do estudo, comunidades analisadas e as principais seções temáticas abordadas (estrutura, estabilidade, complexidade e/ou a relação entre estabilidade e complexidade). No que se refere à estrutura das redes tróficas, foram considerados apenas os estudos conduzidos em ecossistemas naturais ou que, no mínimo, utilizassem bases de dados empíricas. Já os estudos sobre estabilidade e complexidade contemplaram abordagens empíricas, experimentais e de modelagem.

4.4 RESULTADOS

Na primeira busca sistemática, foram obtidos e analisados 2.640 estudos no total (Figura 4). Observou-se um aumento exponencial na produção de publicações ao longo dos 50 anos analisados, com claro predomínio de estudos voltados à estrutura das redes tróficas, que representaram 65,71% do total. Destaca-se que apenas os últimos cinco anos — que correspondem a apenas 10% do período analisado — concentraram mais de 37% de todos os estudos quantificados. Dentre os ecossistemas mais frequentemente investigados, os sistemas lóticos (rios e riachos) e os sistemas lênticos (lagos, lagoas e reservatórios) foram os mais representativos, correspondendo a 40,71% e 26,78% dos estudos, respectivamente.

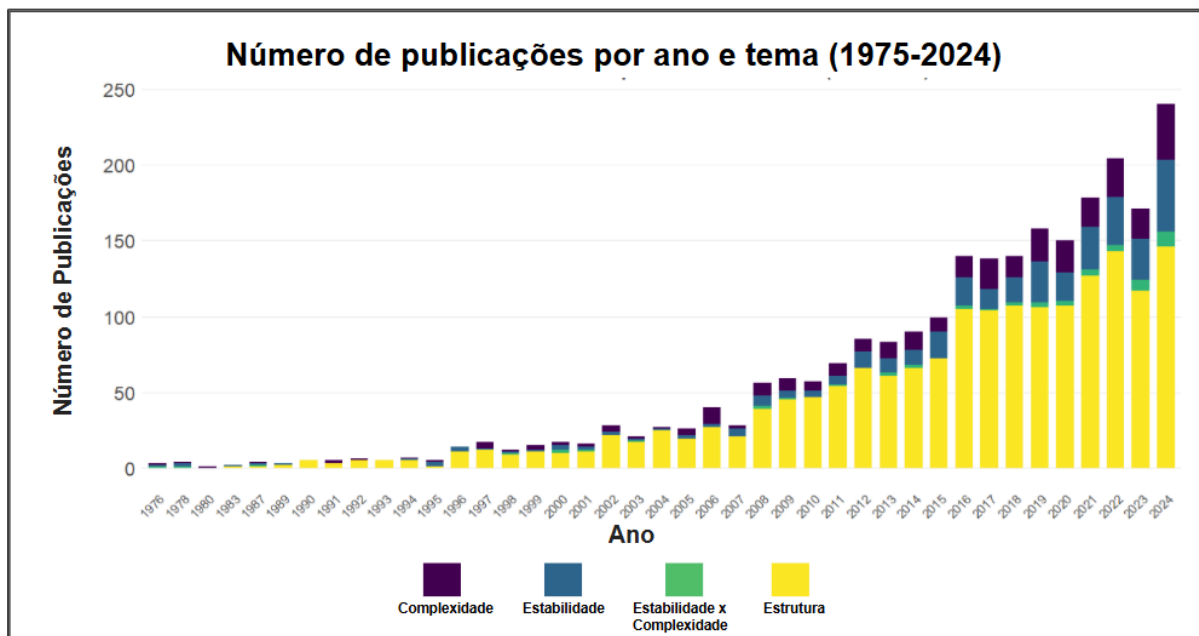


Figura 4 - Distribuição de Publicações (1975-2024). Estudos investigando a estrutura de redes tróficas foram predominantes frente às outras seções abordadas, um crescimento exponencial no número de publicações ao longo do tempo também pode ser observado, onde os últimos 5 anos representam 10% do tempo amostrado porém mais de 37% do total de publicações resultantes.

Para a segunda revisão (estudos publicados entre 2020 e 2024), foram inicialmente recuperados 2.094 estudos. Após um criterioso processo de triagem, que envolveu a exclusão de trabalhos que não abordavam diretamente o tema de interesse — por meio da revisão detalhada dos resultados — e a remoção de duplicatas (presentes em mais de uma base de dados), 93 artigos foram selecionados para inclusão definitiva nesta revisão. A Figura 5 apresenta uma visão geral da distribuição das publicações, das comunidades e ecossistemas estudados, bem como um resumo da distribuição entre as diferentes categorias de análise.

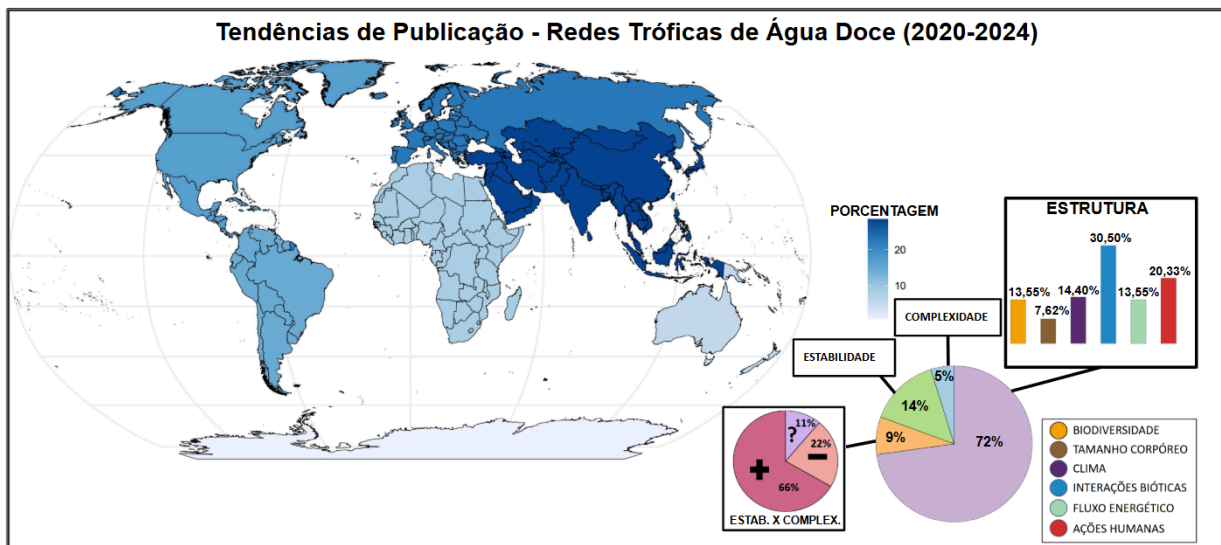


Figura 5 - Resumo das principais quantificações e distribuição de publicações ao longo de 5 anos (2020-2024). Gráficos no canto inferior direito categorizam as publicações em 4 seções principais (estrutura, complexidade, estabilidade e relação estabilidade-complexidade), subdividindo algumas categorias: relação estabilidade-complexidade (correlação positiva, negativa ou sem correlação identificada) e subcategorias dos fatores mais estudados como moduladores da estrutura de redes tróficas.

Os resultados representados na Figura 5 apontam a Ásia e a Europa como os principais contribuintes em número total de publicações. Na Ásia, a China respondeu por aproximadamente 70% dos estudos publicados, enquanto na Europa observou-se uma distribuição mais ampla, com pesquisas oriundas de 22 países distintos. Destacam-se, nesse contexto, França e Espanha, cada uma representando 13,72% das publicações, seguidas por Islândia e Itália, com 7,85% cada. Nas Américas do Sul e do Norte, os estudos apresentaram distribuição dispersa entre os países, embora o Brasil (48%) e os Estados Unidos (53,85%) tenham se sobressaído em termos de volume de produção científica. O Canadá também se destacou, respondendo por 30,76% dos estudos da região.

Os resultados revelaram uma distribuição equilibrada entre os grupos de organismos estudados. Comunidades de peixes foram ligeiramente mais investigadas (37,63%) em comparação às comunidades de macroinvertebrados (29,04%) e aos estudos que abordaram ambos os grupos conjuntamente (33,33%). Em relação aos tipos de ecossistemas analisados, os mais frequentes foram riachos (26,22%), lagos (25,40%) e rios (22,96%). Por outro lado, zonas úmidas (6,56%) foram pouco exploradas, enquanto uma variedade de outros ecossistemas — incluindo lagoas marginais, bacias hidrográficas, lagoas costeiras e estuários — compôs o restante das publicações (18,86%).

No que diz respeito aos temas centrais abordados, a investigação dos fatores que influenciam a estrutura das redes tróficas representou a maior parte dos estudos (72,38%). Em comparação, os trabalhos focados na estabilidade (14,29%), na caracterização isolada de métricas de complexidade (4,76%) e na correlação entre estabilidade e complexidade (8,57%) compuseram uma parcela menor do total de publicações. A complexidade das redes tróficas emergiu como um tema que, quando abordado, foi frequentemente integrado à discussão sobre sua relação com a estabilidade. Entre esses estudos recentes, 66,67% relataram uma correlação positiva entre complexidade e estabilidade, enquanto 22,22% indicaram correlação negativa, e 11,11% não identificaram associação significativa entre esses dois fatores.

A categoria mais estudada — fatores que moldam a estrutura das redes tróficas — englobou pesquisas diversas que frequentemente investigaram múltiplos fatores simultaneamente. Entre os principais direcionadores analisados, destacam-se: interações bióticas (30,50%), atividades antrópicas (20,34%), clima (14,41%), fluxo de energia (13,56%), biodiversidade (13,56%) e tamanho corporal (7,63%).

4.5 DISCUSSÃO

As redes tróficas têm sido um tema de interesse contínuo entre ecólogos. A análise dos últimos 50 anos revelou um aumento expressivo no número de estudos nos últimos anos, com tendência clara de expansão contínua. Apenas os últimos cinco anos concentraram mais de um terço de todos os estudos analisados, evidenciando a crescente relevância das pesquisas recentes na área. As análises

de tendências identificaram um número consistentemente elevado de publicações nesse período, lideradas por China e Estados Unidos, em concordância com padrões observados em outras revisões ecológicas (Xu et al., 2020), ao mesmo tempo em que evidenciam a ausência de estudos em diversas regiões. Não foram observadas diferenças marcantes entre os estudos sobre peixes e macroinvertebrados, apesar de os peixes apresentarem maior facilidade de identificação em nível específico, enquanto a identificação de invertebrados é, em geral, mais trabalhosa e menos precisa, com ampla variação na resolução taxonômica (Lenat & Resh, 2001). No que diz respeito aos ecossistemas, as zonas úmidas foram notavelmente sub-representadas em comparação a riachos, rios e lagos, apesar de seu papel ecológico fundamental e do contínuo processo de degradação a que estão submetidas (Xu et al., 2020). Este estudo evidencia que as redes tróficas permanecem entre os principais tópicos investigados por ecólogos de água doce, ao mesmo tempo em que revela lacunas e oportunidades relevantes para pesquisas futuras.

O recente aumento de estudos voltados à estrutura das redes tróficas reflete o reconhecimento crescente de sua complexidade multifatorial, mas também evidencia lacunas críticas e fragmentações no conhecimento atual. Diversos fatores bióticos e abióticos — como o tamanho corporal (e.g., Gu et al., 2022; Boll et al., 2023), a heterogeneidade do habitat (Nunes et al., 2020) e a predação associada à organização de comunidades locais e metacomunidades (e.g., García-Giron et al., 2020; Dinh, 2021) — têm demonstrado influenciar a topologia das redes ecológicas. No entanto, o tratamento isolado dessas variáveis frequentemente negligencia seus efeitos interativos e dependentes da escala espacial. As mudanças climáticas (e.g., Barbosa & Siqueira, 2022; O’Gorman et al., 2023) e as pressões antrópicas (e.g., Sroczynska et al., 2020; Gurí, 2024) afetam nitidamente a estrutura das redes, mas a variabilidade nas respostas observadas (por exemplo, aumento ou redução da complexidade) sugere forte dependência do contexto. O fluxo de energia (e.g., Crespo-Pérez et al., 2020; Arranz et al., 2021) e a diversidade funcional (e.g., Benoit, Jackson & Chu, 2021; Pakulnicka & Kruk, 2023) vêm sendo incorporados às análises de redes tróficas, mas ainda há necessidade de aprofundamento, especialmente em estudos que considerem múltiplos níveis tróficos e regimes de distúrbios dinâmicos. Esses resultados destacam a necessidade de abordagens mais sintéticas, que integrem dados empíricos, abordagens baseadas em traços

funcionais e modelos mecanísticos para elucidar como as redes de água doce respondem a mudanças ambientais multifacetadas.

Estudos sobre estabilidade têm abordado uma variedade de parâmetros, incluindo impactos ambientais — como pesca (Yang et al., 2024), perda de habitat (Heer et al., 2021) e espécies invasoras (Glassic et al., 2024) — e processos ecológicos — como produtividade (Liu et al., 2021) e grupos funcionais (Lansac-Toha et al., 2021). No entanto, a maior parte das investigações concentrou-se na relação entre estabilidade, temperatura e mudanças climáticas. Resultados recentes sugerem que essa relação é altamente complexa, moldada pela interação de múltiplos fatores biológicos e ambientais. A temperatura, por exemplo, não atua de forma isolada, mas influencia a estabilidade em função de sua interação com traços como o tamanho corporal (Kratina et al., 2022), riqueza de espécies, dinâmica de nutrientes e biomassa (Chang et al., 2020), além de interagir com gradientes espaciais e antrópicos. Essa complexidade tem motivado a adoção de métricas mais integrativas de estabilidade — como diversidade funcional e filogenética e propriedades estruturais das redes —, que permitem uma compreensão mais profunda sobre como os sistemas ecológicos respondem ao estresse térmico. Adicionalmente, estudos recentes conectaram escalas espaciais à estabilidade local (Siqueira et al., 2023) e identificaram a estabilidade local como um importante indicador da sensibilidade de metacomunidades (Moisset de Espanés & Ramos-Jiliberto, 2024), sugerindo que o entendimento da estabilidade local pode oferecer ideias valiosas para análises em escalas ecológicas mais amplas.

Estudos recentes têm também expandido a compreensão sobre a complexidade das redes tróficas, revelando a multiplicidade de fatores que a determinam. Mais do que simples resultado de interações biológicas, a complexidade também emerge da interação com propriedades físicas e químicas dos ecossistemas. Do ponto de vista biológico, métricas de complexidade vêm incorporando a posição trófica e a transferência de biomassa, considerando tanto interações estáveis quanto transitórias ao longo das redes (Ishikawa et al., 2023). Sob a perspectiva química, foi observada uma relação entre maior complexidade e maior tolerância à amônia não ionizada em macroinvertebrados, sugerindo que redes com maior acessibilidade trófica fornecem mais energia para sustentar processos de desintoxicação (Liu et al., 2022). Em termos físicos, há forte correlação entre riqueza de espécies e escala espacial, indicando que sistemas

fluviais maiores e mais heterogêneos sustentam maior complexidade (Terui et al., 2021). Além disso, as mudanças climáticas vêm alterando a conectividade dos ecossistemas de água doce e seus regimes térmicos, o que, por sua vez, impacta os caminhos químicos, o deslocamento de organismos e os fluxos de energia, desestabilizando as redes tróficas por meio do aumento da sedimentação, poluição e incidência de patógenos (Franklin et al., 2024). Esses achados reforçam que a complexidade das redes tróficas é uma propriedade multidimensional, moldada por interações dinâmicas entre fatores bióticos e abióticos.

Observamos que a maioria dos estudos identificou uma relação positiva entre complexidade e estabilidade. As correlações positivas entre essas propriedades têm sido atribuídas a diversos fatores, incluindo biodiversidade e amortecimento pelo tamanho corporal (Saito et al., 2024), diversidade funcional (Liu et al., 2021), mudanças na conectância induzidas pela temperatura (Merz et al., 2022), tamanho e conectância das redes tróficas (Perala et al., 2023) e elevada complexidade topológica (Polazzo et al., 2022). Esses estudos indicam que o aumento da resiliência e a redução das flutuações em redes tróficas são impulsionados por maior variabilidade nas vias de transferência de energia, seja diretamente (via maior riqueza de espécies e tamanho da rede), seja por meio do aumento da complementaridade de nicho, da redução de sobreposição trófica e do incremento na produtividade (via conectância e diversidade funcional). Além disso, algumas análises abordaram a relação entre estabilidade e complexidade de forma indireta, comparando métricas específicas de estabilidade com propriedades estruturais individuais, sendo que apenas um subconjunto dessas correlações foi estatisticamente significativo — como a associação entre estabilidade e modularidade topológica (Lin, Wiczyński & Savage, 2022). Embora a relação positiva entre essas propriedades não seja absoluta, esta ampla revisão da literatura aponta para uma tendência de correlação positiva entre estabilidade e complexidade.

4.6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A compreensão aprofundada das redes tróficas de água doce e do debate estabilidade–complexidade tem se mantido como um foco central e altamente relevante na pesquisa ecológica dos últimos anos. De modo geral, o processo de

revisão revelou um crescimento exponencial dos estudos na área, acompanhado por uma tendência ascendente contínua no número de publicações. A quantificação das publicações evidencia que China, Estados Unidos e Brasil lideram em número de ecossistemas estudados, enquanto a Europa se destaca pela maior diversidade de países contribuindo para a produção continental. Aproximadamente 16% dos estudos envolveram comparações entre ecossistemas de mais de um continente, refletindo o interesse por pesquisas colaborativas com o objetivo de compreender e contrastar diferentes regiões. Os estudos voltados à estrutura das redes tróficas predominaram em todos os anos analisados, com distribuição equilibrada entre os grupos comunitários estudados. As pesquisas que investigaram a correlação entre estabilidade e complexidade, em sua maioria, apontaram para uma relação positiva entre esses dois processos. O desenvolvimento de novos métodos integrativos, capazes de abordar os processos que moldam espécies, populações e a dinâmica dos ecossistemas de forma multifacetada — associando fatores bióticos e abióticos em diferentes escalas espaciais, temporais e gradientes ambientais — é fundamental para uma compreensão mais precisa dos mecanismos que estruturam as redes nesses ecossistemas diversos e complexos.

4.7 REFERÊNCIAS

ARRANZ, I et al. Fish size spectra are affected by nutrient concentration and relative abundance of non-native species across streams of the NE Iberian Peninsula. **Science of the Total Environment**, v. 795, pp. 148792, 2021.

BARBOSA, G. P., SIQUEIRA, T. A multi-continental analysis of the responses of freshwater food webs to climate and land use change. **bioRxiv**, 2022.

BENOIT, D. M., JACKSON, D. A., & CHU, C. Partitioning fish communities into guilds for ecological analyses: an overview of current approaches and future directions. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 78(7), pp. 984-993, 2021.

BENSTEAD, J. P., & PRINGLE, C. M. Deforestation alters the resource base and biomass of endemic stream insects in eastern Madagascar. **Freshwater Biology**, v. 49(4), pp. 490-501, 2004.

BERSIER L. F., BANASEK-RICHTER, C. & CATTIN, M. F. Quantitative descriptors of food-web matrices. **Ecology**, v. 83, pp. 2394–2407, 2002.

BLANCHARD, J. L., Heneghan, R. F., Everett, J. D., Trebilco, R., & Richardson, A. J. From bacteria to whales: using functional size spectra to model marine ecosystems. **Trends in ecology & evolution**, v. 32(3), pp. 174-186, 2017.

BOLL, T et al. Fish Size Structure as an Indicator of Fish Diversity: A Study of 40 Lakes in Türkiye. **Water**, v. 15(12), pp. 2147, 2022.

BOLNICK, D. I et al. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. **The American Naturalist**, v. 161(1), pp. 1-28, 2003.

CALVÃO, L. B et al. Influence of biotic and abiotic factors on adult Odonata (Insecta) in Amazon streams. **Animal Biology**, v. 71(1), pp. 67-84, 2020.

CARPENTER, S. R et al. Trophic cascades, nutrients, and lake productivity: whole-lake experiments. **Ecological monographs**, v. 71(2), pp. 163-186, 2001.

CHANG, C. W et al. Long-term warming destabilizes aquatic ecosystems through weakening biodiversity-mediated causal networks. **Global Change Biology**, v. 26(11), pp. 6413-6423, 2020.

CRESPO-PÉREZ, V et al. The importance of insects on land and in water: a tropical view. **Current opinion in insect science**, v. 40, pp. 31-38, 2020.

DE ANGELIS, D. L. Stability and connectance in food web models. **Ecology**, v. 56(1), pp. 238-243, 1975.

DE RUITER, P. C., NEUTEL, A. M., & MOORE, J. C. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. **Science**, v. 269(5228), pp. 1257-1260, 1995.

DE RUITER, Peter C., et al. Food web ecology: playing Jenga and beyond. **Science**, v. 309.5731, pp. 68-71, 2005.

DINH, K. Q. An Evaluation of Food Webs in Sierra Nevada Streams, 2021.

DUDGEON, D et al. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. **Biological reviews**, v. 81(2), pp. 163-182, 2006.

DUNNE, J. A., WILLIAMS, R. J., MARTINEZ, N. D. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. **Ecol Lett**, v. 8, pp. 558–567, 2002.

DUNNE, J. A et al. Modeling food-web dynamics: complexity-stability implications. Aquatic food webs: an ecosystem approach, **Oxford University Press**, pp. 117-129, 2005.

ELTON, C. S. The ecology of invasions by animals and plants, 1958.

FRANKLIN, P. A et al. Aquatic connectivity: challenges and solutions in a changing climate. **Journal of Fish Biology**, 2024.

GALIANA, N et al. Ecological network complexity scales with area. **Nature Ecology and Evolution**, v. 6, pp. 307–314, 2022.

GARCÍA-GIRÓN, J et al. Biotic interactions hold the key to understanding metacommunity organisation. **Ecography**, v. 43(8), pp. 1180-1190, 2020.

GLASSIC, H. C et al. An Invasive Predator Substantially Alters Energy Flux Without Changing Food Web Functional State or Stability. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, v. 34(9), e4240, 2024.

GONZÁLEZ-BARRIENTOS, J et al. Unexpected Links between Communities of a Freshwater–Cropland Mediterranean Metanetwork. **Diversity**, v. 15(9), pp. 1011, 2023.

GU, Y et al. Body size as key trait determining aquatic metacommunity assemblies in benthonic and planktonic habitats of Dongting Lake, China. **Ecological Indicators**, v. 143, pp. 109355, 2022.

GUIMARÃES JR, P. R. The structure of ecological networks across levels of organization. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 51, pp. 433-460, 2020.

GURÍ, R et al. Assessing water diversion impacts on the fish community size structure in headwater stream stretches. **Hydrobiologia**, pp. 1-19, 2024.

HEER, H et al. Indicators for assessing the robustness of metapopulations against habitat loss. **Ecological Indicators**, v. 121, 106809, 2021.

INGS, T. C. et al. Ecological networks—beyond food webs. **Journal of animal ecology**, v. 78(1), pp. 253-269, 2009.

ISHIKAWA, N. F et al. Integrated trophic position as a proxy for food-web complexity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 15(1), pp. 164-177, 2023.

JACKSON, M. C., FOURIE, H. E., DALU, T. et al. Food web properties vary with climate and land use in South African streams. **Functional Ecology**, v. 34(8), pp. 1653-1665, 2020.

KADOYA, T., & MCCANN, K. S. Weak interactions and instability cascades. **Scientific reports**, v. 5(1), p. 12652, 2015.

KRATINA, P et al. Stability and persistence of food webs with omnivory: Is there a general pattern?. **Ecosphere**, v. 3(6), pp. 1-18, 2012.

KRATINA, P et al. The combined effects of warming and body size on the stability of predator-prey interactions. **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 9, 772078, 2022.

IRFAN, S.; ALATAWI, A. Aquatic ecosystem and biodiversity: A review. **Open Journal of Ecology**, v. 09, pp.1-13, 2019.

LANDI, P et al. Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. **Population Ecology**, v. 60, pp. 319-345, 2018.

LANSAC-TÔHA, F. M et al. The commonality of core biological groups across freshwater food webs. **Limnology and Oceanography**, v. 66(4), pp. 1459-1474, 2021.

LAYMAN, C. A et al. A primer on the history of food web ecology: fundamental contributions of fourteen researchers. **Food Webs**, v. 4, pp. 14-24, 2015.

LENAT, D. R., & RESH, V. H. Taxonomy and stream ecology—the benefits of genus-and species-level identifications. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 20(2), pp. 287-298, 2001.

LIN, T., WIECZYNSKI, D., SAVAGE, V. Food web stability and connectance predicted from body-size constraints on trophic topology, self-regulation, and total consumption, 2022.

LINDEMAN, R. L. The Trophic-Dynamic Aspect of Ecology. **Ecology**, v. 23(4), pp. 399–417, 1942.

LIU, Y et al. Phylogenetic and functional diversity could be better indicators of macroinvertebrate community stability. **Ecological Indicators**, v. 129, pp. 107892, 2021

LIU, M et al. Ecosystem complexity explains the scale-dependence of ammonia toxicity on macroinvertebrates. **Water Research**, v. 226, pp. 119266, 2022.

LOREAU, M., & DE MAZANCOURT, C. Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. **Ecology letters**, v. 16, pp. 106-115, 2013.

MACARTHUR, R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. **Ecology**, v. 36(3), pp. 533-536, 1955.

MAY, Robert M. Will a large complex system be stable? **Nature**, v. 238(5364), pp. 413-414, 1972.

MAY, R. M. Complexity and stability in model ecosystems. **Princeton: Princeton University Press**, 1973.

MCCANN, K., HASTINGS, A., & HUXEL, G. R. Weak trophic interactions and the balance of nature. **Nature**, v. 395(6704), pp. 794-798, 1998.

MCCANN, K. S. The diversity–stability debate. **Nature**, v. 405(6783), pp. 228-233, 2000.

MERZ, E et al. Climate change and nutrient fluctuations interact to affect ecological networks in lakes, <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1803809/v1> , 2022.

MOISSET DE ESPANÉS, P., RAMOS-JILIBERTO, R. Both local stability and dispersal contribute to metacommunity sensitivity to asynchronous habitat availability. **Scientific Reports**, v. 14(1), pp. 6273, 2024.

MONTOYA, J. M., RODRÍGUEZ, M. A., HAWKINS, B. A. Food web complexity and higher-level ecosystem services. **Ecology letters**, v. 6(7), pp. 587-593, 2003.

MONTOYA, J. M., PIMM, S. L., & SOLÉ, R. V. Ecological networks and their fragility. **Nature**, v. 442(7100), pp. 259-264, 2006.

MORALES, J. J et al. Fire and water: global fire impacts on physicochemical properties of freshwater ecosystems. **Fundamental and Applied Limnology**, v. 196, pp. 137-153, 2023.

NEUTEL, A. M., HEESTERBEEK, J. A., & DE RUITER, P. C. Stability in real food webs: weak links in long loops. **Science**, v. 296(5570), pp. 1120-1123, 2002.

NUNES, L. T et al. Habitat and community structure modulate fish interactions in a neotropical clearwater river. **Neotropical Ichthyology**, v. 18, pp. e190127, 2020.

ODUM, Eugene Pleasants et al. Fundamentals of ecology. **Philadelphia: Saunders**, 1953.

O’GORMAN, E. J et al. Warming indirectly simplifies food webs through effects on apex predators. **Nature Ecology & Evolution**, v. 7(12), pp. 1983-1992, 2023.

OKUYAMA, T., & HOLLAND, J. N. Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. **Ecology letters**, v. 11(3), pp. 208-216, 2008.

OTTO, S. B., RALL, B. C., & BROSE, U. Allometric degree distributions facilitate food-web stability. **Nature**, v. 450(7173), pp. 1226-1229, 2007.

PAINE, R. Food-web analysis through field measurement of per capita interaction strength. *Nature* v. 355, pp. 73–75, 1992.

PAKULNICKA, J., KRUK, M. Regional differences in water beetle communities networks settling in dystrophic lakes in northern Poland. **Scientific Reports**, v. 13(1), pp. 12699, 2023.

PERÄLÄ, T et al. Food-web complexity, consumer behavior, and diet specialism: impacts on ecosystem stability. **Theoretical Ecology**, pp. 1-11, 2024.

PILLAI, P., GONZALEZ, A., LOREAU, M. Metacommunity theory explains the emergence of food web complexity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 108(48), pp. 19293-19298, 2011.

PIMM, S. L., LAWTON, J. H., & COHEN, J. E. Food web patterns and their consequences. **Nature**, v. 350(6320), pp. 669-674, 1991.

POLAZZO, F et al. Impacts of extreme climatic events on trophic network complexity and multidimensional stability. **Ecology**, v. 104(2), pp. e3951, 2022.

PRINGLE, R. M., & HUTCHINSON, M. C. Resolving food-web structure. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 51, pp. 55-80, 2020.

SAITO, V. S et al. Untangling the complex food webs of tropical rainforest streams. **Journal of Animal Ecology**, v. 93(8), pp. 1022-1035, 2024.

SAYER, C. A., FERNANDO, E., JIMENEZ, R. R et al. One-quarter of freshwater fauna threatened with extinction. **Nature**, v. 638, pp. 138-145, 2025.

SIQUEIRA, T et al. Understanding temporal variability across trophic levels and spatial scales in freshwater ecosystems. **Ecology**, v. 105(2), p. 4219, 2023.

SROCZYNSKA, K et al. Food web structure of three Mediterranean stream reaches along a gradient of anthropogenic impact. **Hydrobiologia**, v. 847, pp. 2357-2375, 2020.

TERUI, A et al. Emergent dual scaling of riverine biodiversity. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 118(47), e2105574118, 2021.

TYLIANAKIS, J. M., TSCHARNTKE, T. & LEWIS, O. T. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. **Nature**, v. 445, pp. 202–205, 2007.

VAN MEERBEEK, K., JUCKER, T., & SVENNING, J. C. Unifying the concepts of stability and resilience in ecology. **Journal of Ecology**, v. 109(9), pp. 3114-3132, 2021.

WINTER, J. G., DUTHIE, H. C. Effects of urbanization on water quality, periphyton and invertebrate communities in a southern Ontario stream. **Canadian Water Resources Journal**, v. 23(3), pp. 245-257, 1998.

XU, X et al. Wetland ecosystem services research: A critical review. **Global Ecology and Conservation**, v. 22, e01027, 2020.

YANG, T et al. Effects of a Fishing Ban on the Ecosystem Stability and Water Quality of a Plateau Lake: A Case Study of Caohai Lake, China. **Water**, v. 16(5), pp. 782, 2024.

YODZIS, P. The stability of real ecosystems. **Nature**, v. 289(5799), pp. 674-676, 1981.

**5. CAPÍTULO II: RELAÇÃO ENTRE ESTABILIDADE E
COMPLEXIDADE EM REDES TRÓFICAS DE RIACHOS EM ZONAS
TROPICAIS E TEMPERADAS**

5.1 RESUMO

Neste capítulo, abordamos o debate estabilidade-complexidade através de um estudo empírico, analisando a complexidade e estabilidade de redes tróficas de macroinvertebrados de regiões temperadas e tropicais. Testamos duas hipóteses principais: I) redes tropicais apresentariam maior diversidade, organismos menores, e mais interações por táxon quando comparadas a redes temperadas; II) uma maior estabilidade das redes em ambas as regiões será positivamente correlacionada com uma maior equitabilidade nas interações de predadores e onívoros. Foram realizadas, entre 2023 e 2024, seis coletas distribuídas em um ano em riachos tropicais (Brasil) e temperados (Estados Unidos), compilando mais de 28 mil indivíduos, identificados ao nível taxonômico mais baixo possível e com mensuração de biomassa individual. A montagem das redes tróficas se deu por modelo de interação entre grupo funcional alimentar e relação predador-presa (RPP). Com as redes montadas, mensuramos a estabilidade a partir de sistemas de equações Lotka-Volterra e calculamos diversas métricas de complexidade da rede, visando analisar potenciais correlações entre os dois fatores. Para a identificação de mudanças na composição das comunidades em escala espacial e temporal, realizamos testes de dissimilaridade com dados de abundância e biomassa das comunidades. Redes temperadas apresentaram maior riqueza e abundância, associadas ao número de interações da rede e à média de interações. Nenhuma das redes se apresentou estável, embora redes temperadas tenham apresentado menor instabilidade, associada ao tamanho médio total de indivíduos e ao tamanho médio de consumidores secundários. Não observamos para redes tropicais e temperadas correlação entre equitabilidade de interação de consumidores secundários e estabilidade. As redes mostraram diferenças nos padrões de complexidade, além de variações espaciais e temporais em sua composição, reforçando a dinamicidade desses sistemas, onde claras diferenças nas estruturas das redes tróficas em zonas tropicais e temperadas foram evidenciadas em escala espacial e temporal. Por fim, o trabalho destaca a necessidade de continuidade da investigação entre complexidade e estabilidade em redes tróficas e o aprimoramento dos modelos preditivos das interações e mensuração de estabilidade nesses sistemas.

Palavras-chave: Beta diversidade. Complexidade. Dissimilaridade. Estabilidade. Redes Tróficas. Resiliência

5.2 INTRODUÇÃO

As interações entre espécies moldam a organização da vida, influenciando padrões de distribuição, riqueza e comportamento, bem como a forma como a energia é particionada nos ecossistemas (de Ruiter et al., 2005). Nesse contexto, as redes tróficas (*food webs*) consolidaram-se como um pilar essencial para o estudo dessas interações, ao representarem o fluxo de energia entre os organismos e descreverem os mecanismos que regem as dinâmicas em comunidades biológicas. Além de fornecerem uma estrutura integradora para compreender processos ecológicos fundamentais — como predação, herbivoria e decomposição —, as redes tróficas constituem uma ferramenta indispensável para a formulação de estratégias mais eficazes de conservação ecológica (Jordán, 2009; Stouffer et al., 2012; Naman et al., 2022). Isso se deve à capacidade de generalização que o fluxo de energia oferece, permitindo comparações entre diferentes ecossistemas. Assim, o estudo de redes tróficas torna-se particularmente relevante no atual cenário de crescentes ameaças à biodiversidade, que comprometem não apenas os sistemas ecológicos, mas também os serviços ecossistêmicos ambientais, socioculturais e econômicos (Sayer et al., 2025).

Frente a essas ameaças, uma propriedade fundamental das redes tróficas se dá por sua estabilidade - a capacidade de um sistema de manter sua estrutura ou retornar ao seu estado original após sofrer perturbações (Kratina et al., 2012) -, fundamental para a compreensão de dinâmicas populacionais, para a biologia da conservação e principalmente para a provisão dos serviços ecossistêmicos decorrentes do funcionamento contínuo das redes tróficas (Bolnick et al., 2003). Um dos debates clássicos da ecologia diz respeito à relação entre estabilidade e complexidade em redes tróficas — isto é, se a maior complexidade da rede tende a promover ou a comprometer a estabilidade do sistema. Ao longo das últimas décadas, diferentes correntes teóricas emergiram, propondo tanto correlações positivas (Odum, 1953; MacArthur, 1955; Elton, 1958) quanto negativas (May, 1972; May, 1973) entre esses dois atributos. Avanços mais recentes ampliaram essa discussão ao: I) evidenciar que a estabilidade não depende apenas do número de interações presentes, mas também da natureza, intensidade e dinâmica dessas interações (McCann, 2000); II) incorporar novas métricas para mensuração da

complexidade da rede além da quantificação direta do número de interações (Landi et al., 2018).

Um eixo fundamental e ainda não compreendido no estudo das relações entre estabilidade e complexidade dessas redes é como elas podem variar ao longo de gradientes latitudinais e de temperatura. Visando compreender os padrões que regem as propriedades das redes tróficas, diversas abordagens ecológicas integrativas surgiram e diretamente influenciaram o nosso conhecimento na ecologia de redes, entre elas a Teoria Metabólica (TME), proposta por Brown e colaboradores (2004), explorando como a taxa metabólica dos organismos se associa ao seu tamanho corpóreo e à temperatura. Nela é destacado o papel fundamental do metabolismo - o processamento de energia e matéria, determinando demandas do organismo ao ambiente e estabelecendo restrições à alocação de recursos -, com a taxa metabólica ditando o ritmo de todas as atividades biológicas e, em sua essência, o ritmo da vida.

O metabolismo está diretamente ligado às reações bioquímicas catalisadas por enzimas, cujas taxas de reação dependem da temperatura devido à sua sensibilidade à energia de ativação. Além disso, evidencia-se uma relação inversa (consequência de restrições alométricas e cinéticas) entre tamanho corporal e a abundância e taxa metabólica de espécies, implicando que organismos menores tendem a ser mais abundantes, mas com ciclos de vida mais rápidos e curtos (Brown et al., 2004; Woodward et al., 2005). No contexto das redes tróficas, a TME permite prever ainda os efeitos da temperatura e do metabolismo sobre o fluxo energético e a estrutura da rede, como por exemplo diferenças nos padrões de densidades e tamanhos populacionais, com base em relações alométricas entre tamanho e taxa metabólica. Considerando uma quantidade fixa de recursos, é esperado que a abundância dos organismos seja menor em maiores temperaturas, reflexo da maior demanda metabólica por unidade de biomassa e menor alocação em crescimento somático por indivíduo (Bernhardt; Sunday; O'Connor, 2018).

De acordo com a Teoria Metabólica, espera-se maior biodiversidade em áreas mais quentes não apenas pela maior disponibilidade de recursos ou pela atenuação dos efeitos da sazonalidade, mas também em função de dinâmicas metabólicas mais aceleradas. Nessas condições, organismos tendem a apresentar menor tamanho corporal, o que os leva a ciclos de vida mais curtos e processos evolutivos mais rápidos, impulsionados por mais eventos reprodutivos e mutacionais

ao longo do tempo (Brown et al., 2004). Essas diferenças nas densidades populacionais e na biodiversidade em diferentes zonas de temperatura podem impactar o número de interações potenciais - e conseqüentemente a complexidade - em uma rede trófica. Mais interações aumentam a possibilidade da rede ser sustentada por diversas interações fracas, onde uma maior distribuição dessas interações permite mais vias energéticas alternativas que poderiam conferir mais estabilidade ao sistema (McCann, 2000).

Esse trabalho busca investigar a relação entre complexidade e estabilidade em redes tróficas em zonas tropicais e temperadas. Além da montagem e caracterização das redes, busca-se analisar os potenciais fatores que modulam a estrutura e estabilidade das redes, onde foram testadas duas hipóteses principais: 1) redes tropicais e temperadas serão moduladas por fatores distintos, onde redes temperadas tendem a conter organismos maiores, com menos interações por nó e mais fluxo energético por interação; redes tropicais terão organismos menores e mais interações por nó, sustentadas por mais interações fracas (Figura 6); 2) haverá, para ambas as regiões, uma correlação positiva entre estabilidade e uma maior equitabilidade de interações entre consumidores secundários na rede, possibilitando mais vias energéticas alternativas ao longo da cascata trófica, conferindo maior estabilidade para o sistema (Figura 7).

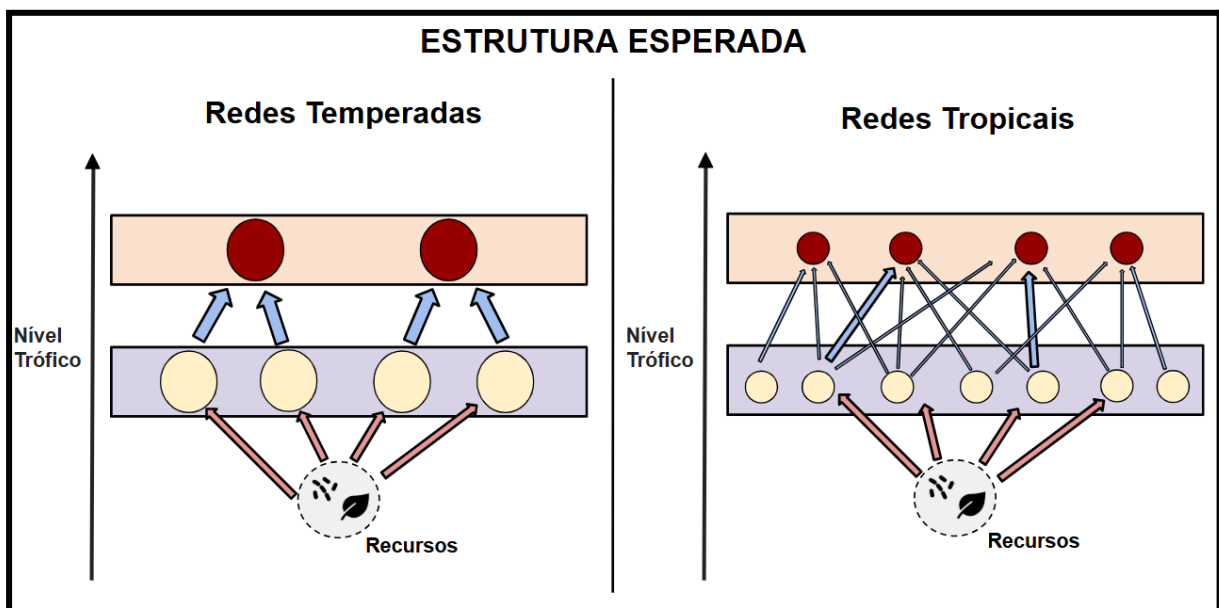


Figura 6 - Resultado esperado para a primeira hipótese. Redes temperadas com organismos de tamanho maior (representado pelo tamanho dos círculos), com organismos de nível trófico superior

apresentando menos interações por nó (representadas pelas setas), mas com maior fluxo energético por interação (representado pela grossura das setas). Redes tropicais apresentam maior número de espécies com indivíduos menores e menos fluxo energético por interação, mas sustentadas por mais vias energéticas alternativas.

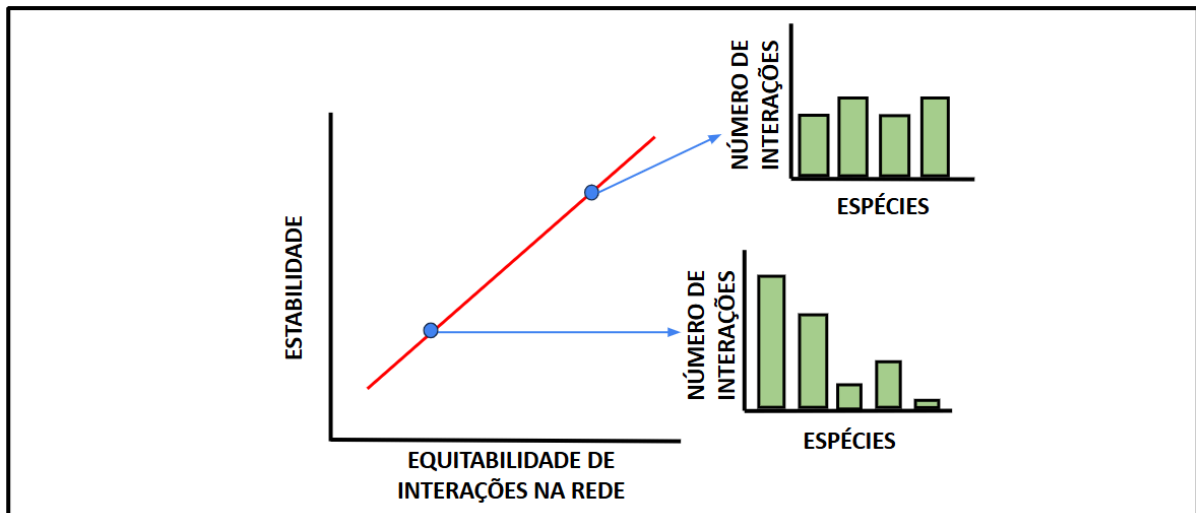


Figura 7 - Resultado esperado para a segunda hipótese. Será observada uma maior estabilidade em redes com maior equitabilidade nas interações entre organismos de nível trófico superior (predadores e onívoros), potencializando mais vias energéticas alternativas para essas espécies.

5.3 METODOLOGIA

Em resumo, a caracterização das redes tróficas foi feita com dados de seis coletas entre agosto de 2023 e julho de 2024, em riachos de sistemas tropicais e temperados. Os seis meses intervalados dessas coletas capturaram as variações sazonais, resultando na montagem de 96 redes tróficas individuais. Um resumo da metodologia do trabalho é observado pela Figura 8, com as etapas representadas sendo detalhadas nas seções subsequentes.

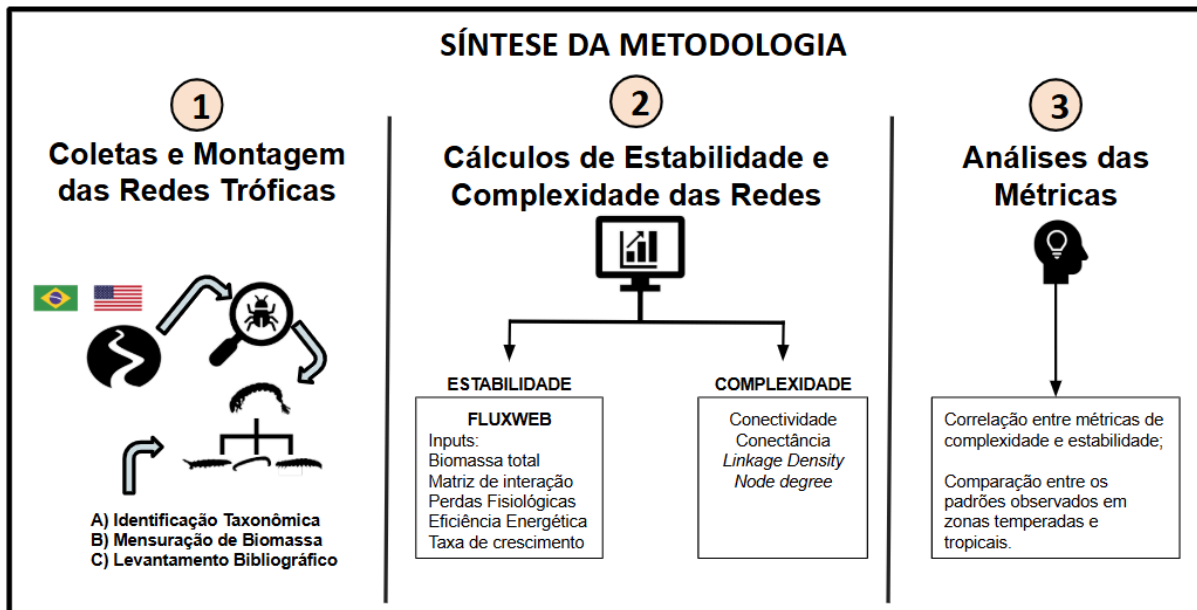


Figura 8 - Síntese da Metodologia. Na primeira parte do trabalho (1) foram realizadas seis coletas entre Agosto de 2023 e Julho de 2024, em paralelo à identificação taxonômica, mensuração de biomassa e classificação trófica dos organismos por levantamento bibliográfico para a montagem das redes. Com esses dados mensurados, a segunda parte (2) se deu pelo cálculo da estabilidade (pelo pacote *fluxweb*) e complexidade (métricas de conectividade, conectância, *linkage density* e *node degree*). Com essas métricas estabelecidas, se deu a análise dos resultados (3) comparando tanto a correlação entre métricas de complexidade e estabilidade observadas quanto diferenças observadas em zonas tropicais e temperadas.

5.3.1 Coleta dos dados e montagem das redes tróficas

Comunidades de macroinvertebrados bentônicos foram amostradas em córregos de primeira à terceira ordem no Brasil (Parque Estadual Intervales, Ribeirão Grande-SP) e Estados Unidos (Bacia Hidrográfica de Stoney Creek, Virginia). Nas duas regiões foram amostrados oito sítios com o mesmo método de coleta, viabilizando as comparações entre regiões. Coletamos organismos bentônicos com amostrador Surber, de malha de 500 µm, com 5 subamostras em cada coleta para cada sítio. Amostras foram preservadas em etanol 70% para posterior triagem e identificação taxonômica ao nível mais baixo possível (majoritariamente gênero). Mensuramos a biomassa dos indivíduos (em mg de matéria seca) por quantificação de razões alométricas comprimento-massa pelo comprimento corporal e largura da cabeça dos indivíduos (Collyer et al., 2023).

Para a montagem das redes tróficas, desenvolvemos um modelo alométrico em duas etapas. Primeiro, foi calculada a massa corporal média dos indivíduos (em mg de matéria seca) por táxon, com base nos dados obtidos para cada local e coleta realizada. Em seguida, compilamos informações da literatura em trabalhos

bem estabelecidos sobre suas estratégias tróficas (Burton & Gerritsen, 2003; Ramírez & Gutiérrez-Fonseca., 2014; Pereira et al., 2021) classificando os organismos em três categorias possíveis: consumidores primários (organismos que se alimentam de detritos ou produtores primários), consumidores secundários (organismos que se alimentam de outros organismos) e onívoros (organismos que potencialmente se alimentam organismos de mais de um nível trófico).

O modelo opera de forma sequencial: primeiro, identifica o grupo trófico taxonômico. Se o organismo for um consumidor primário, ele é conectado à base da rede trófica. Se for um consumidor secundário, é estabelecida uma relação predador-presa (RPP) onde o táxon pode preda qualquer organismo com massa corpórea entre 10 e 50 vezes menor. Consumidores secundários pequenos (que não se enquadram em nenhuma presa da rede por RPP) são conectados a um nó inferior referente à mesofauna (consumidores primários pequenos que não são usualmente coletados com os métodos empregados). Essa relação é fundamentada com base em experimentos alimentares ou análises isotópicas para invertebrados (Warren & Lawton, 1987; Klecka & Boukal, 2013; Saito et al., 2024). Se o predador for onívoro, o modelo aplica a RPP para definir suas presas e também o conecta à base da rede trófica. Considerando que o tamanho médio dos consumidores muda no espaço-tempo, o modelo é capaz de gerar mudanças em interações em escala local, não apenas com base em mudanças composicionais.

Esse modelo de rede trófica, embora simplificado, faz poucas suposições e é capaz de reproduzir propriedades importantes de redes tróficas em riachos, como a presença de diferentes níveis tróficos e densidades médias de interações, semelhantes às redes reconstruídas com base em dados empíricos detalhados (Briand & Cohen, 1984; Saito et al., 2024).

5.3.2 Cálculos de estabilidade e complexidade das redes

Estabilidade das Redes

Para o cálculo da estabilidade das redes utilizamos os conceitos de dinâmicas energéticas populacionais (Moore & De Ruiter, 2012), já aplicados em modelos de redes tróficas (Gauzens et al., 2019; Saito et al., 2024). O fluxo

energético foi calculado pelo pacote *fluxweb* (Gauzens et al., 2019), com suas principais equações e *inputs* utilizados descritos na Tabela 1.

Tabela 1 - Resumo dos parâmetros utilizados pelo algoritmo *fluxweb* para cálculo da estabilidade em redes tróficas.

Parâmetros	Equação	Descrição
Biomassa		Massa seca em mg dos indivíduos.
Matriz de interação		Redes tróficas montadas pelo modelo alométrico desenvolvido.
Eficiência Energética Taxa de conversão do consumo alimentar em crescimento corpóreo.	$L_i = X_i + \sum_j F_{ij}$	L_i se dá pelas perdas fisiológicas de uma espécie por consumo por predador (onde F_{ij} representa o fluxo de energia de uma espécie i para uma espécie consumidora j) ou processos energéticos variados (representado por X_i que define perdas por processos como gastos metabólicos).
Ganho Energético	$G_i = \sum_j F_{ji} e_{ij}$	G_i se dá pelos ganhos energéticos de uma espécie via consumo e se dá pela soma do fluxo de energia consumido pela espécie j em relação à espécie i (representada pela variável F_{ji}) atrelado à eficiência energética na alimentação da espécie (representada pela variável e_{ij}).
Perdas Fisiológicas e Taxa de Crescimento	$X_i = x_0 M_i^b$	X_i representa as perdas fisiológicas de uma espécie i (que podem ser computadas por custo metabólico, taxa de morte ou funções como custos energéticos direcionadas para caça e repouso), sendo associada às constantes fisiológicas x_0 e b , enquanto M_i se refere à massa corpórea.

A partir do cálculo das redes tróficas energéticas, calculamos a estabilidade da rede trófica por meio da matriz Jacobiana (Figura 9), composta pelas derivadas parciais das interações entre espécies (May, 1972). O pacote *fluxweb* parte de um sistema de equações de Lotka-Volterra, considerando as demandas energéticas das populações para inferir a estabilidade da rede. Essa abordagem avalia, essencialmente, se os predadores — considerando suas demandas energéticas —

podem ser sustentados pela biomassa disponível de suas presas. Nesse modelo, para que a rede seja considerada estável, todos os autovalores da matriz Jacobiana devem ser negativos, indicando que o sistema tende a retornar ao seu estado de equilíbrio após uma perturbação (Gauzens et al., 2019).

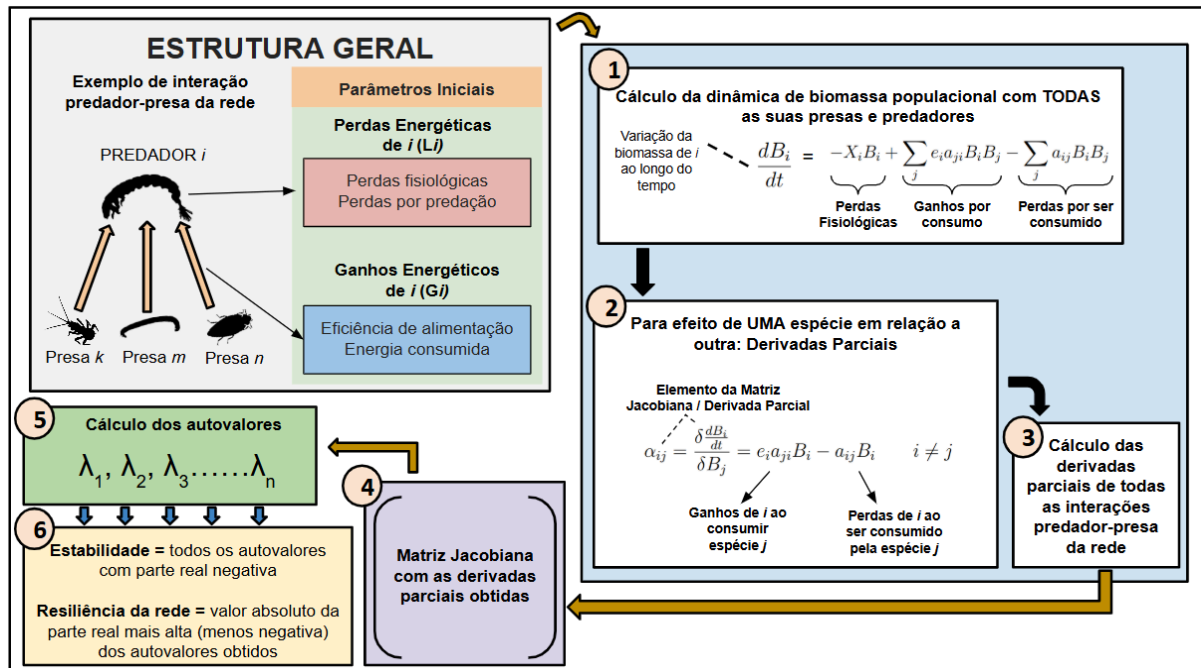


Figura 9 - Cálculo da Estabilidade da Rede Trófica. O cálculo se baseia no balanço de biomassa de cada população e suas interações predador-presa, com a biomassa populacional sendo determinada pelos seus ganhos (baseados por eficiência energética e biomassa consumida) e perdas energéticas (perdas fisiológicas e perdas por ser predado). O balanço energético de uma população se dá, portanto, pelo conjunto dessas relações de perda e ganho energético com todos os seus predadores e presas (1). Para analisar o efeito de uma espécie em relação à outra, são calculadas as derivadas parciais, também seguindo o processo de ganhos e perdas energéticas, dessa vez ajustadas para a interação entre populações par a par (2). São calculadas todas as derivadas parciais das interações predador-presa definidas na rede (3), que irão compor a matriz jacobiana(4) de onde são obtidos os autovalores (5) indicadores de estabilidade e resiliência do sistema, onde a estabilidade só é inferida quando todos os autovalores têm parte real negativa e a resiliência do sistema é indicada pelo maior valor absoluto entre os autovalores obtidos (6).

Complexidade das Redes

Com as redes geradas, calculamos algumas das métricas mais utilizadas nos estudos de complexidade:

I) Conectividade: métrica de complexidade mais utilizada, mensurada pelo número total de interações entre espécies (Okuyama & Holland, 2008);

II) Conectância: relação entre as interações observadas na rede (conectividade) por todas as interações possíveis do sistema - o quadrado da riqueza (Landi et al., 2018);

III) Linkage Density: número médio de interações por espécie (Montoya et al., 2006);

IV) Node degree: métrica a nível do nó, indicando o número individual de ligações de cada espécie (Landi et al., 2018).

5.3.3 Análise de diversidade beta

Para investigar mudanças na composição das comunidades ao longo de escalas espaciais e temporais entre as regiões, realizamos análises de diversidade beta utilizando a distância do centróide em um espaço multivariado (Anderson, 2005) considerando o índice de Bray-Curtis, analisando a dissimilaridade tanto por abundância quanto por biomassa. Comparamos a composição das comunidades temporalmente (dissimilaridade entre um mesmo sítio em diferentes meses) e espacialmente (dissimilaridade entre sítios distintos em um mesmo mês). Dessa forma, avaliamos se, em cada escala (temporal e espacial) e em cada dimensão (abundância e biomassa), redes tropicais e temperadas diferem quanto à taxa de dissimilaridade na composição de suas comunidades.

5.3.4 Análise dos dados

Com as redes montadas e as métricas de estabilidade e complexidade de cada uma das 96 redes obtidas, a análise dos dados visou essencialmente correlacionar potenciais associações entre métricas de complexidade com a estabilidade das redes e analisar a dissimilaridade espacial e temporal dessas comunidades. Primeiramente, comparamos a diferença entre métricas de complexidade e estabilidade para redes tropicais e temperadas por teste de Wilcoxon, pelo pacote *stats* no R v. 4.5.1.

Em seguida, calculamos a correlação entre métricas de complexidade e estabilidade para cada região, utilizando o coeficiente de Spearman, pelo pacote

corrplot (Wei et al., 2017) v. 0.95 no R. Também abordamos essa associação entre as métricas de complexidade com a estabilidade através de um Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) por distribuição gamma. Para isso, primeiramente reduzimos a dimensionalidade das métricas de complexidade de rede e biomassa utilizando uma PCA. Utilizamos os 2 componentes principais como efeito fixo, com interação com as regiões (tropical vs. temperado), enquanto espaço (sítios) e tempo foram utilizados como efeitos aleatórios, através dos pacotes *lme4* (Bates et al., 2015) v.1.1.37 e *glmmTMB* (Magnusson et al., 2017) v. 1.1.12 no R.

A investigação da dissimilaridade espacial e temporal das comunidades, se deu a partir das distâncias para os centróides, conduzida por PERMDISP com o pacote *vegan* (Dixon, 2003) versão 2.7-1. Com as distâncias calculadas, a análise foi realizada por meio de um modelo linear misto (LMM) para analisar o efeito temporal (com região como efeito fixo e meses aninhados aos países como efeito aleatório) e efeito espacial (com região como efeito fixo e sítios como efeito aleatório). Essa etapa foi implementada com os pacotes *lme4* (Bates et al., 2015), versão 1.1-37, e *lmerTest* (Kuznetsova, Brockhoff & Christensen, 2017), versão 3.1-3, todos no R.

5.4 RESULTADOS

5.4.1 Exploração geral dos dados e componentes da rede trófica

As duas regiões diferiram consideravelmente na abundância de organismos coletados, diversidade taxonômica e distribuição de táxons mais abundantes, com alguns índices contrariando previsões esperadas inicialmente. As coletas tropicais totalizaram 7.272 indivíduos coletados, com 75% deles identificados até o nível de gênero. Dez ordens foram amostradas, tendo como maiores representantes Ephemeroptera (22,49%), Trichoptera (21,11%) e Coleoptera (19,70%). Quarenta e quatro famílias foram amostradas, em que Elmidae (15,80%), Hydropsychidae (12,99%) e Leptohyphidae (11,42%) foram os maiores representantes dos dados tropicais.

As coletas temperadas totalizaram 21.353 indivíduos coletados, com 79% deles identificados até o nível de gênero, onde 20.518 foram utilizados para a montagem das redes após o processo de triagem dos dados (retirando grupos já

desconsiderados previamente para a montagem da redes como insetos terrestres, aranhas e salamandras). 11 ordens foram amostradas, tendo como maiores representantes Diptera (30,22%) , Ephemeroptera (27,20%) e Plecoptera (17,83%). 60 famílias foram amostradas, tendo como maiores representantes Chironomidae (21,52%), Heptageniidae (10,23%) e Elmidae (9,25%).

5.4.2 Montagem das redes tróficas

Após a identificação, mensuração da biomassa e classificação dos organismos por grupo funcional alimentar, foram construídas as redes para cada sítio (8), mês (6) e país (2), totalizando 96 redes tróficas (48 brasileiras e 48 estadunidenses), disponíveis no **Material Suplementar**. A partir dos critérios de RPP e das interações entre grupos funcionais alimentares, foram geradas as matrizes e redes (exemplificadas nas Figuras 10 e 11), que serviram de base para o cálculo da estabilidade e das métricas associadas.

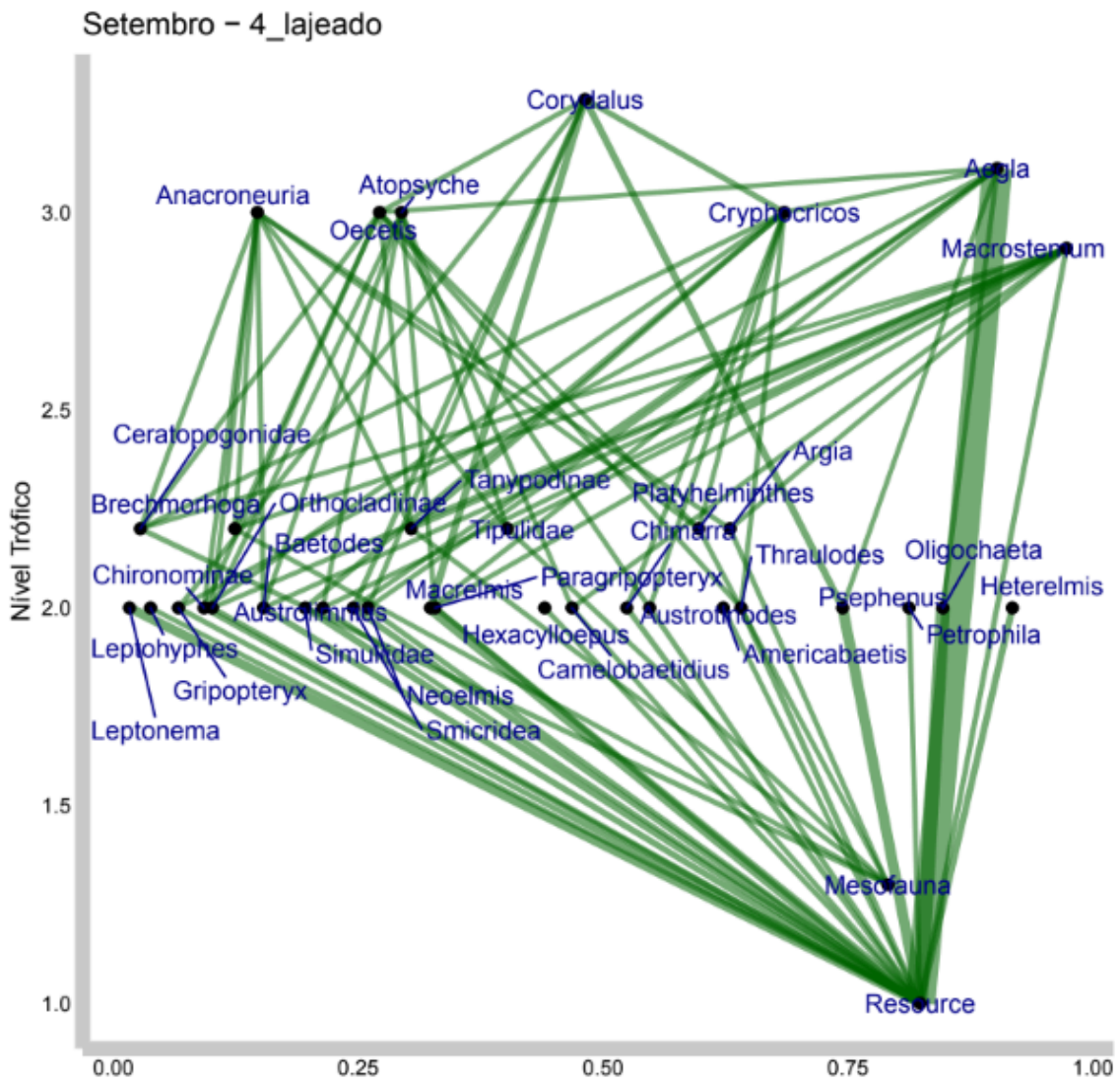


Figura 10 - Rede Trófica brasileira: mês de Setembro, sítio 4_lajeado.

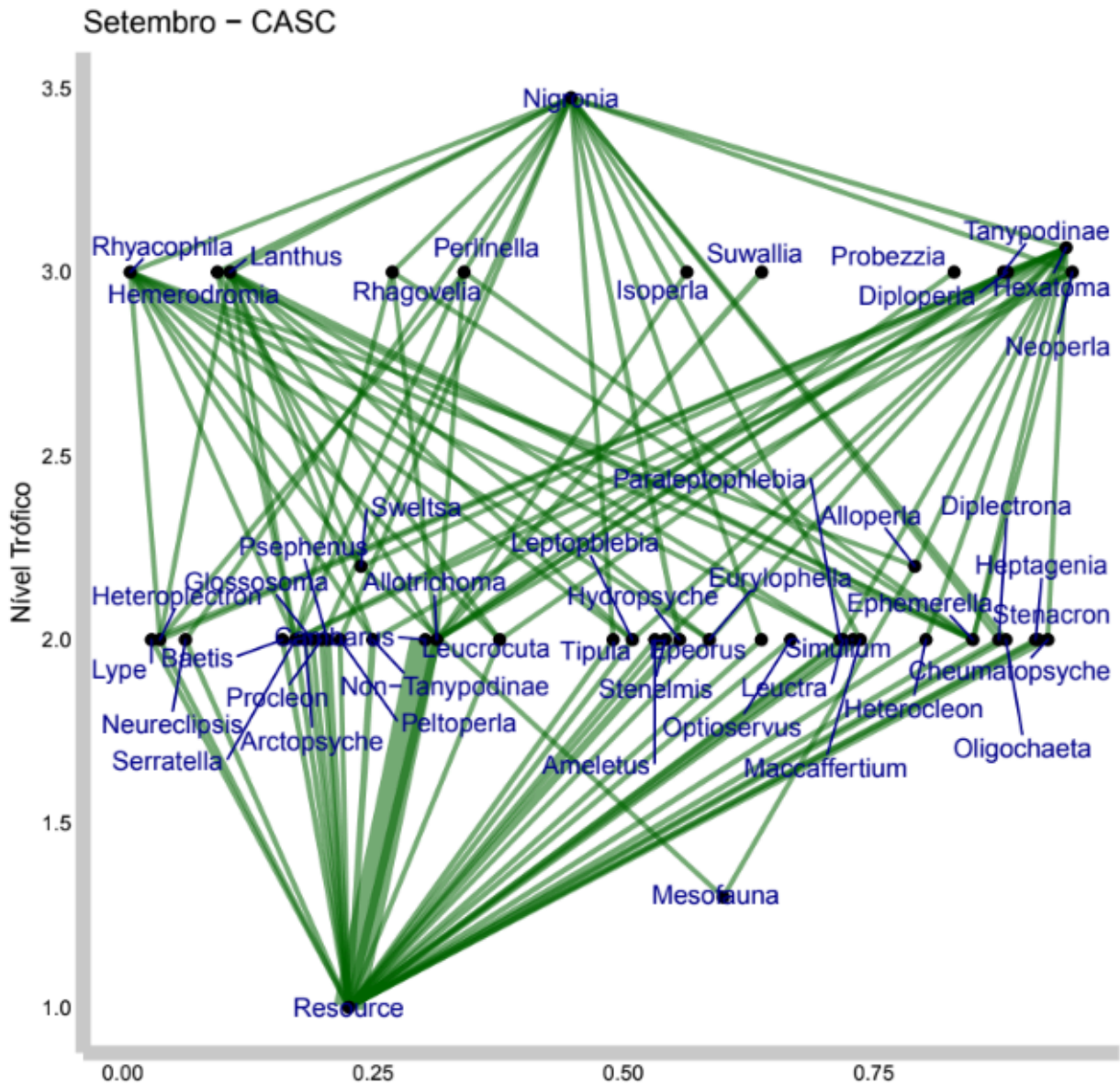


Figura 11 - Rede trófica estadunidense: mês de setembro, sítio CASC.

5.4.3 Métricas de complexidade e estabilidade

Redes temperadas se mostraram com maior riqueza total ($w = 246,5$; $p < 0,0001$) e maior número de consumidores secundários por rede ($w = 691$; $p < 0,001$), enquanto redes tropicais apresentaram indivíduos maiores, tanto em média de tamanho total ($w = 1853$; $p < 0,0001$) quanto em média de tamanho exclusivamente de consumidores secundários ($w = 1551$; $p < 0,01$).

Abordando mais diretamente a complexidade das redes, foram comparadas as distribuições de coeficiente de variação de consumidores secundários (ou seja, em média, o quanto predadores e onívoros dentro de uma mesma rede divergem em número de interações), conectividade, conectância, *linkage density*, média de interações de consumidores secundários e estabilidade entre a região tropical e temperada. Os sistemas tropicais e temperados apresentaram diferentes padrões em suas respectivas composições, como pode ser observado na Figura 12. As redes tropicais apresentaram maior conectância ($w = 1634$; $p < 0,001$), enquanto as redes temperadas exibiram maior coeficiente de variação das interações entre consumidores secundários ($w = 560,5$; $p < 0,0001$), bem como maior conectividade ($w = 317,5$; $p < 0,0001$), *linkage density* ($w = 541$; $p < 0,0001$) e média de interações por consumidor secundário ($w = 399,5$; $p < 0,0001$).

Nenhuma das redes modeladas foi considerada estável (todos os maiores autovalores da matriz Jacobiana foram positivos), embora as temperadas tenham demonstrado valores menores do maior autovalor da matriz Jacobiana, em comparação às tropicais ($w = 2298$; $p < 0,0001$). 94 das 96 redes modeladas (97,9%) apresentaram valor médio dos autovalores negativo, com predominância de autovalores negativos em sua composição. Esse padrão indica que, embora o sistema como um todo não seja classificado como estável pelo método adotado, a maioria das populações individuais que compõem as redes tende à estabilidade. É importante reforçar que, neste caso, os valores de estabilidade correspondem ao maior autovalor encontrado da matriz Jacobiana da rede em questão, o que implica maior instabilidade (ou menor resiliência), mesmo que existam diversos valores negativos individuais.

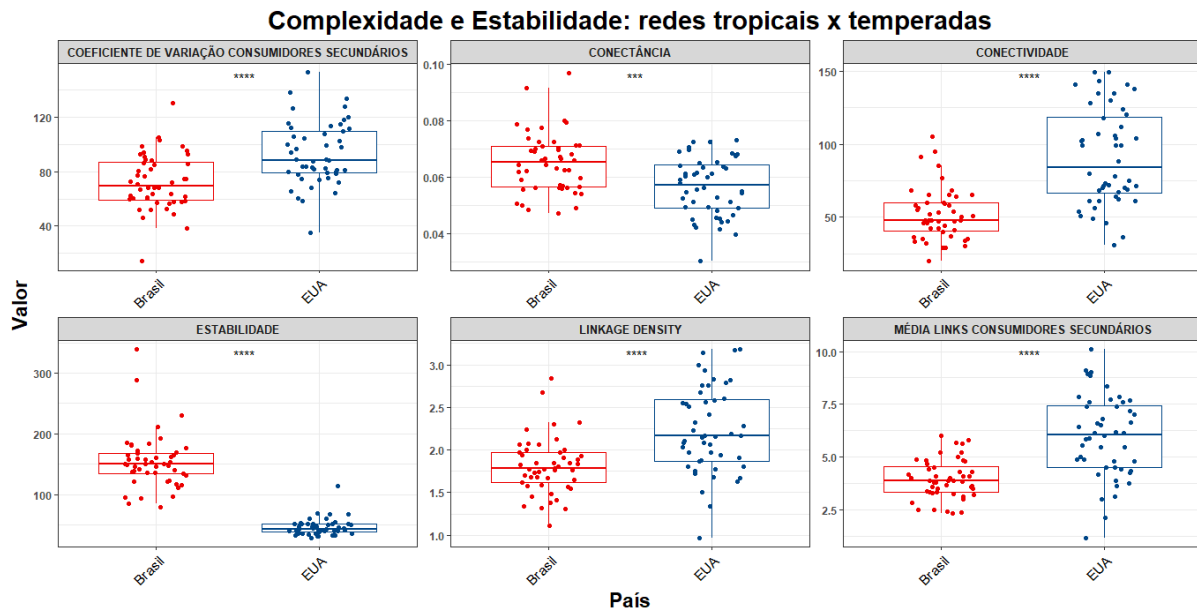


Figura 12 - Comparação de métricas de complexidade e estabilidade entre redes tróficas tropicais e temperadas. Redes apresentaram diferenças significativas por teste de Wilcoxon (* p < 0,05; ** p < 0,01; *** p < 0,001; **** p < 0,0001) para todas as métricas, onde redes tropicais mostraram maior conectância e maior autovalor médio da matriz Jacobiana (menor resiliência), enquanto redes temperadas apresentaram maior coeficiente de variação de consumidores secundários, maior conectividade, maior *linkage density* e maior média de interações por consumidor secundário.

5.4.4 Correlação individual entre complexidade e estabilidade

Além das diferenças regionais entre as métricas de complexidade e estabilidade observadas na seção anterior, as correlações entre métricas também revelaram padrões distintos dentro de cada região, como exemplificadas pelas Figuras 13 e 14.

Correlação individual estabilidade e complexidade: Tropical

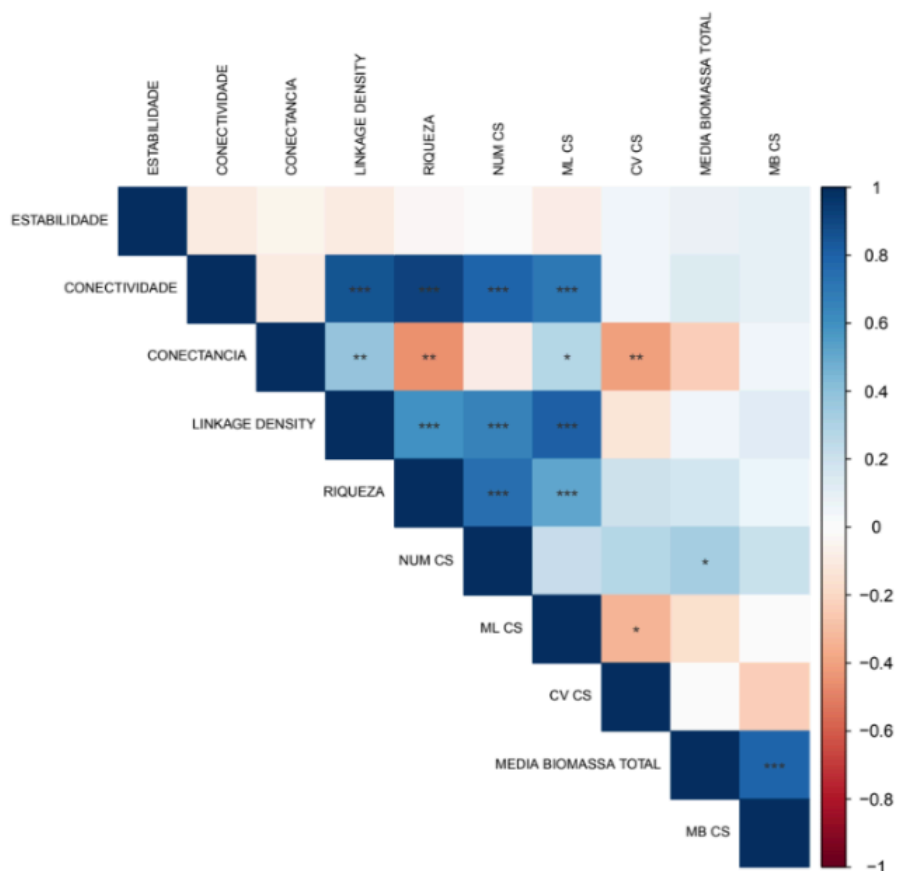


Figura 13 - Correlação individual entre métricas de estabilidade e complexidade para as redes tróficas tropicais. Abreviações se referem à número de consumidores secundários (NUM CS), média de interações de consumidores secundários (ML CS), coeficiente de variação de interações de consumidores secundários (CV CS), média de biomassa de consumidores secundários (MB CS). Valor de significância: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Correlação individual estabilidade e complexidade: Temperado

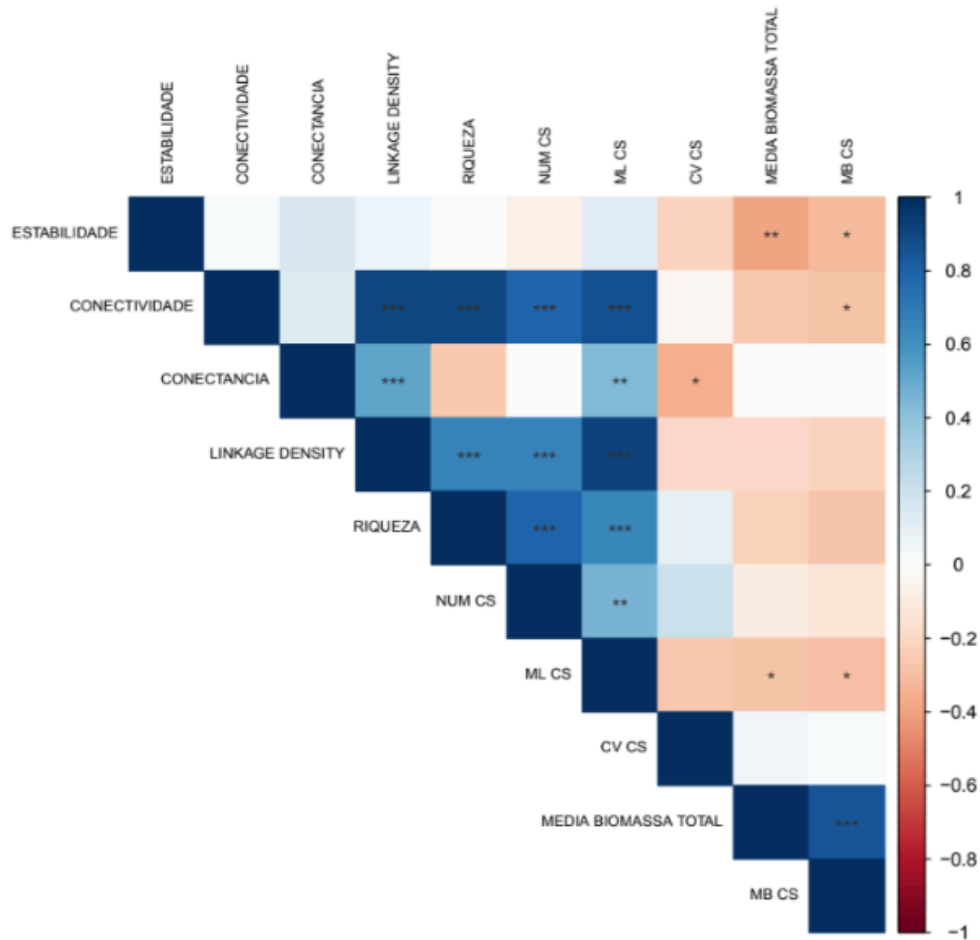


Figura 14 - Correlação individual entre métricas de estabilidade e complexidade para as redes tróficas temperadas. Abreviações se referem à número de consumidores secundários (NUM CS), média de interações de consumidores secundários (ML CS), coeficiente de variação de interações de consumidores secundários (CV CS), média de biomassa de consumidores secundários (MB CS). Valor de significância: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$

Quanto às correlações entre complexidade e estabilidade, não houve correlação significativa entre métricas para redes tropicais, enquanto redes temperadas apresentaram correlação negativa entre tamanho médio individual total e tamanho médio de consumidores secundários com o maior autovalor da rede (indicado pela métrica de estabilidade), indicando correlação positiva com a resiliência da rede. Ou seja, redes temperadas mais estáveis foram aquelas com muitos organismos grandes.

Tanto redes tropicais quanto temperadas mostraram correlação positiva entre: I-) conectância, *linkage density* e média de interações por consumidores secundário; II-) conectividade, *linkage density*, riqueza, número de consumidores secundários e média de interações por consumidor secundário. As redes das duas regiões também apresentaram correlação negativa entre conectância e coeficiente de variação de consumidores secundários, com correlação negativa mais forte nas redes brasileiras. Contrariando nossa segunda hipótese, não houve, em nenhuma região, associação entre um menor coeficiente de variação de interações de consumidores secundários e aumento na resiliência das redes.

A média de interações por consumidor secundário foi negativamente associada com o coeficiente de variação de interação de consumidores secundários nas redes tropicais, enquanto foi negativamente associada com o tamanho médio de organismos da rede e tamanho médio de consumidores secundários em redes temperadas. A conectividade foi associada negativamente com a média de biomassa de consumidores secundários apenas em redes temperadas. A conectância foi associada negativamente com a riqueza apenas em redes tropicais.

5.4.5 Relação entre métricas de estabilidade e complexidade

Os dois componentes principais da PCA utilizados como efeito fixo associado às regiões no Modelo Linear Generalizado Misto explicaram, juntos, 69,70% da variação total (Figura 15). O primeiro componente (47,40%) foi associado principalmente à conectividade, riqueza, densidade de ligações, média de interações dos consumidores secundários e número de consumidores secundários. Já o segundo componente (22,30%) esteve relacionado, sobretudo, à biomassa individual média da rede e à biomassa média dos consumidores secundários.

O modelo não revelou relação significativa com o Componente 1 (PC1), mas apresentou relação significativa com o Componente 2 (PC2) e com os países (Tabela 2), além da interação entre os fatores, indicando efeitos em sentidos distintos para a região tropical e temperada, conforme ilustrado na Figura 16.

Composições - PC1 e PC2

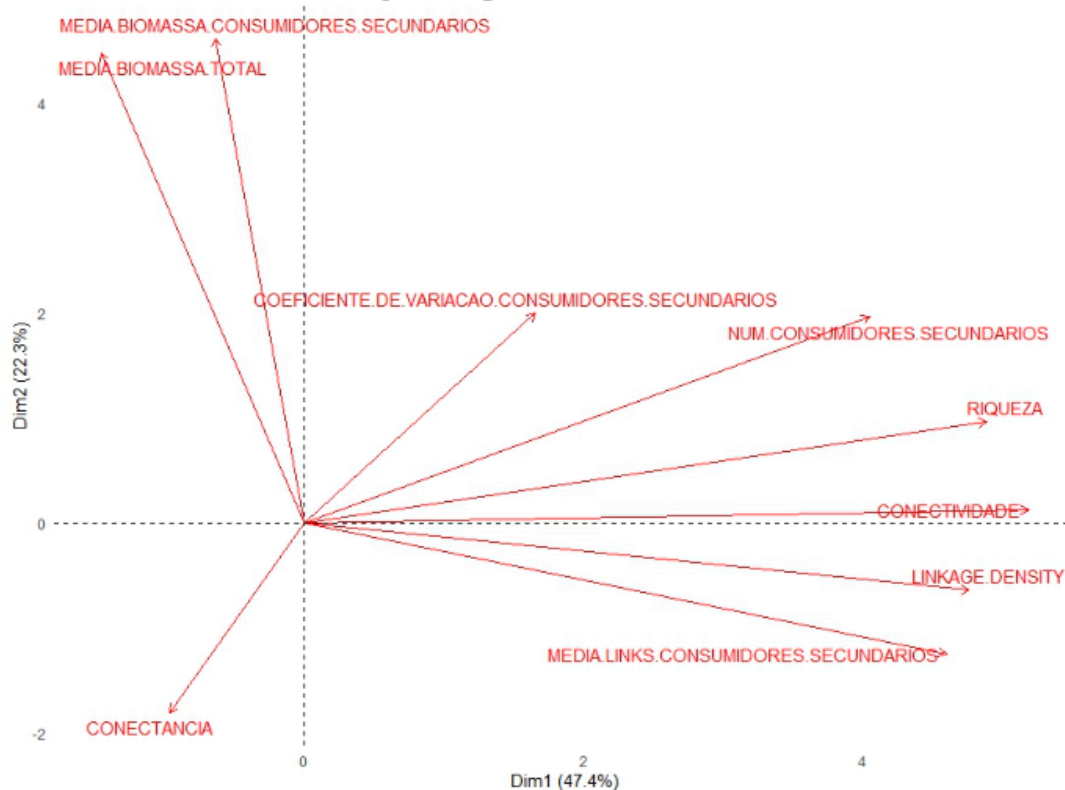


Figura 15 - Composições dos Componentes Principais 1 e 2 da PCA. O primeiro componente, Dim1 (47,40%), foi associado principalmente à conectividade, riqueza, densidade de ligações, média de interações dos consumidores secundários e número de consumidores secundários. Já o segundo componente, Dim2 (22,30%), esteve relacionado, sobretudo, à biomassa individual média da rede e à biomassa média dos consumidores secundários.

Tabela 2 - Resultados do modelo generalizado misto (distribuição gamma) associando métricas de complexidade e estabilidade em redes tróficas tropicais e temperadas. Valor de significância: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; ns = não significativo. Componente 1 (PC1) não se mostrou significativo para explicar a estabilidade, enquanto foi observada correlação com o Componente 2 (PC2).

Efeito	Estimativa (log)	Erro padrão	Z-Valor	P-Valor	Significância
Intercepto	5,06736	0,08671	58,44	2e-16	***
PC1	0,04150	0,02858	1,45	0,146513	ns
PAÍS	-1,28237	0,11982	-10,70	2e-16	***
PC2	0,05272	0,02497	2,11	0,034792	*
PC1:PAÍS	-0,2611	0,03346	-0,78	0,435158	ns
PC2:PAÍS	-0,11315	0,03142	-3,60	0,000317	***

Sentidos opostos de correlação foram observados para redes tropicais e temperadas, como ilustra a Figura 16. Redes tropicais apresentaram relação positiva entre o PC2 e os autovalores máximos da matriz Jacobiana, com inclinação acentuada da reta de regressão. Esse resultado indica que valores mais elevados do PC2 (associados à maior abundância de organismos grandes) estão associados a um aumento da instabilidade. Em redes temperadas foi observada uma relação negativa, embora sutil, entre PC2 e os autovalores máximos. Nesse caso, o aumento de PC2 esteve associado a uma redução da instabilidade, sugerindo maior resiliência das redes.

Correlação entre estabilidade e PC2 por país

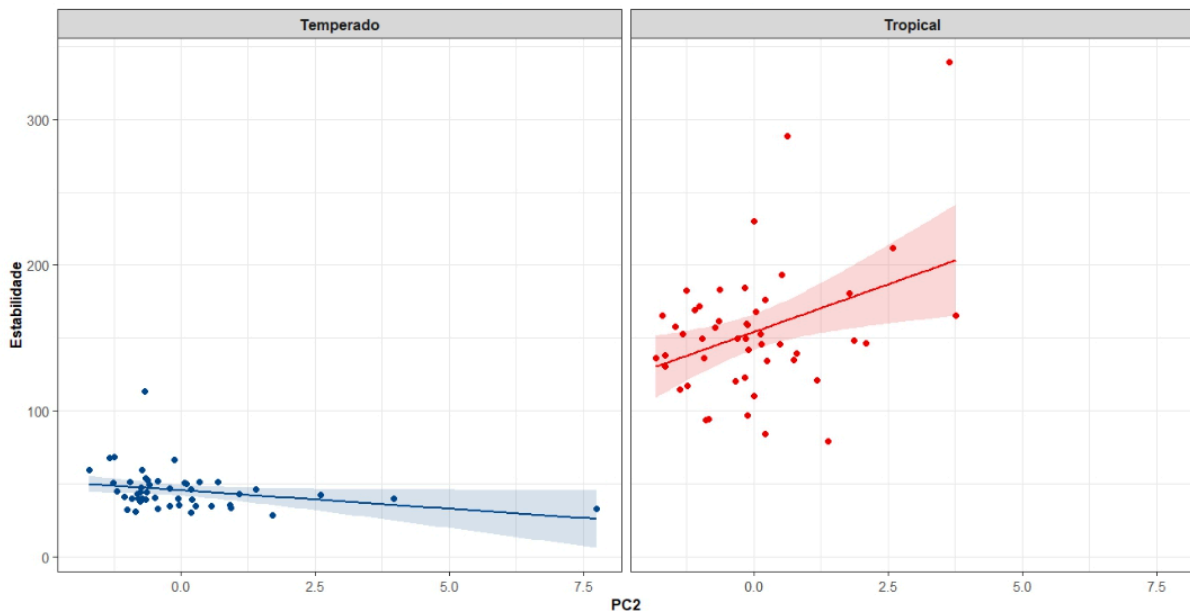


Figura 16 - Modelo Linear Generalizado Misto: Correlação entre Componente 2 e Estabilidade para redes temperadas e tropicais.

5.4.6 Diversidade beta espacial e temporal

As análises de dissimilaridade, tanto por abundância quanto por biomassa, evidenciaram diferenças claras entre redes tropicais e temperadas, como ilustradas pela Figura 17 e Tabelas 3 e 4. A análise de dissimilaridade temporal baseada na abundância (modelo linear misto) mostrou que a variação atribuída ao tempo dentro de cada sítio foi maior do que a variação do tempo associada aos países. Esse resultado indica que o fator temporal exerce maior influência sobre as comunidades em nível local do que as diferenças entre sítios na forma como respondem ao tempo. A região, nosso efeito fixo de interesse, também se mostrou como moduladora, onde redes temperadas apresentaram maior dissimilaridade ($t = 2.60$; $p < 0,05$). De maneira similar, a região temperada também apresentou maior dissimilaridade quanto à abundância em escala espacial ($t = 3.64$; $p < 0,001$).

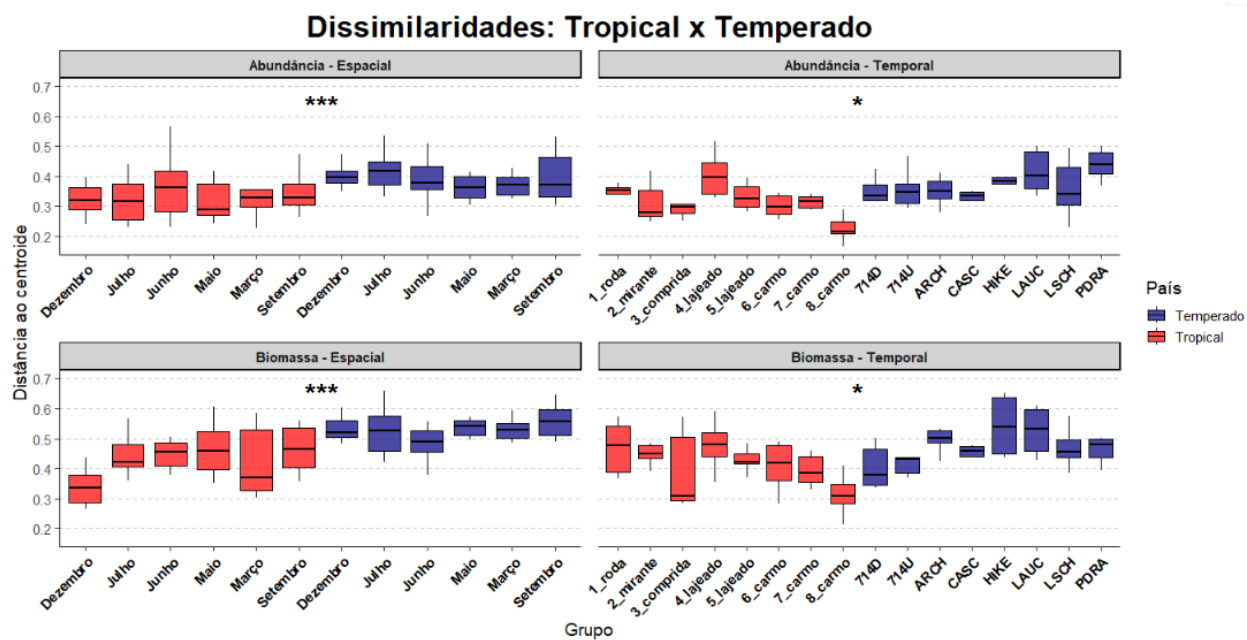


Figura 17 - Dissimilaridade espacial e temporal, por abundância e biomassa, entre regiões tropicais e temperadas. Valores de significância: * $p < 0,05$; *** $p < 0,001$.

Tabela 3 - Modelo misto relacionando dissimilaridade em escala espacial. Valor de significância: * $p < 0,05$; *** $p < 0,001$.

Métrica	Efeito	Variável	Variância	T-Valor	P-Valor	Significância
Abundância	Aleatório	MÊS	0			
		Residual	0,005			
	Fixo	Intercepto		33,194	2e-16	***
		PAÍS		3,642	0,0004	***
Biomassa	Aleatório	MÊS	0,0003			
		Residual	0,0055			
	Fixo	Intercepto		32,878	1,73e-12	***
		PAÍS		6,417	6,57e-09	***

Tabela 4 - Modelo misto relacionando dissimilaridade em escala temporal. Valor de significância: * $p < 0,05$; *** $p < 0,001$.

Métrica	Efeito	Variável	Variância	T-Valor	P-Valor	Significância
Abundância	Aleatório	PAÍS:SITE	0,0014			
		Resíduo	0,0033			
	Fixo	Intercepto		20,33	8,62e-12	***
		PAÍS		2,60	0,021	*
Biomassa	Aleatório	PAÍS:SITE	0,001746			
		Resíduo	0,006846			
	Fixo	Intercepto		21,950	3,04e-12	***
		PAÍS		2,389	0,0313	*

A análise de dissimilaridade temporal por biomassa também indicou maior variação atribuída ao tempo dentro de cada sítio (variância que 0,0068) em relação a variação do tempo associada aos países (variância que 0,0017). Em comparação entre regiões, redes temperadas novamente se mostraram com maior dissimilaridade ($t = 2,39$; $p < 0,05$). Em escala espacial, a dissimilaridade por biomassa indicou diferença entre regiões, também com redes temperadas apresentando maior dissimilaridade ($t = 6,41$; $p < 0,001$).

5.5 DISCUSSÃO

Os resultados observados evidenciam claras diferenças em padrões de organização em redes tróficas de riachos tropicais e temperados. Redes temperadas apresentaram maior riqueza, número total e média de interações e maior tendência à estabilidade, enquanto redes tropicais indicaram organismos maiores, com maior conectância e maior instabilidade em suas redes. Apenas as redes temperadas indicaram correlação direta entre métricas de rede com a estabilidade, com uma relação positiva entre tamanho médio dos indivíduos e a estabilidade do sistema. O modelo misto generalizado reforçou essa relação com as redes temperadas enquanto, de maneira oposta, indicou uma relação potencializadora de instabilidade nas redes tropicais. As investigações da

diversidade beta espacial e temporal evidenciaram as diferenças nas dissimilaridades das comunidades, dentro de cada região, mas principalmente nas comparações entre regiões tropicais e temperadas, com evidente maior variação espaço-temporal em redes temperadas.

Contrariando nossa hipótese inicial, as redes temperadas apresentaram maior biodiversidade e abundância, o que se mostrou diretamente correlacionado com o número total de interações da rede, a média de interações e o número de consumidores secundários. Embora inesperado do ponto de vista da teoria metabólica, uma maior diversidade em zonas temperadas, em comparação com zonas tropicais para insetos, já foi relatada na literatura, mesmo que para grupos funcionais específicos (Boyero et al., 2011; Boyero et al., 2012), indicando que a diversidade das comunidades de macroinvertebrados é moldada de maneira multifatorial, não se limitando ao efeito da temperatura no metabolismo. Entre os fatores envolvidos estão processos evolutivos, que resultaram em grupos de espécies adaptadas a ecossistemas mais frios, e mecanismos de dispersão e coexistência potencializados em redes tróficas de regiões temperadas para alguns grupos de invertebrados.

Contrariando a segunda hipótese, não houve correlação entre maior equitabilidade de interações de consumidores secundários e aumento na estabilidade das redes. Nenhuma das 96 redes analisadas apresentou resiliência segundo o critério do maior autovalor da matriz Jacobiana, o que pode ser interpretado a partir de algumas perspectivas principais. Primeiro, do ponto de vista do modelo elaborado, a ausência de predadores de topo no modelo, como peixes, e a simplificação na representação de grupos onívoros — dois fatores reconhecidamente importantes para o estabelecimento de resiliência em redes modeladas por autovalores da matriz jacobiana (Saito et al., 2024) — constituem fortes candidatos para explicar a falta de resiliência observada. Segundo, a média dos autovalores de 94 das 96 redes é negativa, demonstrando que a maioria dos autovalores individuais, e, portanto, as populações na rede são predominantemente estáveis. Apesar disso, o uso do máximo autovalor da matriz Jacobiana como indicador da estabilidade nos indica que ao menos um nó (população) de cada rede é instável em suas dinâmicas energéticas populacionais, podendo gerar implicações nas dinâmicas de outras populações da rede, motivo pelo qual o sistema como um

todo não é considerado estável utilizando-se o autovalor máximo como indicador de estabilidade (De Ruiter et al., 2005).

Redes tropicais e temperadas não apresentaram níveis equivalentes de instabilidade, sendo que as redes temperadas estavam significativamente mais próximas de condições de resiliência (autovalores negativos) do que as redes brasileiras. Um menor nível de instabilidade em redes temperadas foi associado ao tamanho médio dos indivíduos em geral e de consumidores secundários. Do ponto de vista do modelo alométrico adotado, essa correlação pode decorrer do fato de que consumidores maiores devem possuir uma janela com maior ajuste na RPP (predadores com mais presas), se a maior parte dos invertebrados for pequena, resultando em um número médio mais alto de interações por consumidor secundário do que nas redes tropicais, o que favorece menor instabilidade.

Essa interpretação é reforçada pelo modelo linear generalizado misto, que evidenciou a relação entre o tamanho médio dos organismos e a estabilidade, reduzindo a instabilidade nas redes temperadas (possível efeito do ajuste na RPP) e potencializando a instabilidade nas redes tropicais (maior desajuste na RPP). Essa correlação pode ser observada na associação das redes com o Componente Principal 2 (PC2), associado ao tamanho dos nós. Na região temperada, redes com maiores valores do PC2 tendem à diminuição da instabilidade das redes, provavelmente por mais adequação de predadores e presas por RPP, já em redes tropicais, com indivíduos maiores na média, o aumento do PC2 deve aumentar a demanda energética dos consumidores secundários, potencializando a instabilidade. É possível que estas redes precisem de um controle *top-down* por predadores maiores para potencializar a resiliência nesses sistemas (Rooney, Neil, McCann, 2012), onde um próximo passo lógico para esse modelo seria compará-lo com redes mais completas, simulando a presença de predadores de topo, como peixes.

O principal fator que reforça a ausência de estabilidade nessas redes é a evidência clara de suas intensas dinâmicas e altos níveis de dissimilaridade em escala espacial e temporal. Os cálculos dessas redes representam apenas um registro específico de um momento no tempo em sistemas em constante mudança, como evidenciado pelas análises de dissimilaridade. As análises de diferença entre dissimilaridade temporal e espacial evidenciaram a alta dinamicidade nas mudanças dessas comunidades, além de indicar um maior grau de contraste em redes

temperadas em todas as escalas (espacial e temporal) e métricas (abundância e biomassa), o que vai de acordo partindo da ideia de que em comunidades sob menores temperaturas se espera observar maior flutuação nas densidades populacionais em resposta a mudanças sazonais.

5.6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho, além de investigar padrões relacionados à estabilidade de redes tróficas, mostrou claras diferenças estruturais em redes em zonas tropicais e temperadas. As análises indicaram que as redes se mostraram instáveis, embora alguns fatores (tamanho médio dos indivíduos da rede e tamanho médio de consumidores secundários) tenham sido associados a níveis relativamente maiores de resiliência no modelo adotado. A avaliação das redes revelou diferenças evidentes nos padrões de complexidade de redes em regiões climáticas distintas, além de identificar fatores que modulam a dissimilaridade das redes ao longo do tempo e espaço, mostrando diferenças nos padrões de dissimilaridade em regiões tropicais e temperadas. Os resultados destacam a necessidade de aprofundar investigações e aprimorar modelos capazes de simular interações tróficas dentro das comunidades e quantificar a estabilidade de redes, contribuindo para uma melhor compreensão dos mecanismos que a influenciam. Dessa forma, o estudo reforça que o debate sobre a relação complexidade–estabilidade permanece aberto, com correlações entre esses processos ainda demandando esclarecimento, principalmente no que tange à montagem e estabilidade de redes em diferentes regiões climáticas do globo.

5.7 REFERÊNCIAS

ANDERSON, M. J. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. **Biometrics**, v. 62(1), pp. 245-253, 2005.

BATES, D et al. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. **Journal of Statistical Software**, v. 67(1), pp. 1-48, 2015.

BERNHARDT, J. R., SUNDAY, J. M., & O'CONNOR, M. I. Metabolic theory and the temperature-size rule explain the temperature dependence of population carrying capacity. **The American Naturalist**, v. 192(6), pp. 687-697, 2018.

BOLNICK, D. I et al. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. **The American Naturalist**, v. 161(1), pp. 1-28, 2003.

BRIAND, F. & COHEN, J. Community food webs have scale-invariant structure. **Nature**, v. 307, pp. 264–267, 1984.

BOYERO, L. et al. Global distribution of a key trophic guild contrasts with common latitudinal diversity patterns. **Ecology**, v. 92(9), pp. 1839-1848, 2011.

BOYERO, L. et al. Global patterns of stream detritivore distribution: implications for biodiversity loss in changing climates. **Global Ecology and Biogeography**, v. 21(2), pp. 134-141, 2012.

BROWN, J. H et al. Toward a metabolic theory of ecology. **Ecology**, v. 85(7), pp. 1771-1789, 2004.

BURTON, J., & GERRITSEN, J. A stream condition index for Virginia non-coastal streams. **Virginia Department of Environmental Quality, Richmond, Virginia, USA**, v. 163, 2003.

COLLYER, G et al. Land-use intensification systematically alters the size structure of aquatic communities in the Neotropics. **Global Change Biology**, v. 29(14), pp. 4094-4106, 2023.

DE RUITER, Peter C., et al. Food web ecology: playing Jenga and beyond. **Science**, v. 309.5731, pp. 68-71, 2005.

DIXON, P. VEGAN, a package of R functions for community ecology. **Journal of vegetation science**, v. 14(6), pp. 927-930, 2003.

ELTON, C. S. The ecology of invasions by animals and plants, 1958.

- GAUZENS, B et al. Fluxweb: An R Package to Easily Estimate Energy Fluxes in Food Webs, **Methods in Ecology and Evolution**, v. 10, pp. 270–279, 2019.
- JORDÁN, F. Keystone species and food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 364(1524), pp. 1733-1741, 2009.
- KLECKA, J. & BOUKAL, D. S. Foraging and vulnerability traits modify predator-prey body mass allometry: freshwater macroinvertebrates as a case study. **J. Anim. Ecol.** v. 82, pp. 1031–1041, 2013.
- KRATINA, P et al. Stability and persistence of food webs with omnivory: Is there a general pattern?. **Ecosphere**, v. 3(6), pp. 1-18, 2012.
- KUZNETSOVA, A., BROCKHOFF, P.B., CHRISTENSEN, R.H.B. lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. **Journal of Statistical Software**, v.82(13), pp.1-26, 2017.
- LANDI, Pietro et al. Complexity and stability of ecological networks: a review of the theory. **Population Ecology**, v. 60, pp. 319-345, 2018.
- MACARTHUR, R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. **Ecology**, v. 36(3), pp. 533-536, 1955.
- MAGNUSSON, A et al. Package 'glmmtmb'. R Package Version 1.1.12.
- MAY, Robert M. Will a large complex system be stable? **Nature**, v. 238(5364), pp. 413-414, 1972.
- MAY, R. M. Complexity and stability in model ecosystems. **Princeton: Princeton University Press**, 1973.
- MCCANN, K. S. The diversity–stability debate. **Nature**, v. 405(6783), pp. 228-233, 2000.
- MONTOYA, José M.; PIMM, Stuart L.; SOLÉ, Ricard V. Ecological networks and their fragility. **Nature**, v. 442(7100), pp. 259-264, 2006.
- MOORE, J. C., & de RUITER, P. C. Energetic food webs: an analysis of real and model ecosystems. **Oxford Ecology and Evolution**, 2012.
- NAMAN, S. M et al. Food web perspectives and methods for riverine fish conservation. **Wiley Interdisciplinary Reviews: Water**, v. 9(4), e1590, 2022.
- ODUM, Eugene Pleasants et al. Fundamentals of ecology. **Philadelphia: Saunders**, 1953.

OKUYAMA, Toshinori; HOLLAND, J. Nathaniel. Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. **Ecology letters**, v. 11(3), pp. 208-216, 2008.

PEREIRA, P. D. S et al. Functional Feeding Group composition and attributes: evaluation of freshwater ecosystems in Atlantic Forest, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 21(2), e20201016, 2021.

R CORE TEAM. R: A Language and Environment for Statistical Computing. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>, 2025.

RAMÍREZ, A., & GUTIÉRREZ-FONSECA, P. E. Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. **Revista de biología tropical**, v. 62, pp. 155-167, 2014.

Rooney, N., & McCann, K. S. Integrating food web diversity, structure and stability. **Trends in ecology & evolution**, v. 27(1), pp. 40-46, 2012.

SAITO, V. S. et al. Untangling the complex food webs of tropical rainforest streams. **Journal of Animal Ecology**, v. 93(8), pp. 1022-1035, 2024.

SAYER, C. A., FERNANDO, E., JIMENEZ, R. R et al. One-quarter of freshwater fauna threatened with extinction. **Nature**, v. 638, pp. 138-145, 2025.

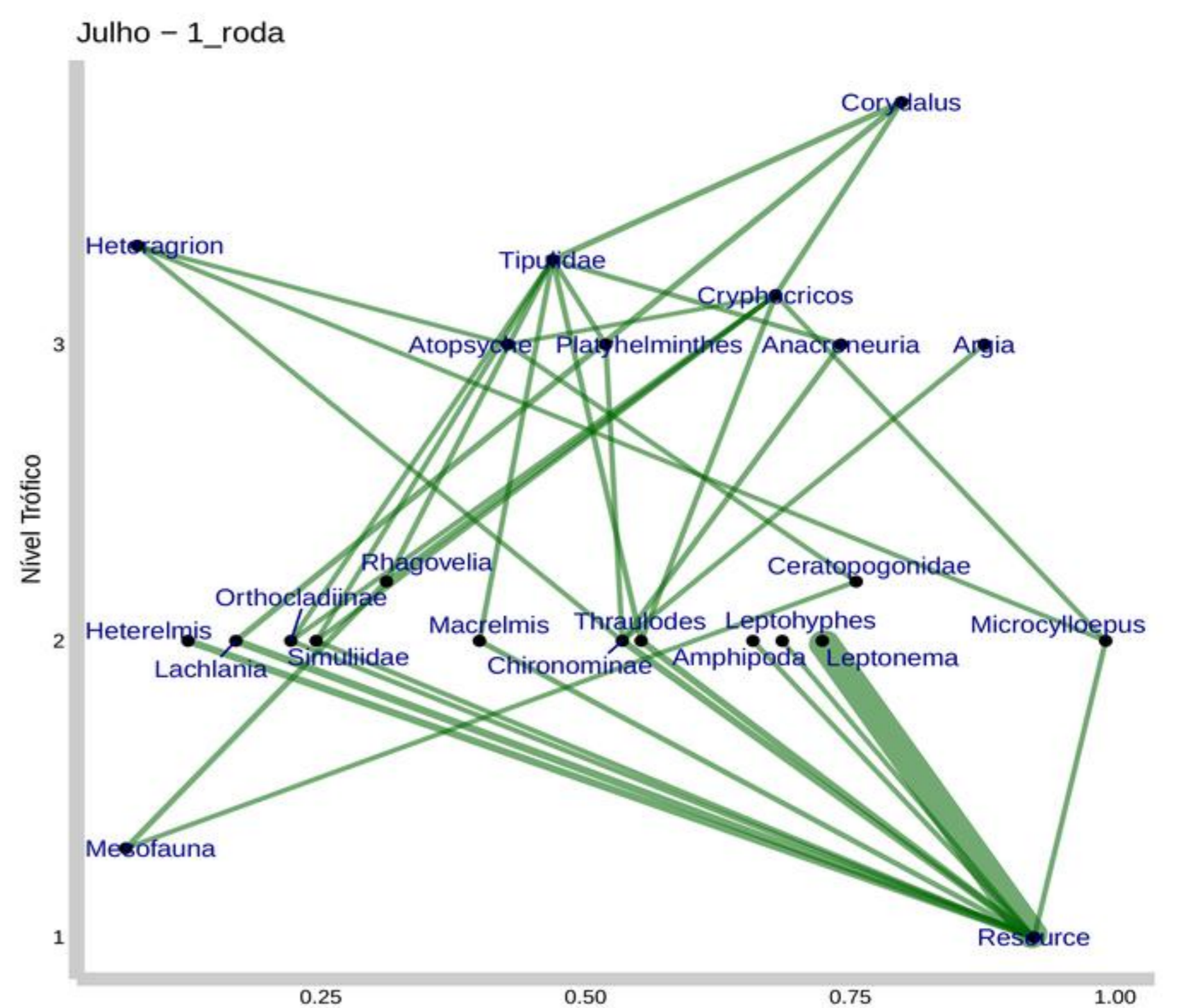
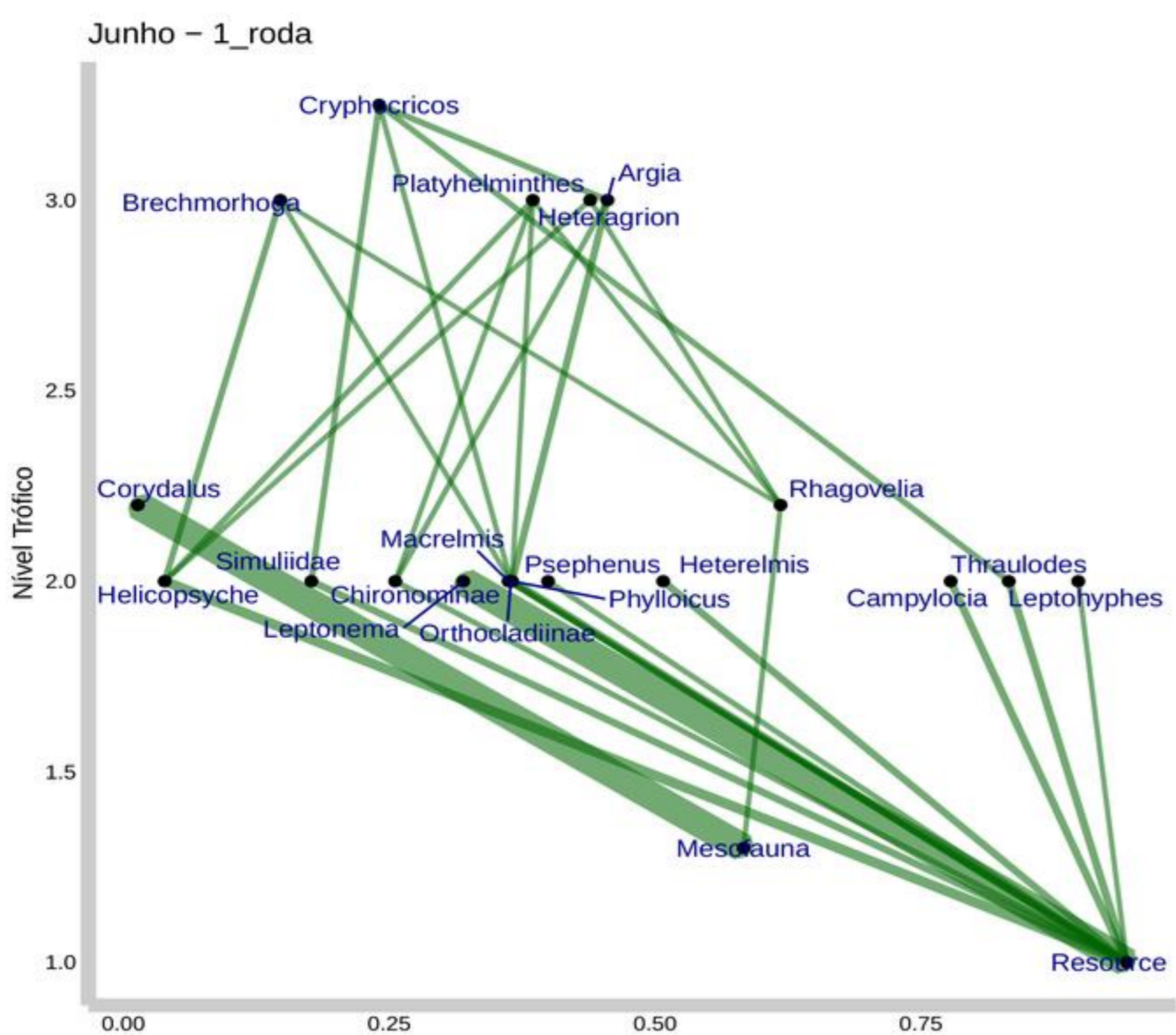
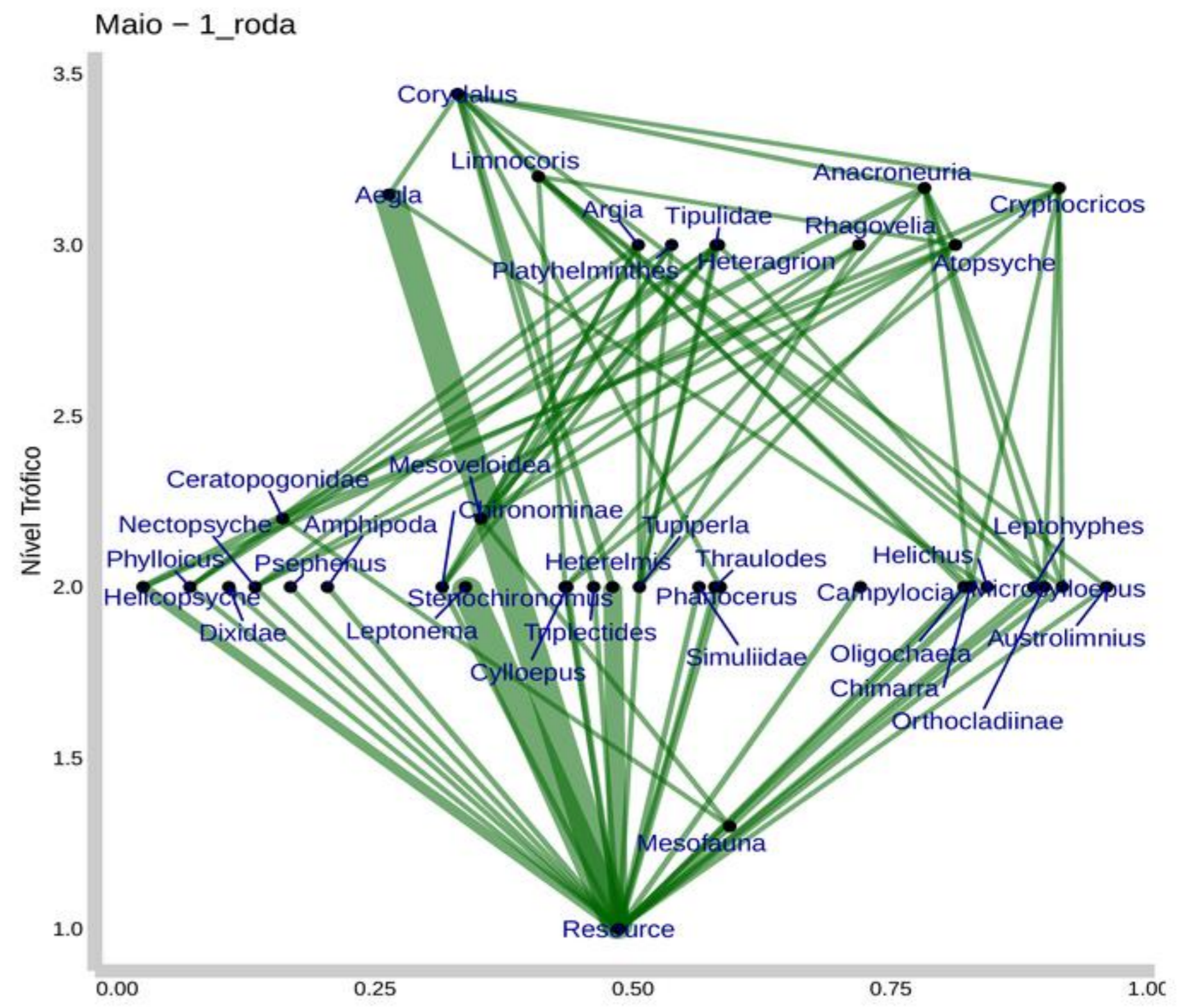
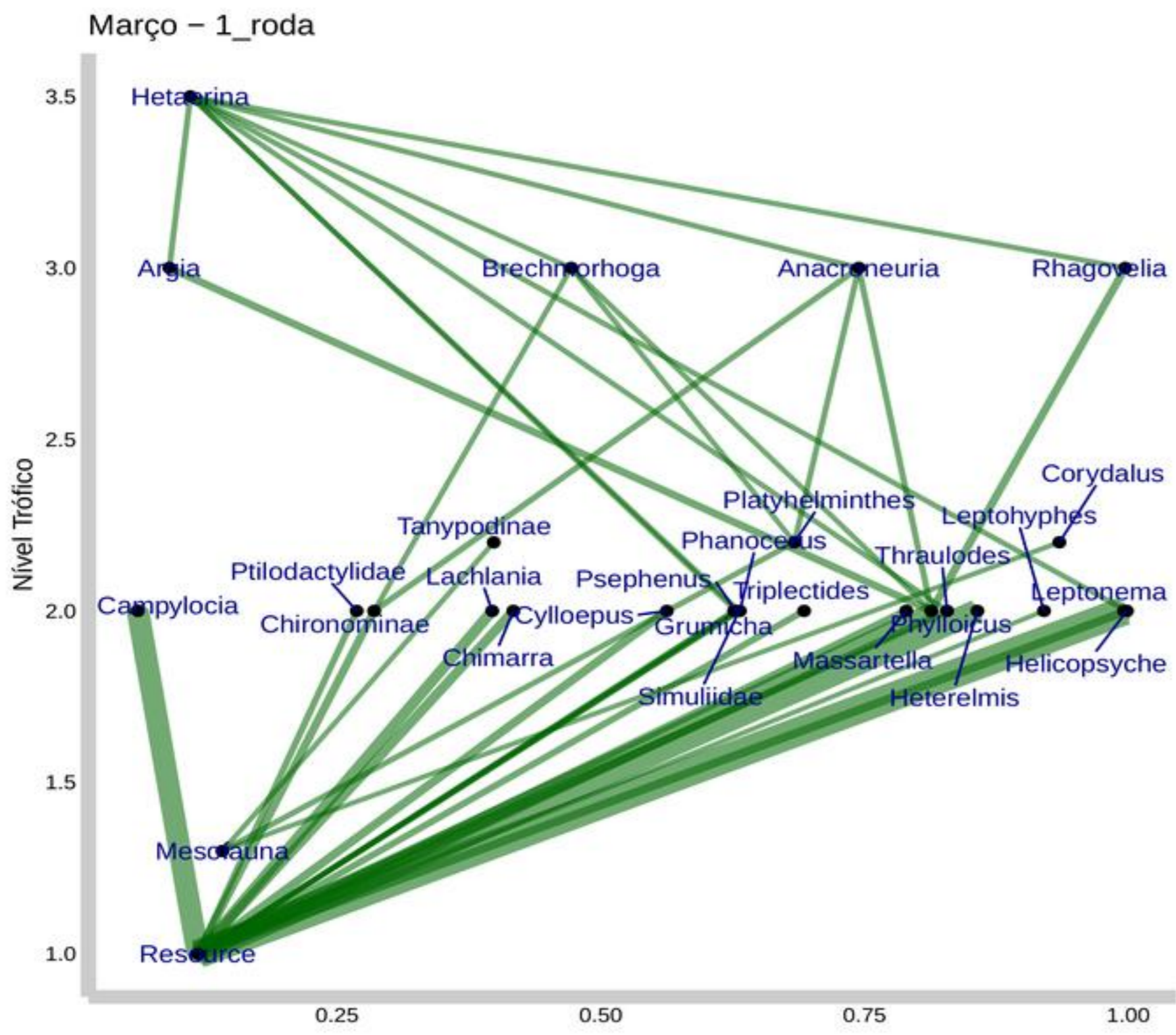
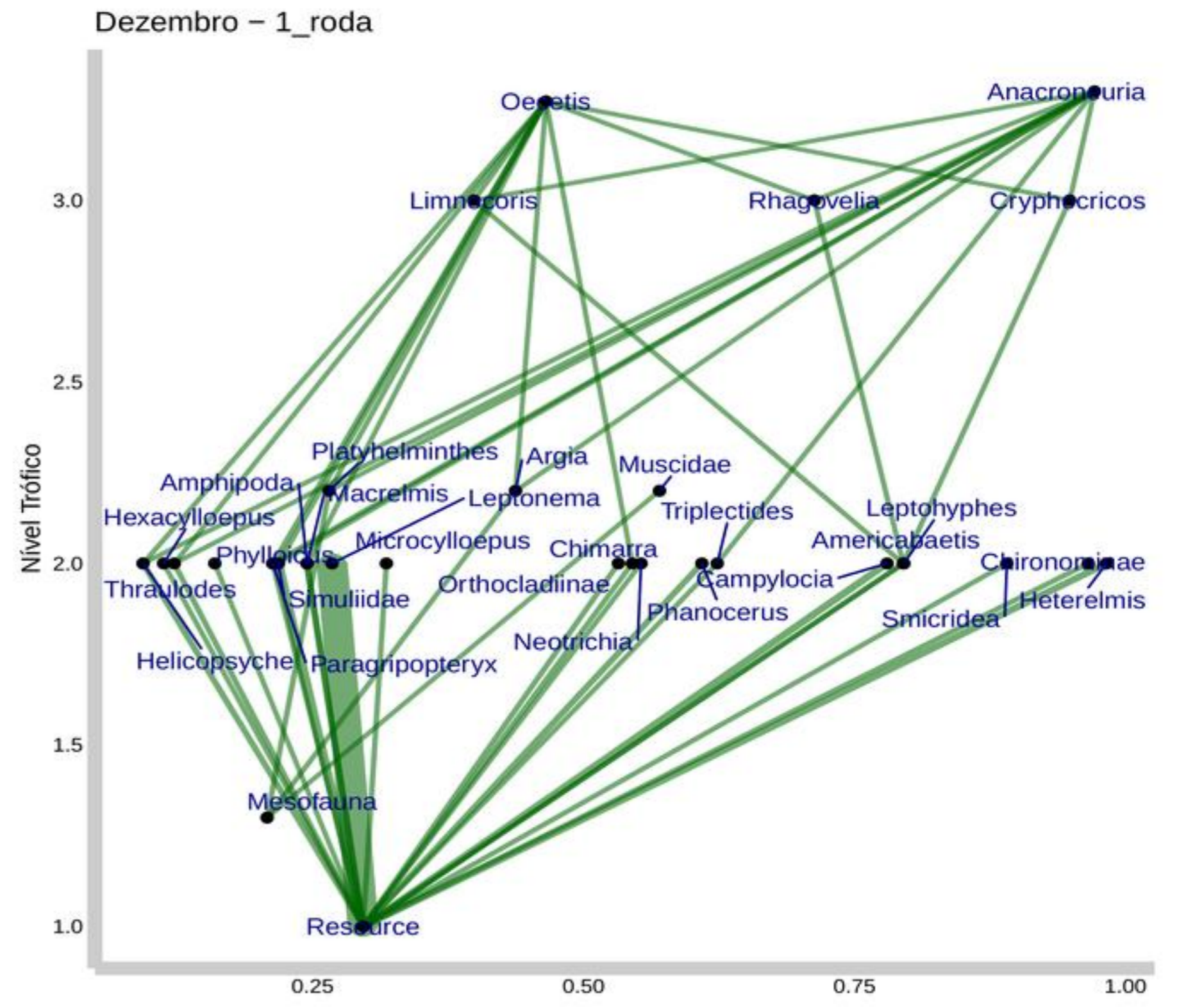
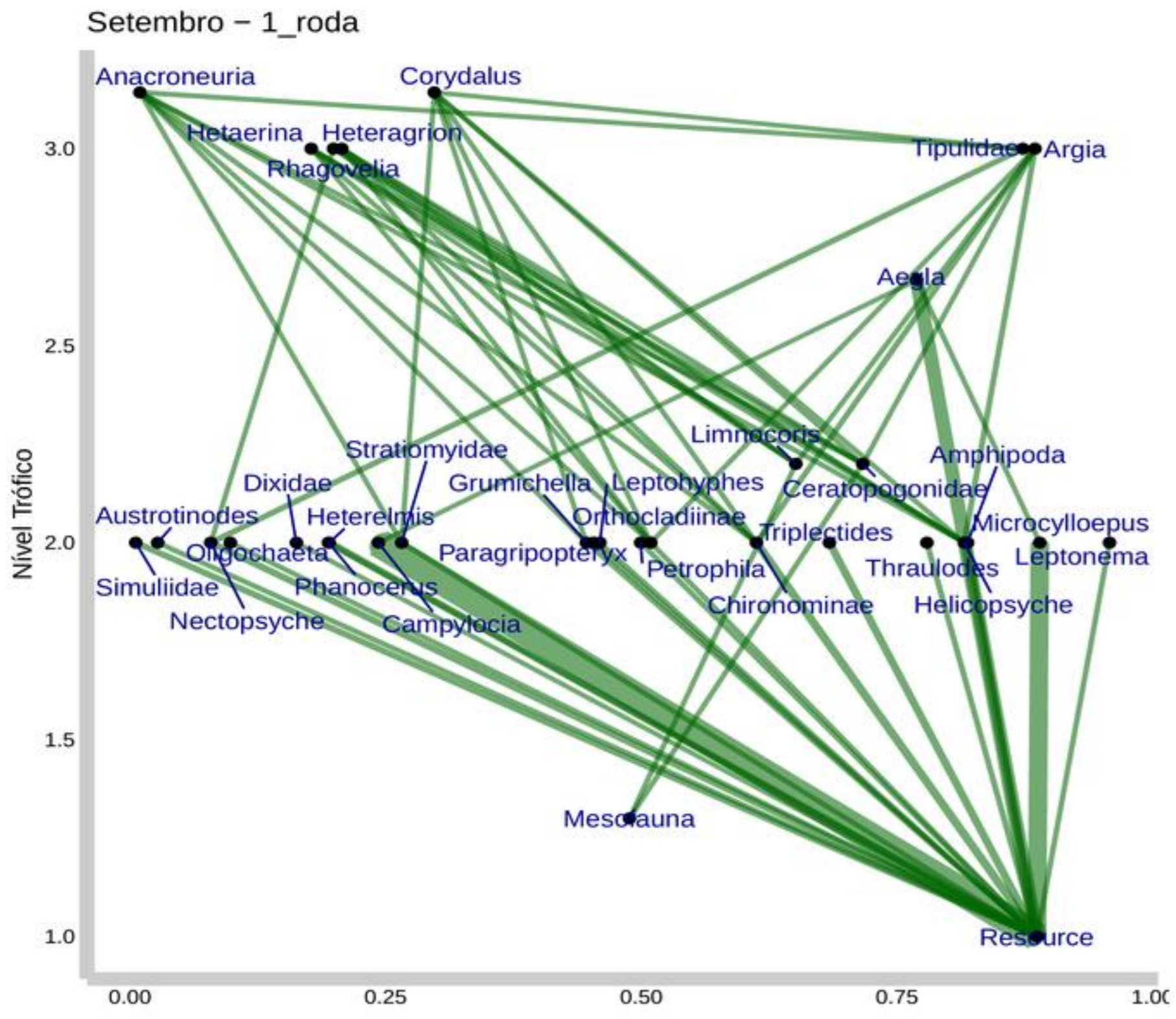
STOUFFER, D. B. Evolutionary conservation of species' roles in food webs. **Science**, v. 335(6075), 1489-1492, 2012.

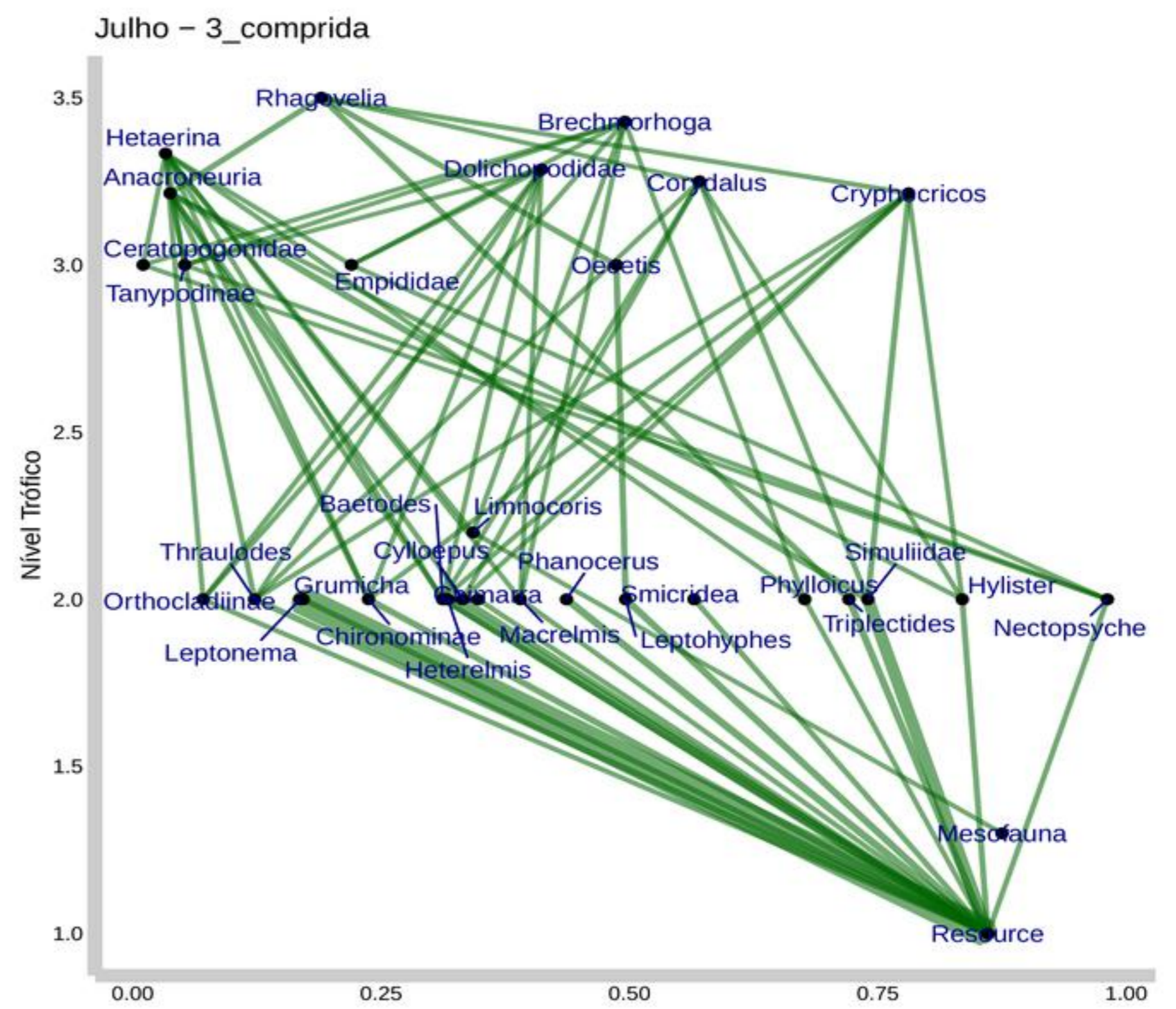
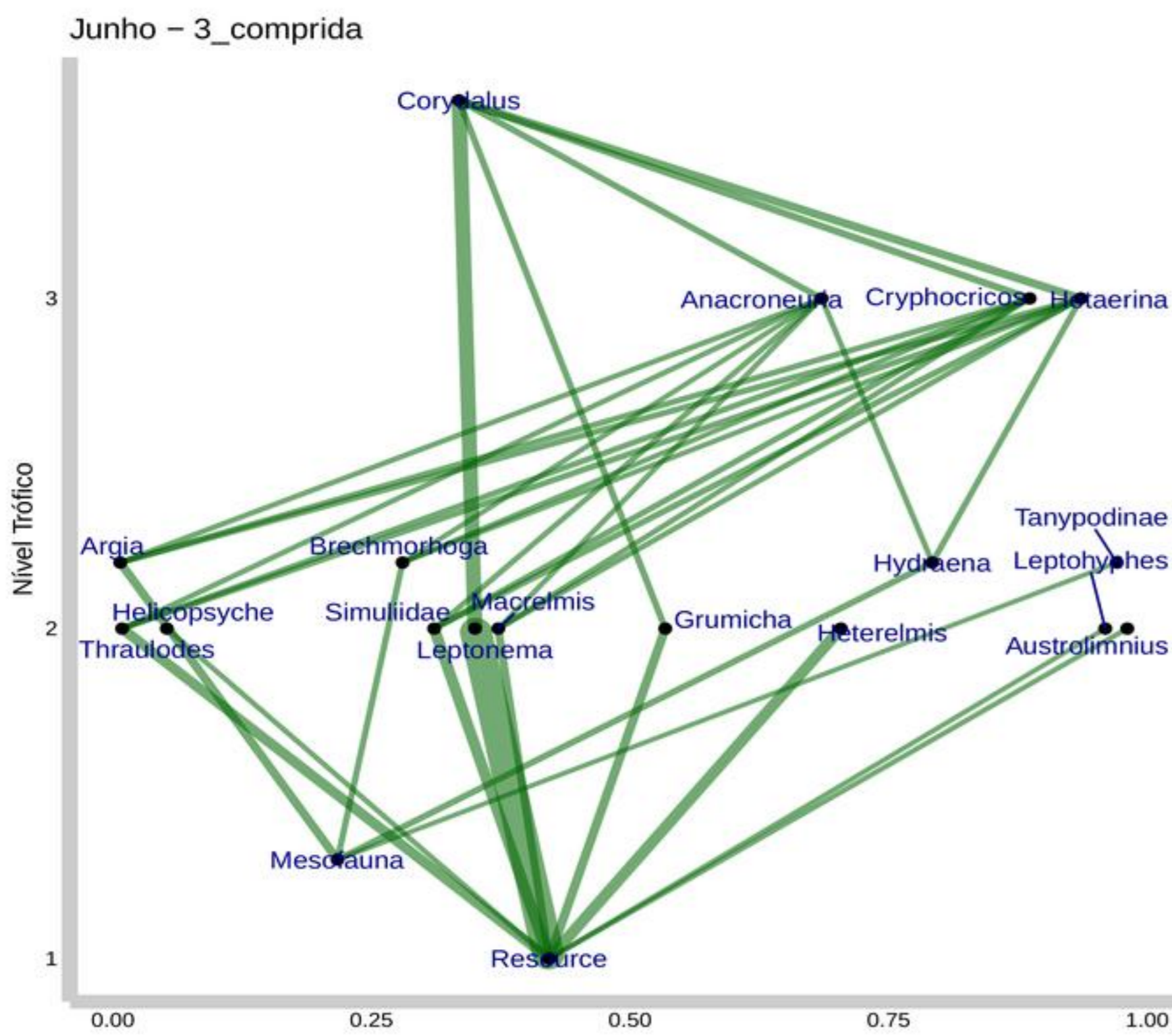
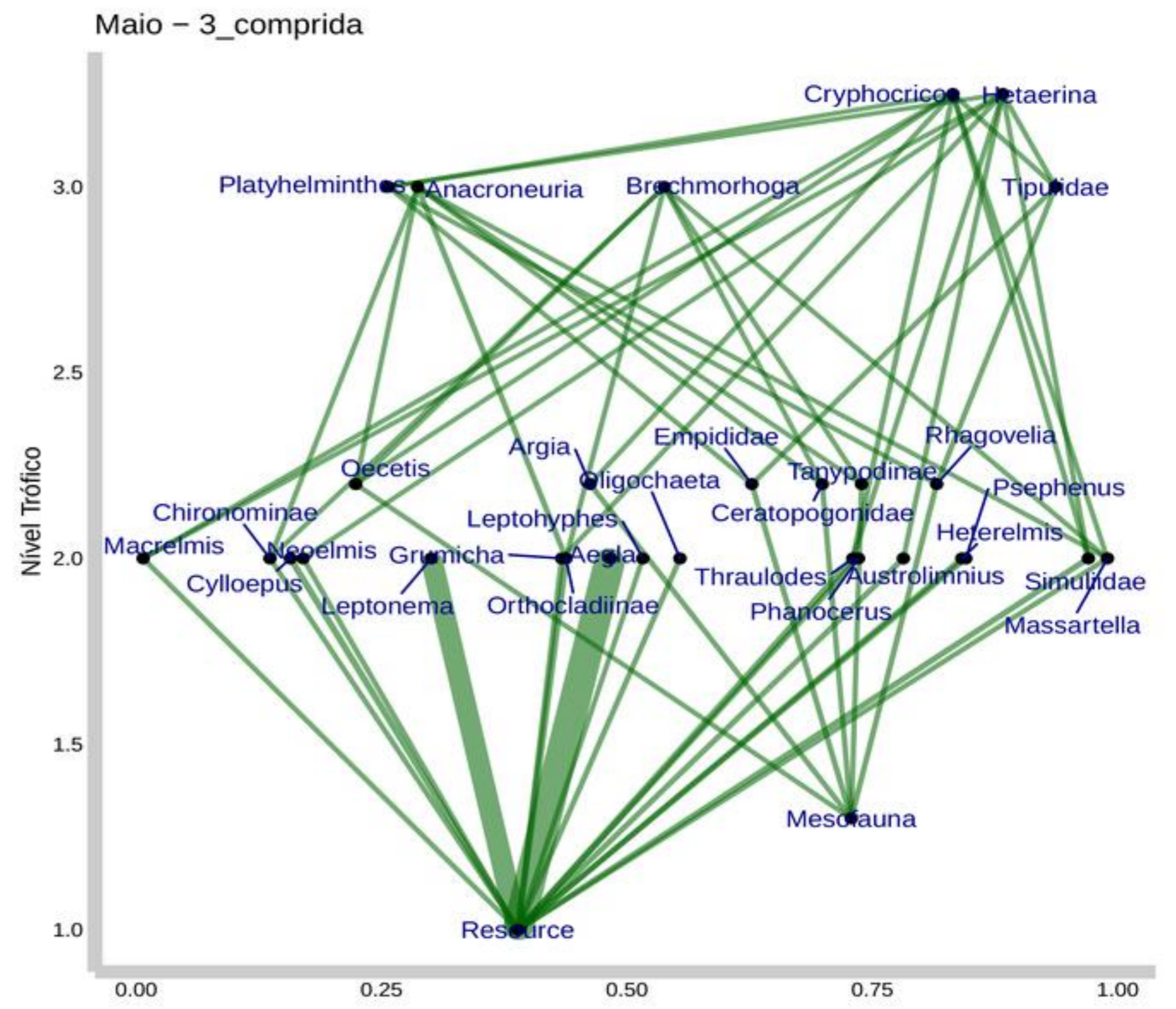
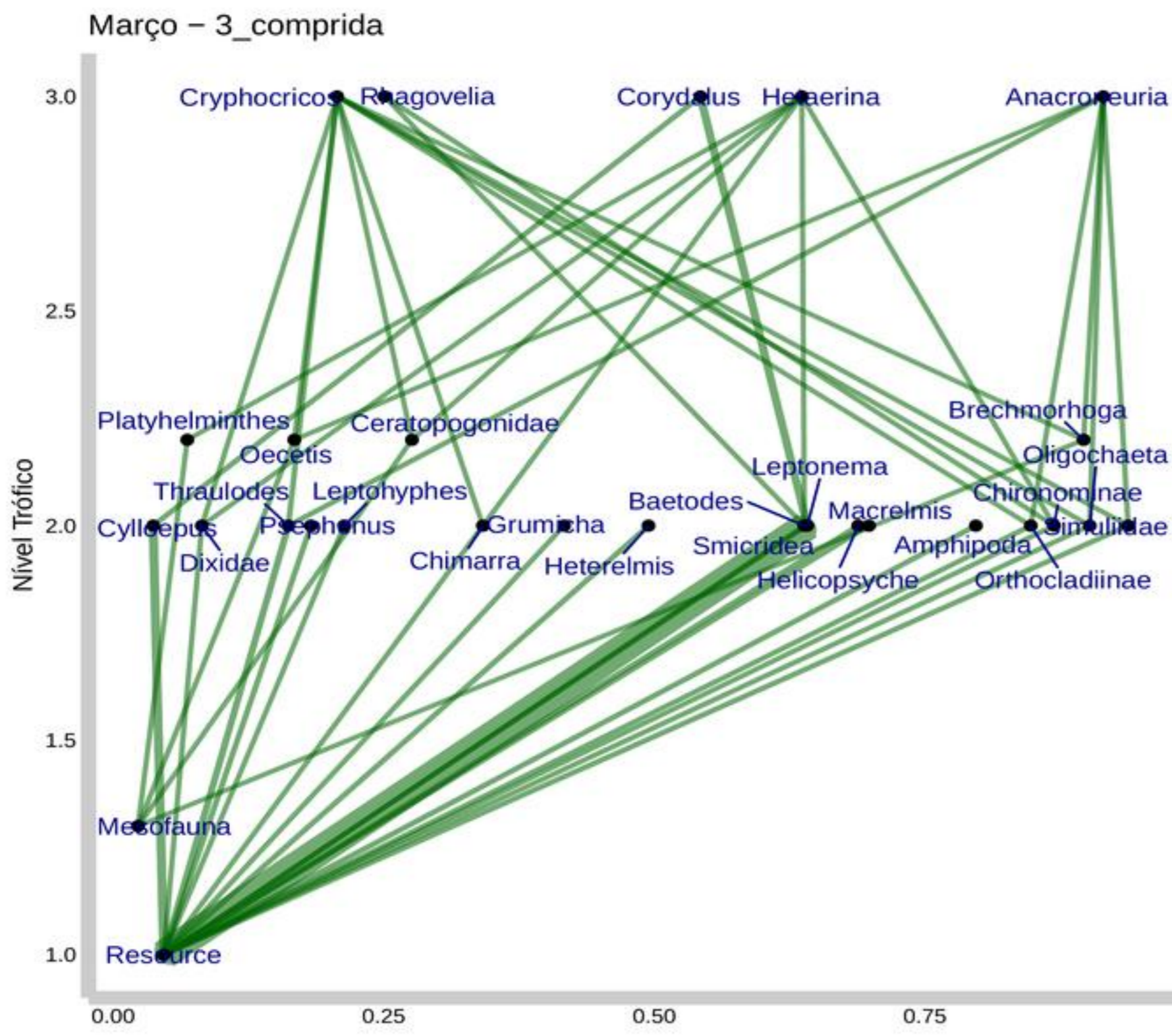
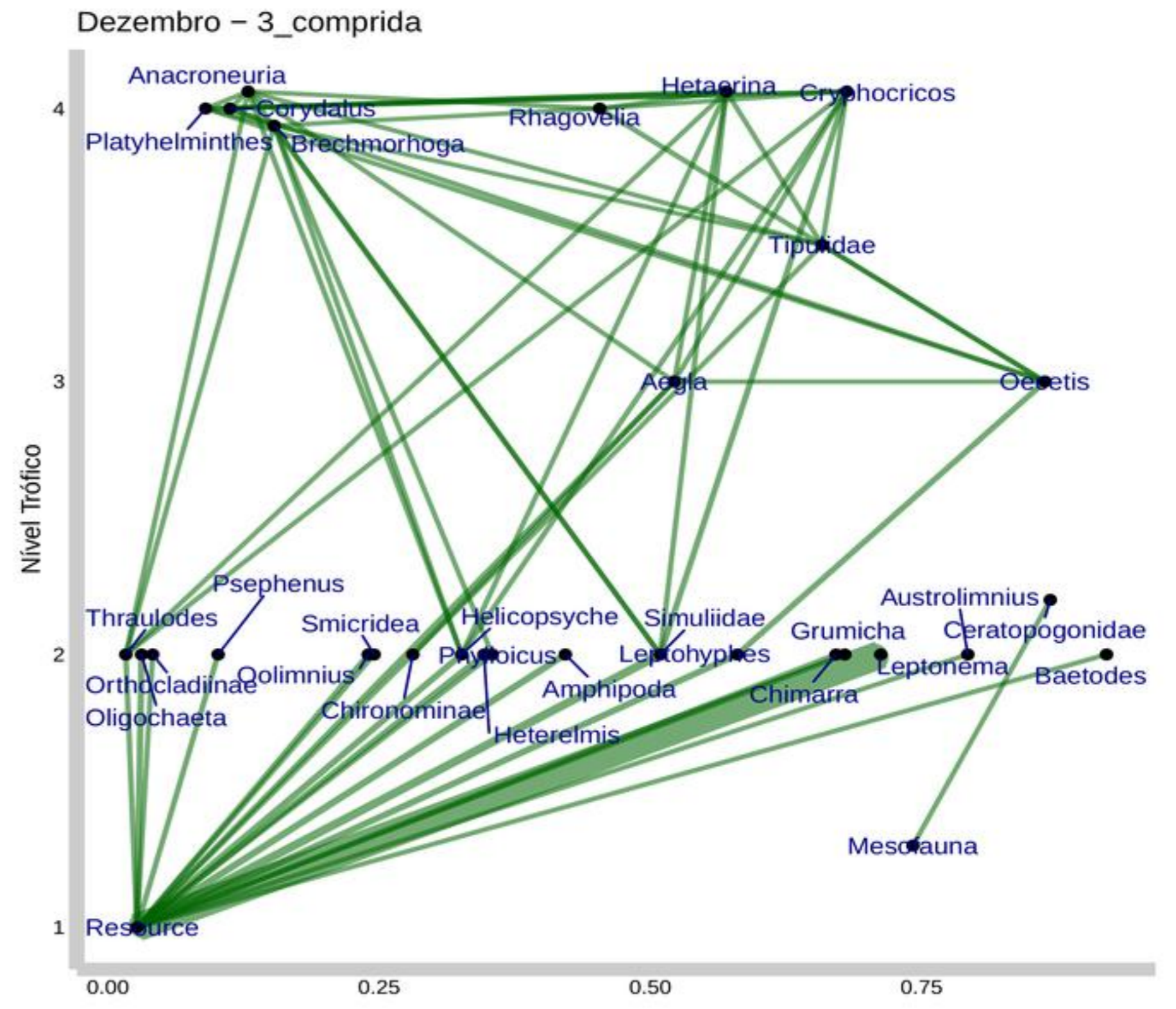
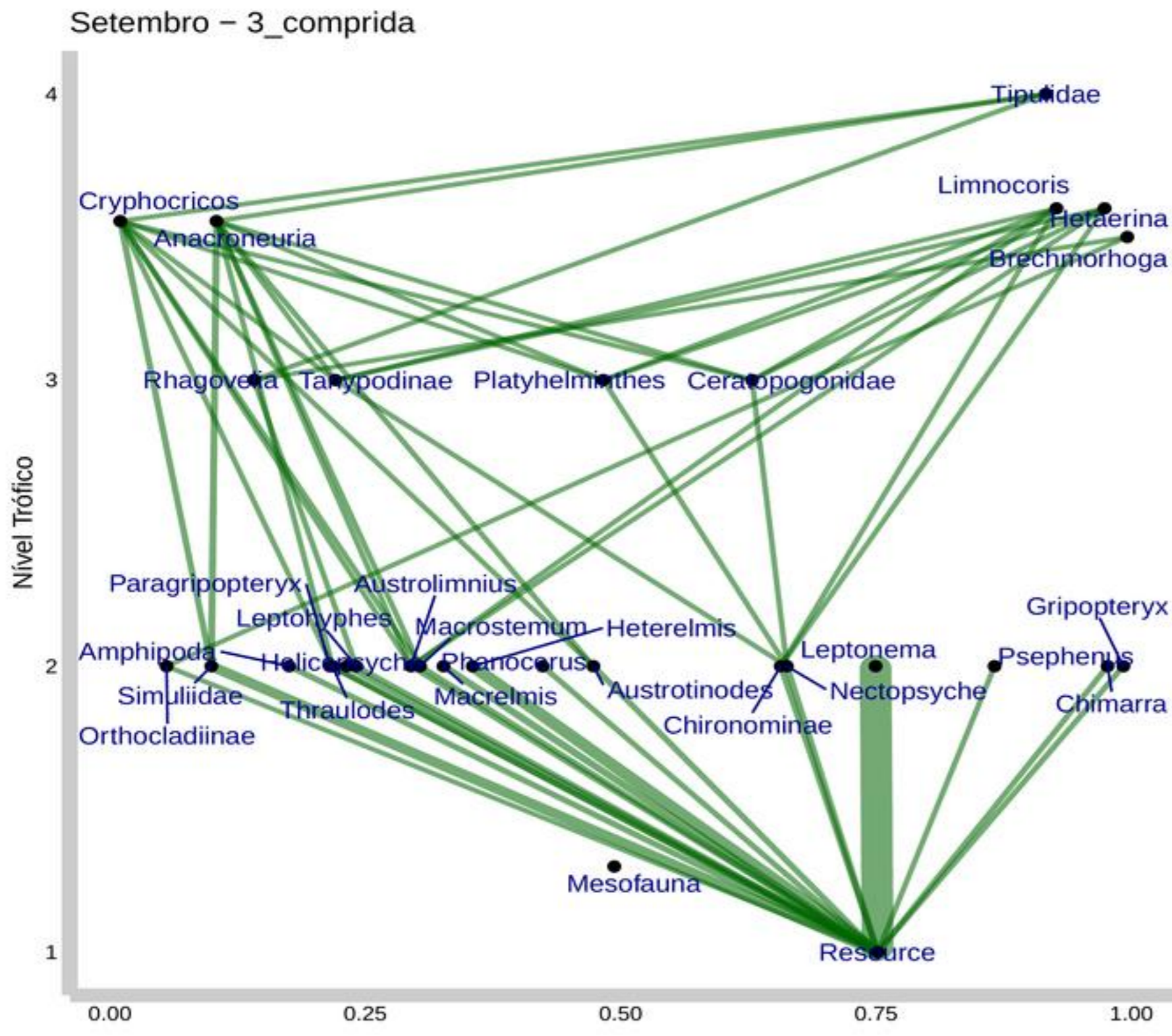
WARREN, P. H. & LAWTON, J. H. Invertebrate predator-prey body size relationships: an explanation for upper triangular food webs and patterns in food web structure? **Oecologia** v. 74, pp. 231–235, 1987.

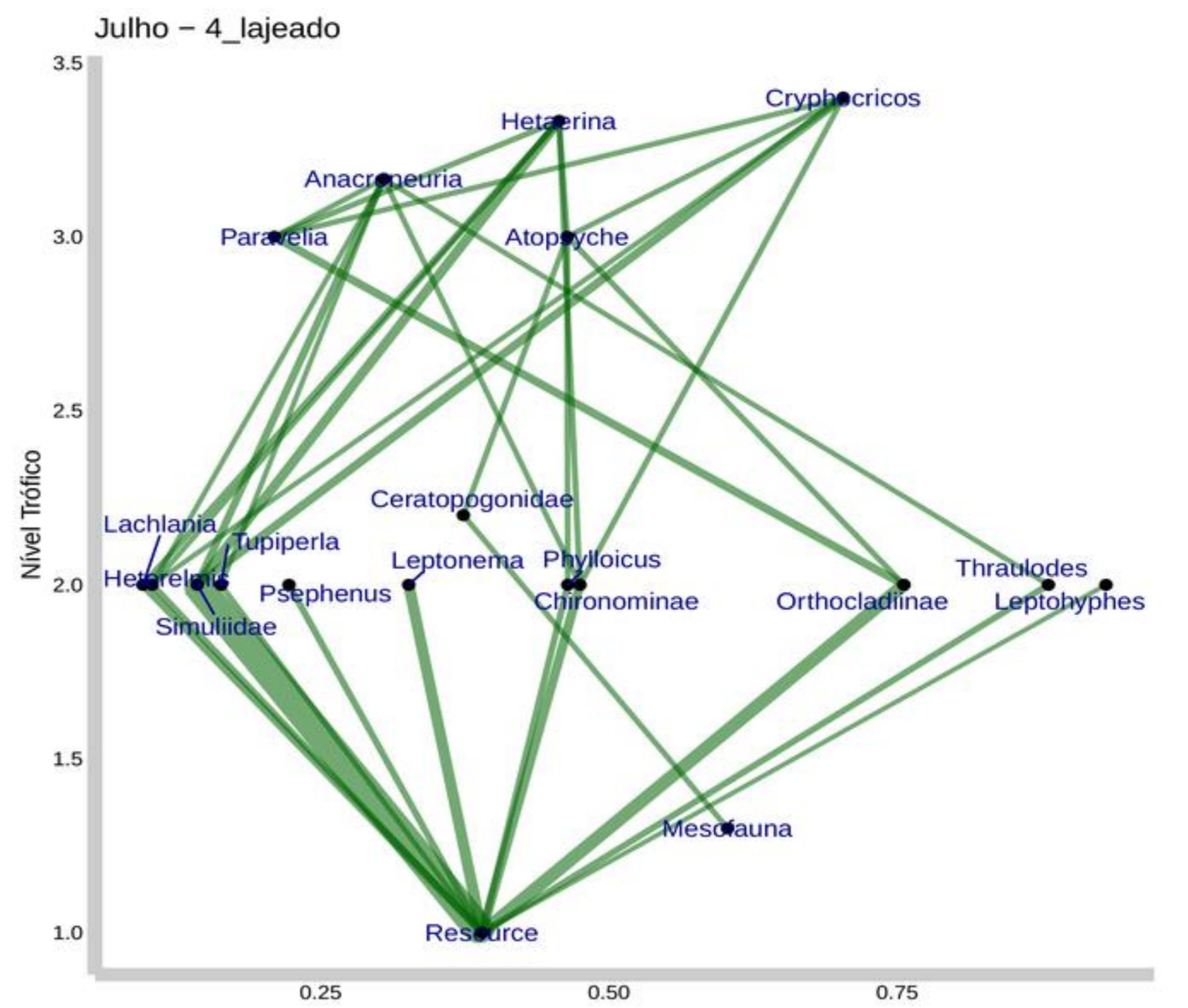
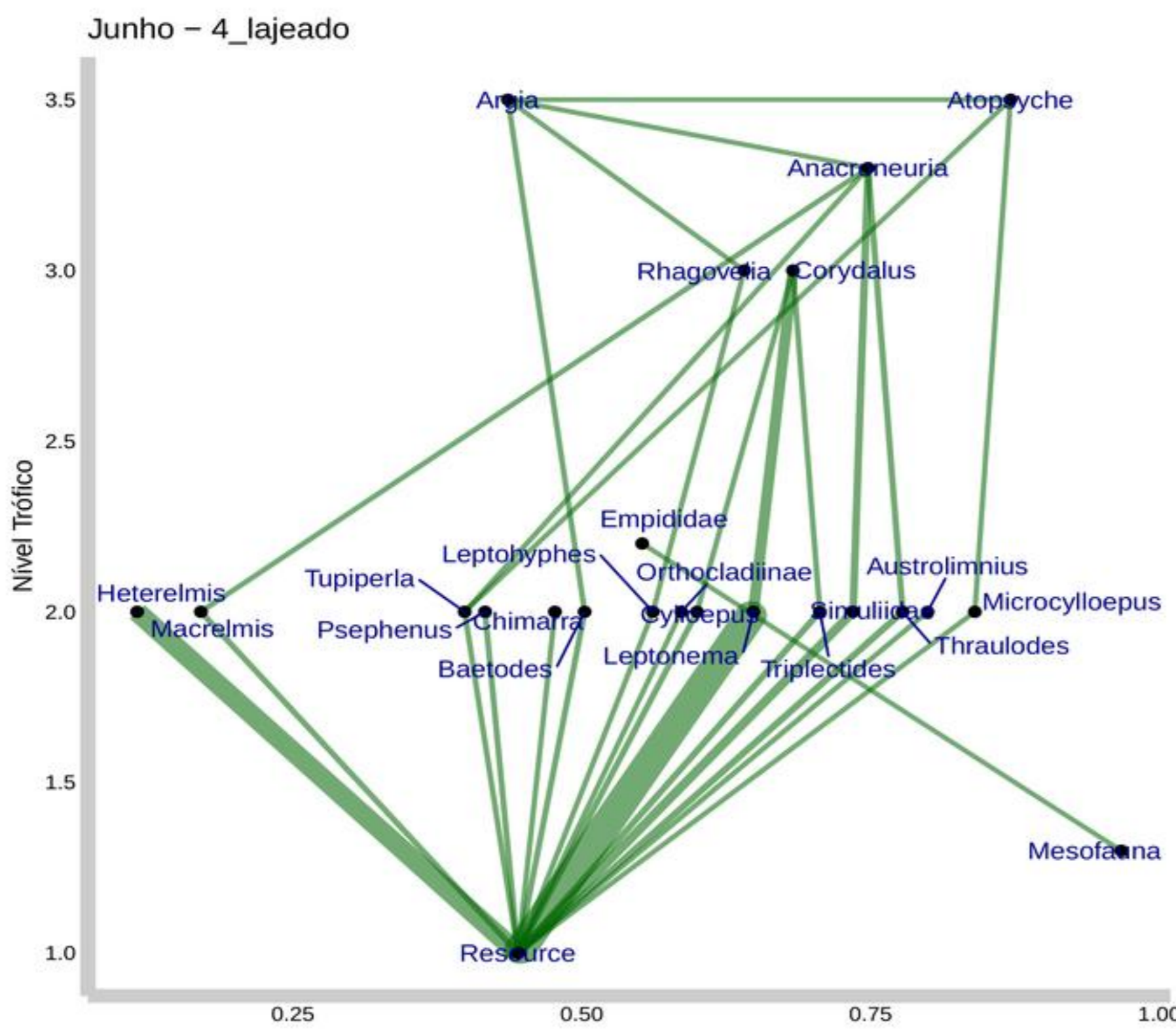
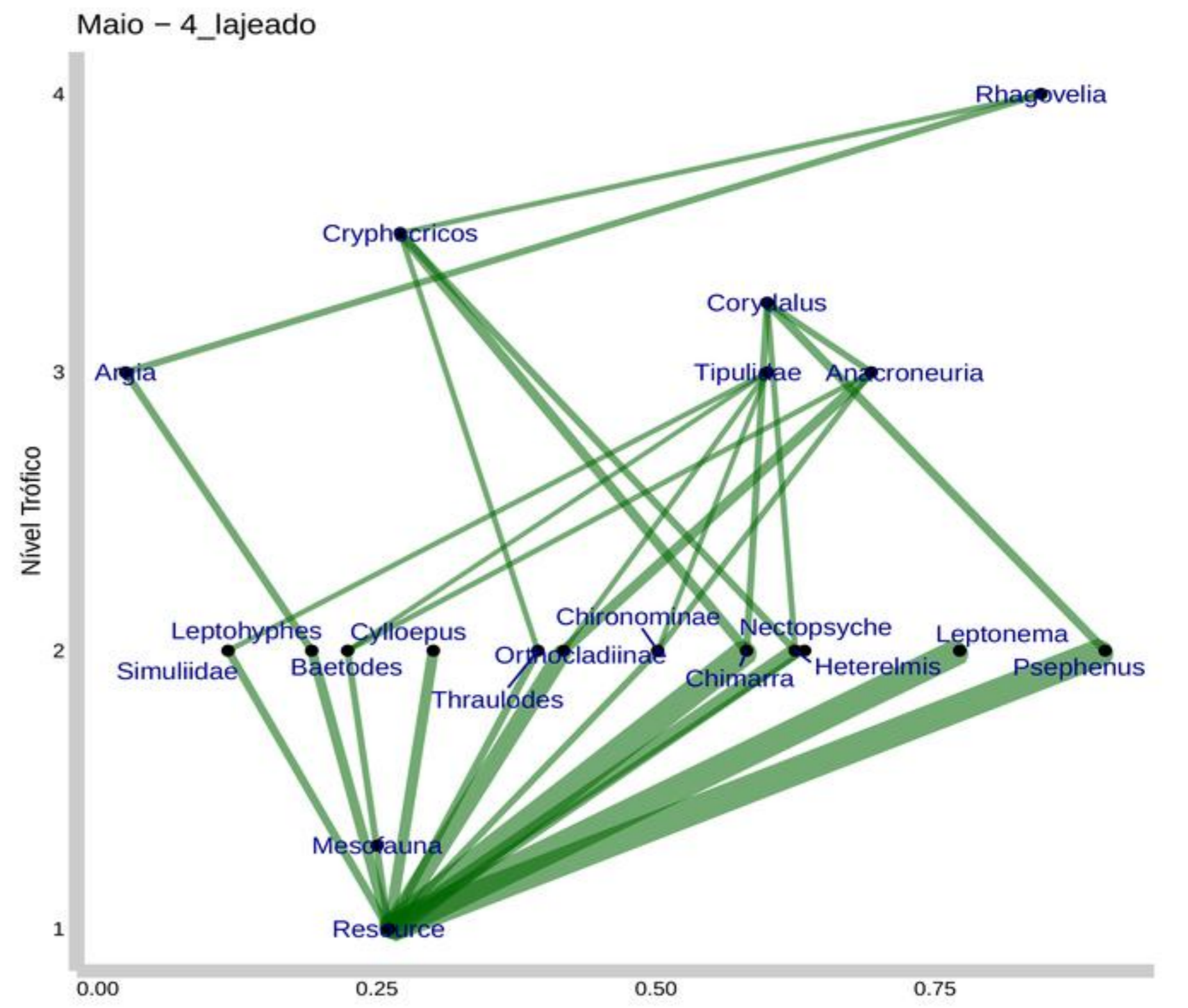
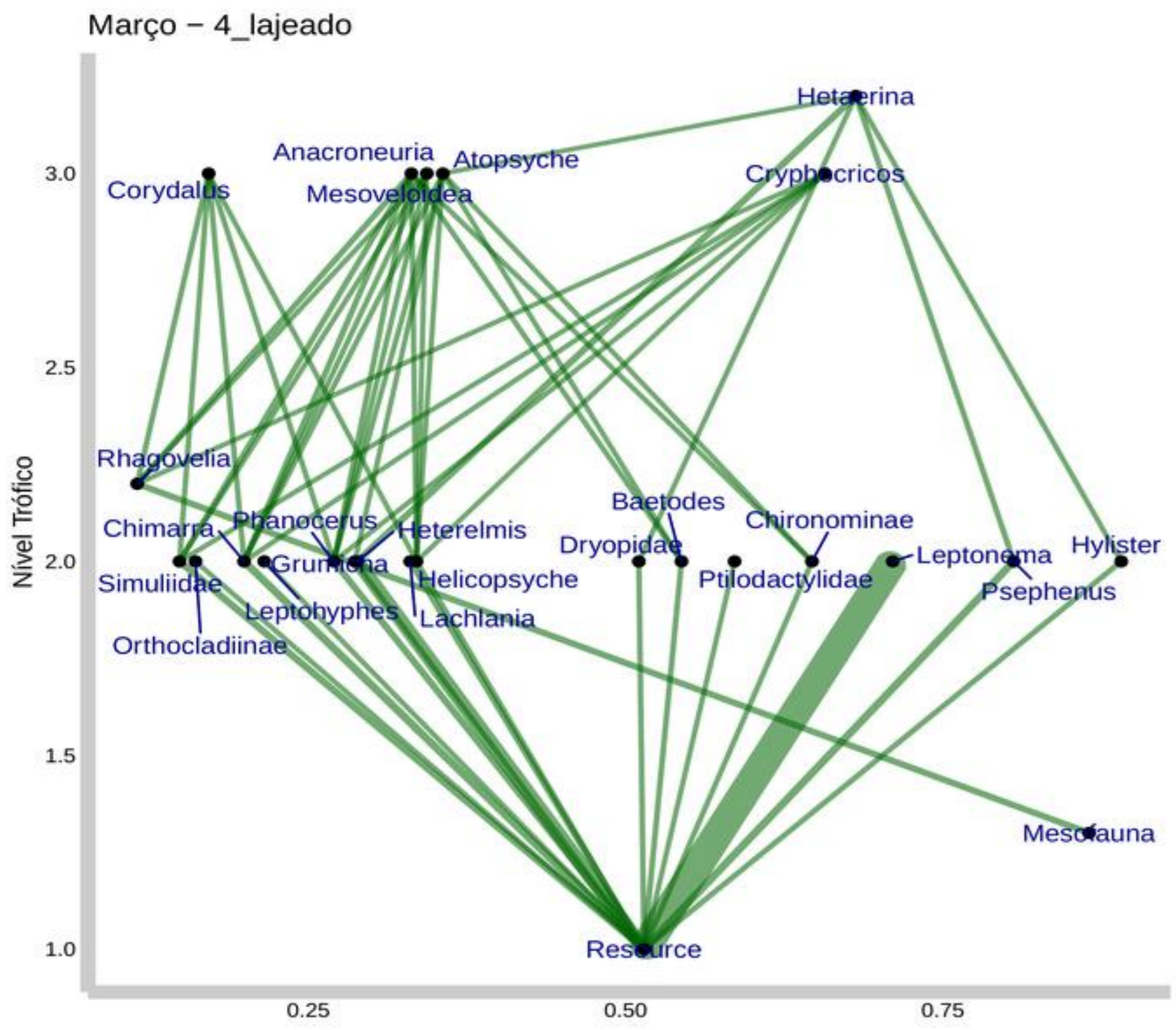
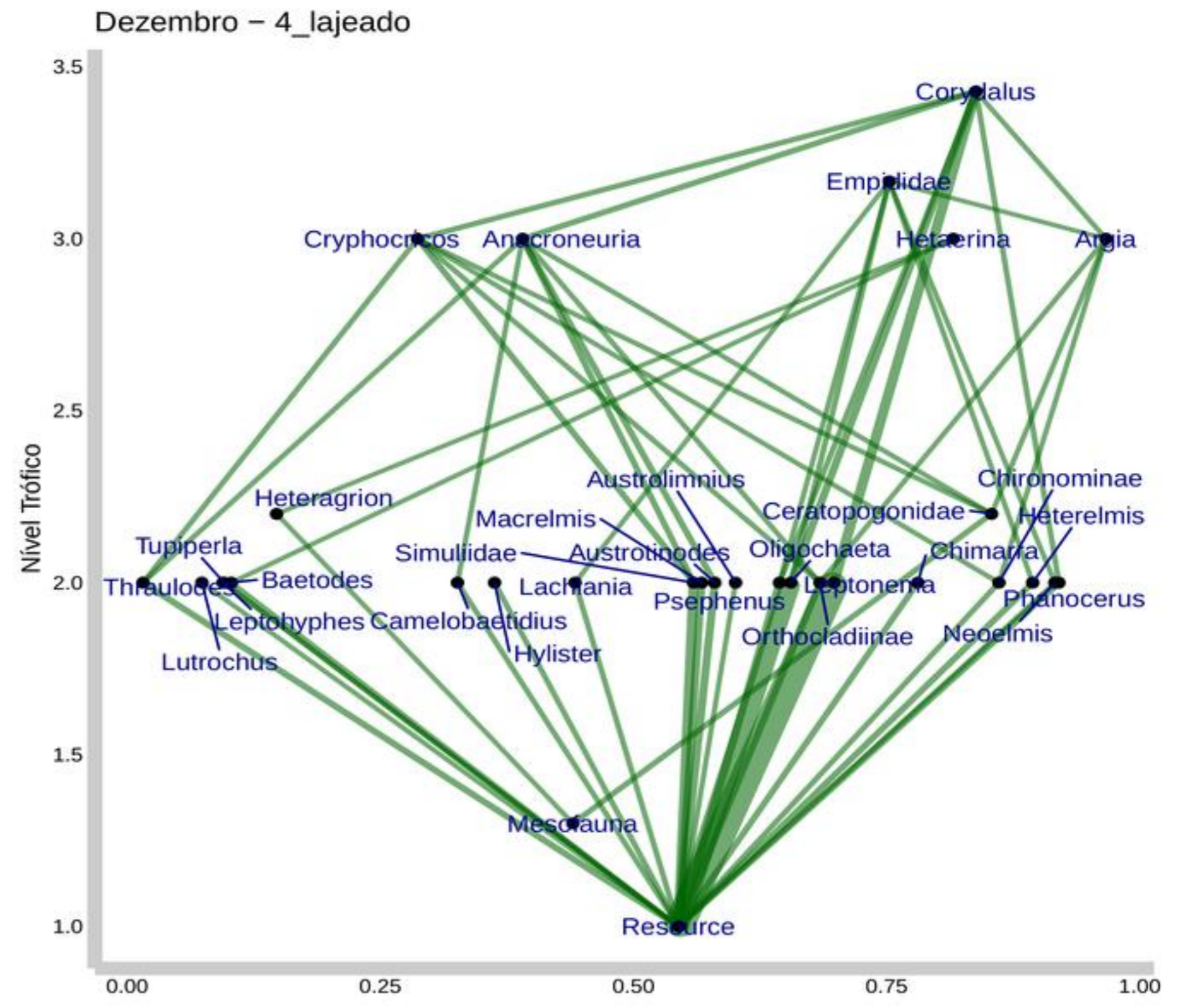
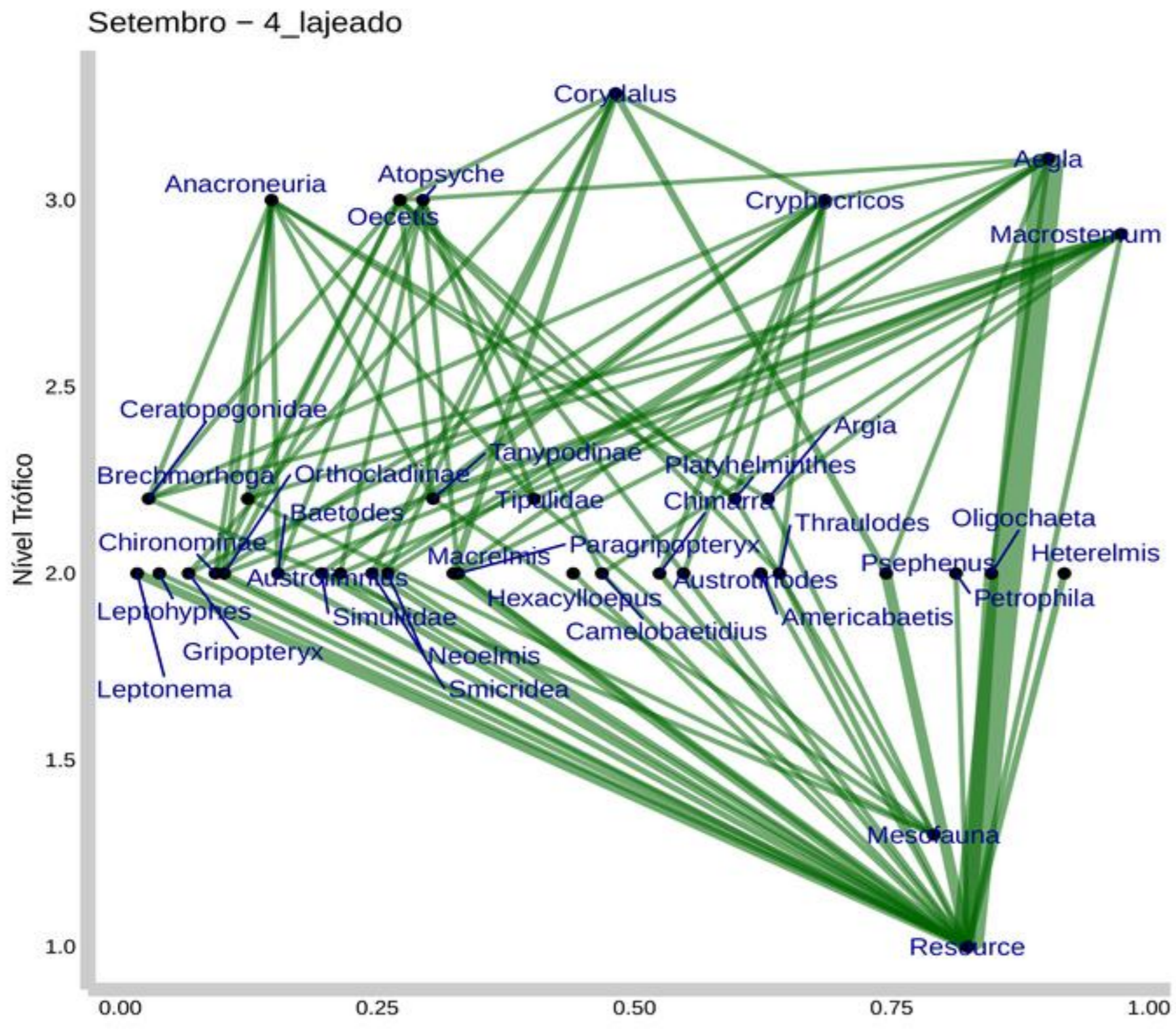
WEI, T. & SIMKO, V. R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.95), 2024.

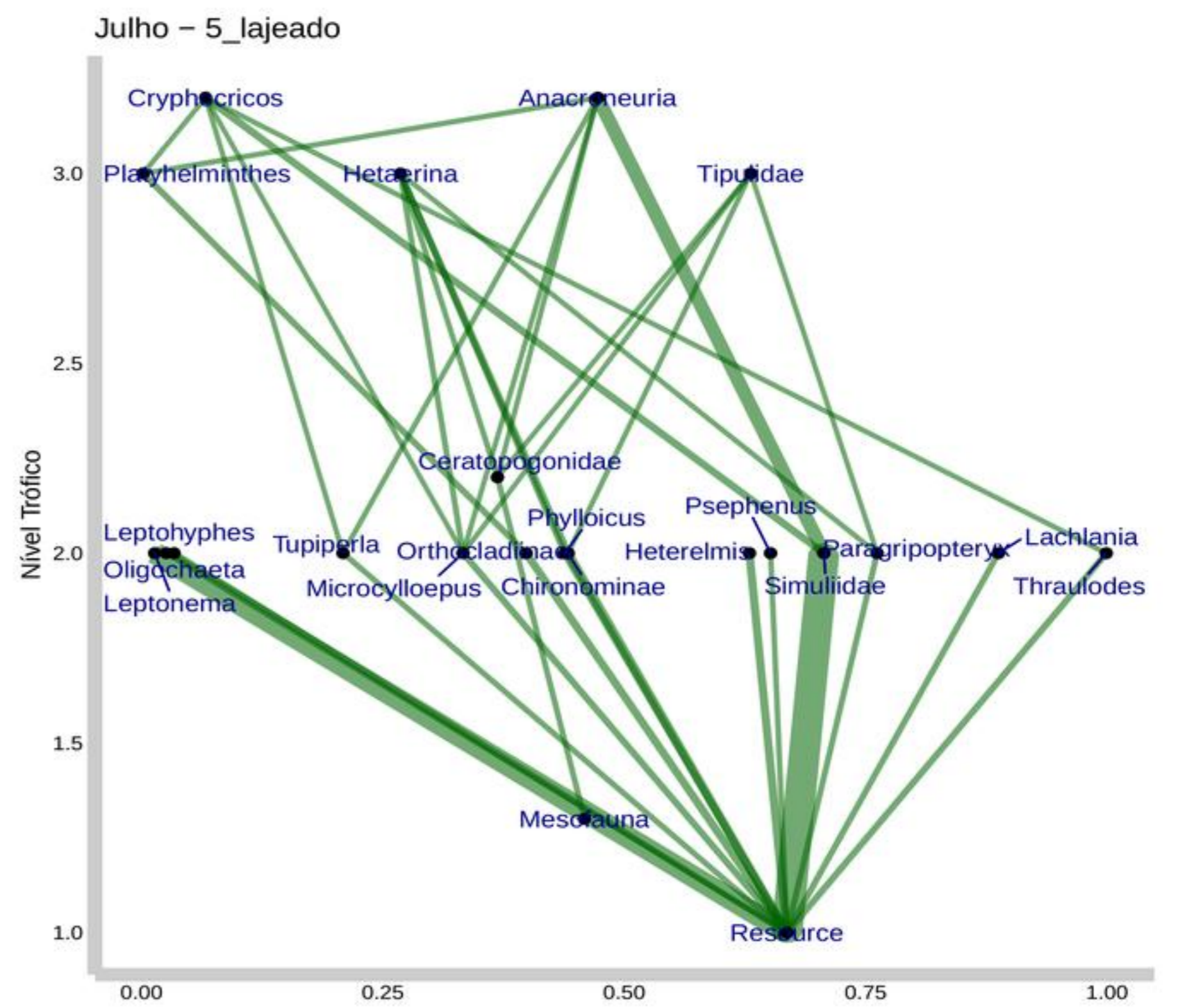
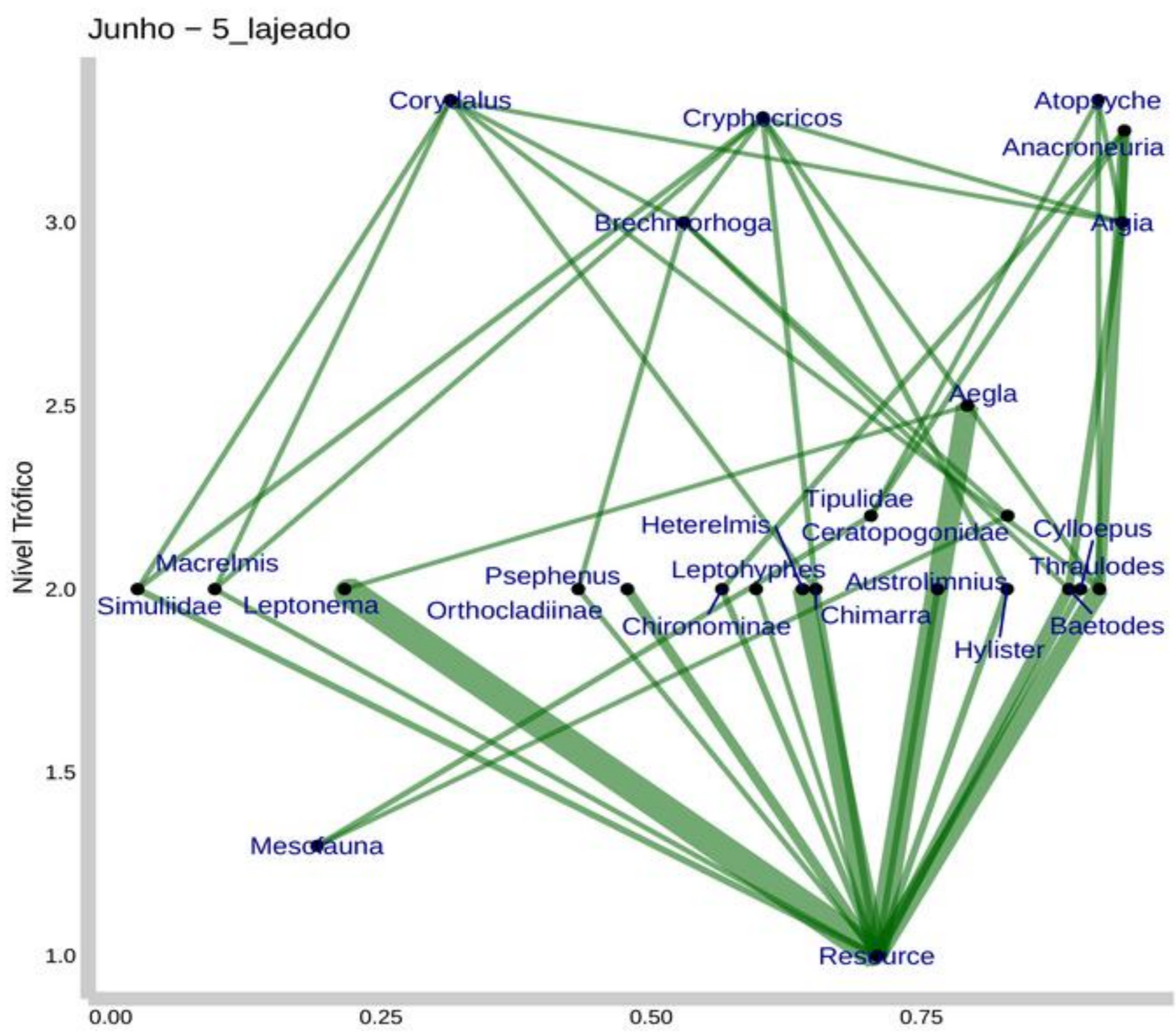
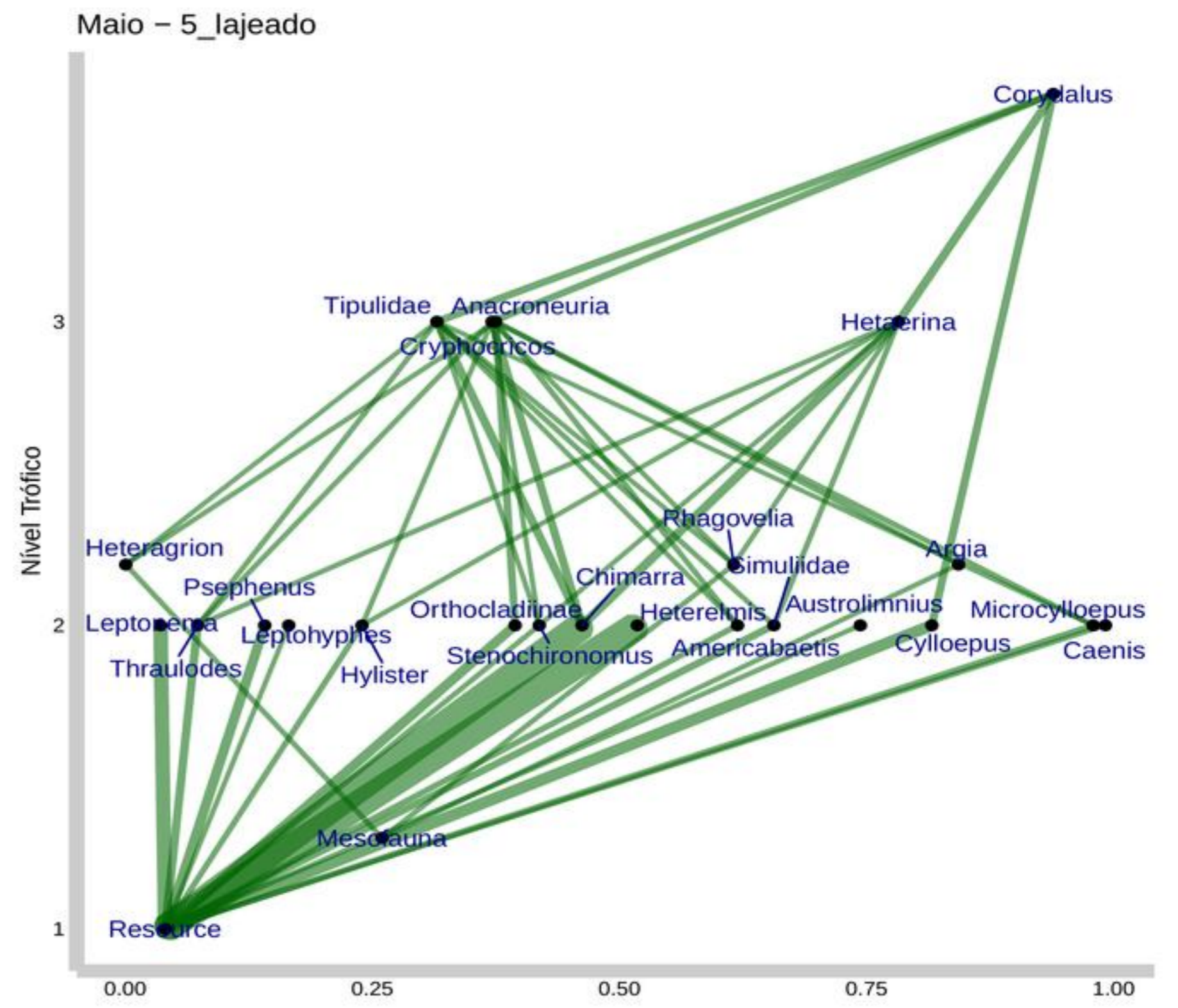
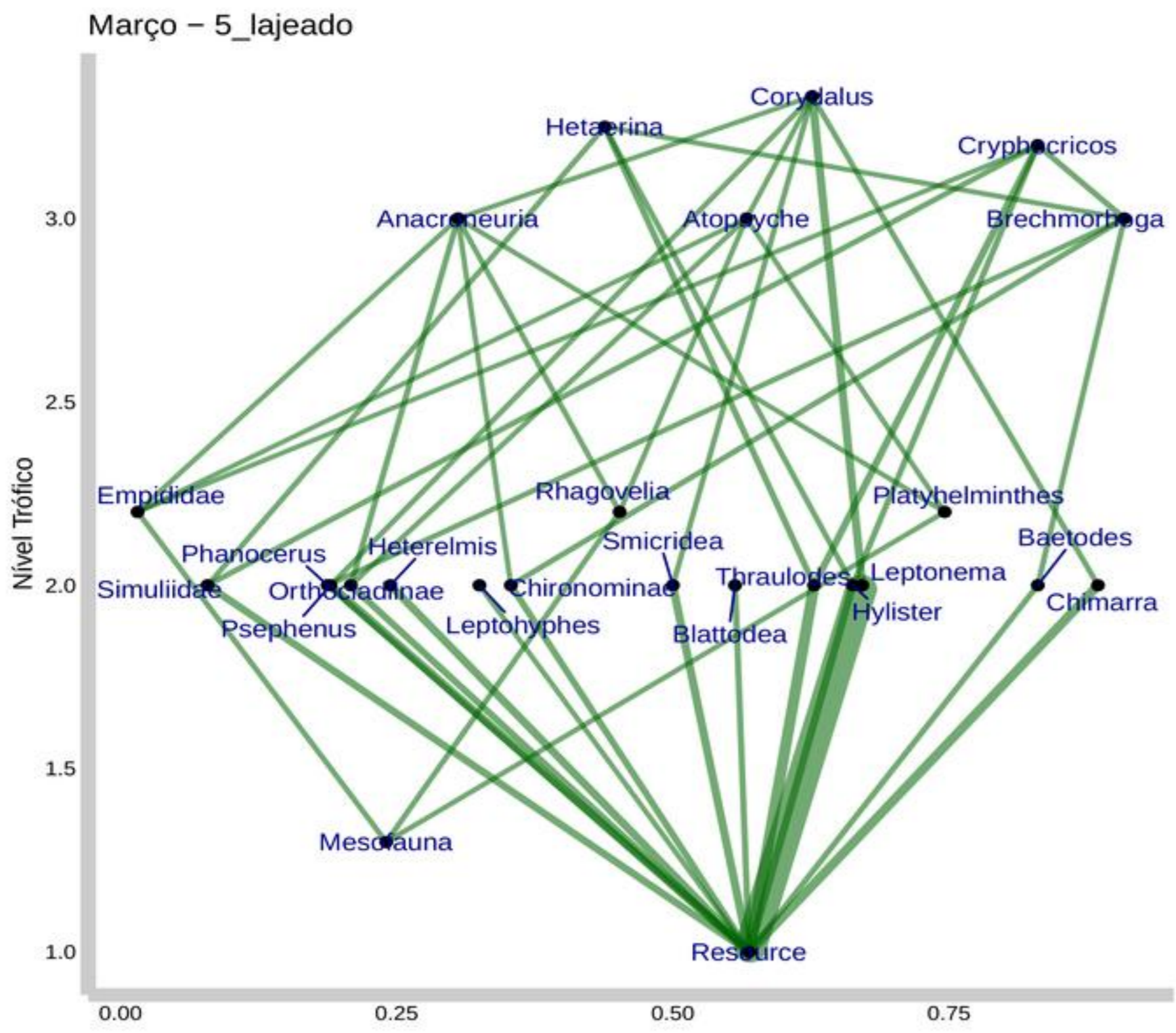
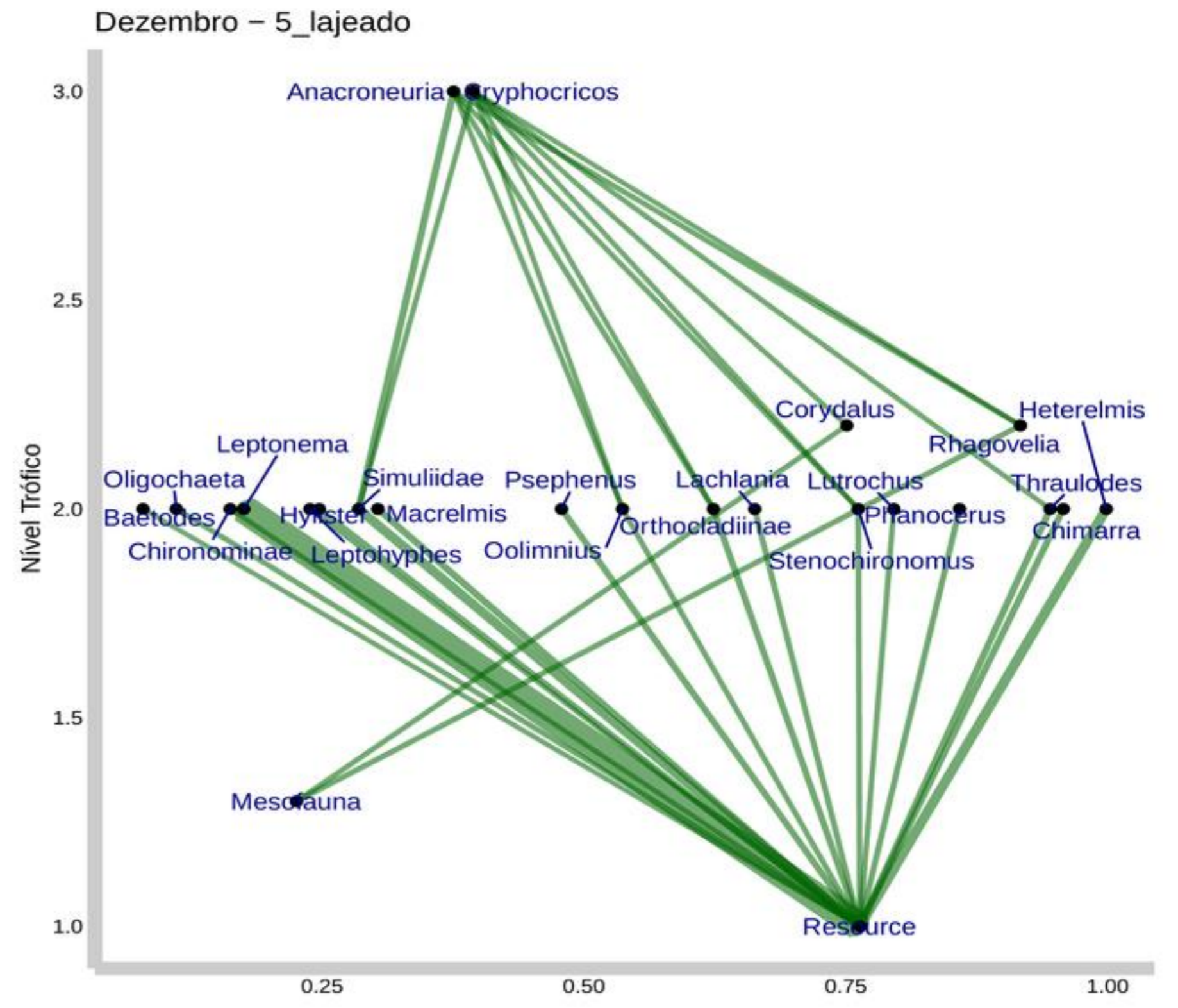
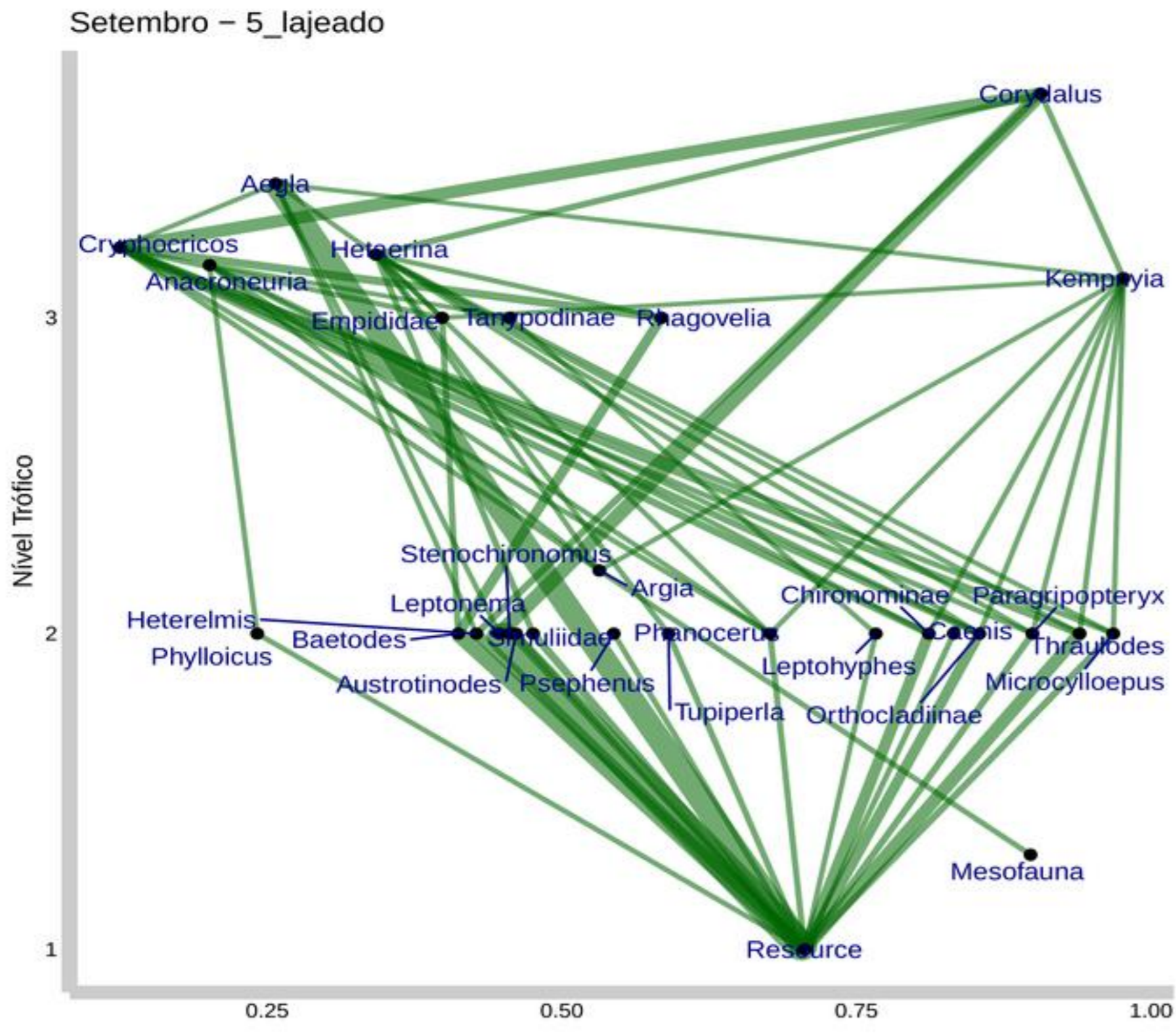
WOODWARD, G et al. Body size in ecological networks. **Trends in ecology & evolution**, v. 20(7),pp. 402-409, 2005.

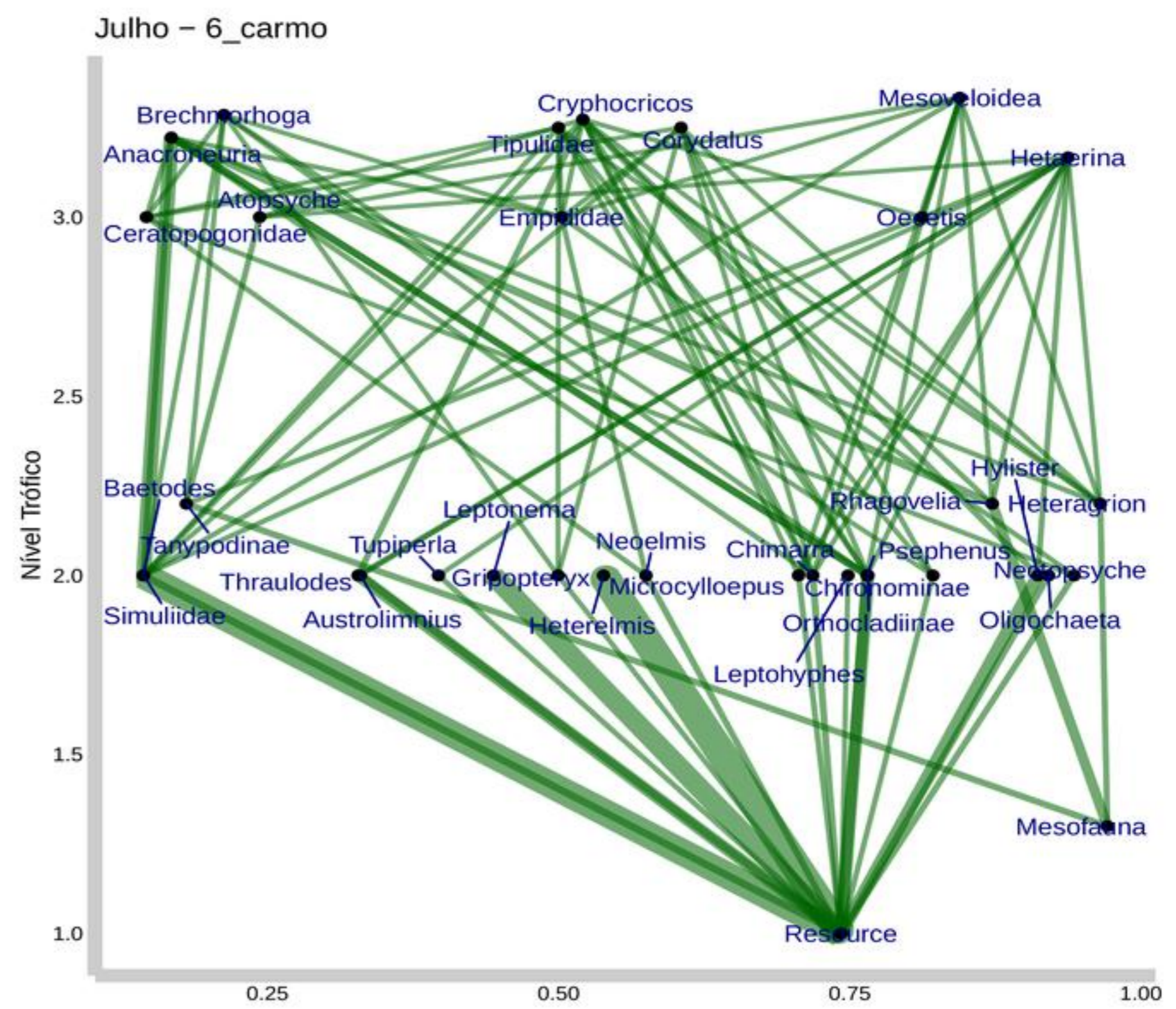
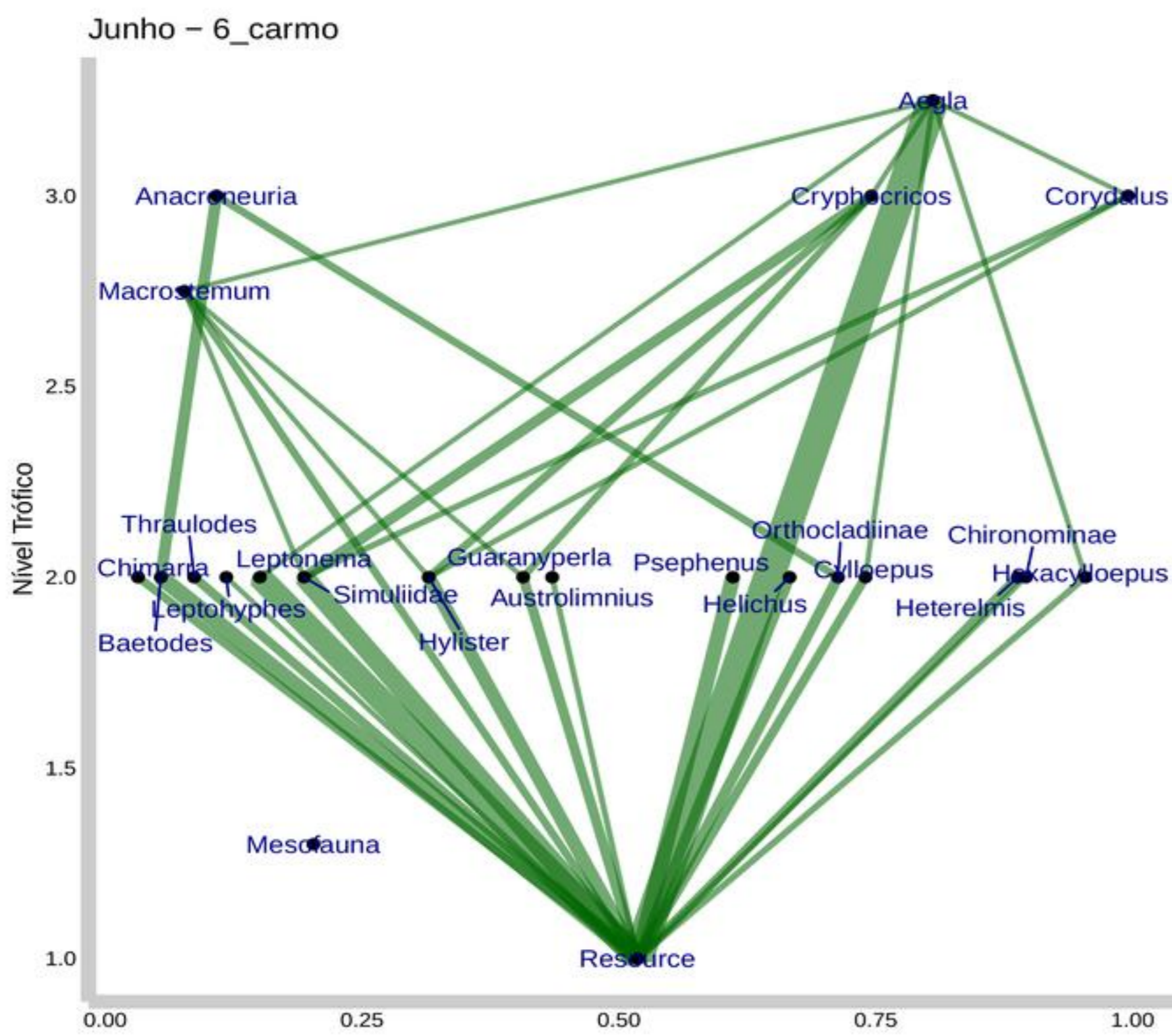
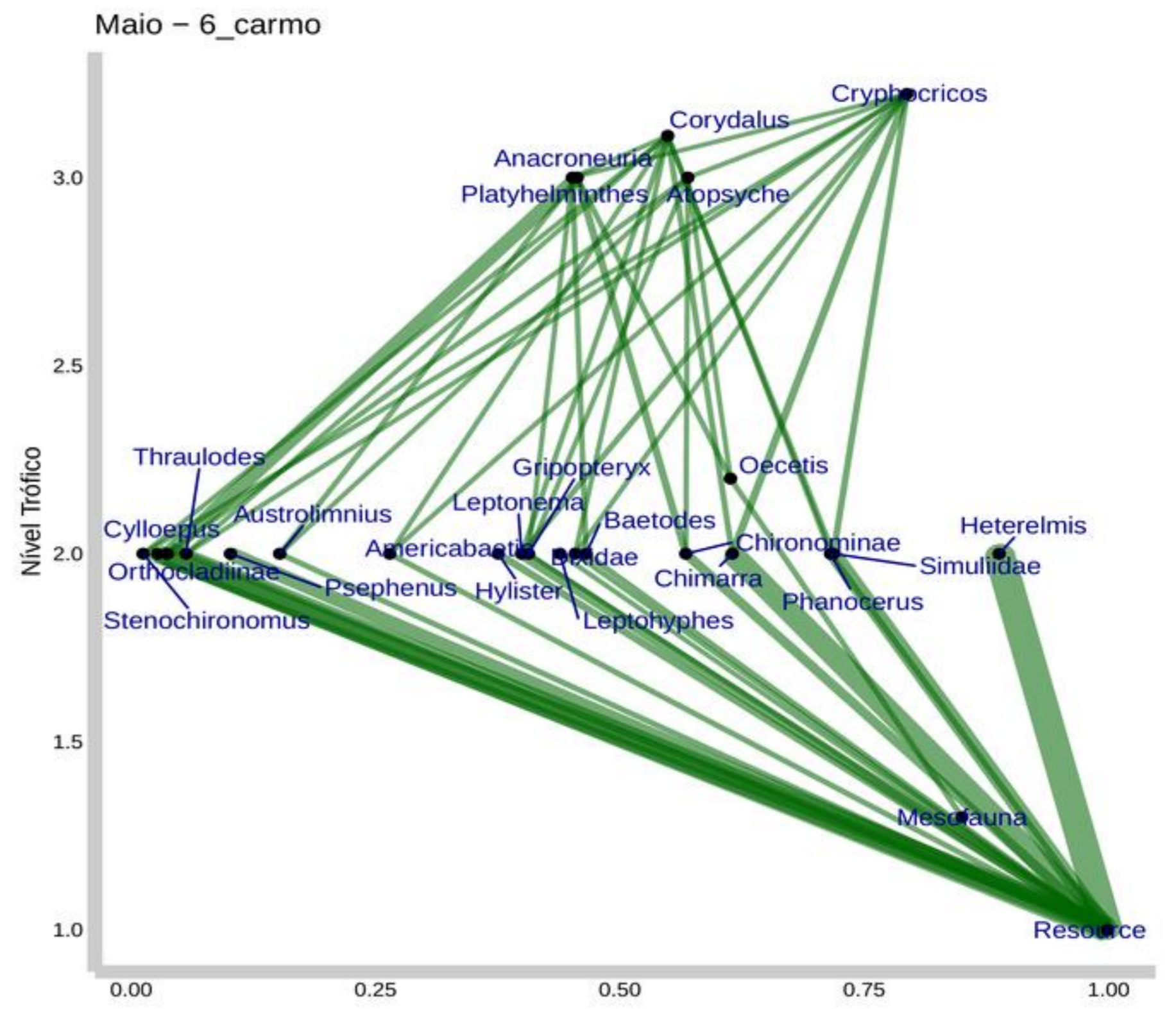
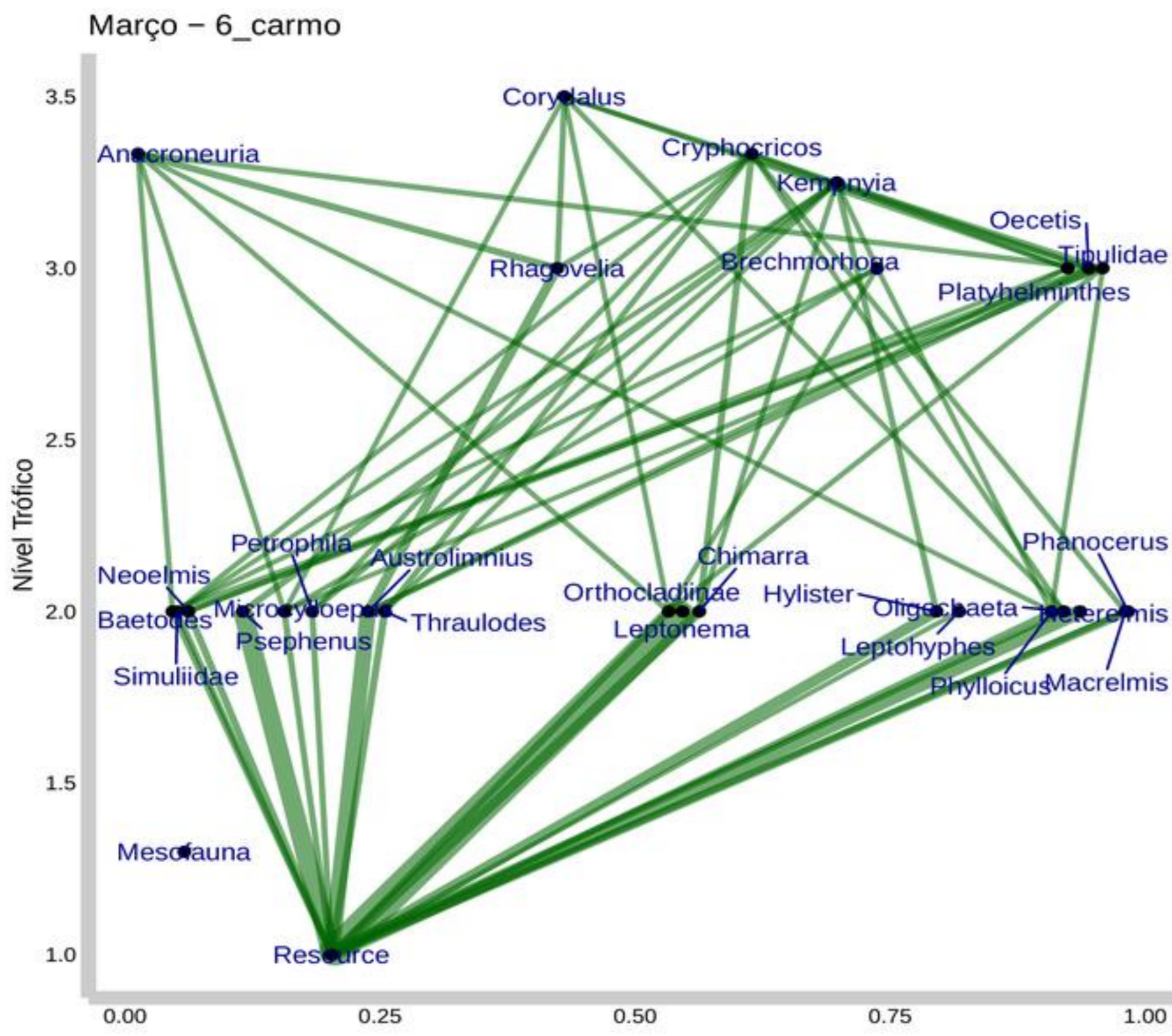
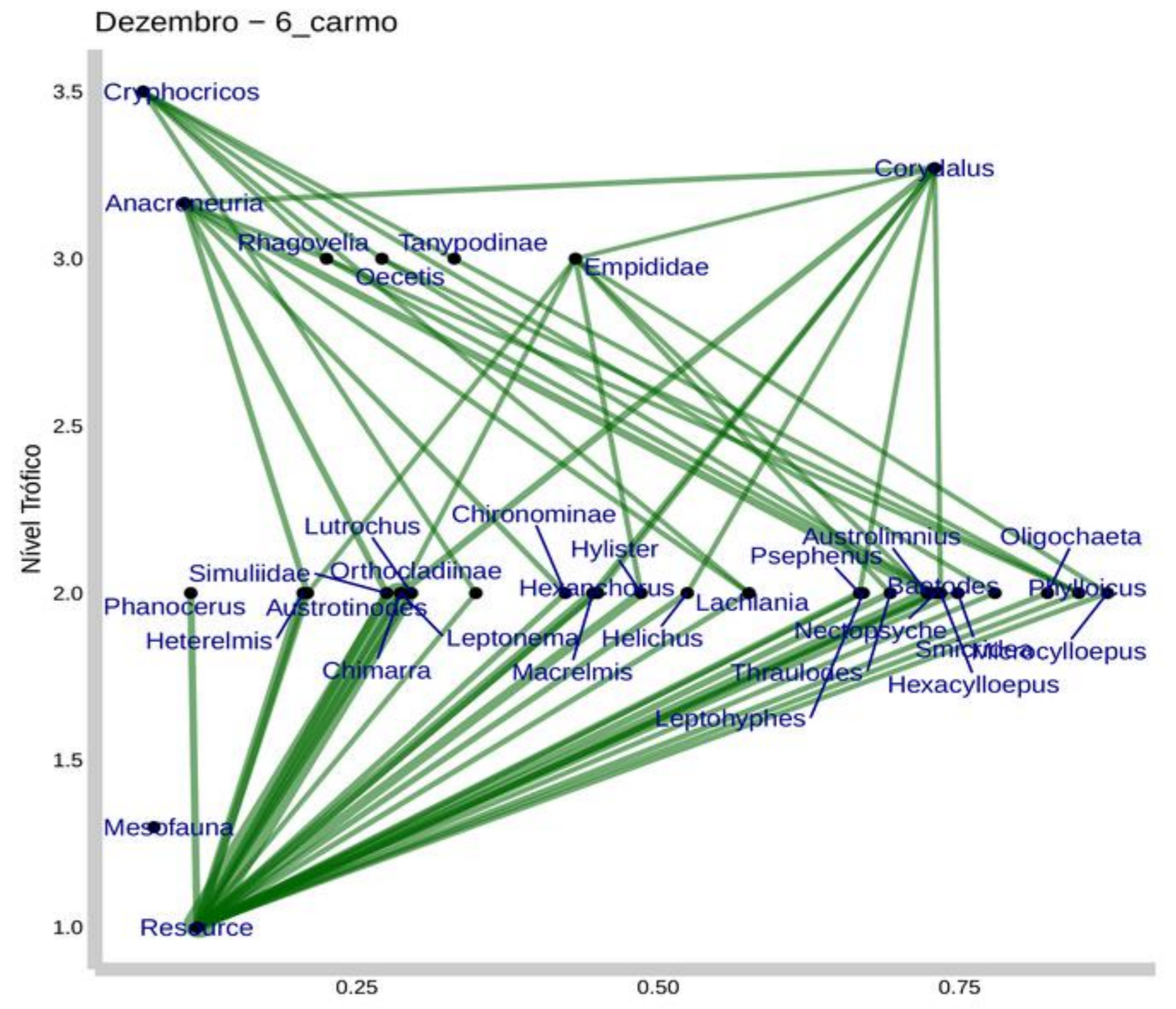
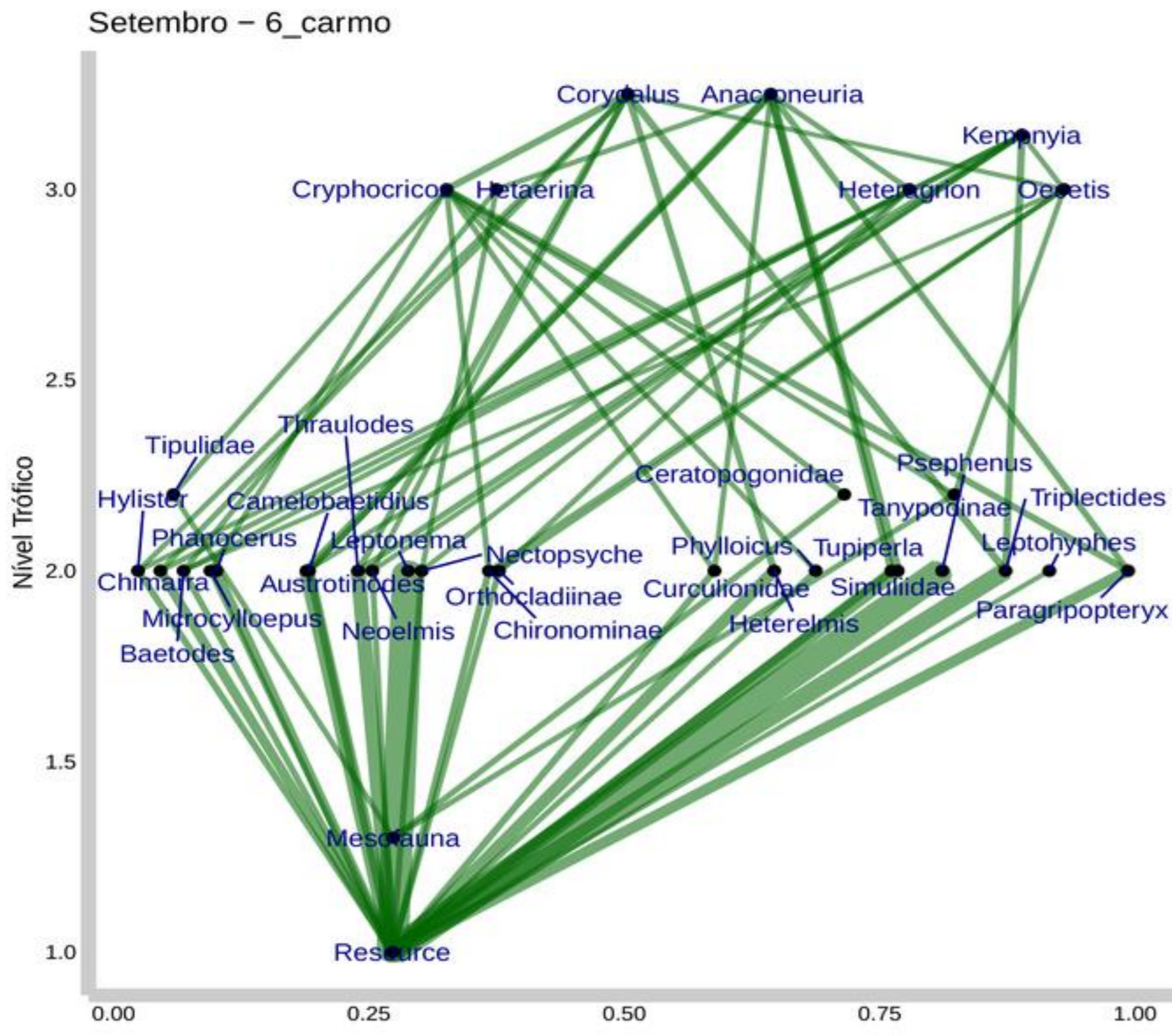
5.8. MATERIAL SUPLEMENTAR: REDES TRÓFICAS GERADAS

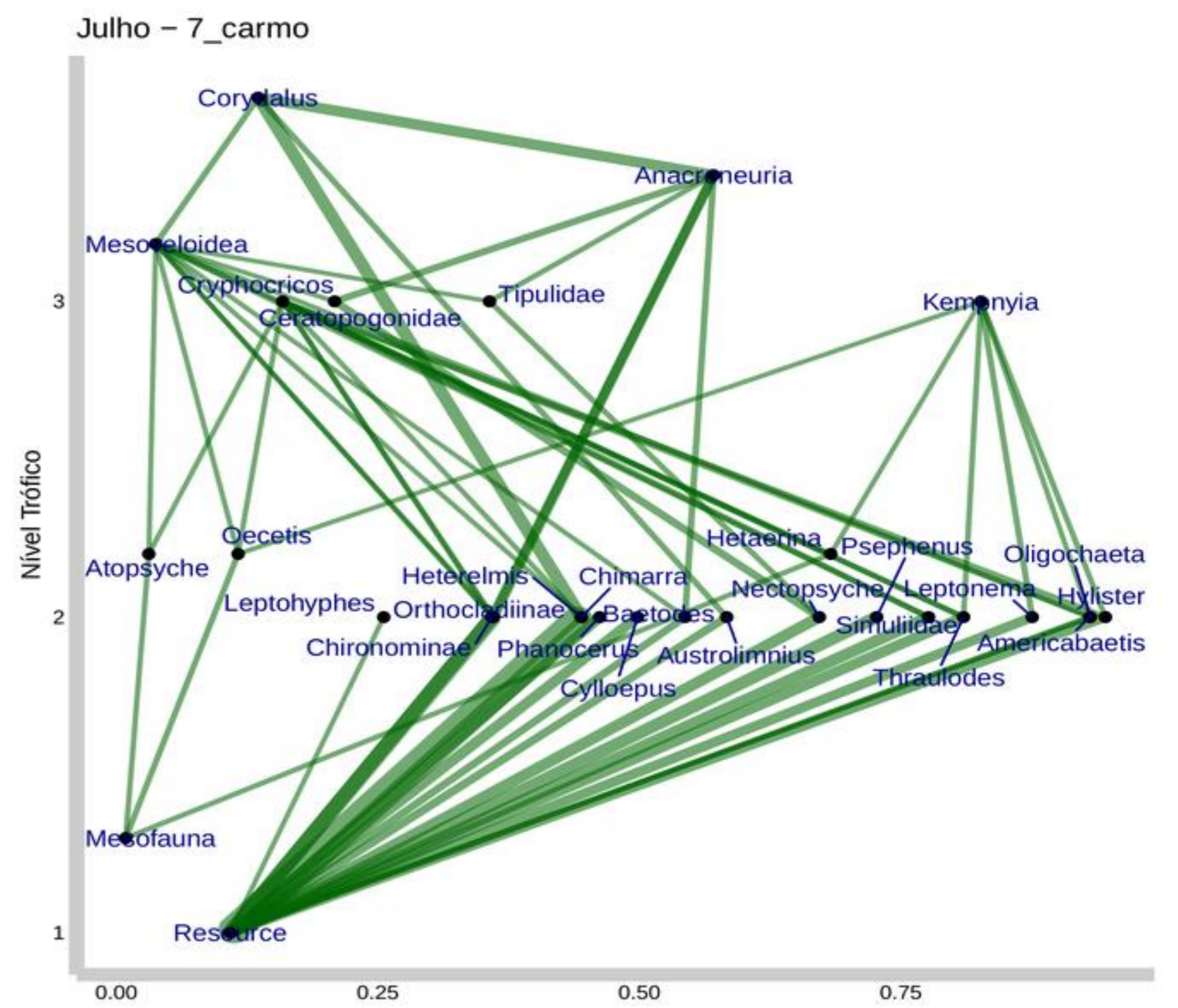
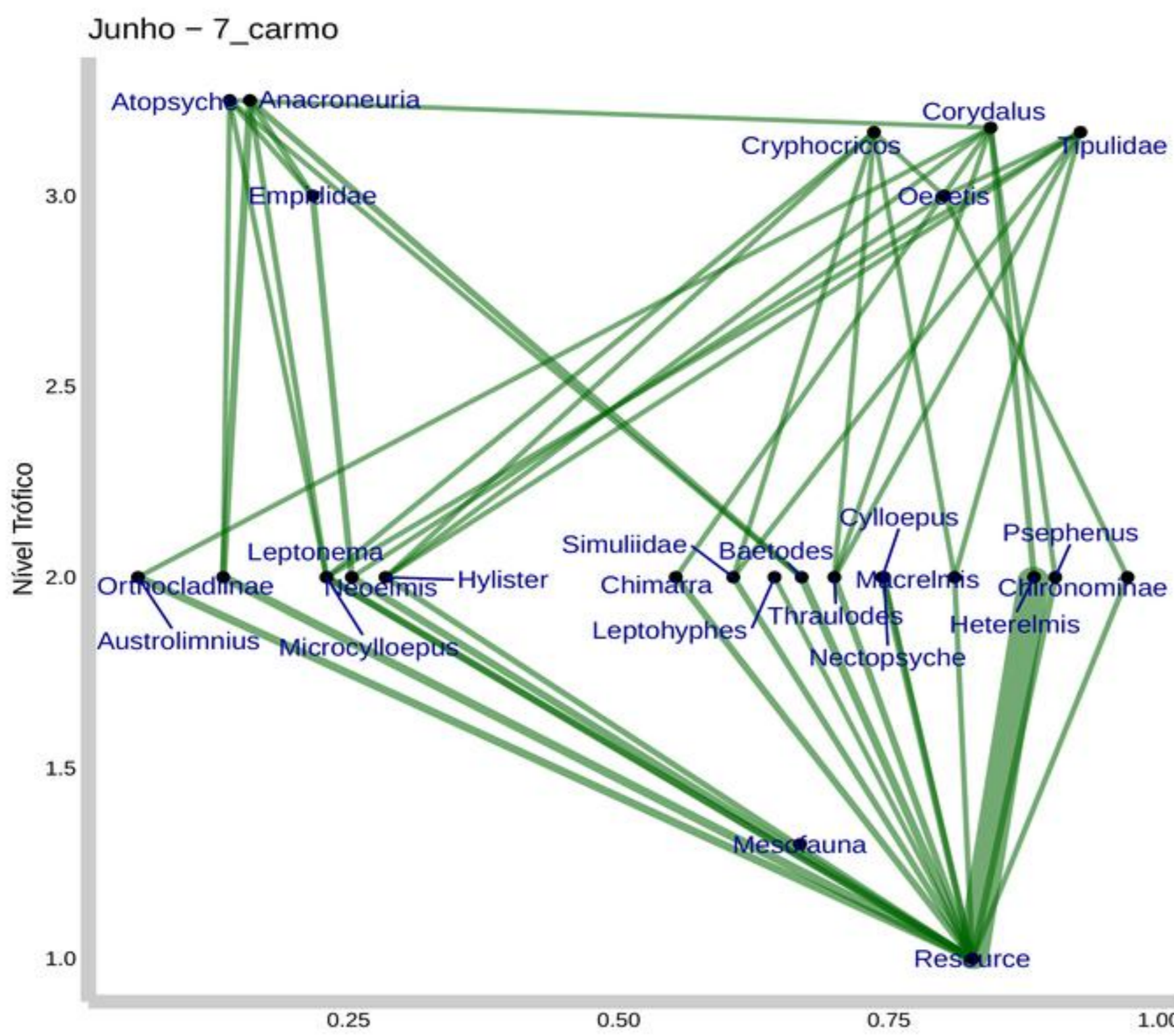
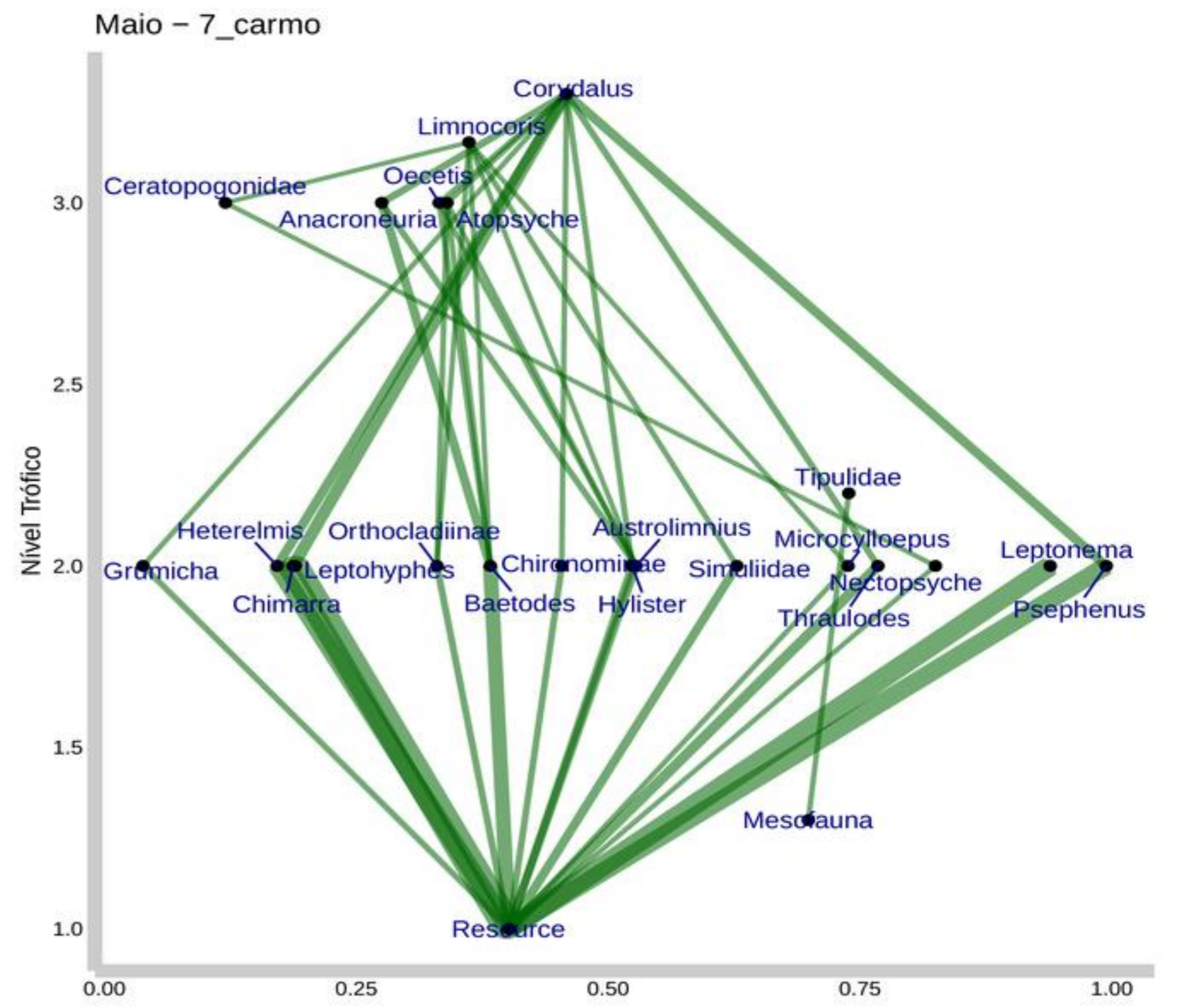
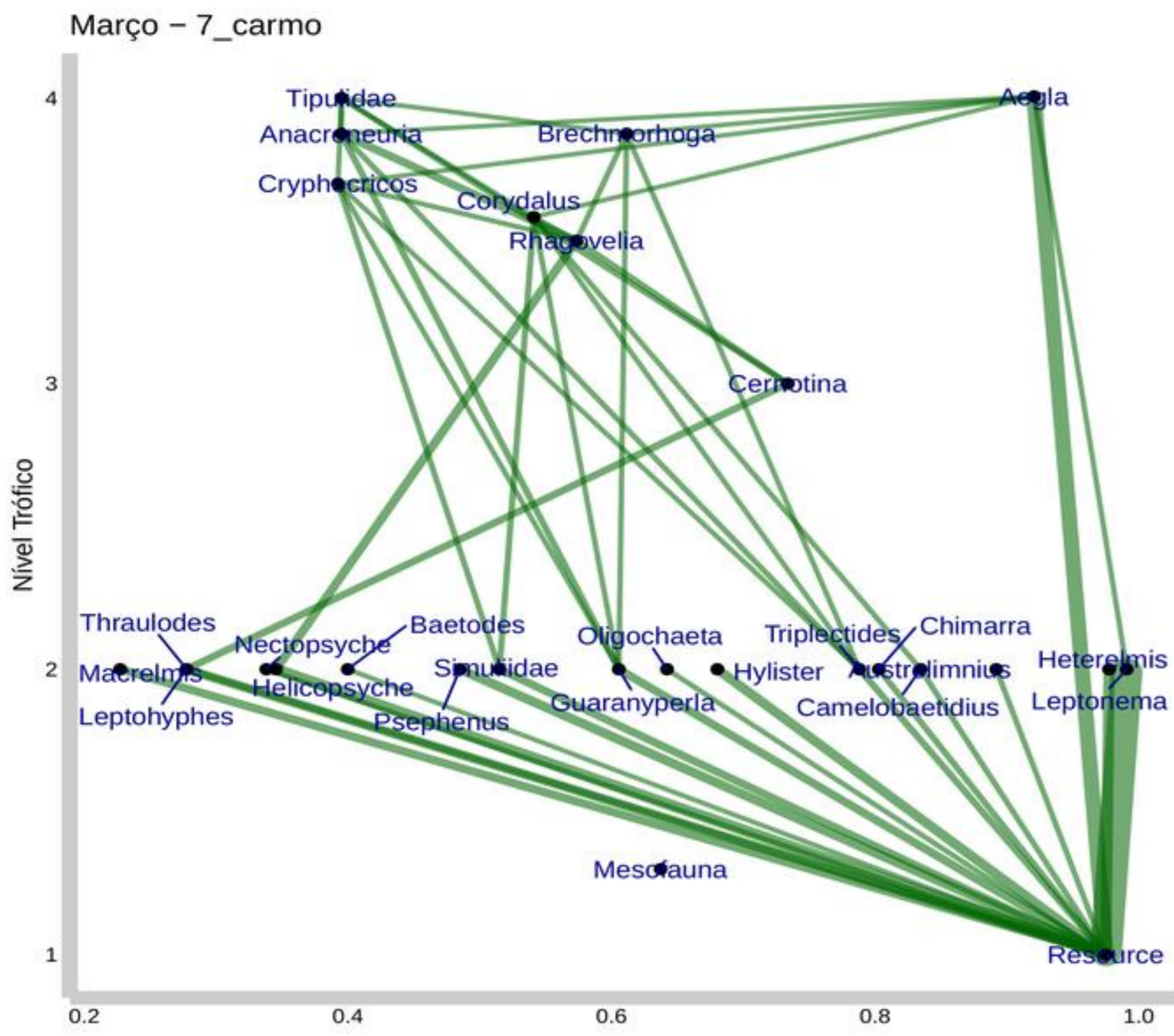
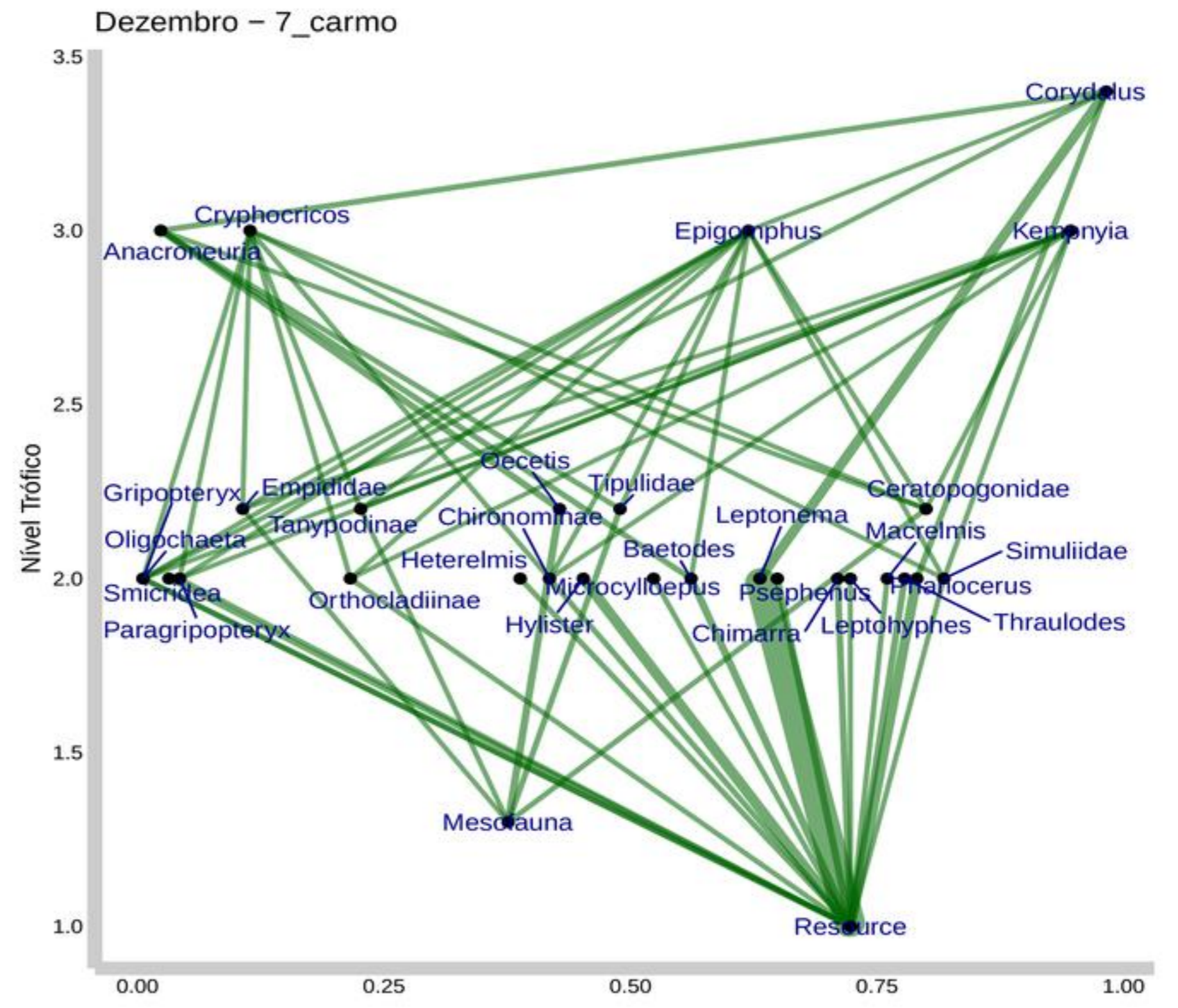
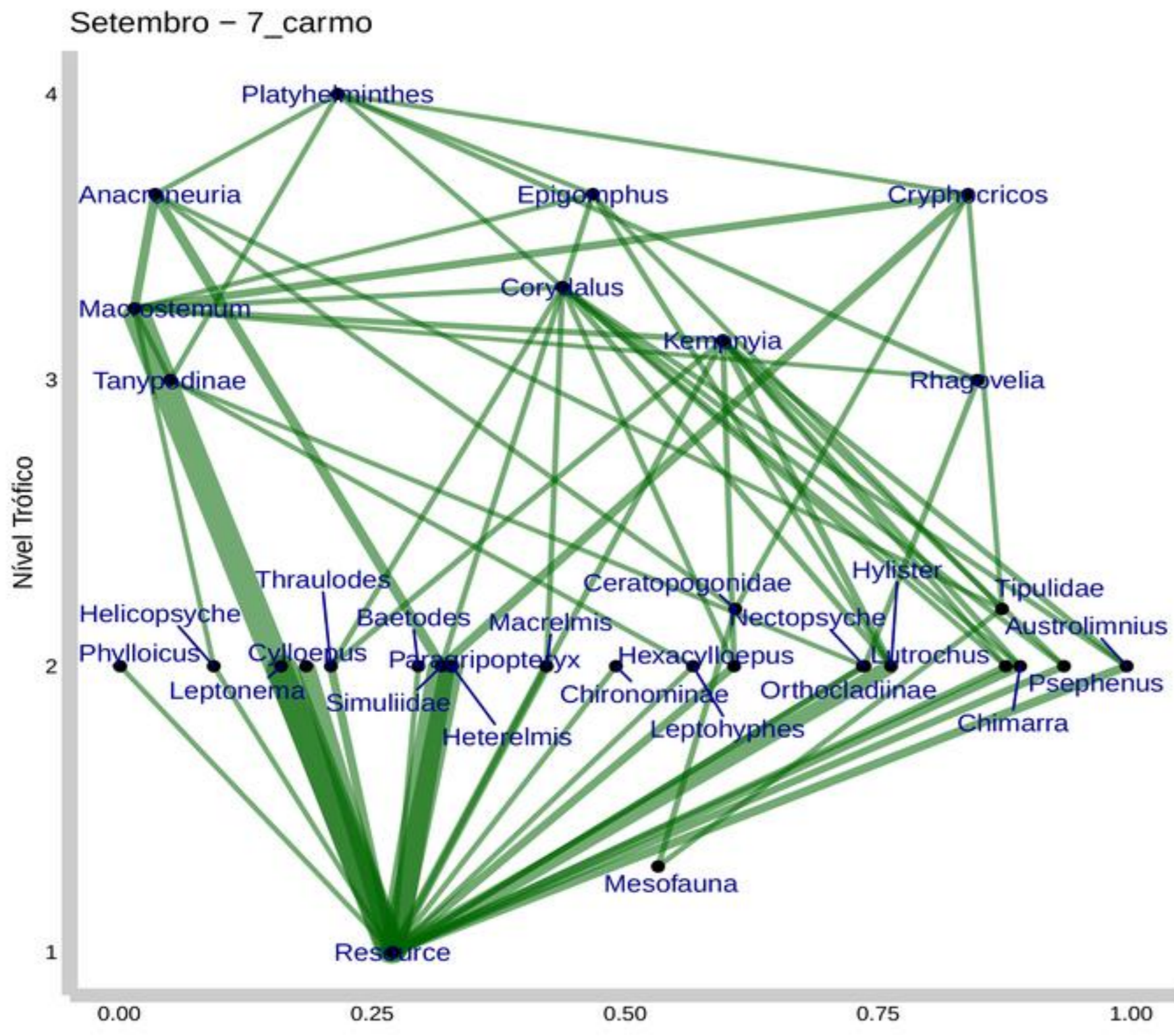


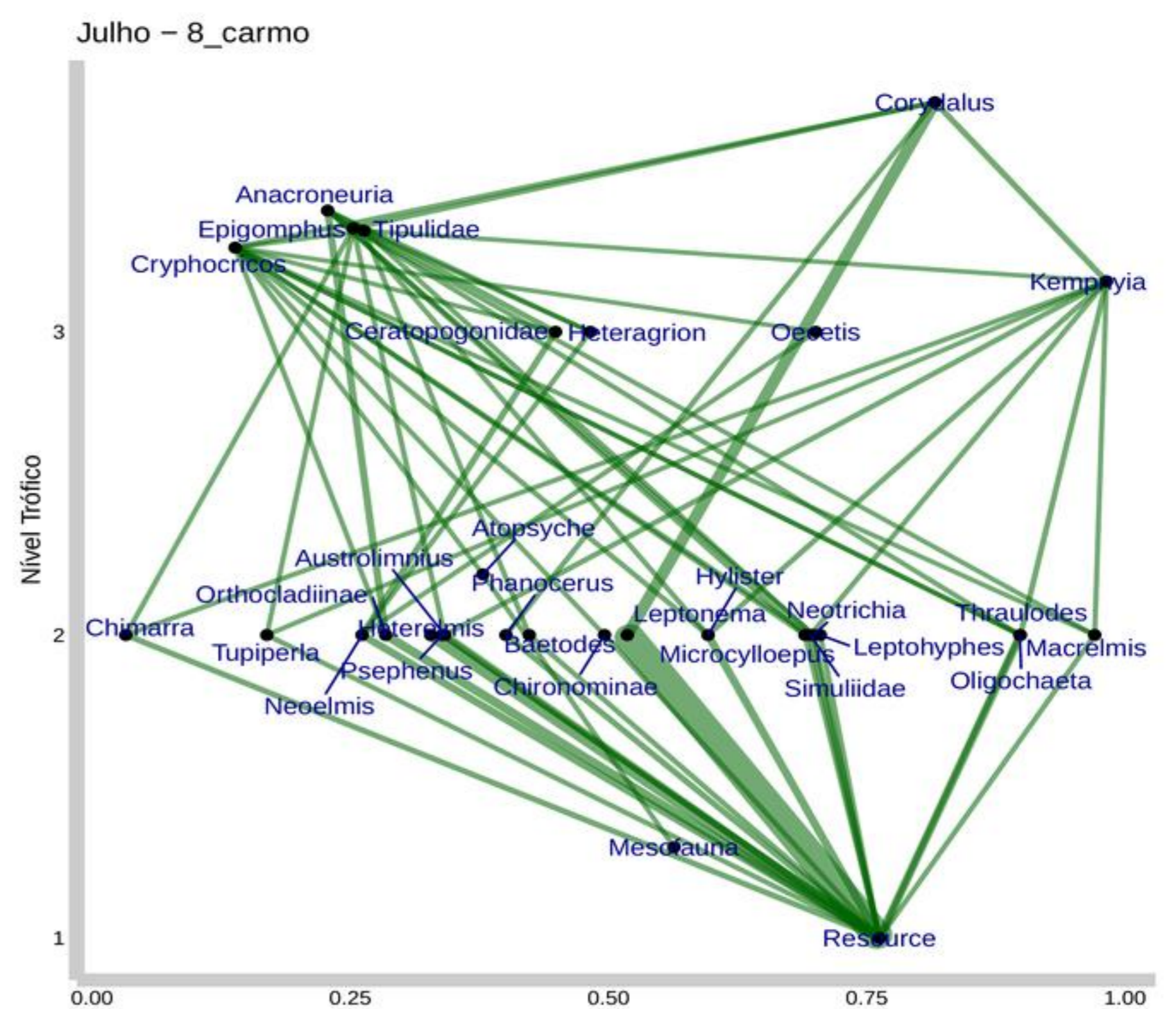
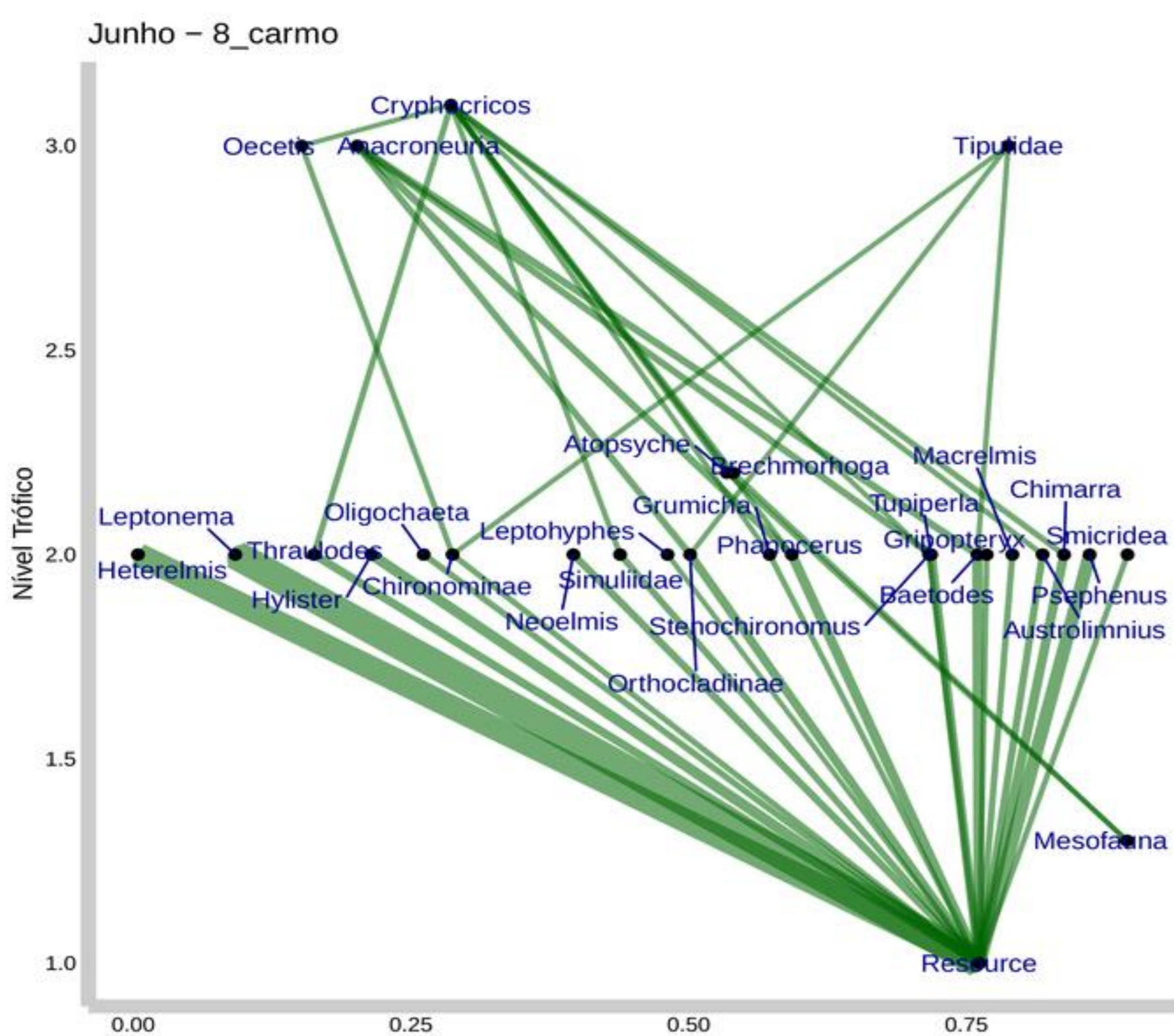
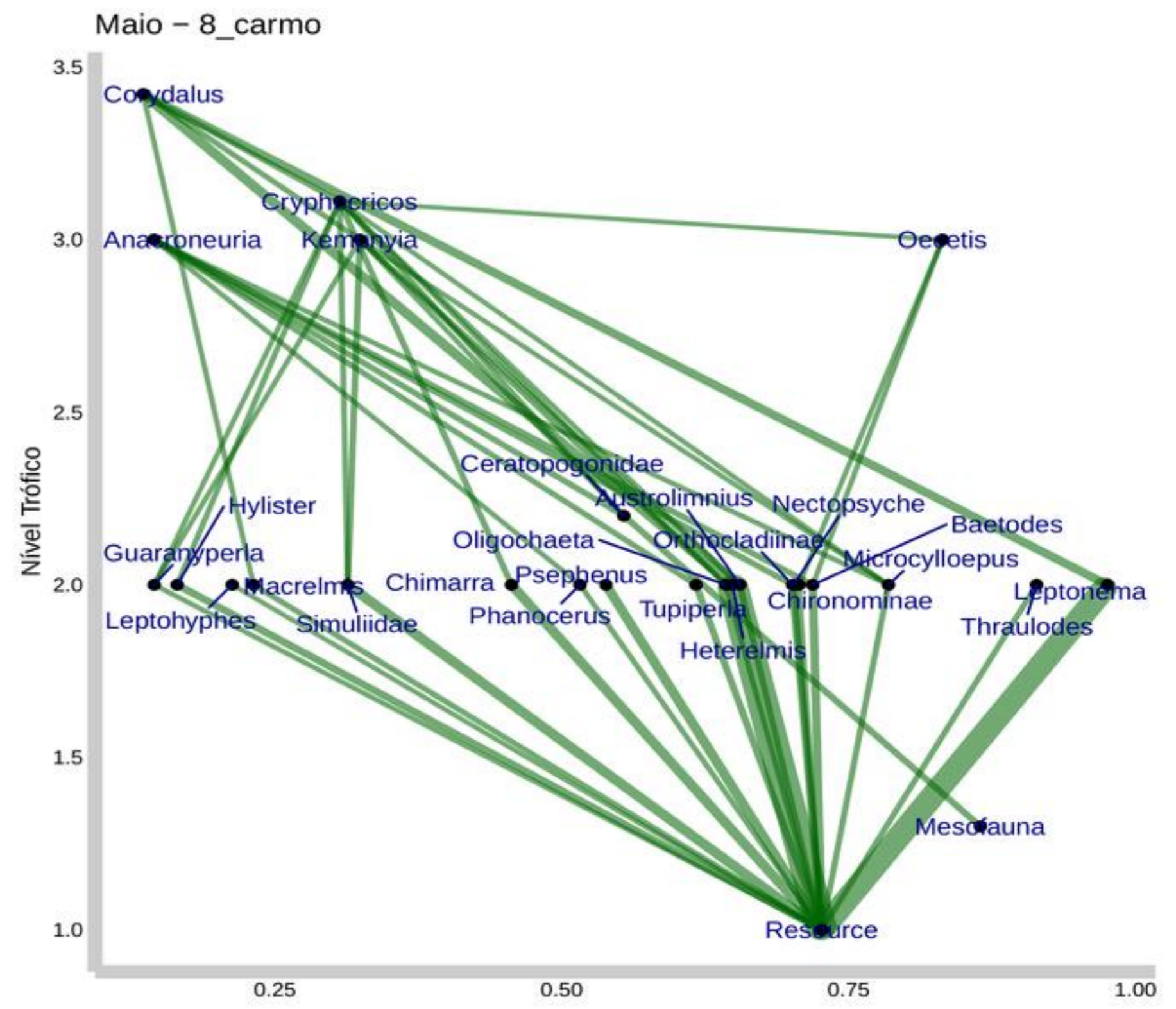
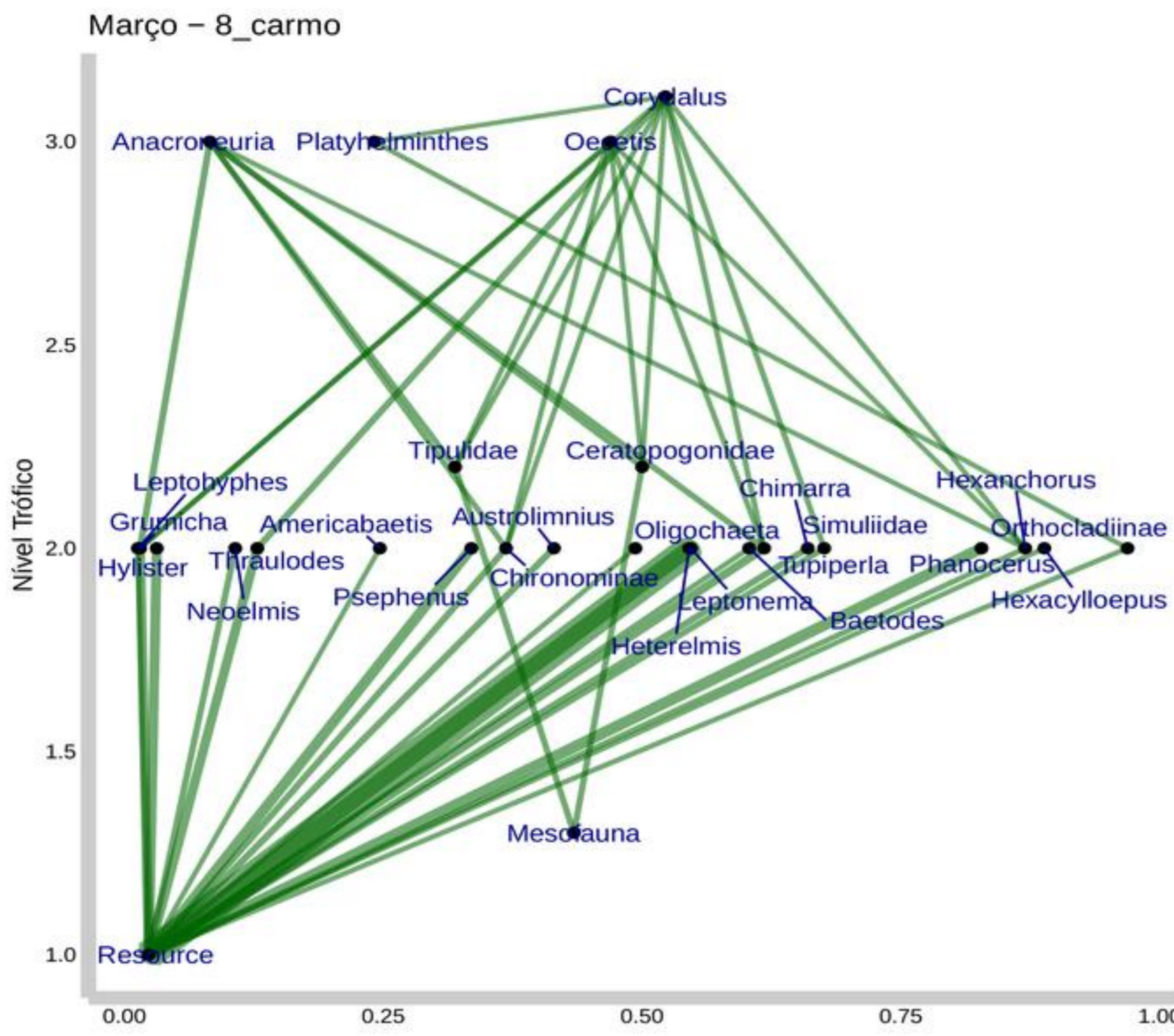
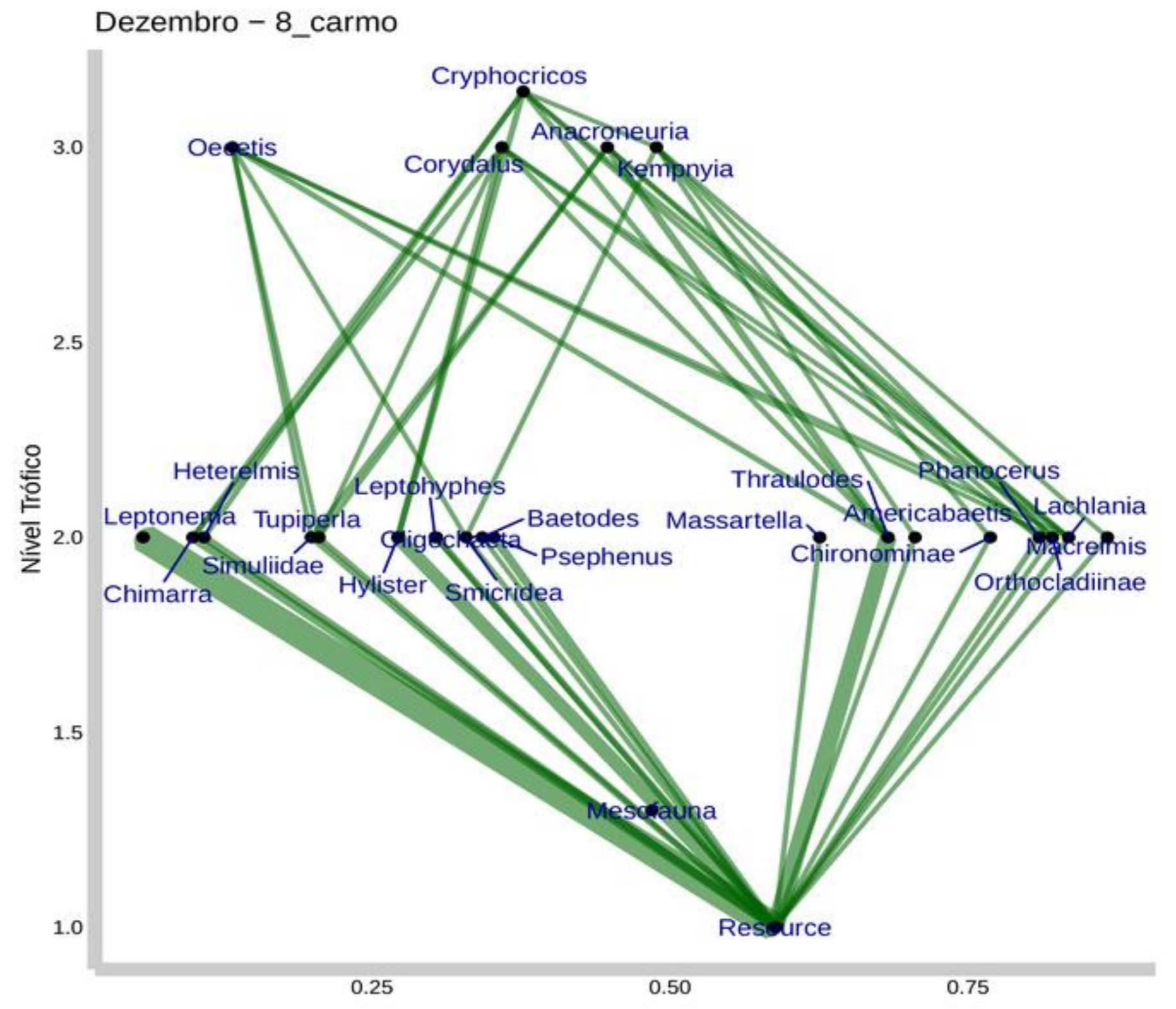
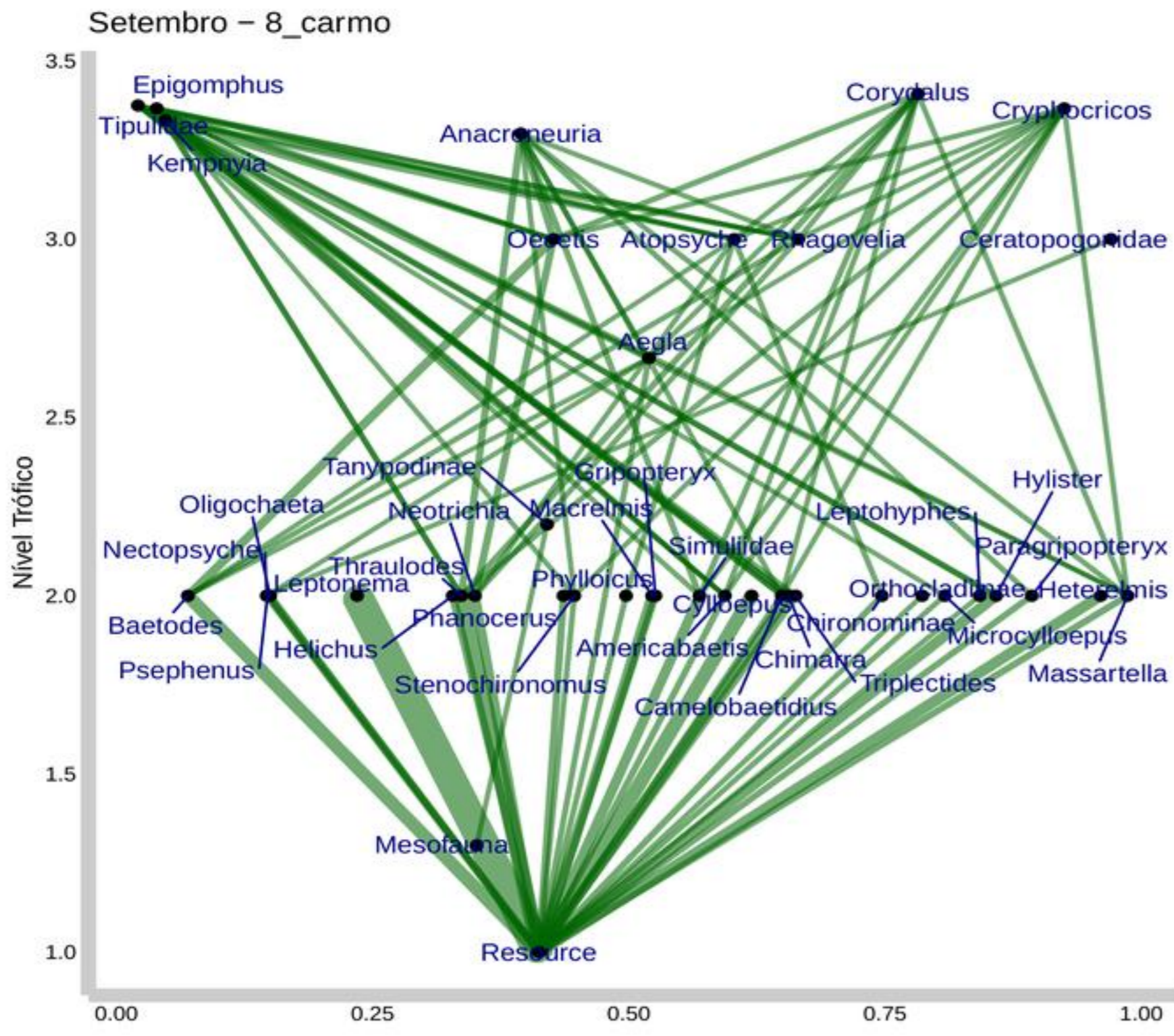


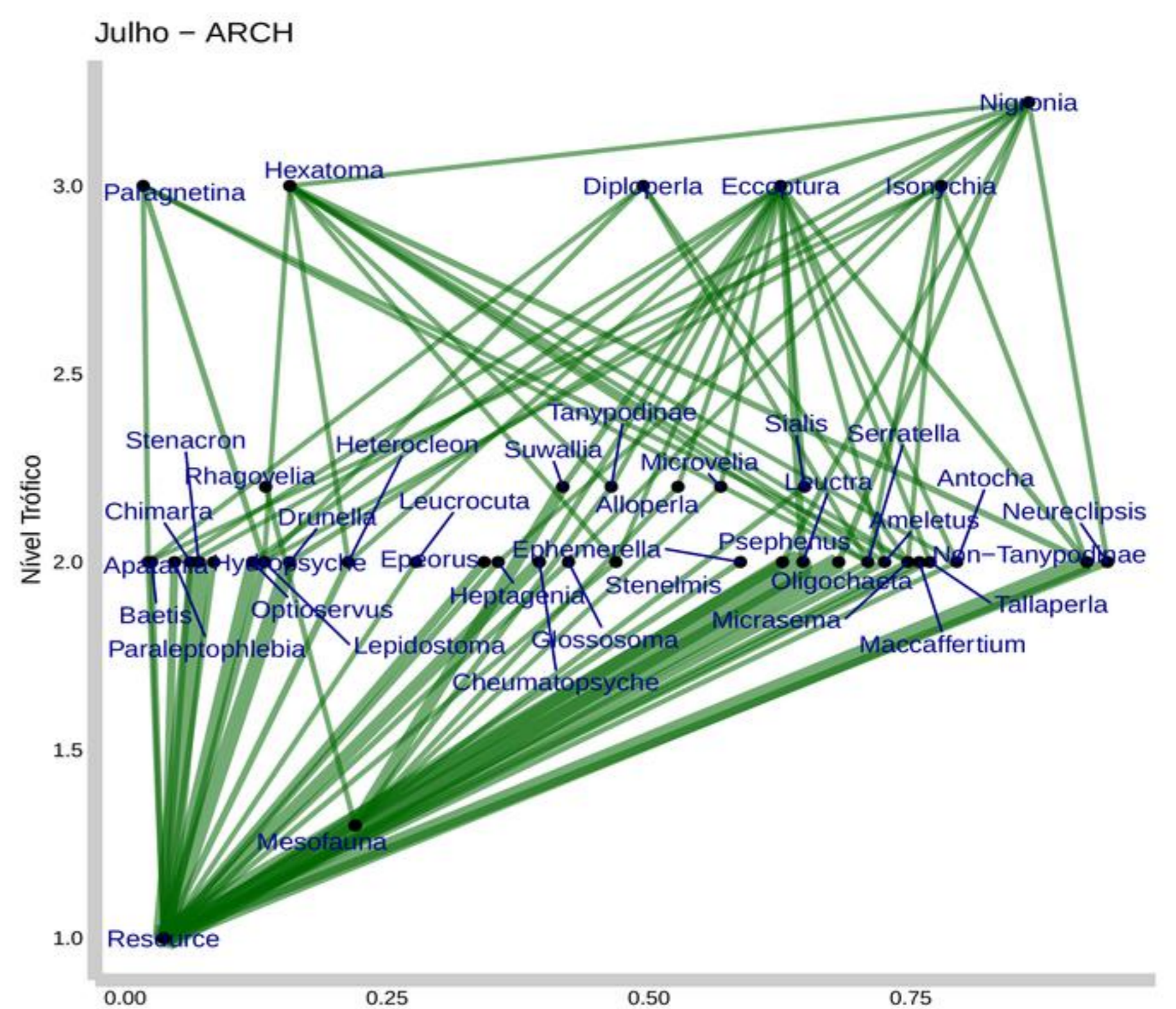
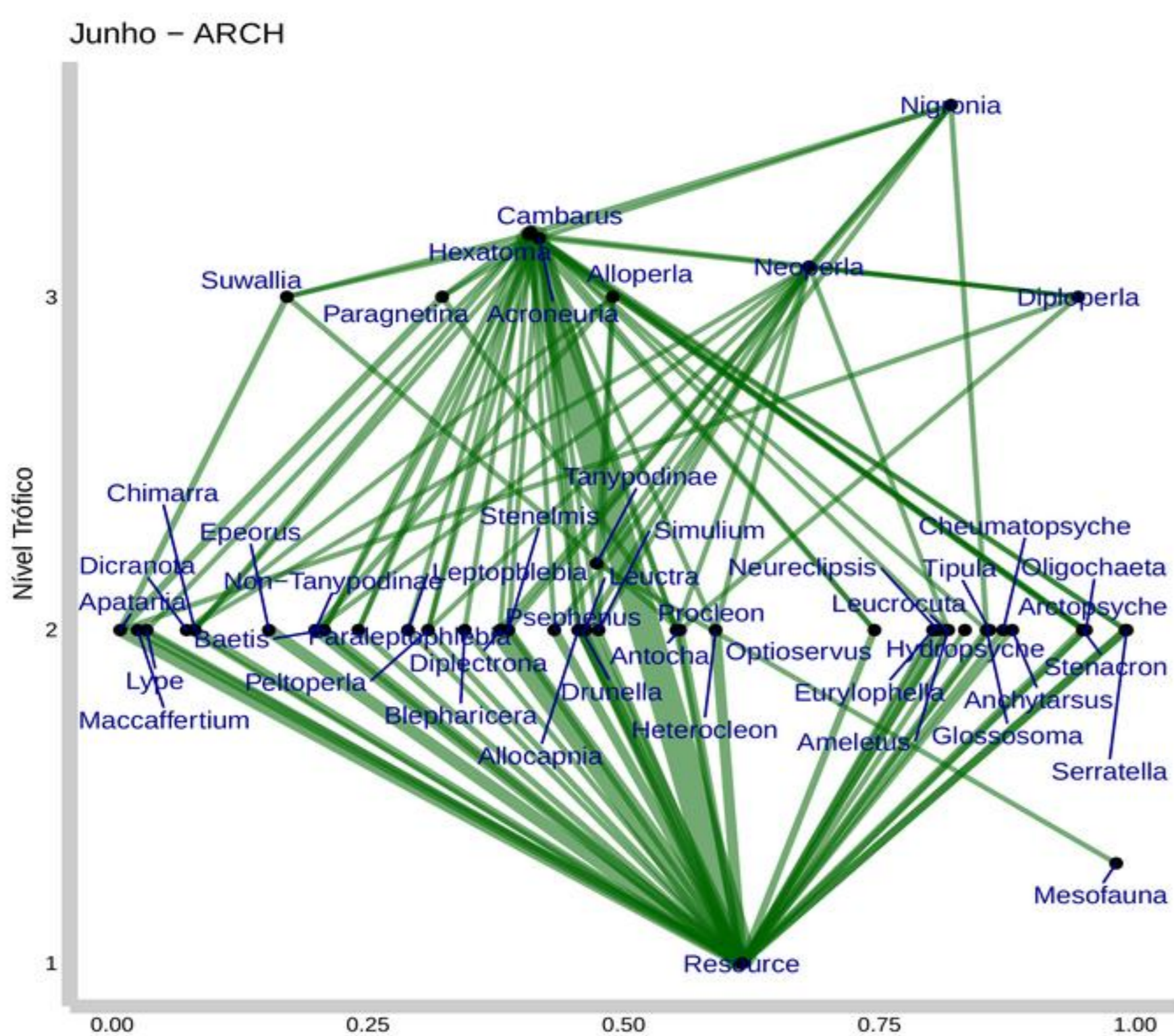
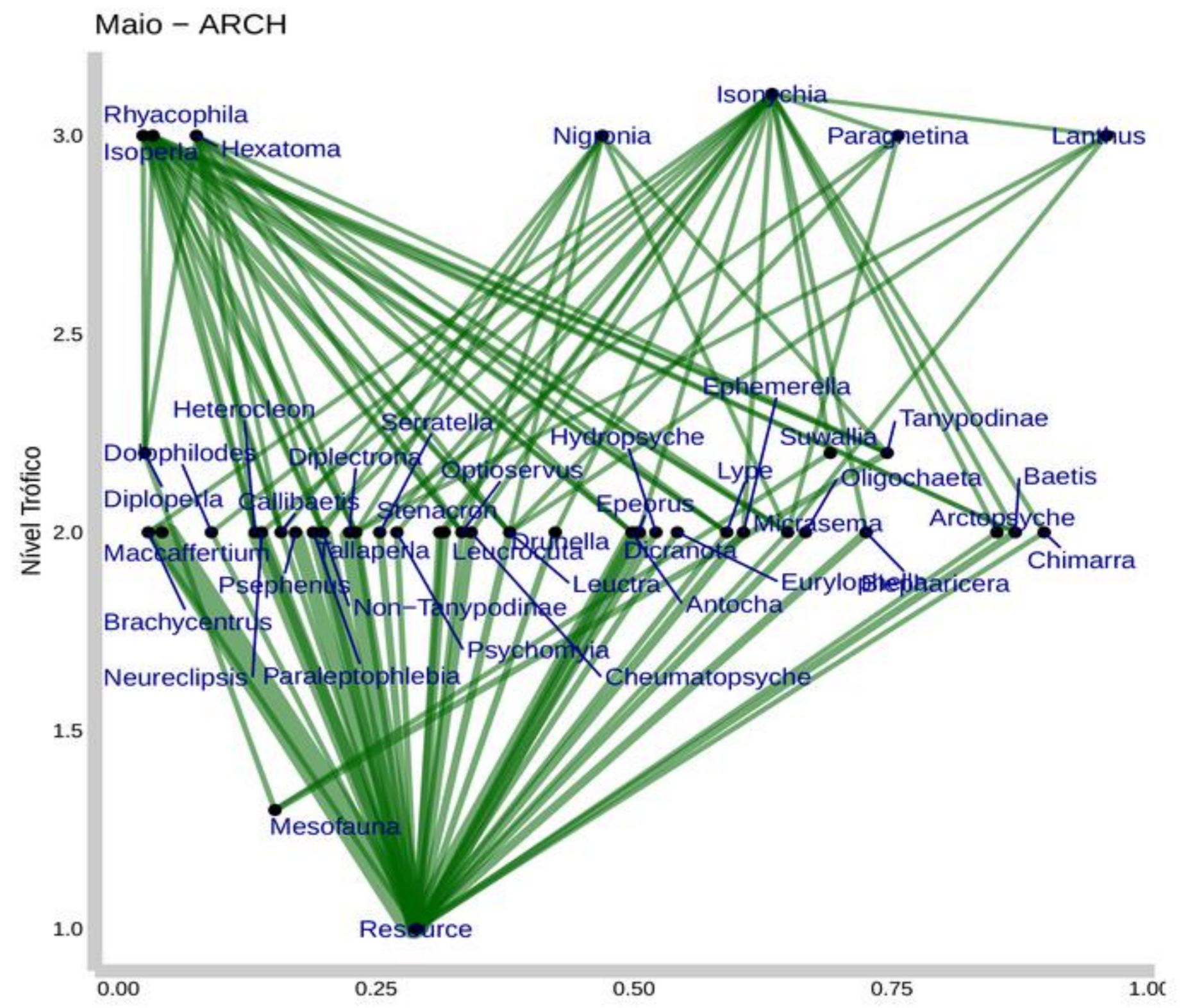
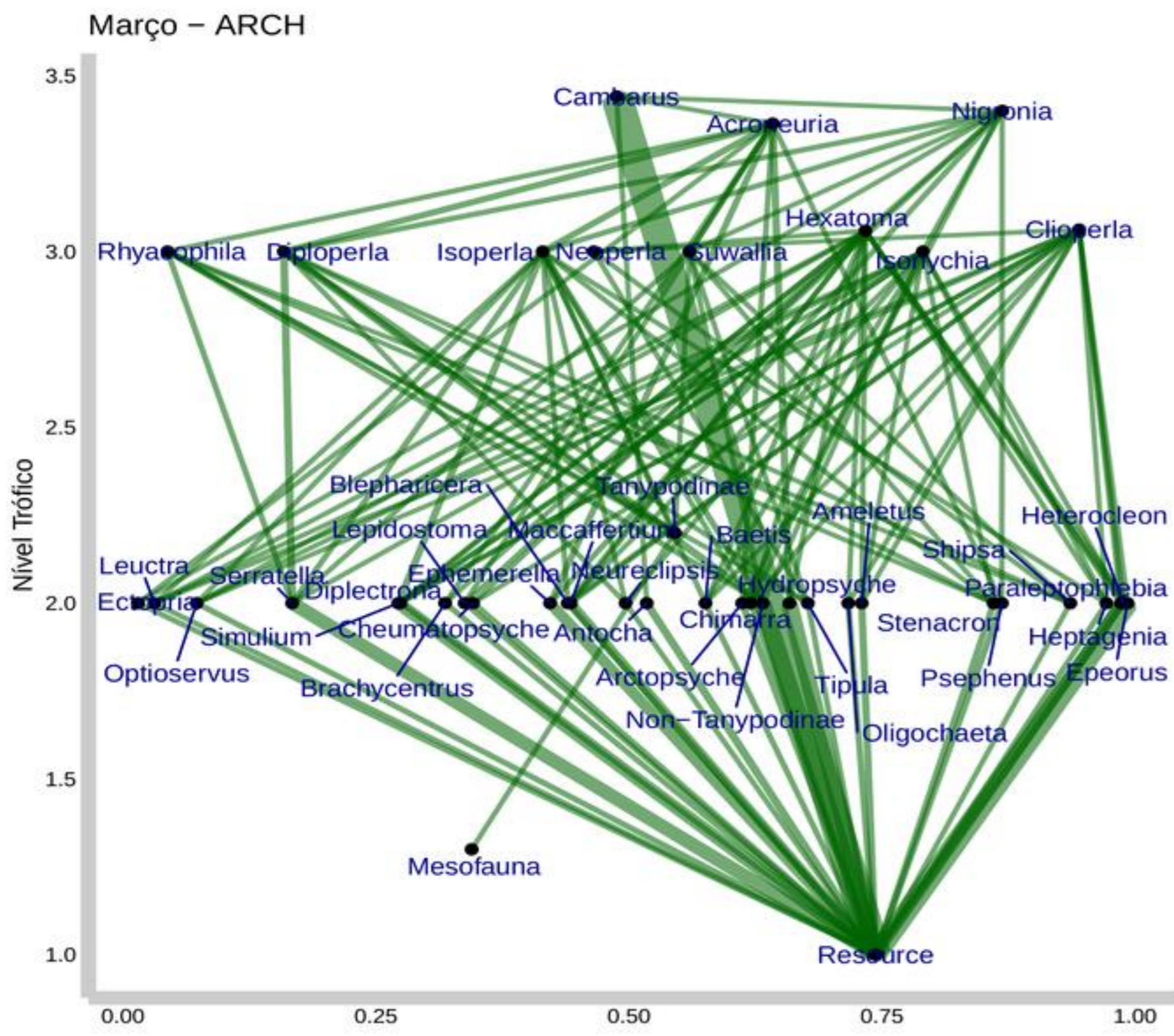
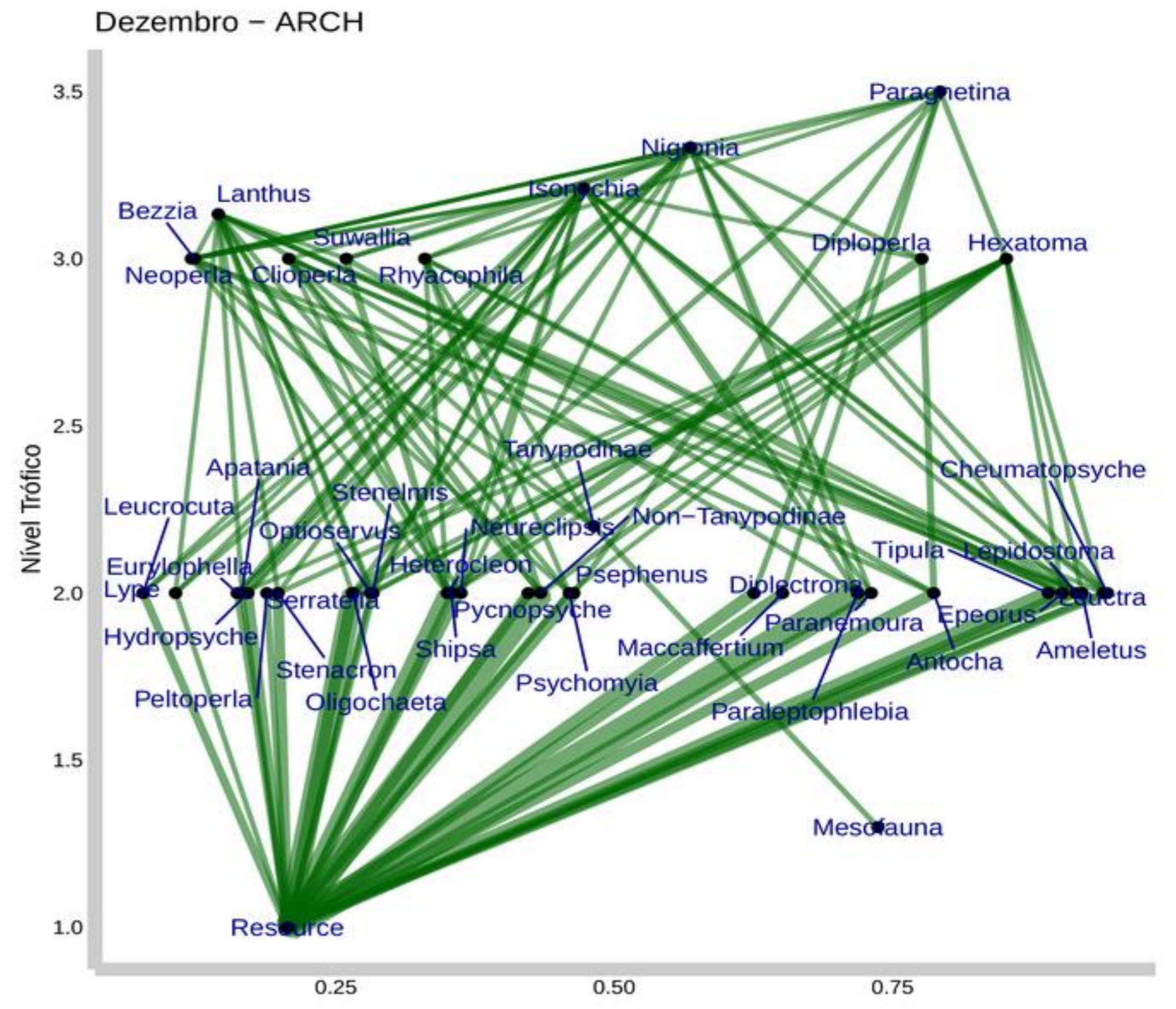
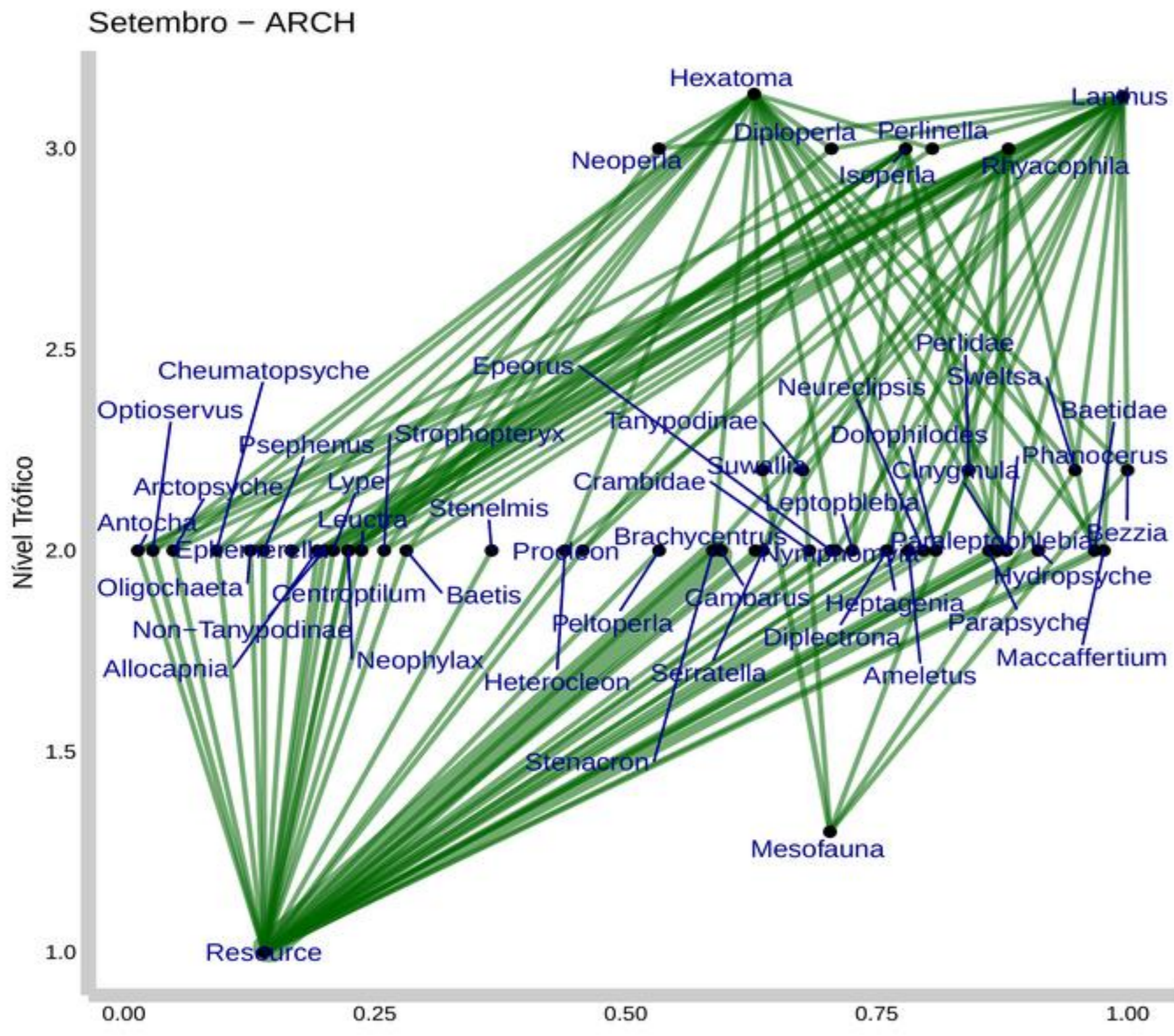


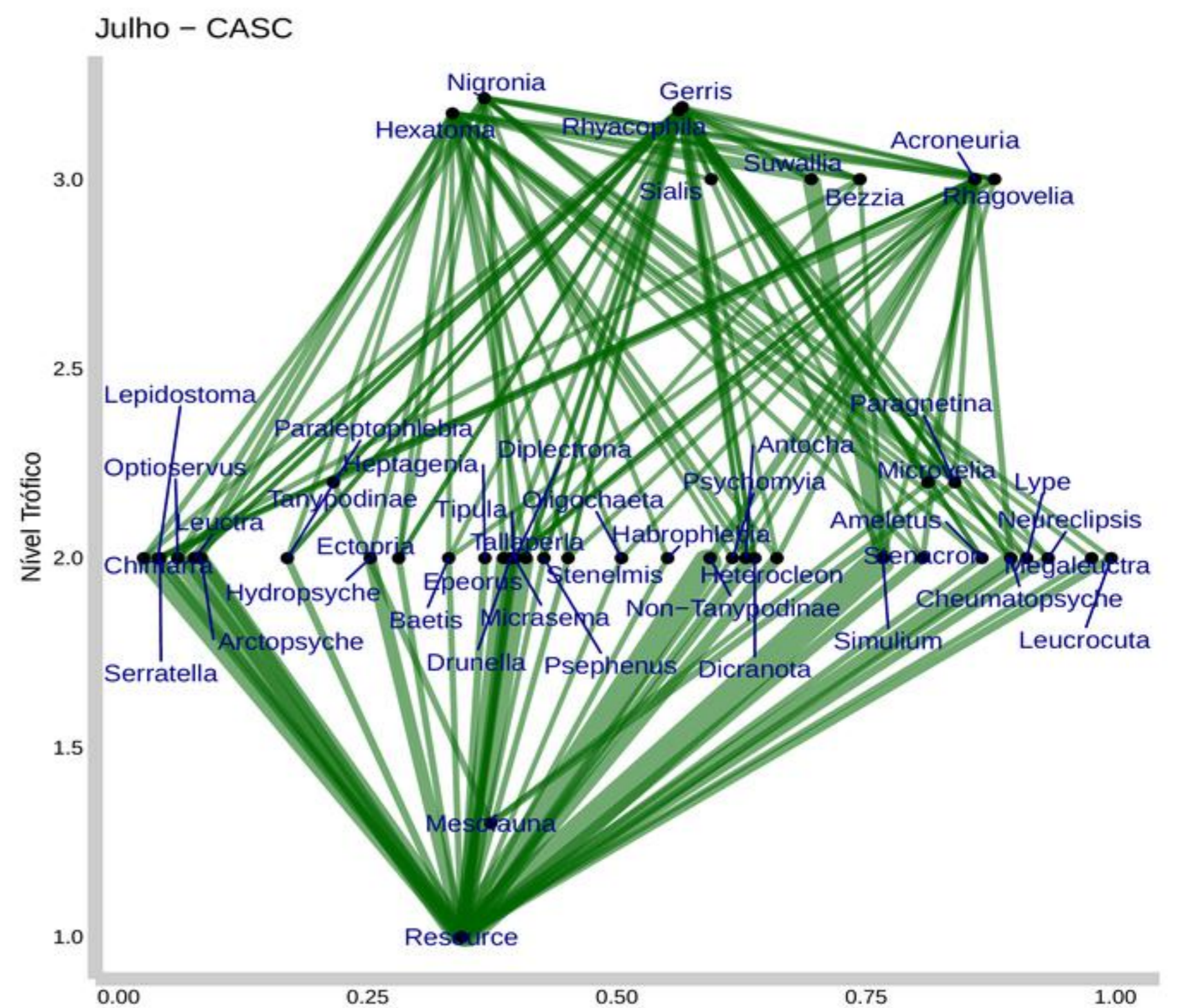
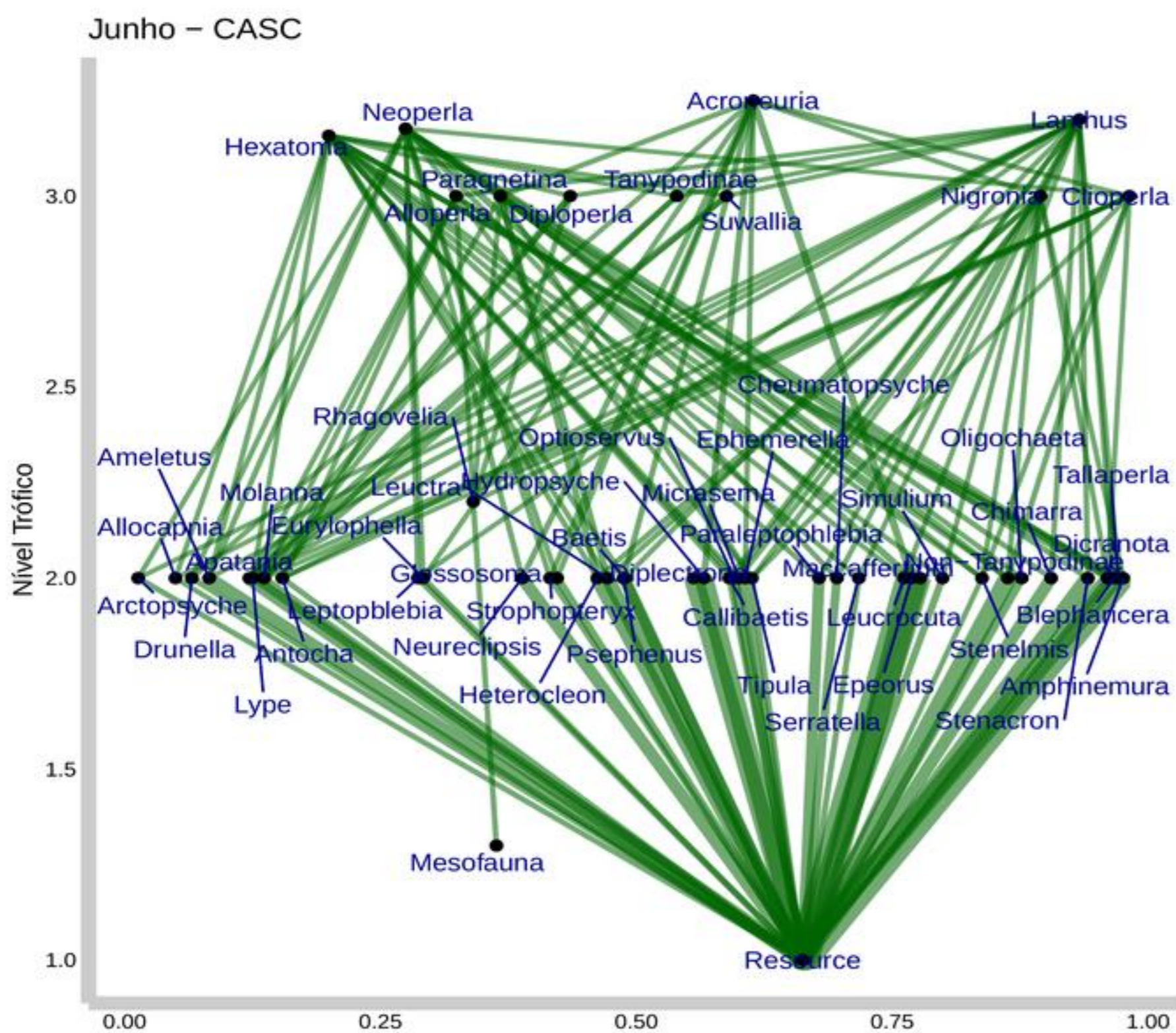
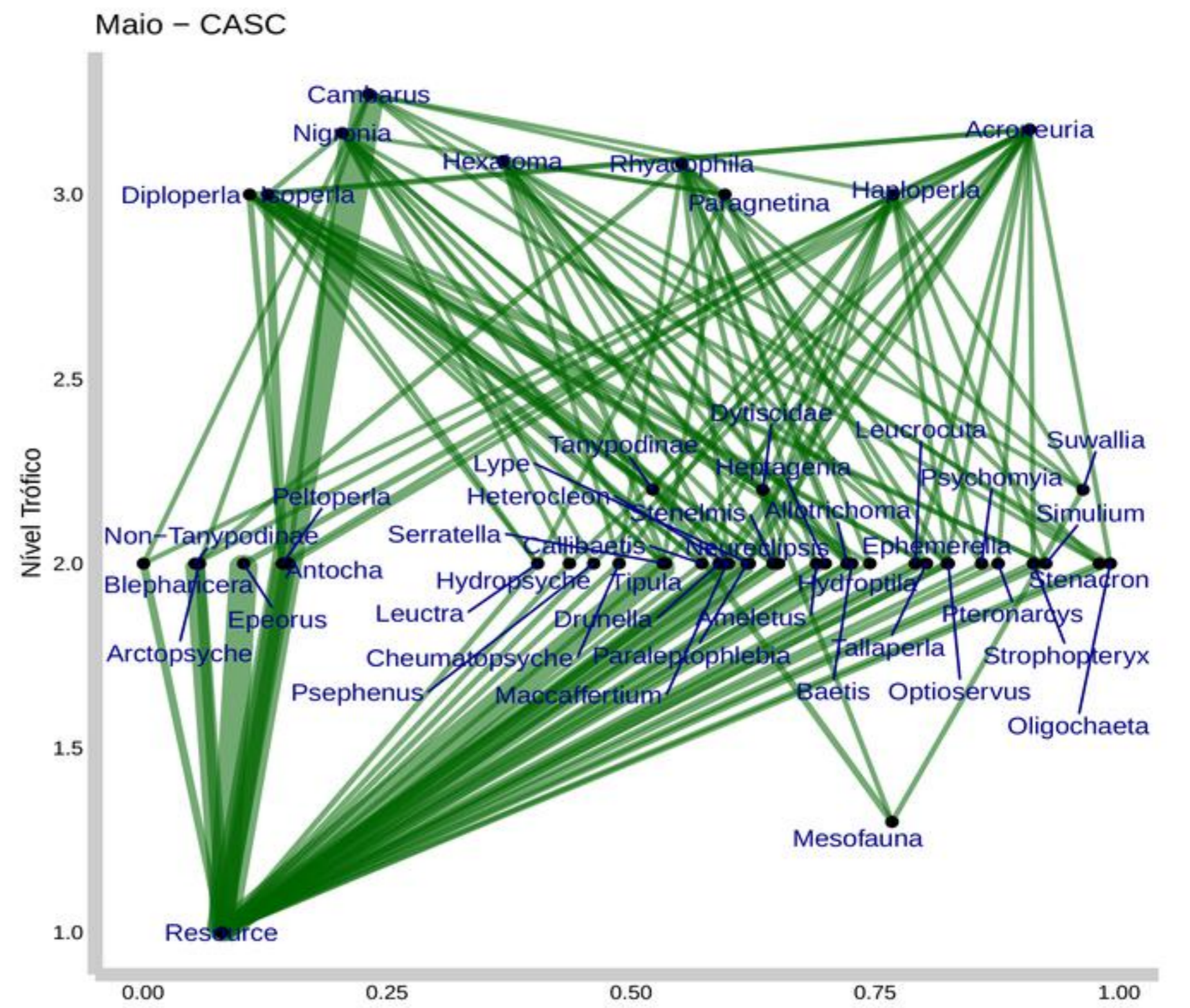
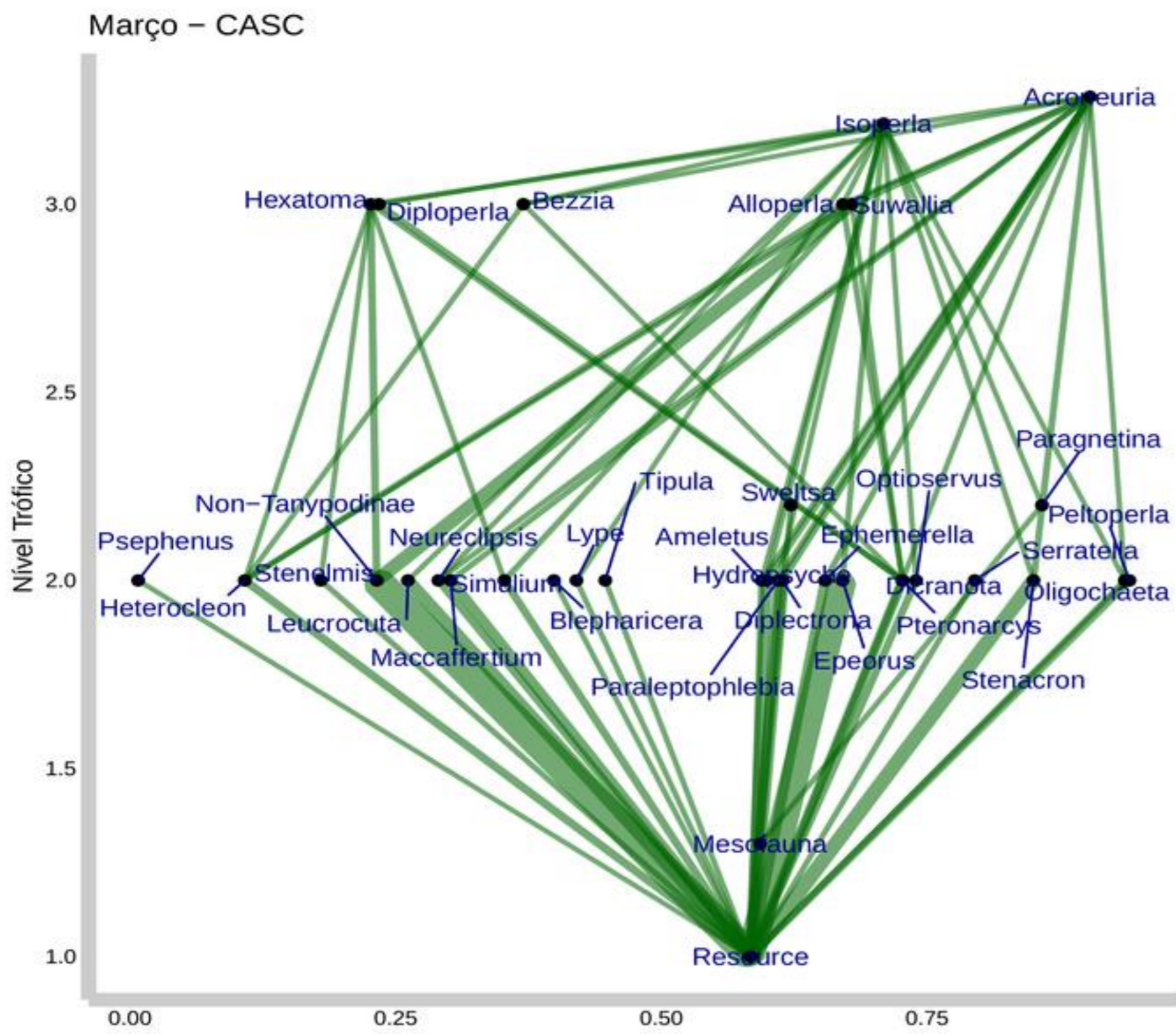
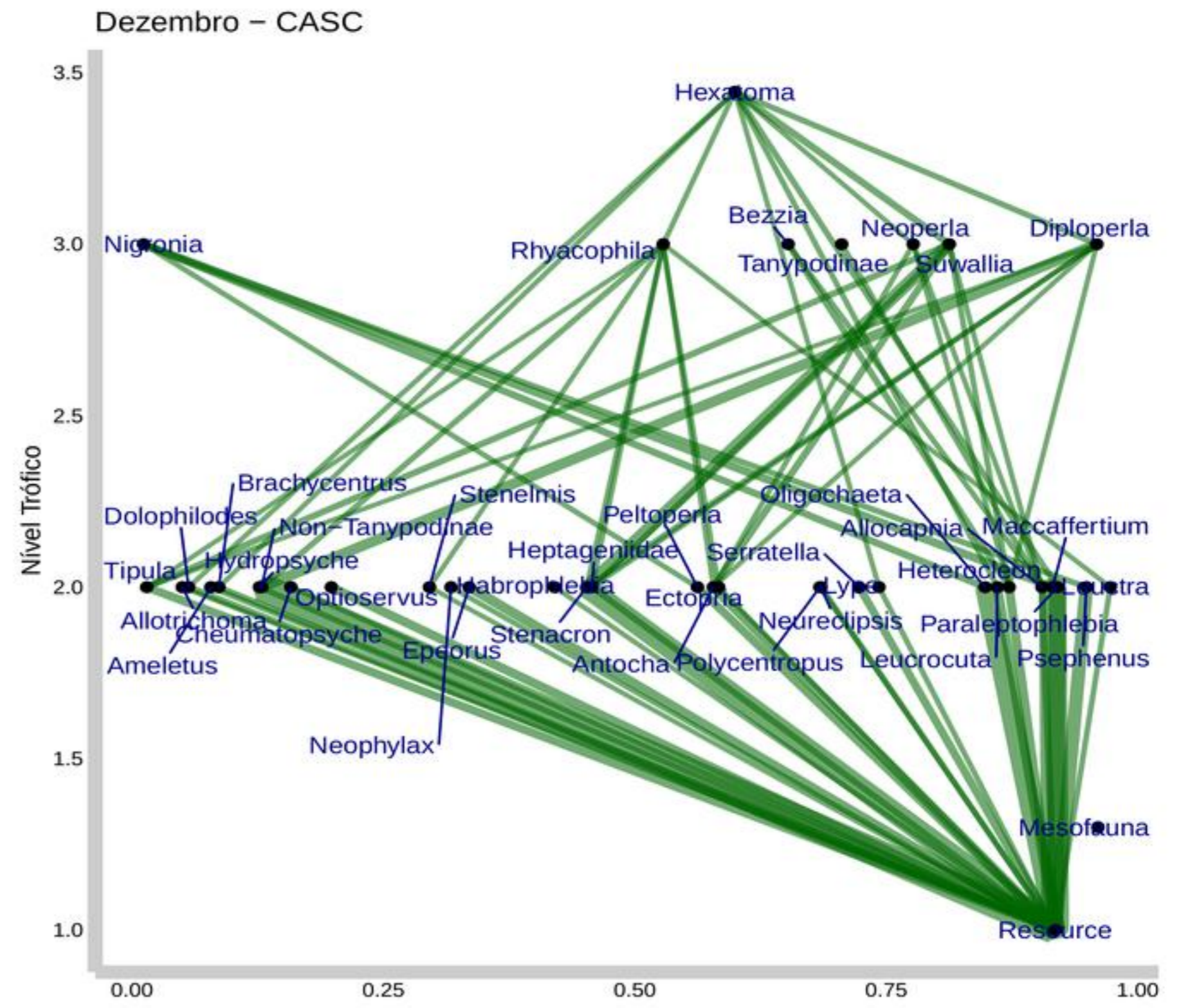
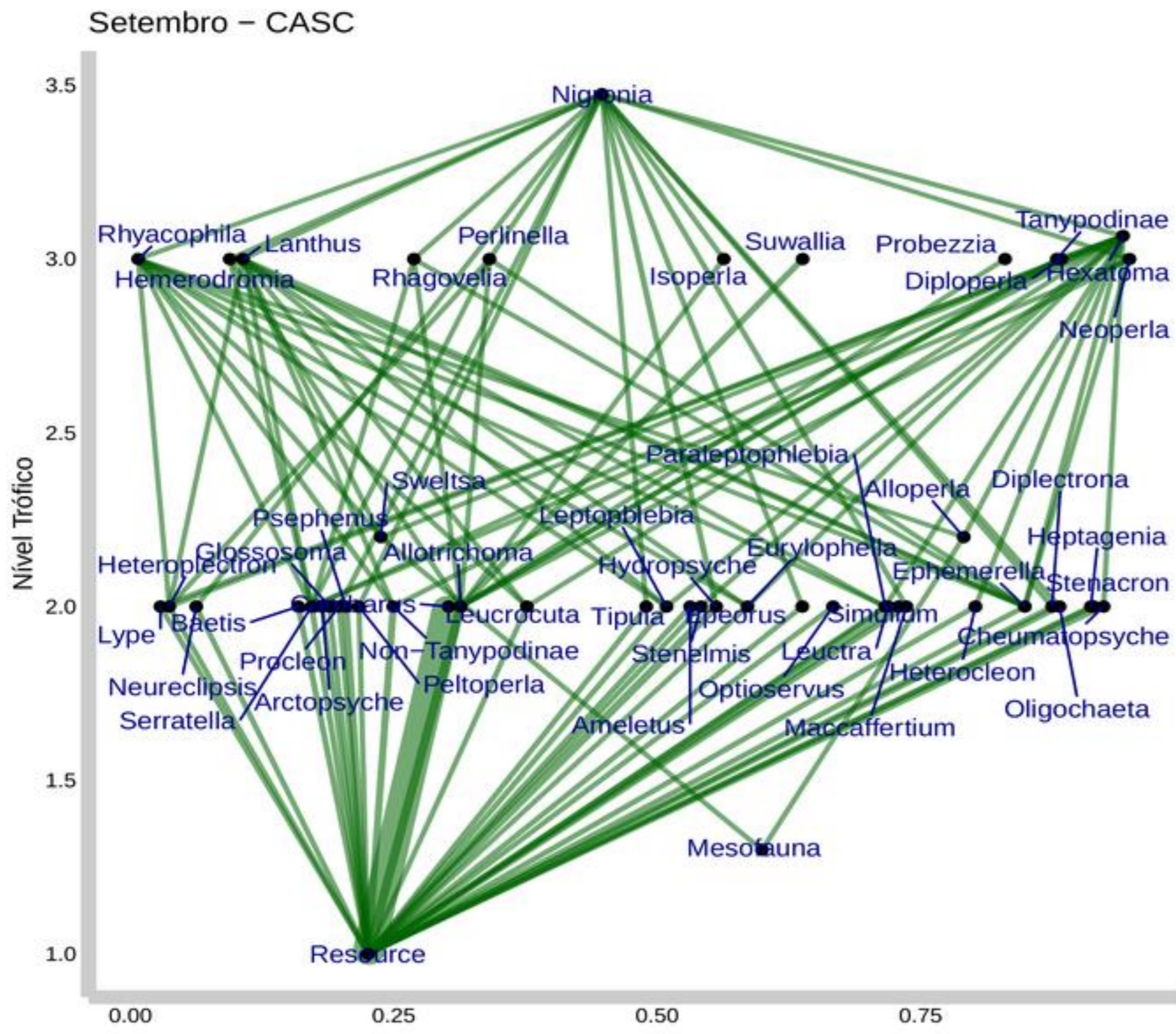


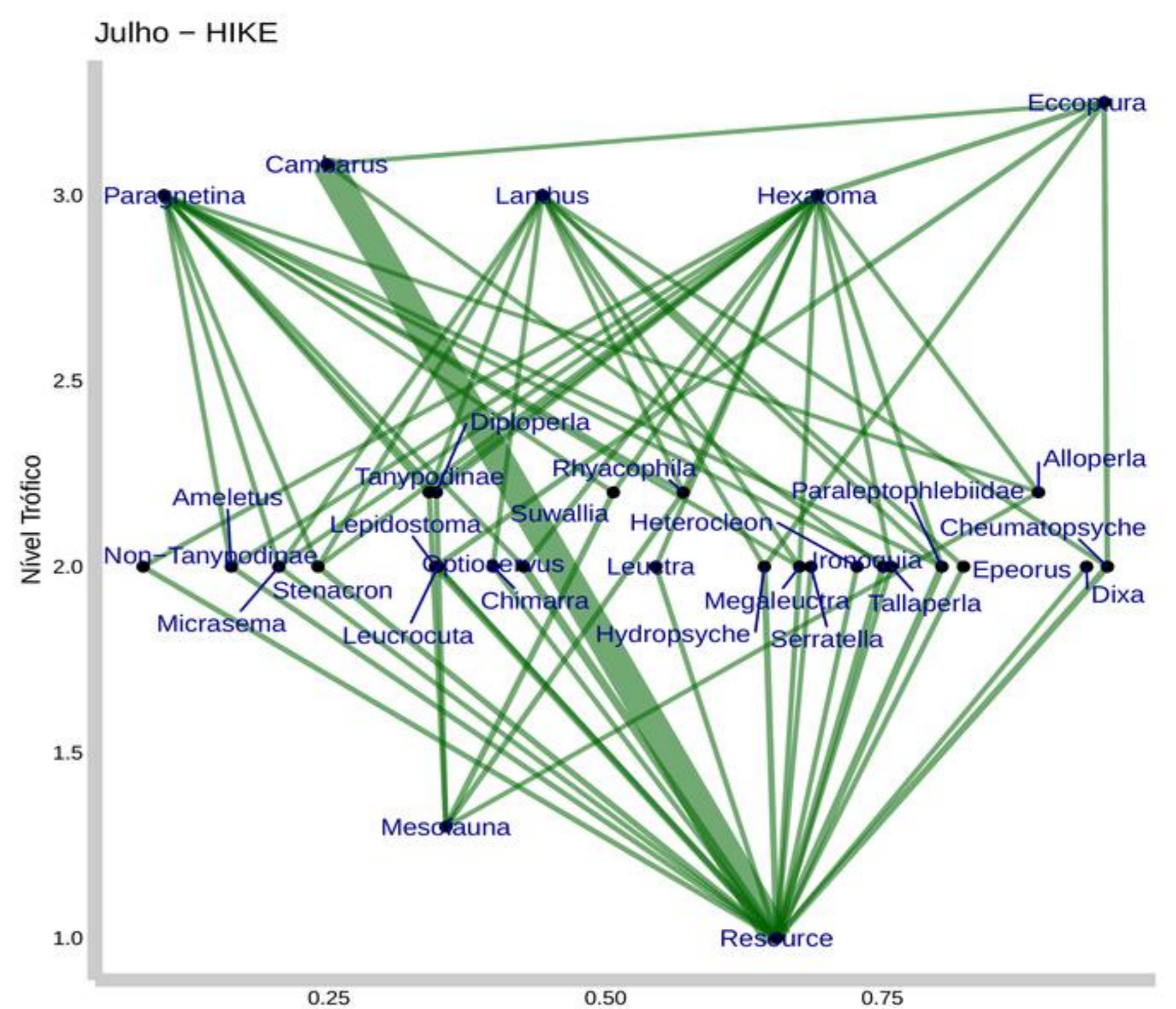
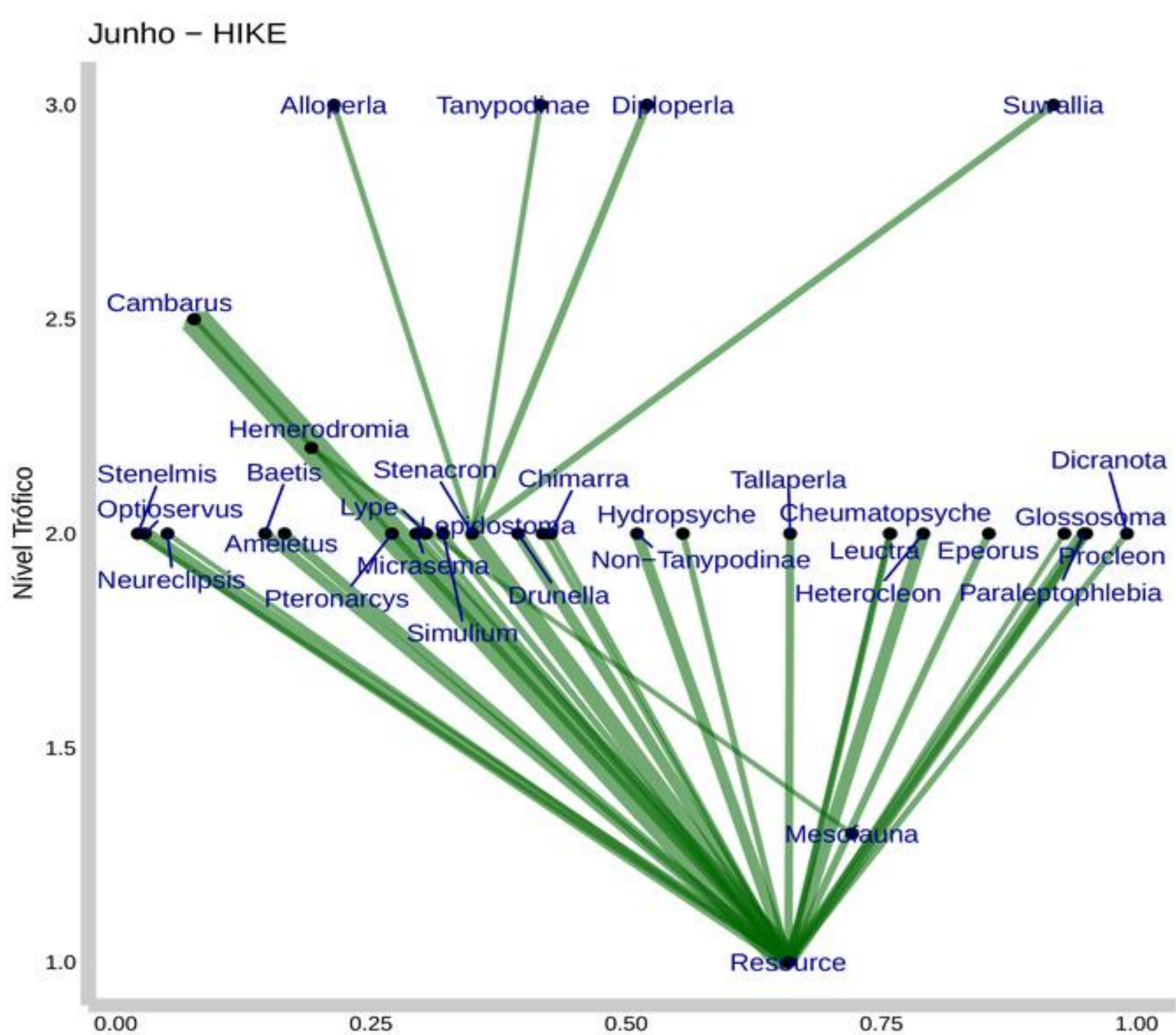
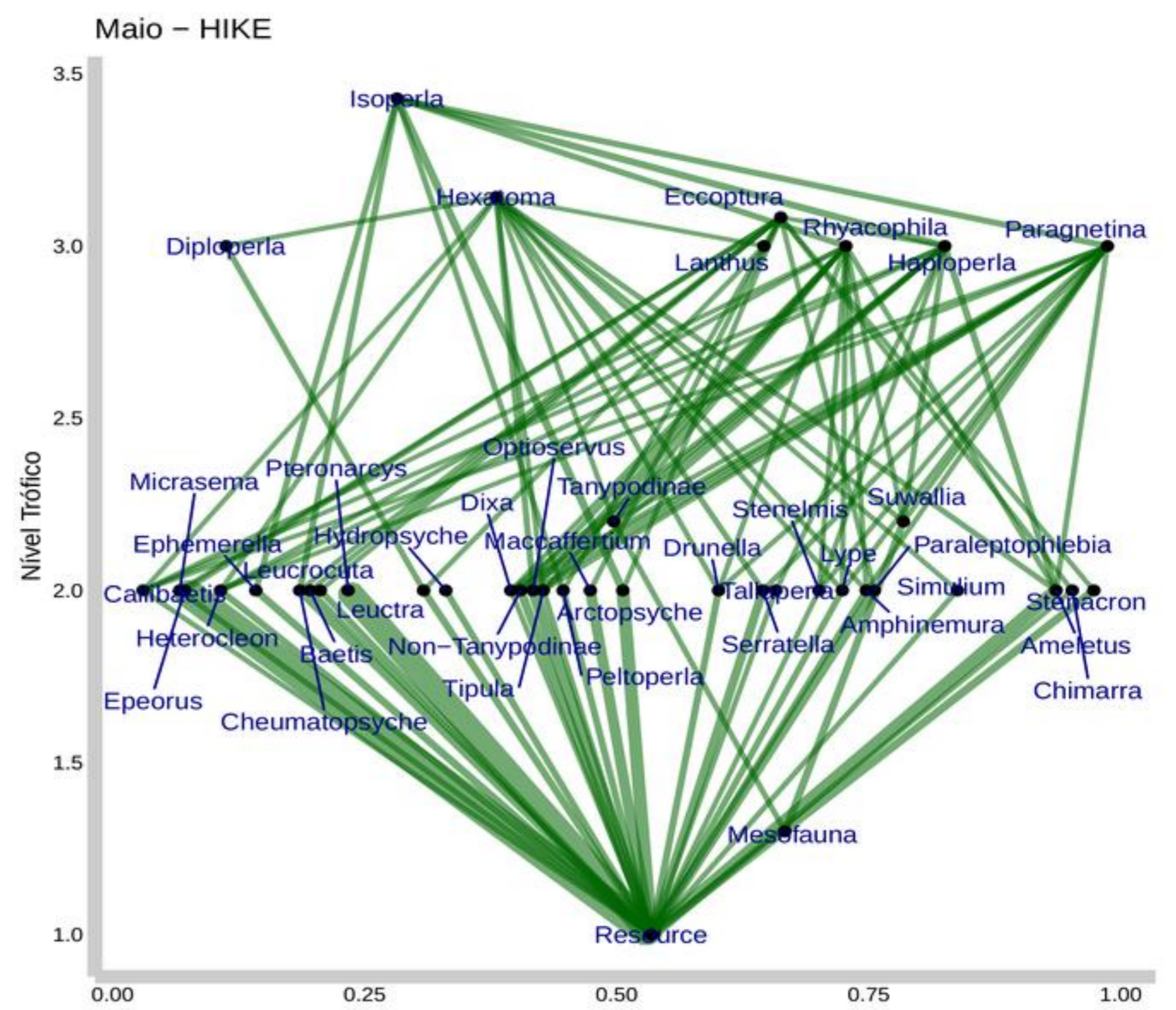
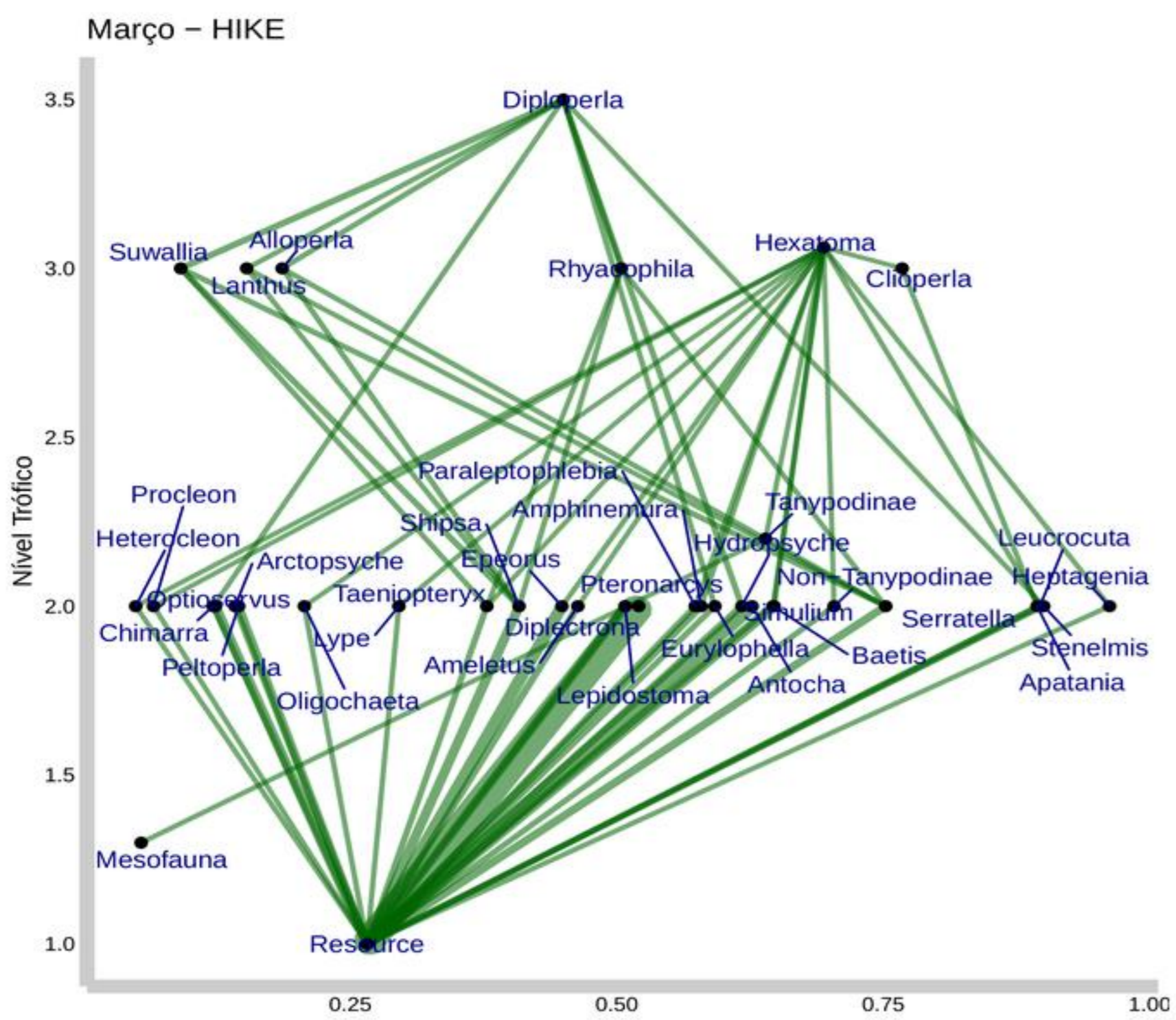
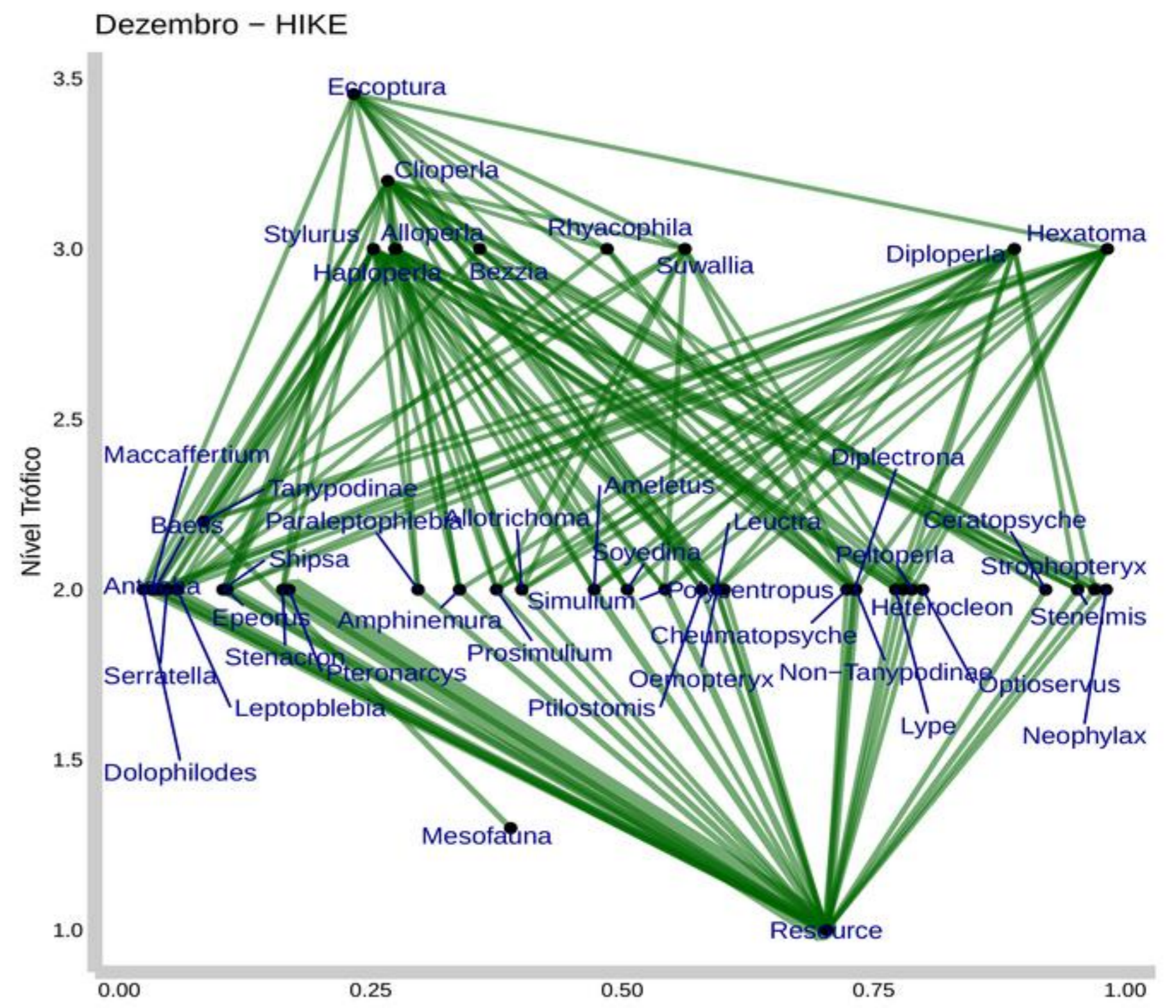
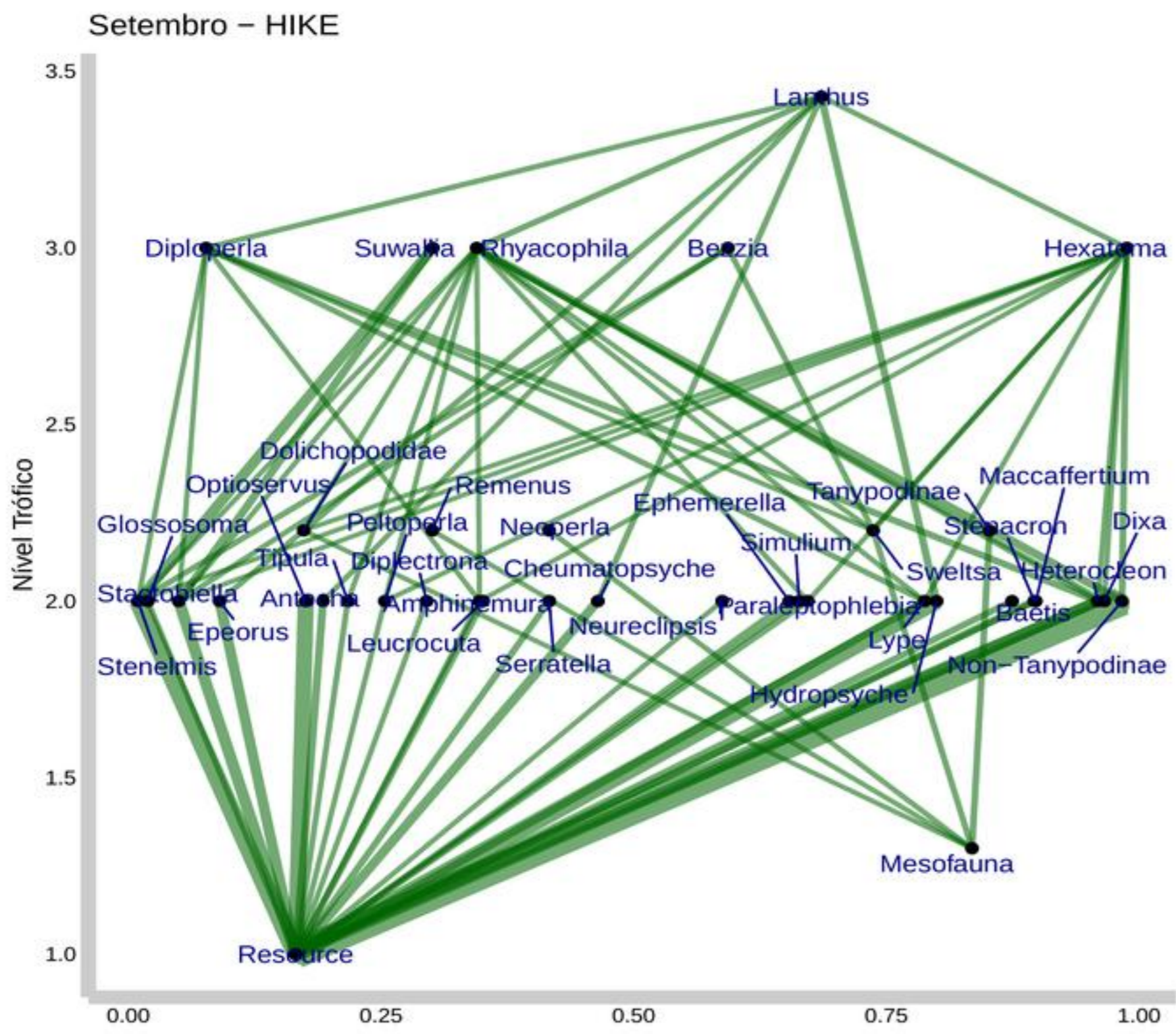


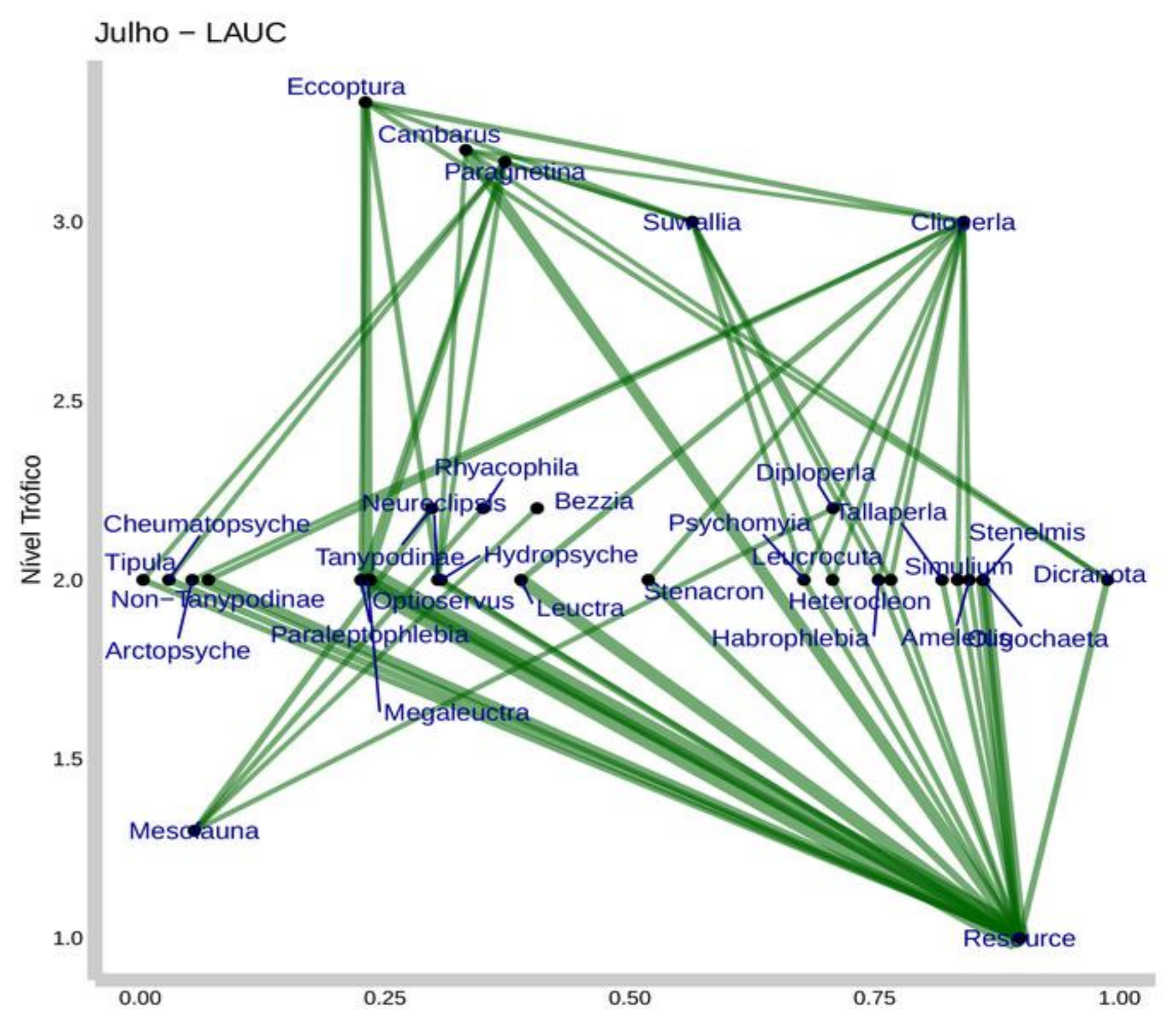
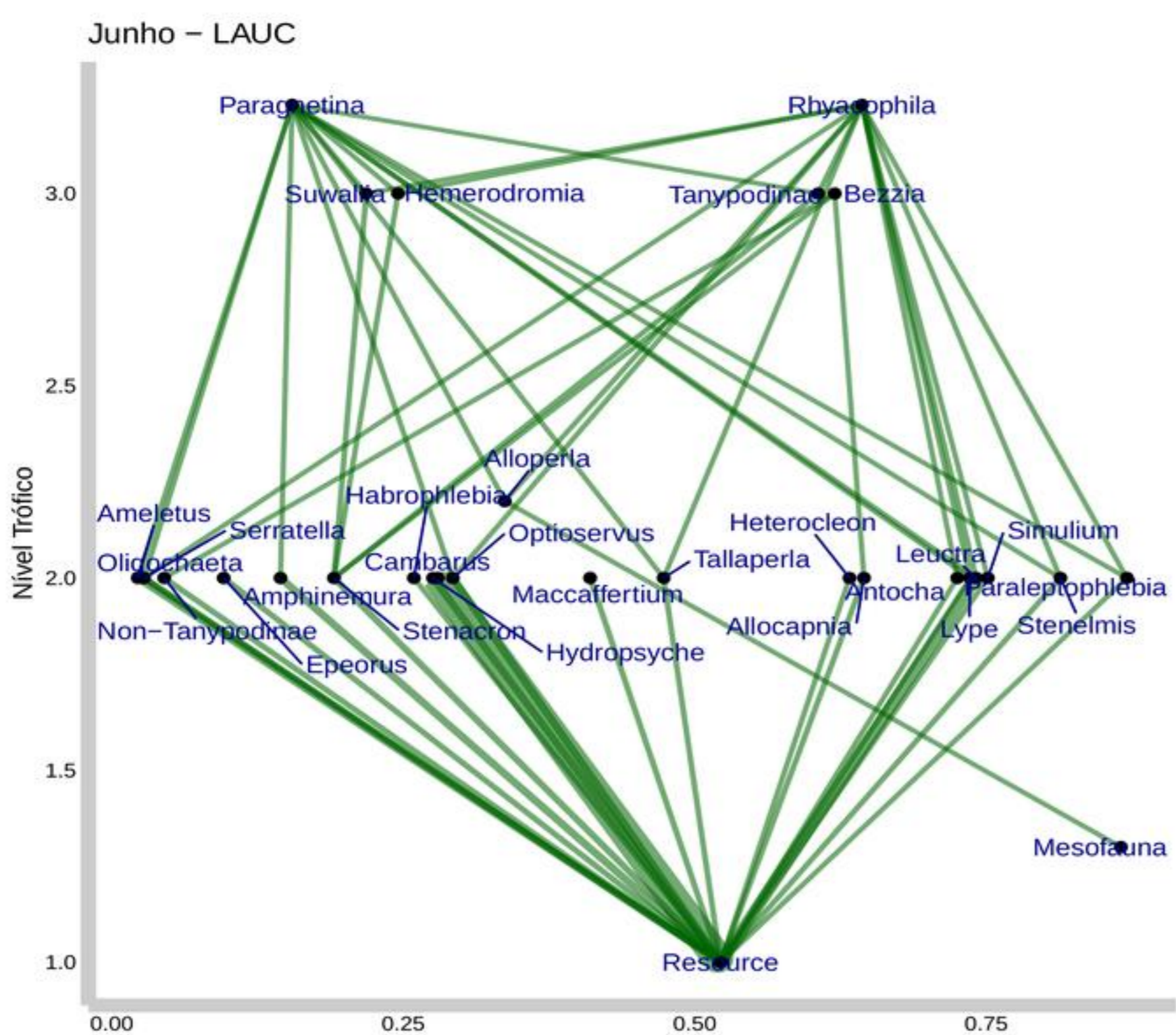
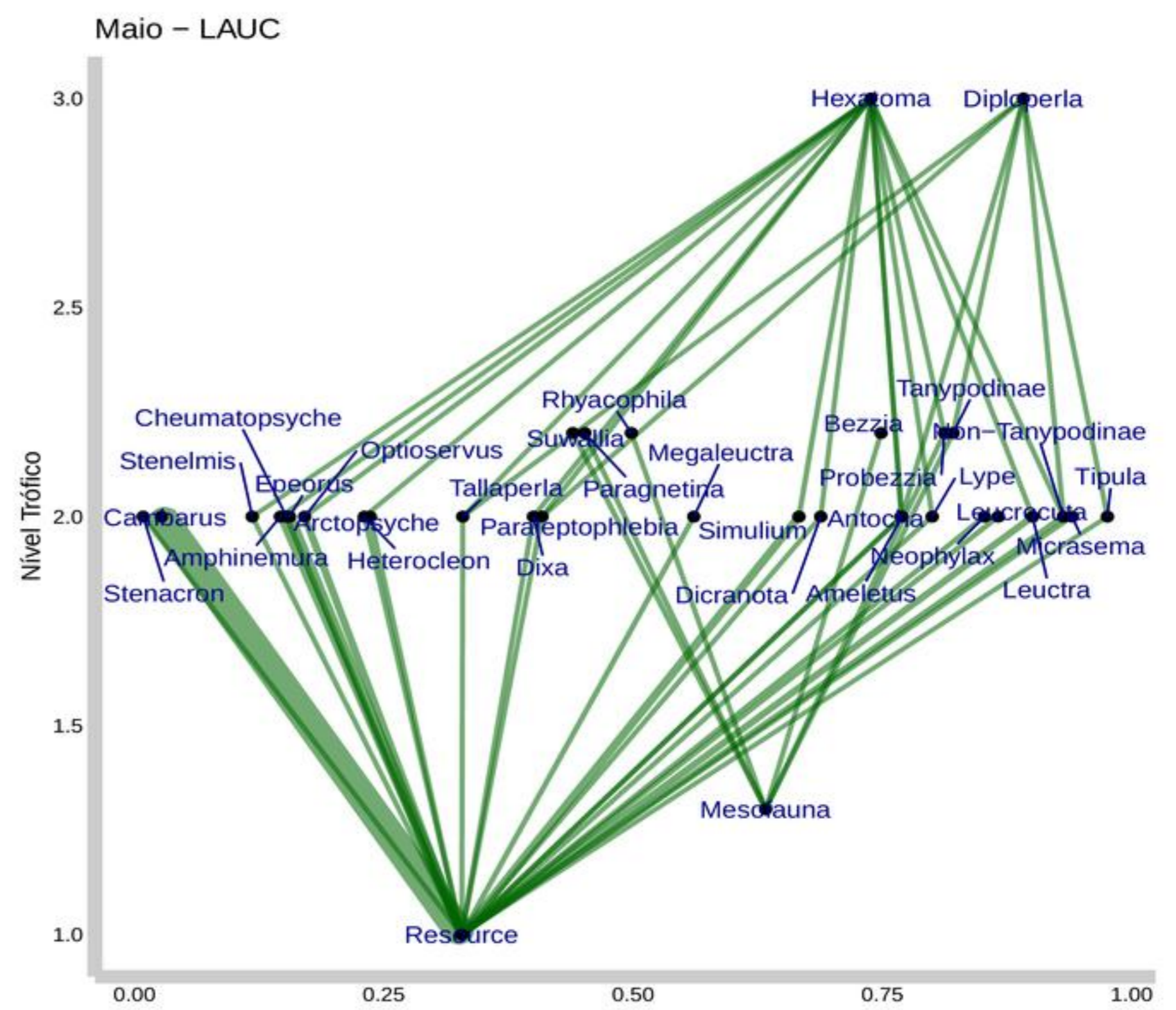
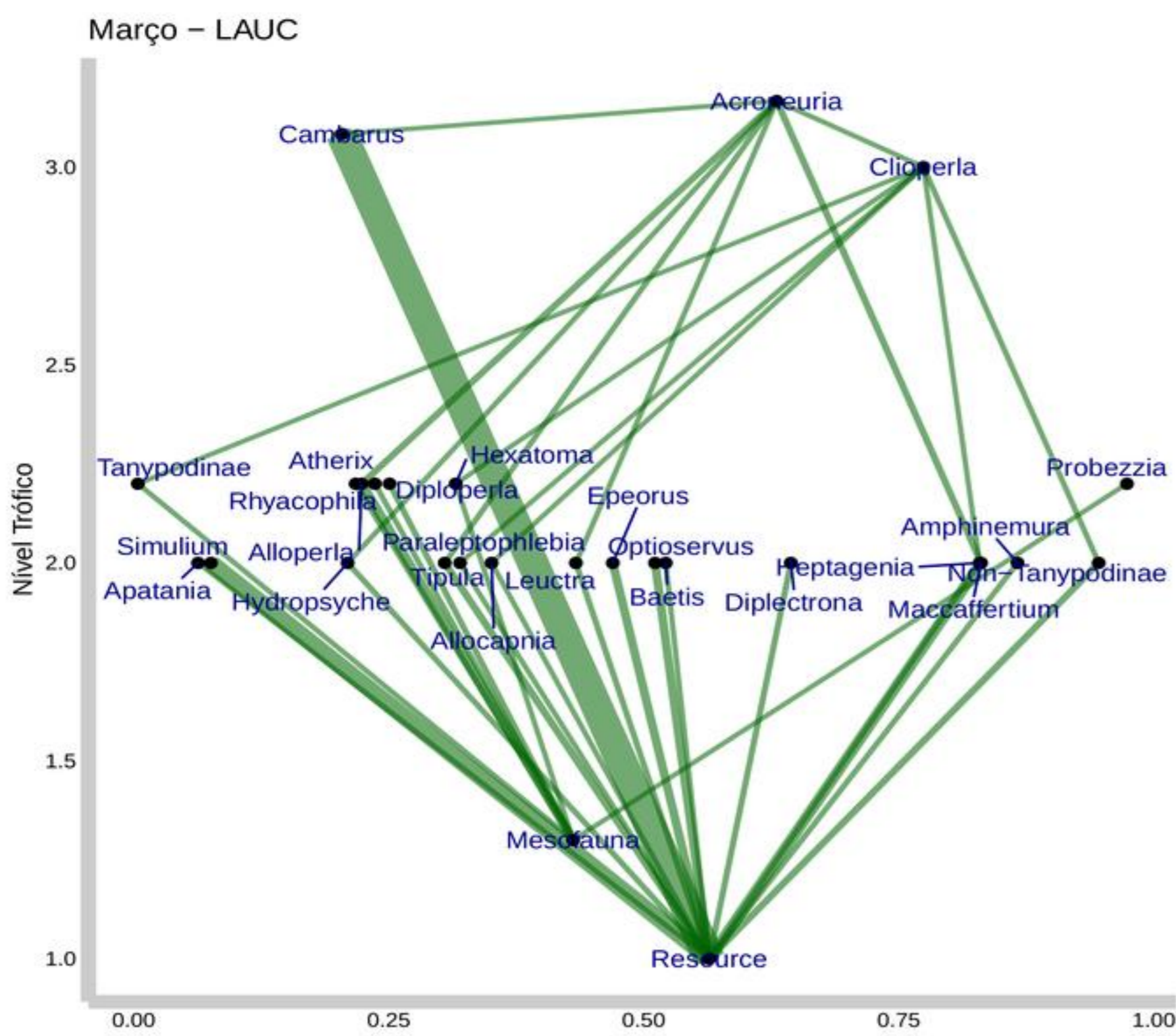
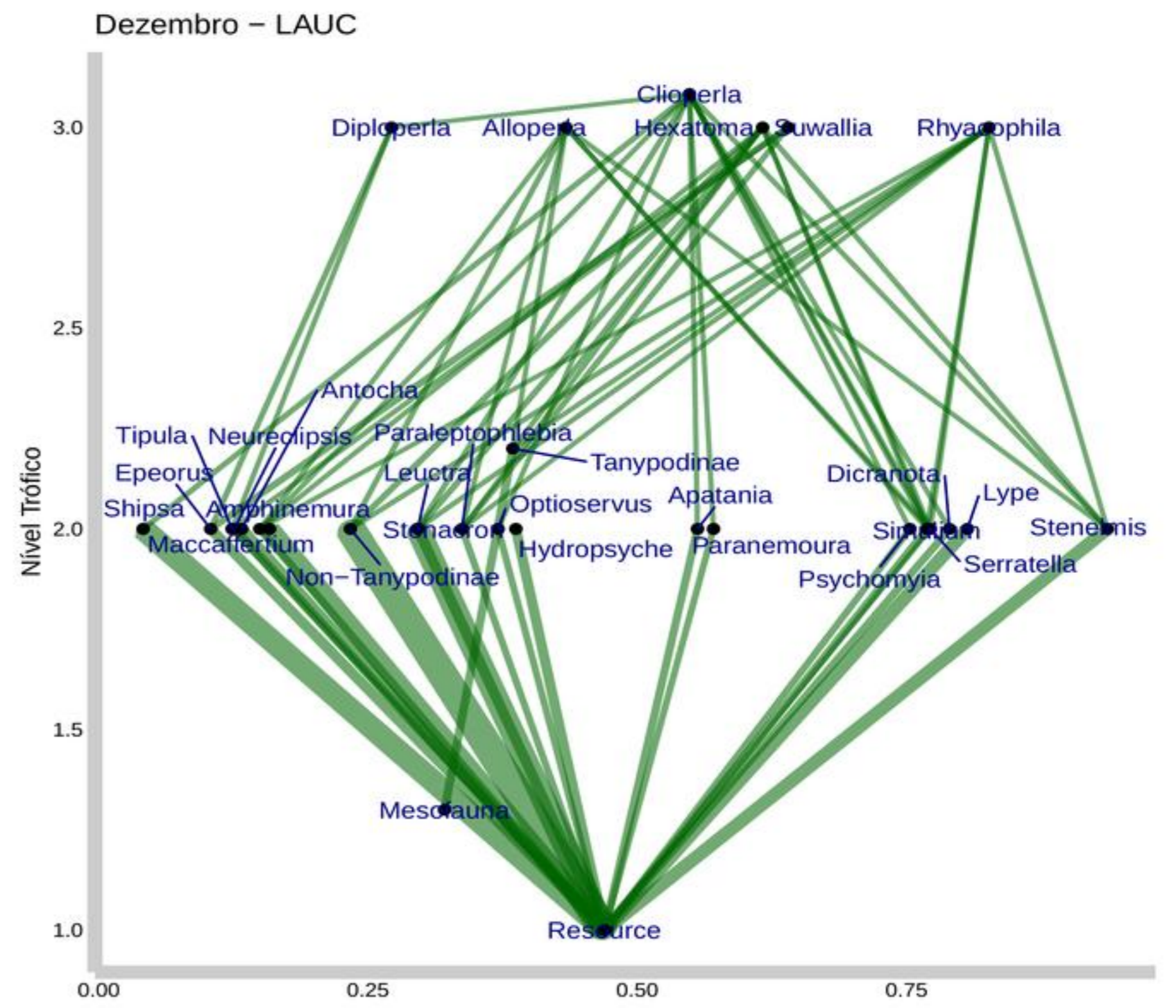
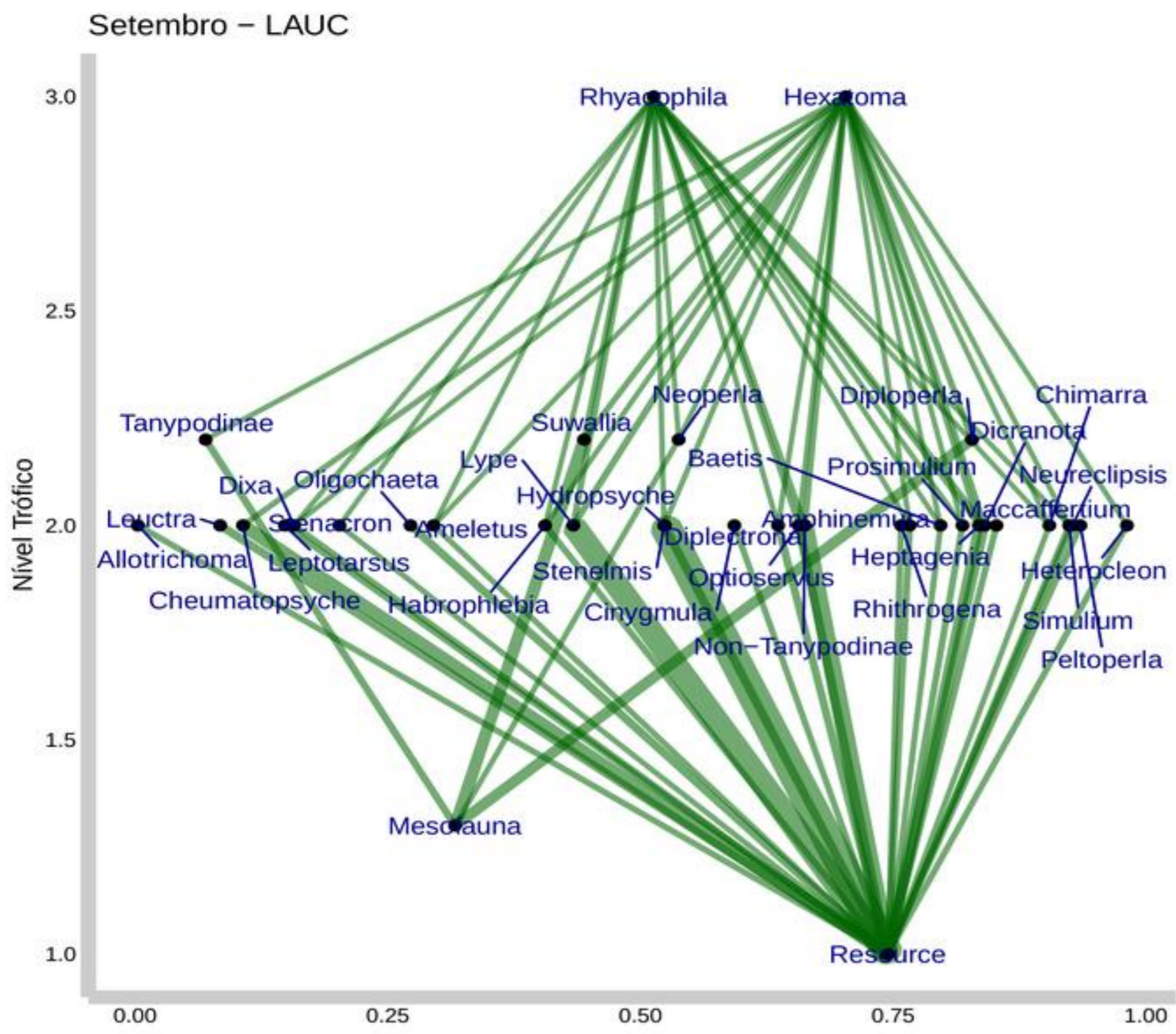


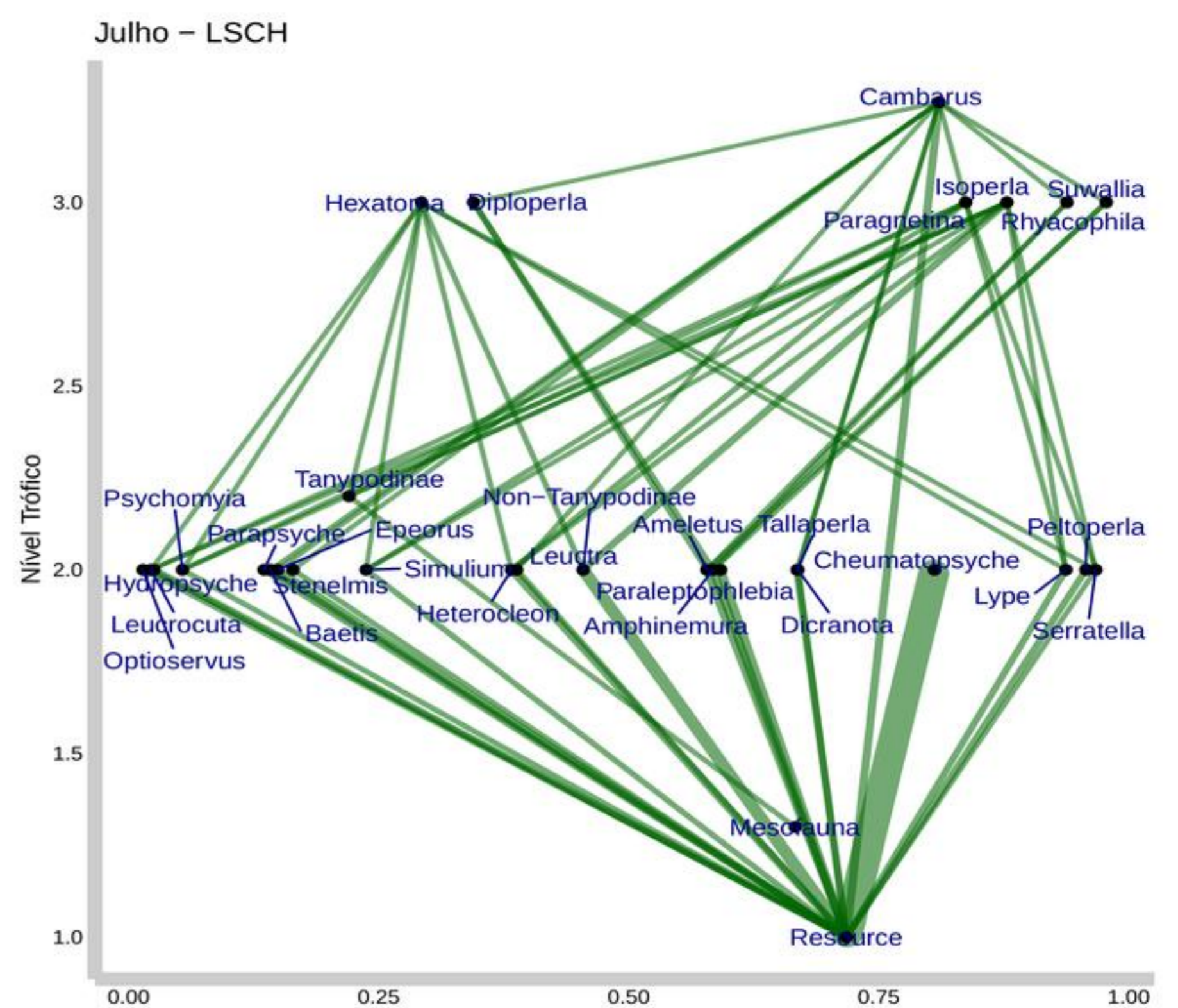
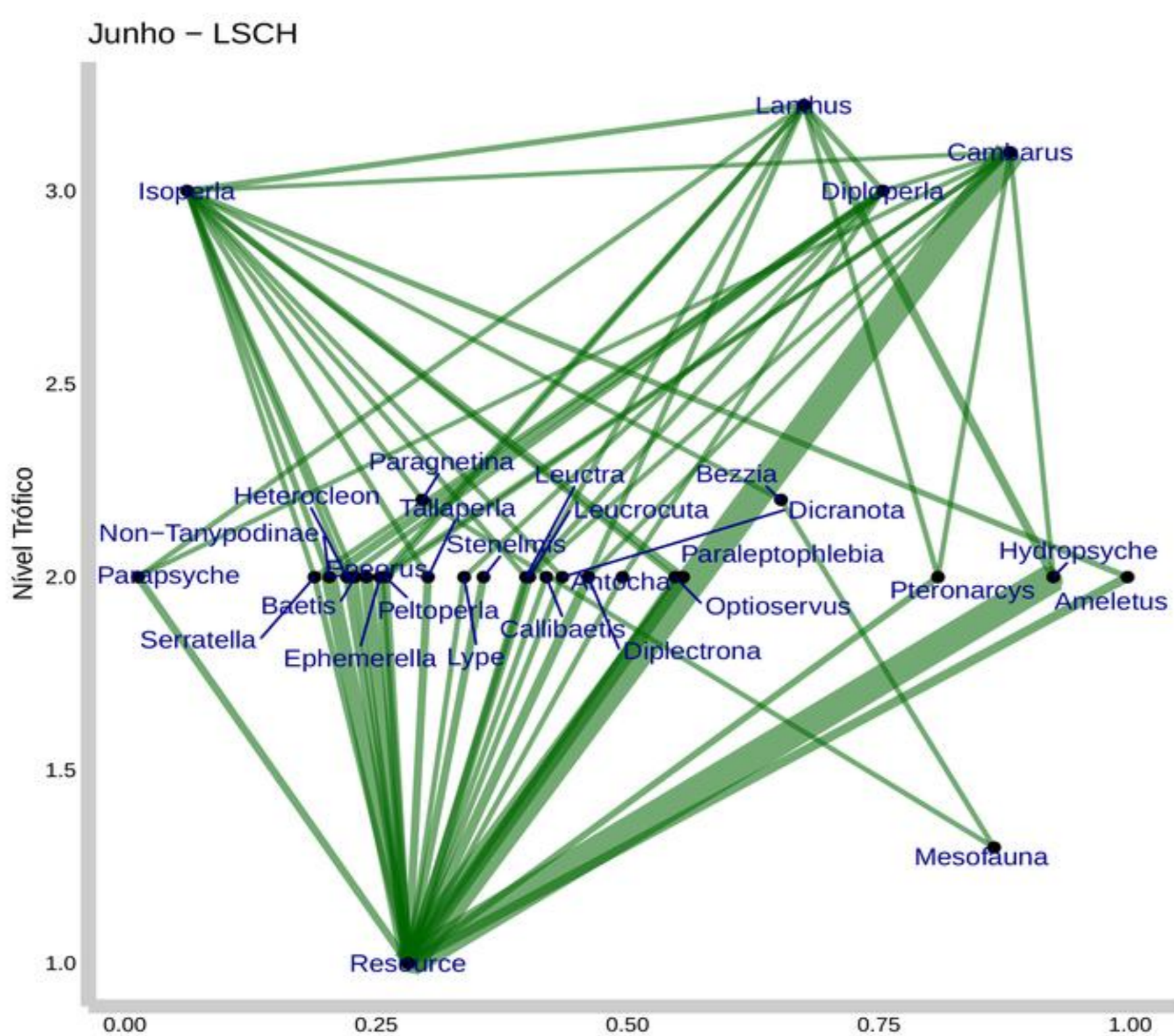
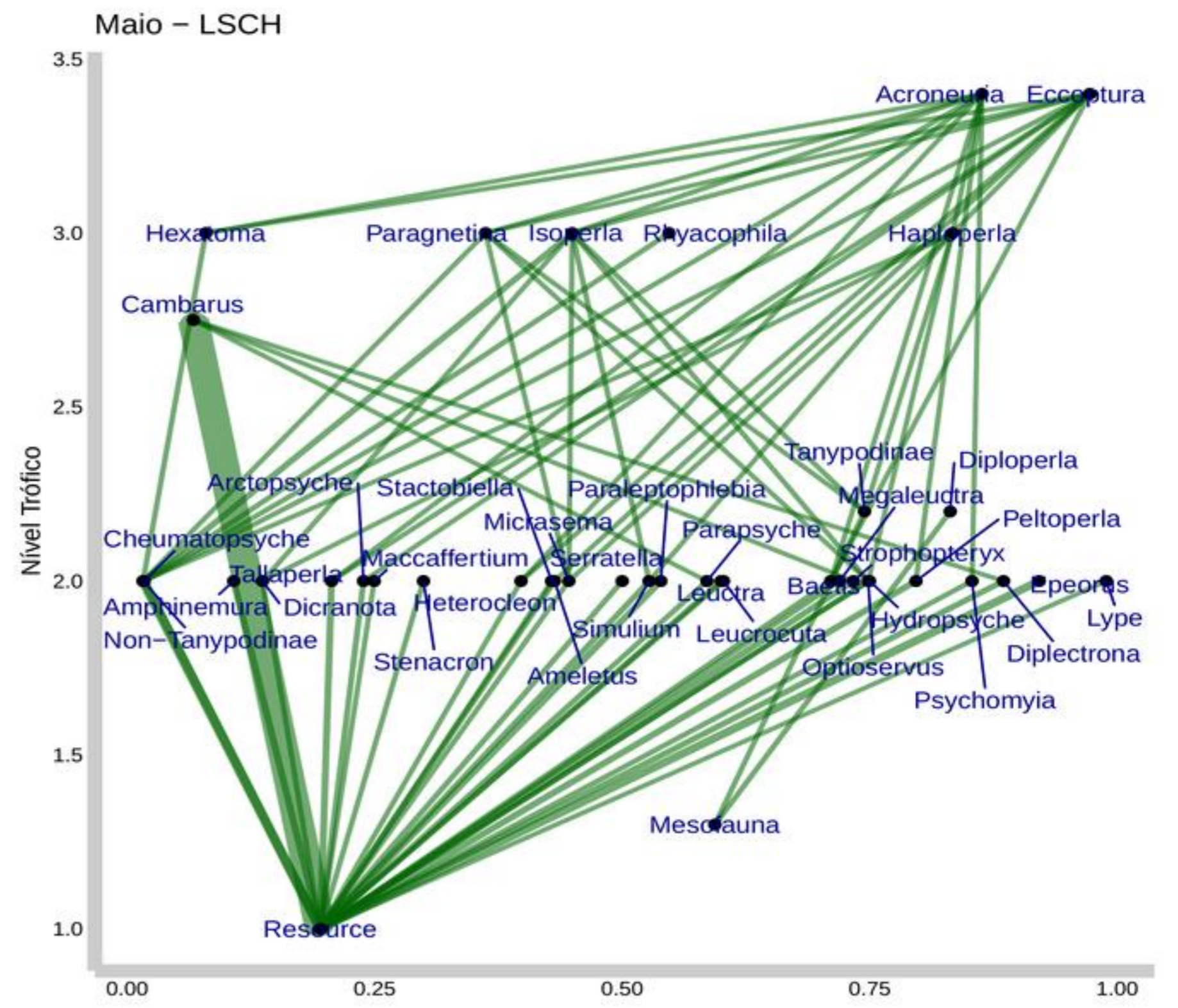
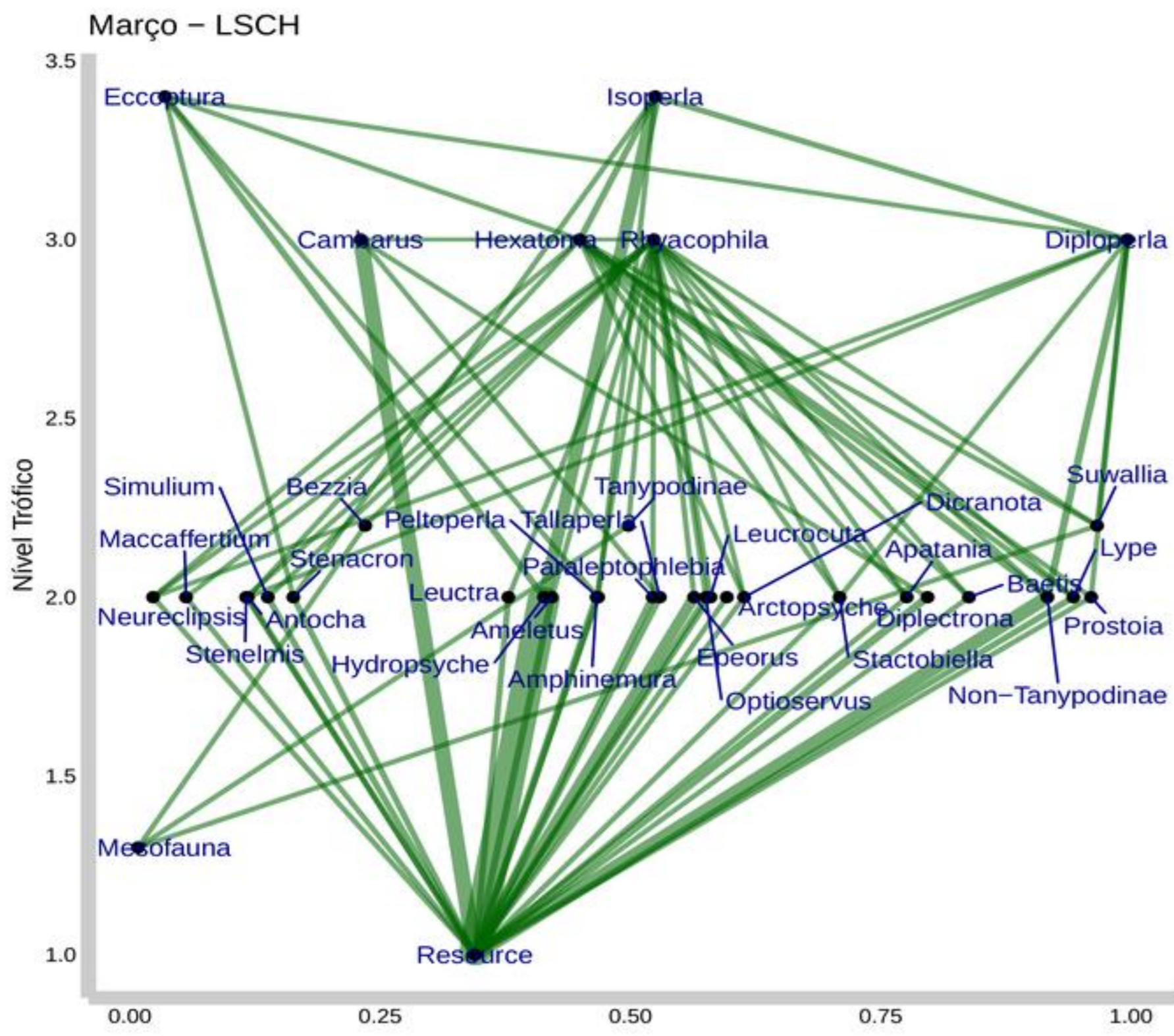
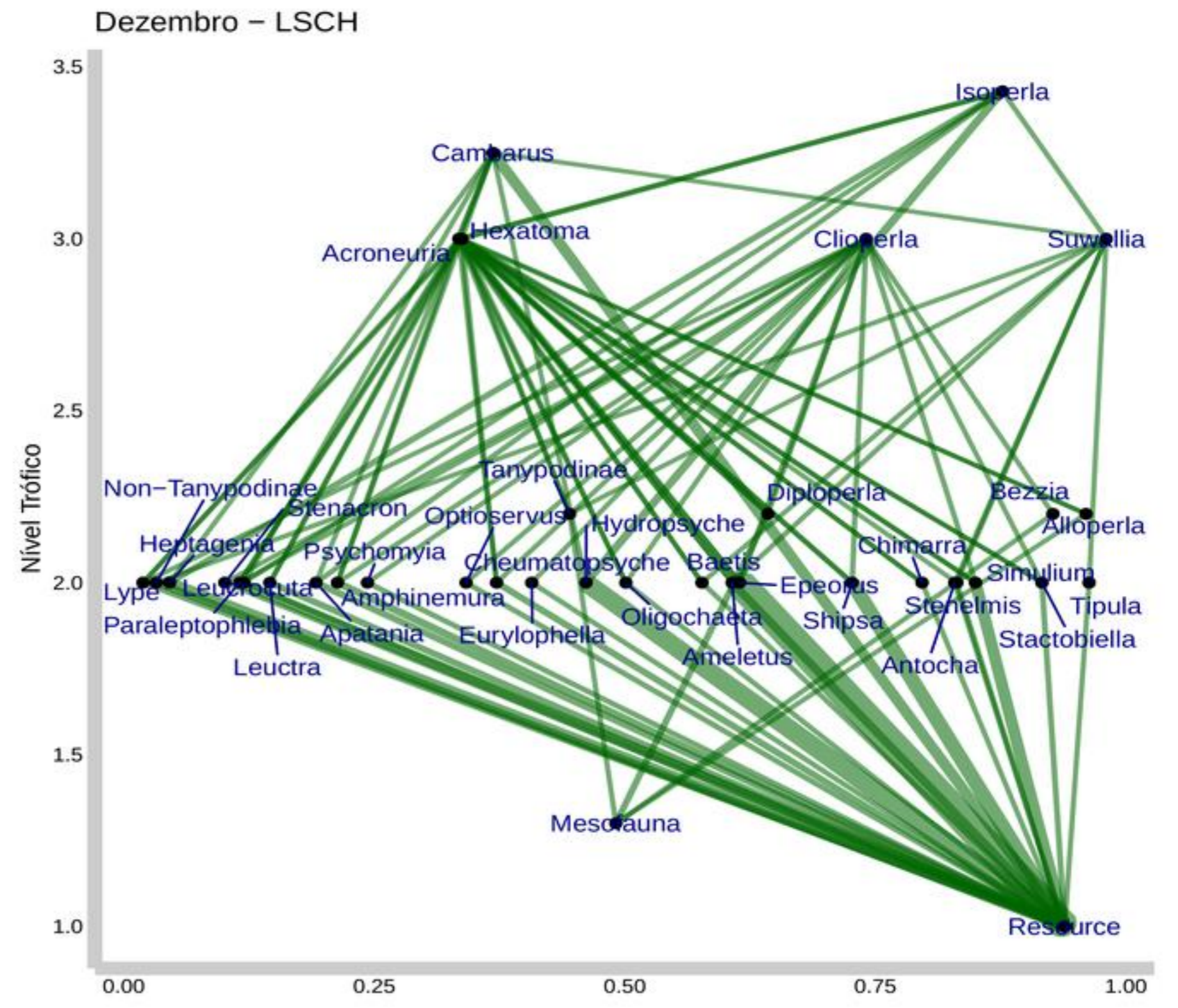
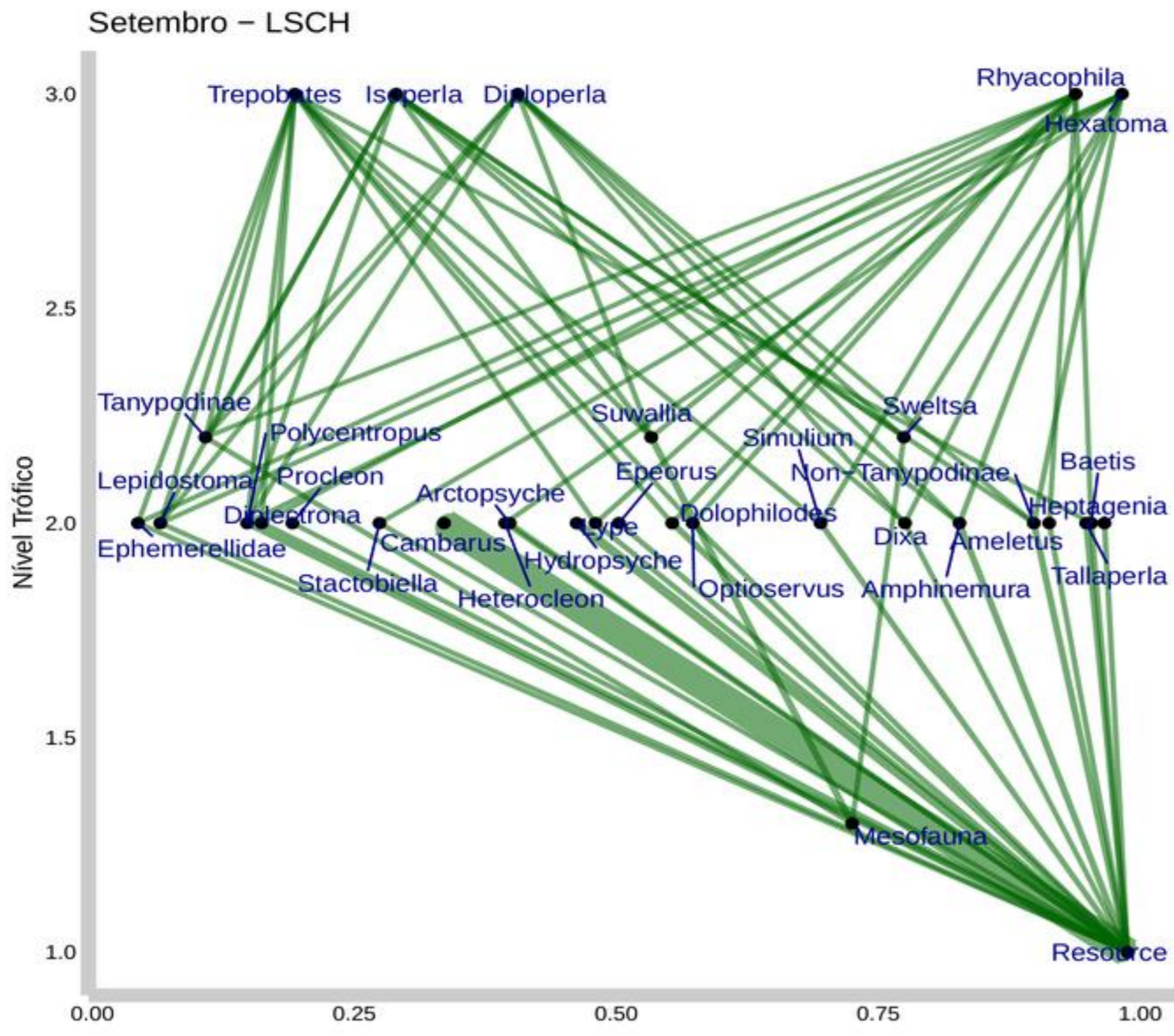




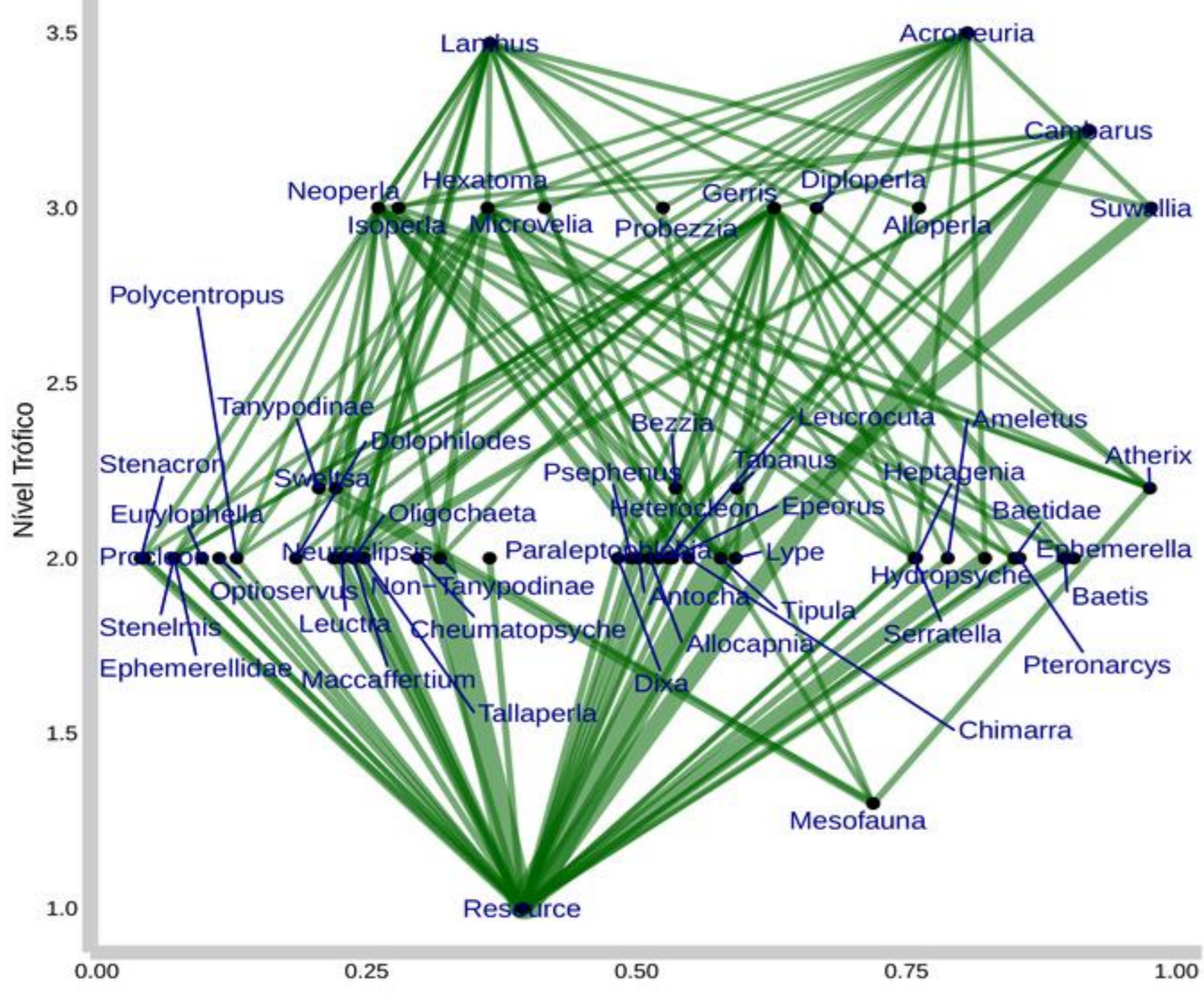




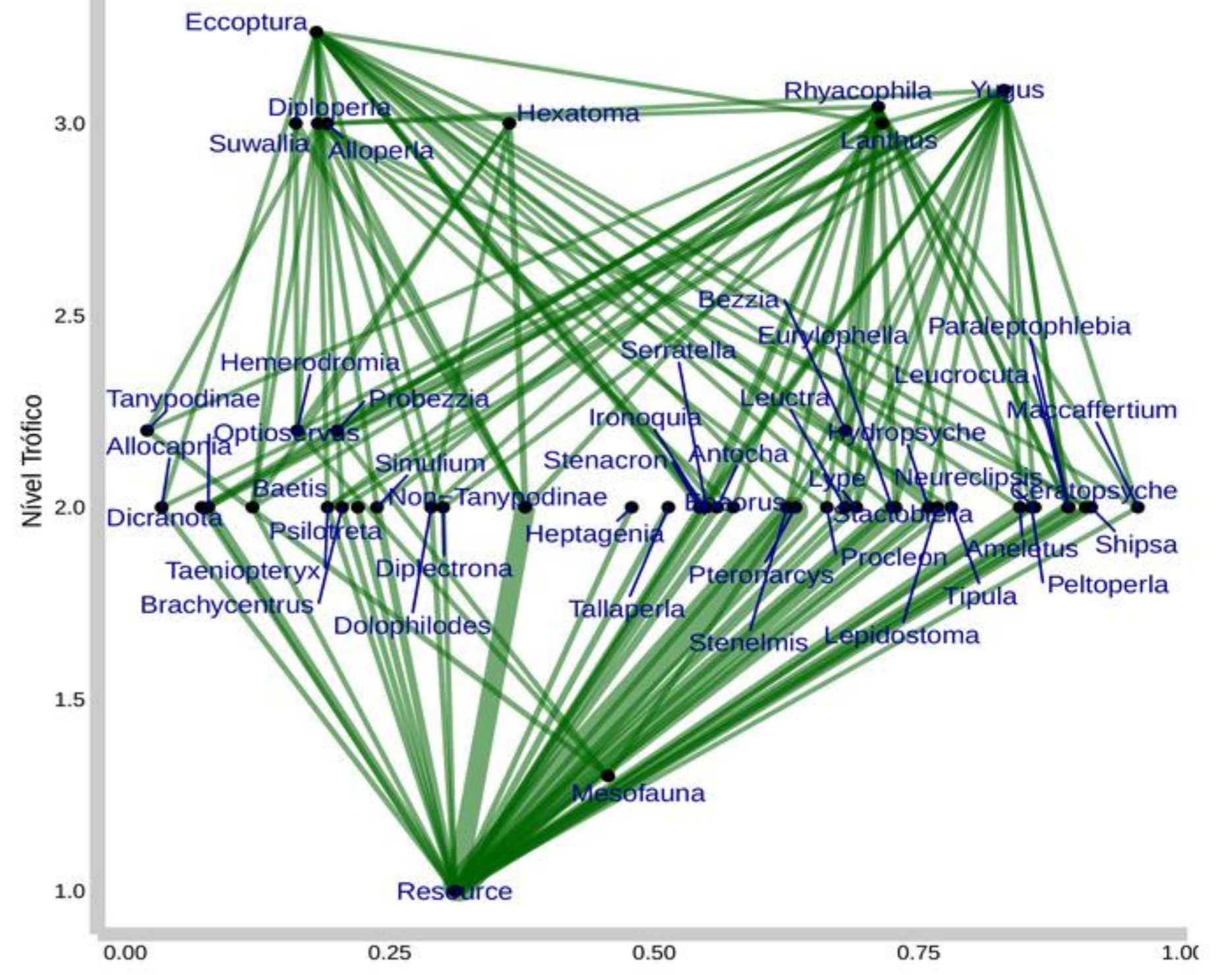




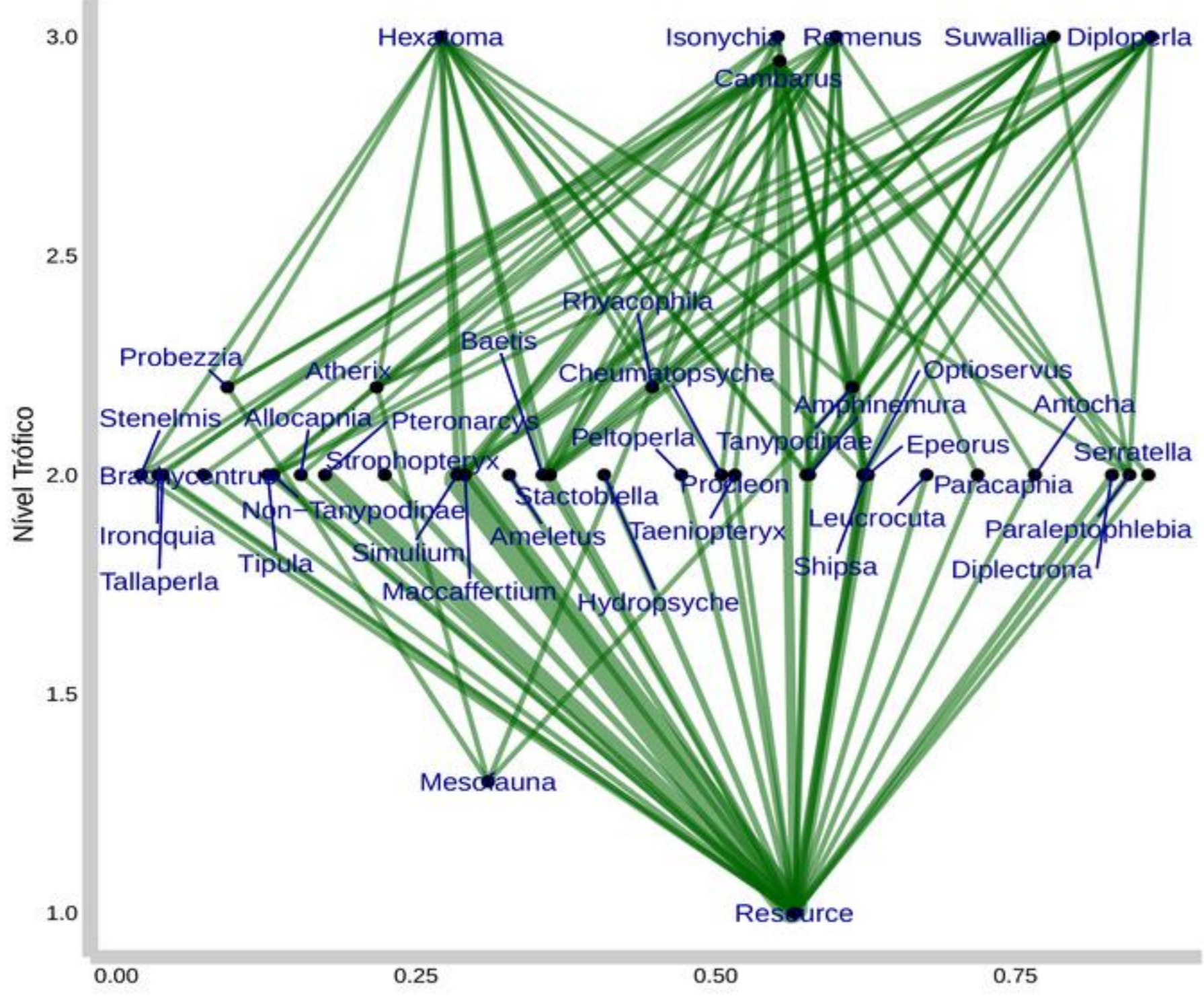
Setembro - PDRA



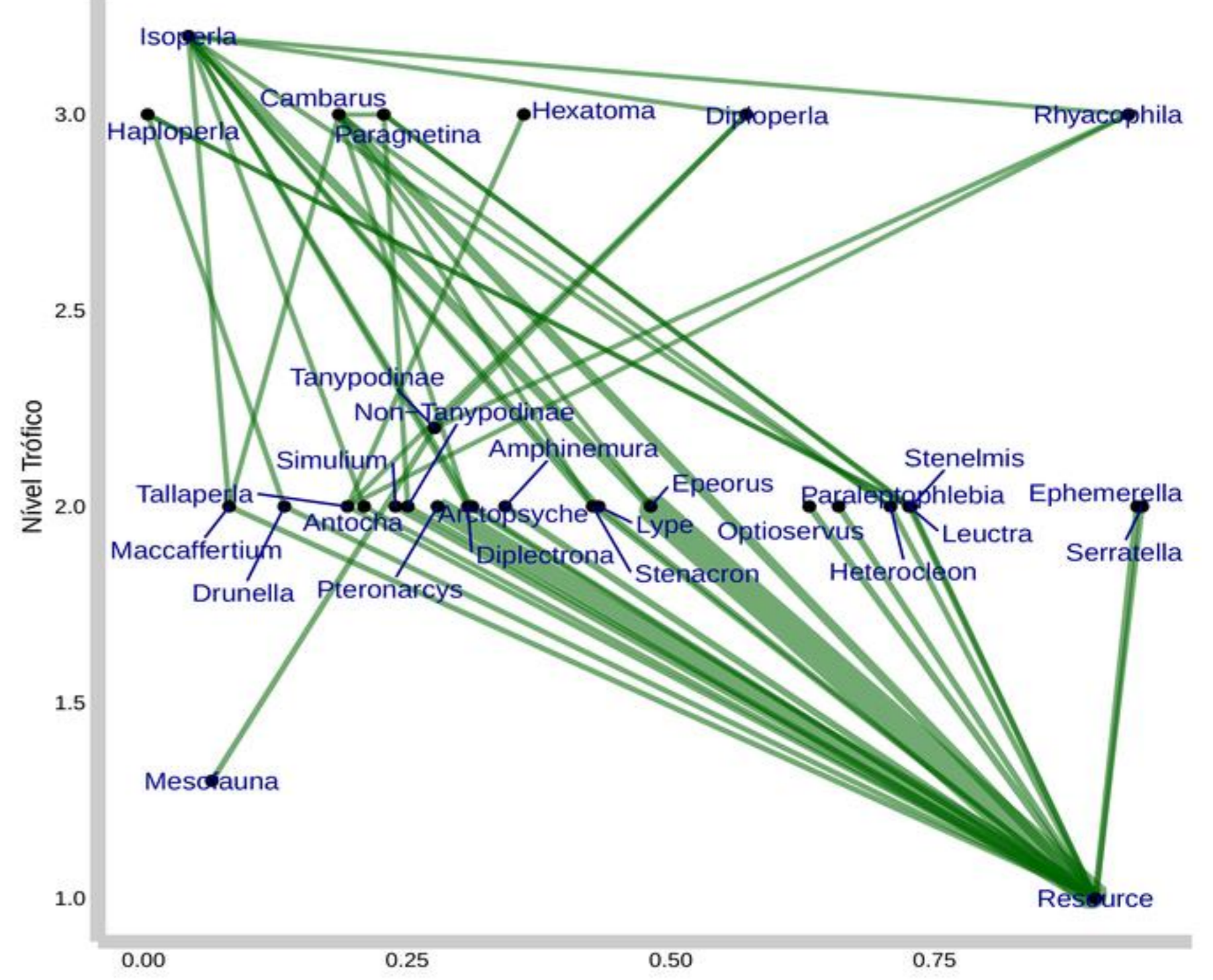
Dezembro - PDRA



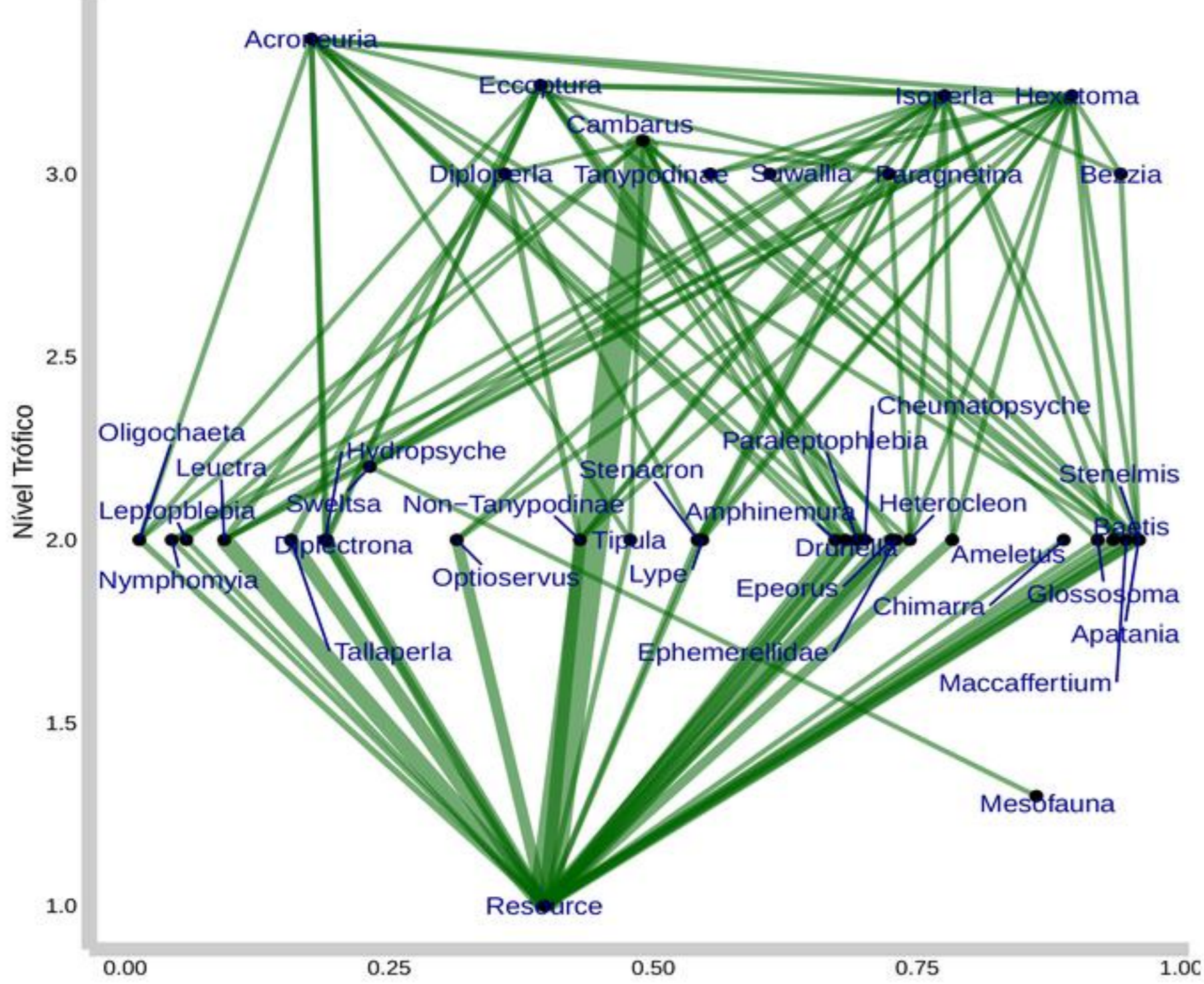
Março - PDRA



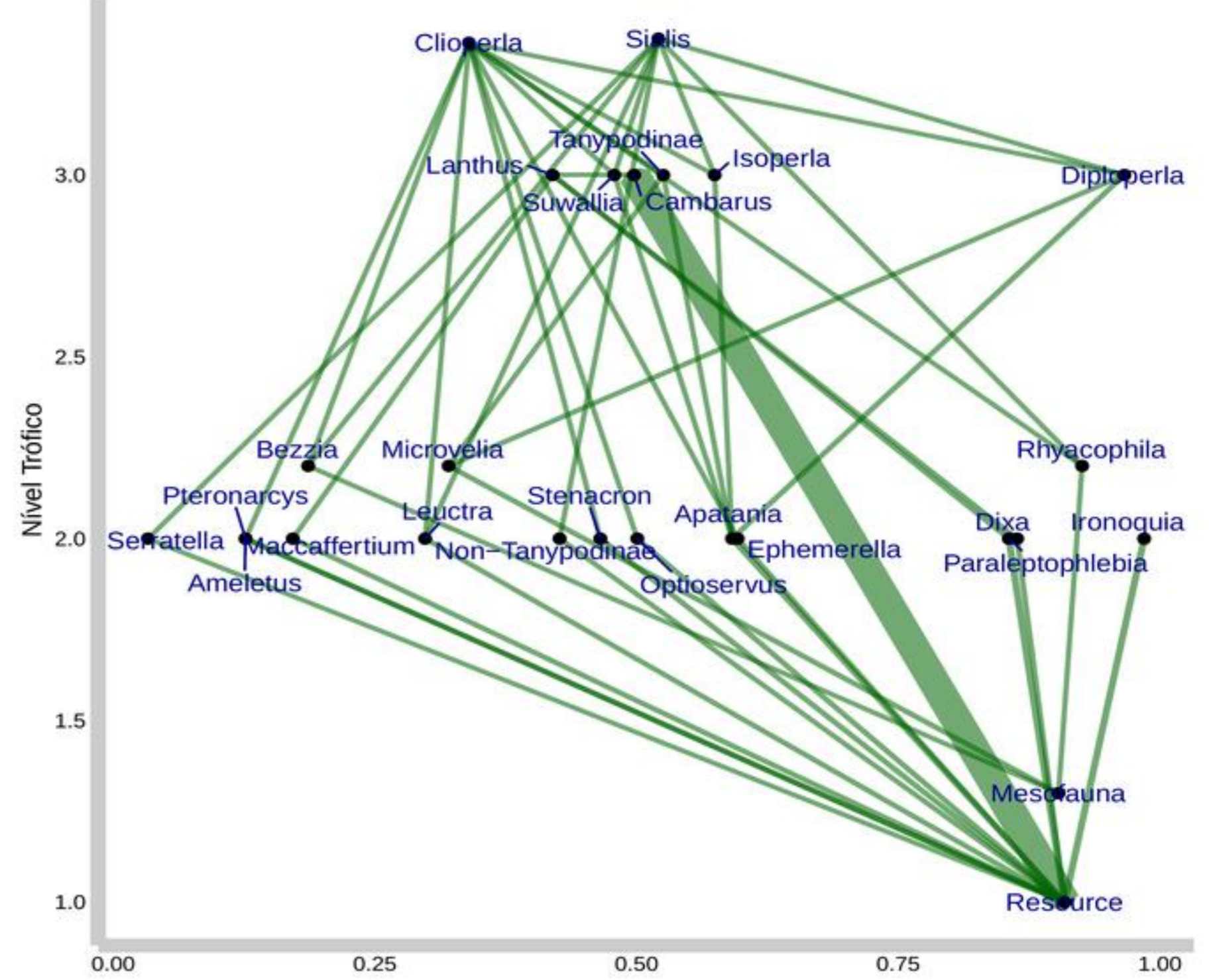
Maio - PDRA



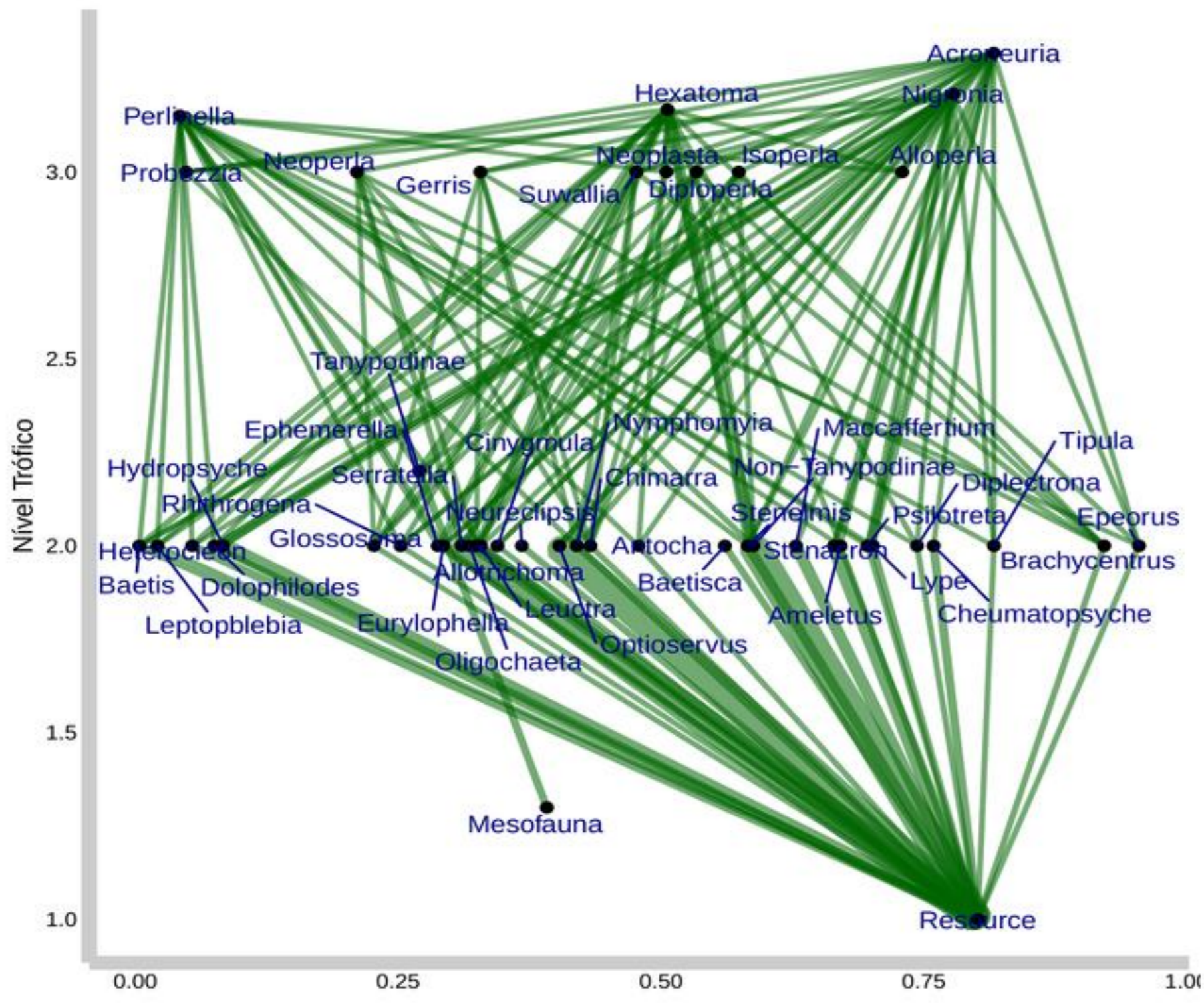
Junho - PDRA



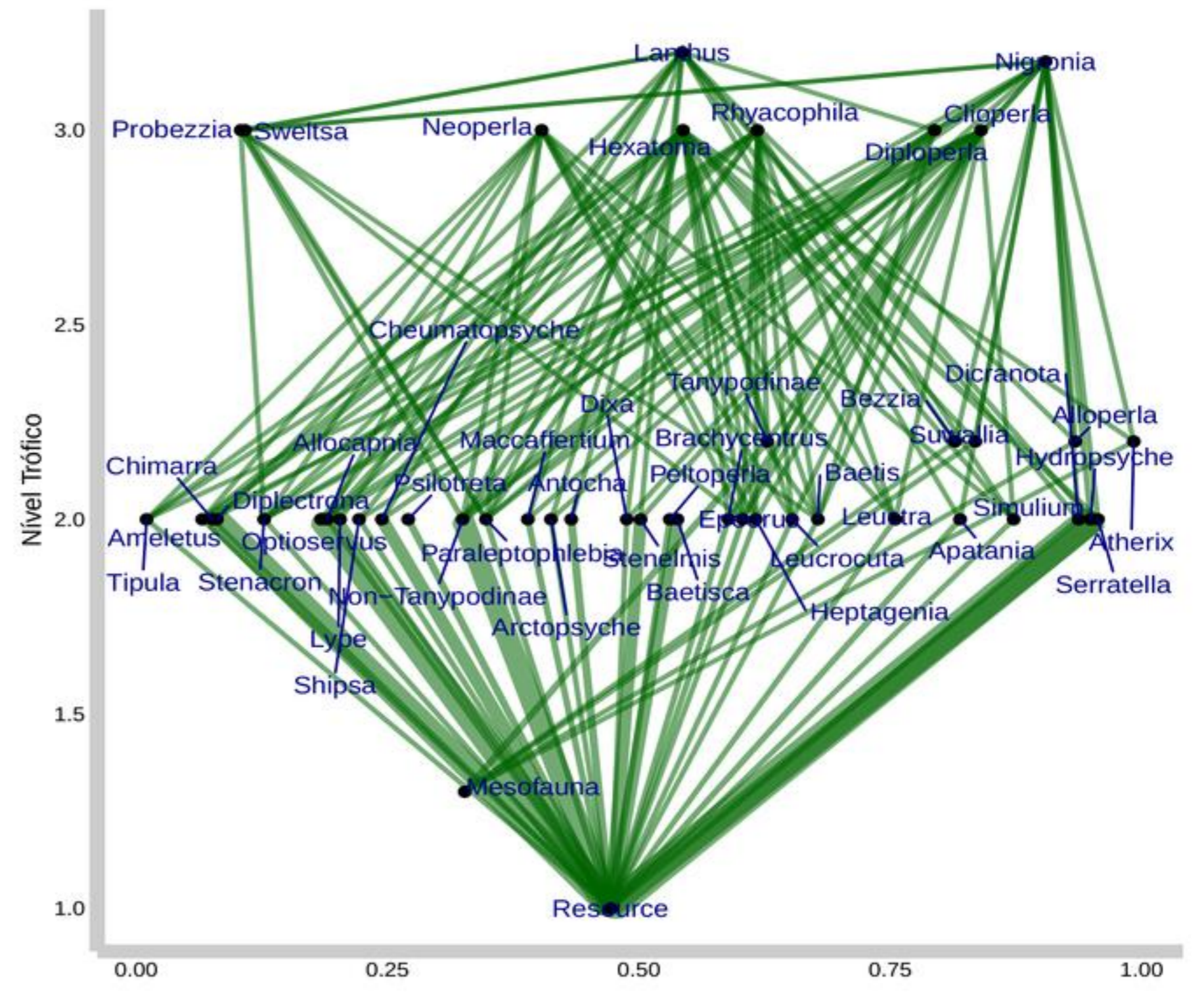
Julho - PDRA



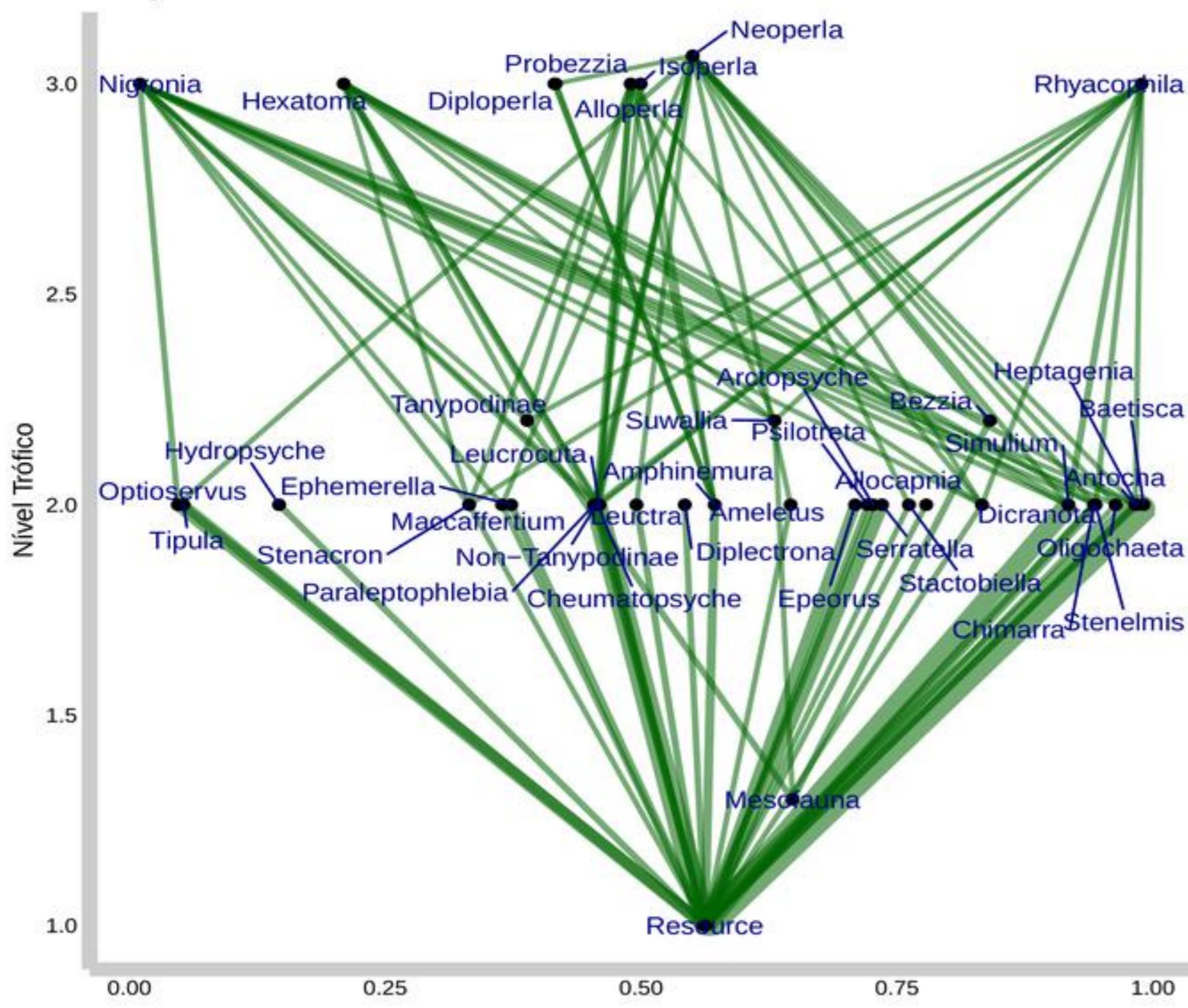
Setembro - 714D



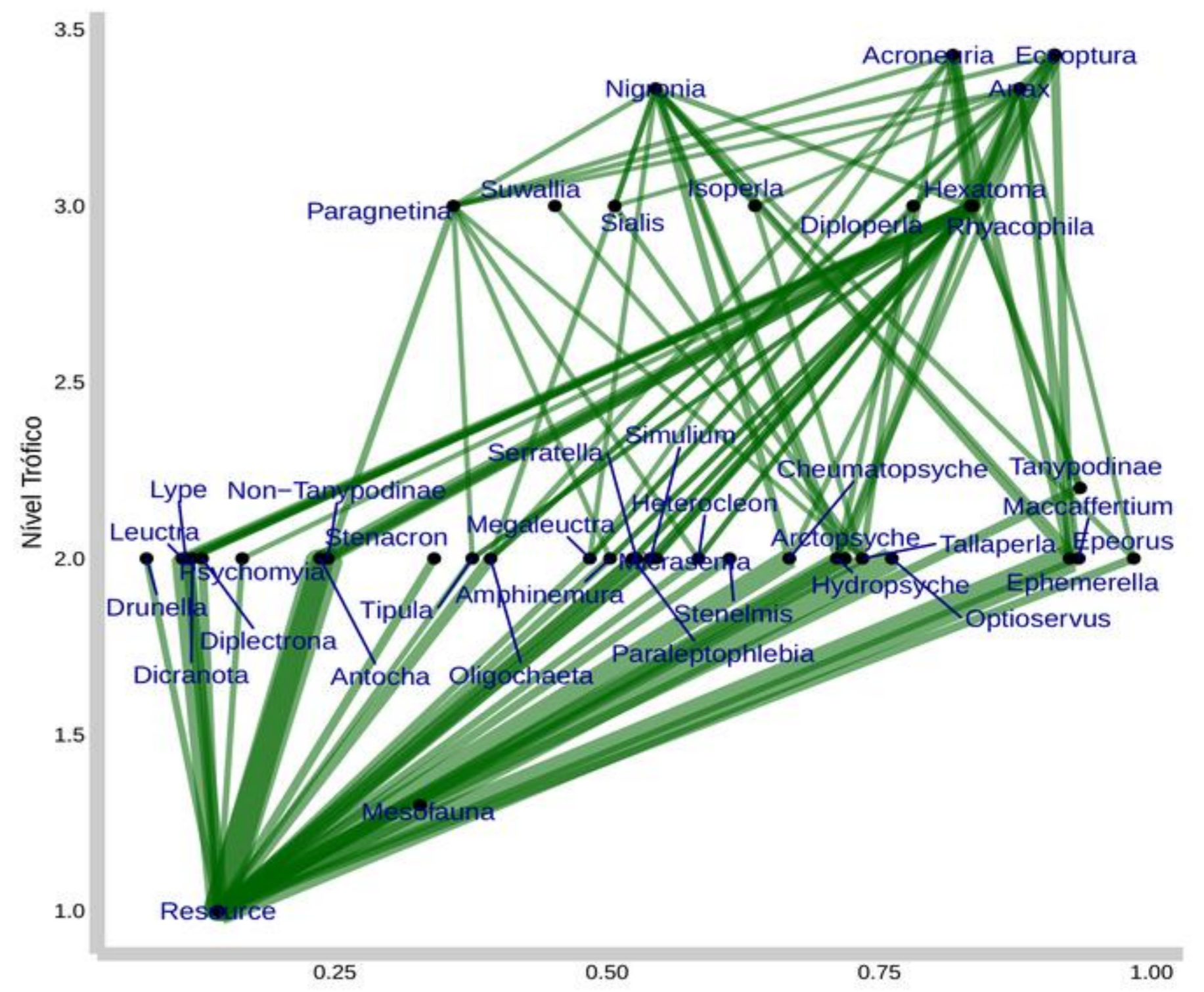
Dezembro - 714D



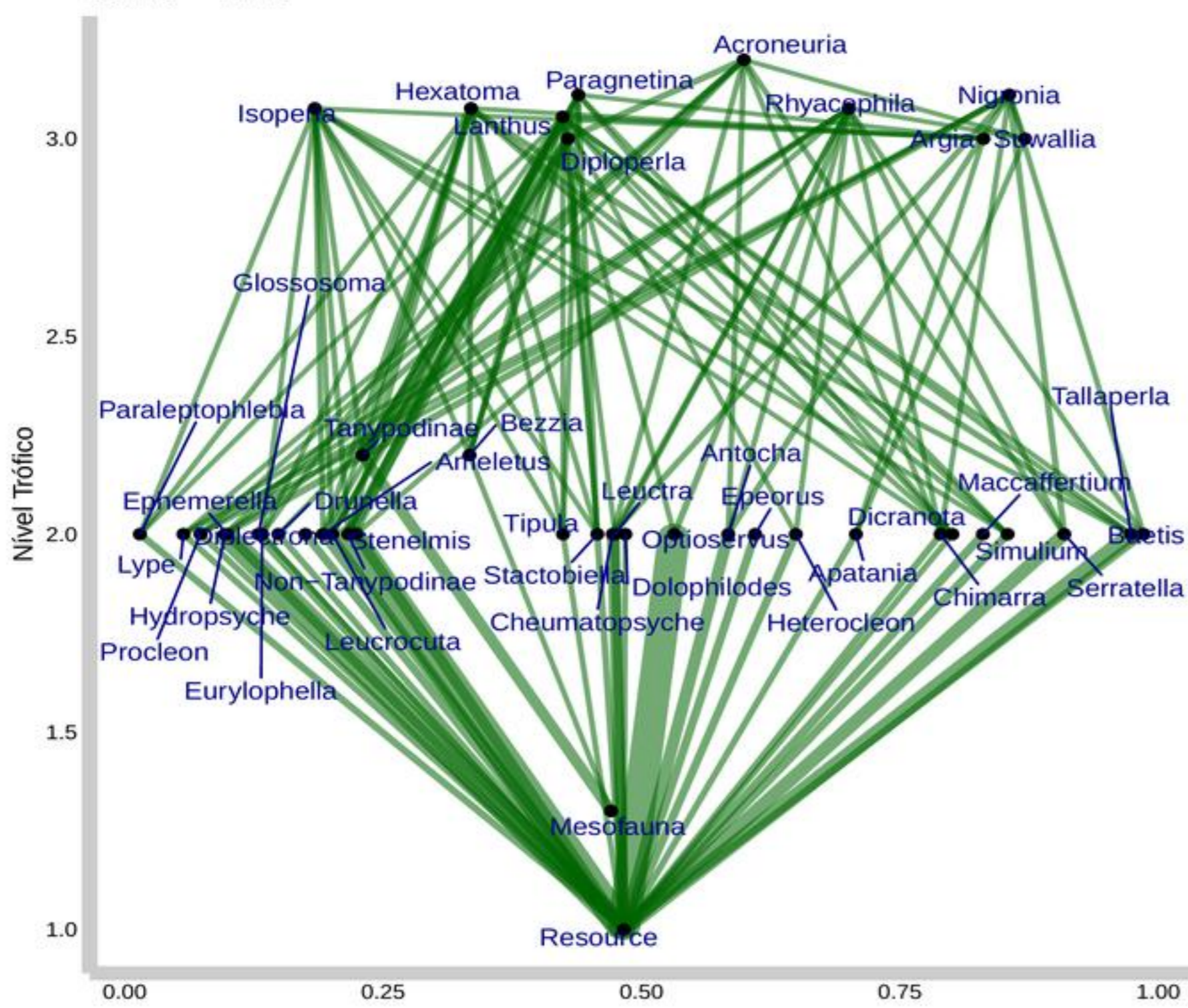
Março - 714D



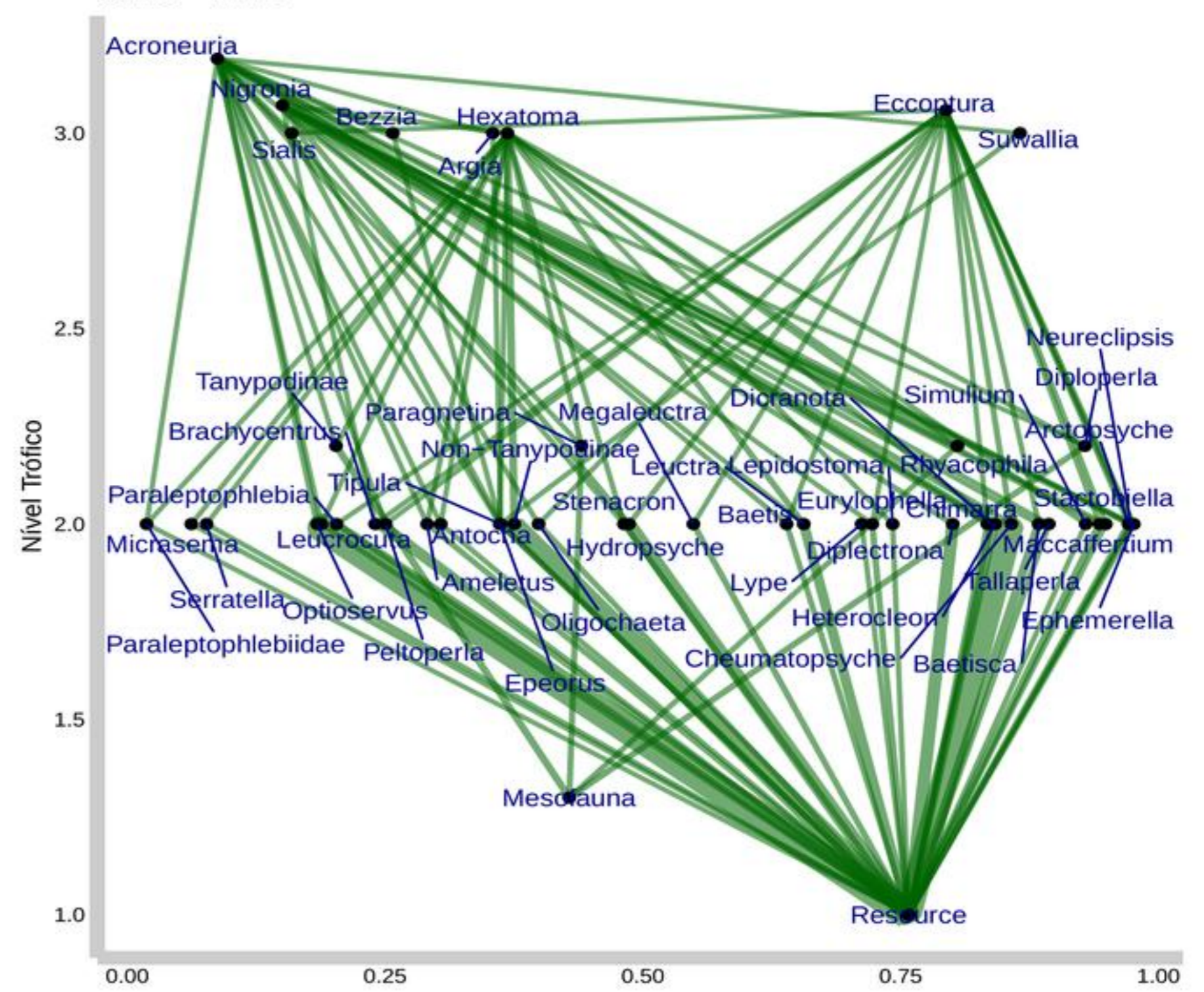
Maio - 714D



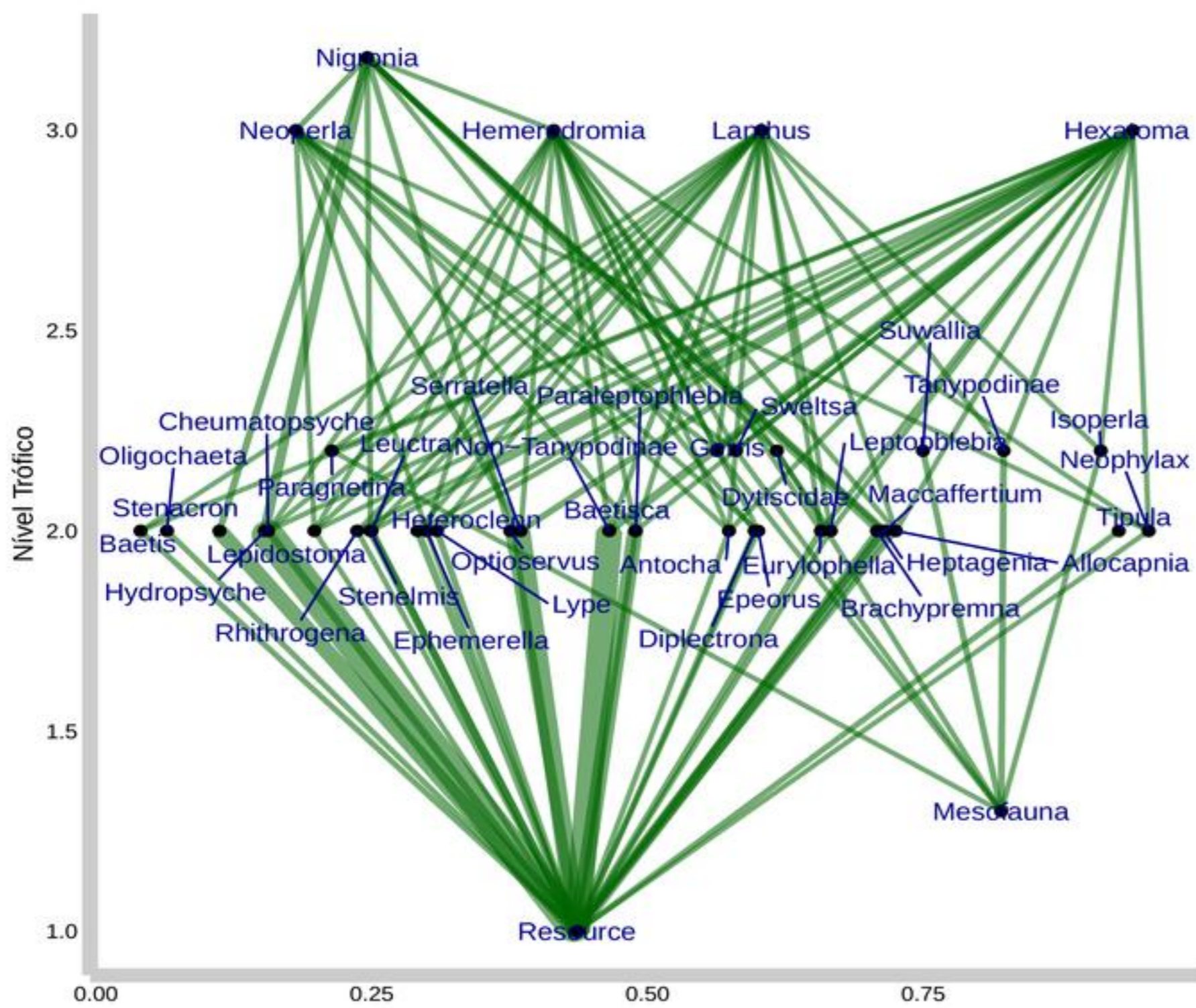
Junho - 714D



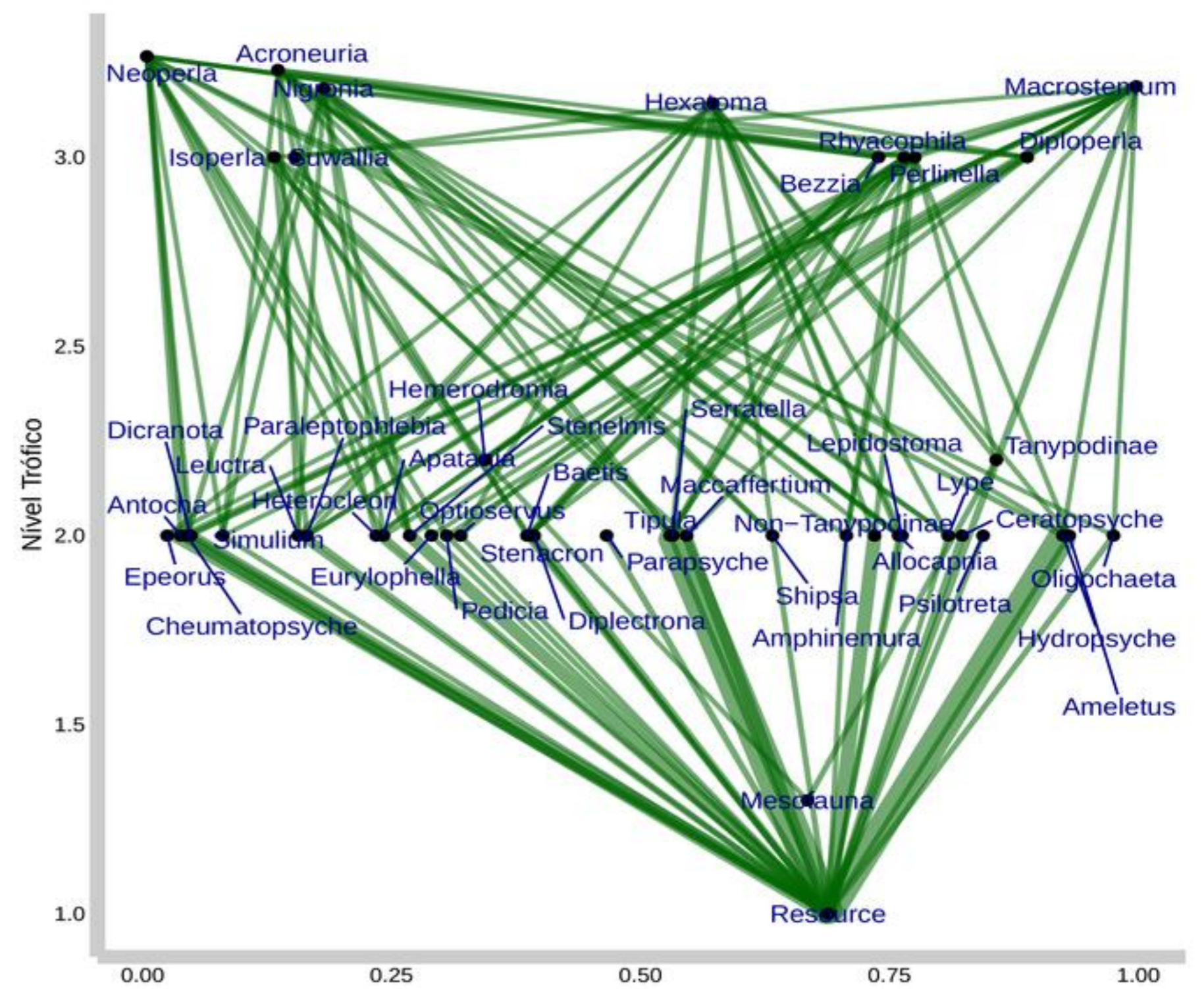
Julho - 714D



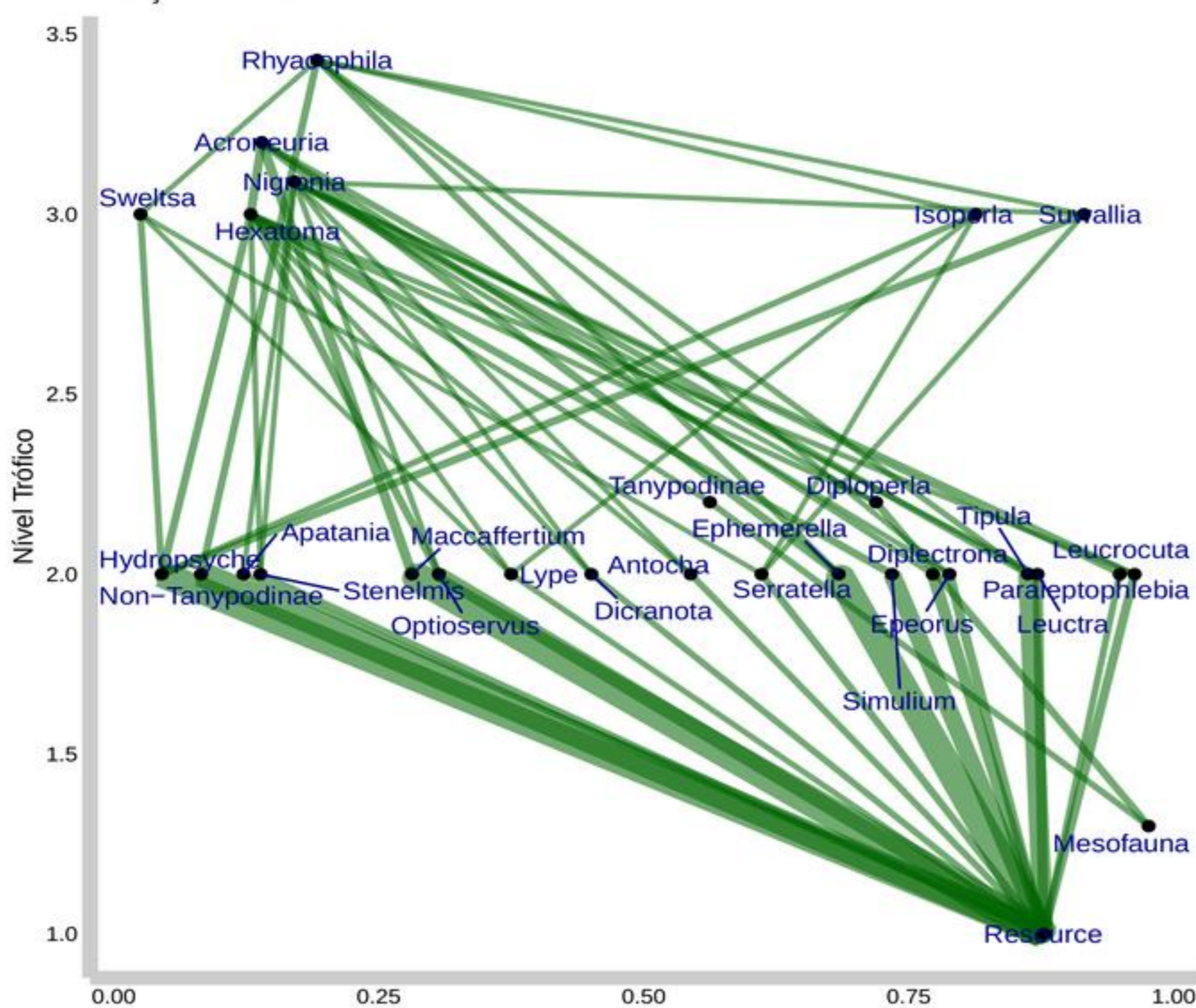
Setembro - 714U



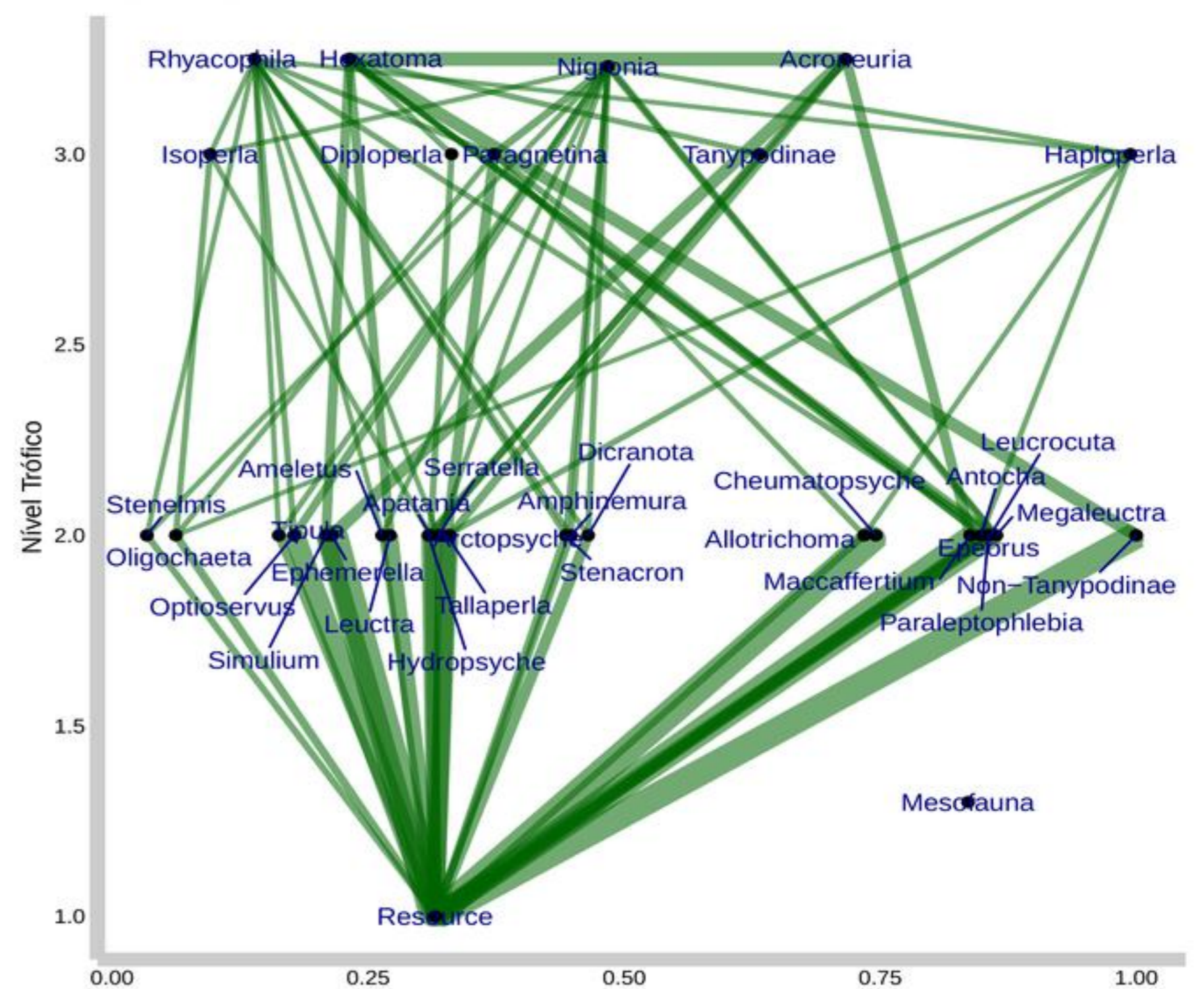
Dezembro - 714U



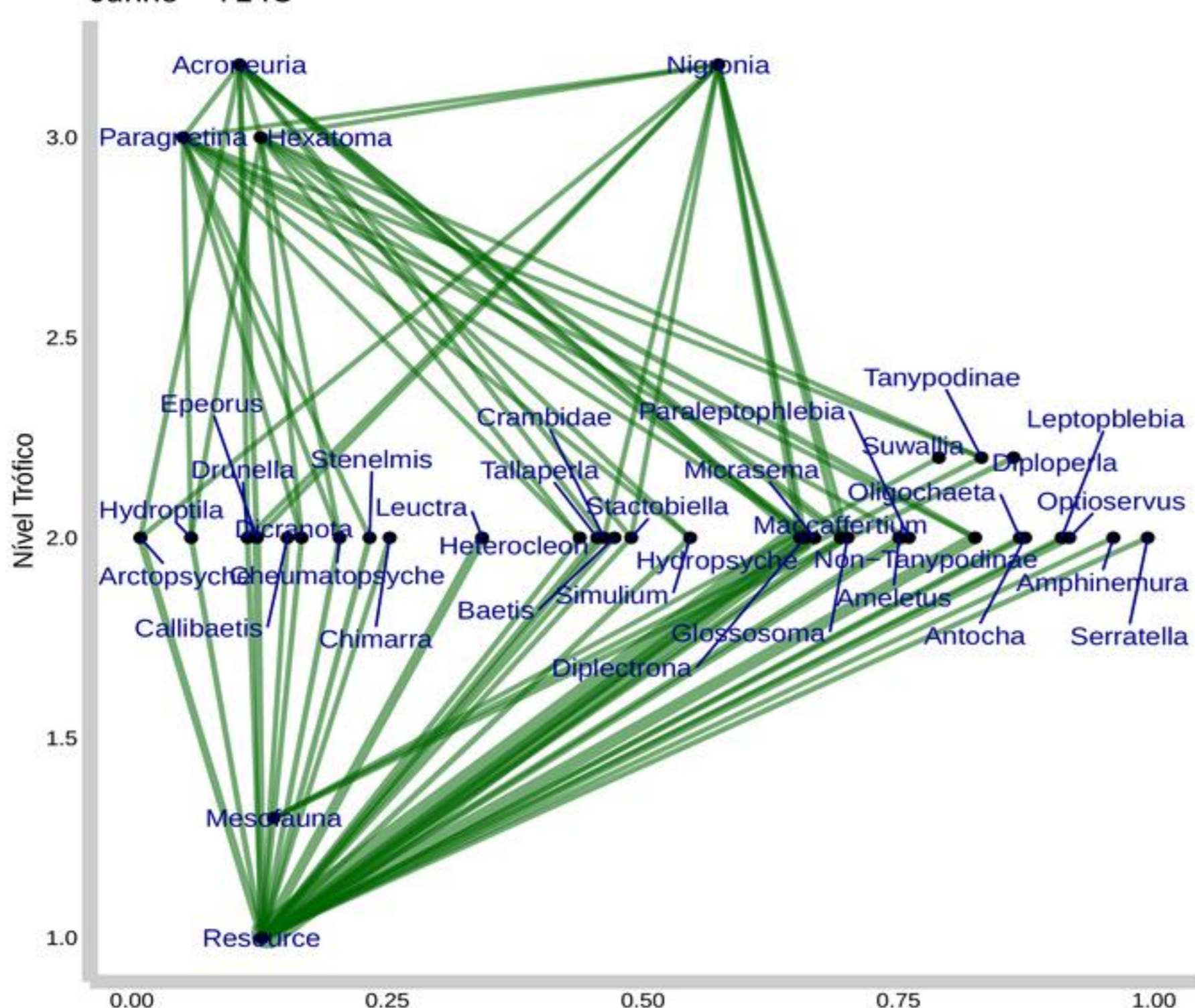
Março - 714U



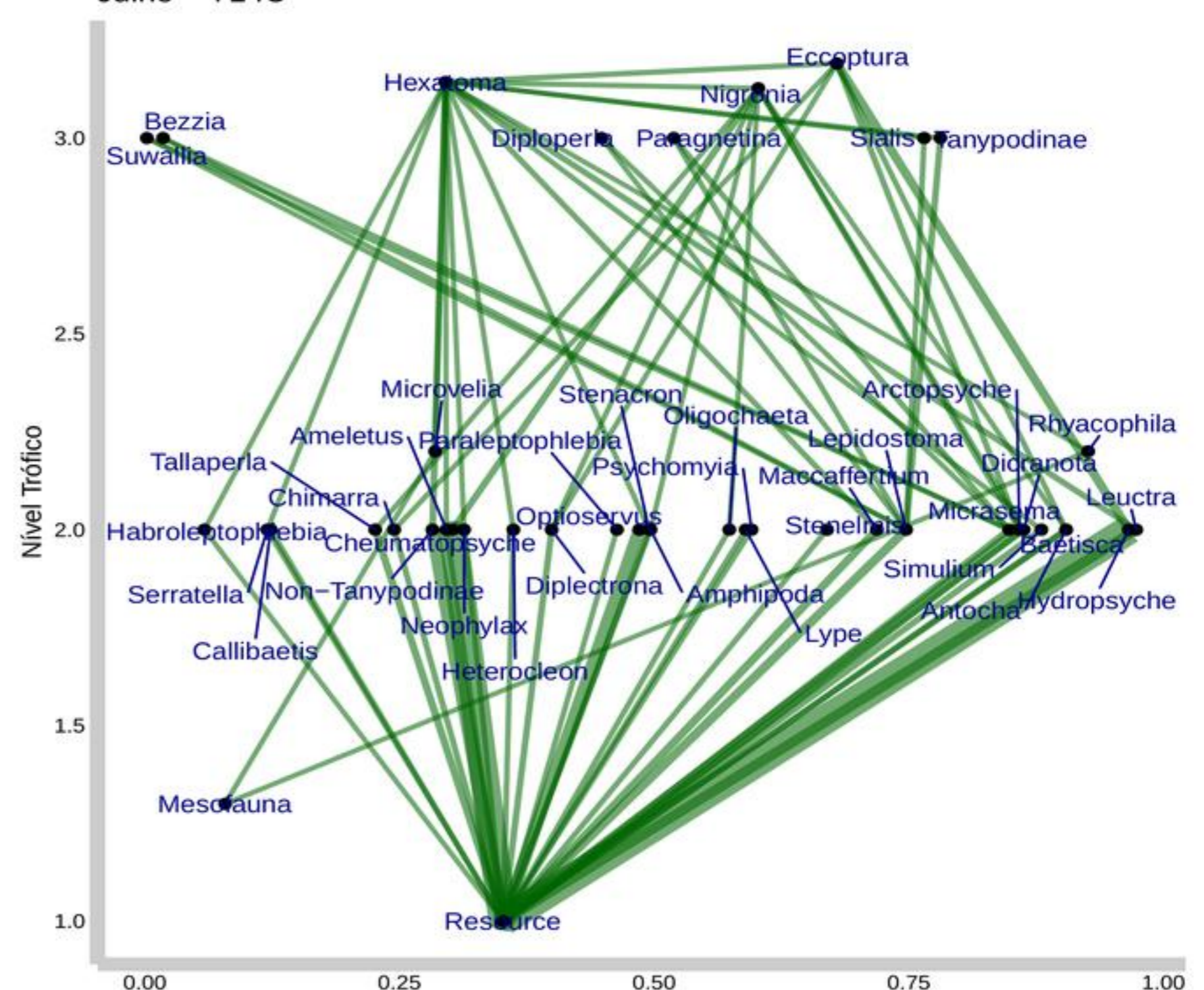
Maio - 714U



Junho - 714U



Julho - 714U



6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho teve como objetivo realizar uma investigação aprofundada sobre a estabilidade e a complexidade de redes tróficas. Inicialmente, foram revisados conceitos-chave para o entendimento desses processos, além de analisadas as tendências recentes de estudos na área. Em seguida, esses conceitos foram aplicados em um estudo empírico de redes tróficas, examinando padrões e correlações em comunidades de diferentes zonas climáticas.

O primeiro capítulo destaca a variedade de fatores associados à estrutura, complexidade e estabilidade de redes em diversos ecossistemas distintos, ressaltando a importância do desenvolvimento de abordagens integrativas e holísticas para uma compreensão mais abrangente de um campo intrinsecamente complexo. Reforça-se a necessidade de estudos adicionais em ecossistemas pouco investigados, como zonas úmidas, em contraste com a ampla representatividade de pesquisas em riachos e rios. Estudos recentes destacam o caráter multifatorial que molda a estrutura das redes, evidenciando o papel do tamanho corporal, da heterogeneidade espacial e das interações tróficas como fatores influentes. No contexto das mudanças climáticas, pesquisas que correlacionam estabilidade e temperatura dos ecossistemas têm se mostrado particularmente relevantes, abordando impactos sobre biodiversidade, tamanho corpóreo e dinâmicas energéticas das comunidades. Embora a maioria dos estudos relacione positivamente complexidade e estabilidade das redes — geralmente associando maior diversidade de espécies a mais vias de transferência energética —, essa correlação positiva não é absoluta na literatura existente.

O segundo capítulo evidencia a dificuldade de capturar a real dinamicidade desses ecossistemas, ao mesmo tempo em que revela diferenças nos padrões estruturais das redes em distintas zonas latitudinais. Redes temperadas mostraram-se mais diversas e dinâmicas, tanto em termos de mudanças composicionais temporais quanto espaciais. No entanto, embora instáveis, essas redes apresentaram maior tendência à estabilidade do que as redes tropicais, sugerindo que, mesmo com alta dinamicidade, as relações alométricas e a elevada diversidade constante potencializam a manutenção das vias energéticas mais efetivamente do que nas redes tropicais. O estudo destaca, assim, a necessidade de modelos robustos para simular interações dentro das comunidades e mensurar sua estabilidade, bem como a possível importância de se incluir os predadores de topo para uma compreensão mais abrangente da estabilidade desses sistemas.

De modo geral, o estudo evidencia a natureza multidimensional da estabilidade em sistemas ecológicos e demonstra que a relação entre complexidade e estabilidade pode ser explorada a partir de múltiplas perspectivas, ajustando-se a distintos contextos ecológicos. Os resultados reforçam que as correlações entre esses processos não são definitivas, indicando que o debate sobre complexidade e estabilidade permanece aberto e merece investigação contínua para aprimorar a compreensão dos mecanismos que moldam as comunidades.