

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS – GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE AMBIENTES AQUÁTICOS
CONTINENTAIS

ATRIBUTOS ECOSISTÊMICOS E ABORDAGEM DE COMUNIDADES:
EXPLORANDO PADRÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS PARA
RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS

ÉDER ANDRÉ GUBIANI

Maringá – Paraná
Novembro – 2007

ÉDER ANDRÉ GUBIANI

**ATRIBUTOS ECOSSISTÊMICOS E ABORDAGEM DE COMUNIDADES:
EXPLORANDO PADRÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS PARA
RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS**

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em “Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais”, da Universidade Estadual de Maringá, como parte dos requisitos para a obtenção do Título de Doutor em Ciências Ambientais.

ORIENTADOR: LUIZ CARLOS GOMES, PROF. DR

Maringá

2007

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá, PR, Brasil)

G921a Gubiani, Éder André, 1979-
Atributos ecossistêmicos e abordagem de comunidades: explorando padrões espaciais e temporais para reservatórios neotropicais / Éder André Gubiani. -- Maringá, 2007.
ix, 79 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) - Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2007.
Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes.

1. Ecologia de reservatórios - Região neotropical. 2. Peixes, Assembléia de - Reservatórios - Região neotropical. 3. Ecologia de ecossistemas - Região neotropical. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em "Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais".

CDD 22. ed. -577.630913
NBR/CIP - 12899 AACR/2

Em especial, aos meus pais, Genir e Ivaní que com o seu amor, carinho e dedicação não mediram esforços para que esse sonho se concretizasse, enfim, souberam ensinar - me os verdadeiros princípios morais e assim valorizar cada obstáculo superado.

Às minhas irmãs Juliana e Danieli por tudo que representam na minha vida.

À Geuza, pelo amor e carinho, pelo conforto nos momentos difíceis e por você existir na minha vida.

Dedico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, pelo dom da vida e força para superar as dificuldades;

Ao professor Dr. Luiz Carlos Gomes, pela confiança, pelo privilégio de compartilhar comigo sua experiência e conhecimentos através de agradáveis conversas, pela dedicação e ótima orientação. Por tudo isso, contribuiu imensamente para minha formação;

Ao professor Dr. Ângelo Antonio Agostinho pelo exemplo de dedicação e amor à ciência e pela cessão dos dados para a realização desse trabalho;

Ao professor Dr. Sidinei Magela Thomaz, a professora Dra. Norma Segatti Hahn e à Dra. Rosemara Fugli pelos ensinamentos, pelas oportunidades, pelo incentivo e acima de tudo pela amizade, um agradecimento especial;

A todos os colegas pós-graduandos, especialmente aqueles da minha turma, pela convivência, amizade e companheirismo, por tornarem a minha estada em Maringá mais familiar e acolhedora;

Um agradecimento especial aos amigos, Weferson, Carina, Almir, Fernando, Josilaine, Sandra, Pitágoras, Amália, Dayani, Alexandre, Elaine Antoniassi, Rodrigo Costa, Dani, Rodrigo Fernandes, Ana Petry, Ana Paula, David, Ana Cristina, Michele, Ricardo, Paula, Tiago, Eraúza, Cintia, Alexandre, Rose, Lisiane, Luis Fernando, Robie, Leandro, Darci, Carlos Pereira. Só tenho a agradecer, todos os momentos divertidíssimos que passamos juntos.

Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia), pela disponibilidade e organização da maravilhosa estrutura disponibilizada, que em muito facilitou a conclusão deste trabalho;

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, em especial aos coordenadores Norma Segatti Hahn e Erivelto Goulart e às secretárias Aldenir, Cláudia e Jocemara, pela

oportunidade concedida e pela dedicação e organização. Ao corpo docente do PEA, meus mestres, pela valiosa contribuição para a minha formação;

Aos funcionários da Biblioteca Setorial, em especial à Salete, João e Márcia, pela colaboração, pela organização impecável do acervo e pelo pronto atendimento, sempre de maneira cortês;

Ao CNpq, pelo auxílio financeiro;

Ao Jaime pela dedicação e disponibilização imediata na confecção das figuras;

E a todos que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho.

**ATRIBUTOS ECOSSISTÊMICOS E ABORDAGEM DE COMUNIDADES:
EXPLORANDO PADRÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS PARA
RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS**

ÉDER ANDRÉ GUBIANI

Data da defesa: 09 de novembro de 2007, na sala de aula do Nupélia, Bloco H-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá

Banca Examinadora:

Dr. Luiz Carlos Gomes – Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Dr^a. Elaine Antoniassi Luiz Kashiwaqui – Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul

Dr. Ronaldo Angelini – Universidade Estadual de Goiás

Dr. Angelo Antonio Agostinho – Nupélia/UEM

Dr. Sidinei Magela Thomaz – Nupélia/UEM

SUMÁRIO

CAPÍTULO I. MODELOS TRÓFICOS PADRONIZADOS EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS

RESUMO.....	3
ABSTRACT.....	4
INTRODUÇÃO.....	5
MATERIAL E MÉTODOS	
<i>Área de estudo</i>	7
<i>Descrição do modelo</i>	10
<i>Análise da qualidade dos modelos</i>	11
<i>Base de dados</i>	
Compartimentos “não-peixes”.....	12
Compartimentos “peixes”.....	15
<i>Parâmetros utilizados para descrições dos modelos</i>	16
RESULTADOS.....	17
DISCUSSÃO.....	23
REFERÊNCIAS.....	28

CAPÍTULO II. ATRIBUTOS ECOSISTÊMICOS E ABORDAGEM DE COMUNIDADES:

EXPLORANDO PADRÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS PARA RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS

RESUMO	38
ABSTRACT	39
INTRODUÇÃO	40
MATERIAL E MÉTODOS	
<i>Área de estudo</i>	43
<i>Idade e área dos reservatórios</i>	44
<i>Amostragem dos peixes (atributos de assembléias)</i>	44
<i>Atributos ecossistêmicos</i>	44
<i>Análise dos dados</i>	
<i>Idade e área dos reservatórios</i>	45
<i>Atributos das assembléias de peixes e ecossistêmicos</i>	45
RESULTADOS	
<i>Idade e área dos reservatórios</i>	47

<i>Atributos das assembleias de peixes e ecossistêmicos</i>	47
DISCUSSÃO.....	50
REFERÊNCIAS.....	55
ANEXOS	
ANEXO 1.....	66
ANEXO 2.....	78

Atributos ecossistêmicos e abordagem de comunidades: explorando padrões espaciais e temporais para reservatórios neotropicais

Ecosystems attributes and communities approach: exploring spatial and temporal patterns for Neotropical reservoirs

Resumo Geral

Este estudo teve por objetivo avaliar as variações espaciais e temporais nas assembléias de peixes em reservatórios neotropicais por meio do uso de duas abordagens distintas: abordagem ecossistêmica, com auxílio do software Ecopath, e abordagem de comunidades por meio de seus descritores. Para tanto, foram utilizados dados coletados em trinta reservatórios do Estado do Paraná no ano de 2001. Foram gerados 30 modelos ecossistêmicos, um para cada reservatório, além disso, foram avaliadas a riqueza de espécies, índice de diversidade e equitabilidade e ao final essas duas abordagens foram avaliadas de forma divergente ou convergente. Este trabalho foi dividido em dois capítulos, sendo o primeiro, intitulado “Modelos tróficos padronizados em reservatórios neotropicais” no qual foram gerados 30 modelos padronizados, em número de compartimentos (15), usando o software Ecopath, com o objetivo de descrever e avaliar as teias tróficas nesses reservatórios, além disso, comparações desses modelos foram realizadas por meio de 24 atributos ecossistêmicos descritos por Odum (1969). No segundo capítulo intitulado “Atributos ecossistêmicos e abordagem de comunidades: explorando padrões espaciais e temporais para reservatórios neotropicais” o objetivo foi caracterizar trinta reservatórios neotropicais, utilizando atributos das assembléias de peixes (abundância, riqueza de espécies, equitabilidade, Índice de Diversidade de Shannon) e atributos ecossistêmicos, bem como a relação entre eles. A fim de verificar se essas duas abordagens convergem ou divergem em relação à reservatórios.

Palavras-chave: Análise ecossistêmica, Atributos de comunidades, modelagem, variações espaciais e temporais, reservatórios

Ecosystems attributes and communities approach: exploring spatial and temporal patterns for Neotropical reservoirs

Abstract

This study evaluated the spatial and temporal variations in the fish assemblages in Neotropical reservoirs through use of two different approaches: ecosystem approach, using software Ecopath and communities approach through their attributes. Therefore, we used data collected in 30 reservoirs of the Paraná State in 2001. Thirty ecosystem models were generated, one for each reservoir, besides, they were appraised the species richness, diversity index and evenness and at the end that two approaches were appraised in way divergent or convergent. This study was divided into two chapters, the first, entitled "Trophic models in Neotropical reservoirs" in which to evaluate food webs in 30 reservoirs of the Paraná State, Brazil, standardized models (same compartments) were built for every one of them, based on biomass and energy flow, using the software Ecopath. In the second chapter entitled " Ecosystems attributes and communities approach: exploring spatial and temporal patterns for Neotropical reservoirs " The purpose of this study was to characterize thirty reservoirs located within the Paraná State in six hydrological basins, using some assemblage and ecosystem attributes, as well as the relationship among them. In order to verify those two approaches converges or they diverge in relation to reservoirs.

Key-words: Ecosystem analisys, communities attributes, modelling, spatial and temporal variations, reservoirs

Lista de tabelas

Capítulo I

Tabela 1. Algumas características dos reservatórios estudados. ¹ – Perímetro calculado com uso do programa GoogleTM Earth. ² – (A) pastagens e plantações; (B) vegetação preservada e pastagens; (C) mata nativa preservada; e (D) vegetação ciliar escassa e em recuperação. Prof. = profundidade máxima, T. R. = Tempo de retenção. Referências consultadas: Júlio Jr. et al. (2005); Angelini & Gomes (eds) (em prep.); Companhia Paranaense de Energia Elétrica (2007); Comitê Brasileiro de Barragens (2007).

Tabela 2. Fontes dos dados e valores padronizados de P/B e Q/B dos compartimentos “não-peixes” usados para calcular a estrutura trófica de 30 reservatórios localizados no Estado do Paraná usando o software Ecopath.

Tabela 3. Exemplo da matriz de composição da dieta do reservatório de Salto Caxias para o modelo Ecopath. Valores correspondem à proporção dos compartimentos das linhas nas dietas dos compartimentos das colunas. A soma das colunas é igual a 1.

Tabela 4. Resultados da parametrização básica no Ecopath, para os 30 reservatórios amostrados no Estado do Paraná. Média (mínimo – máximo).

Tabela 5. Atributos ecossistêmicos escolhidos de acordo com Pauly & Christensen (1998) para representar os 24 atributos de Odum (1969), com respectivas tendências de amadurecimento e os principais valores quantificados para alguns dos 30 reservatórios do Estado do Paraná calculados por meio do uso do software Ecopath. BT = Biomassa Total; PT = Produção Primária Total; TEx = Total Exportado; ReT = Respiração Total ; Tf = Total de Fluxos do Sistema. Valores em negrito se referem aos mínimos e máximos encontrados para o respectivo atributo.

Lista de figuras

Capítulo I

Figura 1. Localização dos 30 reservatórios no Estado do Paraná amostrados durante o período de julho e novembro de 2001.

Capítulo II

Figura 1. Localização dos 30 reservatórios no Estado do Paraná amostrados durante o período de julho e novembro de 2001.

Figura 2. Médias (\pm desvio padrão – d.p.) da idade (A) e da área inundada (B) dos 30 reservatórios estudados, categorizados de acordo com a localização (bacia hidrográfica). 1 – Paranapanema; 2 – Iguaçu; 3 – Ivaí; 4 – Piquiri; 5 – Leste e; 6 – Tibagi.

Figura 3. Ordenação representando os dois primeiros eixos derivados da análise de componentes principais (ACP), para os atributos de assembléias (A) e de ecossistemas (B), obtidos em 30 reservatórios no Estado do Paraná, nos meses de julho e novembro de 2001 (BT = biomassa total; PPT = produção primária total; TFS = total de fluxos do sistema; CD = capacidade de

desenvolvimento; PPT/BT = produção primária total/biomassa total; IC = índice de conectância e; ICF = índice de ciclagem de Finn).

Figura 4. Médias (\pm desvio padrão – d.p.) dos escores dos eixos 1 (PCA1; A) e 2 (PCA2; B) da análise de componentes principais que sumarizou os atributos das assembléias de peixes dos 30 reservatórios do Estado do Paraná, nos meses de julho e novembro de 2001, de acordo com a bacia hidrográfica. 1 – Paranapanema; 2 – Iguaçu; 3 – Ivaí; 4 – Piquiri; 5 – Leste e; 6 – Tibagi.

Figura 5. Médias (\pm desvio padrão – d.p.) dos escores dos eixos 1 (PCA1; A) e 2 (PCA2; B) da análise de componentes principais que sumarizou os atributos ecossistêmicos gerados pelo ECOPATH, para os 30 reservatórios do Estado do Paraná, nos meses de julho e novembro de 2001, de acordo com a bacia hidrográfica. 1 – Paranapanema; 2 – Iguaçu; 3 – Ivaí; 4 – Piquiri; 5 – Leste e; 6 – Tibagi.

Figura 6. Modelo esquemático demonstrando os principais resultados encontrados para trinta reservatórios no Estado do Paraná durante o período de julho e novembro de 2001.

CAPÍTULO I

MODELOS TRÓFICOS EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS

MODELOS TRÓFICOS EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS

RESUMO. A construção de reservatórios é uma das grandes experiências humanas na modificação dos ecossistemas naturais. Com o objetivo de avaliar as teias tróficas em 30 reservatórios do Estado do Paraná, foi construído um modelo padronizado (mesmos compartimentos) de biomassa e fluxo de energia para cada reservatório, usando o software Ecopath. Os compartimentos foram constituídos pelos “não-peixes” (fitoplâncton, perífiton, rotífera, copépoda, cladóceras, bactérias, protozoários, bentos e detritos) e pelos “peixes” (onívoros, insetívoros, piscívoros, herbívoros, detritívoros e invertívoros), sendo que maior ênfase, com relação às inferências, foi dada sobre os compartimentos “peixes”. A composição da dieta e a biomassa de alguns grupos foram ajustadas para obter uma eficiência ecotrófica menor do que um. Os resultados do *Ecoranger* apresentaram uma variabilidade de 1 a 200 rotinas aceitáveis (“acceptable runs”) para os 30 reservatórios, com a soma dos desvios mínimos variando de 6,989 a 58,697. Um índice de qualidade médio (“Pedigree index”) de 0,733 (mínimo 0,596; máximo 0,962) foi obtido. O compartimento herbívoros apresentou a maior biomassa média, seguido por onívoros, insetívoros, detritívoros, invertívoros e piscívoros. O valor máximo de biomassa para os herbívoros foi encontrado em Curucaca e o mínimo em Harmonia. De maneira geral, a produção/biomassa (P/B) foi maior para organismos em menores níveis tróficos. O consumo/biomassa (Q/B) foi, em média, maior nos detritívoros seguido por onívoros, herbívoros, piscívoros, insetívoros e invertívoros. O maior valor de Q/B foi verificado em Rosana para os detritívoros ($148,8 \text{ ano}^{-1}$) e o menor em Harmonia para os piscívoros ($4,6 \text{ ano}^{-1}$). Todos os compartimentos “peixes” apresentaram eficiência ecotrófica máxima de um. A maior parte da biomassa está concentrada nos dois primeiros níveis tróficos. A eficiência de transferência foi baixa, e diminuiu com o aumento dos níveis tróficos. Metade dos reservatórios avaliados apresentou valor de produção primária total/respiração total < 2 . A produção líquida do sistema apresentou um valor médio de $37.596.819,44 \text{ t/km}^2/\text{ano}$. Doze reservatórios apresentaram valor de “overhead” maior que 50%. Apesar das limitações, pode-se afirmar que o modelo Ecopath, para esses reservatórios, torna exequíveis estudos interdisciplinares do ambiente. Além disso, os modelos conseguem conectar as pesquisas realizadas em cada compartimento, além de permitir inferências sobre a situação atual do ecossistema para possíveis comparações futuras. É importante mencionar que a elevada variabilidade encontrada nos resultados dos atributos ecossistêmicos indica que os reservatórios apresentam características peculiares. Assim, como momentos particulares (“steady state”) são representados pelo Ecopath, comparações espaciais entre diferentes reservatórios não parece ser a melhor forma de analisá-los, o que aparentemente dificultaria a elaboração de ações de manejo gerais.

PALAVRAS CHAVE: modelagem ecossistêmica, biomassa, fluxo de energia, reservatórios.

TROPHIC MODELS IN NEOTROPICAL RESERVOIRS

ABSTRACT. Impoundment of rivers is one of the main human activities that modify natural ecosystems. To evaluate food webs in 30 reservoirs of the Paraná State, Brazil, standardized models (same compartments) were built for every one of them, based on biomass and energy flow, using the software Ecopath. The compartments were categorized in two groups: non-fish (phytoplankton, periphyton, rotifers, copepods, cladocerans, bacteria, protozoan, benthos and detritus) and fish (omnivores, insectivores, piscivores, herbivores, detritivores and invertivores). More emphasis was given to the fish compartments. Diet composition and biomass of some groups were modified to get ecotrophic efficiency less than one. *Ecoranger* results ranged from 1 to 200 acceptable runs, with the sum of least deviations varying from 6.989 to 58.697. An average quality index (Pedigree index) of 0.733 (minimum 0.596; maximum 0.962) was obtained. The herbivores compartment presented the highest mean biomass, followed by omnivores, insectivores, detritivores, invertivores and piscivores. The highest biomass of herbivores was observed in Curucaca and the lowest in Harmonia. In general, the production/biomass ratio (P/B) was higher for organisms belonging to low trophic levels. Consumption/biomass ratio (Q/B) was, on average, higher in detritivores, followed by omnivores, herbivores, piscivores, insectivores and invertivores. The highest value of Q/B was verified in Rosana for detritivores (148.8 year⁻¹) and the lowest in Harmonia for piscivores (4.6 year⁻¹). All compartments "fish" presented maximum ecotrophic efficiency of 1. Trophic levels structure showed that, for the compartments "fish", piscivores (4.01) were the top predators in most reservoirs. Biomass concentrated mainly in the first two trophic levels and transfer efficiency was low, decreasing with the increase of trophic levels. Fifteen reservoirs had primary production/total respiration ratio < 2. Liquid production of the system had mean value of 37,596,819.44 t/km²/year, and twelve reservoirs presented overhead higher than 50%. In spite of some limitations, I believe that the Ecopath model applied to these reservoirs was a feasible tool for interdisciplinary environmental studies. Models can connect researches carried out in each compartment, allowing inferences on the ongoing situation of the ecosystems and future comparisons become feasible. It is important to mention that the high variability found in the results of the ecosystems attributes indicates that the reservoirs present peculiar characteristics. Then, as Ecopath represents steady state situations (a picture of the system in a given time), spatial comparisons among different reservoirs did not appear to be the best protocol for analyzing them, situation that leads to difficulties in elaborating broad actions to manage them.

KEY WORDS: Ecosystem approach, biomass, energy flow, reservoirs.

INTRODUÇÃO

A construção de reservatórios é uma das grandes experiências humanas na modificação dos ecossistemas naturais e é executada há pelos menos 5.000 anos, com o objetivo de controle de cheias, irrigação e suprimento de água para abastecimento doméstico. A construção de reservatórios apresentou, entretanto, marcante expansão no final do século XIX e, especialmente, no século XX, como decorrência do desenvolvimento tecnológico, urbano e industrial, principalmente estimulados pela demanda cada vez maior de energia elétrica. Em algumas bacias, como as dos rios Paraná e São Francisco, poucos trechos permanecem sem a influência de represamentos (Agostinho et al., 2007).

Reservatórios não podem ser considerados lagos, pois além de ecologicamente recentes, são ambientes organizados pelo fluxo direcional do rio principal. Apesar disso, também não podem ser considerados rios, pois são mais profundos e a diminuição da velocidade da água faz com que se tornem um armazenador de nutrientes, em especial fósforo, além de serem operados de acordo com as necessidades humanas, o que influencia na dinâmica das populações que os habitam (Tundisi, 1999; Suzuki & Agostinho, 1997; Araújo-Lima et al., 1995). As características que, aparentemente, mais influenciam a dinâmica das populações em reservatórios são morfometria, tempo de retenção da água, estratificação e circulação, além das variáveis independentes, como chuva e ventos, efeitos de operação, presença de tributários, idade e latitude (Tundisi, 1990). Além dessas, a composição em espécies das assembléias de um reservatório depende da composição no rio de origem, das características da área terrestre a ser inundada (heterogeneidade de habitats, como presença de lagoas marginais, canais, remansos, corredeiras, bancos de macrófitas) e da adoção ou não de medidas antes do represamento (a remoção da vegetação nas proximidades) (Agostinho et al., 1992; 1999; Agostinho & Gomes, 1998; Agostinho et al., 2007). Tais alterações, aliadas às modificações na disponibilidade de recursos alimentares, terminam por reestruturar a composição de toda a biota. Esse conjunto de modificações é tão profundo que o processo equivale à criação de um novo ecossistema (Blaxter, 1977), principalmente pelas mudanças nas relações tróficas, na base da produção primária e na ciclagem de nutrientes.

Devido ao caráter multivariado que influencia a composição das espécies nos estágios de enchimento e colonização de um reservatório, bem como no estabelecimento da nova teia trófica, faz-se necessário o uso de métodos que possibilitem uma aproximação cibernética, já que os reservatórios, como outros ecossistemas, são plásticos e capazes de assimilar as mudanças

(Straškraba, 1999). Alterações nas condições ambientais geralmente desencadeiam diversos processos ou respostas biológicas (p.ex. competição ou diminuição de recursos alimentares), levando espécies mais tolerantes a persistir, enquanto que aquelas espécies menos tolerantes são eliminadas (Laegdsgaard & Johnson, 2001; Glaser, 2003). Então, é fundamental saber “quem come o quê” (Hall & Raffaelli, 1993) e avaliar isto ao longo da teia alimentar, de maneira quantitativa, sendo a modelagem uma abordagem muito utilizada.

Os modelos matemáticos das teias alimentares são baseados principalmente nos trabalhos de Lindeman (1942), que tratam o ecossistema sob a ótica da sucessão e da troca energética entre os níveis tróficos, regida pela 2ª lei da termodinâmica (Kingsland, 1991), e no de Odum (1969), que descreveu 24 atributos para determinar o estágio de amadurecimento dos ecossistemas. Odum também demonstrou como esses atributos se desenvolvem até a maturidade, quando os ecossistemas têm maior capacidade de suportar distúrbios e/ou voltar ao equilíbrio se perturbados (resiliência). Mais recentemente, outras interpretações sobre ecossistemas e redes tróficas têm surgido (Ulanowicz, 1980; 1986; Jørgensen, 1992), permitindo que a “saúde” de um ecossistema seja avaliada também por meio das propriedades emergentes (ascendência e “overhead”), que, por serem macroscópicas, analisam o sistema como um “todo”, já que são dependentes das inter-relações e, portanto, conseqüências dos processos auto-reguladores (Müller, 1997). Estudos de teias alimentares descritas por modelos matemáticos podem ser úteis em decisões de manejo multiespecífico (Christensen & Pauly, 1993; 1998; Moreau et al., 2001; Heymans et al., 2004), para analisar efeitos ligados à cascata trófica (Wolff, 1994; Polis et al., 2000) e, conseqüentemente, à própria estabilidade do ecossistema (Vasconcellos & Gasalla, 2001; Vasconcellos et al., 1997; Angelini, 2002; Gasalla & Rossi-Wongtschowski, 2004).

Para esse estudo, 30 reservatórios no Estado do Paraná foram considerados. Informações ecológicas e biológicas prévias estão compiladas em Rodrigues L. et al. (2005a). Uma análise ecossistêmica desses reservatórios foi realizada por Angelini & Gomes (no prelo), porém nesses estudos, para cada reservatório, os compartimentos foram categorizados de maneira específica. Assim, análises ecossistêmicas comparativas desses reservatórios são inexistentes. Dessa forma, foram construídos modelos padronizados (mesmos compartimentos) de biomassa e fluxo de energia, usando o software Ecopath (Christensen & Pauly, 1993; Christensen et al., 2005), com o objetivo de descrever e avaliar as teias tróficas nos 30 reservatórios. Esses modelos permitem interpretar o significado de alguns atributos ecossistêmicos (sensu Odum, 1969) e será dado destaque à quantificação da biomassa, fluxos e eficiência de transferência de energia entre os níveis

tróficos e a identificação de ligações trofodinâmicas significantes, existentes entre os grupos (Christensen, 1998) com maior ênfase aos compartimentos “peixes”.

É esperado que a modelagem de um sistema ecológico seja útil na descrição de como o ecossistema está organizado e na avaliação das relações entre a estabilidade e a diversidade de espécies, por meio de uma complexa, mas tratável descrição da transferência de energia, fluxos tróficos, eficiências de assimilação e dissipação. Os resultados podem fornecer uma percepção crítica para avaliar os impactos das mudanças na abundância de um grupo particular sobre outros grupos (Arreguín-Sánchez, 2000) e subsidiar o manejo multiespecífico e a conservação das populações neles encontradas (Baird & Ulanowicz, 1993; Beck et al., 2001; Hilborn et al., 2003).

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Os reservatórios estudados estão localizados em seis bacias hidrográficas diferentes (Paranapanema, Tibagi, Ivaí, Piquiri, Iguaçu e do Leste), abrangendo todo o Estado do Paraná (Figura 1). Apresentam usos distintos, como abastecimento público, lazer e produção de energia, sendo a última a principal finalidade da maioria deles. A escolha dos reservatórios buscou contemplar ambientes com diferentes idades, áreas, morfometria e tempo de residência e situados em bacias hidrográficas localizadas em diferentes regiões. A tabela 1 apresenta uma descrição mais detalhada de cada um dos reservatórios.

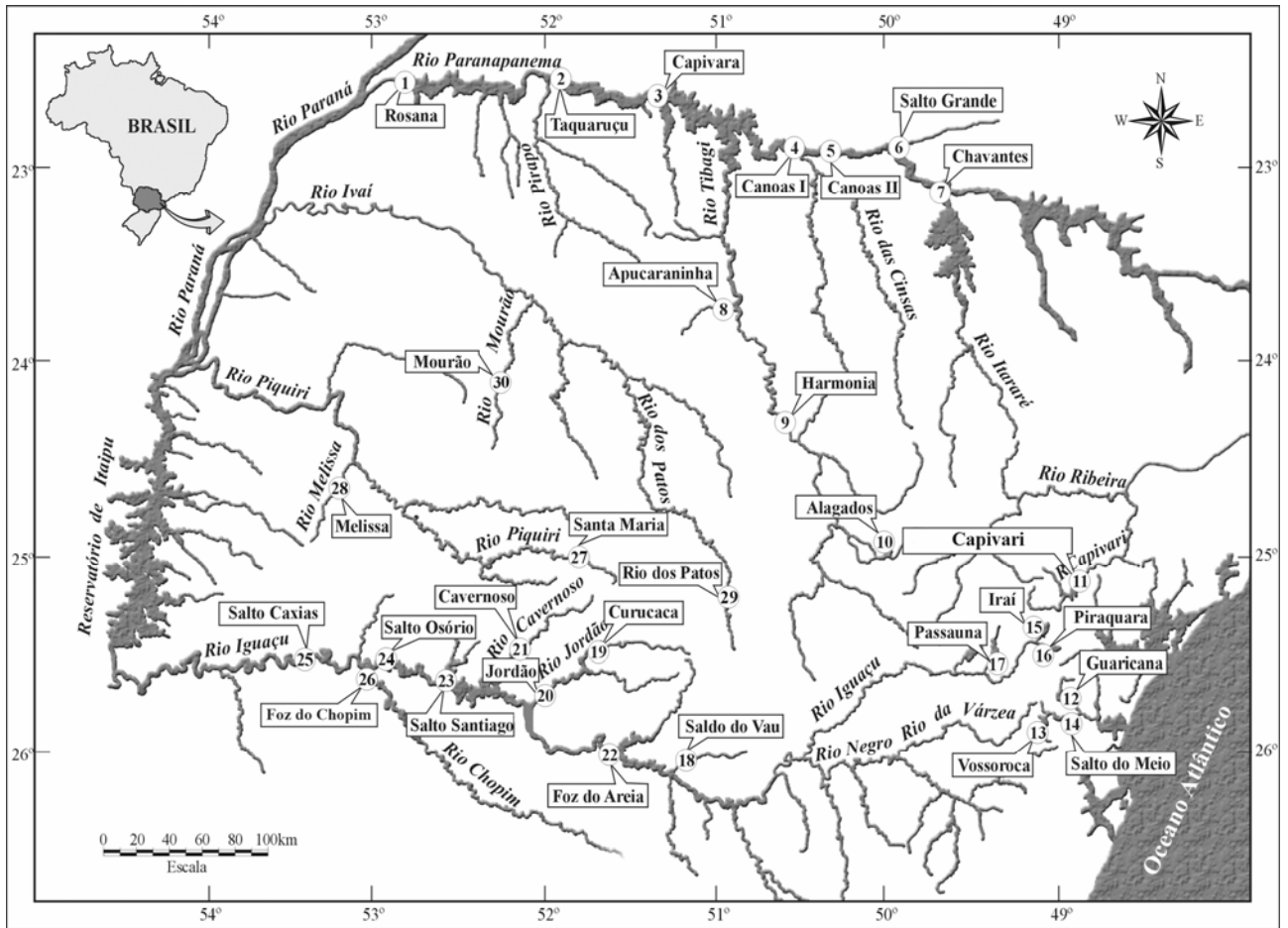


Figura 1. Localização dos 30 reservatórios no Estado do Paraná amostrados em julho e novembro de 2001.

Tabela 1. Algumas características dos reservatórios estudados. ¹ – Perímetro calculado com uso do programa Google™ Earth. ² – (A) pastagens e plantações; (B) vegetação preservada e pastagens; (C) mata nativa preservada; e (D) vegetação ciliar escassa e em recuperação. Prof. = profundidade máxima, T. R. = Tempo de retenção. Referências consultadas: Júlio Jr. et al. (2005); Angelini & Gomes (no prelo); Companhia Paranaense de Energia Elétrica (2007); Comitê Brasileiro de Barragens (2007).

Reservatório	Rio	Bacia	Ano	Área da Bacia	Área (km ²)	Perímetro ¹ (km)	Prof. (m)	T. R. (dias)	Volume (km ³)	Temperatura média anual da água (°C)	Posição	Vegetação marginal predominante ²
Taquaruçu	Paranapanema	Paranapanema	1992	88000	80,1	156,35 ²	26,5	7,9	672,5	23,6	foz	A
Capivara	Paranapanema	Paranapanema	1975	85000	419,3	738,93 ²	52,5	126,8	10540	23,7	intermediária	A
Canoas II	Paranapanema	Paranapanema	1999	39556	22,5	65,81 ²	16,5	4,4	140	23,55	intermediária	A
Canoas I	Paranapanema	Paranapanema	1999	40920	30,85	74,64 ²	26	6	207	23,95	intermediária	A
Salto Grande	Paranapanema	Paranapanema	1958	38600	12	24,91 ²	9,2	1,4	44,2	21,95	cabeceira	A
Chavantes	Paranapanema	Paranapanema	1970	27500	400	401,84 ²	78	352,7	8795	21,9	cabeceira	B
Rosana	Paranapanema	Paranapanema	1986	99000	220	230,32 ²	26	18,6	1920	24,15	foz	B
Alagados	Pitangui	Tibagi	1945	377	7,2	47,2	9,25	46	0,029	19,85	cabeceira	B
Apucarantina	Apucarantina	Tibagi	1958	513	2	16,9		12	0,015		intermediária	A
Harmonia ¹	Harmonia	Tibagi	1950		3	7,49 ²	12		8	20,9	intermediária	C
Patos	Patos	Ivaí	1949	1086	1,3	3,2	5,75	0,2	0,0008	18,5	cabeceira	C
Mourão	Mourão	Ivaí	1964	573	11,3	60	12,7	70	0,065	20,95	cabeceira	A
Cavernoso	Cavernoso	Iguaçu	1965	1460	2,9	3,73 ²	8,3			19,5	intermediária	A
Salto Santiago	Iguaçu	Iguaçu	1979	43900	208	376,99 ²	78		6753	21,6	intermediária	A
Salto Osório	Iguaçu	Iguaçu	1975	45800	51	180,16 ²	43		1270	21,2	foz	C
Salto Caxias	Iguaçu	Iguaçu	1998	57000	124	267,14 ²	53		3573	21,8	foz	A
Foz do Chopim	Chopim	Iguaçu	1970	3800	2,9	5,25 ²	6			20,05	foz	A
Jordão	Jordão	Iguaçu	1996	4700	3,4	21,74 ²	60		110	18,45	intermediária	C
Curucaca	Jordão	Iguaçu	1982		2	3,7 ²	10,5			17,55	intermediária	A
Foz do Areia	Iguaçu	Iguaçu	1980	29900	139	288,67 ²	135		5779	20,7	intermediária	C
Passauna ¹	Passaúna	Iguaçu	1978		14	35,30 ²		420		16,5	cabeceira	D
Piraquara ¹	Piraquara	Iguaçu	1979		3,3	40	18	438	0,5	19,9	cabeceira	C
Salto do Vau	Palmital	Iguaçu	1959	340	2		3,5		0,0003	16,2	intermediária	C
Iraí ¹	Iraí	Iguaçu	2000		15	20,12 ²	8,5	240		20	cabeceira	A
Santa Maria ¹	Piquiri	Piquiri	1950		0,1		4,3			16,7	cabeceira	A
Melissa	Melissa	Piquiri	1962	368	2,9		5,3			17,9	intermediária	A
Guaricana ¹	Arraial	Leste	1957		7	7,2	17	13	0,00683	19,95	cabeceira	C
Vossoroca ¹	São João	Leste	1949	160	5,1	18,49 ²	12,5		0,04	19	cabeceira	C
Salto do meio	Cubatão	Leste	1931	252	0,1	3,90 ²	6,2		0,0004	18,35	intermediária	C
Capivari ¹	Capivari	Leste	1970		12	123,5	43	48	156	19,95	cabeceira	C

Descrição do modelo

Para representar a estrutura das interações tróficas existentes nos reservatórios foi utilizado um programa de simulação *steady-state* (estado de equilíbrio), o Ecopath, do WorldFish Center (antigo International Center of Living Aquatic Resources Management (ICLARM), Manila, Filipinas) (Christensen et al., 2005). Esse programa combina os trabalhos desenvolvidos por Polovina (1984) e Polovina & Ow (1985), que estimam a biomassa e o consumo de vários elementos de um ecossistema aquático, com a teoria de Ulanowicz (1986) sobre a análise de fluxos entre os elementos do ecossistema. As bases do Ecopath são as teorias de Odum (1969) e Ulanowicz (1997), possibilitando descrever o desenvolvimento dos sistemas e respectiva maturidade e resiliência.

Na estruturação do modelo, os vários organismos de um ecossistema geralmente são agrupados em compartimentos, de acordo com seu habitat físico comum, dietas e características similares da história de vida (Yodzis & Winemiller, 1999), sem alterar os resultados dos atributos ecossistêmicos (Abarca-Arenas & Ulanowicz, 2002; Angelini & Agostinho, 2005).

A equação básica do modelo Ecopath é a de um sistema balanceado, isto é, sob condições de equilíbrio. Polovina (1984) afirma que existem condições de equilíbrio num sistema quando “a biomassa média anual para cada (ou grupo de) espécie não varia de ano para ano”, ou ainda se a soma das interações entre os componentes for maior que as interações do sistema com o meio externo (Christensen & Pauly, 1992). Num sistema em equilíbrio, o consumo de um predador (ou de um grupo de predadores) gera a mortalidade por predação de sua presa (ou de um grupo de presas), sendo isto descrito matematicamente pela expressão:

$$0 = B_i * (P/B)_i * EE_i - \sum_j (B_j * (Q/B)_j * DC_{ji}) - EX_i \quad \text{Expressão 1}$$

Onde, B_i – biomassa da presa (i); $(P/B)_i$ – produção/biomassa de (i), usualmente assumida igual à mortalidade total (Z_i); EE_i – eficiência ecotrófica de (i), que é a proporção da produção ecológica utilizada no sistema – varia de 0 a 1 (Polovina, 1984); B_j – biomassa do predador (j); $(Q/B)_j$ – consumo/biomassa do predador (j); DC_{ji} – fração da presa (i) na dieta do predador (j); EX_i – retirada de (i) do sistema.

Assim, para um ecossistema com n grupos (compartimentos), haverá n equações diferenciais lineares, formando uma matriz. Na elaboração do modelo não é necessária a determinação de todos os parâmetros de entrada para todos os componentes, pois o Ecopath liga a produção de um grupo à dos outros e usa essas ligações para estimar outros parâmetros, com base

na suposição de que a produção de um grupo tem de finalizar em algum lugar do sistema. Os dados necessários para o Ecopath foram reunidos e padronizados em ton/km² e ton/km²/ano.

O Ecopath é um software de livre acesso (<http://www.data.fisheries.ubc.ca/ecopath/>) e já conta com novas rotinas (para simulação temporal e espacial), que não serão utilizadas neste estudo. Descrições mais detalhadas do Ecopath podem ser encontradas em Christensen & Pauly (1992; 1993), Pauly et al. (2000) e Christensen et al. (2005).

Análise da qualidade dos modelos

A rotina *Ecoranger* foi usada para testar a sensibilidade de cada modelo construído. Essa rotina limita possíveis erros técnicos, pois ajusta parâmetros de contribuição que podem ser modificados dependendo da fonte de dados. Essa rotina também permite calcular o impacto sobre as estimativas resultantes adequadamente e é útil no refinamento de dados menos precisos.

O *Ecoranger* permite a entrada de dados que podem apresentar diversos valores distintos. As variáveis de entrada (p.ex. biomassa, P/B, Q/B, eficiências ecotróficas e todos os elementos da composição da dieta para cada compartimento) são, então, randomizadas e distribuídas de forma uniforme, triangular ou normal, definido a priori pelo modelador, para cada tipo de variável. O modelo resultante é avaliado, baseado em um critério também definido a priori, como por exemplo, o método dos resíduos dos mínimos quadrados. Esse processo é repetido por uma simulação de Monte Carlo e os modelos gerados (pelas randomizações) passam por um critério de seleção. O modelo melhor ajustado é escolhido usando o critério selecionado. Se a opção “Min. Residual” é selecionada o modelo resultante será o melhor ajustado dentro dessa opção. Então, a rotina introduz uma abordagem estatística para ajustar o modelo Ecopath, e o mais importante, ele estabelece critérios para o modelo que melhor se ajusta a uma série de restrições, auxiliando na parametrização quando os modelos não estão balanceados.

A rotina *Ecoranger* está disponível há vários anos, mas poucos trabalhos têm demonstrado sua aplicabilidade, principalmente devido à dificuldade de se descrever a distribuição de probabilidades de todos os parâmetros de entrada. Dessa forma, para facilitar essa tarefa e tornar esse processo mais transparente, Christensen et al. (2005) introduziram uma rotina de qualidade (“Pedigree Index”, Funtowicz & Ravetz, 1990) que serve para dois propósitos: descrever os dados de origem e avaliar os intervalos de confiança dos dados baseados em suas origens (Pauly et al., 2000). A qualidade de uma entrada no Ecopath é aqui entendida como a declaração codificada que categoriza sua origem (p.ex. o tipo de dado no qual a entrada é baseada, calculada de equações

empíricas ou estimada da literatura) e, devido a isso, é especificada a incerteza provável associada com a entrada. Como exemplo poder ser considerado os dados de produção/biomassa (P/B) e consumo/biomassa (Q/B) que, muitas vezes, são obtidos de tabelas, aumentando assim a incerteza associada aos valores de entrada.

O índice de qualidade é calculado para cada compartimento conforme os códigos de entrada recebidos. Para posterior comparação entre os modelos, os índices de qualidade gerados são agrupados em um único índice de qualidade geral, que varia de 0 a 1 e quanto mais próximo de 1, melhor a qualidade de um dado modelo.

Base de dados

Compartimentos “não-peixes”

Nos 30 reservatórios estudados (Tabela 1) foram realizadas duas amostragens, em julho e novembro de 2001, sendo que detalhes das coletas de cada um deles podem ser obtidos em Rodrigues L. et al. (2005a). Para fins comparativos, os modelos dos 30 reservatórios foram padronizados em relação ao número de compartimentos, ou seja, todos os modelos apresentam 15 compartimentos, divididos em dois grandes grupos: i) compartimentos não-peixes: fitoplâncton, perifiton, rotífero, cladóceros, copépodos, bactérias, protozoários, bentos, detritos; ii) compartimentos “peixes”: onívoros, insetívoros, piscívoros, herbívoros, detritívoros e invertívoros.

No Ecopath, a unidade de trabalho pode ser escolhida entre as seguintes unidades de energia: Joules (J/m^2); kilo-calorias ($kcal/m^2$); gramas de Carbono ($g C/m^2$); gramas de peso úmido ($g ww/m^2$); gramas de peso seco ($g dw/m^2$); toneladas (ton/km^2). Ou ainda em unidades de nutrientes: miligramas de nitrogênio (mgN/m^2); miligramas de fósforo (mgP/m^2). Quando os dados não estiverem na mesma unidade pode-se usar tabelas que convertem um tipo de unidade em outra (Optiz, 1993; Jørgensen, 1986). Neste trabalho os dados foram todos convertidos em $ton/km^2/ano$. Para conversão dos compartimentos “não-peixes”, os cálculos foram baseados em Angelini & Gomes (no prelo). Os valores encontrados serviram de referência para as estimativas iniciais de biomassa para todos os compartimentos. A padronização dos dados de entrada de biomassa para os compartimentos “não-peixes” seguiu o protocolo descrito a seguir:

Fitoplâncton e perifiton

Os valores quantitativos básicos do compartimento fitoplâncton, coletados e apresentados em Rodrigues, L.C. et al. (2005) e Train et al. (2005) estão em mm^3/l . Como a maior

parte desse compartimento ocorre próxima à superfície, isto é, na zona eufótica (que aqui é dimensionada em km), o valor dessa zona multiplicado pela área do reservatório (km^2), fornece o volume de água da zona eufótica em km^3 , que pode ser transformado em m^3 se multiplicado por 10^9 . Assim, com o valor de fitoplâncton em mm^3/l multiplicado por 1000, obtém-se o valor na unidade mm^3/m^3 . Dessa forma, o fitoplâncton total será este valor multiplicado pelo volume em m^3 da zona eufótica, que dividido pela área do reservatório em m^2 , é o valor final de fitoplâncton em gramas/m^2 , uma vez que consideramos que 1 mm^3 é igual a 1 grama. Exemplificando, para o reservatório de Rosana, o biovolume médio do fitoplâncton foi de $0,102009 \text{ mm}^3/\text{l}$ e a zona eufótica de $0,007 \text{ km}$ (ou 7 metros). Como a área desse reservatório é de 220 km^2 ($220.000.000 \text{ m}^2$), se tem um volume na zona eufótica de $1,54 \text{ km}^3$ ($1.540.000.000 \text{ m}^3$). Como o valor do biovolume do fitoplâncton é de $102,0090 \text{ mm}^3/\text{m}^3$ ($0,102009 * 1000$), esse valor, multiplicado pelo volume da zona eufótica, resulta em $157.093.811.233,33 \text{ mm}^3$, que dividido pela área do reservatório (em m^2) fornece o valor de $714,06 \text{ g}/\text{m}^2$, que é a informação de Biomassa (B) de entrada do fitoplâncton no Ecopath para o reservatório de Rosana. Lembrar que g/m^2 é equivalente a ton/km^2 . Os dados referentes ao compartimento perifiton, apresentados em Rodrigues, L. et al. (2005b) e Felisberto & Rodrigues (2005), já estão na unidade g/m^2 e, então, entraram diretamente no Ecopath, somente alterando a unidade para ton/km^2 .

Zooplâncton

A comunidade zooplânctônica, dos reservatórios considerados neste estudo, foi investigada por Lansac-Tôha et al. (2005). Esses autores dividiram a comunidade em 4 grupos: testáceos, rotíferos, cladóceros e copépodos. O primeiro grupo não foi considerado na padronização, enquanto que os demais, por terem tamanhos diferentes, foram tratados separadamente e apenas no final, quando necessário, unidos no mesmo compartimento. A unidade principal usada para expressar a abundância do zooplâncton foi o número de indivíduos/ m^3 , que então foram transformados em gramas/m^3 com uma multiplicação simples usando o seguinte referencial: 1 rotífero pesa, em média, $0,0005 \text{ gramas}$ e 1 copépodo ou cladóceros $0,001 \text{ gramas}$. Da mesma forma como calculado para o fitoplâncton, foi usada a zona eufótica e a área do reservatório. A seguir, seguem os cálculos para rotíferos, do reservatório de Mourão. Foram coletados, em média, $27.433,62 \text{ indivíduos}/\text{m}^3$, que multiplicados por $0,0005 \text{ g}$ (peso de cada rotífero) fornece $13,72 \text{ g}/\text{m}^3$. Assim, é necessário transformar a massa em m^3 para massa em m^2 . Como a lâmina de água na qual o zooplâncton ocorre é de $0,004 \text{ km}$ e o reservatório tem uma área de $11,2 \text{ km}^2$, o volume que

os rotíferos ocupam é de $0,04480 \text{ km}^3$ ou $44.800.000 \text{ m}^3$, que multiplicados por $13,72 \text{ g/m}^3$, fornece $614.656.000$ gramas de rotíferos que, dividido pela área total do reservatório em m^2 ($11,2 * 10^6$) resulta em $54,88 \text{ g/m}^2$. Somando esse valor aos de cladóceros ($18,842 \text{ g/m}^2$) e cópepodos ($24,004 \text{ g/m}^2$), se tem, então, a biomassa para os três grupos zooplanctônicos, que foram posteriormente agrupados em um único grupo para entrada no Ecopath.

Bactérias e Protozoários

Recentemente, o maior número de estudos de bactérias e protozoários tem alterado o enfoque dos estudos sobre teias alimentares, que passaram a dar ênfase no papel central das bactérias na base de cadeia dos ecossistemas, e dos protozoários como consumidores desses microorganismos e também como alimento para o zooplâncton. Pagioro et al. (2005) avaliaram o grau de trofia em seis reservatórios do Paraná, tentando estabelecer a ocorrência e abundância das bactérias com a caracterização limnológica desses corpos da água. A unidade básica usada no estudo de bactérias é o número de células por ml (cel/ml), que depois é convertido para microgramas de carbono por litro ($\mu\text{gC/l}$) através de medidas do biovolume. Como ocorreram duas coletas desse compartimento, foi calculada uma média e essa foi extrapolada para a lâmina da água do reservatório correspondente à coleta. Para os cálculos foram considerados a coluna da água total, a área do reservatório e a conversão que 1 grama de Carbono equivale a 10 gramas de peso úmido (WW) para os tecidos orgânicos (Optiz, 1993). Como exemplo é apresentado os cálculos para o reservatório de Foz do Areia que apresentou valores do bacterioplâncton correspondente a 140,3 e 108,5 $\mu\text{gC/l}$ para julho e dezembro de 2001 respectivamente, com média de 124,4 $\mu\text{gC/l}$. A lâmina da água de Foz do Areia corresponde a $607.747.725 \text{ m}^3$, calculados pela multiplicação de 0,135 km de profundidade (135 metros) por 139 km^2 de área ($0,135 * 139 = 1,88 * 10^8$). Assim, para finalizar os cálculos, deve-se multiplicar 124,4 $\mu\text{gC/l}$ por mil (1000 litros = 1 m^3) e pelo valor correspondente da lâmina de água (188.000.000). Esse valor é, então, dividido pela área do reservatório em m^2 ($139 * 10^6 = 139.000.000$), para converter a $\mu\text{gC/m}^2$ e, então, convertida para $\mu\text{gWW/m}^2$ (multiplicando por 10) e essa para gWW/m^2 (dividindo por 10^6). Dessa maneira, para o reservatório de Foz do Areia, a entrada inicial de biomassa para o compartimento bactérias é de 5,5 gWW/m^2 . Essas mesmas conversões foram realizadas para o compartimento protozoários. Assim, o valor médio de protozoários observado no reservatório de Foz do Areia foi 728.544 $\mu\text{g/l}$ que, após cálculos, corresponde a uma biomassa de 0,729 gWW/m^2 .

Bentos

Estudos da comunidade bentônica têm aumentado consideravelmente ao longo dos anos, devido, principalmente, ao fato de que foi constatado seu uso como um bom indicador de qualidade de água e ambiental dos ecossistemas e da importância de seus organismos na alimentação de peixes. Takeda et al. (2005a; b) e Higuti et al. (2005) estudaram esses organismos nos reservatórios considerados neste estudo, com ênfase em Chironomidae e moluscos bivalves. De todos os compartimentos não-peixes esses são os mais fáceis de serem transformados para inserção no Ecopath, uma vez que o método de amostragem usado (draga tipo van Veen) permite estimar a densidade dos organismos (número de indivíduos/m²). Assim, apesar da elevada variabilidade de espécies, tamanhos e formas dos organismos, adotou-se que cada indivíduo pesava 0,001 grWW (Optiz, 1993). Dessa forma, para o reservatório de Salto do Vau o número de organismos que era de 3.374 por m² foi padronizado para 3,374 grWW/m².

Os dados referentes à P/B, Q/B e EE dos compartimentos “não-peixes” foram estimados com base na literatura. As variáveis P/B e Q/B foram padronizadas para todos os reservatórios (Tabela 2).

Tabela 2. Fontes dos dados e valores padronizados de produção/biomassa (P/B) e consumo/biomassa (Q/B) dos compartimentos “não-peixes” usados para calcular a estrutura trófica de 30 reservatórios, localizados no Estado do Paraná, usando o software Ecopath.

Compartimento	P/B	Q/B	Fonte de dados
Fitoplâncton	183	-	P/B em Train & Rodrigues (1997); Thomaz (1991); Thomaz et al. (1997); EE em Silva Jr. (1998)
Perifíton	2400	-	P/B em Rodrigues (1998)
Zooplâncton			P/B em Angelini et al. (1996); composição da dieta em Lansac-Tôha et al. (1997); Q/B em Sepaúba-Tavares et al. (1994); EE em Silva Jr. (1998)
(Rotífero)	24	60	
Cladóceros	12	30	
Copépodo)	6	15	
Bactéria	360	600	P/B e Q/B em Šimek & Straškrabová (1992); Wetzel (1995) e Hall Jr. & Meyer (1998)
Protozoário	365	780	B, P/B em Optiz (1993)
Bentos	10,4	26	P/B em Brey (1999) e Morin & Bourassa (1992); composição da dieta e Q/B em Mihuc (1997) e Cummins & Klug (1979)

Compartimentos “peixes”

As espécies de peixes capturadas nos 30 reservatórios, com uso de redes de espera de diferentes malhagens, foram agrupadas em 6 compartimentos, de acordo com a categoria trófica de

cada espécie (Anexo 1). Os parâmetros da expressão 1 (P/B e Q/B) e a matriz de composição da dieta foram, respectivamente, estimados e baseados em referências (Anexo 1).

Os dados de abundância em peso, amostrados por coleta, foram expressos em captura por unidade de esforço e em kg/m^2 e, posteriormente, convertidos em ton/km^2 para entrada de biomassa (B) no Ecopath. Os valores de P/B e Q/B (Anexo 1) foram as médias calculadas para as espécies dentro de uma categoria trófica (seis compartimentos), conforme proposto por Angelini & Agostinho (2005).

A eficiência ecotrófica (EE) é a fração da produção do grupo consumida por predadores, ou seja, a quantidade de matéria aproveitada na cadeia trófica. Valores próximos a 1 indicam maior eficiência ecotrófica, de forma que, o grupo é considerado um excelente predador e/ou é muito consumido. Já uma EE baixa significa que o grupo não consome e nem é consumido por nenhum outro grupo. A EE é usualmente calculada por meio dos outros parâmetros de entrada no modelo Ecopath, não existindo, então, medida de campo ou relação empírica para sua estimativa (Christensen et al., 2005). A EE é importante, pois é um parâmetro bastante usado para calibração dos modelos Ecopath. Dessa forma, uma EE maior que 1 é sinal que algo está errado, pois indica falta de equilíbrio do modelo e os valores de entrada devem ser repensados. A nova versão do Ecopath faz isto automaticamente (rotina “automatic mass balance”). Em geral, é recomendado tentar manter a calibração entre os valores de 0,8 e 0,99 (Christensen et al., 2005).

Parâmetros utilizados para descrições dos modelos

Para a comparação dos modelos dos 30 reservatórios, padronizados em número de compartimentos e também em P/B e Q/B para os compartimentos “não-peixes”, foram escolhidos os principais atributos ecossistêmicos, de acordo com Christensen & Pauly (1998). Esses autores afirmam que com as saídas do Ecopath é possível estimar praticamente todos os 24 atributos descritos por Odum (1969). Dessa forma, os atributos utilizados foram: Produção Primária Total/Respiração Total, Produção Primária Total/Biomassa Total, Biomassa Total/Total de Fluxos, Produção Líquida do Sistema, Tamanho Médio ($T_m = \text{Biomassa Total}/\text{Produção Primária Total}$), Tempo Médio de Residência ($T_{mr} = \text{Biomassa Total}/\text{Total Exportado}$), Proporção de Fluxos Originados em Detritos, Razão de Schödinger ($R_s = \text{Respiração Total}/\text{Biomassa Total}$), Biomassa Total, Índice de Ciclagem de Finn, Ascendência e “Overhead”.

RESULTADOS

A primeira entrada no Ecopath corresponde à matriz de composição da dieta, que sumariza as relações tróficas entre os diversos compartimentos de um reservatório. Na tabela 3 é apresentada essa matriz para o reservatório de Salto Caxias, sendo ela muito semelhante aos demais reservatórios, com mudanças mais pronunciadas nas dietas dos compartimentos 10 a 14.

Tabela 3. Exemplo da matriz de composição da dieta do reservatório de Salto Caxias para o modelo Ecopath. Valores correspondem à proporção dos compartimentos das linhas nas dietas dos compartimentos das colunas. A soma das colunas é igual a 1.

Nº. Presa/Predador	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1 Fitoplâncton	0,350	0,450	0,450	0,100	0,400	0,050	0,050			0,200	0,050	
2 Perifíton	0,050	0,050	0,050	0,100	0,100	0,050	0,050			0,200	0,050	
3 Rotífera	0,100	0,150				0,050	0,050	0,050				0,050
4 Copépoda		0,050				0,050	0,050	0,050				0,050
5 Cladóccera							0,050	0,050				0,050
6 Bactéria	0,100		0,100		0,500		0,050				0,050	
7 Protozoário	0,200	0,100	0,200			0,050	0,050				0,050	
8 Bentos						0,100	0,050	0,100			0,050	0,650
9 Onívoros									0,450			
10 Insetívoros									0,100			
11 Piscívoros									0,249			
12 Herbívoros									0,100			
13 Detritívoros									0,100			
14 Invertívoros									0,001			
15 Detritos	0,200	0,200	0,200	0,800		0,450	0,300				0,750	
16 Import						0,200	0,300	0,750		0,600		0,200

Depois da integração dos diversos dados básicos de entrada, todos os modelos foram balanceados. Na avaliação do impacto sobre os resultados finais da possível variabilidade nos parâmetros de entrada, usando a rotina *Ecoranger* (Christensen et al., 2005), verificou-se que a composição da dieta e a biomassa de alguns grupos foram modificadas (uma vez que essas apresentaram as maiores incertezas quando comparadas às demais variáveis de entrada), para obter valores de EE menor do que um. Os resultados do *Ecoranger* apresentaram uma variabilidade de 1 a 200 rotinas aceitáveis (“acceptable runs”; simulação de Monte Carlo) para os 30 reservatórios, com a soma dos desvios mínimos variando de 6,989 a 58,697. Essa amplitude de variação indica que todos os modelos estão robustamente ajustados. Um índice de qualidade médio (“Pedigree index”) de 0,733 (mínimo 0,596; máximo 0,962) foi obtido, valor que está dentro do critério de qualidade total discutido por Christensen et al. (2005). Os valores de entrada foram, posteriormente,

validados pela consistência dos valores de produção/consumo e pelos valores das EEs para todos os grupos considerados, que foram menores do que um.

Os resultados da parametrização básica para biomassa, eficiências ecotróficas, nível trófico, para todos os compartimentos e, produção/biomassa e consumo/biomassa para os compartimentos “peixes” estão apresentados como médias, mínimos e máximos para os 30 reservatórios analisados, na tabela 4. O compartimento herbívoros apresentou a maior biomassa média (Tabela 4), seguido por onívoros, insetívoros, detritívoros, invertívoros e piscívoros. O valor máximo de biomassa para os herbívoros foi encontrado em Curucaca e o mínimo em Harmonia.

De maneira geral, a P/B foi maior para organismos em menores níveis tróficos, tanto nos compartimentos “não-peixes” como nos compartimentos “peixes”. Para os compartimentos “peixes”, herbívoros apresentou maior P/B, seguido por onívoros, detritívoros, insetívoros, piscívoros e invertívoros. A maior P/B foi verificada em Apucarantina para os herbívoros (56,76 ano⁻¹), enquanto que o menor valor foi encontrado em Harmonia para os piscívoros (0,21 ano⁻¹).

O consumo/biomassa (Q/B) apresentou tendência de maiores valores para os detritívoros, seguido por onívoros, herbívoros, piscívoros, insetívoros e invertívoros. O maior valor de Q/B foi verificado em Rosana para os detritívoros (148,8 ano⁻¹) e o menor em Harmonia para os piscívoros (4,6 ano⁻¹).

Valor de 0,00 para a EE foi obtido para perifíton (Capivara, Taquaruçu, Salto Grande e Chavantes), cladóceros (Capivara, Taquaruçu, Canoas I, Chavantes, Guaricana e Vossoroça), bactérias (Capivara e Salto Grande) e protozoários (Foz do Chopim), indicando que, possivelmente, esses compartimentos são pouco consumidos em tais reservatórios. A EE calculada para os demais compartimentos foi alta. Todos os compartimentos “peixes” apresentaram EE máxima (1) (Tabela 4), mas a amplitude de variação dentro desse compartimento também foi alta. Onívoros apresentaram EE de 1 em Capivara, Taquaruçu e Rosana, enquanto que o menor valor foi registrado em Guaricana (0,06). Para insetívoros e herbívoros, EE máxima foi obtida em Taquaruçu e Chavantes, além de Patos para insetívoros, enquanto que Capivari (0,08) e Curucaca (0,03) apresentaram os menores valores, respectivamente. Já para os detritívoros e invertívoros, valores máximos de EE foram obtidos em Rosana, Salto Santiago e Santa Maria e, Taquaruçu e Chavantes, respectivamente, enquanto que o menor valor para ambos foi obtido em Harmonia (0,09 e 0,05, respectivamente). O compartimento piscívoros apresentou EE de um para quase todos os reservatórios, exceto Taquaruçu (0,31) e Capivara (0,33).

Tabela 4. Resultados da parametrização básica no Ecopath, para os 30 reservatórios amostrados no Estado do Paraná. Média (mínimo – máximo).

Nº.	Compartmento	B (t*km⁻²)	P/B (ano⁻¹)	Q/B (ano⁻¹)	EE	Nível trófico
1	Fitoplâncton	335,41 (7,59 – 670,25)	183	-	0,29 (0,01 - 1,00)	1
2	Perifiton	99,62 (0,00 – 150,50)	2400	-	0,46 (0,00 - 1,00)	1
3	Rotífera	3,98 (0,37 – 5,09)	24	60	0,63 (0,02 - 1,00)	2,63 (2,20 - 2,90)
4	Cladóccera	3,77 (0,03 – 7,14)	12	30	0,26 (0,00 - 1,00)	2,40 (2,12 - 2,61)
5	Copépoda	1,82 (0,05 – 3,22)	6	15	0,38 (0,08 - 1,00)	2,51 (2,14 - 3,13)
6	Bactérias	2,80 (0,29 – 4,28)	360	600	0,47 (0,00 - 1,00)	2
7	Protozoários	2,44 (0,05 – 5,08)	365	780	0,59 (0,00 - 1,00)	2,55 (2,00 - 3,00)
8	Bentos	4,00 (0,23 - 24,20)	10,4	26	0,80 (0,02 - 1,00)	2,55 (2,20 - 3,44)
9	Onívoros	2,56 (0,02 - 11,10)	6,23 (0,39 - 25,30)	39,47 (6,24 - 111,80)	0,65 (0,06 - 1,00)	2,73 (2,11 - 3,59)
10	Insetívoros	2,33 (0,02 - 12,60)	4,55 (1,00 - 13,30)	23,23 (5,00 - 90,17)	0,67 (0,08 - 1,00)	3,40 (2,00 - 4,32)
11	Piscívoros	1,57 (0,35 – 6,01)	2,99 (0,21 - 10,30)	23,76 (4,60 - 71,75)	0,95 (0,31 - 1,00)	4,01 (3,17 - 4,90)
12	Herbívoros	2,96 (0,10 - 19,13)	8,16 (1,00 - 56,76)	29,26 (10,00 - 79,29)	0,57 (0,03 - 1,00)	2,02 (2,00 - 2,46)
13	Detritívoros	2,31 (0,02 – 9,86)	5,29 (0,48 - 14,65)	44,72 (6,97 - 148,80)	0,58 (0,09 - 1,00)	2,07 (1,00 - 2,48)
14	Invertívoros	2,26 (0,01 - 14,58)	2,16 (0,36 - 12,00)	20,02 (3,04 - 64,17)	0,66 (0,05 - 1,00)	3,43 (2,89 - 4,04)
15	Detritos	-	-	-	0,42 (0,02 - 1,00)	-

Análises da estrutura dos níveis tróficos mostram que, para os compartimentos “peixes”, os piscívoros (NT = 4,01) foram os predadores de topo na maioria dos reservatórios, exceto em Curucaca (invertívoros; NT = 3,54), Cavernoso, Foz do Chopim, Jordão e Taquaruçu (insetívoros; NT = 3,45, 3,59, 4,32 e 3,56, respectivamente). Onívoros, detritívoros e herbívoros, consumidores secundários, apresentaram níveis tróficos entre 2,00 e 3,59. O maior valor para NT foi encontrado para os piscívoros (4,9) no reservatório de Salto Grande. A maior parte da biomassa está concentrada nos dois primeiros níveis tróficos. A eficiência de transferência foi baixa, e diminuiu com o aumento dos níveis tróficos, variando entre 9,3 e 0,1%.

A produção primária total/respiração total (PPT/RT) apresentou valor médio de 7,16. 50% (15) dos reservatórios apresentaram PPT/RT < 2 (Anexo 2). O reservatório de Vossoroça teve um valor de PPT/RT = 1,01, enquanto que Salto Santiago e Salto do Vau foram os reservatórios que apresentaram valores subseqüentes mais próximos a 1 (Tabela 5).

A produção primária total/biomassa total (PPT/BT) apresentou valor médio de 317,95 ano⁻¹. O menor valor de PPT/BT foi encontrado em Rosana (95,79 ano⁻¹) e o maior em Curucaca (1128,32 ano⁻¹) (Tabela 5). A biomassa total/fluxos totais (BT/FT) apresentou valores extremamente baixos, variando de 0 a 0,003 (Anexo 2).

A produção líquida do sistema (PLS) é a diferença entre a produção primária total e a respiração total (Christensen et al., 2005). A PLS apresentou valor médio de 37.596.819,44 t/km²/ano. Harmonia, com -68.003.590,00 t/km²/ano, teve a menor PLS, enquanto que Canoas II (315.268.000,00 t/km²/ano) apresentou o maior valor. Além de Harmonia, os reservatórios de Cavernoso, Foz do Chopim, Patos, Rosana, Salto Caxias, Salto do Meio e Salto do Vau apresentaram valores negativos de PLS (Tabela 5; Anexo 2). O tamanho médio dos caminhos, como a BT/FT, também apresentou valores baixos, variando de 0,0009 a 0,0104 (Anexo 2).

Inicialmente desenvolvido por Finn (1976), o índice de ciclagem de Finn (ICF) é a proporção do total de fluxos reciclados no próprio sistema (Christensen et al., 2005). O ICF apresentou valor médio de 14,69%. Para o reservatório de Foz do Chopim, o valor de ICF foi 0,001%, enquanto que para Cavernoso correspondeu a 0,01%. Por outro lado, o maior valor foi 78,40%, para o reservatório de Rosana (Tabela 5; Anexo 2). O comprimento do caminho (CC) apresentou valor médio de 3,07. O valor máximo de CC foi observado em Rosana (9,02) e o mínimo em Foz do Areia e Alagados (2,05) (Tabela 5; Anexo 2).

O tempo médio de residência (TmR) apresentou valor médio de 0,0272. O reservatório de Vossoroça apresentou o maior valor para esse atributo (0,697), enquanto que o reservatório de

Salto do Vau teve o valor mínimo (-0,03) (Tabela 5; Anexo 2). Nota-se que todos os valores foram baixos para esse atributo.

A proporção de fluxos originados em detritos (PFOD) apresentou valor médio de 0,514. O maior valor foi observado em Rosana (0,77) e o menor em Cavernoso (0,02) (Tabela 5; Anexo 2). A razão de Schödinger (Rs) apresentou média de 290,72 ano⁻¹, com mínimo de 3,00 ano⁻¹ (Foz do Areia) e máximo de 2.538,71 ano⁻¹ (Harmonia). Cabe destacar que todos os valores para esse atributo foram positivos (Tabela 5; Anexo 2).

O “overhead” para os reservatórios analisados apresentou valor médio de 42,70%. Valor mínimo foi encontrado em Foz do Chopim (4,30%) e máximo em Salto do Vau (70,80%; Tabela 5). Porém, cabe ressaltar que 12 reservatórios apresentaram valores maiores que 50% e 21 maiores que 30% (Anexo 2). A ascendência apresentou valor médio de 54,94%. O valor mínimo para esse atributo foi observado no reservatório de Salto do Vau (29,10%) e o valor máximo em Foz do Chopim (88%) (Tabela 5).

Tabela 5. Atributos ecossistêmicos escolhidos, de acordo com Christensen & Pauly (1998), para representar os 24 atributos de Odum (1969), com respectivas tendências de amadurecimento e os principais valores quantificados, para alguns dos 30 reservatórios do Estado do Paraná, calculados por meio do uso do software Ecopath (BT = Biomassa Total; PT = Produção Primária Total; TEx = Total Exportado; ReT = Respiração Total ; Tf = Total de Fluxos do Sistema). Valores em negrito se referem aos mínimos e máximos encontrados para o respectivo atributo.

Parâmetro/Reservatório	Em desenvolvimento	Maduro	Canoas II	Harmonia	Salto Santiago	Rosana	Foz do Chopim	Curucaca	Vossorooca	Foz do Areia	Salto do Vau
Índice da teoria ecossistêmica											
Produção Primária Total/Respiração Total	> 1 ou < 1	≈ ou = 1	7,45	0,16	1,14	0,49	0,69	11,53	1,01	60,43	0,82
Produção Primária Total/Biomassa Total	Alta	Baixa	181,20	416,41	238,58	95,79	845,55	1128,32	179,31	181,19	152,12
Biomassa Total/Fluxos Totais	Baixa	Alta	0,002	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,002	0,003	0,001
Produção Líquida do Sistema (t/km ² /ano)	Alta	Baixa	3,15*10⁸	-6,80*10⁷	3,13*10 ⁵	-1,37*10 ⁵	-5,73*10 ⁵	5,73*10 ⁵	6,67*10 ⁴	3,09*10 ⁶	-1,53*10 ³
Tamanho médio (BT/PT)	Pequeno	Grande	0,0055	0,0024	0,0042	0,0104	0,0012	0,0009	0,0056	0,0055	0,0066
Tempo médio de residência (BT/TEx)	Rápido	Lento	0,006	-0,002	0,012	-0,010	-0,003	0,001	0,697	0,006	-0,030
Proporção de fluxos originados em detritos	Irrelevante	Importante	0,59	0,69	0,34	0,77	0,26	0,55	0,45	0,51	0,69
Razão de Schödinger (ReT/BT)	Pobre	Boa	24,31	2538,71	209,50	195,62	1233,50	97,85	177,88	3,00	186,00
Índice de ciclagem											
Índice de ciclagem de Finn (%)	Aberto	Fechado	9,24	33,46	1,57	78,40	0,001	5,32	3,85	0,70	37,28
Comprimento do caminho – [Tf/ (TEx+ReT)]	Pequeno	Grande	2,50	2,81	2,41	9,02	3,12	2,30	2,90	2,05	5,06
Índices de informação											
“Overhead” (%)	Alto	Baixo	48,80	48,80	37,70	39,20	4,30	47,00	22,80	21,30	70,80
Ascendência (%)	Baixa	Alta	51,20	47,50	58,30	60,70	88,00	53,00	67,60	78,70	29,10

DISCUSSÃO

Como em qualquer modelo usando o Ecopath, as saídas e a conseqüente incerteza dos resultados estão fortemente relacionadas aos parâmetros de entrada. Nesse sentido, a variabilidade dos modelos Ecopath foi determinada por meio de análises de sensibilidade (índice de qualidade e *Ecoranger*) incorporadas no software (Christensen et al., 2005). Para os lagos africanos, Ébrié e Nokoué, Villanueva et al. (2006a) encontraram índices de qualidade de 0,75 e 0,79, respectivamente, com respectivas somas dos desvios mínimos de 16,06 e 11,27. Esses resultados são semelhantes aos encontrados neste estudo, porém com uma soma dos desvios menores àquelas aqui obtidas. Villanueva et al. (2006a) também destacam o problema das estimativas dos parâmetros de entrada ser obtidos da literatura e recomendam a necessidade de estudos específicos.

As maiores modificações, para os 30 reservatórios, foram realizadas nas entradas de biomassa, composição da dieta e na eficiência ecotrófica (EE), parâmetros que geralmente apresentam maiores incertezas e a maioria dos modelos que usam o Ecopath apresenta esse mesmo padrão de modificações (Rosado-Solórzano & Guzmán del Próo, 1998; Morales-Zárate et al., 2004; Angelini & Agostinho, 2005; Villanueva et al., 2006a; 2006b; Fetahi & Mengistou, 2007). Segundo Christensen et al. (2005), a EE é a fração da produção que é consumida no sistema, varia entre 0 e 1, e para grupos com considerável pressão de predação ela é de aproximadamente 1. Nos 30 reservatórios aqui modelados, o grupo piscívoros apresentou EE igual a 1 na maioria deles (exceto Taquaruçu e Capivara), demonstrando a alta pressão de predação intraguilda nesse grupo. Contudo, os produtores primários incluindo fitoplâncton, perifíton e detritos foram subexplorados na maioria dos reservatórios. A baixa EE para fitoplâncton e perifíton mostra que esses dois grupos são pouco utilizados como alimento na maioria dos reservatórios, assim, parecem não serem fatores limitantes ao aumento da produtividade nesses ecossistemas. Porém, essa baixa EE também pode ser decorrente do método utilizado para a análise de conteúdos estomacais. Além disso, a análise limitou-se a conteúdos estomacais de espécimes adultos, enquanto que jovens de espécies herbívoras que mais utilizam esse recurso, não foram considerados. Fetahi & Mengistou (2007) verificaram que, no lago Awassa (Etiópia), o fitoplâncton também é pouco consumido e a maior parte do excesso de produção vai para detrito.

O grande acúmulo de biomassa nos primeiros níveis tróficos concorda com a maioria dos estudos. Villanueva et al. (2006b), estudando as relações tróficas no reservatório de Bagré, Burkina Faso, África, encontraram maior concentração de biomassa nos níveis tróficos 1 a 3.

Villanueva et al. (2006a), comparando a estrutura trófica e as interações em duas lagoas tropicais na África, constataram maior concentração de biomassa nos dois primeiros níveis tróficos em ambas as lagoas. Para os reservatórios de Ria Formosa, Portugal (Gamito & Erzini, 2005) e Parakrama Samudra, Sri Lanka (Villanueva et al., no prelo), a maior parte da biomassa esteve concentrada nos níveis dos produtores e herbívoros/detrítivos, os quais correspondem aos níveis tróficos 1 e 2, respectivamente.

A eficiência de transferência foi baixa nos 30 reservatórios, porém foi consistente com a teoria de que em níveis tróficos superiores a eficiência deve diminuir (Lindeman, 1942). Observações semelhantes foram encontradas por Manickchand-Heileman et al. (1998), Carrer & Opitz (1999), Zetina-Rejón et al. (2003) e Villanueva et al. (2006a). Eficiências de transferência comparativamente semelhantes às deste trabalho foram encontradas por Gamito & Erzini (2005) no reservatório de Ria Formosa, Portugal (de 0,2 a 6,0%) e por Villanueva et al. (no prelo) no reservatório de Parakrama Samudra, Sri Lanka (de 2,0 a 7,4%). Contudo, eficiências maiores foram observadas por Villanueva et al. (2006b) para o reservatório de Bagré, África. Por outro lado, Angelini & Agostinho (2005) notaram não haver diminuição na eficiência de transferência nos níveis tróficos superiores, pelo método clássico de divisão das espécies em compartimentos, para a planície de inundação do alto rio Paraná. Então, esses autores utilizaram um método de agregação das espécies em compartimentos, o que causou a diminuição da eficiência de transferência nos níveis tróficos superiores sem alterar o resultado dos outros atributos ecossistêmicos. Esse fato, segundo Manickchand-Heileman et al. (1998), pode estar associado ao grande número de predadores de topo, os quais criam ciclos alimentares (“feeding loops”) gerados pela predação entre os piscívoros, originando grande redundância nos níveis tróficos superiores e mantendo a eficiência de transferência elevada, como a encontrada por Angelini & Agostinho (2005).

Odum (1969) descreveu 24 atributos de ecossistemas ligados aos fluxos internos, ao controle de retro-alimentação e ao aumento da diversidade. Esta avaliação termodinâmica permite medir o estágio de amadurecimento dos ecossistemas, além de verificar o desempenho de cada componente, alicerçando o manejo de populações. A razão produção primária total/respiração total (PPT/RT) foi considerada por Odum (1969) como um importante atributo para a descrição da maturidade de um ecossistema. Nos estágios iniciais de desenvolvimento de um sistema, é esperado que a produção exceda a respiração, fazendo com que a razão seja maior do que 1. Em sistemas maduros a razão aproxima-se de 1, sendo que a energia fixada é aproximadamente balanceada pelo custo de manutenção. Para os 30 reservatórios analisados, foi observado que 15 (50%) apresentaram

valores de $PPT/RT < 2$, podendo ser considerados sistemas próximos à maturidade. Ainda usando esta variável como critério, os demais podem ser considerados sistemas jovens que ainda estão em desenvolvimento, sendo mais susceptíveis a perturbações.

Um estudo comparativo desses mesmos 30 reservatórios foi compilado por Angelini & Gomes (no prelo), porém os modelos apresentaram número de compartimentos diferentes entre si. Ao contrário, neste estudo o número de compartimentos (15) foi padronizado para possibilitar comparações. Assim, Costa et al. (no prelo) estudando os reservatórios da bacia do rio Paranapanema (mesmos aqui considerados), concluíram que Chavantes e Salto Grande estão próximos à maturidade. Piana et al. (no prelo) estudando os reservatórios das bacias dos rios Tibagi e Ivaí destacam que apenas o reservatório de Patos, com $PPT/RT = 1,31$, pode ser considerado maduro. Igualmente, para os reservatórios da bacia do rio Iguaçu, Loureiro-Crippa et al. (no prelo) destacam que apenas o reservatório de Cavernoso está próximo à maturidade. Embora com valores elevados para a razão PPT/RT , Rangel e Souza et al. (no prelo), estudando os reservatórios próximos a Curitiba (bacia Leste), afirmam que os de Salto do Meio e Capivari ($PPT/RT = 11,42$ e $8,28$, respectivamente) estão mais próximos à maturidade quando comparado aos demais. Finalmente, Gubiani et al. (no prelo), estudando os reservatórios da bacia do rio Piquiri e dos tributários do rio Iguaçu, afirmam que Curucaca e Melissa são reservatórios maduros.

Angelini (2002) comparou os ecossistemas do reservatório de Itaipu e da planície de inundação do alto rio Paraná (Brasil). Este autor encontrou valores da razão PPT/RT de 6,3 e 6,8 para o reservatório de Itaipu, em dois períodos de tempo distintos, e de 2,1 para a planície de inundação, concluindo que a planície apresenta maior maturidade do que o reservatório. Gamito & Erzini (2005) encontraram valor de 1,009 para a razão PPT/RT no reservatório de Ria Formosa (Portugal), e consideraram esse como um sistema maduro. Villanueva et al. (2006a), comparando duas lagoas tropicais africanas, concluíram que a lagoa Nokoué ($PPT/RT = 1,126$) é mais madura do que a lagoa Ébrié ($PPT/RT = 5,055$). Fetahi & Mengistou (2007), estudando o lago Awassa (Etiópia), concluíram que este é um sistema jovem, ainda em desenvolvimento ($PPT/RT = 5,834$).

A razão entre a produção primária total/biomassa total (PPT/BT) também indica a maturidade de um ecossistema. Em sistemas imaturos, a produção excede a respiração para a maioria dos grupos, e como consequência, é esperado que a biomassa acumule com o passar do tempo. Os valores desse atributo para todos os reservatórios estudados foram altos, com destaque para Cavernoso e Curucaca, os quais apresentaram valores acima de 1000. Dessa maneira, de acordo com Odum (1969), todos os 30 reservatórios poderiam ser considerados imaturos. Os

elevados valores de PPT/BT corroboram os resultados encontrados por Angelini & Gomes (no prelo) para esses mesmos 30 reservatórios. Angelini (2002) também encontrou valores elevados de PPT/BT para a planície de inundação (10,30) e para o reservatório de Itaipu (28,24), ambos no alto rio Paraná, porém os valores são menores quando comparados aos aqui encontrados. Gamito & Erzini (2005) encontraram valor de 10,52 para a razão PPT/BT para o reservatório Ria Formosa (Portugal). Morales-Zárate et al. (2004), estudando a estrutura trófica e o fluxo de energia no Golfo da Califórnia do Norte (México), encontraram valor de 17,4 para a razão PPT/BT. Villanueva et al. (2006a), comparando duas lagoas tropicais africanas, encontraram valores de 41,596 (Ébrié) e 23,788 (Nokoué). Fetahi & Mengistou (2007), para o lago Awassa (Etiópia), obtiveram valor de 28,672.

Como pode ser deduzido da discussão de maturidade de ecossistemas (Odum, 1969), a produção líquida será alta em sistemas imaturos e próxima a zero naqueles maduros. Segundo Christensen et al. (2005), sistemas com grande aporte de material alóctone podem ter uma produção líquida negativa. Dessa forma, esse atributo suporta a imaturidade de todos os 30 reservatórios analisados. Além disso, os reservatórios de Rosana, Cavernoso, Salto Caxias, Foz do Chopim, Harmonia, Patos, Salto do Vau e Salto do Meio, provavelmente recebam grande quantidade de material alóctone devido ao valor negativo da PLS. Resultados contrários foram encontrados por Piana et al. (no prelo) para o reservatório de Patos, Rangel e Souza et al. (no prelo) para o reservatório de Salto do Meio e Loureiro-Crippa et al. (no prelo) para o reservatório de Cavernoso. Outros estudos têm encontrado altos valores para a PLS (Rosado-Solórzano & Guzmán del Prío, 1998; Angelini, 2002; Morales-Zárate et al., 2004; Villanueva et al., 2006a; Fetahi & Mengistou, 2007).

Segundo Monaco & Ulanowicz (1997), a ciclagem de nutrientes pode ser considerada como um importante indicador da capacidade de um ecossistema em manter sua estrutura e integridade por meio de retroalimentações positivas (“positive feedback”) e pode ser usada como um indicador de estresse (Ulanowicz, 1986) ou maturidade do sistema (Christensen, 1995; Vasconcellos et al., 1997). Para os 30 reservatórios analisados, foram encontrados altos valores do índice de ciclagem de Finn em Capivara, Salto Grande, Chavantes, Rosana, Harmonia, Patos, Salto do Vau e Salto do Meio. Estudos anteriores, nesses mesmos reservatórios, encontraram valores diferentes para esse índice. Loureiro-Crippa et al. (no prelo) verificaram que os reservatórios de Cavernoso e Foz do Chopim apresentaram os maiores valores de ICF, enquanto Gubiani et al. (no prelo) encontraram maiores valores do ICF nos reservatórios de Curucaca, Melissa, Jordão e Santa

Maria. Angelini et al. (2005), estudando seis reservatórios do Estado do Paraná, encontraram baixos valores para o ICF. Angelini (2002), comparando o reservatório de Itaipu e a planície de inundação, ambos no rio Paraná, encontrou maiores valores de ciclagem para a planície, porém inferiores aos verificados neste estudo. Villanueva et al. (2006a), comparando duas lagoas tropicais africanas, verificaram valores de ICF de 2,57 (lagoa Ébrié) e 34,00% (lagoa Nokoué), sugerindo que na lagoa Nokoué a teia alimentar seria mais simples. Segundo Heymans & Baird (2000), o valor desse índice para ecossistemas costeiros varia entre 4,0 e 15%, o que corrobora os resultados desse estudo, pois a maioria dos valores encontrados para os 30 reservatórios no Estado do Paraná, está entre esses valores limites citados.

O estado e o amadurecimento de um sistema podem ser avaliados através das propriedades emergentes (Ulanowicz, 1980; 1986; Wulff, et al., 1989; Higashi & Burns, 1991; Jørgensen, 1992). Essas propriedades são conseqüências dos processos auto-reguladores sendo, portanto, dependentes das inter-relações dos sistemas. Se a frase “o todo é maior que a soma das partes” está correta, então a “emergência” constitui-se no maior (Müller, 1997). Isso é a essência da filosofia holística e se o ecossistema somente pode ser entendido como um todo, ele tem de ser caracterizado por propriedades macroscópicas (emergentes).

Crescer e desenvolver-se são os objetivos das entidades em macro-escala como os ecossistemas. Para Ulanowicz (1986) o crescimento é refletido na quantidade de fluxos (ascendência), e o desenvolvimento é representado pelo aumento de informação (informação média mútua), ou seja, pelo conhecimento das probabilidades sobre as transferências entre os componentes. Dessa forma, “informação” refere-se aos efeitos que conferem ordem e padrão ao sistema. Esses dois atributos combinados geram organização que, por sua vez, é quantificada pela ascendência, que é a medida média da informação trocada dentro do sistema. Em contrapartida, o “overhead” é a medida da “desorganização da informação”, ou seja, o oposto da ascendência e, reflete as reservas de energia que o sistema possui, caso ele venha a sofrer perturbações imprevistas (Ulanowicz, 1986; Monaco & Ulanowicz, 1997).

Dos 30 reservatórios estudados, 12 apresentaram valores de “overhead” acima de 50%, caracterizando uma baixa energia de reserva na maioria deles, ou seja, com pouca capacidade de assimilar distúrbios. Estudos anteriores, nesses mesmos reservatórios (Costa et al., no prelo; Piana et al., no prelo; Loureiro-Crippa et al., no prelo; Rangel e Souza et al., no prelo; Gubiani et al., no prelo), demonstraram essa mesma tendência. Angelini et al. (2005), estudando seis reservatórios do Estado do Paraná, verificaram que os reservatórios de Capivari, Rosana e Salto do Vau

apresentaram valores de “overhead” superiores a 50%. Angelini (2002), comparando os ecossistemas do reservatório de Itaipu e da planície de inundação, ambos no alto rio Paraná verificou valores de “overhead” superiores a 50% em ambos os sistemas.

É notório destacar as diferenças encontradas entre os trabalhos de Costa et al. (no prelo), Piana et al. (no prelo), Loureiro-Crippa et al. (no prelo), Rangel e Souza et al. (no prelo) e Gubiani et al. (no prelo) e os verificados neste estudo, ambos realizados nos mesmos reservatórios. Segundo Abarca-Arenas & Ulanowicz (2002), o agrupamento de espécies afeta não somente os valores finais das funções objetivo, mas também a estrutura global da rede trófica, o que parece ter afetado os resultados. Porém, Angelini & Agostinho (2005) sugerem que o método de agregação por “caminhos” não altera o resultado final dos atributos ecossistêmicos. Além disso, Angelini et al. (no prelo) afirmam que diferentes métodos de coleta de peixes podem alterar os resultados finais do Ecopath e dados obtidos com redes de arrasto seriam mais eficazes que aqueles obtidos com malhadeiras, que foram aqui utilizados. Entretanto, apesar das limitações expostas acima, pode-se afirmar que o modelo Ecopath, para esses reservatórios, torna exequíveis estudos interdisciplinares do ambiente, pois, apesar das generalizações, que diminuem o realismo e a precisão, consegue conectar as pesquisas realizadas em cada compartimento, além de possibilitar inferências sobre a situação atual dos ecossistemas, para possíveis comparações futuras. É importante mencionar que a elevada variabilidade encontrada nos resultados dos atributos ecossistêmicos indica que os reservatórios apresentam características peculiares. Assim, como momentos particulares são representados pelo Ecopath, comparações espaciais entre diferentes reservatórios não parece ser a melhor forma de analisá-los, o que aparentemente dificultaria a elaboração de ações de manejo gerais.

REFERÊNCIAS

ABARCA-ARENAS, L.G.; ULANOWICZ, R.E. The effects of taxonomic aggregation on network analysis. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v.149, n. 3, p. 285-296, Apr. 2002.

AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. A remoção prévia da vegetação nos represamentos. **Boletim da Sociedade Brasileira de Ictiologia**, Maringá, no. 53, p. 13-15, set. 1998.

AGOSTINHO, A.A.; JÚLIO JÚNIOR, H.F.; BORGHETTI, J.R. Considerações sobre os impactos dos represamentos na ictiofauna e medidas para sua atenuação. Um estudo de caso: reservatório de Itaipu. **Revista UNIMAR**, Maringá, v. 14 (supl.), p. 89-107, 1992.

AGOSTINHO, A.A.; MIRANDA, L.E.; BINI, L.M.; GOMES, L.C.; THOMAZ, S.M.; SUZUKI, H.I. Patterns of colonization in neotropical reservoirs, and prognoses on aging. In: TUNDISI, J.G.;

STRAŠKRABA, M. (Ed.). **Theoretical reservoir ecology and its applications**. São Carlos: International Institute of Ecology; Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers; Rio de Janeiro: Brazilian Academy of Sciences, 1999. p. 227-265.

AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C.; PELICICE, F.M. **Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil**. Maringá: EDUEM, 2007. 501 p., il.

ANGELINI, R. **Desenvolvimento de ecossistemas: a planície de inundação do alto rio Paraná e o reservatório de Itaipu**. Maringá, 2002. 145 f., il. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) – Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 2002.

ANGELINI, R.; AGOSTINHO, A.A. Food web model of the Upper Paraná River Floodplain: description and aggregation effects. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 181, n. 2-3, p.109–121, 2005.

ANGELINI, R.; GOMES, L.C. (Ed.). **O artesanão dos ecossistemas: construindo modelos com dados**. Maringá: EDUEM, (no prelo).

ANGELINI, R.; ABUABARA, M.A.P.; RIETZLER, A.C. Application of de Bernardi & Di Cola model in a *Argyrodiaptomus furcatus* (zooplankton - copepod) from Broa Reservoir (São Carlos, SP-Brazil). **Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia Dott Marco de Marchi**, Pallanza, v. 54, p. 69-75, 1996.

ANGELINI, R.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C.; COSTA, R.S.; LATINI, J.D. Análise ecossistêmica de reservatórios. In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005. cap. 25, p. 311-321.

ANGELINI, R.; GOMES, L.C.; AGOSTINHO, A.A. Os atributos ecossistêmicos de Odum: padrões em reservatórios do Estado do Paraná. In: ANGELINI, R.; GOMES, L.C. (Ed.). **O artesanão dos ecossistemas: construindo modelos com dados**. Maringá: EDUEM, (no prelo). cap. 9, p. 173-188.

ARAÚJO-LIMA, C.A.R.M.; AGOSTINHO, A.A.; FABRÉ, N.N. Trophic aspects of fish communities in brazilian rivers and reservoirs. In: TUNDISI, J.G.; BICUDO, C.E.M.; MATSUMURA-TUNDISI, T. (Ed.). **Limnology in Brazil**. Rio de Janeiro: Brazilian Academy of Sciences: Brazilian Limnological Society, 1995. p. 105-136.

ARREGUÍN-SÁNCHEZ, F. Octopus-red grouper interaction in the exploited ecosystem of the northern continental shelf of Yucatan, México. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 129, p. 119-129, 2000.

BAIRD, D.; ULANOWICZ, R.E. Comparative study on the trophic structure, cycling and ecosystem properties of four tidal estuaries. **Marine Ecology Progress Series**, Oldendorf/Luhe, v. 99, p. 221-237, 1993.

BAXTER, R.M. Environmental effects of dams and impoundments. **Annual Review in Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 8, p. 255-283, 1977.

BECK, M.W.; HECK JR., K.L.; ABLE, K.W.; CHILDERS, D.L.; EGGLESTON, D.B.; GILLANDERS, B.M.; HALPERN, B.; HAYS, C.G.; HOSHINO, K.; MINELLO, T.J.; ORTH, R.J.; SHERIDAN, P.F.; WEINSTEIN, M.P. The identification, conservation and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. **Bioscience**, Washington DC, v. 51, p. 633-641, 2001.

BREY, T. A collection of empirical relations for use in ecological modelling. **Naga, The ICLARM Quartely**, Manila, v. 22, n. 3, p. 24–28, July-Sept. 1999.

CARRER, S.; OPTIZ, S. Trophic network model of a shallow water area in the northern part of the lagoon of Venice. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 124, p. 193-219, 1999.

CHRISTENSEN, V. Ecosystem maturity - towards quantification. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 77, n. 1, p. 3-32, 1995.

CHRISTENSEN, V. Fishery-induced changes in a marine ecosystem: insight from the models of the Gulf of Thailand. **Journal of Fish Biology**, London, v. 53, p. 128-142, 1998.

CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. Ecopath II a software for balancing steady state ecosystems models and calculating network characteristics. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 61, p. 169-185, 1992.

CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). **Trophic models of aquatic ecosystems**. Metro Manila: ICLARM; Copenhagen: International Council for the Exploration of the Sea: Danish International Development Agency, 1993. p. 338-352.

CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. Changes in models of aquatic ecosystems approaching carrying capacity. **Ecological Applications**, Washington, D.C., v. 8, n. 1, suppl., p. 104-109, Febr. 1998.

CHRISTENSEN, V.; WALTERS, C.J.; PAULY, D. **Ecopath with Ecosim: a user's guide**. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver. November 2005 edition, 2005, 154 p. (Disponível online em www.ecopath.org)

COMITÊ BRASILEIRO DE BARRAGENS. Disponível em: <<http://www.cbdb.org.br/site/listabarragens.asp>>. Acesso em: 14 mar. 2007.

COMPANHIA PARANAENSE DE ENERGIA ELÉTRICA. Disponível em: <http://www.copel.com/pagcopel.nsf/secaos/ger_usinas>. Acesso em: 14 mar. 2007.

COSTA, R.S.; FUJITA, D.S.; TAKEDA, A.M.; ESPÍNOLA, L.A.; DA SILVA, S.R.P. O uso da abordagem ecossistêmica como ferramenta de avaliação ambiental. In: ANGELINI, R.; GOMES, L.C. (Ed.). **O artesanato dos ecossistemas: construindo modelos com dados**. Maringá: EDUEM, (no prelo). cap. 4, p. 77-92.

CUMMINS, K.W.; KLUG, M.J. Feeding ecology of stream invertebrates. **Annual Review in Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 10, p. 147-172, 1979.

FELISBERTO, S.A.; RODRIGUES, L. Comunidade de algas perifíticas em reservatórios de diferentes latitudes. In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005. cap. 8, p. 97-114.

FETAHI, T.; MENGISTOU, S. Trophic analysis of Lake Awassa (Ethiopia) using mass-balance Ecopath model. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 201, p. 398-408, 2007.

FINN, J.T. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis. **Journal of Theoretical Biology**, London, v. 56, p. 363-380, 1976.

FUNTOWICZ, S. O.; RAVETZ, J. R. **Uncertainty and quality in science for policy**. Dordrecht: Kluwer, 1990.

GAMITO, S.; ERZINI, K. Trophic food web and ecosystem attributes of a water reservoir of the Ria Formosa (south Portugal). **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 181, n. 4, p. 509-520, Febr. 2005.

GASALLA, M.A.; ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.D.B. Contribution of ecosystem analysis to investigating the effects of changes in fishing strategies in the South Brazil Bight coastal ecosystem. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 172, n. 2-4, p. 283-306, Mar. 2004.

GLASER, M. Interrelations between mangrove ecosystem, local economy and social sustainability in Caeté Estuary, North Brazil. **Wetlands Ecology and Management**, Dordrecht, v. 11, p. 265-272, 2003.

GUBIANI, E.A.; PEREIRA, A.L.; MUCELIN, C.A.; COLOGNESE, A.L. Análise ecossistêmica dos reservatórios de Salto do Vau, Foz do Areia, Curucaca, Jordão, Santa Maria e Melissa (Paraná), com utilização do software Ecopath. In: ANGELINI, R.; GOMES, L.C. (Ed.). **O artesanato dos ecossistemas: construindo modelos com dados**. Maringá: EDUEM, (no prelo). cap. 8, p. 153-172.

HALL Jr., O.R.; MEYER, J.L. The trophic significance of bacteria in a detritus-based stream food web. **Ecology (Washington DC)**, v. 79, n. 6, p. 1995-2012, 1998.

HALL, S.J.; RAFFAELLI, D.G. Food webs: theory and reality. **Advances in Ecological Research**, London, v. 24, p. 187-239, 1993.

HEYMANS, J.J.; SHANNON, L.J.; JARRE, A. Changes in the northern Benguela ecosystem over three decades: 1970s, 1980s and 1990s. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 172, n. 2-4, p. 175-195, Mar. 2004.

HEYMANS, J.M.; BAIRD, D. Network analysis of the Northern Benguela ecosystem by means of Network and Ecopath. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 131, p. 97-119, 2000.

HIGASHI, M.; BURNS, T.P. (Ed.). **Theoretical studies of ecosystems: the network perspective**. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. 364 p.

HIGUTI, J.; ZVIEJKOVSKI, I.P.; TAKAHASHI, M.A.; DIAS, V.G. Chironomidae indicadora do estado trófico em reservatórios. In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.;

GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005. cap. 11, p. 137-145.

HILBORN, R.; BRANCH, T.A.; ERNST, B.; MAGNUSSON, A.; MINTE-VERA, C.V.; SCHEUERELL, M.D.; VALERO, J.L. State of the world's fisheries. **Annual Review of Environment and Resources**, Palo Alto, v. 28, p. 358-399, 2003.

JØRGENSEN, S.E. **Fundamentals of ecological modelling**. Amsterdam: Elsevier, 1986. 391p., ill. (Development in environmental modelling, 9).

JØRGENSEN, S.E. Parameters, ecological constraints and exergy. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 62, n. 1-3, p. 163-170, 1992.

JÚLIO JÚNIOR, H.F.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; LATINI, J.D. Distribuição e caracterização dos reservatórios. In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005. cap. 1, p. 1-16.

KINGSLAND, S.E. 1991. Defining ecology as a science. In: REAL, L.A.; BROWN, J.H. (Ed.). **Foundations of ecology: classic papers with commentaries**. Chicago; London: University of Chicago Press, 1991. p. 1-13.

LAEGDSGAARD, P.; JOHNSON, C. Why do juvenile fish utilize mangrove habitats? **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Amsterdam, v. 257, p. 229-253, 2001.

LANSAC-TÔHA, F.A.; BONECKER, C.C.; MACHADO VELHO, L.F. Estrutura da comunidade zooplanctônica em reservatórios. In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005. cap. 9, p. 115-127.

LANSAC-TÔHA, F.A.; BONECKER, C.C.; MACHADO VELHO, L.F.; LIMA, A.F. Composição, distribuição e abundância da comunidade zooplanctônica. In: VAZZOLER, A.E.A. de M.; AGOSTINHO, A.A.; HAHN, N.S. (Ed.). **A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos**. Maringá: EDUEM, 1997. cap. II.2, p. 117-155.

LINDEMAN, R. The trophic–dynamic aspect of ecology. **Ecology (Washington DC)**, v. 23, n. 4, p. 399-418, Oct. 1942.

LOUREIRO-CRIPPA, V.E.; NOVAKOWSKI, G.C.; CARVALHO, A.R.; PELICICE, F.M. Análise ecossistêmica em reservatórios da bacia do rio Iguaçu (Paraná): explorando padrões espaço/temporais de maturidade e resiliência. In: ANGELINI, R.; GOMES, L.C. (Ed.). **O artesanato dos ecossistemas: construindo modelos com dados**. Maringá: EDUEM, (no prelo). cap. 6, p. 119-134.

MANICKCHAND-HEILEMAN, S.; ARREGUÍN-SÁNCHEZ, F.; LARA-DOMÍNGUEZ, A.; SOTO, L.A. Energy flow and network analysis of Terminos Lagoon, SW Gulf of Mexico. **Journal of Fish Biology**, London, v. 53-A, p. 179-197, 1998.

- MIHUC, T. B. The functional trophic role of lotic primary consumers: generalist versus specialist strategies. **Freshwater Biology**, Oxford, v. 37, p. 455-462, 1997.
- MONACO, M.E.; ULANOWICZ, R.E. Comparative ecosystem trophic structure of three U.S. mid-Atlantic estuaries. **Marine Ecology Progress Series**, Oldendorf/Luhe, v. 161, p. 239-254, 1997.
- MORALES-ZÁRATE, M.V.; ARREGUÍN-SÁNCHEZ, F.; LÓPEZ-MARTÍNEZ, J.; LLUCH-COTA, S.E. Ecosystem trophic structure and energy flux in the Northern Gulf of California, México. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 174, p. 331-345, 2004.
- MOREAU, J.; VILLANUEVA, M.C.; AMARASINGHE, U.S.; SCHIEMER, F. Trophic relationships and possible evolution of the production under various fisheries management strategies in a Sri Lanka reservoir. In: DE SILVA, S.S. (Ed.). **Reservoir and culture-based fisheries: biology and management**. Canberra, 2001. p. 201-214.
- MORIN, A.; BOURASSA, N. Modules empiriques de la production annuelle et du rapport P/B d'invertebras benthiques d'eau courante. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, Ottawa, v. 49, p. 532-539, 1992.
- MÜLLER, F. State-of-the-art in ecosystem theory. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 100, p. 135-161, 1997.
- ODUM, E.P. The strategy of ecosystem development. **Science (Washington DC)**, v. 164, p. 262-270, Abr. 1969.
- OPTIZ, S. A quantitative model of the trophic interactions in a Caribbean coral reef ecosystem. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). **Trophic models of aquatic ecosystems**. Metro Manila: ICLARM; Copenhagen: International Council for the Exploration of the Sea: Danish International Development Agency, 1993. p. 259-267.
- PAGIORO, T.A.; MACHADO VELHO, L.F.; LANSAC-TÔHA, F.A.; PEREIRA, D.G.; NAKAMURA, A.K. da S. Influência do grau de trofia sobre os padrões de abundância de bactérias e protozoários planctônicos em reservatórios do Estado do Paraná. In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005. cap. 4, p. 47-56.
- PAULY, D.; CHRISTENSEN, V.; WALTERS, C. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. **ICES Journal of Marine Science**, London, v. 57, n. 3, p. 697-706, June 2000.
- PIANA, P.A.; IBARRA, J.A.A.; FIALHO, A.P.; RIBEIRO, G.A. Indicadores de maturidade e estabilidade dos reservatórios de Alagados, Apucarantina, Harmonia, Mourão e Rio dos Patos. In: ANGELINI, R.; GOMES, L.C. (Ed.). **O artesanato dos ecossistemas: construindo modelos com dados**. Maringá: EDUEM, (no prelo). cap. 5, p. 93-117.
- POLIS, G.A.; SEARS, A.L.W.; HUXEL, G.R.; STRONG, D.R.; MARON, J. When is a trophic cascade a trophic cascade? **Trends in Ecology & Evolution**, Cambridge, v. 15, p. 473-475, 2000.

POLOVINA, J.J. Model of a coral reef ecosystem. Part I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. **Coral Reefs**, Berlin, v. 3, n. 1, p. 1-11, Aug. 1984.

POLOVINA, J.J.; OW, M.D. An approach to estimating an ecosystem box model. **Fishery Bulletin (U.S.)**, Seattle, v. 83, p. 457-460, 1985.

RANGEL e SOUZA, G.T.; GUBIANI, E.A.; LATINI, J.D.; NAGAE, M.Y.; BORGES, P.A.F. Avaliação ecossistêmica dos reservatórios próximos a região metropolitana de Curitiba, PR. In: ANGELINI, R.; GOMES, L.C. (Ed.). **O artesanato dos ecossistemas: construindo modelos com dados**. Maringá: EDUEM, (no prelo). cap. 7, p. 135-151.

RODRIGUES, L. **Sucessão do perifíton na planície de inundação do alto rio Paraná: interação entre nível hidrológico e regime hidrodinâmico**. Maringá, 1998. 175 f., il. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) – Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 1998.

RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005a. 321 p., il.

RODRIGUES, L.; FONSECA, I.A.; LEANDRINI, J.A.; FELISBERTO, S.A.; DA SILVA, E.L.V. Distribuição espacial da biomassa perifítica em reservatórios e relação com o tipo de substrato. In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005b. cap. 7, p. 87-96.

RODRIGUES, L.C.; TRAIN, S.; PIVATO, B.M.; BOVO, V.M.; BORGES, P.A.F.; JATI, S. Assembléias fitoplancônicas de trinta reservatórios do Estado do Paraná. In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005. cap. 5, p. 57-72.

ROSADO-SOLÓRZANO, R.; GUZMÁN DEL PRÓO, S.A. Preliminary trophic structure model for Tampamachoco lagoon, Veracruz, Mexico. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 109, p. 141-154, 1998.

ŠIMEK, K.; STRAŠKRABOVÁ, V. Bacterioplankton production and protozoan bacterivory in a mesotrophic reservoir. **Journal of Plankton Research**, v. 14, n. 6, p. 773-787, 1992.

SILVA JÚNIOR, U.L. **Análise da produção pesqueira de um lago de várzea do Baixo Amazonas através de um modelo de balanço de massas**. Manaus, 1998. 73 f., il. Dissertação (Mestrado), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 1998.

SIPAÚBA-TAVARES L.H.; BACHION, M.A.; ROCHA, O. Estudo do crescimento populacional de três espécies zooplancônicas em laboratório e o uso do plâncton na alimentação de alevinos de *Oreochromis niloticus* (tilápia) e *Astyanax scabripinis paranae* (lambari). **Revista UNIMAR**, Maringá, v. 16 (supl. 3), p. 189-201, 1994.

STRAŠKRABA, M. Self-Organization, direct and indirect effects. In: TUNDISI, J.G.; STRAŠKRABA, M. (Ed.). **Theoretical reservoir ecology and its applications**. São Carlos: International Institute of Ecology; Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers; Rio de Janeiro: Brazilian Academy of Sciences, 1999. p. 29-52.

SUZUKI, H.I.; AGOSTINHO, A.A. Reprodução de peixes do reservatório de Segredo. In: AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Ed.). **Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo**. Maringá: EDUEM, 1997. cap. 9, p. 163-182.

TAKEDA, A.M.; BUTAKKA, C.M. de M.; FUJITA, D.S.; FUJITA, R.H.; BIBIAN, J.P.R. Larvas de Chironomidae em cascata de reservatórios no rio Iguazu (PR). In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005a. cap. 12, p. 147-159.

TAKEDA, A.M.; MANSUR, M.C.D.; FUJITA, D.S. Ocorrência de moluscos bivalves em diferentes reservatórios. In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005b. cap. 13, p. 161-167.

THOMAZ, S.M. **Influência do regime hidrológico (pulsos) sobre algumas variáveis limnológicas de diferentes ambientes aquáticos da planície de inundação do alto rio Paraná (MS – Brasil)**. São Carlos, 1991. 293 f., il. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 1991.

THOMAZ, S.M.; ROBERTO, M.C.; BINI, L.M. Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. In: VAZZOLER, A.E.A. de M.; AGOSTINHO, A.A.; HAHN, N.S. (Ed.). **A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos**. Maringá: EDUEM, 1997. cap. I.3, p. 73-102.

TRAIN, S.; JATI, S.; RODRIGUES, L.C.; PIVATO, B.M. Distribuição espacial e temporal do fitoplâncton em três reservatórios da Bacia do rio Paraná. In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005. cap. 6, p. 73-85.

TRAIN, S.; RODRIGUES, L.C. Distribuição espaço - temporal da comunidade fitoplanctônica. In: VAZZOLER, A.E.A. de M.; AGOSTINHO, A.A.; HAHN, N.S. (Ed.). **A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos**. Maringá: EDUEM, 1997. cap. II.1, p. 105-115.

TUNDISI, J.G. Perspectives for ecological modeling of tropical and subtropical reservoirs in South America. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 52, p. 7-20, 1990.

TUNDISI, J.G. Reservatórios como sistemas complexos: teoria, aplicações e perspectivas para usos múltiplos. In: HENRY, R. (Ed.). **Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais**. Botucatu: FUNDIBIO; São Paulo: FAPESP, 1999. cap. 1, p. 19-38.

ULANOWICZ, R.E. A hypothesis on the development of natural communities. **Journal of Theoretical Biology**, London, v. 85, p. 223-245, 1980.

ULANOWICZ, R.E. **Growth and development: ecosystems phenomenology**. New York: Springer-Verlag, c1986. 203 p., ill.

ULANOWICZ, R.E. **Ecology, the ascendent perspective**. Columbia University Press. 1997, 201 p.

- VASCONCELLOS, M.; GASALLA, M.A. Fisheries catches and the carrying capacity of marine ecosystems in southern Brazil. **Fisheries Research**, Amsterdam, v. 50, n. 3, p. 279-295, Mar. 2001.
- VASCONCELLOS, M.; MACKINSON, S.; SLOMAN, K.; PAULY, D. The stability of trophic mass-balance models of marine ecosystems: a comparative analysis. **Ecological modelling**, Amsterdam, v. 100, p. 125-134, 1997.
- VILLANUEVA, M.C.; OUEDRAOGO, M.; MOREAU, J. Trophic relationships in the recently impounded Bagré Reservoir in Burkina Faso. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 191, n. 2, p. 243-259, Jan. 2006a.
- VILLANUEVA, M.C.; LALÈYÈ, P.; ALBARET, J.-J.; LAË, R.; TITO de MORAIS, L.; MOREAU, J. Comparative analysis of trophic structure and interactions of two tropical lagoons. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 197, p. 461-477, 2006b.
- VILLANUEVA, M.C.; MOREAU, J.; AMARASINGHE, U.S.; SCHIEMER, F. A comparison of the food web and the trophic structure between two Asian reservoirs by using Ecopath with Ecosim and Ecospace. **Hydrobiologia**, Dordrecht, (in press).
- WETZEL, R.G. Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. **Freshwater Biology**, Oxford, v. 33, p. 83-89, 1995.
- WOLFF, M. A trophic model for Tongoy Bay – a system exposed to suspended scallop culture (Northern Chile). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Amsterdam, v. 182, n. 2, p. 149-168, Oct. 1994.
- WULFF, F.; FIELD, J.G.; MANN, K.H. (Ed.). **Coastal and estuarine studies**. network analysis in marine ecology – methods and applications. New York: Springer-Verlag, 1989. 284 p.
- YODZIS, P.; WINEMILLER, K.O. In search of operational trophospecies in a tropical aquatic food web. **Oikos**, Copenhagen, v. 87, p. 327-340, 1999.
- ZETINA-REJÓN, M.J.; ARREGUÍN-SÁNCHEZ, F.; CHÁVEZ, E.A. Trophic structure and flows of energy in the Huizache-Caimanero lagoon complex on the Pacific coast of México. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, London, v. 57, p. 1-13, 2003.

CAPÍTULO II

**ATRIBUTOS ECOSSISTÊMICOS E ABORDAGEM DE COMUNIDADES: EXPLORANDO
PADRÕES EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS**

ATRIBUTOS ECOSISTÊMICOS E ABORDAGEM DE COMUNIDADES: EXPLORANDO PADRÕES EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS

RESUMO. O objetivo desse trabalho foi caracterizar trinta reservatórios no Estado do Paraná (localizados em seis bacias hidrográficas), usando alguns atributos das assembléias e atributos ecossistêmicos, bem como a relação entre eles. Para isso, foi elaborado um modelo de biomassa e fluxo de energia para cada reservatório, usando o programa Ecopath. Como os atributos de comunidades são influenciados pela idade e área dos reservatórios, estas variáveis também foram analisadas. Especificamente, pretende-se responder as seguintes questões: i) os atributos das assembléias e ecossistêmicos diferem entre as bacias hidrográficas? e, ii) os padrões dos atributos de assembléias estão refletidos nos atributos ecossistêmicos gerados pelo Ecopath, ou seja, as duas abordagens convergem para resultados similares? Ênfase será dada aos peixes, uma vez que esse grupo desempenha papel relevante na estrutura trófica de reservatórios. Diferenças significativas foram encontradas entre a idade dos reservatórios das bacias dos rios Paranapanema e Iguaçu, em relação às demais (ANOVA; $F = 6,51$; $p < 0,001$), enquanto que a área não apresentou diferenças significativas entre as bacias. Para os atributos de assembléias (sumarizados em eixos de uma análise de componentes principais - ACP), diferenças significativas (ANOVA; $F = 4,26$; $p = 0,006$) foram observadas entre os reservatórios da bacia do rio Paranapanema e do Leste. Maiores valores de equitabilidade e Índice de Diversidade de Shannon foram encontrados na bacia do rio Paranapanema, enquanto que maiores valores da abundância total (CPUE em número) foram encontrados na bacia Leste. Os atributos ecossistêmicos (sumarizados em eixos de uma ACP) também diferiram em relação às bacias hidrográficas (ANOVA; $F = 9,96$; $p < 0,05$), com diferenças significativas verificadas para os reservatórios da bacia do rio Paranapanema em relação às demais. O Arranjo espacial dos 30 reservatórios nos dois primeiros eixos da ordenação (ACP) dos atributos de comunidade mostra similaridade ao arranjo apresentado pela ordenação (ACP) dos atributos ecossistêmicos. O ajuste dos dois arranjos espaciais foi maior do que o esperado ao acaso (Protest; $m^2 = 0,86$; $p = 0,03$). Então, quando a análise ecossistêmica foi utilizada em conjunto com a abordagem de comunidades, elas convergiram para conclusões similares. Ou seja, nos primeiros anos de formação de reservatórios ocorre um aumento na riqueza de espécies, índice de diversidade e abundância de indivíduos e a análise ecossistêmica, por meio do uso do software Ecopath, é robusta para demonstrar essa tendência. Foi possível confirmar o efeito da escala espacial e a influência da bacia hidrográfica nos padrões de estrutura da ictiofauna nos trinta reservatórios, analisados por meio do uso de duas abordagens diferentes. Além disso, como mostrado pelas duas abordagens, há um indício forte de que reservatórios recentes e maiores apresentam um maior número de espécies e são mais estáveis do que reservatórios mais antigos e menores. Porém, cabe ressaltar que os modelos Ecopath representam um momento específico do ecossistema, assim, inferências temporais realizadas, comparando diferentes reservatórios com diferentes idades, pode não ser a abordagem mais indicada para tomada de decisões. Contudo, comparação temporal de um mesmo ecossistema, por meio do uso do software Ecopath, parece ser a ferramenta mais adequada para dar subsídios às ações de manejo.

PALAVRAS CHAVE: Abordagem de comunidades, teoria ecossistêmica, reservatórios, mudanças temporais

ECOSYSTEM ATTRIBUTES AND THE COMMUNITY APPROACH: EXPLORING PATTERNS IN NEOTROPICAL RESERVOIRS

ABSTRACT. The purpose of this paper was to characterize thirty reservoirs located within the Paraná State in six hydrological basins (Paranapanema, Iguaçu, Ivaí, Piquiri, Leste e Tibagi), using some assemblage and ecosystem attributes, as well as the relationship among them. To achieve this, a biomass and energy flow models was constructed to each reservoir, using the software Ecopath, to generate ecosystem attributes. Age and area of the reservoirs were also analyzed because they usually influence assemblage attributes. Specifically, it is intended to answer the following questions: i) Do assemblage and ecosystem attributes differ among basins? and, ii) Do patterns in assemblage attributes are reflected in the ecosystems attributes? Or Do these two approaches converge to similar results. Emphasis was given to fish, once they play important role in the trophic structure of reservoirs. Age of the reservoirs significantly differed among basins (ANOVA; $F = 6.51$; $P < 0.001$), mainly for Paranapanema and Iguaçu from the others. Area of the reservoirs did not differ among basins. Assemblage attributes (summarized in axes of a principal components analysis – PCA) differed among basins (ANOVA; $F = 4.26$; $P = 0.006$), specially the Paranapanema from the Leste. Greater values of evenness and the Shannon Index were found in the Paranapanema, whereas greater values of total abundances (CPUE in number) occurred in the Leste. Ecosystem attributes (summarized in PCA axes) also differed among basins (ANOVA; $F = 9.96$; $P = 0.05$), specially the Paranapanema from the others. The spatial arrangement of the 30 reservoirs based on the assemblage attributes presented high similarity with the arrangement based on the ecosystem attributes. The fit of these two spatial arrangement was greater than expected at random (Protest; $m^2 = 0.86$; $P = 0.03$). Therefore, the two approaches converged to similar conclusions. In the years following the impoundment, there were increased values of species richness, Shannon Index and abundance, and the ecosystem analysis (using Ecopath) was able to demonstrate these tendencies. Thus, it was clear the effect of the spatial scale and the influence of the basin on the patterns of assemblage structure in the reservoirs, using the two approaches. In addition, the two approaches revealed that larger and younger reservoirs presented high species richness and were more stable than smaller and older reservoirs. However, Ecopath models are steady state and temporal inferences made by comparing reservoirs with distinct ages do not appear the best manner to generate data to subsidize management actions. Then, temporal comparisons should be made in the same ecosystem, and, in this case, Ecopath models may be a good tool to support management.

KEY WORDS: Community approach, ecosystem theory, reservoirs, temporal variations

INTRODUÇÃO

Um dos desafios encontrados em estudos ecológicos é a identificação das forças que atuam na dinâmica de suas populações que, de maneira geral, compreendem aquelas de natureza abiótica, como vento, luminosidade, precipitação, temperatura, entre outros e, biótica como, produção primária, competição e predação. Em relação ao componente biótico, a abordagem mais aceita nesses estudos é a de teia alimentar, que mostra as espécies conectadas por fluxos de alimento (energia), permitindo a identificação de importantes processos da organização dos ecossistemas (Warren, 1994). Essa abordagem tem sido amplamente utilizada na avaliação de fatores reguladores do funcionamento e estrutura das comunidades (Polis & Winemiller, 1996).

As teias alimentares descritas por modelos matemáticos podem ser úteis em decisões de manejo multiespecífico (Christensen & Pauly, 1993; 1998; Moreau et al., 2001; Heymans et al., 2004) para analisar efeitos ligados à cascata trófica (Wolff, 1994; Polis et al., 2000) e, conseqüentemente, a própria estabilidade do ecossistema (Vasconcellos & Gasalla, 2001; Vasconcellos et al., 1997; Angelini, 2002a; Gasalla & Rossi-Wongtschowski, 2004), bem como no teste da relação diversidade-estabilidade (Tilman, 1999; Naeem & Li, 1997; Hastings, 1988).

Entender os efeitos da diversidade (riqueza de espécies) sobre a produtividade do ecossistema é importante para o manejo e restauração (Bullock et al., 2001; Hooper et al., 2005; Spehn et al., 2005). Há muito tempo acredita-se que a biodiversidade influencia a variabilidade temporal em sistemas ecológicos. A idéia de que comunidades com muitas espécies interagindo são mais estáveis do que comunidades com poucas espécies (MacArthur, 1955; Elton, 1958) estimulou um grande número de trabalhos durante as décadas de 1960 e 1970 (Goodman, 1975; King & Pimm, 1983; Pimm, 1984; Haydon, 1994). Contudo, não há consenso acerca dessa discussão. Embora estudos empíricos tendem a suportar a hipótese da “complexidade-estabilidade” (McNaughton, 1977; 1985), estudos teóricos indicam que modelos com mais espécies interagindo são menos estáveis do que modelos com poucas espécies (May, 1972; 1974).

Os modelos matemáticos das teias alimentares são baseados principalmente nos trabalhos de Lindeman (1942), que tratam o ecossistema sob a ótica da sucessão e da troca energética entre os níveis tróficos regida pela segunda lei da termodinâmica (Kingsland, 1991), e no de Odum (1969), que descreveu 24 atributos ligados aos fluxos internos, ao controle de retroalimentação e ao crescimento da diversidade em sistemas ecológicos. Essa avaliação termodinâmica

permite medir o estágio de amadurecimento dos ecossistemas, além de verificar o desempenho de cada componente.

O estudo do desenvolvimento de ecossistemas foi inicialmente negligenciado, e seus críticos ressaltam falhas teóricas de sua base energética (Månsson & McGlade, 1993) e na forma empírica de tratar as questões relativas aos atributos descritos por Odum (1969) (Wilhelm & Brüggeman, 2000). Por sua vez, Patten (1993) afirma que, na realidade, a teoria de Odum tem como base não a ecologia energética, mas a organização ecológica, enquanto que Ulanowicz (1986; 1997) relacionou os atributos de Odum (1969) aos conceitos da teoria da ascendência, permitindo a descrição do sistema como um todo. Mais recentemente, outras interpretações sobre ecossistemas e redes tróficas surgiram (Ulanowicz, 1980; 1986; Wulff et al., 1989; Jørgensen, 1992), permitindo que o ecossistema seja avaliado também por meio das propriedades emergentes (Müller, 1997), que medem seu desenvolvimento.

O desenvolvimento de ecossistemas é um conceito dinâmico relacionado com a complexidade, organização das comunidades e sucessão. Além disso, esse conceito é mais amplo e pode ser utilizado para comparar diferentes sistemas. Margalef (1968) e Odum (1969) discutem vários atributos estruturais e funcionais relacionados com a maturidade. Para esses autores, a diversidade de espécies aumenta com a maturidade e isso leva, tipicamente, a uma estrutura espacial mais complexa. As cadeias alimentares de comunidades em desenvolvimento são curtas e simples, geralmente lineares, enquanto que em comunidades maduras são maiores, complexas e em forma de teias. Além do que, a produtividade primária é baixa em comunidades maduras. Também, segundo Margalef (1968), a maturidade aumenta com o tempo em qualquer ecossistema não alterado. Porém, ainda pouco se conhece sobre ambientes artificiais, como aqueles resultados do represamento de rios.

Os represamentos, pelas mudanças que impõem aos atributos físicos, químicos e biológicos dos corpos de água, promovem grandes alterações nas interações bióticas dentro do ecossistema, particularmente entre as de natureza trófica (Agostinho & Zalewski, 1995; Araújo-Lima et al., 1995). Isso porque os processos vigentes em reservatórios são mais complexos e variáveis que os existentes em ambientes naturais, pois apresentam estrutura e dinâmica com organizações intermediárias entre as dos rios e as de lagos (Agostinho et al., 1992; Petts & Amoros, 1996; Agostinho et al., 1999; 2007).

Um efeito inevitável de qualquer represamento sobre a fauna aquática é a alteração na composição e abundância das espécies, com elevada proliferação de algumas e redução ou mesmo

eliminação de outras (Agostinho et al., 1999; 2007). Na fase inicial de enchimento ocorre uma elevação das concentrações de nutrientes (“trophic upsurge” – Kimmel et al. 1990) atribuída, principalmente, à decomposição do folhedo e à liberação de nutrientes do solo alagado. Esse aumento na disponibilidade de nutrientes eleva a produção biológica do sistema em todos os níveis tróficos (Balon, 1973; O’Brien, 1990; Petrere, Jr., 1996). Com o tempo, ocorre um acentuado decréscimo de nutrientes no corpo do reservatório (Agostinho et al., 1999), o que propicia redução na produtividade, sendo que o novo patamar deve se localizar em algum ponto entre a produção original do rio e a de algum lago natural (Balon, 1973; Noble, 1986; Randall et al., 1995; Petrere Jr., 1996; Williams et al., 1998).

Da mesma forma, a riqueza de espécies e abundância de peixes parece seguir esse mesmo padrão, embora os efeitos dos represamentos não tenham sido satisfatoriamente estudados em rios neotropicais. Os levantamentos disponíveis mostram que há um aumento no número de espécies e na abundância de peixes nos primeiros anos após o enchimento e, ao final da fase heterotrófica, são esperadas reduções na riqueza de espécies, bem como na abundância de peixes (Agostinho et al., 2007).

O objetivo desse trabalho foi caracterizar trinta reservatórios, localizados em seis diferentes bacias hidrográficas, utilizando atributos das assembléias de peixes (abundância, riqueza de espécies, equitabilidade, Índice de Diversidade de Shannon) e atributos ecossistêmicos, bem como a relação entre eles. Para isso, foi elaborado um modelo de biomassa e fluxo de energia para cada reservatório, usando o programa Ecopath (Christensen & Pauly, 1993). Como os atributos de comunidades são influenciados pela idade e área dos reservatórios, estas variáveis também foram analisadas. Especificamente, pretende-se responder as seguintes questões: i) os atributos das assembléias e ecossistêmicos diferem entre as bacias hidrográficas? e, ii) os padrões dos atributos de assembléias estão refletidos nos atributos ecossistêmicos gerados pelo Ecopath? Em outras palavras, se as duas abordagens convergem para resultados similares. Esta última questão pretendeu dar suporte para a modelagem em reservatórios usando o referido programa. Ênfase será dada aos peixes, uma vez que esse grupo desempenha papel relevante na estrutura trófica de reservatórios.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Os reservatórios estudados estão localizados em seis bacias hidrográficas (Paranapanema, Tibagi, Ivaí, Piquiri, Iguçu e do Leste), distribuídas no Estado do Paraná (Figura 1). Os reservatórios apresentam usos distintos, como abastecimento público, lazer e produção de energia, que é a principal finalidade da maioria deles. A seleção dos reservatórios buscou contemplar ambientes com diferentes idades, áreas de alagamento, morfometria e tempo de residência (para mais detalhes ver Tabela 1; Capítulo I).

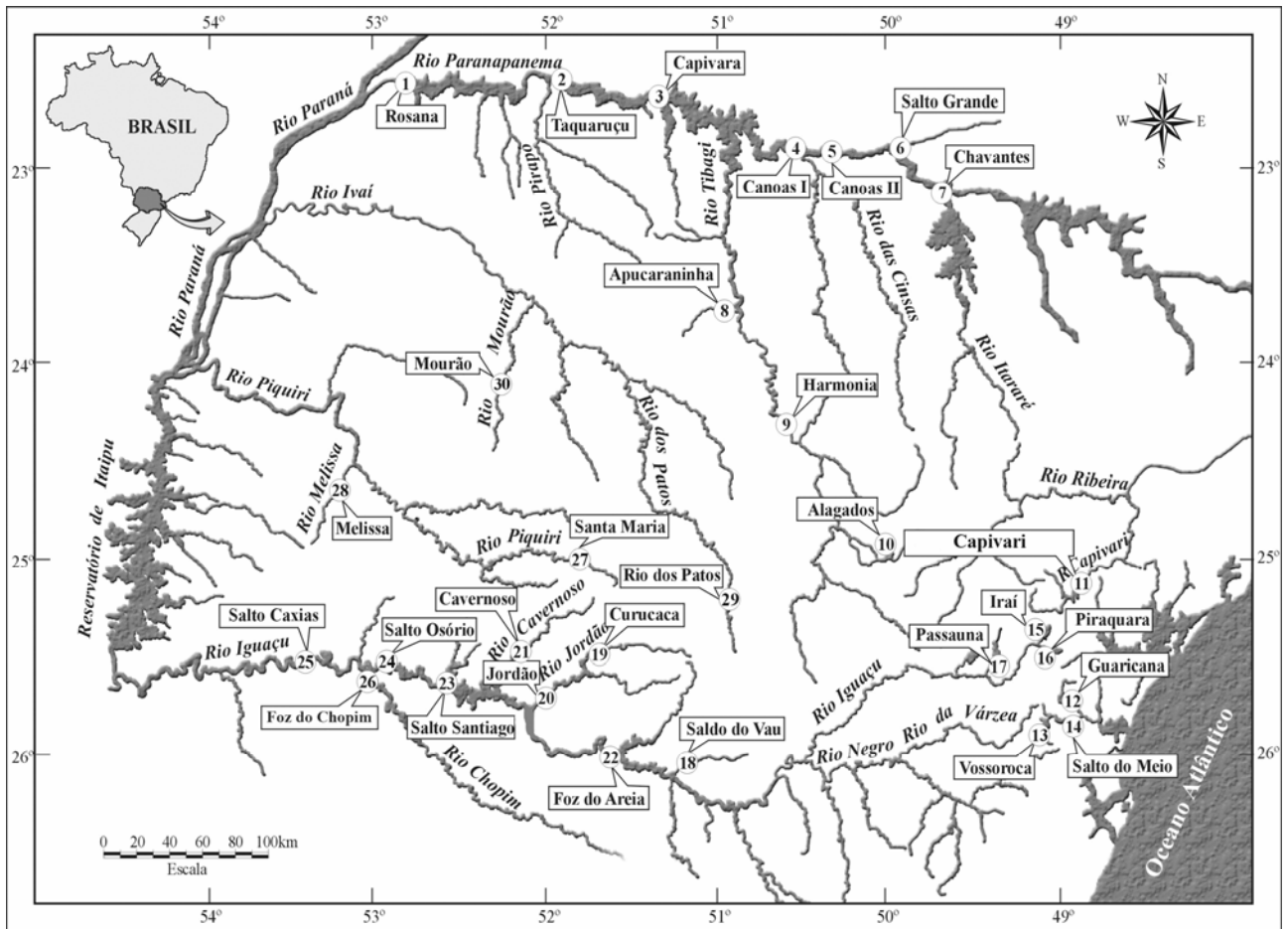


Figura 1. Localização dos 30 reservatórios no Estado do Paraná amostrados durante o período de julho e novembro de 2001.

Idade e área dos reservatórios

Os dados de idade e alguns de área foram obtidos com as concessionárias que operam os reservatórios ou em relatórios publicados por elas. Para os reservatórios cuja área não estava disponível, ela foi obtida através de fotos aéreas. Grande parte dessas informações já estava disponível em relatórios de um projeto financiado pelo Programa de Núcleos de Excelência (PRONEX), executado pelo Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia), da Universidade Estadual de Maringá (UEM), desenvolvido nos reservatórios aqui analisados.

Amostragem dos peixes (atributos de assembléias)

Como a ênfase das análises foi sobre as assembléias de peixes, somente a metodologia utilizada para amostrar esse grupo será apresentada. As amostragens foram realizadas em julho e novembro de 2001, nas zonas lacustres (sensu Thornton et al., 1990) dos trinta reservatórios, utilizando redes de espera simples, com 2 m de altura e 20 m de comprimento (malhagens 2,4; 3,0; 4,0; 5,0; 6,0; 7,0; 8,0; 10,0; 12,0; 14,0 e 16,0 cm entre nós opostos), expostas por 24 horas, com despescas nos períodos da manhã (8:00 h), tarde (16:00 h) e noite (22:00 h).

Após as despescas, os peixes capturados foram fixados em formol (4,0%) e acondicionados em tambores de polietileno, com identificação da data, local de captura e, posteriormente, encaminhados aos laboratórios do Nupélia da UEM. Todos os indivíduos foram identificados segundo Severi & Cordeiro (1994), Ingenito et al. (2004), Oyakawa et al. (2006), Graça & Pavanelli (2007) e Menezes et al. (2007), além de medidos (comprimento total e padrão; cm) e pesados (g).

Atributos ecossistêmicos

A matriz dos atributos ecossistêmicos foi baseada nos 24 descritos por Odum (1969). Para obtenção desses atributos foi utilizado o software Ecopath, o qual é um programa de simulação “*steady state*” (estado de equilíbrio). Para cada um dos 30 reservatórios estudados foi obtido um modelo de relações tróficas, como descrito no Capítulo I e Anexo 2. Os modelos foram todos padronizados no número de compartimentos (15) e, também, para os dados de produção/biomassa e consumo/biomassa dos compartimentos “não-peixes” (fitoplâncton, perífiton, rotífera, cladóceras, copépoda, bactérias, protozoários e bentos). Além disso, para possibilitar comparações, os compartimentos “peixes” (onívoros, insetívoros, piscívoros, herbívoros, detritívoros e invertívoros)

foram padronizados em função das categorias tróficas das espécies (ver Anexo 1). Assim, maior ênfase foi dada às variações relacionadas à assembléia de peixes.

Análise dos dados

Idade e área dos reservatórios

A idade e a área dos reservatórios foram avaliadas em relação às bacias hidrográficas nas quais os reservatórios estavam localizados, na tentativa de observar padrões que subsidiassem os objetivos do trabalho. Então, foram calculadas as médias (e seus desvios padrão) e, diferenças entre elas, foram testadas com análise de variância (ANOVA unifatorial) (os pressupostos de normalidade e homocedasticidade foram testados pelos testes de Shapiro-Wilk e Levene, respectivamente). Quando a ANOVA identificou diferenças significativas, foi aplicado o teste de Tukey a posteriori, para verificar qual nível do fator (bacia hidrográfica) foi diferente. Quando os pressupostos não foram alcançados, uma análise similar não-paramétrica foi utilizada (Kruskal-Wallis: KW).

Atributos das assembléias de peixes e ecossistêmicos

A abundância das espécies de peixes foi indexada pela captura por unidade de esforço (CPUE) em número (número de indivíduos por 1000 m² de rede em 24 horas) e peso (kg por 1000 m² de rede em 24 horas). A riqueza (número) de espécies, equitabilidade e Índice de Diversidade de Shannon (Magurran, 1988) foram calculados por amostra e para cada reservatório em separado. O

índice de Shannon (H') é definido como $H' = -\sum_{i=1}^s (p_i) \times \ln p_i$, onde: s = número de espécies; e p_i =

proporção da espécie i. A equitabilidade (E) foi calculada de acordo com a expressão $E = \frac{H'}{\ln S}$,

onde: H' = índice de diversidade de Shannon e S = número de espécies.

A matriz dos atributos das assembléias, constituída pela abundância de peixes (CPUE em número e peso), riqueza de espécies, equitabilidade e Índice de Diversidade de Shannon e a matriz com os atributos ecossistêmicos, calculados pelo Ecopath foram sumarizadas usando análises de componentes principais (ACP; Pearson, 1901; Hotelling, 1933), com o objetivo de produzir matrizes com o mesmo número de espaços dimensionais (Jackson & Harvey, 1993).

A abundância de peixes e a riqueza de espécies foram transformadas ($\log_{10} [x + 1]$), bem como os atributos ecossistêmicos ($\log [x]$), exceto a produção líquida do sistema e o total

exportado, por apresentarem valores negativos, afim de linearizar as relações bivariadas e aproximá-las a distribuições normais (Olden et al., 2001).

Os eixos retidos para interpretação foram aqueles que apresentaram autovalores maiores que os gerados aleatoriamente por um algoritmo de randomização (critério Broken-Stick) (Gauch Jr., 1986; Jongman et al., 1995). Os escores dos eixos retidos foram gerados e utilizados em análises posteriores (ANOVA unifatorial), para verificar possíveis variações espaciais (entre as bacias hidrográficas) nos atributos de assembléias e ecossistêmicos. No caso de diferenças significativas, foi aplicado o teste de Tukey para identificar o nível do fator (qual bacia) que foi diferente. Quando os pressupostos de normalidade e homocedasticidade não foram alcançados, foi utilizado o teste não paramétrico correspondente (K.W.). Para avaliar quais escores das variáveis apresentaram maiores correlações com a matriz original dos atributos, foi utilizada a análise de correlação de Pearson.

O grau de congruência entre as matrizes dos atributos de assembléia e dos ecossistêmicos foi avaliado através de uma rotina Procrustes (Protest) (Gower, 1975; Goodall, 1991; Jackson, 1995; Jackson & Harvey, 1993). Procrustes é um teste de concordância entre matrizes (Gower, 1975; Jackson, 1995), no qual a translação, rotação, reflexão e dilatação de uma matriz são ajustadas à matriz alvo, por meio de um algoritmo rotacional (“rotational-fit”), encontrando o melhor ajuste entre observações ordenadas correspondentes. O método minimiza a soma dos desvios quadrados entre as duas matrizes (estatística m^2 ; Gower, 1975; Rohlf & Slice, 1990). O menor valor de m^2 resultante é o melhor ajuste estatístico que descreve o grau de concordância entre as duas matrizes. Para avaliar a significância de m^2 observado, é usado um teste de randomização ou permutação, o Protest. Esse é um teste unilateral que calcula o número de estatísticas m^2 randômicas que tem uma soma dos resíduos quadrados, menor ou igual, ao valor do m^2 observado (Jackson, 1995). Para obter uma relativa estabilidade no valor de p estimado foram usadas 10000 permutações randômicas (Jackson & Somers, 1989).

Apesar dos critérios estabelecidos para a retenção dos eixos das ACPs, para as análises de Procrustes foram usados os escores dos dois primeiros eixos de cada ordenação, pois estes retêm a maior parte da variabilidade de todo o grupo de dados originais. Assim, o método compara a posição de cada reservatório no espaço multivariado definido pela ACP de atributos ecossistêmicos, à mesma posição do reservatório no espaço definido pela ACP de atributos de assembléia. Esse procedimento avalia o grau de congruência entre as duas abordagens.

A riqueza, equitabilidade, Índice de Diversidade de Shannon e a ACP foram calculados utilizando o *software* PC-ord[®] 4.0 (MacCune & Mefford, 1999). A análise de variância (ANOVA

unifatorial) foi feita usando o *software* Statistica™ 7.0. A estatística procrustes foi realizada com o auxílio do *software* PROTEST® (Jackson, 1995). O nível de significância estatística adotada foi de $p < 0,05$ para todos os testes.

RESULTADOS

Idade e área dos reservatórios

Os reservatórios da bacia do rio Paranapanema apresentaram os menores valores médios de idade, seguidos pelos da bacia do rio Iguaçu (Fig. 2A; 24,3 e 26,9 anos, respectivamente). Por outro lado, os reservatórios das Bacias do Ivaí, Piquiri, Leste e Tibagi apresentaram os maiores valores médios para a idade, nessa ordem (Fig. 2A). A análise de variância revelou diferenças significativas entre os reservatórios das bacias dos rios Paranapanema e Iguaçu em relação às demais ($F = 6,51$; $p < 0,001$).

A área, ao contrário da idade, apresentou maiores valores médios para os reservatórios das bacias dos rios Paranapanema e Iguaçu (Fig. 2B; 169,2 e 47,3 km², respectivamente) enquanto os reservatórios das bacias do Ivaí, Piquiri, Leste e Tibagi apresentaram os menores valores médios (Fig. 2B). Não foram observadas diferenças significativas para essa característica entre as bacias (KW; $H = 14,5$; $p = 0,01$).

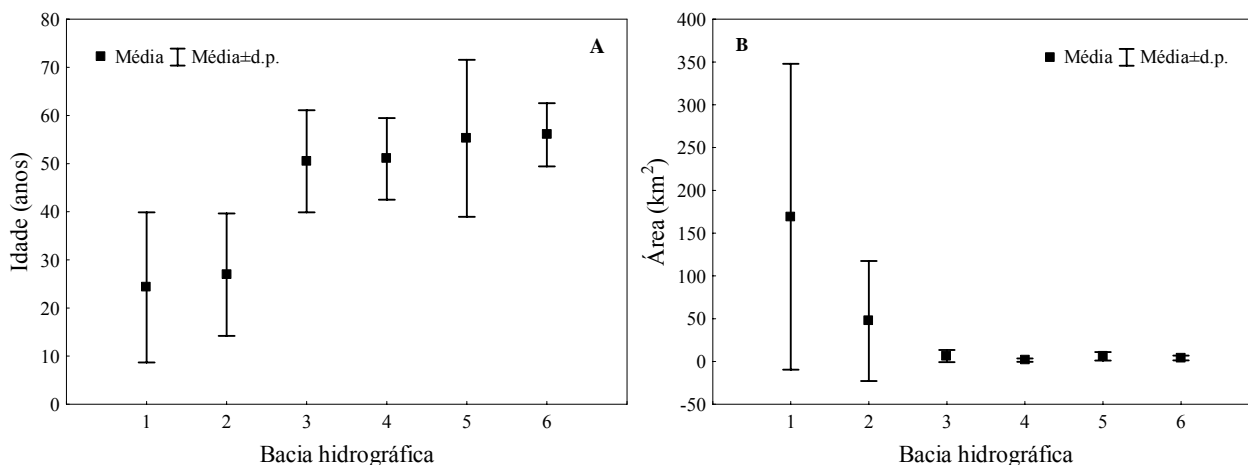


Figura 2. Médias (\pm desvio padrão – d.p.) da idade (A) e da área inundada (B) dos 30 reservatórios estudados, categorizados de acordo com a localização (bacia hidrográfica). 1 – Paranapanema; 2 – Iguaçu; 3 – Ivaí; 4 – Piquiri; 5 – Leste; e 6 – Tibagi.

Atributos das assembléias de peixes e ecossistêmicos

Na análise de componentes principais (ACP) que sumarizou a matriz dos atributos de assembléias, foram retidos os dois primeiros eixos da ACP (autovalores de 2,659 e 1,709; Broken

Stick de 2,283 e 1,283, respectivamente). O primeiro e o segundo eixo explicaram 53,18 e 34,18% da variabilidade dos dados, respectivamente. A correlação de Pearson mostrou que, as variáveis que mais contribuíram para formação do primeiro eixo foram, negativamente, equitabilidade ($r = -0,94$) e índice de diversidade ($r = -0,93$) e positivamente a abundância total em número ($r = 0,72$) (Figura 3A).

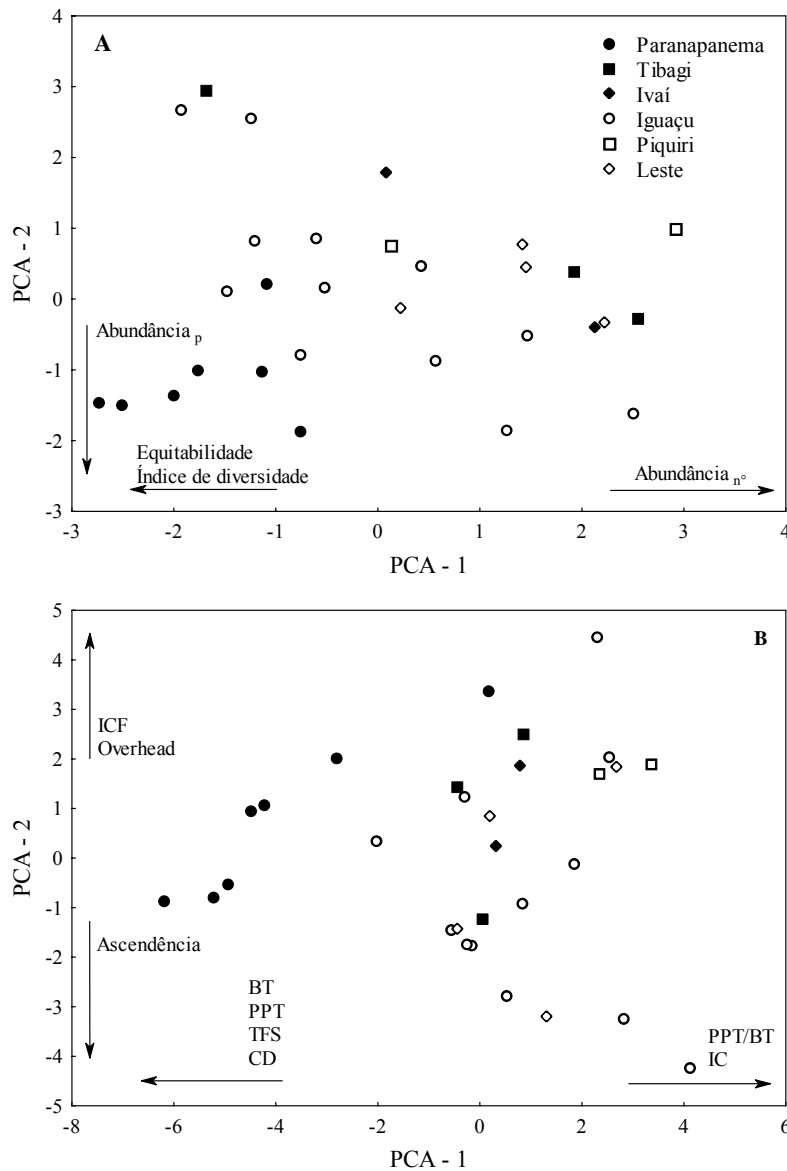


Figura 3. Ordenação representando os dois primeiros eixos (eixo 1: PCA-1; eixo 2: PCA-2) derivados da análise de componentes principais (ACP), para os atributos de assembleias (A) e de ecossistemas (B), obtidos em 30 reservatórios no Estado do Paraná, nos meses de julho e novembro de 2001 (n = abundância em número; p = abundância em peso; BT = biomassa total; PPT = produção primária total; TFS = total de fluxos do sistema; CD = capacidade de desenvolvimento; PPT/BT = produção primária total/biomassa total; IC = índice de conectância e; ICF = índice de ciclagem de Finn).

Já no segundo eixo as variáveis mais importantes foram, negativamente, abundância total, em biomassa ($r = -0,85$) e, positivamente, nenhuma variável apresentou coeficiente de estrutura elevado.

Para os atributos de assembléias, os escores do eixo 1 apresentaram diferenças significativas ($F = 4,26$; $p = 0,006$; os pressupostos de homocedasticidade e normalidade foram alcançados, $p < 0,05$) (Fig. 4A). O teste de Tukey revelou que a bacia do rio Paranapanema foi diferente da do Leste, ou seja, maiores valores de equitabilidade e Índice de Diversidade de Shannon foram encontrados na bacia do rio Paranapanema, enquanto que maiores valores da abundância total (CPUE em número) foram encontrados na bacia do Leste. Para o eixo 2, a ANOVA não foi significativa (Fig. 4B).

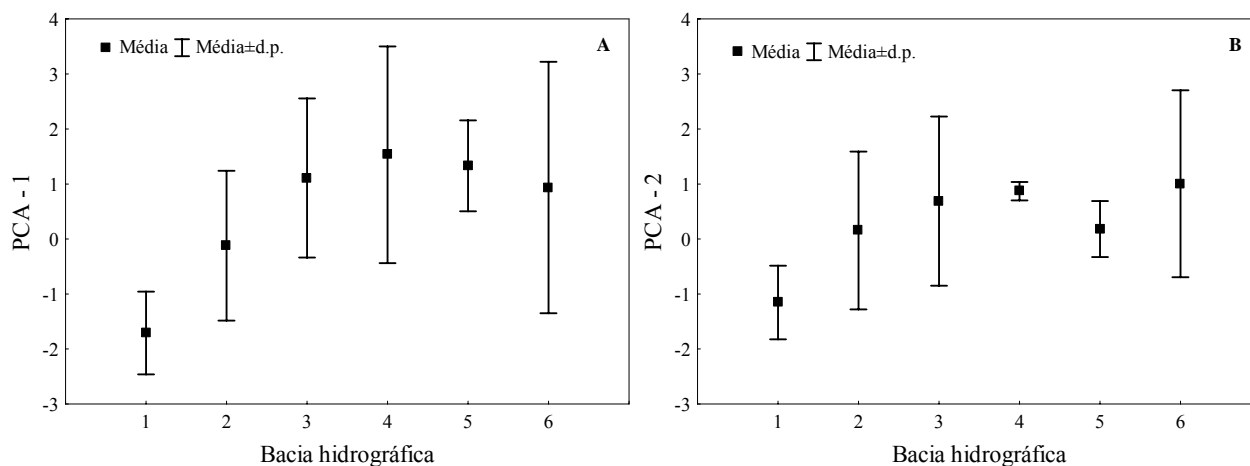


Figura 4. Médias (\pm desvio padrão – d.p.) dos escores dos eixos 1 (PCA-1; A) e 2 (PCA-2; B) da análise de componentes principais que sumarizou os atributos das assembléias de peixes dos 30 reservatórios do Estado do Paraná, nos meses de julho e novembro de 2001, de acordo com a bacia hidrográfica. 1 – Paranapanema; 2 – Iguaçu; 3 – Ivaí; 4 – Piquiri; 5 – Leste; e 6 – Tibagi.

Para a matriz dos atributos ecossistêmicos também foram retidos os dois primeiros eixos da ACP (autovalores de 6,959 e 4,190; Broken Stick de 3,734 e 2,734, respectivamente). O primeiro e o segundo eixo explicaram 30,25 e 18,22% da variabilidade dos dados, respectivamente. A correlação de Pearson mostrou que as variáveis que mais contribuíram para formação do primeiro eixo foram, negativamente, biomassa total (BT; $r = -0,93$), capacidade de desenvolvimento (CD; $r = -0,90$), total de fluxos do sistema (TFS; $r = -0,89$) e produção primária total (PPT; $r = -0,89$) e, positivamente, a produção primária total/biomassa total (PPT/BT; $r = 0,55$) e o índice de conectância (IC; $r = 0,52$) (Figura 3B). Já no segundo eixo as variáveis mais importantes foram, negativamente, ascendência ($r = -0,83$) e, positivamente, o índice de ciclagem de Finn ($r = 0,84$) e o “overhead” ($r = 0,78$).

Os escores do eixo 1 da matriz de atributos ecossistêmicos também diferiram em relação às bacias hidrográficas ($F = 9,96$; $p < 0,05$; os pressupostos de homocedasticidade e normalidade foram atingidos, $p < 0,05$) (Fig. 5A). O teste de Tukey demonstrou que a bacia do rio Paranapanema foi diferente das demais, apresentando maiores valores para as variáveis mostradas à esquerda na Figura 3B. O eixo 2 não apresentou diferenças significativas entre as bacias hidrográficas (Fig. 5B).

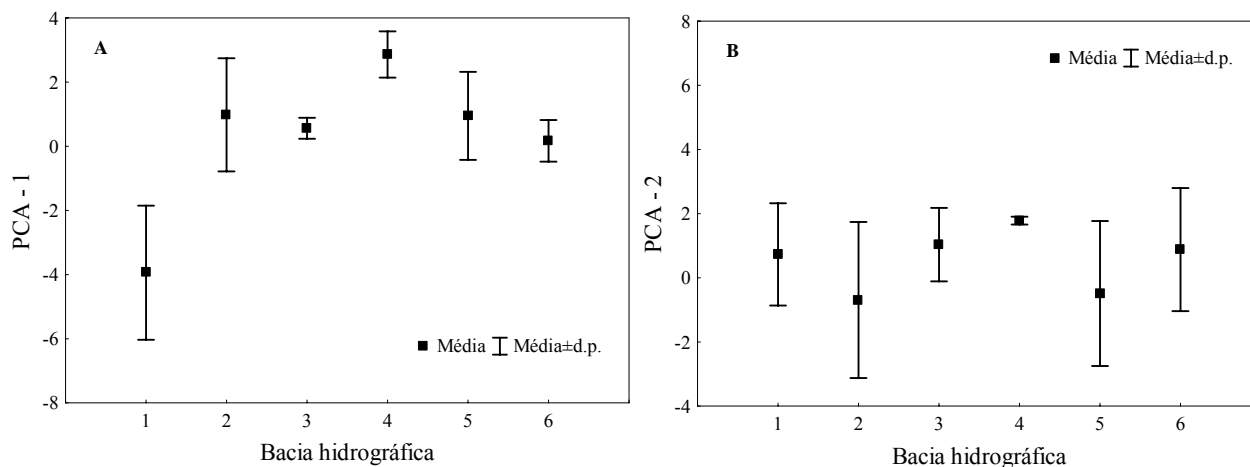


Figura 5. Médias (\pm desvio padrão – d.p.) dos escores dos eixos 1 (PCA-1; A) e 2 (PCA-2; B) da análise de componentes principais que sumarizou os atributos ecossistêmicos gerados pelo Ecopath, para os 30 reservatórios do Estado do Paraná, nos meses de julho e novembro de 2001, de acordo com a bacia hidrográfica. 1 – Paranapanema; 2 – Iguaçu; 3 – Ivaí; 4 – Piquiri; 5 – Leste; e 6 – Tibagi.

O arranjo espacial dos 30 reservatórios, nos dois primeiros eixos da ordenação dos atributos de assembléia (Fig. 3A), mostra similaridade ao arranjo apresentado pela ordenação dos atributos ecossistêmicos (Fig. 3B). O ajuste dos dois arranjos espaciais, usando o Protest, foi maior do que o esperado ao acaso ($m^2 = 0,86$; $p = 0,03$), confirmando, estatisticamente, a similaridade entre eles.

DISCUSSÃO

Com o barramento de um rio, a hidrologia local é severamente alterada, passando de um estado lótico para uma condição lântica ou semilântica. Após o represamento, a fauna de peixes a se estabelecer é primariamente dependente da fauna preexistente na região alagada. As adaptações e particularidades de cada espécie determinarão quais terão sucesso na exploração do novo ambiente (Fernando & Holčík, 1982; Agostinho et al., 1999; 2007). De maneira geral, a ictiofauna dominante em reservatórios é composta por espécies sedentárias de pequeno porte, com ovócitos pequenos e

numerosos, geralmente abundantes e com grande plasticidade trófica (Agostinho et al., 1999; 2007). A capacidade de realização de todo o ciclo reprodutivo dentro do reservatório é uma característica que certamente garante a perpetuação da espécie (Agostinho et al., 1995; 2007; Araújo-Lima et al., 1995).

Agostinho et al. (2007) revisaram os vários efeitos temporais decorrentes dos represamentos, sobre a ictiofauna, principalmente aqueles relacionados à reprodução, riqueza de espécies e abundância de peixes. Esses autores afirmam que, em relação à reprodução, é esperado, nos reservatórios, que espécies com maior plasticidade quanto ao local de reprodução tenham maior sucesso na ocupação. Com relação à riqueza de espécies, diversidade específica e abundância de peixes, esses autores afirmam que essas variáveis aumentam no início de formação dos reservatórios e com o passar do tempo, tendem a diminuir, alcançando nível pouco superior ao existente no rio, antes da formação do reservatório. Também, Agostinho et al. (1995) analisaram dados de onze reservatórios da região do alto rio Paraná e encontraram uma relação negativa entre a riqueza de espécies e a idade do reservatório, que corrobora o encontrado neste estudo, por duas abordagens diferentes.

Estudos abordando a organização de assembléias devem considerar, ainda, as diferentes escalas espaciais associadas a fatores locais, tais como, diversidade de habitats, predação e competição (Gido & Matthews, 2000; Jackson et al., 2001) e regionais, como clima, barreiras de dispersão e história biogeográfica (Ricklefs, 1987). Em ecologia de peixes, as regiões biogeográficas são de grande auxílio na identificação de padrões de assembléias locais. Luiz et al. (2005), estudando a composição e estrutura da ictiofauna de trinta e um reservatórios do Estado do Paraná e bacias limítrofes, verificaram diferenças significativas na riqueza de espécies, índice de diversidade e equitabilidade entre as bacias hidrográficas, sendo os maiores valores encontrados na bacia do rio Paranapanema. Esses autores concluíram que fatores como área e isolamento da bacia podem ter contribuído para a diferenciação entre as assembléias dos reservatórios hidroelétricos dos rios Paranapanema e Iguaçu. Assim, riqueza de espécies, índice de diversidade e equitabilidade mais elevadas foram características dos reservatórios situados nas bacias com maiores áreas. Já fatores locais podem estar relacionados à variação observada entre os reservatórios pertencentes às bacias menores. Mesma tendência foi observada neste estudo e, também, confirmada por meio dos atributos ecossistêmicos.

Por outro lado, poucos são os estudos disponíveis sobre a dinâmica de reservatórios. Existem duas abordagens que podem ser usadas para prever a dinâmica de um ecossistema:

experimentação e modelagem. Devido a sua complexidade temporal e biológica, é difícil entender a estrutura da cadeia alimentar e das interações tróficas por observação direta (Schoenly & Cohen, 1991; Niquil et al., 1999). A modelagem é uma alternativa para a abordagem experimental, que pode ser usada para prever respostas ecossistêmicas às perturbações e analisar as propriedades emergentes de um ecossistema, que não são facilmente mensuráveis. Dessa forma, modelos Ecopath podem ser usados para explorar impactos potenciais sobre alguns grupos bióticos e como eles podem ser propagados completamente por todo o ecossistema, via interações da teia trófica (Christensen & Pauly, 1993; Pauly et al., 1998; Arreguín-Sánchez, 2000, Pauly et al., 2000; Christensen & Walters, 2004). Tais informações também permitem a avaliação de atributos organizacionais de um ecossistema, tais como ascendência, “overhead” e desenvolvimento (Ulanowicz, 1986; Arreguín-Sánchez & Chávez, 1995; Vasconcellos et al., 1997; Arreguín-Sánchez & Manickchand-Heileman, 1998; Pérez-España & Arreguín-Sánchez, 2001; Libralato et al., 2002; Coll et al., 2006).

Uma tendência geral em ecossistemas é a de se desenvolverem até que o “ecoespaço” seja preenchido pelos indivíduos, sendo esse delimitado, em grande parte, pela disponibilidade de energia e nutrientes (Harris, 1999). Para Margalef (1968), em ecossistemas livres de modificações a maturidade tende a aumentar com o tempo. O uso de modelos facilita o estudo dos ecossistemas, pois estes se desenvolvem dentro das restrições termodinâmicas, descritas por equações matemáticas (Nielsen & Ulanowicz, 2000). Desse modo, com o objetivo de solucionar o problema do desenvolvimento dos sistemas restrito pela segunda lei da termodinâmica, Odum (1969) sintetizou o desenvolvimento dos ecossistemas em 24 atributos referentes a trocas energéticas, estrutura da comunidade (diversidade), história de vida, ciclagem de nutrientes e homeostase. Posteriormente, com a quantificação do estágio de amadurecimento dos ecossistemas, foi possível verificar o desempenho de cada componente, alicerçando o manejo de populações naturais (Christensen, 1994; 1995). Mesmo assim, os estudos têm mostrado que os ecossistemas não possuem um desenvolvimento determinístico, principalmente quando são perturbados, e a teoria de Eugene P. Odum estabelece apenas tendências para a dinâmica dos 24 atributos.

Uma das maneiras de superar o problema da análise conjunta de tantos atributos é diminuir o número deles, escolhendo aqueles que medem o sistema como um todo, em especial, as propriedades emergentes (Ulanowicz, 1980; 1986; Jørgensen, 1992; Angelini, 2002b), que somente aparecem quando os objetos estão interligados. Angelini et al. (no prelo), na tentativa de encontrar padrões em trinta e um reservatórios do Estado do Paraná, escolheram nove atributos

ecossistêmicos (Odum, 1969), baseados em Christensen & Pauly (1998). Neste estudo, a escolha dos atributos foi baseada na análise de componentes principais, optando por aqueles que melhor explicaram a variabilidade representada no espaço dos trinta reservatórios analisados.

Vários estudos, principalmente em reservatórios, têm demonstrado a alta variabilidade encontrada entre os atributos ecossistêmicos. Angelini et al. (2005) estudando as teias tróficas em seis reservatórios do Estado do Paraná, afirmam que alguns atributos ecossistêmicos, calculados com o modelo Ecopath, são altamente variáveis quando comparados aos esperados para ecossistemas naturais (Odum, 1969), porém, próximos daqueles apontados por Christensen & Pauly (1993) para 41 ecossistemas de diferentes regiões. Angelini et al. (no prelo), também demonstram essa alta variabilidade nos atributos ecossistêmicos, compilando dados de estudos em trinta e um reservatórios no Estado do Paraná. Esses autores afirmam, por exemplo, que a alta variabilidade fica evidente quando a razão produção primária total/respiração total é relacionada com a razão de Schödinger, pois há muitos reservatórios novos e antigos com valores similares.

O uso de modelos Ecopath tem crescido muito nos últimos anos em todo mundo. Porém, com ênfase em comparações espaciais (Christensen & Pauly, 1993; Arias-González, 1998; Arreguín-Sánchez & Manickchand-Heileman, 1998; Angelini & Agostinho, 2005; Villanueva et al., 2006a) ou apenas descrevem um determinado ecossistema (Angelini & Petreere, 1996; Manickchand-Heileman et al., 1998; Rocha et al., 1998; Rosado-Solórzano & Guzmán del Prío, 1998; Angelini & Petreere, 2000; Morales-Zárate et al., 2004; Gamito & Erzini, 2005; Villanueva et al., 2006b; Fetahi & Mengistou, 2007). Poucos são os estudos que fazem comparações temporais de um mesmo ecossistema, podendo ser destacados os de Moreau et al. (1993), Delos Reyes (1993), Vasconcellos et al. (1997), Heymans et al. (2004) e Angelini et al. (2006), que parece ser a abordagem mais adequada para se inferir quanto à relação maturidade-estabilidade de ecossistemas. Assim, relações idade-maturidade-estabilidade (comparações entre diferentes reservatórios com diferentes idades) como as apresentadas neste estudo e, também, por Angelini et al. (no prelo) não parecem ser as abordagens mais adequadas para se tirar conclusões sobre esse assunto. Isso talvez porque muitos dos valores de entrada são difíceis de serem estimados, além do que o modelo Ecopath representa um momento específico do ecossistema, ou seja, apresenta uma foto instantânea do ambiente. Entretanto, Angelini et al. (2006), estudando o reservatório de Itaipu no alto rio Paraná em dois períodos distintos, afirmam que esse ecossistema parece ter certa estabilidade, porém longe da maturidade. Heymans et al. (2004), estudaram as mudanças no ecossistema boreal de Benguela por três décadas e observaram severas alterações, ao longo do tempo, nas interações tróficas e no

fluxo de energia para esse ecossistema. Assim, o uso de modelos Ecopath parece ser uma boa ferramenta para comparações temporais de um mesmo ecossistema.

Apesar dos resultados satisfatórios, as críticas à modelagem devem ser consideradas. Os principais problemas apontados pelos críticos dizem respeito às generalizações dos modelos, como na identificação dos componentes, pois geralmente o número de espécies é grande, mesmo em sistemas considerados simples, na agregação dos componentes funcionalmente similares numa “caixa preta” e conseqüentemente, na descrição imprecisa e incompleta das inter-relações, podendo acarretar noções tendenciosas do sistema (Rigler & Peters, 1991). E, para os modelos obtidos com o Ecopath não é diferente, apesar dos avanços da visão ecossistêmica, as idéias dela originadas têm sido questionadas e já foram caracterizadas como "Odumania" (Månsson & McGlade, 1993), mas os criadores do programa têm adicionado rotinas que procuram dar mais suporte, tais como, o módulo Ecosim, que pode ser usado para simular os efeitos das mudanças nos estoques pesqueiros por meio do aumento da pressão pesqueira, e pesquisas espaciais que podem ser adicionadas, usando o módulo de simulação espacial Ecospace. É claro que ainda são elaborados modelos em todos os níveis de organização, mas a modelagem de ecossistemas vem ganhando mais espaço, devido, principalmente, à crescente necessidade de respostas imediatas em face de problemas globais que não podem ser analisados e preditos sem uma ferramenta holística, que seja hábil para o trabalho com fenômenos complexos (Angelini, 2000).

Outro problema relacionado às críticas, é a falta de avaliação criteriosa dos resultados do Ecopath com abordagens mais tradicionais, que é a base teórica da ecologia, como, por exemplo, a de comunidades. Quando a análise ecossistêmica foi utilizada em conjunto com a abordagem de comunidades, essas duas teorias convergiram para as mesmas conclusões. Então, nos primeiros anos de formação de reservatórios ocorre um aumento na riqueza de espécies, diversidade específica e abundância de indivíduos e a análise ecossistêmica, por meio do uso do software Ecopath, é robusta para demonstrar essa tendência, ou seja, nas fases iniciais de formação de reservatórios ocorre um aumento na maturidade-estabilidade desses ecossistemas, refletido na elevação da razão produção primária total/respiração total, sendo assim possível, comprovar a eficiência de modelos Ecopath.

Dessa forma, como evidenciado por Luiz et al. (2005), foi possível confirmar o efeito da bacia hidrográfica nos padrões de composição e estrutura da ictiofauna, nos trinta reservatórios analisados, por meio do uso de duas abordagens diferentes. Além disso, como mostrado pelas duas abordagens, há um indício bastante forte que, reservatórios mais novos e maiores apresentam um

maior número de espécies e são mais estáveis do que reservatórios mais antigos e menores. Porém, cabe ressaltar que, os modelos Ecopath representam um momento específico do ecossistema, assim inferências temporais realizadas comparando-se diferentes reservatórios com diferentes idades, pode não ser a abordagem mais indicada para gerar padrões que subsidiem a tomada de decisões. Contudo, comparação temporal de um mesmo ecossistema, por meio do uso do software Ecopath, parece ser mais adequado para alcançar tal objetivo.

REFERÊNCIAS

AGOSTINHO, A.A.; ZALEWSKI, M. The dependence of fish community structure and dynamics on floodplain and riparian ecotone zone in Paraná river, Brazil. **Hydrobiologia**, Dordrecht, v. 303, p. 141-148, 1995.

AGOSTINHO, A.A.; JÚLIO JÚNIOR, H.F.; BORGHETTI, J.R. Considerações sobre os impactos dos represamentos na ictiofauna e medidas para sua atenuação. Um estudo de caso: reservatório de Itaipu. **Revista UNIMAR**, Maringá, v. 14 (supl.), p. 89-107, 1992.

AGOSTINHO, A.A.; VAZZOLER, A.E.A. de M.; THOMAZ, S.M. The high river Paraná basin: limnological and ichthyological aspects. In: TUNDISI, J.G.; BICUDO, C.E.M.; MATSUMURA-TUNDISI, T. (Ed.). **Limnology in Brazil**. Rio de Janeiro: Brazilian Academy of Sciences: Brazilian Limnological Society, 1995. p. 59-103.

AGOSTINHO, A.A.; MIRANDA, L.E.; BINI, L.M.; GOMES, L.C.; THOMAZ, S.M.; SUZUKI, H.I. Patterns of colonization in neotropical reservoirs, and prognoses on aging. In: TUNDISI, J.G.; STRAŠKRABA, M. (Ed.). **Theoretical reservoir ecology and its applications**. São Carlos: International Institute of Ecology; Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers; Rio de Janeiro: Brazilian Academy of Sciences, 1999. p. 227-265.

AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C.; PELICICE, F.M. **Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil**. Maringá: EDUEM, 2007. 501 p., il.

ANGELINI, R. Ecologia e modelagem matemática=Ecology and mathematical modeling. **PUC-SP Ciências Biológicas e do Ambiente**, Sorocaba, v. 2, n. 2, p. 225-242, maio-ago. 2000.

ANGELINI, R. **Desenvolvimento de ecossistemas: a planície de inundação do alto rio Paraná e o reservatório de Itaipu**. Maringá, 2002. 145 f., il. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) – Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 2002a.

ANGELINI, R. Bases para a aplicação da teoria da informação em ecossistemas, com ênfase na ascendência. **Acta Scientiarum. Biological Science**, Maringá, v. 24, no. 2, p. 275-283, Apr. 2002b.

ANGELINI, R.; PETRERE JUNIOR, M. The ecosystem of Broa Reservoir, São Paulo State, Brazil, as described using ECOPATH. **NAGA, The ICLARM Quarterly**, Manila, v. 19, n. 2, p. 36-41, Apr. 1996.

ANGELINI, R.; PETRERE JUNIOR, M. A model for the plankton system of the Broa Reservoir, São Carlos, Brazil. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 126, n. 2-3, p.131–137, 2000.

ANGELINI, R.; AGOSTINHO, A.A. Food web model of the Upper Paraná River Floodplain: description and aggregation effects. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 181, n. 2-3, p.109–121, 2005.

ANGELINI, R.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C.; COSTA, R.S.; LATINI, J.D. Análise ecossistêmica de reservatórios. In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005. cap. 25, p. 311-321.

ANGELINI, R.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. Modeling energy flow in a large neotropical reservoir: a tool to evaluate fishing and stability. **Neotropical Ichthyology**, Mogi das Cruzes, v. 4, n. 2, p. 253-260, Apr./June 2006.

ANGELINI, R.; GOMES, L.C.; AGOSTINHO, A.A. Os atributos ecossistêmicos de Odum: padrões em reservatórios do Estado do Paraná. In: ANGELINI, R.; GOMES, L.C. (Ed.). **O artesanato dos ecossistemas: construindo modelos com dados**. Maringá: EDUEM, (no prelo). cap. 9, p. 173-188.

ARAÚJO-LIMA, C.A.R.M.; AGOSTINHO, A.A.; FABRÉ, N.N. Trophic aspects of fish communities in Brazilian rivers and reservoirs. In: TUNDISI, J.G.; BICUDO, C.E.M.; MATSUMURA-TUNDISI, T. (Ed.). **Limnology in Brazil**. Rio de Janeiro: Brazilian Academy of Sciences: Brazilian Limnological Society, 1995. p. 105-136.

ARREGUÍN-SÁNCHEZ, F. Octopus-red grouper interaction in the exploited ecosystem of the northern continental shelf of Yucatan, Mexico. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 129, p. 119-129, 2000.

ARREGUÍN-SÁNCHEZ, F.; CHÁVEZ, E.A. An investigation of the trophic role of three pelagic fishes of the Western coast of the Gulf of Mexico, using ECOPATH II model. **Scientia Marina**, Barcelona, v. 59, n. 3-4, p. 307-315, 1995.

ARREGUÍN-SÁNCHEZ, F.; MANICKCHAND-HEILEMAN, S. The trophic role of lutjanid fish and impacts of their fisheries in two ecosystems in the Gulf of Mexico. **Journal of Fish Biology**, London, v. 53, (Suppl. A), p. 143-153, 1998.

ARIAS-GONZÁLEZ, J.E. Trophic models of protected and unprotected coral reef ecosystems in the south of the Mexican Caribbean. **Journal of Fish Biology**, London, v. 53, (Suppl. A), p. 236-255, 1998.

BALON, E.K. Results of fish population size assessments in Lake Kariba coves (Zambia), a decade after their creation. In: ACKERMANN, W.C.; WRITE, G.F.; WORTHINGTON, E.B.; IVENS, J.L.

(Ed.). **Man-made lakes: their problems and environmental effects.** Washington, DC: American Geophysical Union, 1973. p. 149-158. (Geophysical monograph, v. 17).

BULLOCK, J.M.; PYWELL, R.F.; BURKE, M.J.W.; WALKER, K.J. Restoration of biodiversity enhances agricultural production. **Ecology Letters**, Oxford, v. 4, p. 185–189, 2001.

CHRISTENSEN, V. On the behavior of some proposed goal functions for ecosystem development. **Ecological modelling**, Amsterdam, v. 75/76, p. 37-49, 1994.

CHRISTENSEN, V. Ecosystem maturity - towards quantification. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 77, n. 1, p. 3-32, 1995.

CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). **Trophic models of aquatic ecosystems.** Metro Manila: ICLARM; Copenhagen: International Council for the Exploration of the Sea: Danish International Development Agency, 1993. p. 338-352.

CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. Changes in models of aquatic ecosystems approaching carrying capacity. **Ecological Applications**, Washington, D.C., v. 8, n. 1, suppl., p. 104-109, Febr. 1998.

CHRISTENSEN, V., WALTERS, C.J. Ecopath with ecosim: methods, capabilities and limitations. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 172, p. 109-139, 2004.

COLL, M.; PALOMERA, I.; TUDELA, S.; SARDA, F. Trophic flows, ecosystem structure and fishing impacts in the South Catalan Sea, Northwestern Mediterranean. **Journal of Marine Systems**, Amsterdam, v. 59, p. 63-96, 2006.

DELOS REYES, M. R. 1993. Fish culture and its impact on the ecosystem of Laguna of Bay, Philippines. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). **Trophic models of aquatic ecosystems.** Metro Manila: ICLARM; Copenhagen: International Council for the Exploration of the Sea: Danish International Development Agency, 1993. p. 74-84

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

FERNANDO, C.H.; HOLČIK, J. The nature of fish communities: a factor influencing the fishery potential and yields of tropical lakes and reservoirs. **Hydrobiologia**, Dordrecht, v. 97, p. 127-140, 1982.

FETAHI, T.; MENGISTOU, S. Trophic analysis of Lake Awassa (Ethiopia) using mass-balance Ecopath model. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 201, p. 398-408, 2007.

GAMITO, S.; ERZINI, K. Trophic food web and ecosystem attributes of a water reservoir of the Ria Formosa (south Portugal). **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 181, n. 4, p. 509-520, Febr. 2005.

GASALLA, M.A.; ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.D.B. Contribution of ecosystem analysis to investigating the effects of changes in fishing strategies in the South Brazil Bight coastal ecosystem. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 172, n. 2-4, p. 283-306, Mar. 2004.

GAUCH JR., H.G. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 1982 (reprinted 1986), 1986. 298 p. (Cambridge studies in ecology; 1).

GIDO, K.B.; MATTHEWS, W.J. Dynamics of the offshore fish assemblage in a Southwestern reservoir (lake Texoma, Oklahoma, Texas). **Copeia**, Lawrence, n. 4, p. 917-930, Dec. 2000.

GOODALL, C. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. **Journal of the Royal Statistical Society B**, Oxford, v. 53, p. 285-339, 1991.

GOODMAN, D. The theory of diversity-stability relationships in ecology. **The Quarterly Review Biology**, Chicago, v. 50, n. 3, p. 237-265, 1975.

GOWER, J.C. Generalized procrustes analysis. **Psychometrika**, New York, v. 40, p. 33-51, 1975.

GRAÇA, W.J. da; PAVANELLI, C.S. **Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes**. Maringá: EDUEM, 2007. 241 p. il. (algumas color.)

HARRIS, G. This is not the end of limnology (or of science): the world may well be a lot simpler than we think. **Freshwater Biology**, Osney Mead, v. 42, p. 689-706, 1999.

HASTINGS, A. Food web theory and stability. **Ecology (Washington DC)**, v. 69, n. 6, p. 1665-1668, 1988.

HAYDON, D. Pivotal assumptions determining the relationship between stability and complexity: an analytical synthesis of the stability-complexity debate. **American Naturalist**, Chicago, v. 144, p. 14-29, 1994.

HEYMANS, J.J.; SHANNON, L.J.; JARRE, A. Changes in the northern Benguela ecosystem over three decades: 1970s, 1980s and 1990s. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 172, n. 2-4, p. 175-195, Mar. 2004.

HOOPER, D.U.; CHAPIN, F.S. III; EWEL, J.J.; HECTOR, A.; INCHAUSTI, P.; LAVOREL, S.; LAWTON, J.H.; LODGE, D.M.; LOREAU, M.; NAEEM, S.; SCHMID, B.; SETALA, H.; SYMSTAD, A.J.; VANDERMEER, J.; WARDLE, D.A. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecological Monographs**, Washington DC, v. 75, n. 1, p. 3-35, Febr., 2005.

HOTELLING, Analysis of a complex of statistical variables into principal components. **Journal of Experimental Psychology**, Washington DC, v. 24, p. 417-441, 1933.

INGENITO, L.F.S.; DUBOC, L.F.; ABILHOA, V. Contribuição ao conhecimento da ictiofauna da bacia do alto rio Iguacu, Paraná, Brasil. **Arquivos de Ciências Veterinárias e Zoologia da UNIPAR**, Umuarama, v. 7, no. 1, p. 23-36, jan./jun., 2004.

JACKSON, D.A. Protest: a procrustean randomization test of community environment concordance. **Ecoscience**, Saint Foy, v. 2, n. 3, p. 297-303, 1995.

JACKSON, D.A.; SOMERS, K.M. Are probability estimates from the permutation model of Mantel's test stable? **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 67, p. 766-769, 1989.

JACKSON, D.A.; HARVEY, H.H. Fish and benthic invertebrates: community concordance and community-environment relationships. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, Ottawa, v. 50, p. 2641-2651, 1993.

JACKSON, D.A.; PERES-NETO, P.R.; OLDEN, J.D. What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, Ottawa, v. 58, n. 1, p. 157-170, Jan. 2001.

JONGMAN, R.H.G.; TER BRAAK, C.J.F.; VAN TONGEREN, O.F.R. (Ed.). **Data analysis in community and landscape ecology**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995. (reprinted 1996), 299 p.

JØRGENSEN, S.E. Parameters, ecological constraints and exergy. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 62, n. 1-3, p. 163-170, 1992.

KIMMEL, B.L.; LIND, O.T.; PAULSON, L.J. Reservoir primary production. In: THORNTON, K.W.; KIMMEL, B.L.; PAYNE, F.E. (Ed.). **Reservoir limnology: ecological perspectives**. New York: J. Wiley & Sons, c1990. chap. 6, p. 133-194.

KING, A.W.; PIMM, S.L. Complexity, diversity, and stability: a reconciliation of theoretical and empirical results. **American Naturalist**, Chicago, v. 122, p. 229-239, 1983.

KINGSLAND, S.E. Defining ecology as a science. In: REAL, L.A.; BROWN, J.H. (Ed.). **Foundations of ecology: classic papers with commentaries**. Chicago; London: The University of Chicago Press, 1991. pt. 1: Foundational Papers, p. 1-13.

LIBRALATO, S.; PASTRES, R.; PRANOVI, F.; RAICEVICH, S.; GRANZOTTO, A.; GIOVANARDI, O.; TORRICELLI, P. Comparison between the energy flow networks of two habitat in the Venice lagoon. **Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli Marine Ecology**, Naples, v. 23, p. 228-236, 2002.

LINDEMAN, R. The trophic–dynamic aspect of ecology. **Ecology (Washington DC)**, v. 23, n. 4, p. 399-418, Oct. 1942.

LUIZ, E.A.; PETRY, A.C.; PAVANELLI, C.S.; JÚLIO JÚNIOR, H.F.; LATINI, J.D.; DOMINGUES, V.M. As assembleias de peixes de reservatórios hidrelétricos do Estado do Paraná e bacias limítrofes. In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005. cap. 14, p. 169-184.

MACARTHUR, R.H. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. **Ecology (Washington DC)**, v. 36, p. 533-536, 1955.

MAGURRAN, A.E. **Ecological diversity and its measurement**. London: Croom Helm, 1988. 179 p.

MANICKCHAND-HEILEMAN, S.; ARREGUÍN-SÁNCHEZ, F.; LARA-DOMÍNGUEZ, A.; SOTO, L.A. Energy flow and network analysis of Terminos Lagoon, SW Gulf of Mexico. **Journal of Fish Biology**, London, v. 53-A, p. 179-197, 1998.

MÅNSSON, B.A.; MCGLADE, J.M. Ecology, thermodynamics and H. T. Odum's conjectures. **Oecologia**, Berlin, v. 93, p. 582-596, 1993.

MARGALEF, R. **Perspectives in ecological theory**. Chicago: University of Chicago Press, 1968.

MAY, R.M. Will a large complex system be stable? **Nature (London)**, v. 238, p. 413-414, 1972.

MAY, R.M. Biological populations with nonoverlapping generations: stable points, stable cycles, and chaos. **Science (Washington DC)**, v. 186, n. 4164, p. 645-647, Nov. 1974.

MCCUNE, B.; MEFFORD, M.J. **Multivariate analysis of ecological data**. Version 4, MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon, 1999.

MCNAUGHTON, S.J. Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empiricism in ecology. **American Naturalist**, Chicago, v. 111, p. 515-525, 1977.

MCNAUGHTON, S.J. Ecology of grazing ecosystems: the Serengeti. **Ecological Monographs**, Washington DC, v. 55, p. 259-294, 1985.

MENEZES, N.A.; WEITZMAN, S.H.; OYAKAWA, O.T.; LIMA, F.C.T. de; CASTRO, R.M.C.; WEITZMAN, M.J. **Peixes de água doce da Mata Atlântica**: lista preliminar das espécies e comentários sobre conservação de peixes de água doce neotropicais = Freshwater fishes of Mata Atlântica: list of species and comments on conservation of neotropical freshwater fishes. São Paulo: Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2007. 408 p. il.

MORALES-ZÁRATE, M.V.; ARREGUÍN-SÁNCHEZ, F.; LÓPEZ-MARTÍNEZ, J.; LLUCH-COTA, S.E. Ecosystem trophic structure and energy flux in the Northern Gulf of California, México. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 174, p. 331-345, 2004.

MOREAU, J.; LIGTVOET, W.; PALOMARES, M.L.D. Trophic relationship in the fish community of Lake Victoria, Kenya, with emphasis on the impact of Nile Perch (*Lates niloticus*). In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). **Trophic models of aquatic ecosystems**. Metro Manila: ICLARM; Copenhagen: International Council for the Exploration of the Sea: Danish International Development Agency, 1993. p. 144-158.

MOREAU, J.; VILLANUEVA, M.C.; AMARASINGHE, U.S.; SCHIEMER, F. Trophic relationships and possible evolution of the production under various fisheries management strategies in a Sri Lanka reservoir. In: DE SILVA, S.S. (Ed.). **Reservoir and culture-based fisheries: biology and management**. Proceedings of an International Workshop held in Bangkok, Thailand from 15-18 February 2000. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2001. p. 201-214. (ACIAR Proceedings, n. 98).

MÜLLER, F. State-of-the-art in ecosystem theory. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 100, p. 135-161, 1997.

NAEEM, S.; LI, S. Biodiversity enhances ecosystem reliability. **Nature (London)**, v. 390, p. 507–509, 1997.

NIELSEN, S.N.; ULANOWICZ, R.E. On the consistency between thermodynamical and network approaches to ecosystems. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 132, p. 23- 31, 2000.

NIQUIL, N.; ARIAS-GONZÁLEZ, J.E.; DELESALLE, B.; ULANOWICZ, R.E. Characterization of the planktonic food web of Takapoto Atoll lagoon, using network analysis. **Oecologia**, Berlin, v. 118, p. 232-241, 1999.

NOBLE, R.L. Management of reservoir fish communities by influencing species interactions: predator-prey interactions in reservoir communities. In: HALL, G.E.; VAN DEN AVYLE, M.J. (Ed.). **Reservoir fisheries management: strategies for the 80's**. Proceedings of a Symposium held in Lexington, Kentucky June 13-16, 1983. Bethesda, Maryland: Reservoir Committee, Southern Division, American Fisheries Society, 1986. p. 137-143. Título da capa: Reservoir fisheries management: strategies for the 80's. A National Symposium on Managing Reservoir Fisheries Resources.

O'BRIEN, W.J. Perspectives on fish in reservoir limnology. In: THORNTON, K.W.; KIMMEL, B.L.; PAYNE, F.E. (Ed.). **Reservoir limnology: ecological perspectives**. New York: J. Wiley & Sons, c1990. chap. 8, p. 209-225.

ODUM, E.P. The strategy of ecosystem development. **Science (Washington DC)**, v. 164, p. 262-270, Abr. 1969.

OLDEN, J.D.; JACKSON D. A.; PERESNETO, P.R. Spatial isolation and fish communities in drainage lakes. **Oecologia**, Berlin, v. 127, p. 572-585, 2001.

OYAKAWA, O.T.; AKAMA, A; MAUTARI, K.C.; NOLASCO, J.C. **Peixes de riachos da mata Atlântica nas unidades de conservação do vale do rio Ribeira de Iguape no Estado de São Paulo**. São Paulo: Neotrópica, 2006. 201 p.

PATTEN, B.C. Toward a more holistic ecology, and science: the contribution of H. T. Odum. **Oecologia**, v. 93, p. 597-602, 1993.

PAULY, D.; CHRISTENSEN, V.; DALSGAARD, A.; FROESE, R.; TORRES, J. Fishing down marine food webs. **Science (Washington DC)**, v. 279, n. 5352, p. 860-863, 1998.

PAULY, D.; CHRISTENSEN, V.; WALTERS, C. Ecopath, ecosim and ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. **International Council for the Exploration of the Sea Journal of Marine Science**, Copenhagen, v. 57, p. 697-706, 2000.

PEARSON, K. On lines and places of closest fit to systems of points in space. **Philosophical Magazine, Sixth Series**, Abingdon, v. 2, p. 559-572, 1901.

PÉREZ-ESPAÑA, H.; ARREGUÍN-SÁNCHEZ, F. An inverse relationship between maturity and stability. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 145, n. 2-3, p. 189-193, 2001.

- PETRERE JÚNIOR, M. Fisheries in large tropical reservoirs in South America. **Lakes & Reservoirs: Research and Management**, Carlton South, v. 2, p. 111–133, 1996.
- PETTS, G.E.; AMOROS, C. **Fluvial hydrosystems**. London: New York: Chapman & Hall, 1996. 322 p.
- PIMM, S.L. The complexity and stability of ecosystems. **Nature (London)**, v. 307, n. 5949, p. 321–326, Jan. 1984.
- POLIS, G.A.; WINEMILLER, K.O. (Ed.). **Food webs: integration of patterns & dynamics**. New York: Chapman & Hall, c1996. 472 p., ill.
- POLIS, G.A.; SEARS, A.L.W.; HUXEL, G.R.; STRONG, D.R.; MARON, J. When is a trophic cascade a trophic cascade? **Trends in Ecology & Evolution**, Cambridge, v. 15, p. 473–475, 2000.
- RANDALL, R.G.; KELSO, J.R.M.; MINNS, C.K. Fish production in freshwaters: are rivers more productive than lakes? **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, Ottawa, v. 52, n. 3, p. 631–643, Mar. 1995.
- RICKLEFS, R.E. Community diversity: relative roles of local and regional processes. **Science (Washington DC)**, v. 235, n. 4785, p. 167–171, Jan. 1987.
- RIGLER, F.H.; PETERS, R.H. **Science and Limnology**. Oldendorf/Luhe: Ecology Institute, 1991. 239 p.
- ROCHA, G.R.A.; GASALLA, M.A.; ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C.L.D.B.; SOARES, L.S.H.; PIRES-VANIN, A.M.S.; MUTO, E.Y.; CERGOLE, M.C.; AIDAR, E.; MESQUITA, H.S.L.; GIANESELLA-GALVÃO, S.M.F.; VEGA-PÉREZ, L.A.; JARRE-TEICHMANN, A. Quantitative model of trophic interactions in the Ubatuba Shelf System (Southeastern Brazil). **Naga, The ICLARM Quartely**, Manila, v. 21, n. 4, p. 25–32, Oct.-Dec. 1998.
- ROHLF, F.J.; SLICE, D. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks, **Systematic Zoology**, Washington DC, v. 39, p. 40–59, 1990.
- ROSADO-SOLÓRZANO, R.; GUZMÁN DEL PRÓO, S.A. Preliminary trophic structure model for Tampamachoco lagoon, Veracruz, Mexico. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 109, p. 141–154, 1998.
- SCHOENLY, K.; COHEN, J.E. Temporal variation in food web structure: 16 empirical cases. **Ecological Monographs**, Washington DC, v. 61, n. 3, p. 267–298, 1991.
- SEVERI, W.; CORDEIRO, A.A.M. **Catálogo de peixes da bacia do rio Iguaçu**. Curitiba: IAP/GTZ, 1994. 128 p.
- SPEHN, E.M.; HECTOR, A.; JOSHI, J.; SCHERER-LORENZEN, M.; BAZELEY-WHITE, B.; SCHMID, E.; BEIERKUHNLEIN, C.; CALDEIRA, M.C.; DIEMER, M.; DIMITRAKOPOULOS, P.G.; FINN, J.A.; FREITAS, H.; GILLER, P.S.; GOOD, J.; HARRIS, R.; HOGBERG, P.; HUSS-DANELL, K.; JUMPPONEN, A.; KORICHEVA, J.; LEADLEY, P.W.; LOREAU, M.; MINNS, A.; MULDER, C.P.H.; O'DONOVAN, G.; OTWAY, S.J.; PALMBORG, C.; PEREIRA, J.S.;

- PFISTERER, A.B.; PRINZ, A.; READ, D.J.; SCHULZE, E.-D.; SIAMANTZIOURAS, A.-S.D.; TERRY, A.C.; TROUMBIS, A.Y.; WOODWARD, F.I.; YACHI, S.; LAWTON, J.H. Ecosystem effects of biodiversity manipulations in European grasslands. **Ecological Monographs**, Washington DC, v. 75, n. 1, p. 37–63, Febr., 2005.
- THORNTON, K.W.; KIMMEL, B.L.; PAYNE, F.E (Ed.). **Reservoir limnology: ecological perspectives**. New York: J. Wiley, c1990. 246 p., ill.
- TILMAN, D. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. **Ecology (Washington DC)**, v. 80, n. 5, p. 1455-1474, 1999.
- ULANOWICZ, R.E. An hypothesis on the development of natural communities. **Journal of Theoretical Biology**, London, v. 85, p. 223-245, 1980.
- ULANOWICZ, R.E. **Growth and development: ecosystems phenomenology**. New York: Springer-Verlag, c1986. 203 p., ill.
- ULANOWICZ, R.E. **Ecology, the ascendent perspective**. Columbia University Press. 1997, 201 p.
- VASCONCELLOS, M.; GASALLA, M.A. Fisheries catches and the carrying capacity of marine ecosystems in southern Brazil. **Fisheries Research**, Amsterdam, v. 50, n. 3, p. 279-295, Mar. 2001.
- VASCONCELLOS, M.; MACKINSON, S.; SLOMAN, K.; PAULY, D. The stability of trophic mass-balance models of marine ecosystems: a comparative analysis. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 100, p. 125-134, 1997.
- VILLANUEVA, M.C.; OUEDRAOGO, M.; MOREAU, J. Trophic relationships in the recently impounded Bagré Reservoir in Burkina Faso. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 191, n. 2, p. 243-259, Jan. 2006a.
- VILLANUEVA, M.C.; LALÈYÈ, P.; ALBARET, J.-J.; LAË, R.; TITO de MORAIS, L.; MOREAU, J. Comparative analysis of trophic structure and interactions of two tropical lagoons. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 197, p. 461-477, 2006b.
- WARREN, P.H. Making connections in food webs. **Trends in Ecology & Evolution**, Cambridge, v. 9, n. 4, p. 136-141, Apr. 1994.
- WILHELM, T.; BRÜGGEMANN, R. Goal functions for the development of natural systems. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 132, p. 231–246, 2000.
- WILLIAMS, J.D.; WINEMILLER, K.O.; TAPHORN, D.C.; BALBAS, L. Ecology and status of piscívoros in Guri, an oligotrophic tropical reservoir. **North American Journal of Fisheries Management**, Bethesda, Maryland, v. 18, n. 2, p. 274-285, May 1998.
- WOLFF, M. A trophic model for Tongoy Bay – a system exposed to suspended scallop culture (Northern Chile). **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, Amsterdam, v. 182, n. 2, p. 149-168, Oct. 1994.

WULFF, F.; FIELD, J.G.; MANN, K.H. (Ed.). **Coastal and estuarine studies**. network analysis in marine ecology – methods and applications. New York: Springer-Verlag, 1989. 284 p.

ANEXOS

ANEXO 1

ESTIMATIVAS DE PARÂMETROS POPULACIONAIS E DA RAZÃO CONSUMO/BIOMASSA PARA AS ESPÉCIES DE PEIXES EM RESERVATÓRIOS PARANAENSES

Metodologia utilizada para análise e ajuste dos parâmetros

Amostragem dos peixes

Os peixes utilizados nas análises foram obtidos em coletas realizadas nos meses de julho e novembro de 2001, em 30 reservatórios no Estado do Paraná. As amostragens foram realizadas nas zonas lacustres dos reservatórios (Thornton, 1990), utilizando redes de espera de diferentes malhagens (2,4 a 14,0 cm entre nós opostos), expostas por 24 horas, com despescas nos períodos da manhã, tarde e noite, na região pelágica e redes de arrasto (0,8 cm entre nós adjacentes) operadas durante o dia, na região litorânea.

Após as despescas, todos os exemplares capturados foram fixados em formoldeído e acondicionados em tambores de polietileno, com identificação da data, local de captura e, posteriormente, encaminhados para os laboratórios do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia/UEM). Cada exemplar foi identificado segundo Graça & Pavanelli (2007), Menezes et al. (2007), Oyakawa et al. (2006), Ingenito et al. (2004) e Severi & Cordeiro (1994), além de medido (comprimento total e padrão; cm) e pesado (g).

Análise dos dados

A categorização trófica das espécies foi baseada principalmente em estudos realizados nos reservatórios analisados, porém quando isso não foi possível, outros estudos foram utilizados. As referências utilizadas foram Fugi & Hahn (1991); Hahn, et al. (1991; 1992; 1997a; 1997b; 1998; 1999); Fugi (1993); Marques (1993); Almeida (1994); Andrian, et al. (1994); Souza-Stevaux, et al.

(1994); Andrian & Barbieri (1996); Ferreti, et al. (1996); Lolis & Andrian (1996); Loureiro & Hahn (1996); Agostinho et al. (1997); Almeida et al. (1997); Gealh & Hahn (1998); Abujanra et al. (1999); Fugi et al. (2001; 2005); Ortêncio Filho et al. (2001); Cassemiro et al. (2002; 2003; 2005); Abelha & Goulart (2004); Russo et al. (2004); Abelha et al. (2005; 2006); Bennemann et al. (2005; 2006) Loureiro-Crippa & Hahn (2006); Oricolli & Bennemann, (2006); Cantanhêde et al. (2008).

Os parâmetros de crescimento foram calculados usando a equação de crescimento de von Bertalanffy:

$$L_t = L_\infty \times (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

Onde L_t é o comprimento do peixe (cm) na idade t ; L_∞ é o comprimento assintótico (cm); k é a curvatura da equação de crescimento de von Bertalanffy ou taxa de crescimento (ano^{-1}), e t_0 (“t-zero”) é a idade nominal onde o tamanho do peixe é considerado zero.

A constante de crescimento k foi calculada, quando possível, utilizando-se a rotina ELEFAN I do programa Fisat (Sparre et al. 1989; FAO-ICLARM, 1996), chamada “scan de valores de k ”. Esta rotina estima a aderência da curva de crescimento de von Bertalanffy aos dados de frequência de comprimento durante o período avaliado. O valor de k para o melhor ajuste foi usado, e às vezes foi corroborado pela literatura sobre a espécie, ou através da rotina no mesmo programa que ajusta a curva de crescimento de von Bertalanffy visualmente (“by eye”). Quando os dados coletados não permitiram o ajuste, referências da literatura foram utilizadas, destacam-se Perez Lizama & Vazzoler (1993); Angelini & Agostinho (2005), além do site Fishbase (<http://filaman.ifm-geomar.de/search.php>) (Tab. 1). Para o cálculo do L_∞ utilizou-se do comprimento máximo do maior indivíduo da amostra da população analisada por meio da seguinte relação: $L_\infty = L_{\max} * 1,05$. A temperatura média anual da água foi obtida pelo laboratório de limnologia do Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aqüicultura (Nupélia) da Universidade Estadual de Maringá (UEM).

A taxa de produção/biomassa (P/B) é difícil de estimar diretamente podendo ser adotada como equivalente da mortalidade total ($Z = \text{mortalidade por pesca (F)} + \text{mortalidade natural (M)}$) (Pauly et al., 2000). Nos reservatórios estudados a pesca é inexistente ou quando presente é insignificante. Assim, como mostrado por Allen (1971), a relação P/B é igual à mortalidade natural (M), a qual pode ser calculada com a regressão empírica de Pauly (1980), apresentada a seguir:

$$M = k^{0,65} \times L_\infty^{-0,279} \times T^{0,463}$$

Onde L_∞ e k são parâmetros da curva de crescimento de von Bertalanffy; e T é a temperatura média anual da água (média dos trinta reservatórios; em $^\circ\text{C}$).

A taxa consumo/biomassa (Q/B) foi definida por Pauly (1986), como o número de vezes que uma população consome seu próprio peso por ano. Palomares & Pauly (1998) criaram a seguinte relação empírica de consumo:

$$\log Q/B = 7,964 - 0,204 \log W_{\infty} - 1,965T' + 0,083Ar + 0,532H + 0,398D$$

Onde W_{∞} é o peso assintótico (gramas de peso úmido; obtido por meio da relação peso/comprimento); T' é a inversa da temperatura média da água ($T' = \frac{1000}{23,4^{\circ}C + 273,15}$); Ar é o

índice da forma da nadadeira caudal ($Ar = \frac{h^2}{s}$; onde h = altura da nadadeira (mm) e s = área superficial da nadadeira (mm²)). O valor de Ar foi estimado como a média das medidas de 1 a 5 indivíduos, quando possível, por espécies. Os indivíduos medidos estão depositados na coleção do Museu de Ictiologia do Nupélia (UEM). H e D são índices do tipo de alimento: $H = 1$ para herbívoros; $D = 1$ para detritívoros e iliófagos; para carnívoros $H = D = 0$.

Os resultados para todos os parâmetros estão apresentados na tabela 1.

Tabela 1. Atributos demográficos e biológicos para as 141 espécies amostradas em trinta reservatórios no estado do Paraná no ano de 2001. L_{∞} é o comprimento total assintótico (cm); W_{∞} é o peso assintótico (g), k é a constante de crescimento da curva de von Bertalanffy (ano^{-1}), Ar é o índice da nadadeira caudal (Palomares & Pauly, 1998), M é a mortalidade natural (ano^{-1}) assumido igual a P/B (produção/biomassa), Q/B é o consumo pela biomassa (ano^{-1}) e CT é a categoria trófica da espécie. ^aFishbase (<http://filaman.ifm-geomar.de/search.php>); ^bAngelini & Agostinho, 2005; ^cPerez Lizama & Vazzoler 1993.

Espécie	CT	L_{∞}	W_{∞}	K	Ar	M	Q/B
<i>Apareiodon affinis</i> (Steindachner, 1879)	detritívora	16,48	55,35	0,50 ^a	1,26	1,17	30,54
<i>Apareiodon ibitiensis</i> Campos, 1944	detritívora	5,00	1,42	0,50 ^a	1,17	1,63	63,37
<i>Apareiodon piracicabae</i> (Eigenmann, 1907)	detritívora	11,55	18,37	0,50 ^a	1,27	1,29	38,29
<i>Apareiodon vittatus</i> Garavello, 1977	detritívora	17,64	56,60	0,95	1,37	1,73	31,04
<i>Astyanax</i> sp. C	detritívora	21,63	156,18	0,50	2,18	1,08	29,46
<i>Astyanax</i> sp. J	detritívora	9,90	9,95	0,50	1,20	1,35	42,85
<i>Cyphocharax modestus</i> (Fernández-Yépez, 1948)	detritívora	18,00	58,32	0,80 ^b	0,81	1,80	27,72
<i>Deuterodon</i> sp. B	detritívora	12,28	26,13	0,80 ^a	0,94	1,72	33,45
<i>Deuterodon</i> sp. D	detritívora	13,44	33,88	0,80 ^a	1,17	1,68	33,19
<i>Hypostomus ancistroides</i> (Ihering, 1911)	detritívora	24,46	161,07	0,45 ^a	0,52	0,98	21,33
<i>Hypostomus commersoni</i> Valenciennes, 1836	detritívora	44,62	2270,64	0,24	2,09	0,55	16,77
<i>Hypostomus derbyi</i> (Hanseman, 1911)	detritívora	42,00	638,00	0,51	2,09	0,92	21,73
<i>Hypostomus hermanni</i> (Ihering, 1905)	detritívora	12,10	27,86	0,50 ^a	0,71	1,27	31,65
<i>Hypostomus margaritifer</i> (Regan, 1908)	detritívora	17,00	58,66	0,30 ^a	0,75	0,83	27,37
<i>Hypostomus myersi</i> (Gosline, 1947)	detritívora	25,20	188,05	0,49	1,77	1,02	26,23
<i>Hypostomus nigromaculatus</i> (Schubart, 1964)	detritívora	12,10	23,08	0,50 ^a	0,57	1,27	31,98
<i>Hypostomus regani</i> (Ihering, 1905)	detritívora	25,50	215,49	0,25 ^a	0,46	0,66	19,87
<i>Hypostomus</i> sp. A	detritívora	21,00	142,00	0,50	0,94	1,09	23,70
<i>Hypostomus</i> sp. B	detritívora	31,08	385,25	0,50	0,94	0,98	19,33
<i>Hypostomus</i> sp. C	detritívora	36,33	468,03	0,20 ^a	0,35	0,52	16,60
<i>Hypostomus strigaticeps</i> (Regan, 1908)	detritívora	21,40	146,84	0,50 ^a	0,71	1,09	22,52
<i>Loricaria prolixa</i> Isbrücker & Nijssen, 1978	detritívora	40,53	359,87	0,20 ^a	0,41	0,50	17,72
<i>Loricaria</i> sp.	detritívora	29,10	110,00	0,55	1,16	1,06	26,04
<i>Loricariichthys platymetopon</i> Isbrücker & Nijssen, 1979	detritívora	33,00	254,44	0,55 ^b	1,16	1,10	21,95
<i>Megalancistrus parananus</i> (Peters, 1881)	detritívora	37,30	865,82	0,26 ^b	1,56	0,60	18,47
<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1836)	detritívora	85,05	9490,26	0,34	2,16	0,60	12,70
<i>Rhinelepis aspera</i> Spix & Agassiz, 1829	detritívora	36,20	825,70	0,39 ^b	0,76	0,80	16,00
<i>Rineloricaria</i> sp.	detritívora	20,58	52,56	0,43	0,45	0,99	26,41
<i>Steindachnerina brevipinna</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)	detritívora	17,64	85,60	0,86 ^b	1,39	1,63	28,62
<i>Astyanax</i> sp. B	herbívora	16,91	69,74	1,00	1,40	1,81	40,73
<i>Astyanax</i> sp. E	herbívora	16,28	57,40	0,44	1,50	1,00	43,20
<i>Astyanax</i> sp. F	herbívora	21,32	144,56	0,56	1,54	1,17	36,06
<i>Astyanax</i> sp. G	herbívora	8,80	9,60	0,80	1,05	1,89	57,07
<i>Bryconamericus iheringii</i> (Boulenger, 1887)	herbívora	8,40	7,68	0,70 ^a	1,66	1,75	67,18

Continuação. Tabela 1

<i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	herbívora	45,40	965,06	0,15 ^a	1,56	0,40	24,59
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	herbívora	27,00	151,20	0,16 ^a	0,93	0,48	31,78
<i>Hypophthalmus edentatus</i> Spix & Agassiz, 1829	herbívora	50,20	874,82	0,28	2,04	1,60	27,48
<i>Leporinus lacustris</i> Campos, 1945	herbívora	16,30	91,00	0,80 ^a	1,15	1,59	36,79
<i>Metynnis lippincottianus</i> (Cope, 1870)	herbívora	15,43	92,64	0,70 ^a	1,26	1,48	37,45
<i>Schizodon borellii</i> (Boulenger, 1900)	herbívora	29,40	516,00	0,42 ^b	2,03	1,40	30,54
<i>Schizodon nasutus</i> Kner, 1858	herbívora	35,38	567,49	0,34 ^a	1,41	0,73	26,62
<i>Tilapia rendalli</i> (Boulenger, 1897)	herbívora	39,27	3064,45	0,31	1,48	0,42	19,12
<i>Aphyocharax anisitsi</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	insetívora	4,70	1,30	0,90 ^a	0,80	2,43	24,06
<i>Aphyocharax dentatus</i> Eigenmann & Kennedy, 1903	insetívora	7,90	5,00	0,80 ^a	1,37	1,95	20,36
<i>Apteronotus</i> sp.	insetívora	30,20	224,00	0,60 ^a	0,53	1,11	7,99
<i>Astyanax altiparanae</i> Garutti & Britski, 2000	insetívora	14,28	51,59	0,55	1,24	1,35	12,34
<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	insetívora	16,80	72,72	0,25 ^c	0,86	0,74	10,69
<i>Astyanax janae</i> Eigenmann, 1908	insetívora	14,70	46,62	0,80 ^a	1,19	1,64	12,47
<i>Auchenipterus osteomystax</i> (Ribeiro, 1918)	insetívora	27,82	194,51	0,50	1,47	1,01	9,84
<i>Bryconamericus ikaa</i> Casciotta, Almirón & Azpelicueta, 2004	insetívora	8,61	8,56	0,60	0,76	1,64	16,24
<i>Bryconamericus</i> sp. C	insetívora	7,66	5,84	0,70	1,19	1,80	19,07
<i>Australoheros kaaygua</i> Casciotta, Almirón & Gómez, 2006	insetívora	10,70	30,60	0,40 ^a	0,73	1,14	12,46
<i>Corydoras</i> sp. A	insetívora	6,80	6,00	0,30 ^a	0,53	1,07	16,70
<i>Corydoras</i> sp. B	insetívora	7,03	7,14	0,34 ^a	0,53	1,15	16,12
<i>Crenicichla britskii</i> Kullander, 1982	insetívora	14,17	32,43	0,70 ^a	0,57	1,52	11,94
<i>Crenicichla haroldoi</i> Luengo & Britski, 1974	insetívora	20,89	97,49	0,60 ^a	0,60	1,23	9,60
<i>Crenicichla niederleini</i> (Holmberg, 1891)	insetívora	23,94	164,51	0,65 ^a	0,62	1,25	8,65
<i>Deuterodon</i> sp. A	insetívora	14,38	51,01	0,75 ^a	1,10	1,58	12,05
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i> (Valenciennes, 1836)	insetívora	63,00	842,11	0,31 ^c	1,50	0,50	7,34
<i>Hypessobrycon eques</i> (Steindachner, 1882)	insetívora	3,30	0,49	0,80 ^a	1,02	2,48	30,60
<i>Aristichthys nobilis</i> (Richardson, 1845)	insetívora	27,00	151,20	0,16 ^a	0,75	0,48	9,02
<i>Leporellus vittatus</i> (Valenciennes, 1850)	insetívora	21,00	98,06	0,34 ^a	0,66	0,85	9,69
<i>Moenkhausia aff. intermedia</i> Eigenmann, 1908	insetívora	10,71	21,23	0,41 ^b	0,73	1,30	13,42
<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes, 1836)	insetívora	22,47	82,25	0,60 ^a	0,59	1,21	9,91
<i>Pimelodus</i> sp.	insetívora	35,49	476,91	0,18	1,05	0,49	7,56
<i>Psalidodon gymnodontus</i> Eigenmann, 1911	insetívora	17,12	66,06	0,53	0,86	1,24	10,90
<i>Rhamphichthys hahni</i> (Meiken, 1937)	insetívora	30,20	224,00	0,50	0,50	0,99	7,94
<i>Roeboides paranensis</i> Pignalberi, 1975	insetívora	8,40	5,66	0,85 ^a	1,40	1,99	19,99
<i>Sternopygus macrurus</i> (Bloch & Schneider, 1801)	insetívora	36,20	67,57	0,50	0,50	0,94	10,14
<i>Triportheus nematurus</i> (Kner, 1858)	insetívora	25,20	187,00	0,70 ^a	1,09	1,29	9,22
<i>Bryconamericus pyahu</i> Azpelicueta, Casciotta & Almirón, 2004	insetívora	2,70	0,23	0,80 ^a	1,24	2,62	37,25

Continuação. Tabela 1

<i>Bryconamericus</i> sp. D	insetívora	7,50	5,00	0,70 ^a	1,54	1,81	21,03
<i>Mimagoniates microlepis</i> (Steindachner, 1876)	insetívora	5,56	1,91	0,75 ^a	0,61	2,06	21,45
<i>Astyanax gymnogenys</i> Eigenmann, 1911	invertívora	7,10	5,82	0,74 ^a	0,74	1,90	17,52
<i>Callichthys callichthys</i> (Linnaeus, 1758)	invertívora	14,00	50,39	0,70 ^a	0,52	1,52	10,81
<i>Characidium</i> sp.	invertívora	5,50	1,45	0,80 ^a	0,67	2,15	22,95
<i>Corydoras</i> cf. <i>paleatus</i> (Jenyns, 1842)	invertívora	8,93	12,93	0,74	1,29	1,78	16,52
<i>Eigenmannia</i> sp.	invertívora	36,80	103,75	0,50	0,06	0,93	8,54
<i>Geophagus brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	invertívora	23,84	303,62	0,37	1,20	1,54	8,53
<i>Hemigrammus marginatus</i> Ellis, 1911	invertívora	4,00	0,73	0,80 ^a	0,78	2,35	26,92
<i>Hoplosternum litoralle</i> (Hancock, 1828)	invertívora	23,10	273,27	0,52 ^b	1,68	1,20	9,55
<i>Iheringichthys labrosus</i> (Lütken, 1874)	invertívora	35,17	439,55	0,55 ^b	1,63	1,10	8,59
<i>Leporinus amblyrhynchus</i> Garavello & Britski, 1987	invertívora	19,95	96,58	0,50 ^a	0,83	1,11	10,04
<i>Odontesthes bonariensis</i> (Valenciennes, 1835)	invertívora	52,50	4138,51	0,24	0,85	0,48	4,68
<i>Rhinodoras dorbignyi</i> (Kner, 1855)	invertívora	20,00	157,82	0,30 ^a	0,86	0,79	9,13
<i>Satanoperca pappaterra</i> (Heckel, 1840)	invertívora	21,00	190,99	0,75 ^a	0,56	1,42	8,30
<i>Gymnotus sylvius</i> Albert & Fernandes-Matioli, 1999	invertívora	27,90	90,18	0,70 ^a	0,03	1,25	8,74
<i>Odontostilbe</i> sp.	invertívora	6,10	2,78	0,80 ^a	1,29	2,09	22,61
<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus, 1758)	onívora	13,65	432,46	1,80	2,99	2,82	11,17
<i>Astyanax</i> aff. <i>paranae</i> Eigenmann, 1914	onívora	16,38	70,42	0,75 ^a	1,80	1,52	12,89
<i>Astyanax</i> sp. A	onívora	14,70	56,83	0,70	1,07	1,50	11,71
<i>Astyanax</i> sp. D	onívora	14,90	50,26	0,70	1,10	1,49	12,07
<i>Astyanax</i> sp. H	onívora	21,63	163,18	0,53	2,25	1,12	11,83
<i>Astyanax</i> sp. I	onívora	11,02	20,26	0,70	1,05	1,63	14,40
<i>Astyanax</i> sp. K	onívora	9,77	14,00	0,70	0,75	1,68	14,65
<i>Bryconamericus stramineus</i> Eigenmann, 1908	onívora	8,82	5,93	0,80 ^a	1,45	1,89	19,96
<i>Colossoma macropomum</i> (Cuvier, 1818)	onívora	42,50	1367,36	0,23 ^a	3,60	0,54	9,93
<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	onívora	79,28	8254,38	0,14	1,60	0,34	4,69
<i>Deuterodon iguape</i> Eigenmann, 1907	onívora	15,22	50,23	0,80 ^a	0,80	1,62	11,41
<i>Deuterodon</i> sp. C	onívora	10,20	14,18	0,70 ^a	0,95	1,66	15,20
<i>Glanidium ribeiroi</i> Hanseman, 1911	onívora	25,73	465,88	0,22	1,73	0,60	8,65
<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)	onívora	38,40	1091,00	0,40 ^b	1,37	0,80	6,79
<i>Leporinus macrocephalus</i> Garavello & Britski, 1988	onívora	42,00	1983,96	0,07	1,13	0,24	5,74
<i>Leporinus obtusidens</i> (Valenciennes, 1836)	onívora	38,95	960,52	0,26 ^b	1,37	0,55	6,97
<i>Leporinus octofasciatus</i> Steindachner, 1915	onívora	24,99	226,20	0,22 ^c	1,25	0,61	9,14
<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	onívora	30,00	907,28	2,38	1,28	2,72	6,93
<i>Parauchenipterus galeatus</i> (Linnaeus, 1766)	onívora	22,05	259,23	0,50 ^b	1,44	1,15	9,22
<i>Phalloceros</i> aff. <i>caudimaculatus</i> (Hensel, 1868)	onívora	3,99	0,82	0,90 ^a	0,58	2,54	25,31

Continuação. Tabela 1

<i>Piaractus mesopotamicus</i> (Holmberg, 1887)	onívora	55,65	2855,85	0,60 ^a	2,46	0,94	6,87
<i>Pimelodus heraldoi</i> Azpelicueta, 2001	onívora	30,20	223,76	0,60	0,72	1,11	8,28
<i>Pimelodus maculatus</i> La Cépède, 1803	onívora	42,63	1050,45	0,43 ^b	1,64	0,90	7,20
<i>Pimelodus ornatus</i> Kner, 1858	onívora	34,10	542,24	0,30 ^a	0,56	0,68	6,71
<i>Pimelodus ortmanni</i> Hanseman, 1911	onívora	31,19	339,85	0,44	1,60	0,85	9,00
<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes, 1821)	onívora	57,50	1919,48	0,35 ^b	1,35	0,70	6,03
<i>Astyanax bockmanni</i> Vari & Castro, 2007	onívora	12,30	32,00	0,44 ^a	2,30	1,20	16,66
<i>Acestrorhynchus lacustris</i> (Lütken, 1875)	piscívora	29,92	276,07	0,40 ^b	2,73	0,90	11,65
<i>Ageneiosus militaris</i> Valenciennes, 1836	piscívora	25,40	133,32	0,35	2,49	0,80	12,91
<i>Astronotus crassipinnis</i> (Heckel, 1840)	piscívora	23,10	352,22	0,50 ^a	0,94	1,06	7,87
<i>Cichla kelberi</i> Kullander & Ferreira, 2006	piscívora	24,20	203,63	0,30 ^a	0,78	0,75	8,54
<i>Clarias gariepinus</i> (Burchell, 1822)	piscívora	67,90	2706,27	0,19 ^a	0,62	0,42	4,89
<i>Crenicichla iguassuensis</i> Hanseman, 1911	piscívora	38,54	759,27	0,10	0,98	0,32	6,78
<i>Crenicichla</i> sp.	piscívora	36,75	688,94	0,14	1,39	0,41	7,48
<i>Galeocharax knerii</i> (Steindachner, 1879)	piscívora	29,40	266,60	0,70 ^a	1,12	1,24	8,62
<i>Hoplias</i> aff. <i>malabaricus</i> (Bloch, 1794)	piscívora	53,13	2408,62	0,42	1,30	0,90	5,70
<i>Hoplias</i> aff. <i>lacerdae</i> Ribeiro, 1908	piscívora	53,90	1607,45	0,08 ^a	0,84	0,25	5,67
<i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818)	piscívora	138,60	20367,36	0,06	0,74	0,16	3,31
<i>Micropterus salmoides</i> (Lacépède, 1802)	piscívora	5,56	1,91	0,14 ^a	0,63	0,69	21,50
<i>Oligosarcus longirostris</i> Menezes & Géry, 1983	piscívora	30,98	362,26	0,72	1,50	1,22	8,71
<i>Oligosarcus paranensis</i> Menezes & Géry, 1983	piscívora	31,19	341,48	0,70 ^a	2,02	1,22	9,74
<i>Pinirampus pirinampu</i> (Spix & Agassiz, 1829)	piscívora	62,37	2333,71	0,22 ^b	2,48	0,50	7,19
<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)	piscívora	49,24	1768,44	0,47 ^b	1,43	0,90	6,22
<i>Rhamdia branneri</i> Hanseman, 1911	piscívora	49,77	1822,22	0,24	1,17	0,53	5,88
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	piscívora	39,17	7746,39	0,01	1,01	0,35	4,25
<i>Rhaphiodon vulpinus</i> Spix & Agassiz, 1829	piscívora	46,20	508,19	0,39 ^b	1,76	0,70	8,55
<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier, 1816)	piscívora	54,60	2077,30	0,20 ^b	1,43	0,40	6,02
<i>Serrasalmus maculatus</i> Kner, 1858	piscívora	23,10	325,81	0,45 ^b	2,35	1,50	10,48
<i>Serrasalmus marginatus</i> Valenciennes, 1837	piscívora	24,90	294,22	0,60 ^b	3,33	1,30	12,90
<i>Steindachneridion scriptum</i> (Miranda-Ribeiro, 1918)	piscívora	51,50	1847,27	0,25 ^a	0,70	0,54	5,36
<i>Steindachneridion melanodermatum</i> Garavello, 2005	piscívora	43,60	914,34	0,25 ^a	0,70	0,57	6,19
<i>Tatia neivai</i> (Ihering, 1930)	piscívora	10,00	11,78	0,60	0,55	1,51	14,63
<i>Tatia</i> sp.	piscívora	6,90	6,00	0,50	0,80	1,49	17,60

REFERÊNCIAS

- ABELHA, M.C.F.; GOULART, E. Oportunismo trófico de *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) (Osteichthyes, Cichlidae) no reservatório de Capivari, Estado do Paraná, Brasil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, Maringá, v. 26, no. 1, p. 37-45, 2004.
- ABELHA, M.C.F.; GOULART, E.; PERETTI, D. Estrutura trófica e variação sazonal do espectro alimentar da assembléia de peixes do reservatório de Capivari, Paraná, Brasil. In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005. cap. 16, p. 197-209.
- ABELHA, M.C.F.; GOULART, E.; KASHIWAQUI, E.A.L.; SILVA, M.R. da. *Astyanax paranae* Eigenmann, 1914 (Characiformes: Characidae) in the Alagados Reservoir, Paraná, Brazil: diet composition and variation. **Neotropical Ichthyology**, Mogi das Cruzes, v. 4, no. 3, p. 349-356, 2006.
- ABUJANRA, F.; RUSSO, M.R.; HAHN, N.S. Variações espaço-temporais na alimentação de *Pimelodus ortmanni* (Siluriformes, Pimelodidae) no reservatório de segredo e áreas adjacentes (PR). **Revista UNIMAR**, Maringá, v. 21, n. 2, p. 283-289, 1999.
- AGOSTINHO, A.A.; HAHN, N.S.; GOMES, L.C.; BINI, L.M. Estrutura trófica. In: VAZZOLER, A.E.A. de M.; AGOSTINHO, A.A.; HAHN, N.S. (Ed.). **A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos**. Maringá: EDUEM: Nupélia, 1997. cap. II.6, p. 229-248.
- ALLEN, K.R. Relation between production and biomass. **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**, Ottawa, v. 28, no. 10, p. 1573-1581, Oct. 1971.
- ALMEIDA, V.L.L. **Utilização de recursos alimentares por peixes piscívoros da planície de inundação do alto rio Paraná**. Maringá, 1994. 30 f., il. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) – Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, Maringá, 1994.
- ALMEIDA, V.L.L.; HAHN, N.S.; VAZZOLER, A.E.A. de M. Feeding patterns in five predatory fishes of the high Paraná River floodplain (Brazil). **Ecology of Freshwater Fish**, Copenhagen, v. 6, p. 123-133, 1997.
- ANDRIAN, I.F.; BARBIERI, G. Espectro alimentar e variações sazonal e espacial na composição da dieta de *Parauchenipterus galeatus* Linnaeus, 1766, (Siluriformes, Auchenipteridae) na região do Reservatório de Itaipu (PR). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 56, no. 2, p. 409-422, 1996.
- ANDRIAN, I.F.; DORIA, C.C.R.C.; TORRENTE, G.; FERRETI, C.M.L. Espectro alimentar e similaridade na composição da dieta de 4 espécies de *Leporinus* (Characiformes, Anostomidae) do rio Paraná, Brasil. **Revista UNIMAR**, Maringá, v. 16, n. 3, p. 97-106, 1994.

ANGELINI, R.; AGOSTINHO, A.A. Parameter estimates for fishes of the Upper Paraná River Floodplain and Itaipu Reservoir (Brazil). **Naga, The Worldfish Center Quarterly**, Manila, v. 28, no. 1&2, p. 53-57, Jan.-June 2005.

BENNEMANN, S.T.; GEALH, A.M.; ORSI, M.L.; SOUZA, L.M. Ocorrência e ecologia trófica de quatro espécies de *Astyanax* (Characidae) em diferentes rios da bacia do rio Tibagi, Paraná, Brasil. **Iheringia Série Zoologia**, Porto Alegre, v. 95, n. 3, p. 247-254, 2005.

BENNEMANN, S.T.; CAPRA, L.G.; GALVES, W.; SHIBATTA, O.A. Dinâmica trófica de *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes, Sciaenidae) em trechos de influência da represa Capivara (rios Paranapanema e Tibagi). **Iheringia. Série Zoologia**, Porto Alegre, v. 96, n. 1, p. 115-119, 2006.

CANTANHÊDE, G.; HAHN, N.S.; GUBIANI, E.A.; FUGI, R. Invasive molluscs in the diet of *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1821) (Pisces, Doradidae) in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. **Ecology of Freshwater Fish**, Copenhagen, v. 17, n. 1, p. 47-53, 2008.

CASSEMIRO, F.A. da S.; HAHN, N.S.; FUGI, R. Avaliação da dieta de *Astyanax altiparanae* Garutti & Britski, 2000 (Osteichthyes, Tetragonopterinae) antes e após a formação do reservatório de Salto Caxias, Estado do Paraná, Brasil. **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 24, n. 2, p. 419-425, 2002.

CASSEMIRO, F.A. da S.; HAHN, N.S.; RANGEL, T.F.L.V. de B. Diet and trophic ecomorphology of the silverside, *Odontesthes bonariensis*, of the Salto Caxias reservoir, rio Iguaçu, Paraná, Brazil. **Neotropical Ichthyology**, Mogi das Cruzes, v. 1, no. 2, p. 127-131, 2003.

CASSEMIRO, F.A. da S.; HAHN, N.S.; DELARIVA, R.L. Estrutura trófica da ictiofauna, ao longo do gradiente longitudinal do reservatório de Salto Caxias (rio Iguaçu, Paraná, Brasil), no terceiro ano após o represamento. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, Maringá, v. 27, no. 1, p. 63-71, Jan./Mar., 2005.

FAO-ICLARM. **Stock Assessment Tools: user's manual**. Roma: FAO-ICLARM. 1996. 123 p.

FERRETI, C.M.L.; ANDRIAN, I.F.; TORRENTE, G. Dieta de duas espécies de *Schizodon* (Characiformes, Anostomidae), na planície de inundação do alto rio Paraná e sua relação com aspectos morfológicos. **Boletim do Instituto de Pesca**, São Paulo, v. 23, p. 171-186, 1996.

FUGI, R. **Estratégias alimentares utilizadas por cinco espécies de peixes comedores de fundo do alto rio Paraná**. São Carlos, 1993. 142 f., il. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais), Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 1993.

FUGI, R.; HAHN, N.S. Espectro alimentar e relações morfológicas com o aparelho digestivo de 3 espécies de peixes comedoras de fundo do Rio Paraná. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 51, n. 4, p. 873-879, 1991.

FUGI, R.; AGOSTINHO, A.A.; HAHN, N.S. Trophic morphology of five benthic-feeding fish species of a tropical floodplain. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 61, no. 1, p. 27-33, 2001.

FUGI, R.; HAHN, N.S.; LOUREIRO-CRIPPA, V.; NOVAKOWSKI, G.C. Estrutura trófica da ictiofauna em reservatórios. In: RODRIGUEZ, L.; THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Org.). **Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais**. São Carlos: RiMa, 2005. cap. 15, p. 185-195.

GEALH, A.M.; HAHN, N.S. Alimentação de *Oligosarcus longirostris* Menezes & Gèry (Osteichthyes, Acestrorhynchinae) do reservatório de Salto Segredo, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 15, n. 4, p. 985-993, 1998.

GRAÇA, W.J. da; PAVANELLI, C.S. **Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes**. Maringá: EDUEM, 2007. 241 p. il. (algumas color.)

HAHN, N.S.; FUGI, R.; ANDRIAN, I.F. Espectro e atividade alimentares do armadinho, *Trachydoras paraguayensis* (Doradidae; Siluriformes) em distintos ambientes do Rio Paraná. **Revista UNIMAR**, Maringá, v. 13, n. 2, p. 177-194, 1991.

HAHN, N.S.; MONFREDINHO, A.; FUGI, R.; AGOSTINHO, A.A. Aspectos da alimentação do armado, *Pterodoras granulosus* (Ostariophysi, Doradidae) em distintos ambientes do alto rio Paraná. **Revista UNIMAR**, Maringá, v. 14, p. 163-176, 1992.

HAHN, N.S.; FUGI, R.; ALMEIDA, V.L.L.; RUSSO, M.R.; LOUREIRO, V.E. Dieta e atividade alimentar de peixes do reservatório de Segredo. In: AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C. (Ed.). **Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo**. Maringá: EDUEM, 1997a. cap. 8, p. 143-162.

HAHN, N.S.; ANDRIAN, I.F.; FUGI, R.; ALMEIDA, V.L.L. Ecologia trófica. In: VAZZOLER, A.E.A. de M.; AGOSTINHO, A.A.; HAHN, N.S. (Ed.). **A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos**. Maringá: EDUEM: Nupélia, 1997b. cap. II.5, p. 209-228.

HAHN, N.S.; AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C.; BINI, L.M. Estrutura trófica da ictiofauna do reservatório de Itaipu (PR – Brasil) nos primeiros anos de sua formação. **Interciencia**, Caracas, v. 23, no. 5, p. 299-305, 1998.

HAHN, N.S.; LOUREIRO, V.E.; DELARIVA, R.L. Atividade alimentar da curvina *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Perciformes, Sciaenidae) no rio Paraná. **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 21, n. 2, p. 309-314, 1999.

INGENITO, L.F.S.; DUBOC, L.F.; ABILHOA, V. Contribuição ao conhecimento da ictiofauna da bacia do alto rio Iguaçu, Paraná, Brasil. **Arquivos de Ciências Veterinárias e Zoologia da UNIPAR**, Umuarama, v. 7, n. 1, p. 23-36, jan./jun., 2004.

LOLIS, A.A.; ANDRIAN, I.F. Alimentação de *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Pimelodidae) na planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil. **Boletim do Instituto de Pesca**, São Paulo, v. 23, p. 187-202, 1996.

LOUREIRO, V.E.; HAHN, N.S. Dieta e atividade alimentar da traíra *Hoplias malabaricus* (Block, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae) nos primeiros anos de formação do reservatório de Segredo. **Acta Limnologica Brasiliensis**, São Paulo, v. 8, p. 195-205, 1996.

LOUREIRO-CRIPPA, V.E.; HAHN, N.S. Use of food resources by the fish fauna of a small reservoir (rio Jordão, Brazil) before and shortly after its filling. **Neotropical Ichthyology**, Mogi das Cruzes, v. 4, no. 3, p. 357-362, 2006.

MARQUES, E.E. **Biologia reprodutiva, alimentação natural e dinâmica de nutrição do pintado, *Pseudoplatystoma corruscans* (Agassiz, 1829) (Osteichthyes, Pimelodidae) no alto rio Paraná**. Curitiba, 1993. 219 f., il. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1993.

MENEZES, N.A.; WEITZMAN, S.H.; OYAKAWA, O.T.; LIMA, F.C.T. de; CASTRO, R.M.C; WEITZMAN, M.J. **Peixes de água doce da Mata Atlântica: lista preliminar das espécies e comentários sobre conservação de peixes de água doce neotropicais = Freshwater fishes of Mata Atlântica: list of species and comments on conservation of neotropical freshwater fishes**. São Paulo: Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2007. 408 p. il.

ORICOLLI, M.C.G.; BENNEMANN, S.T. Dieta de *Bryconamericus iheringii* (Ostariophysi:Characidae) em riachos da bacia do rio Tibagi. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, Maringá, v. 28, p. 59-63, 2006.

ORTÊNCIO FILHO, H.; HAHN, N.S.; FUGI, R.; RUSSO, M.R. Aspectos da alimentação de *Glanidium ribeiroi* (Haseman, 1911) (Teleostei, Auchenipteridae), espécie endêmica do rio Iguazu, PR. **Acta Limnologica Brasiliensis**, Botucatu, v. 13, n. 1, p. 85-92, 2001.

OYAKAWA, O.T.; AKAMA, A; MAUTARI, K.C.; NOLASCO, J.C. **Peixes de riachos da mata Atlântica nas unidades de conservação do vale do rio Ribeira de Iguape no Estado de São Paulo**. São Paulo: Neotrópica, 2006. 201 p.

PALOMARES, M.L.D.; PAULY, D. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. **Marine and Freshwater Research**, Collingwood, v. 49, no. 5, p. 447-453, 1998.

PAULY, D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. **Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer**, Copenhagen, v. 39, no. 3, p. 175-192, 1980.

PAULY, D. A Simple Method for Estimating the food consumption of fish populations from growth data and food conversion experiments. **Fishery Bulletin (U.S.)**, Seattle, v. 84, no. 4, p. 827-840, 1986.

PAULY, D.; CHRISTENSEN, V.; WALTERS, C. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. **ICES Journal of Marine Science**, London, v. 57, no. 3, p. 697-706, June 2000.

PEREZ LIZAMA, M. de Los A.; VAZZOLER, A.E.A.de M. Crescimento em peixes do Brasil: uma síntese comentada. **Revista UNIMAR**, Maringá, v. 15, supl., p. 141-173, 1993.

RUSSO, M.R.; HAHN, N.S.; PAVANELLI, C.S. Resource partitioning between two species of *Bryconamericus* Eigenmann, 1907 from the Iguazu river basin, Brazil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, Maringá, v. 26, no. 4, p. 431-436, 2004.

SEVERI, W.; CORDEIRO, A.A.M. **Catálogo de peixes da bacia do rio Iguaçu**. Curitiba: IAP/GTZ, 1994. 128 p.

SOUZA-STEVAUX, M.C.; NEGRELLE, R.R.B.; CITADINI-ZANETTE, V. Seed dispersal by the fish *Pterodoras granulosus* in the Paraná River Basin, Brazil. (Short Communication) **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 10, p. 621-626, 1994.

SPARRE, P.; URSIN, E.; VENEMA, S.C. Introduction to tropical fish stock assessment . Part 1. Manual. **FAO, Fisheries technical paper**, Roma, 1989. 337 p.

THORNTON, K.W.; KIMMEL, B.L.; PAYNE, F.E (Ed.). **Reservoir limnology: ecological perspectives**. New York: J. Wiley, c1990. 246 p., ill.

ANEXO 2

**VALORES DOS ATRIBUTOS ECOSISTÊMICOS PARA TRINTA RESERVATÓRIOS DO
ESTADO DO PARANÁ CALCULADOS POR MEIO DO USO DO SOFTWARE ECOPATH**

Tabela 1. Atributos ecossistêmicos de 30 reservatórios do Estado do Paraná calculados por meio do uso do software Ecopath.

Parâmetro/Reservatório	Taquaruçu	Capivara	Canoas II	Canoas I	Salto Grande	Chavantes	Rosana	Alagados	Apucarantina	Harmonia
Índice da teoria ecossistêmica										
Produção Primária Total/Respiração Total	6,85	1,58	7,45	9,52	1,35	1,69	0,49	29,89	1,38	0,16
Produção Primária Total/Biomassa Total	147,67	176,91	181,20	172,64	180,44	167,48	95,79	146,05	133,45	416,41
Biomassa Total/Fluxos Totais	0,003	0,001	0,002	0,002	0,001	0,001	0,001	0,003	0,002	0,001
Produção Líquida do Sistema (t/km ² /ano)	3,07*10 ⁸	1,22*10 ⁸	3,15*10 ⁸	2,48*10 ⁸	1,81*10 ⁷	1,63*10 ⁸	-1,39*10 ⁵	1,28*10 ⁶	4,17*10 ⁴	-6,80*10 ⁷
Tamanho médio (TB/TP)	0,0068	0,0057	0,0055	0,0058	0,0055	0,0060	0,0104	0,0068	0,0075	0,0024
Tempo médio de residência (TB/Tsaídas)	0,008	0,015	0,006	0,006	0,021	0,015	-0,010	0,007	0,027	-0,002
Proporção de fluxos originados em detritos	0,54	0,73	0,59	0,56	0,73	0,72	0,77	0,49	0,58	0,69
Razão de Schöndinger (TRe/TB)	21,56	111,83	24,31	18,14	133,38	99,04	195,62	4,89	96,72	2538,71
Respiração Total (t/km ² /ano)	5,25*10 ⁷	2,10*10 ⁸	4,88*10 ⁷	2,92*10 ⁷	5,13*10 ⁷	2,36*10 ⁸	2,72*10 ⁵	4,44*10 ⁴	1,10*10 ⁵	8,13*10 ⁷
Total Exportado (t/km ² /ano)	3,11*10 ⁸	1,22*10 ⁸	3,15*10 ⁸	2,48*10 ⁸	1,81*10 ⁷	1,63*10 ⁸	-1,38*10 ⁵	1,28*10 ⁶	4,17*10 ⁴	-1,45*10 ⁷
Biomassa Total (t/km ²)	2,43*10 ⁶	1,87*10 ⁶	2,01*10 ⁶	1,61*10 ⁶	3,84*10 ⁵	2,39*10 ⁶	1,39*10 ³	9,08*10 ³	1,13*10 ³	3,20*10 ⁴
Produção Primária Total (t/km ² /ano)	3,60*10 ⁸	3,31*10 ⁸	3,64*10 ⁸	2,78*10 ⁸	6,94*10 ⁷	4,00*10 ⁸	1,33*10 ⁵	1,33*10 ⁶	1,51*10 ⁵	1,33*10 ⁷
Índice de conectância	0,21	0,24	0,25	0,22	0,24	0,27	0,22	0,26	0,28	0,27
Índice de onivoria do sistema	0,34	0,34	0,30	0,30	0,43	0,33	4,46	0,23	0,36	0,77
Índice de ciclagem										
Índice de ciclagem de Finn (%)	4,06	36,67	9,24	6,30	40,51	34,56	78,40	0,91	14,17	33,46
Número de caminhos	116,00	102,00	104,00	75,00	70,00	38,00	63,00	130,00	151,00	69,00
Comprimento médio do caminho	18,28	4,78	4,89	4,27	4,49	3,82	4,14	4,92	5,17	4,48
Total de Fluxos no Sistema (t/km ² /ano)	8,68*10 ⁸	1,44*10 ⁹	9,11*10 ⁸	6,58*10 ⁸	3,25*10 ⁸	1,68*10 ⁹	1,20*10 ⁶	2,72*10 ⁶	5,17*10 ⁵	1,88*10 ⁸
Comprimento do caminho – [Tf / (TEx+TRe)]	2,39	4,37	2,50	2,37	4,69	4,20	9,02	2,05	3,41	2,81
Índices de informação										
Overhead (%)	51,69	59,00	48,80	46,80	60,70	60,00	39,20	27,40	68,70	48,80
Ascendência (%)	48,31	41,00	51,20	53,20	39,30	40,00	60,70	72,60	31,30	47,50
Capacidade de Desenvolvimento (flowbits)	2,11*10 ⁹	3,41*10 ⁹	1,88*10 ⁹	1,33*10 ⁹	7,62*10 ⁸	4,10*10 ⁹	2,19*10 ⁶	4,05*10 ⁶	1,73*10 ⁶	3,88*10 ⁸
Informação Média Mútua (bits)	1,18	0,97	1,06	1,08	0,92	0,98	1,24	1,08	1,05	1,11

Continuação. Tabela 1

Parâmetro/Reservatório	Patos	Mourão	Cavernoso	Salto Santiago	Salto Osório	Salto Caxias	Foz do Chopim	Jordão	Curucaca	Foz do Areia
Índice da teoria ecossistêmica										
Produção Primária Total/Respiração Total	0,78	11,41	0,83	1,14	5,76	0,68	0,69	4,06	11,53	60,43
Produção Primária Total/Biomassa Total	187,47	178,37	1,10*10 ³	238,58	175,86	479,61	845,55	569,09	1,13*10 ³	181,19
Biomassa Total/Fluxos Totais	0,002	0,002	0,001	0,001	0,003	0,001	0,001	0,001	0,001	0,003
Produção Líquida do Sistema (t/km ² /ano)	-1,58*10 ⁵	8,01*10 ⁵	-9,88*10 ⁴	3,13*10 ⁵	1,36*10 ⁶	-3,57*10 ⁵	-5,73*10 ⁵	3,01*10 ⁴	5,73*10 ⁵	3,10*10 ⁶
Tamanho médio (TB/TP)	0,0053	0,0056	0,0009	0,0042	0,0057	0,0021	0,0012	0,0018	0,0009	0,0055
Tempo médio de residência (TB/Tsaídas)	-0,018	0,006	-0,004	0,012	0,007	-0,007	-0,003	0,002	0,001	0,006
Proporção de fluxos originados em detritos	0,34	0,54	0,02	0,34	0,44	0,36	0,26	0,59	0,55	0,51
Razão de Schödinger (TRe/TB)	241,73	15,63	1326,06	209,50	30,53	705,71	1,23*10 ³	140,16	97,85	3,00
Respiração Total (t/km ² /ano)	7,03*10 ⁵	7,70*10 ⁴	5,86*10 ⁵	2,25*10 ⁶	2,86*10 ⁵	1,11*10 ⁶	1,82*10 ⁶	9,83*10 ³	5,44*10 ⁴	5,20*10 ⁴
Total Exportado (t/km ² /ano)	-1,58*10 ⁵	8,01*10 ⁵	-9,87*10 ⁴	8,82*10 ⁵	1,36*10 ⁶	-2,16*10 ⁵	-5,73*10 ⁵	3,01*10 ⁴	5,74*10 ⁵	3,10*10 ⁶
Biomassa Total (t/km ²)	2,91*10 ³	4,92*10 ³	441,77	1,07*10 ⁴	9,39*10 ³	1,58*10 ³	1,48*10 ³	70,15	555,91	1,73*10 ⁴
Produção Primária Total (t/km ² /ano)	5,45*10 ⁵	8,78*10 ⁵	4,87*10 ⁵	2,57*10 ⁶	1,65*10 ⁶	7,57*10 ⁵	1,25*10 ⁶	3,99*10 ⁴	6,27*10 ⁵	3,14*10 ⁶
Índice de conectância	0,30	0,27	0,30	0,31	0,26	0,31	0,28	0,25	0,27	0,28
Índice de onivoria do sistema	0,33	0,30	0,26	0,38	0,31	0,31	0,40	0,38	0,24	0,27
Índice de ciclagem										
Índice de ciclagem de Finn (%)	24,32	4,56	0,01	1,57	0,03	5,78	0,001	11,80	5,32	0,70
Número de caminhos	179,00	109,00	98,00	59,00	45,00	160,00	148,00	89,00	118,00	83,00
Comprimento médio do caminho	4,87	4,49	4,49	3,75	4,31	5,17	5,14	5,19	5,05	5,06
Total de Fluxos no Sistema (t/km ² /ano)	1,73*10 ⁶	2,00*10 ⁶	1,26*10 ⁶	7,55*10 ⁶	3,51*10 ⁶	2,71*10 ⁶	3,90*10 ⁶	1,10*10 ⁵	1,44*10 ⁶	6,43*10 ⁶
Comprimento do caminho – [Tf / (TEx+TRe)]	3,17	2,28	2,58	2,41	2,13	3,02	3,12	2,76	2,30	2,05
Índices de informação										
Overhead (%)	66,50	45,20	18,20	37,70	34,40	50,40	4,30	61,20	47,00	21,30
Ascendência (%)	33,50	54,80	71,60	58,30	61,10	49,60	88,00	38,80	53,00	78,70
Capacidade de Desenvolvimento (flowbits)	4,64*10 ⁶	3,88*10 ⁶	2,36*10 ⁶	1,77*10 ⁷	7,61*10 ⁶	6,86*10 ⁶	8,37*10 ⁶	3,06*10 ⁵	2,94*10 ⁶	8,53*10 ⁶
Informação Média Mútua (bits)	0,90	1,06	2,05	1,79	1,35	1,48	2,51	1,07	1,08	1,04

Continuação. Tabela 1

Parâmetro/Reservatório	Passauna	Piraquara	Salto do Vau	Iraí	Santa Maria	Melissa	Guaricana	Vossoroça	Salto do meio	Capivari
Índice da teoria ecossistêmica										
Produção Primária Total/Respiração Total	2,98	2,37	0,82	32,27	5,46	3,79	1,27	1,01	0,39	6,85
Produção Primária Total/Biomassa Total	181,76	181,36	152,12	182,65	429,65	767,89	181,16	179,31	203,37	174,76
Biomassa Total/Fluxos Totais	0,002	0,002	0,001	0,003	0,001	0,001	0,002	0,002	0,001	0,002
Produção Líquida do Sistema (t/km ² /ano)	5,41*10 ⁶	2,25*10 ⁶	-1,53*10 ³	6,87*10 ⁶	3,40*10 ⁴	1,31*10 ⁴	3,08*10 ⁵	6,67*10 ⁴	-1,68*10 ⁴	5,64*10 ⁵
Tamanho médio (TB/TP)	0,0055	0,0055	0,0066	0,0055	0,0023	0,0013	0,0055	0,0056	0,0049	0,0057
Tempo médio de residência (TB/Tsaídas)	0,008	0,010	-0,030	0,006	0,003	0,002	0,026	0,697	-0,005	0,007
Proporção de fluxos originados em detritos	0,47	0,46	0,69	0,50	0,58	0,61	0,25	0,45	0,50	0,57
Razão de Schödinger (TRe/TB)	60,98	76,67	186,00	5,66	78,75	202,68	142,92	177,88	516,66	25,50
Respiração Total (t/km ² /ano)	2,73*10 ⁶	1,65*10 ⁶	8,39*10 ³	2,20*10 ⁵	7,63*10 ³	4,69*10 ³	1,15*10 ⁶	8,28*10 ⁶	2,78*10 ⁴	9,64*10 ⁴
Total Exportado (t/km ² /ano)	5,41*10 ⁶	2,25*10 ⁶	-1490,99	6,87*10 ⁶	3,40*10 ⁴	1,31*10 ⁴	3,08*10 ⁵	6,68*10 ⁴	-9,84*10 ³	5,64*10 ⁴
Biomassa Total (t/km ²)	4,48*10 ⁴	2,15*10 ⁴	45,14	3,88*10 ⁴	96,92	23,16	8,06*10 ³	4,65*10 ⁴	53,74	3,78*10 ³
Produção Primária Total (t/km ² /ano)	8,14*10 ⁶	3,90*10 ⁶	6,87*10 ³	7,09*10 ⁶	4,16*10 ⁴	1,78*10 ⁴	1,46*10 ⁶	8,35*10 ⁶	1,09*10 ⁴	6,61*10 ⁵
Índice de conectância	0,29	0,29	0,27	0,28	0,25	0,27	0,29	0,27	0,23	0,25
Índice de onivoria do sistema	0,33	0,34	0,48	0,25	0,25	0,32	0,29	0,38	0,40	0,26
Índice de ciclagem										
Índice de ciclagem de Finn (%)	0,47	0,01	37,28	1,13	10,34	14,46	0,01	3,85	53,13	7,59
Número de caminhos	88,00	105,00	96,00	95,00	62,00	47,00	56,00	65,00	60,00	64,00
Comprimento médio do caminho	5,03	5,08	4,51	4,20	4,19	4,32	4,57	4,14	4,17	4,23
Total de Fluxos no Sistema (t/km ² /ano)	1,86*10 ⁷	8,91*10 ⁶	3,49*10 ⁴	1,48*10 ⁷	1,08*10 ⁵	5,09*10 ⁴	3,54*10 ⁶	2,42*10 ⁷	6,04*10 ⁴	1,63*10 ⁶
Comprimento do caminho – [Tf / (TE _x +TRe)]	2,29	2,28	5,06	2,08	2,60	2,85	2,43	2,90	3,37	2,47
Índices de informação										
Overhead (%)	25,60	17,10	70,80	30,00	60,60	57,60	12,90	22,80	34,60	51,70
Ascendência (%)	68,30	74,70	29,10	70,00	39,40	42,40	77,40	67,60	58,60	48,30
Capacidade de Desenvolvimento (flowbits)	3,91*10 ⁷	1,98*10 ⁷	1,12*10 ⁵	2,20*10 ⁷	2,89*10 ⁵	1,32*10 ⁵	7,94*10 ⁶	5,25*10 ⁷	1,60*10 ⁵	3,76*10 ⁶
Informação Média Mútua (bits)	1,61	1,91	0,94	1,04	1,05	1,10	2,32	1,95	1,97	1,11