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

SARA DA SILVA ABES

Redes de interações tróficas no reservatório de Segredo e um tributário do rio Iguaçu, bacia do rio Iguaçu, Paraná, Brasil (1994-1996)

Maringá
2003

SARA DA SILVA ABES

Redes de interações tróficas no reservatório de Segredo e um tributário do rio Iguaçu, bacia do rio Iguaçu, Paraná, Brasil (1994-1996)

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.

Área de Concentração: Ciências Ambientais.

Orientadora: Profa Dra Norma Segatti Hahn

Maringá

2003

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

A147r

Abes, Sara da Silva, 1961-
Redes de interações tróficas no reservatório de Segredo e um tributário do rio Iguaçu, bacia do rio Iguaçu, Paraná, Brasil (1994-1996) / Sara da Silva Abes. -- Maringá, 2003.
88 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)-- Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2003.
Orientador: Prof.ª Dr.ª Norma Segatti Hahn.

1. Peixes de água doce - Teia alimentar - Estrutura trófica - Modelagem ecológica - Reservatório de Segredo - Iguaçu, Rio, Bacia – Paraná (Estado). 2. Modelagem ecológica - Ecopath. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em "Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais".

CDD 22. ed. -597.176316098162
NBR/CIP - 12899 AACR/2

Maria Salete Ribelatto Arita CRB 9/858
João Fábio Hildebrandt CRB 9/1140

SARA DA SILVA ABES

Redes de interações tróficas no reservatório de Segredo e um tributário do rio Iguaçu, bacia do rio Iguaçu, Paraná, Brasil (1994-1996)

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Profª Drª Norma Segatti Hahn
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Profª Drª Lucy Satiko Hashimoto Soares
Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico

Profª Drª Gecely Rodrigues Alves Rocha
Universidade Estadual de Santa Cruz (Ilhéus, BA)

Prof. Dr. Angelo Antonio Agostinho
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Luiz Carlos Gomes
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 24 de fevereiro de 2003.
Local de defesa: Anfiteatro do Nupélia, Bloco G-90, campus da Universidade Estadual de Maringá.

Dedico, com muito amor:

Ao meu querido pai, Paulo Said Abes, *in memorian*.

À minha amada mãe Maria Verônica e a toda minha família, em especial as minhas sobrinhas Bruna e Isabela.

AGRADECIMENTOS

À Dra. Norma S. Hahn pela amizade, compreensão e paciência em momentos difíceis, e pela sua orientação e incentivo.

Ao Dr. Angelo Antonio Agostinho pelas sugestões e autorização desse estudo de modelagem ecológica no reservatório de Segredo e no rio Iratim.

À Dra. Angela M. Ambrósio, Dra. Carla S. Pavanelli, Dra. Harumi I. Suzuki, Dra. Evanilde Benedito-Cecílio, Dr. Fábio A. Lansac-Tôha, Dra. Cláudia C. Bonecker, Dra. Luzia C. Rodrigues e Biólogo João Dirço pelas valiosas sugestões na obtenção de parâmetros básicos necessários à construção dos modelos tróficos.

Ao Dr. Luiz C. Gomes e Dra. Gecely R. Alves Rocha pelas sugestões e críticas no decorrer desse trabalho.

Ao Dr. Luiz C. Gomes Pela tradução dos resumos.

À equipe interdisciplinar do NUPELIA pelo apoio e incentivo no decorrer desse trabalho.

À equipe da Biblioteca Maria Salete R. Arita e Marilena Ribeiro.

À Cláudia Aparecida Cavalheiro Francisco pelo apoio nos trabalhos de secretaria.

Aos amigos Valdirene, Gislaine, Dani, Wladi, Lurdinha, Giovana, Érica, Dú, Marli, Célia, Janet, Gilza, Edson Fontes, Lúcia, Elaine, Márcia Russo, Paulo Vanderlei e Andréia pelo carinho demonstrado em todos os momentos. E ainda, as novas amizades que tenho conquistado.

Ao CNPQ pela concessão da bolsa.

Ao PEA e NUPELIA pelo apoio logístico e científico.

À todos aqueles que de alguma forma colaboraram.

E acima de tudo, às forças divinas.

"Seja você a mudança que quer ver no mundo"

(Mahatma Gandhi)

Redes de interações tróficas no reservatório de Segredo e um tributário do rio Iguaçu, bacia do rio Iguaçu, Paraná, Brasil (1994-1996)

RESUMO

Nesse estudo de modelagem ecológica foram estabelecidos quatro modelos estáticos com o programa Ecopath II, incluindo o reservatório de Segredo e o rio Iratim montante no segundo e terceiro períodos após o represamento. O reservatório de Segredo, com as comportas fechadas em 1992 foi o segundo da série dos quatro grandes reservatórios do médio Iguaçu. O rio Iratim é o maior tributário lateral do reservatório de Segredo que mantém em seu trecho livre um bom estado de conservação. Os diagramas tróficos do reservatório apresentaram dois compartimentos de peixes (carcinófagos e malacófagos) que não estão incluídos nos modelos do rio Iratim montante. Dentre outras características das teias alimentares, o sumário das estatísticas mostrou que o reservatório de Segredo é um sistema de desenvolvimento intermediário, que deve estar atingindo seu grau de estabilidade. Por outro lado, o rio Iratim montante pode ser classificado como sistema relativamente desenvolvido ou maduro. O detrito (proveniente do afogamento da vegetação) parece exercer papel fundamental no fluxo de energia nas redes tróficas do reservatório, em seus primeiros anos após o represamento, suportando a estrutura trófica do ecossistema. Para o rio Iratim montante, o detrito parece exercer função análoga, porém, sendo necessários estudos específicos com o detrito autóctone e alóctone. Projetos futuros para a predição de efeitos de estratégias de manejo dessas áreas alteradas pelo represamento, devem incluir as simulações, sendo necessário uma série de modelos estáticos para esse fim. Esses modelos devem abranger os tributários conectados a essas áreas represadas.

Palavras-chave: Modelagem ecológica. Ecopath. Teias alimentares. Neotropical.

Networks of the trophic interactions in the Segredo Reservoir and a tributary of the Iguaçu River, Iguaçu River basin, Paraná, Brazil (1994-1996)

ABSTRACT

Two trophic steady state models (second and third periods) were elaborated for the Segredo Reservoir and the Iratim River, using the Ecopath II software. Segredo Reservoir, the second of a cascade of four reservoirs in the Iguaçu River, was closed in 1992. Iratim River is the largest tributary of the Segredo Reservoir. The diagram flows of the Segredo Reservoir show two trophic groups of the fish (carcinófagos and malacófagos) that are not included in models of the Iratim River. Among other features of food webs, the summary of statistics showed that Segredo Reservoir is a system of intermediary development, which should be reaching a level of stability. Moreover, the Iratim River may be classified as relatively developed and mature system. The detritus (from the drowning of the vegetation) seem to key to the flow of energy in the reservoir trophic networks, in their first years after impoundment, supporting the trophic structure of the ecosystem. The detritus seems to exert similar function in the Iratim River. However, specific studies are needed on the autochthonous and allochthonous detritus. Future projects for the prediction of effects of management strategies for these areas altered by impoundment, should include simulations, requiring a series of static models for this purpose. These models should include the tributary connected to these dam areas.

Keywords: Ecological modeling. Ecopath. Foodwebs. Neotropical.

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Hydrobiologia*. Disponível em: <http://www.springer.com/life+sci/ecology/journal/10750>

SUMÁRIO

1. Modelos de interações tróficas no reservatório de Segredo, bacia do rio Iguaçu, Paraná, Brasil (1994-1996)

Introdução..... 11
Área de Estudo..... 12
Materiais e Métodos 14
1. O Modelo Ecopath..... 14
2. Os modelos e seus compartimentos..... 17
3. Os parâmetros básicos requeridos..... 19
Resultados..... 25
Discussão..... 38
Considerações Finais..... 44
Referências Bibliográficas..... 45
Anexos..... 52

2. Teias alimentares no rio Iratim, bacia do rio Iguaçu, Paraná, Brasil (1994-1996)

Introdução..... 56
Área de Estudo..... 57
Materiais e Métodos..... 59
1. O Modelo Ecopath..... 59
2. Os modelos e os grupos tróficos..... 60
3. Os parâmetros básicos requeridos..... 60
Resultados..... 65
Discussão..... 76
Considerações Finais..... 78
Referências Bibliográficas..... 78
Anexos..... 85

1. Modelos de interações tróficas no reservatório de Segredo, bacia do rio Iguaçu, Paraná, Brasil (1994-1996)

INTRODUÇÃO

Os represamentos provocam sérios efeitos sobre a fauna e flora aquáticas, tais como, mudanças na composição e abundância de espécies, com extrema proliferação de algumas e redução ou mesmo eliminação de outras (Agostinho et al., 1999). De acordo com esses autores, o processo de colonização pós-represamento está na dependência da biota anteriormente presente no ambiente lótico e lêntico da bacia.

A construção de uma barragem implica no imediato aumento do tempo de residência da água do antigo ecossistema lótico, sendo que essa transformação inicial é a principal responsável por uma série de alterações nas características limnológicas observadas nas áreas represadas e a jusante delas (Thomaz et al., 1997).

O gerenciamento das represas, segundo Tundisi (1999), deve basear-se na aplicação da teoria de ecossistemas e na experiência prática de sua manipulação, de acordo com os usos planejados, tais como, quantidade de água reservada, grau de interação com a bacia hidrográfica, flutuações do nível de água e tempo de residência.

A modelagem ecológica vem sendo utilizada no gerenciamento das áreas degradadas ou impactadas, tais como os reservatórios, incluindo importantes métodos de estudo de ecossistemas, reunindo informações acumuladas em determinado período de tempo. De uma forma geral, Liken (1992) considera os modelos como métodos de pesquisa essenciais para o entendimento e avaliação de processos e complexidades de ecossistemas.

Uma abordagem simples para a análise de interações tróficas em sistemas aquáticos é o modelo Ecopath de Polovina (1984), posteriormente desenvolvido por Christensen & Pauly (1992). De acordo com Walters et al. (1997), o programa Ecopath tem proporcionado a quantificação de modelos tróficos estáticos, permitindo simulações no tempo (Ecosim) e no espaço (Ecospace), bem como análises sobre o comportamento das diferentes funções metas (Christensen, 1994; 1995a), baseadas na teoria de Ulanowicz (1980; 1986), e dos atributos do ecossistema (Odum, 1969).

Os modelos tróficos são utilizados na pesquisa ecológica, com diferentes propósitos. Além de representarem importantes descritores topológicos, os diagramas tróficos, construídos a partir de equações matemáticas, podem ser utilizados na predição de estratégias de manejo e tomada de decisões (Liken, 1992). Crowder et al. (1996) consideram que os seres humanos fazem parte das teias alimentares naturais, sendo raras aquelas que não apresentam alterações. Para esses autores, a noção de uma biosfera sustentável requer a manutenção de teias tróficas em ecossistemas alterados pela ação do homem. Cochrane (2002) comenta sobre o uso do modelo Ecopath com Ecosim para avaliar estratégias de exploração sustentável de recursos multiespecíficos.

A grande maioria dos modelos Ecopath publicados são para lagos e sistemas marinhos (Christensen & Pauly, 1993; Kitchell et al., 2000; Moreau et al., 2001; Pitcher & Cochrane, 2002). Estudos de modelagem ecológica, através do programa Ecopath, para ecossistemas de reservatórios são escassos, podendo ser citados no Brasil, um para o reservatório do Broa (Angelini & Petrere, 1996) e o outro para o reservatório de Itaipu (Angelini, 2002).

Face ao exposto, o objetivo desse estudo foi, em um primeiro momento, reunir as informações acumuladas e publicadas sobre o reservatório de Segredo no 2^o e 3^o períodos, através de dois modelos estáticos elaborados com o programa Ecopath (Christensen & Pauly, 1992). Posteriormente, os dois modelos produzidos foram comparados e analisados utilizando a hipótese de desenvolvimento de comunidades naturais (Ulanowicz, 1980; 1986) e os atributos que caracterizam ecossistemas em desenvolvimento (Odum, 1969). Assim, pretendeu-se responder a seguinte questão básica: Quais magnitudes de fluxos de energia são fundamentais para suportar as redes tróficas do ecossistema em estudo?

ÁREA DE ESTUDO

Dentre os rios paranaenses, o rio Iguaçu é o de maior bacia hidrográfica, com área aproximada de 72.000 km^2, sendo que 79% pertencem ao estado do Paraná, 19% ao estado de Santa Catarina e 2% à Argentina. Percorre 1.060 km, com uma direção geral leste-oeste, desde suas nascentes na vertente ocidental da Serra do Mar, proximidades de Curitiba, até sua foz, no rio Paraná (Eletrosul, 1978).

O elevado desnível do rio Iguaçu, no terceiro planalto, constituiu-se em um grande atrativo para o aproveitamento hidrelétrico, que resultou em quatro grandes reservatórios e vários pequenos que alteraram seus atributos físicos, químicos e biológicos (Júlio Jr et al., 1997). O reservatório de Segredo, que teve suas comportas fechadas em 1992, tem área aproximada de 82,5 km^2, profundidade média de 36,6 m e tempo médio de renovação da água de 47 dias (Figura 1).

Na margem direita do reservatório de Segredo predominam os cursos de água menores e de maior gradiente topográfico, com presença de corredeiras e cachoeiras. Na margem esquerda, os cursos de água são mais extensos com menores gradientes topográficos e incidência de corredeiras. Esses rios, por estarem encaixados em vales profundos, são caracterizados pela ausência de planícies fluviais ou várzeas (COPEL, 1987).

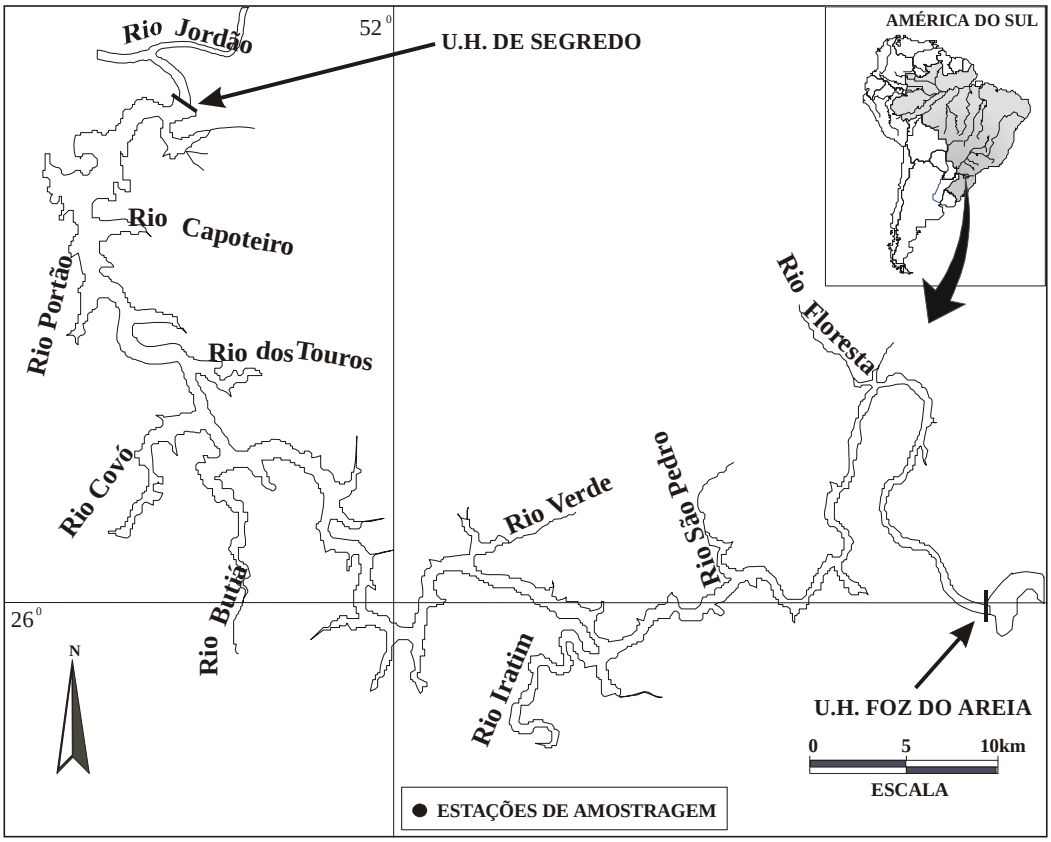


Figura 1: Mapa do rio Iguaçu, mostrando o reservatório de Segredo.

MATERIAIS E MÉTODOS

1. O Modelo Ecopath

O programa Ecopath foi utilizado para elaborar os modelos de interações tróficas para o reservatório de Segredo, a partir de informações prévias obtidas pela equipe do NUPELIA/UEM e COPEL durante os anos de 1993 a 1996.

O Ecopath II (Christensen & Pauly, 1992), utilizado nesse estudo, é um programa desenvolvido a partir da proposta original de Polovina (1984), que combina o enfoque do "estado de equilíbrio" com técnicas derivadas da análise de fluxos (Ulanowicz, 1986). Assim, a rotina do programa baseia-se no balanceamento de uma série de equações lineares e na análise de fluxos entre os compartimentos do sistema determinados a priori. Dentre as versões do Ecopath II mais recentes, optou-se por usar a versão 4.0 (com Ecosim e Ecospace).

Os parâmetros requeridos para elaborar os modelos devem ser padronizados para a mesma unidade. Então, as unidades de biomassa foram padronizadas para peso úmido em toneladas (t) por km^2, e a unidade de tempo utilizada foi ano. O Ecopath II pressupõe que o ecossistema considerado está em condições de equilíbrio, utilizando como base a equação dos modelos em estado de equilíbrio, que permite estabelecer um sistema de fluxos de biomassas, como se segue:

CONSUMO = PRODUÇÃO + RESPIRAÇÃO + ALIMENTO NÃO ASSIMILADO

onde:
produção é a soma de exportação, mortalidade por predação e fluxo para o detrito.

As entradas que o modelo requer em cada compartimento do sistema, são:

- produção primária (Pp);
- biomassa (B) ou eficiência ecotrófica (EE);
- exportação ou captura por pesca;
- produção por biomassa (P/B);

● consumo alimentar por biomassa (Q/B);

● composição da dieta;

● alimento não assimilado.

A equação básica do modelo Ecopath expressa para cada compartimento (i), incluídos no modelo é:

$$\mathbf{Bi * P/Bi * EEi = Yi + \Sigma j\ (Bj * Q/Bj * DCji),}$$

onde:

Bi é a biomassa da presa (i)

P/Bi é a produção/biomassa da presa (i)

EEi é a eficiência ecotrófica da presa (i)

Yi é a perda da presa (i) para outros sistemas

Bj é a biomassa do predador (j)

Q/Bj é o consumo/biomassa do predador (j)

DCji é a fração da presa (i) na dieta do predador (j)

A partir dos parâmetros básicos necessários à elaboração dos modelos, é possível fazer predições para cada compartimento. Além dessas predições, o Ecopath II fornece resultados em nível de sistema, tais como, as propriedades emergentes. As funções metas ou emergentes são propriedades macroscópicas dos sistemas e avaliam o seu estado de desenvolvimento (“saúde”), sintetizando informações sobre fluxos de energia e biomassa relativo a um estado clímax teórico. Essas funções, baseadas na hipótese de desenvolvimento de comunidades naturais de Ulanowicz (1980; 1986), predizem um crescimento e desenvolvimento do sistema (amadurecimento). O amadurecimento do sistema é decorrente do aumento no fluxo de energia e de suas interações.

A ascendência (“Ascendency”) e o custo de funcionamento (“Overhead”) são duas funções metas básicas, utilizadas na análise de sistemas. A ascendência é uma medida do crescimento e desenvolvimento do ecossistema, quantificável de acordo com Ulanowicz & Norden (1990).

O crescimento é representado pelo aumento na transferência total de energia em um sistema, enquanto que o desenvolvimento é representado pelo aumento no conteúdo de informação dos fluxos.

A ascendência pode ser expressa como:

$$A = T * \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} \left[f_{ij} Q_i \log\left(f_{ij} / \sum_{k=1}^{n} f_{kj} Q_k \right) \right]$$

onde:

T é a transferência total de energia em um sistema

f_{ij} é a fração do fluxo total de i para j

Q_i é a probabilidade da energia passar através de i

Um ecossistema evolui quando aumenta sua ascendência, sendo que esse crescimento (evolução) tem um limite denominado capacidade de desenvolvimento (C). A diferença entre a capacidade de desenvolvimento e a ascendência é denominada de custo de funcionamento do sistema (Φ), isto é, energia de reserva que o sistema possui para suportar perturbações. As equações que descrevem essas funções são:

$$C = -T * \sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{n} \left[f_{ij} \log\left(f_{ij} Q_i \right) \right]$$

$$\Phi = -T \sum_{i=0}^{n+2} \sum_{j=0}^{n+2} \left[f_{ij} Q_i \log\left(f_{ij} Q_i / Q_j \right) \right]$$

A ascendência, a capacidade de desenvolvimento e o custo de funcionamento do sistema podem estar divididos em contribuições provenientes das importações e exportações, dos fluxos internos e da respiração (Christensen & Pauly, 1992). Outras estatísticas que sintetizam o sistema são apresentadas no guia do usuário do Ecopath com Ecosim (Christensen et al., 2000).

2. Os modelos e seus compartimentos

Para otimizar as informações previamente obtidas e os parâmetros disponíveis, bem como através de literatura relevante, foram construídas duas redes de interações tróficas de sumidouro ou depósito, com ênfase nas guildas tróficas dos peixes.

Os modelos tróficos estabelecidos nesse estudo foram:

- Modelo trófico para o reservatório de Segredo para o segundo período pós-represamento (1994-1995);

- Modelo trófico para o reservatório de Segredo para o terceiro período pós-represamento (1995-1996).

Os compartimentos foram definidos de acordo com Agostinho & Gomes (1997), sendo estabelecido um mínimo de quinze em cada modelo. As guildas tróficas da ictiocenose foram baseadas em estudos realizados por Loureiro & Hahn (1996), Hahn et al. (1997), Agostinho et al. (1997), Fugi (1998), Gealh & Hahn (1998), Abujanra et al. (1999). Os compartimentos dos invertebrados (crustáceos, moluscos, insetos, bentos e outros invertebrados) e plantas emergentes foram estabelecidos com base em estudos de dieta dos peixes.

A partir dos estudos de alimentação natural por Hahn et al. (1997) e Agostinho et al. (1997), cada compartimento dos modelos foi descrito, como a seguir:

Peixes Piscívoros: consomem peixes, principalmente quando adultos, mas freqüentemente, podem complementar suas dietas com insetos, crustáceos decápodos (essencialmente *Aegla* sp.) e outros invertebrados.

Peixes Carcinófagos: ingerem crustáceos, principalmente caranguejos do gênero *Aegla* sp.

Peixes Malacófagos: consomem moluscos, especialmente gastrópodos e bivalves.

Peixes Bentófagos: alimentam-se no fundo, ingerindo tecamebas, nematóides, microcrustáceos, pequenos moluscos, larvas de insetos, escamas de peixes depositadas no fundo, algas, detrito vegetal e quantidade moderada de sedimento.

Peixes Onívoros: apresentam espectro alimentar muito amplo, sem predomínio evidente de qualquer recurso em particular, ingerindo desde algas até vegetal superior e desde invertebrados até peixes, incluindo detritos.

Peixes Insetívoros: consomem larvas aquáticas de insetos (especialmente quironomídeos e efemerópteros) e insetos aéreos adultos (principalmente coleópteros).

Peixes Detritívoros: ingerem materiais depositados no fundo, com grande quantidade de matéria orgânica vegetal, sedimento, algas (especialmente diatomáceas), insetos na fase larval e fragmentos de outros insetos.

Peixes Herbívoros: utilizam partes de vegetais superiores (folhas, talos, sementes e frutos), algas filamentosas e briófitas.

Crustáceos: são os crustáceos decápodos do gênero *Aegla* sp.

Moluscos: abrangem especialmente gastrópodos e bivalves.

Insetos: são principalmente larvas de quironomídeos e efemerópteros, e ainda, os adultos aquáticos e terrestres de Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Trichoptera, Odonata, Hemiptera, Homoptera, Orthoptera, Neuroptera e Diptera.

Bentos: incluem tecamebas, nematóides, microcrustáceos, pequenos moluscos, larvas de insetos, algas, dentre outros invertebrados habitantes do fundo.

Zooplâncton: abrangem os rotíferos, cladóceros e copépodos, de acordo com os estudos de Lopes et al. (1997).

Outros Invertebrados: são anelídeos, isópodos, diplópodos, aranhas, dentre outros artrópodes.

Plantas Emergentes: incluem gramíneas, musgos, briófitas, dentre outras.

Fitoplâncton: está representado por táxons das classes Chlorophyceae, Bacillariophyceae, Cyanophyceae, Euglenophyceae, Chrysophyseae, Dinophyceae e Cryptophyceae, conforme os estudos realizados pela COPEL/FUNPAR/UFPR (1996).

Detrito: não existem estudos prévios para esse compartimento.

As espécies que compõem os compartimentos dos peixes em cada modelo estão relacionadas na Tabela 1.

3. Os parâmetros básicos requeridos

3.1. Biomassa na área do habitat

Esse item é a biomassa média por unidade de área de habitat em que o compartimento ocorre. Supõe-se que um valor médio possa ser usado para representar a biomassa de cada compartimento, grupo ou guilda trófica. No Programa Ecopath, a entrada da biomassa de cada grupo é opcional. Porém, no mínimo, deve ser feita uma estimativa de biomassa para o predador de topo (Christensen et al., 2000).

Os valores médios para representar a biomassa dos compartimentos dos peixes nos modelos foram obtidos a partir de estimativas da eficiência ecotrófica (EE) e confrontados com as informações de captura por unidade de esforço (CPUE), publicadas em Agostinho & Gomes (1997). Os valores de entrada da biomassa do fitoplâncton foram obtidos através de estimativas da eficiência ecotrófica (EE), sendo confrontados com os resultados dos estudos realizados por COPEL/FUNPAR/UFPR (1996). Nesse estudo, os valores médios das concentrações de clorofila-a registrados foram 38,72 mg/m^3 (2^o período) e 34,83 mg/m^3 (3^o período), sendo convertidos para peso úmido: 1 mg de clorofila-a = 100 mg de peso úmido e 1 g de peso úmido = 0,15 g de peso seco (Buijse et al., 1993).

A biomassa do zooplâncton foi obtida a partir de estimativas da eficiência ecotrófica (EE), com base em estudos dos rotíferos, cladóceros e copépodos realizados por Lopes et al. (1997). Os valores médios para a biomassa desse compartimento foram 33.941.900 $\mu g/m^3$ (2^o período) e 115.138.100 $\mu g/m^3$ (3^o período).

Tabela 1: Espécies de peixes em cada guilda trófica para o reservatório de Segredo, bacia do rio Iguaçu, no segundo e terceiro períodos.

Grupos/Espécies	Segundo Período	Terceiro Período
Peixes Piscívoros	*Crenicichla iguassuensis*	*Crenicichla iguassuensis*
	Crenicichla sp.	-
	Glanidium ribeiroi	*Glanidium ribeiroi*
	Hoplias malabaricus	*Hoplias malabaricus*
	Oligosarcus longirostris	*Oligosarcus longirostris*
	Pimelodus ortmanni	*Pimelodus ortmanni*
	Rhamdia branneri	*Rhamdia branneri*
	Rhamdia voulezi	*Rhamdia voulezi*
Peixes Carcinófagos		
	Pariolius sp.	-
Peixes Malacófagos		
	Astyanax sp. g	*Astyanax* sp. g
Peixes Bentófagos		
	Corydoras cf *paleatus*	*Corydoras* cf *paleatus*
	Gymnotus carapo	-
	Odontesthes bonariensis	*Odontesthes bonariensis*
Peixes Onívoros		
	Astyanax bimaculatus	*Astyanax bimaculatus*
	Astyanax sp. e	*Astyanax* sp. e
	Astyanax sp. f	*Astyanax* sp. f
	Geophagus cf *brasiliensis*	*Geophagus* cf *brasiliensis*
	Pimelodus sp.	*Pimelodus* sp.
Peixes Insetívoros		
	Psalidodon gymnodontus	*Psalidodon gymnodontus*
	Psalidodon sp.	-
Peixes Detritívoros		
	Apareiodon vittatus	*Apareiodon vittatus*
	Ancistrus sp.	*Ancistrus* sp.
	Astyanax sp. c	-
	Hypostomus commersonni	*Hypostomus commersonni*
	Hypostomus derbyi	*Hypostomus derbyi*
	Hypostomus myersi	*Hypostomus myersi*
Peixes Herbívoros		
	Astyanax sp. b	*Astyanax* sp. b
	-	*Astyanax* sp. c
	Cyprinus carpio	*Cyprinus carpio*
	-	*Psalidodon* sp.
	Tilapia rendalli	-

A biomassa dos demais compartimentos dos modelos foi estimada a partir de valores de eficiência ecotrófica (EE), fundamentada em informações contidas em Christensen & Pauly (1993) e Pitcher & Cochrane (2002).

Quando a biomassa não é conhecida, pode ser utilizado um valor de eficiência ecotrófica (EE). Porém, para a verificação das biomassas considera-se que a biomassa das presas deve ser determinada pela biomassa e consumo dos predadores de topo na teia alimentar (Christensen & Pauly, 1992). A eficiência ecotrófica (EE) é a fração da produção que é usada no sistema. É uma medida difícil de obter diretamente, variando de 0 a 1. Para os grupos com considerável pressão de predação pode ser esperado uma eficiência ecotrófica (EE) próxima de 1 (Christensen et al., 2000).

3.2. Produção por biomassa (P/B)

Produção refere-se a elaboração de tecido por um grupo em um determinado período de tempo (Christensen et al., 2000). A mortalidade total (Z) equivale à produção por biomassa (P/B), em condições de equilíbrio, suposição implícita nos modelos estáticos (Allen, 1971). Nos modelos Ecopath, podem ser usados tanto os valores de P/B (/ano) como os de Z (/ano). O cálculo pode ser feito da seguinte forma:

$$\mathbf{P/B = Z = M + F}$$

onde:

P/B = Produção por biomassa (/ano)

Z = Mortalidade total (/ano)

M = Mortalidade natural (/ano)

F = Mortalidade por pesca (/ano)

A mortalidade natural (M) pode ser predita a partir da relação empírica que se segue (Pauly, 1980):

$$\mathbf{M = (K)^{0,65} * (L\infty)^{-0,279} * (Tc)^{0,463}}$$

onde:

M = Mortalidade natural (/ano)

K = Taxa de crescimento relacionada à velocidade de crescimento (/ano)

L∞ = comprimento assintótico ou comprimento total máximo da função de crescimento de von Bertallanfy (cm)

Tc = Temperatura média do habitat, isto é, a água (^{o}C)

Em condições de equilíbrio, a mortalidade por pesca pode ser predita diretamente a partir da captura, expressa em peso. Porém, nesse estudo a mortalidade por pesca não foi calculada, pois a pesca no reservatório é mínima.

Para algumas espécies de peixes, foi feito o cálculo de mortalidade total (Z), sendo essa taxa utilizada como entrada para a produção por biomassa (P/B). O valor de Z, obtido para cada espécie de peixe representou o valor de P/B para o grupo trófico referido, devido a insuficiência de informações. Entretanto, para o grupo dos piscívoros a mortalidade total (Z) foi ponderada por biomassa e somados para se obter o valor médio para o compartimento. Para os invertebrados e produtores primários foram utilizadas predições de P/B obtidas da literatura (Chávez et al., 1993; Palomares et al. 1993a,b; Angelini, 2002).

3.3. Consumo por biomassa (Q/B)

Consumo é definido como a tomada de alimento por um grupo de organismos em um determinado período de tempo (Christensen et al., 2000). A taxa de consumo por biomassa (Q/B), expressa em ano^{-1}, é um parâmetro de entrada requerido pelo programa Ecopath. Existem várias abordagens para predizer Q/B. Palomares e Pauly (1998) descreveram um modelo preditivo para Q/B para espécies de peixes de águas continentais e marinhas.

Dentre outros parâmetros, esse modelo de regressão múltipla utiliza a morfologia da nadadeira caudal que está relacionada com o nível de atividade do peixe e a energia requerida para tal, podendo ser usado somente para grupos de peixes que utilizam sua nadadeira caudal como o principal órgão de propulsão. O Q/B é uma medida indireta do consumo por biomassa calculada através da equação:

$$\mathbf{Q/B = 3{,}06 * (W\infty)^{-0{,}20128} * (Tc)^{0{,}6121} * A^{0{,}5156} * 3{,}53^{Hd}}$$

onde:

Q/B = taxa de consumo por biomassa (/ano)

W∞ = peso assintótico da equação de crescimento de von Bertallanfy (peso úmido em gramas)

Tc = temperatura média anual da água (^oC)

A = relação entre a altura do pedúnculo caudal ao quadrado (h^2) e a área da nadadeira caudal (s) ("aspect ratio" ou $A = h^2/s$)

Hd = variável relacionada ao tipo de alimento (0 para carnívoros e onívoros, 1 para herbívoros e detritívoros)

Esse modelo preditivo de Q/B foi utilizado em estudos de modelagem (através do programa Ecopath) de ecossistemas tropicais brasileiros realizados por Angelini (1995), para peixes de águas continentais e Rocha (1998), para peixes marinhos. Assim, a taxa de consumo por biomassa para o grupo dos peixes foi calculada, igualmente, através do modelo preditivo de Q/B de Palomares e Pauly (1998). Para os invertebrados foram utilizadas predições de Q/B, a partir de estudos realizados por Chávez et al. (1993), Palomares et al. (1993a,b), Angelini (2002).

3.4. Composição da dieta

A composição da dieta deve estar disponível para todos os grupos consumidores para a elaboração dos modelos (Christensen et al., 2000). A dieta deve ser expressa como a fração de contribuição de cada presa em relação ao total (em peso, energia ou volume).

As informações da composição da dieta do grupo dos peixes foram obtidas a partir de estudos realizados por Loureiro & Hahn (1996), Hahn et al. (1997), Agostinho et al. (1997), Fugi (1998), Gealh & Hahn (1998) e Abujanra et al. (1999). Os estudos de alimentação natural constaram de análises laboratoriais de conteúdos estomacais ou intestinais das espécies de peixes amostradas na área de influência do reservatório de Segredo após o represamento (2^o e 3^o períodos).

Com base nessas informações, foi feita a tabela de composição de dieta dos peixes para cada um dos modelos, sendo que a contribuição de cada item presa em relação à dieta total foi expressa em volume (mililitros).

A composição da dieta dos invertebrados fundamentou-se principalmente em informações obtidas na literatura específica (Chávez et al., 1993; Christensen & Pauly, 1993; Mathews, 1993; Palomares et al., 1993a,b,c; Angelini, 1995).

3.5. Balanceamento dos modelos tróficos

O primeiro passo para o balanceamento dos modelos tróficos foi a verificação dos valores de eficiência ecotrófica (EE) para os diferentes grupos. Para alguns grupos de peixes, esses valores foram inconsistentes (maiores que 1,0), tornando-se impossível, sob condições de equilíbrio, um maior consumo de biomassa do que está sendo produzida no compartimento. Assim, para os compartimentos com valores de EE inconsistentes, os valores de biomassa foram verificados e ajustados. Um segundo passo, foi a verificação da eficiência de conversão alimentar bruta (GE) ou produção por consumo (P/Q). Geralmente, valores de P/Q variam de 0,050 a 0,300 (Christensen et al., 2000).

A sensibilidade e incertezas dos modelos tróficos foram testadas em duas rotinas do programa Ecopath II. Os impactos sobre os parâmetros preditos, considerando as alterações nos valores de entrada, foram quantificados através de uma rotina de sensibilidade formal. As incertezas dos parâmetros de entrada foram verificadas através da rotina “Ecoranger” (Estatística de Monte Carlo) que considera, em um contexto baesiano, as distribuições de probabilidades dos valores de biomassa, produção, consumo, eficiência ecotrófica, captura e composição da dieta (Christensen & Pauly, 1995).

RESULTADOS

Os parâmetros de entrada originais e estimados pelo programa Ecopath II (Tabelas 2 e 3), bem como as informações das composições das dietas originais para o reservatório de Segredo no 2º e 3º períodos (Tabelas 4 e 5), proporcionaram valores de eficiência ecotrófica (EE) menores que 1 para os grupos dos modelos apresentados. Com relação aos grupos tróficos que compuseram os modelos, é notável, no 3º período, a ausência dos peixes carcinófagos e dos crustáceos (Figuras 2 A e B).

Os níveis tróficos fracionais dos compartimentos para ambos os períodos está condizente com os itens-presas consumidos e seus respectivos níveis tróficos discretos. Os grupos dos invertebrados apresentaram níveis tróficos fracionais baixos (2,0 a 2,4), indicando o uso de recursos especialmente em nível de produtores primários e detrito. Similarmente, o grupo de peixes detritívoros e herbívoros apresentaram níveis tróficos fracionais baixos (2,1 a 2,2), demonstrando um consumo alimentar na base das teias tróficas.

Para os peixes carnívoros (peixes insetívoros, bentófagos, malacófagos, carcinófagos e piscívoros de topo), os níveis tróficos fracionais mostraram uma tendência ao aumento (3,0 a 3,4). Os piscívoros, nos dois modelos, tiveram suas dietas complementadas com invertebrados aquáticos. Os peixes onívoros, com um nível trófico fracional intermediário (2,6), refletem um consumo alimentar amplo, utilizando vários níveis tróficos.

Os valores de produção por biomassa (P/B) para os grupos dos peixes foram pouco diferentes, entre os períodos. Para o grupo dos peixes malacófagos, bentófagos e insetívoros os valores de P/B de entrada foram iguais em ambos os períodos. Para os peixes herbívoros, os valores de P/B de entrada também foram iguais em ambos os períodos. Para o grupo dos piscívoros os valores médios de P/B ponderados por biomassa foram levemente maiores no 3º período.

Os grupos dos peixes apresentaram valores de Q/B com pequenas variações entre os períodos, tendendo a ser mais alta no 3º período. Para os invertebrados, foram utilizados os mesmos os valores de P/B e Q/B em ambos os modelos. As tabelas referentes a esses cálculos encontram-se em anexo.

Tabela 2: Parâmetros de entrada e estimados pelo programa Ecopath II para o reservatório de Segredo, bacia do rio Iguaçu, no segundo período. Os parâmetros estimados são apresentados entre parênteses.

Grupos	Nível Trófico Fracional	Biomassa (t/km²)	Produção/ Biomassa (/ano)	Consumo/ Biomassa (/ano)	Eficiência Ecotrófica	Produção/ Consumo
Peixes Piscívoros	(3,4)	(15,000)	0,685	5,378	0,157	(0,127)
Peixes Carcinófagos	(3,1)	(4,310)	0,752	6,760	0,746	(0,111)
Peixes Malacófagos	(3,1)	(1,372)	0,752	8,185	0,782	(0,092)
Peixes Bentófagos	(3,1)	(6,785)	0,752	5,781	0,790	(0,130)
Peixes Onívoros	(2,6)	(17,918)	0,968	8,172	0,790	(0,118)
Peixes Insetívoros	(3,2)	(4,071)	0,752	8,806	0,790	(0,085)
Peixes Detritívoros	(2,2)	(19,177)	0,795	26,859	0,900	(0,030)
Peixes Herbívoros	(2,1)	(42,272)	0,663	26,338	0,950	(0,025)
Outros Invertebrados	(2,3)	(12,553)	3,960(1)	11,000(1)	0,875	(0,360)
Crustáceos	(2,1)	(13,441)	5,000(2)	30,000(2)	0,871	(0,167)
Moluscos	(2,1)	(11,991)	2,000(3)	10,000(3)	0,886	(0,200)
Insetos	(2,4)	(10,326)	15,000(2)	45,000(2)	0,897	(0,333)
Bentos	(2,1)	(5,461)	36,400(2)	120,000(2)	0,861	(0,303)
Zooplâncton	(2,0)	(5,027)	63,700(2)	182,000(2)	0,884	(0,350)
Plantas Emergentes	(1,0)	(63,241)	30,000(4)	-	0,627	-
Fitoplâncton	(1,0)	(3,069)	365,000(2)	-	0,746	-
Detrito	(1,0)	-	-	-	(0,911)	-

Fonte: Produção por biomassa (P/B) e consumo por biomassa (Q/B)
(1) Palomares et al. (1993b)
(2) Palomares et al. (1993a)
(3) Chávez et al. (1993)
(4) Angelini (2002)

As estimativas da eficiência ecotrófica (EE) para os compartimentos dos modelos foram consistentes, com valores menores que 1. Os baixos valores das EEs para o grupo dos peixes piscívoros (0,157 no 2º período e 0,170 no 3º período) implica que a maior parte da produção desse grupo finaliza como detrito. Caso o rendimento pesqueiro seja incluído nesse compartimento, os valores da EE devem aumentar. Os piscívoros de topo exercem um controle maior nas populações de *Astyanax* sp. b (Hahn et al., 1997; Agostinho et al., 1997) que compõem o compartimento dos peixes herbívoros, com altas EEs (0,950 em ambos os períodos).

Tabela 3: Parâmetros de entrada e estimados pelo programa Ecopath II para o reservatório de Segredo, bacia do rio Iguaçu, no terceiro período. Os parâmetros estimados são apresentados entre parênteses.

Grupos	Nível Trófico Fracional	Biomassa (t/km²)	Produção/ Biomassa (/ano)	Consumo/ Biomassa (/ano)	Eficiência Ecotrófica	Produção/ Consumo
Peixes Piscívoros	(3,3)	(13,000)	0,720	6,124	0,170	(0,118)
Peixes Malacófagos	(3,1)	(1,230)	0,752	9,088	0,100	(0,083)
Peixes Bentófagos	(3,0)	(5,880)	0,752	6,418	0,900	(0,117)
Peixes Onívoros	(2,6)	(8,439)	1,048	8,868	0,900	(0,118)
Peixes Insetívoros	(3,2)	(8,232)	0,752	10,042	0,900	(0,075)
Peixes Detritívoros	(2,1)	(9,257)	0,860	25,656	0,500	(0,034)
Peixes Herbívoros	(2,1)	(50,567)	0,663	33,612	0,950	(0,020)
Outros Invertebrados	(2,3)	(15,753)	3,960[(1)]	11,000[(1)]	0,980	(0,360)
Moluscos	(2,1)	(9,664)	2,000[(3)]	10,000[(3)]	0,950	(0,200)
Insetos	(2,4)	(13,772)	15,000[(2)]	45,000[(2)]	0,950	(0,333)
Bentos	(2,1)	(6,281)	36,400[(2)]	120,000[(2)]	0,800	(0,303)
Zooplâncton	(2,0)	(4,980)	63,700[(2)]	182,000[(2)]	0,890	(0,350)
Plantas Emergentes	(1,0)	(63,502)	30,000[(4)]	-	0,900	-
Fitoplâncton	(1,0)	(3,383)	365,000[(2)]	-	0,646	-
Detrito	(1,0)	-	-	-	(0,866)	-

Fonte: Produção por biomassa (P/B) e consumo por biomassa (Q/B)
(1) Palomares et al. (1993b)
(2) Palomares et al. (1993a)
(3) Chávez et al. (1993)
(4) Angelini (2002)

Tabela 4: Composição da dieta (volume, ml) para os grupos do reservatório de Segredo, bacia do rio Iguaçu, no segundo período.

	Presa/Predador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	Peixes Piscívoros	0,020													
2	Peixes Carcinófagos	0,030													
3	Peixes Malacófagos	0,010													
4	Peixes Bentófagos	0,050													
5	Peixes Onívoros	0,170													
6	Peixes Insetívoros	0,030													
7	Peixes Detritívoros	0,170													
8	Peixes Herbívoros	0,330													
9	Outros Invertebrados	0,020	0,050	0,050	0,050	0,050	0,050	0,010	0,020	0,010					
10	Crustáceos	0,030	0,900		0,050	0,050		0,040							
11	Moluscos	0,030		0,850	0,050	0,050									
12	Insetos	0,050			0,050	0,200	0,650		0,050	0,010			0,050		
13	Bentos	0,050		0,050	0,700	0,100	0,100	0,050	0,020	0,010		0,100	0,100	0,020	
14	Zooplâncton				0,050	0,050	0,100	0,050		0,300	0,100		0,240	0,050	0,020
15	Plantas Emergentes					0,490	0,050		0,900	0,010	0,010	0,050	0,200		0,010
16	Fitoplâncton							0,100		0,010	0,010	0,050	0,010		0,840
17	Detrito	0,010	0,050	0,050	0,050	0,010	0,050	0,750	0,010	0,650	0,880	0,800	0,400	0,930	0,130

Tabela 5: Composição da dieta (volume, ml) para os grupos do reservatório de Segredo, bacia do rio Iguaçu, no terceiro período.

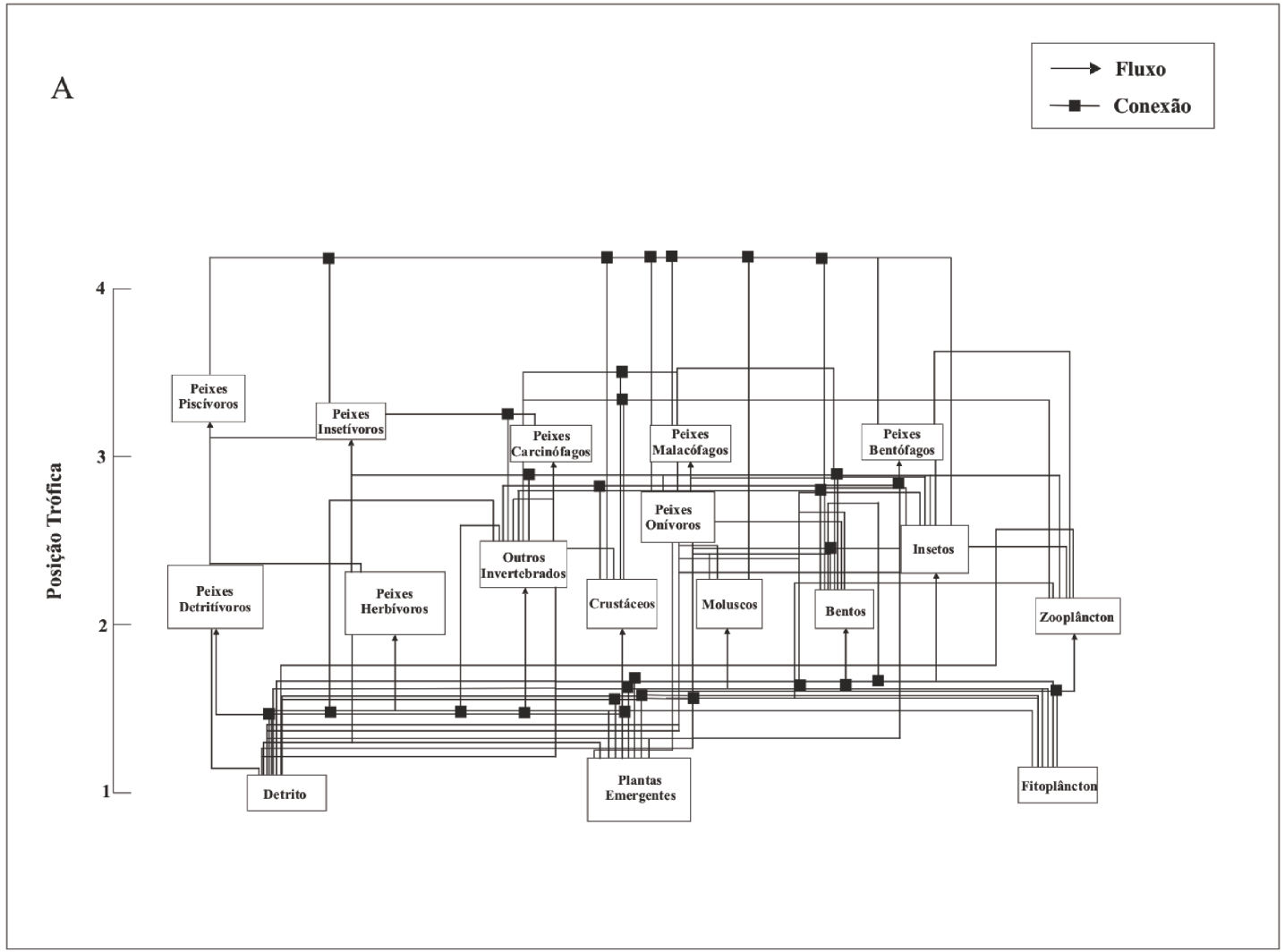
	Presa/Predador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	Peixes Piscívoros	0,020											
2	Peixes Malacófagos												
3	Peixes Bentófagos	0,050											
4	Peixes Onívoros	0,100											
5	Peixes Insetívoros	0,070											
6	Peixes Detritívoros	0,050											
7	Peixes Herbívoros	0,400											
8	Outros Invertebrados	0,100	0,050	0,050	0,050	0,050	0,030	0,020	0,010				
9	Moluscos	0,050	0,850	0,050	0,040								
10	Insetos	0,100		0,050	0,200	0,650		0,050	0,010		0,050		
11	Bentos	0,050	0,050	0,750	0,100	0,100	0,050	0,020	0,010	0,100	0,100	0,020	
12	Zooplâncton			0,050	0,050	0,100	0,050		0,300		0,240	0,050	0,020
13	Plantas Emergentes				0,550	0,050		0,900	0,010	0,050	0,200		0,010
14	Fitoplâncton						0,100		0,010	0,050	0,010		0,840
15	Detrito	0,010	0,050	0,050	0,010	0,050	0,770	0,010	0,650	0,800	0,400	0,930	0,130

O impacto trófico que um grupo tem sobre o outro pode ser quantificado usando uma rotina do programa Ecopath II (Christensen et al., 2000). Um grupo pode causar um impacto positivo como presa, mas o impacto é sempre negativo quando o grupo é considerado um consumidor. As Figuras 3 e 4 mostram aspectos importantes dessas interações. Os impactos tróficos entre os compartimentos foram semelhantes nos dois modelos.

O detrito foi o compartimento que apresentou uma grande amplitude de impactos positivos em ambos os modelos, sendo que os próximos compartimentos a mostrarem tal característica, mas em menor grau, foram o fitoplâncton, as plantas emergentes e o zooplâncton. Maior espectro de impactos negativos pode ser evidenciado no grupo de bentos, insetos, peixes herbívoros e peixes detritívoros.

O grupo dos peixes piscívoros também exerceu impactos negativos, porém, sendo mais evidente sobre os outros compartimentos de peixes. Os impactos, em geral, foram menos evidentes para os demais grupos de peixes, moluscos, crustáceos e outros invertebrados.

A contribuição dos impactos negativos, de uma forma geral, é mais notável a partir do grupo dos organismos bentônicos, tendendo a ser mais evidentes em direção ao topo das redes tróficas do reservatório.


A
Fluxo
Conexão
Posição Trófica
4
3
2
1
Peixes Piscívoros
Peixes Insetívoros
Peixes Carcinófagos
Peixes Malacófagos
Peixes Bentófagos
Peixes Onívoros
Insetos
Outros Invertebrados
Peixes Detritívoros
Peixes Herbívoros
Crustáceos
Moluscos
Bentos
Zooplâncton
Detrito
Plantas Emergentes
Fitoplâncton

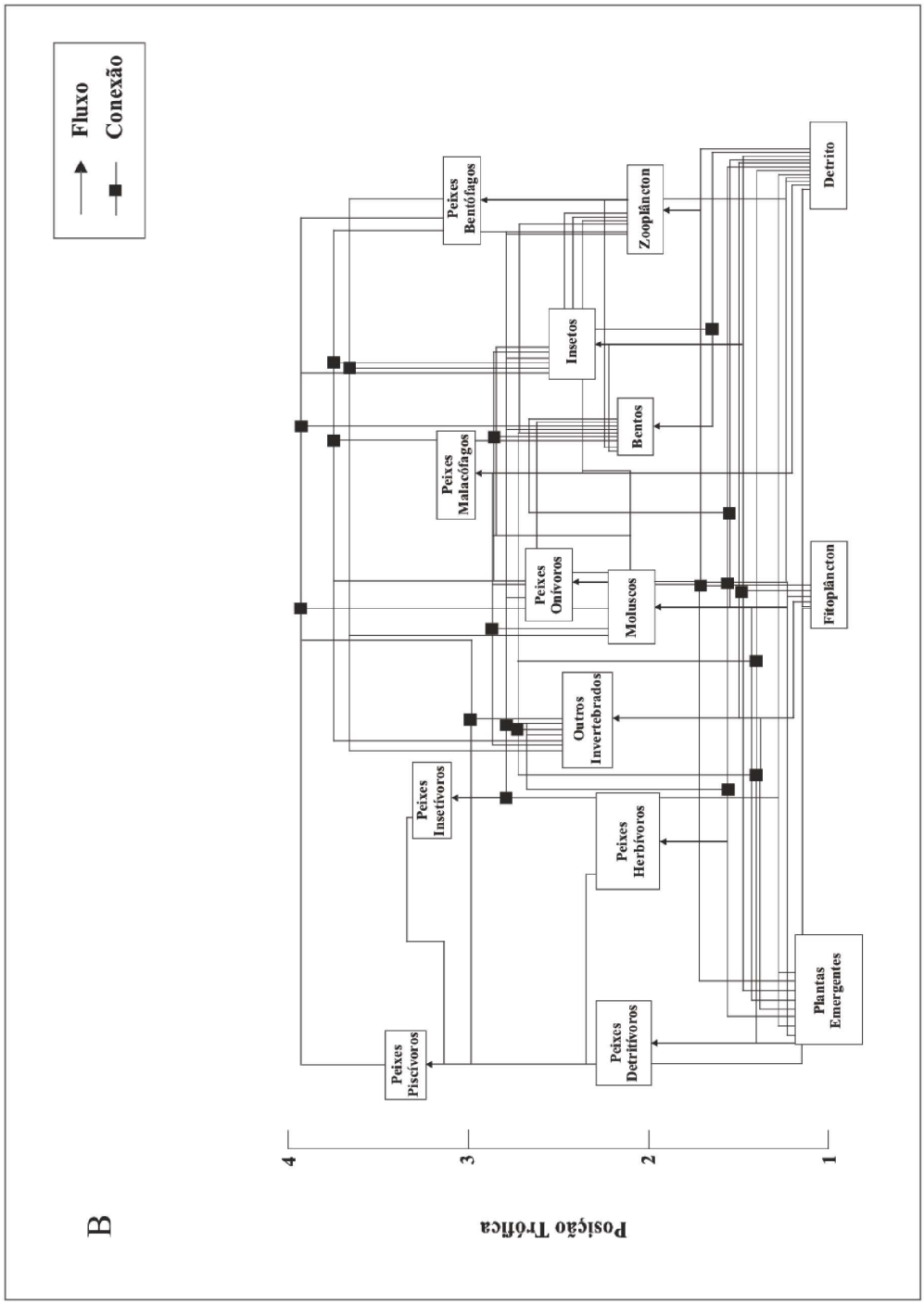


Figura 2: Diagramas tróficos para o reservatório de Segredo. A. 2º período; B. 3º período. Os fluxos principais são mostrados.

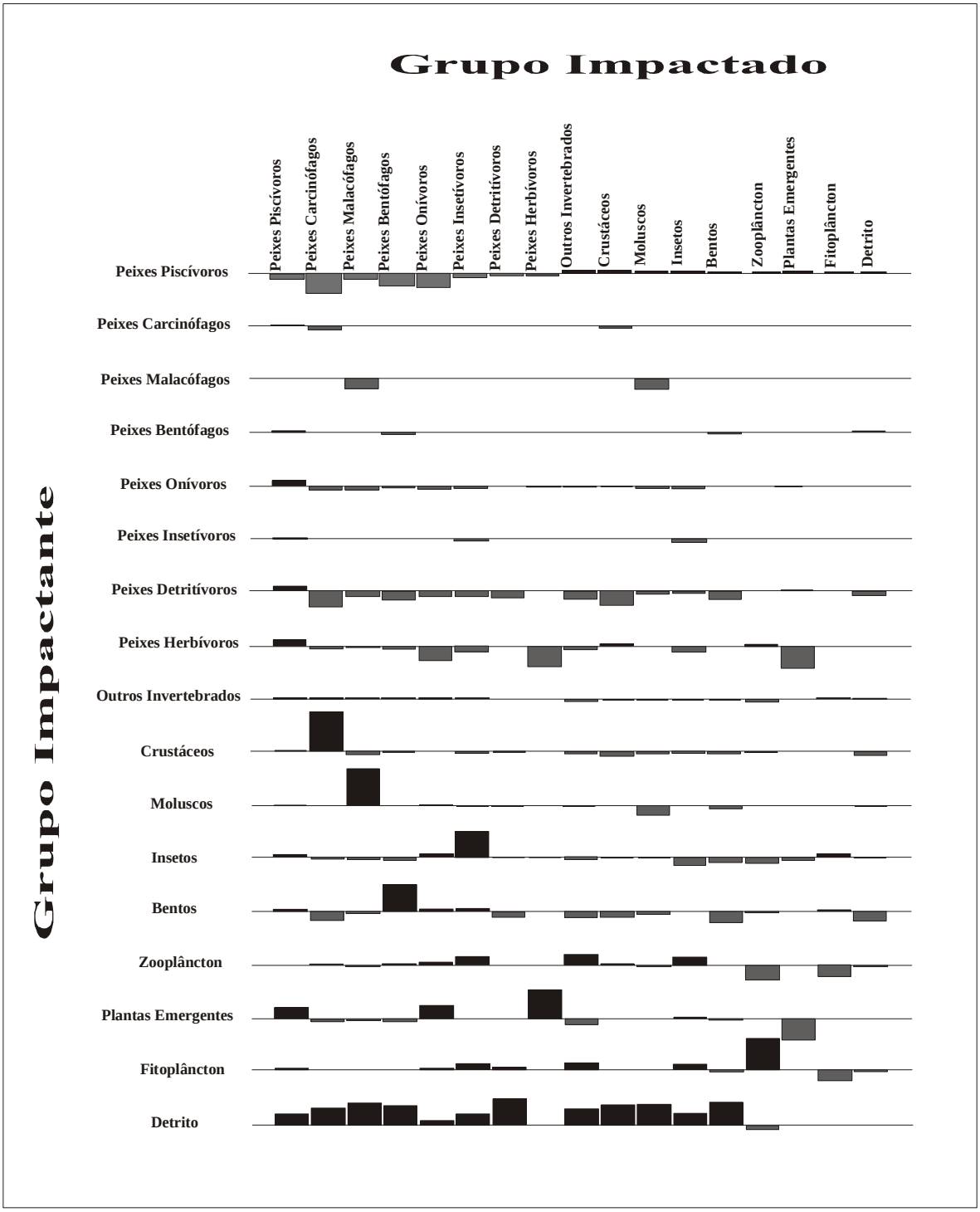


Figura 3: Matriz de impacto trófico para os compartimentos do modelo do reservatório de Segredo no segundo período.

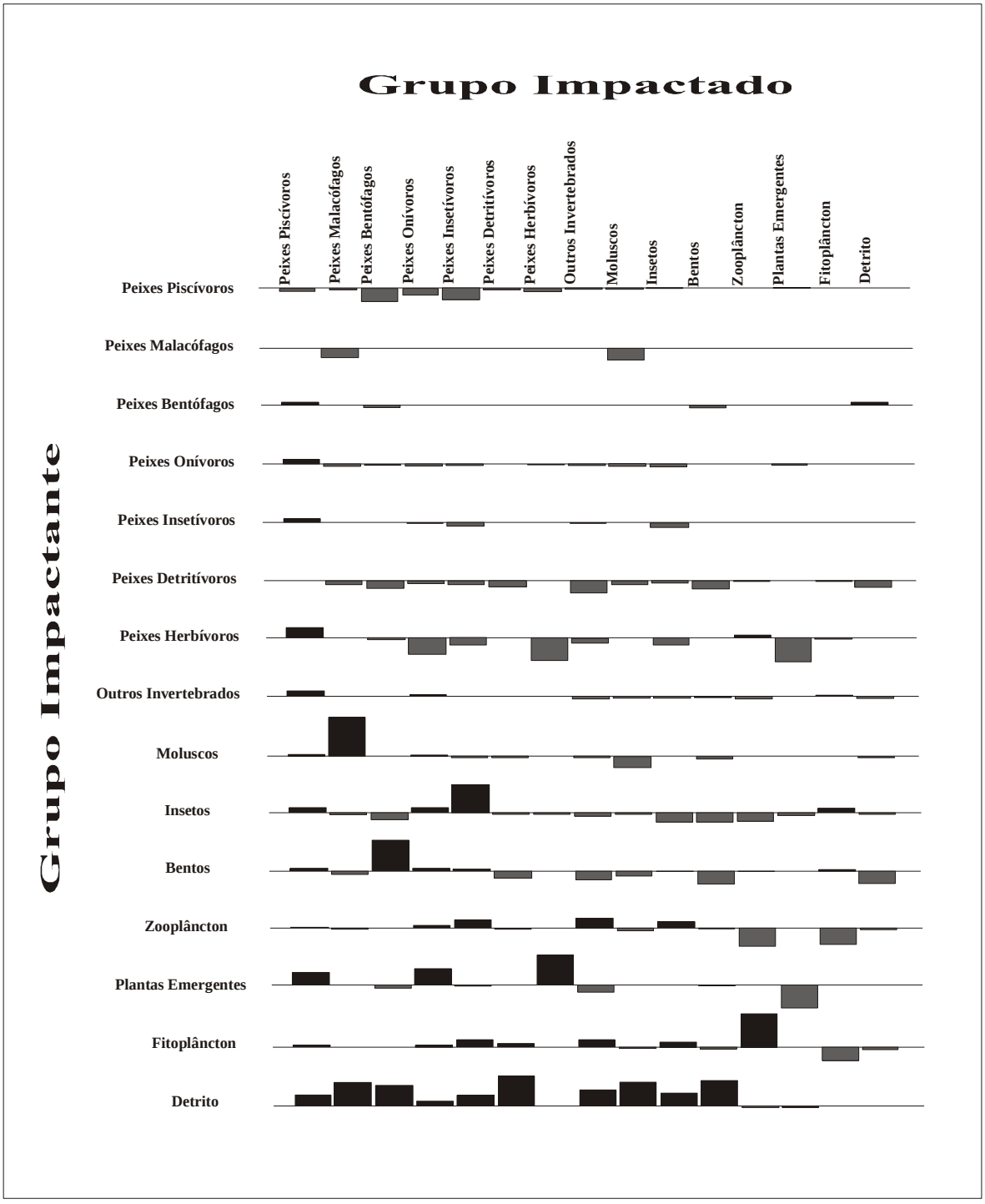


Figura 4: Matriz de impacto trófico para os compartimentos do modelo do reservatório de Segredo no terceiro período.

A produção primária requerida para sustentar as capturas e consumo no compartimento (Q) é também predita pelo programa Ecopath II (Christensen et al., 2000). O consumo em cada compartimento, considerando todas as vias de fluxo de energia possíveis ("paths"), pode ser transformado em unidades de equivalentes de produção primária, através da predição da produção primária requerida (PPR). A medida que a diversidade de presas aumenta, maior pode ser o número de vias de fluxo de energia possíveis e conseqüentemente, maior a PPR. A relação PPR/Q é uma predição do custo de manutenção do compartimento no sistema ("custo ecológico").

A PPR e PPR/Q preditos para os compartimentos dos modelos mostraram pequenas variações entre os períodos (Tabelas 6 e 7). Os compartimentos que necessitam de percentuais maiores de PPR para sustentar o consumo potencial foram: peixes piscívoros, peixes herbívoros, zooplâncton, insetos, peixes detritívoros, bentos, crustáceos e peixes onívoros, no segundo período. No terceiro período, foram: peixes piscívoros, peixes herbívoros, insetos, zooplâncton, bentos e peixes insetívoros.

O grupo dos peixes piscívoros apresentou os percentuais mais altos de PPR nos dois modelos (90,4% no 2^o período e 95,4% no 3^o período). O valor da PPR dos peixes detritívoros foi mais alto no 2^o período (20,6%); o valor da PPR dos peixes herbívoros foi mais alto no 3^o período (62,4%). Para os invertebrados, os maiores valores da PPR foram observados para os insetos (29,8% no 3^o período e 20,7% no 2^o período), o zooplâncton (23,6% no 3^o período e 22,4% no 2^o período) e o bentos (21,8% no 3^o período e 17,8% no 2^o período).

Os grupos que se alimentaram de detrito ou fitoplâncton, consumiram quase toda a PPR do compartimento, pois apresentaram valores de PPR/Q pouco maiores que 1,0 em ambos os modelos. Esses grupos foram: bentos, crustáceos, moluscos, peixes herbívoros, peixes detritívoros, insetos e outros invertebrados. O zooplâncton consumiu toda a PPR do compartimento, com valores de PPR/Q igual a 1,0.

Os grupos dos peixes, tais como, os piscívoros, os carcinófagos, os malacófagos, os insetívoros, os bentófagos e os onívoros, apresentaram altos valores de PPR/Q, sendo esses valores mais elevados para os piscívoros (45,1 no 3^o período e 45,0 no 2^o período).

Tabela 6: Predições da produção primária requerida (PPR) em t/km^2/ano e do "custo ecológico" (PPR/Q) para cada compartimento no reservatório de Segredo, bacia do rio Iguaçu, no segundo período.

Grupos	Número de vias de fluxos	Nível trófico fracional	PPR	Q	PPR/Q	PPR (%)
Peixes Piscívoros	320	3,4	3626,2	80,7	45,0	90,4
Peixes Carcinófagos	27	3,1	229,2	29,1	7,9	5,7
Peixes Malacófagos	32	3,1	76,9	11,2	6,9	1,9
Peixes Bentófagos	51	3,1	176,1	39,2	4,5	4,4
Peixes Onívoros	52	2,6	488,2	146,4	3,3	12,2
Peixes Insetívoros	39	3,2	178,9	35,9	5,0	4,5
Peixes Detritívoros	35	2,2	827,6	515,1	1,6	20,6
Peixes Herbívoros	36	2,1	1560,3	1113,4	1,4	38,9
Outros Invertebrados	20	2,3	237,7	138,1	1,7	5,9
Crustáceos	6	2,1	490,6	403,2	1,2	12,2
Moluscos	7	2,1	157,9	119,9	1,3	3,9
Insetos	10	2,4	830,3	464,7	1,8	20,7
Bentos	4	2,1	713,2	655,3	1,1	17,8
Zooplâncton	3	2,0	896,6	914,9	1,0	22,4

Tabela 7: Predições da produção primária requerida (PPR) em t/km^2/ano e do "custo ecológico" (PPR/Q) para cada compartimento no reservatório de Segredo, bacia do rio Iguaçu, no terceiro período.

Grupos	Número de vias de fluxos	Nível trófico fracional	PPR	Q	PPR/Q	PPR (%)
Peixes Piscívoros	237	3,4	3593,2	79,6	45,1	95,4
Peixes Malacófagos	32	3,1	73,2	11,2	6,6	1,9
Peixes Bentófagos	45	3,1	168,0	37,7	4,5	4,5
Peixes Onívoros	46	2,6	212,4	74,8	2,8	5,6
Peixes Insetívoros	39	3,2	399,1	82,7	4,8	10,6
Peixes Detritívoros	29	2,1	331,8	237,5	1,4	8,8
Peixes Herbívoros	36	2,1	2350,9	1699,7	1,4	62,4
Outros Invertebrados	20	2,3	297,3	173,3	1,7	7,9
Moluscos	7	2,1	130,3	96,6	1,4	3,5
Insetos	10	2,4	1123,7	619,7	1,8	29,8
Bentos	4	2,1	819,5	753,7	1,1	21,8
Zooplâncton	3	2,0	888,2	906,4	1,0	23,6

A eficiência de transferência (ET) em cada nível trófico é expressa pela seguinte relação: produção (P) + exportação / consumo (Q). Na Figura 5 está representada a eficiência de transferência em cada nível trófico, para os modelos do reservatório de Segredo no 2^o e 3^o períodos. A Figura 6 mostra os resultados da agregação trófica dos fluxos de biomassa (pirâmide de Lindeman).

Os percentuais da eficiência de transferência estão compatíveis, mostrando valores similares para os modelos. As eficiências de transferências decresceram gradualmente a partir do nível trófico IV. Para o nível trófico de topo (piscívoros), os valores são mais baixos, podendo ser atribuído à ausência de exploração de peixes no sistema, através da pesca.

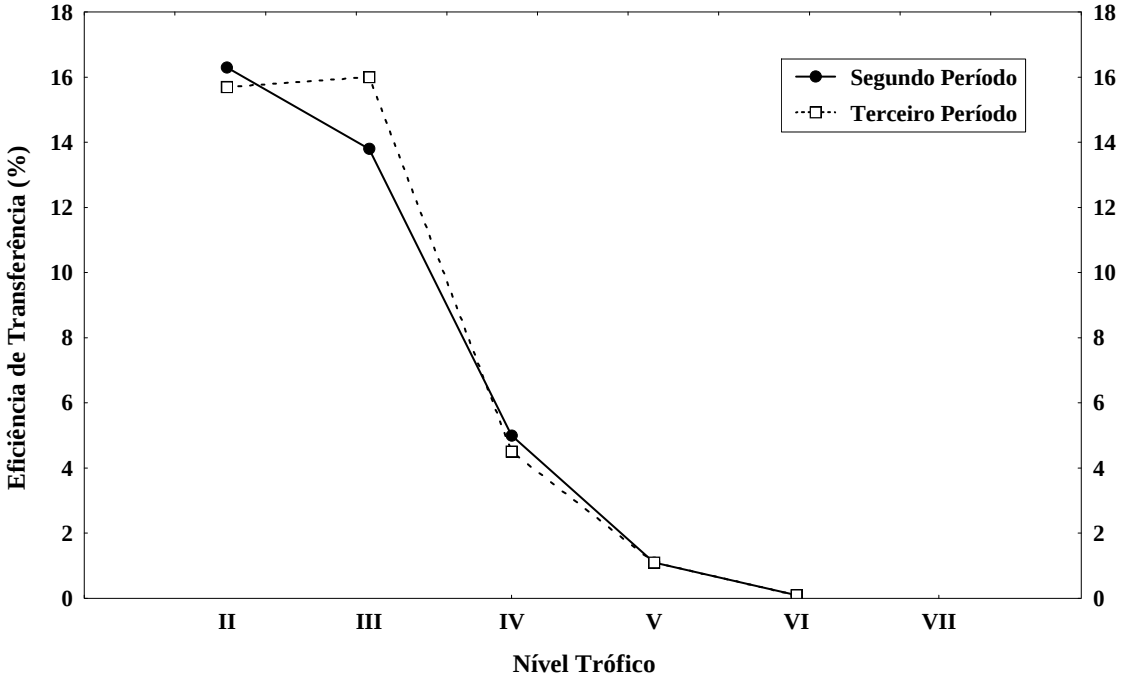


Figura 5: Eficiência de transferência (%) para os modelos do reservatório de Segredo, 2º e 3º períodos.

As estatísticas dos modelos do reservatório de Segredo são apresentadas na Tabela 8 e, houve pequenas variações entre os períodos. A biomassa total do segundo período foi pouco maior, refletindo a não ocorrência de diferentes grupos tróficos no terceiro período (carcinófagos e crustáceos). Assim, a transferência total e a capacidade de desenvolvimento foram maiores no segundo período. Por outro lado, a soma dos consumos, a soma das exportações, a soma dos fluxos respiratórios, a soma das produções foram pouco maiores no terceiro período.

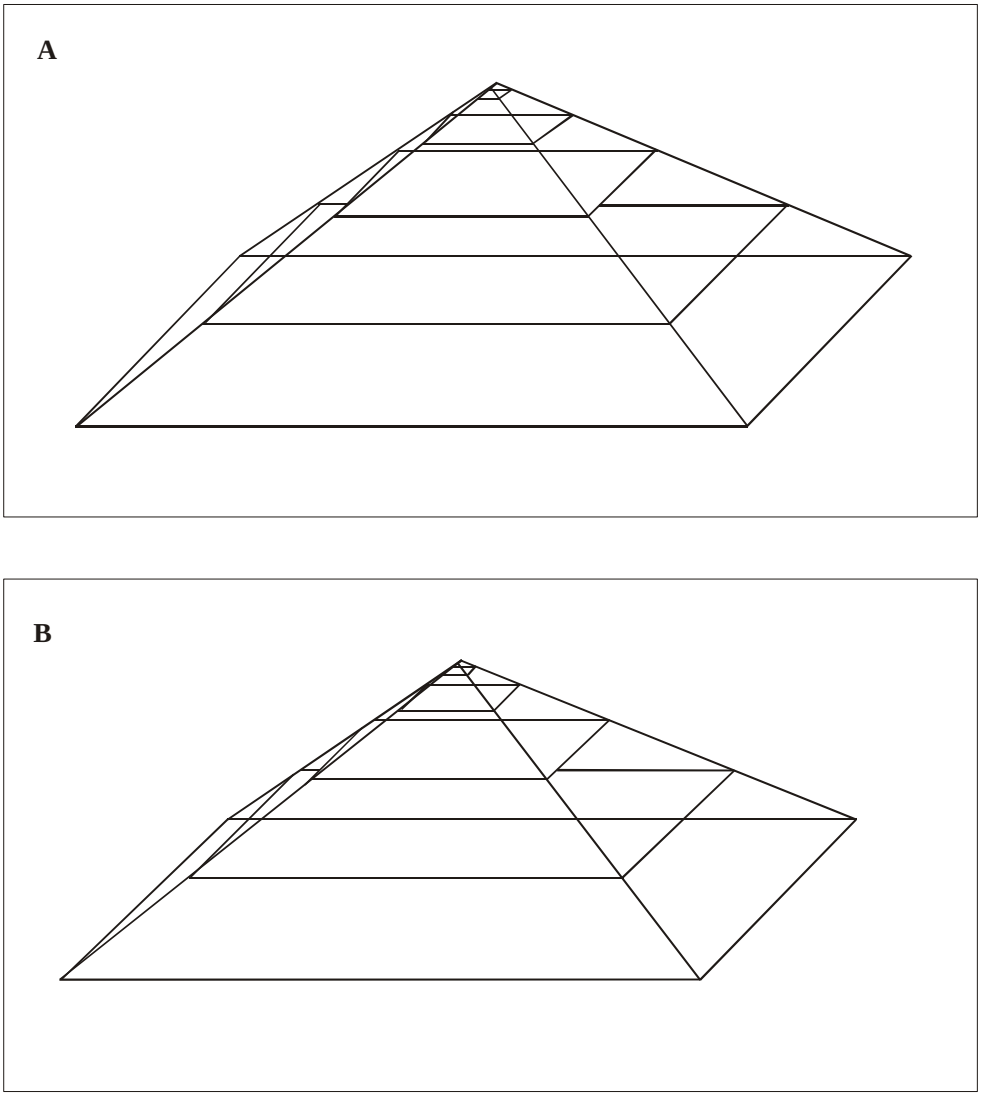


Figura 6: Pirâmide de biomassa (t peso úmido / km^2) por nível trófico para o reservatório de Segredo. A - Modelo no segundo período; B - Modelo no terceiro período.

O custo de funcionamento do sistema (“overhead”) e índice de reciclagem de Finn também foram maiores no segundo período. Ao contrário, a ascendência, conteúdo de informação, índices de conectividade e onivoria apresentaram valores maiores no terceiro período. A relação entre produção primária total e respiração total (PPT/RT) apresentou valores próximos de 1,0 em ambos os períodos.

Tabela 8: Estatísticas do reservatório de Segredo, bacia do Iguaçu, no segundo e terceiro períodos. Valores em peso úmido (t/km^2/ano).

Estatísticas	Segundo Período	Terceiro Período
Soma dos consumos	4.667,097	4.772,930
Soma das exportações	181,853	226,884
Soma dos fluxos respiratórios	2.835,562	2.912,971
Soma dos fluxos para o detrito	2.042,115	1.691,506
Transferência total do sistema	9.726,626	9.604,290
Soma das produções	3.915,530	4.045,227
Produção primária líquida calculada	3.017,420	3.139,850
Produção primária total / Respiração total	1,064	1,078
Produção líquida do sistema	181,853	226,884
Produção primária total / Biomassa total	12,785	14,676
Biomassa total / Transferência total	0,024	0,022
Biomassa total (excluindo detrito)	236,014	213,940
Índice de Conectividade	0,316	0,347
Índice de Onivoria	0,150	0,156
Capacidade de desenvolvimento (bits)	49.230,400	45.003,900
Ascendência (%)	25,400	28,500
Custo de funcionamento (bits)	36.743,100	32.160,400
Conteúdo de informação (bits)	1,284	1,337
Índice de reciclagem de Finn %	7,800	7,700
Comprimento médio da cadeia	3,220	3,060

DISCUSSÃO

Um grande desafio para a modelagem ecológica, utilizando programas tais como o Ecopath II, tem sido obter informações necessárias para os parâmetros de entrada. No presente estudo, a maior parte dessas informações estão disponíveis no livro publicado por Agostinho & Gomes (1997).

Para a definição dos compartimentos dos modelos do reservatório de Segredo optou-se por utilizar grupos tróficos (modelos tróficos agregados) ao invés da entidade espécie, pois inventários realizados anteriormente na bacia do rio Iguaçu evidenciaram a grande incidência de espécies endêmicas e, além disso, de espécies novas que foram designadas por letras do alfabeto para posteriores estudos e descrição por especialistas. As cataratas do rio Iguaçu, embora de idade geológica recente, parecem ter exercido um isolamento geográfico eficaz para os peixes do primeiro e segundo planaltos paranaenses, na maior extensão do rio Iguaçu, resultando em acentuado endemismo para a ictiofauna (Maack, 1981; Garavello et al., 1997).

Modelos tróficos agregados são comuns na literatura, sendo que a agregação pode variar em extensão e posição. Nesse sentido, o estabelecimento de critérios objetivos para incluir ou excluir interações tróficas, bem como na definição de grupos funcionais é crucial na construção de modelos tróficos. A primeira representação topológica de relações tróficas parece ser a de Lindeman (1942), que utilizou grupos funcionais para descrever as relações gerais no ciclo alimentar de um lago.

A grande maioria dos diagramas de fluxo de energia feitos pelo programa Ecopath, publicados em Christensen & Pauly (1993), Jarre-Teichmann et al. (1998), Shannon & Jarre-Teichmann (1999), Wolff et al. (2000), Kitchell et al. (2000) e Pitcher & Cochrane (2002), mostram representações gráficas através de grupos funcionais. Rocha (1998) representou o ecossistema de Ubatuba (Brasil), através de modelos Ecopath agregados e não-agregados, encontrando resultados praticamente similares. Pérez-Espãna & Arreguín-Sánchez (1999), analisando quatro modelos Ecopath publicados, não encontraram relação próxima entre complexidade e estabilidade, um tema que tem sido polêmico e amplamente discutido desde os anos 50, na ecologia (a partir de MacArthur).

A pesca é considerada pouco importante no reservatório de Segredo, não sendo incluída nos modelos tróficos. A esse respeito, Agostinho & Gomes (1997a) mencionaram que a exploração pesqueira na bacia do médio Iguaçu é incipiente nesses períodos, não oferecendo riscos aos estoques pesqueiros ou populações naturais.

Os peixes carcinófagos (*Pariolius* sp.), comedores de *Aegla* sp. (Crustacea Decapoda), compõem um compartimento do modelo trófico do reservatório de Segredo no 2º período. Hahn et al. (1997) referiram-se a *Pariolius* sp., incluída na categoria carcinófaga, como espécie oportunista que explorou um recurso alimentar muito abundante e disponível nesse período, podendo mudar seu hábito alimentar ao longo do tempo. No modelo do reservatório de Segredo no 3º período, os peixes carcinófagos estão excluídos, pois não há registros de capturas de *Pariolius* sp.

Os peixes malacófagos (*Astyanax* sp. g), comedores de moluscos, foram incluídos em ambos os modelos. Hahn et al. (1997) mencionaram que, embora os estudos de alimentação natural sejam limitados pelo reduzido número de estômagos analisados, existe uma preferência muito acentuada pela espécie por um único tipo de alimento.

Astyanax sp. c é identificada como detritívora, no 2º período e como herbívora, no 3º período. Hahn et al. (1997) e Fugi (1998) consideram que o hábito de explorar o fundo e ingerir sedimento não é comum entre lambaris, sendo que aparentemente a espécie não possui morfologia adaptada para esse tipo de alimentação. Para essas autoras, alterações, provocadas pela formação do reservatório de Segredo, refletiram temporariamente na abundância e comportamento alimentar de lambaris.

Astyanax sp. b e *Astyanax* sp. c foram as espécies que obtiveram maior sucesso na colonização do novo ambiente, sendo que a segunda espécie é a mais abundante (Fugi, 1998). Para essa autora, o sucesso desses lambaris está, parcialmente, relacionado ao comportamento oportunista, passando a explorar os recursos alimentares mais abundantes no reservatório (vegetal e detrito/sedimento, respectivamente).

Em relação aos níveis tróficos fracionais dos grupos, os valores foram condizentes com modelos Ecopath publicados em Christensen & Pauly (1993), Moreau et al. (2001), Angelini (2002) e Pitcher & Cochrane (2002). Os piscívoros apresentaram níveis tróficos fracionais relativamente baixos nos dois modelos, devido ao consumo de invertebrados aquáticos, além de peixes. Pauly et al. (2000) teceram comentários gerais sobre as aplicações do Ecopath na modelagem de ecossistemas. Dentre os pontos salientados, esses autores enfatizaram a identificação de níveis tróficos funcionais ou posições tróficas, implicando no uso de valores fracionais (não-inteiros) que expressam o grau de onivoria (consumo em diferentes níveis tróficos).

A produção por biomassa (P/B) dos grupos dos peixes, obtida através do cálculo da mortalidade total (Z), proporcionou valores de P/B comparáveis com os publicados, especialmente em Christensen & Pauly (1993) e Pitcher & Cochrane (2002). O consumo por biomassa (Q/B) para os grupos dos peixes, obtidos através do modelo preditivo de Palomares & Pauly (1998), são comparáveis aos valores de Q/B para espécies de peixes de águas continentais registrados por esses autores.

Ressalta-se que os valores de P/B, Q/B e composições de dietas não foram alterados, permanecendo os parâmetros originais após o balanceamento dos modelos, sendo que a única adequação feita foi para o grupo dos piscívoros (2º período) a fim de diminuir os valores da eficiência de conversão alimentar bruta (GE).

Os equivalentes de produção primária são utilizados na comparação dos efeitos da pesca em diferentes posições tróficas (Pauly & Christensen, 1995).

Christensen (1995b) considera a relação entre a produção primária requerida e consumida como uma medida de "custo ecológico", atribuindo valor às espécies de topo e de posição trófica intermediária e não apenas às espécies de interesse comercial. Como já mencionado anteriormente, nesse estudo a mortalidade por pesca não foi calculada, pois a pesca no reservatório é considerada mínima.

Entretanto, uma projeção preliminar do rendimento da pesca comercial esperada para o reservatório de Segredo e tributários, feita por Agostinho & Gomes (1997a), demonstrou que *Astyanax* sp b, *Astyanax* sp. c, *H. myersi*, *H. malabaricus* e *P. ortmanni* devem ser as espécies com valores de capturas mais altos. Essas espécies abrangem os grupos dos peixes herbívoros, detritívoros e piscívoros, com maiores requisitos de produção primária requerida (PPR) para sustentar as capturas e consumo no compartimento. Porém, os peixes piscívoros de topo apresentaram um custo ecológico mais alto (PPR/Q) em relação aos peixes herbívoros (*Astyanax* sp. b), que são os mais explorados na pesca comercial do reservatório de Segredo, nesses períodos. Shannon & Jarre-Teichmann (1999) encontraram resultados similares de equivalentes de PPR para os piscívoros de topo, para o sistema de ressurgência do norte da Benguela (África).

A agregação trófica é um método que agrega os componentes do sistema em níveis tróficos discretos (Lindeman, 1942). A eficiência de transferência é a fração da transferência total em cada nível trófico discreto que é exportada ou transferida para outro nível trófico, através do consumo. Para os modelos do reservatório de Segredo, a eficiência de transferência foi mais alta no nível trófico II (herbívoros e detritívoros), podendo indicar uma produção heterotrófica, conforme sugerido por Hecky et al. (1981) e Degnbol (1993), para lagos na África.

A análise macroscópica de um ecossistema pode ser feita considerando as funções metas ou emergentes, baseadas na hipótese de Ulanowicz (1980; 1986), que predizem um crescimento e um amadurecimento do sistema, decorrentes do aumento no fluxo de energia e de suas interações. Odum (1969) estabeleceu 24 atributos para determinar o estágio de amadurecimento dos ecossistemas, sendo que Christensen (1994) selecionou sete desses atributos, quantificáveis através de modelos estáticos Ecopath e esperados para aumentar em valor quando o sistema se torna desenvolvido.

Assim, a maturidade *sensu* Odum (1969) pode ser quantificada, baseada nesses atributos selecionados pelo autor, proporcionando uma classificação (“rank”) da maturidade de 41 ecossistemas, modelados através do programa Ecopath.

A biomassa sustentada por unidade de fluxo energético, predita pela relação entre biomassa total e transferência total (BT/TTS), aumenta com o amadurecimento do sistema (Christensen & Pauly, 1993a), sendo que valores de BT/TTS entre 0,004 e 0,007 são atribuídos para sistemas pouco maduros; de 0,016 para sistemas de desenvolvimento intermediário e entre 0,028 e 0,047 para sistemas maduros. A relação produção primária total pela respiração total (PPT/RT) próxima de 1,0 indica que o sistema é maduro (Odum, 1969).

Nesse estudo, o sumário das estatísticas dos modelos mostrou resultados de BT/TTS e PPT/RT que permitem classificar o reservatório de Segredo como um sistema de desenvolvimento intermediário, que deve estar atingindo seu grau de estabilidade. Os resultados desse estudo foram similares ao encontrado por Angelini (2002) para o reservatório de Itaipu (Brasil). Porém, Likens (1992) considera crítico ao sucesso comparações de história e estágio de desenvolvimento de ecossistemas, pois diferentes fatores podem contribuir para a variabilidade em estudos comparativos.

A influência da agregação trófica sobre os valores da ascendência tem sido tratada em Christensen (1994, 1995a). Para esse autor, a ascendência torna-se uma medida insensível à agregação trófica quando o modelo do ecossistema inclui um mínimo de 7 a 8 compartimentos. Nesse estudo, os modelos possuem de 15 a 17 compartimentos, mostrando valores consistentes e baixos para a ascendência (em torno de 27%), indicando que o reservatório de Segredo é um sistema em desenvolvimento. Para Ulanowicz (1986), os ecossistemas tornavam-se maduros ou desenvolvidos a medida que aumentavam a ascendência, reduzindo o custo de funcionamento. Esses sistemas possuem auto-organização, sendo capazes de suportar distúrbios e/ou voltar ao equilíbrio quando perturbados. Determinadas propriedades dos sistemas são indicadoras do grau dessa resiliência (Ulanowicz, 1997, 1996, 1986).

No modelo para o reservatório de Segredo no 2º período, a ascendência apresentou um valor mais baixo (25,4%) e capacidade de desenvolvimento foi maior, podendo indicar maior capacidade metabólica nesse período, sendo comparáveis aos resultados para o modelo do reservatório de Itaipu (Brasil) obtidos por Angelini (2002).

Christensen & Pauly (1993) consideram a ascendência como uma medida da troca de informação média no sistema, escalonada pela transferência total.

Para os modelos apresentados, os valores do conteúdo de informação foram maiores que 1,0, sugerindo que os sistemas são organizados, conforme os valores sazonais indicados por Jarre-Teichmann (1995) para o mar Báltico (entre 1,11 e 1,31), por Rocha (1998) para Ubatuba (1,12 e 1,43) e por Angelini (2002) para o reservatório de Itaipu, Brasil (1,30).

O comprimento médio da cadeia trófica (CMC) foi maior no 2º período (3,2). Para os 41 modelos analisados por Christensen & Pauly (1993) os valores médios geralmente não ultrapassaram 4,0. Para o estuário do manguezal Caeté, no norte do Brasil (Wolff et al., 2000) o valor do CMC foi muito similar ao desse estudo (3,4).

O índice de reciclagem de Finn (Finn, 1976) expressa a fração da transferência total que é reciclada no sistema. Para Christensen & Pauly (1993), a reciclagem de um sistema está, principalmente, relacionada ao grau de detritivoria e aos ciclos de ordem zero (canibalismo), sendo ambos muito difíceis de se quantificar. Esses autores verificaram valores para o índice de Finn abaixo de 10%, abrangendo a maior parte dos 41 ecossistemas analisados. Os valores referentes ao índice de reciclagem de Finn foram levemente maiores no 2º período (7,8%), indicando uma contribuição expressiva do detrito nesse período. Esses resultados estão próximos aos encontrados por Angelini (2002) para o reservatório de Itaipu, Brasil.

A importância do detrito, como compartimento, pode ser inferida pela elevada abundância de detritívoros no reservatório de Segredo, conforme destacado por Agostinho et al. (1997). O detrito parece exercer papel fundamental no fluxo de energia nas teias tróficas do reservatório de Segredo, em seus primeiros anos pós-represamento, suportando a estrutura trófica do ecossistema, constatado pela matriz de impactos tróficos e pela proporção de fluxos para o detrito (21% no 2º período e 18% no 3º período). Agostinho et al. (1997) relataram que a incorporação da matéria orgânica decorrente do represamento incrementa a disponibilidade de detrito, beneficiando os peixes detritívoros, bem como os bentófagos, pela possibilidade de crescimento dos invertebrados bentônicos.

Os resultados da matriz de impactos tróficos indicam que o papel dos produtores primários (fitoplâncton e plantas emergentes) foi menos importante, se comparados ao detrito.

Em termos espaciais, considera-se que o corpo principal do reservatório e remansos apresentaram, no 2º período, menores riqueza de espécies e abundância de táxons fitoplanctônicos em relação ao primeiro ano (COPEL/FUNPAR/UFPR, 1996). Hahn et al. (1997) relataram que a categoria trófica planctófaga não ocorre no reservatório de Segredo, ao contrário de outros reservatórios brasileiros (por exemplo, reservatório de Itaipu).

O compartimento das plantas emergentes (gramíneas) foi inferido a partir de estudos de alimentação natural de peixes realizados para o local (Hahn et al., 1997; Agostinho et al., 1997), pois o reservatório de Segredo tem como característica marcante a escassez de macrófitas aquáticas, podendo o fato decorrer de sua recente formação, das características do trecho do rio em que foi construído (águas rápidas, curso encaixado, amplas e freqüentes variações de nível decorrentes da operação da barragem de Foz do Areia) e do estado trófico (Agostinho & Gomes, 1997a).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Uma parte das informações publicadas para o reservatório de Segredo (Agostinho & Gomes, 1997) foram reunidas nesse estudo de modelagem ecológica. Estudos futuros podem ser realizados a partir da visão desses modelos, abrangendo a obtenção de parâmetros de entrada, em campo e laboratório, necessários à construção de modelos estáticos.

Os estudos de longa duração devem ser, especialmente, considerados em análises macroscópicas de ecossistemas impactados, tais como, reservatórios. Em geral, esses estudos são efetivos e produtivos para o estabelecimento de padrões.

Projetos para o manejo dessas áreas alteradas pelo represamento devem abranger as simulações. Predições de efeitos de estratégias de manejo, a partir de uma série de modelos estáticos instantâneos são fundamentais para as simulações, que representam um avanço para a ecologia aplicada. Modelos Ecopath têm servido a esse propósito.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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). *Acta Scientiarum*, Maringá, v. 21, no. 2, p. 283-289, 1999.

AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. *Reservatório de Segredo:* bases ecológicas para o manejo. Maringá: EDUEM, 1997. 387 p.

AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. *Manejo e monitoramento de recursos pesqueiros:* perspectivas para o reservatório de Segredo. In: AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. (Ed.). *Reservatório de Segredo:* bases ecológicas para o manejo. Maringá: EDUEM, 1997a. Capítulo 17, p. 319-364.

AGOSTINHO, A. A.; FERRETTI, C. M. L.; GOMES, L. C.; HAHN, N. S.; SUZUKI, H. I.; FUGI, R.; ABUJANRA, F. *Ictiofauna de dois reservatórios do rio Iguaçu em diferentes fases de colonização:* Segredo e Foz do Areia. In: AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. (Ed.). *Reservatório de Segredo:* bases ecológicas para o manejo. Maringá: EDUEM, 1997. Capítulo 15, p. 275-292.

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.* Netherlands: Backhuys Publishers, 1999. p. 227-265.

ALLEN, R. R. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Board Can.*, v. 28, p. 1573-1581, 1971.

ANGELINI, R. Análise do ecossistema da represa do Broa (SP), através de um modelo estático (Ecopath II) e de um modelo de simulação (Stella II). 1995. 120 p. Dissertação (Mestrado) - NUPELIA/PEA, Escola de Engenharia de São Carlos, Universidade de São Paulo (USP).

ANGELINI, R.; PETRERE JR, M. The ecosystem of Broa reservoir, São Paulo state, Brazil, as described using Ecopath. *Naga*, Laguna, p. 36-41, 1996.

ANGELINI, R. Desenvolvimento de ecossistemas: a planície de inundação do alto rio Paraná e o reservatório de Itaipu. 2002. 140 p. Tese (Doutorado) - NUPELIA/PEA, Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá (UEM).

BIANCHINI JR, I. *A decomposição da vegetação e o consumo de oxigênio nos reservatórios:* implicações ecológicas. In: HENRY, R. (Ed.). *Ecologia de reservatórios:* estrutura, função e aspectos sociais. Botucatu: FUNDIBIO: FAPESP, 1999. p. 627-650.

BUIJSE, A. D.; EERDEN, M. R. V.; DEKKER, W.; DENSEN, W. L. T. V. Elements of a trophic model for IJsselmeer (The Netherlands), a shallow eutrophic lake. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993. p. 90-94.

CHÁVEZ, E. A.; GARDUÑO, M.; ARREGUÍN-SÁNCHEZ, F. Trophic dynamic structure of Celestun lagoon, southern gulf of México. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993. p. 186-192.

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

CHRISTENSEN, V. *Ecosystem maturity* - towards quantification. *Ecol. Modell.*, Amsterdam, v. 77, p. 3-32, 1995a.

CHRISTENSEN, V. A model of trophic interactions in the North sea in 1981, the year of the stomach. *Dana*, v. 11, no. 1, p. 1-28, 1995b.

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

CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993. 374 p.

CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. Flow characteristics of aquatic ecosystems. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993a. p. 338-352.

CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. Fish production, catches and the carrying capacity of the world oceans. *Naga*, Laguna, v. 18, no. 3, p. 34-40, 1995.

CHRISTENSEN, V.; WALTERS, C. J.; PAULY, D. *Ecopath with Ecosim:* a user's guide. Vancouver: Fisheries Centre: University of British Columbia; Penang: ICLARM, 2000. 130 p.

COCHRANE, K. L. *The use of ecosystem models to investigate ecosystem-based management strategies for capture fisheries:* introduction. In: PITCHER, T.; COCHRANE, K. (Ed.). *The use of ecosystem models to investigate multispecies management strategies for capture fisheries.* Vancouver: The Fisheries Centre: University of British Columbia, 2002. Volume 10, Número 2, p. 5-10.

COPEL. *Usina hidrelétrica Segredo, rio Iguaçu, Paraná, Brasil* - Relatório de Impacto Ambiental - RIMA. Curitiba, 1987. 188 p. + anexos.

COPEL/FUNPAR/UFPR. *Ensaios limnológicos do reservatório da usina hidrelétrica de Segredo:* parâmetros físicos, químicos e biológicos (período: março de 1995 a março de 1996). Curitiba, 1996. 103 p. (Relatório anual - Projeto de pesquisa - Convênio COPEL/FUNPAR/UFPR).

CROWDER, L. B.; REAGAN, D. P.; FRECKMAN, D. W. Food web dynamics and applied problems. In: POLIS, G. A.; WINEMILLER, K. O. (Ed.). *Food webs:* integration of patterns ε dynamics. New York: Chapman & Hall, 1996. Section V, p. 327-336.

DEGNBOL, P. *The pelagic zone of central lake Malaŵi:* a trophic box model. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993. p. 110-115.

ELETROSUL. *O impacto ambiental da ação do homem sobre a natureza - rio Iguaçu, Paraná, Brasil* - reconhecimento da ictiofauna, modificações ambientais e usos múltiplos dos reservatórios. Florianópolis, 1978. 33 p.

FINN, J. T. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *J. Theor. Biol.*, London, v. 56, p. 363-380, 1976.

FUGI, R. Ecologia alimentar de espécies endêmicas de lambaris do trecho médio da bacia do rio Iguaçu. 1998. 88 p. Tese (Doutorado) - Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos (UFSCar).

GARAVELLO, J. C.; PAVANELLI, C. S.; SUZUKI, H. I. Caracterização da ictiofauna do rio Iguaçu. In: AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. (Ed.). *Reservatório de Segredo:* bases ecológicas para o manejo. Maringá: EDUEM, 1997. Capítulo 4, p. 61-84.

GEALH, A. M.; HAHN, N. S. Alimentação de *Oligosarcus longirostris* Menezes & Gèry (Osteichthyes, Acestrorhynchinae) do reservatório de salto Segredo, Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Zool.*, Curitiba, v. 15, no. 4, p. 985-993, 1998.

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, 1997. Capítulo 8, p. 141-162.

HECKY, R. E.; FEE, E. J.; KLING, H. J.; RUDD, J. W. M. Relationship between primary production and fish production in lake Tanganyka. *Trans. Am. Fish. Soc.*, v. 110, p. 336-345, 1981.

JARRE-TEICHMANN, A. Seasonal mass-balance models of carbon flow in the central Baltic sea with emphasis on the upper trophic levels. *ICES CM*, T6, 1995.

JARRE-TEICHMANN, A.; SHANNON, L. J.; MOLONEY, C. L.; WICKENS, P. A. Comparing trophic flows in the southern Benguela to those in other upwelling ecosystems. *Afr. J. mar. Sci.*, v. 19, p. 391-414, 1998.

JÚLIO JR, H. F.; BONECKER, C. C.; AGOSTINHO, A. A. Reservatório de Segredo e sua inserção na bacia do rio Iguaçu. In: AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. (Ed.). *Reservatório de Segredo:* bases ecológicas para o manejo. Maringá: EDUEM, 1997. Capítulo 1, p. 1-17.

KITCHELL, J. F.; COX, S. P.; HARVEY, C. J.; JOHNSON, T. B.; MASON, D. M.; SCHOEN, K. K.; AYDIN, K.; BRONTE, C.; EBENER, M.; HANSEN, M.; HOFF, M.; SCHRAM, S.; SCHREINER, D.; WALTERS, C. J. *Sustainability of the lake Superior fish community:* interactions in a food web context. *Ecosystems*, v. 3, p. 545-560, 2000.

LIKEN, G. E. *The ecosystem approach:* its use and abuse. Excellence in Ecology. Germany: Ecology Institute, 1992. 165 p.

LINDEMAN, R. L. The trophic-dynamic aspect of ecology. In: REAL, L. A.; BROWN, J. H. (Ed.). *Foundations of ecology:* classic papers with commentaries. Chicago: The University of Chicago Press, 1991. Part 1, p. 157-176.

LIZAMA, M. A. P.; VAZZOLER, A. E. A. M. *Crescimento em peixes do Brasil:* uma síntese comentada. *Rev. Unimar*, Maringá, v. 15 (Suplemento), p. 141-173, 1993.

LOPES, R. M.; LANSAC-TÔHA, F. A.; VALE, R.; SERAFIM JR, M. Comunidade zooplanctônica do reservatório de Segredo. In: AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. (Ed.). *Reservatório de Segredo:* bases ecológicas para o manejo. Maringá: EDUEM, 1997. Capítulo 3, p. 39-60.

LOUREIRO, V. E.; HAHN, N. S. Dieta e atividade alimentar da traíra, *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrynidae), nos primeiros anos de formação do reservatório de Segredo-PR. *Acta Limnol. Brasil.*, v. 8, p. 195-205, 1996.

MAACK, R. *Geografia física do estado do Paraná.* Rio de Janeiro: J. Olympio; Curitiba: Secretaria da Cultura e do Esporte do Estado do Paraná. 1981. 442 p.

MATHEWS, C. P. *Productivity and energy flows at all trophic levels in the river Thames, England:* mark 2. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993. p. 161-171.

MOREAU, J.; MAVUTI, K.; DAUFRESNE, T. A synoptic Ecopath model of biomass flows during two different static ecological situations in Lake Nakuru (kenya). *Hydrobiologia*, Netherlands, v. 458, p. 63-74, 2001.

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

PALOMARES, M. L.; HORTON, K.; MOREAU, J. An ecopath II model of the lake Chad system. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993a. p. 153-158.

PALOMARES, M. L.; YULIANTO, B.; PUY, L.; BENGEN, D.; BELAUD, A. A preliminary model of the Garonne river (Toulouse, France) ecosystem in spring. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993b. p. 172-179.

PALOMARES, M. L.; REYES-MARCHANT, P.; LAIR, N.; ZAINURE, M.; BARNABÉ, G.; LASSERRE, G. A trophic model of a Mediterranean lagoon, Etang de Thau, France. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993c. p. 224-229.

PALOMARES, M. L.; PAULY, D. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Mar. Freshwater Res.*, v. 49, p. 447-453, 1998.

PAULY, D. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, v. 39, p. 175-192, 1980.

PAULY, D.; CHRISTENSEN, V. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, London, v. 374, p. 255-257, 1995.

PAULY, D.; CHRISTENSEN. V.; WALTERS, C. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES (Int. Counc. Explor. Sea) J. Mar. Sci.*, London, v. 57, p. 697-706, 2000.

PÉREZ-ESPAÑA, H.; ARREGUÍN-SÁNCHEZ, F. Complexity related to behavior of stability in modeled coastal zone ecosystems. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, v. 2, p. 129-135, 1999.

PETERS, R. H. Methods for the study of feeding, filtering and assimilation by zooplankton. In: DOWNING, J. A.; RIGLER, F. H. (Ed.). *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwater.* Oxford: Blackwell Scientific, 1984. p. 336-412.

PITCHER, T.; COCHRANE, K. *The use of ecosystem models to investigate multispecies management strategies for capture fisheries.* Vancouver: The Fisheries Centre: University of British Columbia, 2002. Volume 10, Número 2,156 p.

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

ROCHA, G. R. A. Modelo quantitativo das interações tróficas da plataforma continental de Ubatuba (SP), Brasil. 1998. 80 p. + anexos. Tese (Doutorado) - Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo (USP).

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*, Laguna, p. 25-32, 1998.

SHANNON, L. J.; JARRE-TEICHMANN, A. A model of trophic flows in the northern Benguela upwelling system during the 1980s. *S. Afr. J. mar. Sci.*, v. 21, p. 349-366, 1999.

THOMAZ, S. M.; BINI, L. M.; ALBERTI, S. M. *Limnologia do reservatório de Segredo:* padrões de variação espacial e temporal. In: AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. (Ed.). *Reservatório de Segredo:* bases ecológicas para o manejo. Maringá: EDUEM, 1997. Capítulo 2, p. 19-37.

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: FAPESP, 1999. p. 19-38.

ULANOWICZ, R. E. An hypothesis on the development of natural communities. *J. Theor. Biol.*, London, v. 85, p. 223-245, 1980.

ULANOWICZ, R. E. *Growth and development:* ecosystems phenomenology. New York: Springer-Verlag, 1986. 203 p.

ULANOWICZ, R. E.; NORDEN, J. S. Symmetrical overhead in flow and networks. *Int. J. Syst. Sci.*, London, v. 21, p. 429-437, 1990.

ULANOWICZ, R. E. *Trophic flow networks as indicators of ecosystem stress*. In: POLYS, A.G.; WINEMILLER, K.O. (ed.). *Food webs:* Integration of patterns and dynamics. Chapman & Hall, 1996. p. 358-368.

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

WALLINE, P. D.; PISANTY, S.; GOPHEN, M.; BERMAN, T. The ecosystem of lake Kinneret, Israel. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993. p. 103-109.

WALTERS, C.; CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. Structuring dynamic models of exploited ecosystems from trophic mass-balance assessments. *Rev. Fish Biol. Fish.*, London, v. 7, p. 139-172, 1997.

WOLFF, M.; KOCH, V.; ISAAC, V. A trophic flow model of the Caeté mangrove estuary (north Brazil) with considerations for the sustainable use of its resources. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, v. 50, p. 789-803, 2000.

ANEXOS

Anexo 1: Mortalidade total (Z) das espécies de peixes no reservatório de Segredo, bacia do rio Iguaçu, no segundo período. Z é dado por ano^{-1} e Temperatura média da água é 19,7^{o}C. Comprimentos máximo e assintótico (Lmáx e L∞, cm), Taxa de crescimento relacionada à velocidade de crescimento (K, /ano), Mortalidade natural (M, /ano) são também apresentados. A Mortalidade por pesca (F, /ano) é considerada inexistente.

Espécie	K	Lmáx	L∞	M	F	Z	Observação
C. carpio[(2)]	0,2	64,0	85,1	0,4	0,0	0,4	
*H. derbyi**	0,4	31,0	32,5	0,8	0,0	0,8	
H. malabaricus[(1)]	0,4	50,0	40,5	0,8	0,0	0,8	Total
G. brasiliensis[(1)]	0,4	17,2	13,1	1,1	0,0	1,1	Fêmeas
	0,4		14,6	1,1	0,0	1,1	Machos
	0,4		19,8	0,9	0,0	0,9	Fêmeas
	0,3		22,2	0,8	0,0	0,8	Machos
G. carapo[(1)]	0,4	32,6	54,6	0,8	0,0	0,8	Total
*O. longirostris**	0,3	28,2	31,4	0,7	0,0	0,7	
*P. ortmanni**	0,2	34,5	38,7	0,5	0,0	0,5	
*R. branneri**	0,2	38,0	41,8	0,5	0,0	0,5	
*R. voulezi**	0,2	36,5	41,8	0,5	0,0	0,5	
T. rendalli[(2)]	0,5	18,5	26,3	1,0	0,0	1,0	

Fonte: Comprimento Assintótico (L∞) e Taxa de crescimento (K)
(1) Lizama & Vazoller (1993)
(2) FishBase
*Abes, Ambrósio & Gomes, em preparação
**Lmáx = 95% L∞

Anexo 2: Mortalidade total (Z) das espécies de peixes no reservatório de Segredo, bacia do Iguaçu, no terceiro período. Z é dado por ano^{-1} e Temperatura média da água é 23,4 ^{o}C. Comprimentos máximo e assintótico (Lmáx e L∞, cm), Taxa de crescimento relacionada à velocidade de crescimento (K, /ano), Mortalidade natural (M, /ano) são também apresentados. A Mortalidade por pesca (F, /ano) é considerada inexistente.

Espécie	K	Lmáx	L∞	M	F	Z	Observação
C. carpio[(2)]	0,2	64,0	85,1	0,4	0,0	0,4	
G. brasiliensis[(1)]	0,4	17,2	13,1	1,1	0,0	1,1	Fêmeas
	0,4		14,6	1,2	0,0	1,2	Machos
	0,4		19,8	1,0	0,0	1,0	Fêmeas
	0,3		22,2	0,9	0,0	0,9	Machos
*H. derbyi**	0,4	31,0	32,5	0,9	0,0	0,9	
H. malabaricus[(1)]	0,4	50,0	40,5	0,9	0,0	0,9	Total
*O. longirostris**	0,3	28,2	31,4	0,8	0,0	0,8	
*P. ortmanni**	0,2	34,5	38,7	0,6	0,0	0,6	
*R. branneri**	0,2	38,0	41,8	0,5	0,0	0,5	
*R. voulezi**	0,2	36,5	41,8	0,5	0,0	0,5	

Fonte: Comprimento Assintótico (L∞) e Taxa de crescimento (K)
(1) Lizama & Vazoller (1993)
(2) FishBase
*Abes, Ambrósio & Gomes, em preparação
**Lmáx = 95% L∞

Anexo 3: Taxa de consumo por biomassa (Q/B) das espécies de peixes no reservatório de Segredo, bacia do Iguaçu, no segundo período. Q/B é dado por ano^{-1} e Temperatura média da água é 19,7^{o}C. Os valores dos comprimentos máximo (Lmáx, cm) e assintótico (L∞, cm), peso assintótico (W∞, g), "aspect ratio" (A, cm) e categoria alimentar (Hd) são apresentados.

Espécie	Lmáx	L∞	W∞	A	Hd	Q/B	Observação
*A. bimaculatus***	9,1	9,6	28,5	1,5	0	11,7	
Ancistrus sp.**	13,7	14,4	106,9	1,2	1	28,2	
Astyanax sp. b**	15,0	15,8	89,4	1,4	1	32,4	
Astyanax sp. c**	16,0	16,8	81,4	1,3	1	31,5	
Astyanax sp. e**	15,5	16,3	130,6	1,5	0	8,7	
Astyanax sp. f**	17,3	18,2	162,2	1,5	0	8,2	
Astyanax sp. g**	20,5	21,6	227,6	1,6	0	8,2	
*A. vittatus***	14,4	15,2	50,7	1,3	1	34,8	
C. carpio[(2)]	64,0	85,1	14472,7	1,3	1	11,0	
*C. iguassuensis***	29,5	31,1	570,1	1,1	0	5,4	
Crenicichla sp.**	28,2	29,7	497,9	1,1	0	5,7	
G. brasiliensis[(1)]	17,2	13,1	89,0	1,2	0	8,2	Fêmeas
		14,6	122,7	1,2	0	7,7	Machos
		19,8	302,4	1,2	0	6,4	Fêmeas
		22,2	424,3	1,2	0	6,0	Machos
*G. ribeiroi***	31,0	32,6	766,2	1,2	0	5,5	
*H. commersoni***	32,7	34,4	1035,1	1,5	1	20,4	
*H. derbyi**	31,0	32,5	759,0	1,5	1	21,5	
H. malabaricus[(1)]	50,0	40,5	1501,6	1,1	0	4,6	Total
		38,8	1315,2	1,1	0	4,7	Fêmeas
		45,2	2112,4	1,1	0	4,2	Machos
*H. myersi***	24,5	25,8	400,8	1,4	1	23,3	
*O. bonariensis***	38,0	40,0	866,9	1,4	0	5,8	
*O. longirostris**	28,2	31,4	720,0	1,5	0	6,3	
Pariolius sp.**	32,0	33,7	311,9	1,3	0	6,8	
Pimelodus sp.**	30,0	31,6	432,1	1,5	0	7,0	
*P. gymnodontus***	16,5	17,4	114,3	1,5	0	9,0	
*P. ortmanni**	34,5	38,7	1274,2	1,6	0	5,8	
Psalidodon sp.**	17,2	18,1	150,6	1,5	0	8,5	
*R. branneri**	38,0	41,8	1443,7	1,2	0	4,9	
Rhamdia sp.**	25,5	26,8	395,7	1,3	0	6,4	
*R. voulezi**	36,5	41,8	1427,6	1,2	0	4,9	
T. rendalli[(2)]	18,5	26,3	898,7	1,1	1	17,7	

Fonte: Comprimento Assintótico (L∞)

(1) Lizama & Vazoller (1993)

(2) FishBase

*Abes, Ambrósio & Gomes, em preparação

**Lmáx = 95% L∞

Anexo 4: Taxa de consumo por biomassa (Q/B) das espécies de peixes no reservatório de Segredo, bacia do Iguaçu, no terceiro período. Q/B é dado por ano^{-1} e Temperatura média da água é 23,4 ^{o}C. Os valores dos comprimentos máximo (Lmáx, cm) e assintótico (L∞, cm), peso assintótico (W∞, g), "aspect ratio" (A, cm) e categoria alimentar (Hd) são apresentados.

Espécie	Lmáx	L∞	W∞	Área	Hd	Q/B	Observação
*A. bimaculatus***	9,1	9,6	28,5	1,5	0	13,0	
Ancistrus sp.**	13,7	14,4	106,9	1,2	1	31,3	
Astyanax sp. b**	15,0	15,8	89,4	1,4	1	36,0	
Astyanax sp. c**	16,0	16,8	81,4	1,3	1	35,0	
Astyanax sp. e**	15,5	16,3	130,6	1,5	0	9,6	
Astyanax sp. f**	17,3	18,2	162,2	1,5	0	9,1	
Astyanax sp. g**	20,5	21,6	227,6	1,6	0	9,1	
*A. vittatus***	14,4	15,2	50,7	1,3	1	38,7	
C. carpio[(2)]	64,0	85,1	14472,7	1,3	1	12,3	
*C. iguassuensis***	29,5	31,1	570,1	1,1	0	6,0	
Crenicichla sp.**	28,2	29,7	497,9	1,1	0	6,4	
G. brasiliensis[(1)]	17,2	13,1	89,0	1,2	0	9,1	Fêmeas
		14,6	122,7	1,2	0	8,6	Machos
		19,8	302,4	1,2	0	7,1	Fêmeas
		22,2	424,3	1,2	0	6,7	Machos
*G. ribeiroi***	31,0	32,6	766,2	1,2	0	6,2	
*H. commersoni***	32,7	34,4	1035,1	1,5	1	22,6	
*H. derbyi**	31,0	32,5	759,0	1,5	1	23,9	
H. malabaricus[(1)]	50,0	40,5	1501,6	1,1	0	5,1	Total
		38,8	1315,2	1,1	0	5,2	Fêmeas
		45,2	2112,4	1,1	0	4,7	Machos
*H. myersi***	24,5	25,8	400,8	1,4	1	25,9	
*O. bonariensis***	38,0	40,0	866,9	1,4	0	6,4	
*O. longirostris**	28,2	31,4	720,0	1,5	0	6,9	
Pariolius sp.**	32,0	33,7	311,9	1,3	0	7,5	
*P. gymnodontus***	16,5	17,4	114,3	1,5	0	10,0	
Pimelodus sp.**	30,0	31,6	432,1	1,5	0	7,7	
*P. ortmanni**	34,5	38,7	1274,2	1,6	0	6,4	
Psalidodon sp.**	17,2	18,1	150,6	1,5	1	33,3	
Rhamdia sp.**	25,5	26,8	395,7	1,3	0	7,1	
*R. branneri**	38,0	41,8	1443,7	1,2	0	5,4	
*R. voulezi**	36,5	41,8	1427,6	1,2	0	5,4	
T. rendalli[(2)]	18,5	26,3	898,7	1,1	0	5,6	

Fonte: Comprimento Assintótico (L∞)

(1) Lizama & Vazoller (1993)

(2) FishBase

*Abes, Ambrósio & Gomes, em preparação

**Lmáx = 95% L∞

2. Teias alimentares no rio Iratim, bacia do rio Iguaçu, Paraná, Brasil (1994-1996)

INTRODUÇÃO

Nas latitudes temperadas, os estudos de águas correntes geralmente têm sido motivados pelo fato dos grandes rios estarem degradados e poluídos, principalmente na Europa (Cummins, 1973). Entretanto, os grandes rios têm sido relativamente pouco estudados em comparação aos pequenos riachos e lagos, principalmente devido às dificuldades de amostragem em águas profundas e com fluxo rápido (Casselman et al., 1990). Em sistemas tropicais, estudos ecológicos de pequenos corpos de águas correntes estão ainda iniciando, visto que a fauna de peixes de pequenos riachos inexplorados não tem sido estudada tanto quanto os grandes rios, onde ocorrem pescarias comerciais (Agostinho & Júlio Jr., 1999).

Estudos abordando a composição e estrutura trófica da ictiocenose em riachos tropicais e temperados são restritos. As categorias tróficas em riachos tropicais e temperados foram identificadas por Knöppel (1970), Horwitz (1978), Soares (1979), Angermeier (1982), Schlosser (1982), Angermeier & Karr (1983), Moyle & Senanayake (1984), Sabino & Castro (1990), Sheldon & Meffe (1993), Kramer & Bryant (1995), Uieda (1995), Sabino & Zuanon (1998), Luiz et al. (1998), Abes (1998), dentre outros.

Teias tróficas aquáticas em riachos tropicais foram comparadas por Winemiller (1990). Winemiller & Jepsen (1998) analisaram os efeitos da sazonalidade e o movimento de peixes em teias alimentares de rios tropicais. Mulholland et al. (2000) avaliaram a ciclagem de nitrogênio em um riacho nos EUA, através da adição de marcadores. Modelagem trófica de um riacho na mata Atlântica (Brasil) foi realizada por Silveira & Moulton (2000).

Estudos de modelagem ecológica, utilizando o programa Ecopath, são registrados apenas para o rio Thames, na Inglaterra (Mathews, 1993) e o rio Garonne, na França (Palomares et al., 1993b). Liken (1992) considera a modelagem e simulação importantes métodos de estudos de ecossistemas, sendo úteis na predição de estratégias de manejo e tomada de decisões.

Um modelo trófico pode ser definido como uma descrição esquemática de conecções tróficas e fluxos de energia e materiais em uma comunidade ecológica, em geral, representada graficamente, com nódulos indicando populações ecológicas e flechas demonstrando o consumo (Pimm et al., 1991; Yodzis, 1993; Cohen et al., 1993, Michalski & Arditi, 1995).

Assim, o objetivo desse estudo foi o de sintetizar as informações acumuladas sobre o Iratim montante, localizado no rio Iratim, através de modelos estáticos feitos com o programa Ecopath II (Christensen & Pauly, 1992). Os modelos foram analisados utilizando a hipótese de desenvolvimento de comunidades naturais (Ulanowicz, 1980; 1986) e os atributos que caracterizam ecossistemas em desenvolvimento (Odum, 1969).

ÁREA DE ESTUDO

O rio Iguaçu é o de maior bacia hidrográfica, considerando os rios do estado do Paraná, abrangendo uma área de aproximadamente 72.000 km^2. Percorre 1.060 km, com uma direção geral leste-oeste, desde as nascentes na vertente ocidental da Serra do Mar, nas proximidades de Curitiba, até a sua foz, no rio Paraná (ELETROSUL, 1978).

Na margem direita do reservatório de Segredo, localizado no médio rio Iguaçu, predominam os cursos de água menores e de maior gradiente topográfico, com a ocorrência de corredeiras e cachoeiras. Na margem esquerda, os cursos de água são mais extensos, sendo menores o gradiente topográfico e a ocorrência de corredeiras. Esses rios, por estarem encaixados em vales profundos, são caracterizados pela ausência de planícies fluviais ou várzeas (COPEL, 1987).

Nesse estudo foi selecionada uma estação de amostragem (Figura 1): a estação Iratim montante (Agostinho & Gomes, 1997). Essa estação situa-se no leito do rio Iratim, próxima a área de transição entre esse rio e o reservatório de Segredo. É um ambiente lótico, com fundo rochoso e corredeiras intercaladas por regiões de remanso. A profundidade média é de 1,2 m e sua margem esquerda é ocupada por vegetação nativa. A direita é entremeada por pequenas plantações de milho.

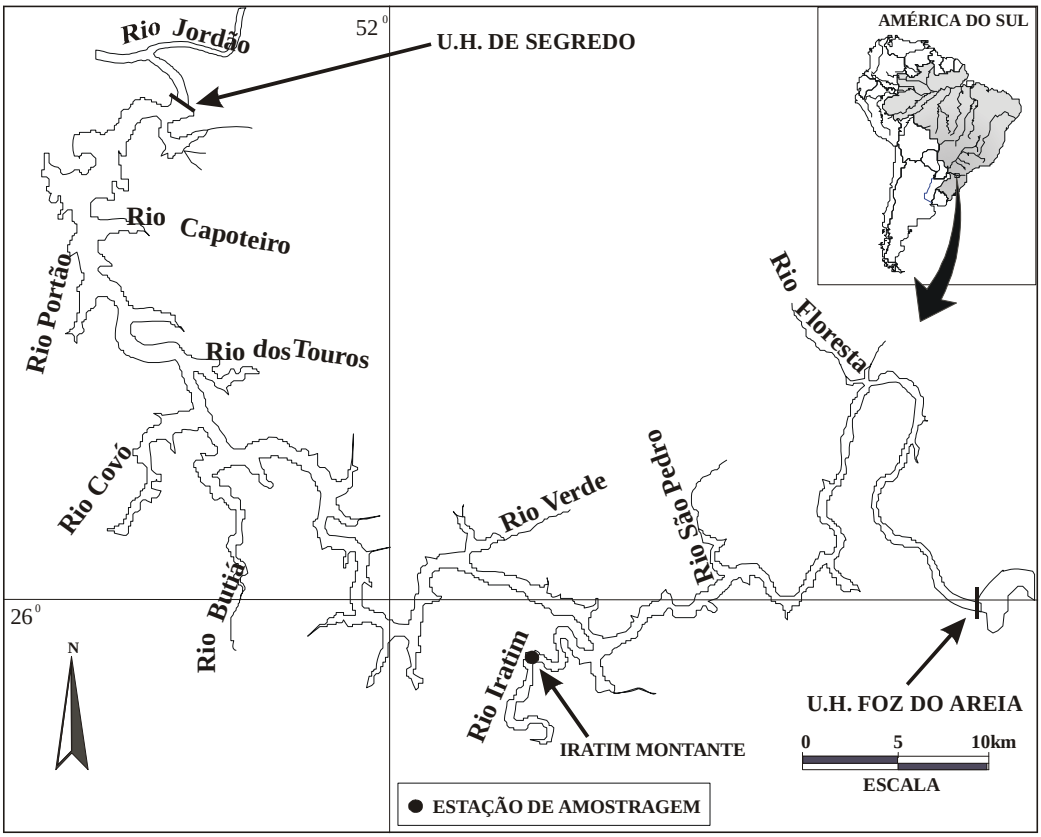


Figura 1: Mapa do rio Iguaçu, mostrando principais tributários, dentre eles, o rio Iratim, com a Estação Iratim Montante.

MATERIAIS E MÉTODOS

1. O Modelo Ecopath

O programa Ecopath II (Christensen & Pauly, 1992), versão 4.0, foi utilizado para construir as teias tróficas para o Iratim montante, com base em informações anteriormente obtidas pela equipe do NUPELIA/UEM e COPEL durante os anos de 1993 a 1996. O Ecopath II é um programa desenvolvido a partir da proposta original de Polovina (1984), que combina o enfoque do "estado de equilíbrio" com técnicas derivadas de análise de fluxos (Ulanowicz, 1986).

Os parâmetros básicos requeridos pelo modelo devem estar padronizados para a mesma unidade. Então, as unidades de biomassa foram padronizadas para peso úmido em toneladas (t) por km^2, e a unidade de tempo utilizada foi ano. Predições são produzidas para cada compartimento, a partir de parâmetros básicos, e ainda, através de estatísticas que sintetizam o sistema (Christensen et al., 2000).

A equação básica do modelo Ecopath expressa para cada compartimento (i), incluído no modelo é:

$$\mathbf{Bi * P/Bi * EEi = Yi + \Sigma j\ (Bj * Q/Bj * DCji),}$$

onde:

Bi é a biomassa da presa (i);

P/Bi é a produção/biomassa da presa (i);

EEi é a eficiência ecotrófica da presa (i);

Yi é a perda da presa (i) para outros sistemas;

Bj é a biomassa do predador (j);

Q/Bj é o consumo/biomassa do predador (j);

DCji é a fração da presa (i) na dieta do predador (j).

2. Os modelos e os grupos tróficos

A partir das informações anteriormente obtidas para o rio Iratim montante e, com base na literatura, foram elaborados dois modelos tróficos, sendo esses:

- Teia alimentar para o rio Iratim montante no segundo período pós-represamento (1994-1995);
- Teia alimentar para o rio Iratim montante no terceiro período pós-represamento (1995-1996).

Os compartimentos foram estabelecidos de acordo com Agostinho & Gomes (1997). As guildas tróficas da ictiocenose foram baseadas em estudos realizados por Loureiro & Hahn (1996), Hahn et al. (1997), Agostinho et al. (1997a), Fugi (1998), Gealh & Hahn (1998), Abujanra et al. (1999). Os compartimentos dos invertebrados (insetos, bentos e outros invertebrados) e plantas emergentes foram estabelecidos com base em estudos de dieta dos peixes.

A descrição de cada compartimento foi principalmente fundamentada em estudos de alimentação natural (Hahn et al., 1997; Agostinho et al., 1997a), sendo basicamente similares àqueles descritos para os modelos do reservatório de Segredo (Abes, em preparação). As espécies que compõem os compartimentos dos peixes em cada modelo estão relacionadas na Tabela 1.

3. Os parâmetros básicos requeridos

3.1. Biomassa na área do habitat

Os valores médios da biomassa dos compartimentos dos peixes nos modelos foram obtidos a partir de estimativas da eficiência ecotrófica (EE) e confrontadas com as informações de captura por unidade de esforço publicada em Agostinho & Gomes (1997).

Os valores para representar a biomassa do fitoplâncton foram obtidos através de estimativas da eficiência ecotrófica (EE), sendo confrontados com as informações contidas nos estudos realizados por COPEL/FUNPAR/UFPR (1996).

A biomassa do zooplâncton foi obtida a partir de estimativas da eficiência ecotrófica (EE), com base em estudos dos rotíferos, cladóceros e copépodos (Lopes et al., 1997). Os valores médios para a biomassa desse compartimento foram 1.964.800 $\mu g/m^3$ (2^o período) e 1.090.460 $\mu g/m^3$ (3^o período). As predições de peso fresco (μg) foram determinadas a partir do biovolume (μm^3), de acordo com Peters (1984). A biomassa dos demais compartimentos dos modelos foi estimada a partir de valores de eficiência ecotrófica (EE), fundamentada em informações contidas em Christensen & Pauly (1993) e Pitcher & Cochrane (2002).

Caso a biomassa não seja conhecida, pode ser utilizado um valor de eficiência ecotrófica (EE), sendo que a biomassa das presas pode ser determinada pela biomassa e consumo dos predadores de topo (Christensen & Pauly, 1992). A eficiência ecotrófica (EE) é a fração da produção que é usada no sistema, variando de 0 a 1. Para os compartimentos com considerável pressão de predação pode ser esperado uma eficiência ecotrófica (EE) próxima de 1 (Christensen et al., 2000).

Tabela 1: Espécies de peixes em cada guilda trófica para o rio Iratim montante, bacia do rio Iguaçu, no segundo e terceiro períodos.

Grupos/Espécies	Segundo Período	Terceiro Período
Peixes Piscívoros		
	Crenicichla iguassuensis	***Crenicichla iguassuensis***
	Crenicichla sp.	-
	Glanidium ribeiroi	*Glanidium ribeiroi*
	Hoplias malabaricus	*Hoplias malabaricus*
	M. salmoides	-
	Oligosarcus longirostris	*Oligosarcus longirostris*
	Pimelodus ortmanni	*Pimelodus ortmanni*
	Rhamdia branneri	*Rhamdia branneri*
	Rhamdia voulezi	*Rhamdia voulezi*
	Rhamdia sp.	-
Peixes Bentófagos		
	Corydoras cf *paleatus*	-
	Gymnotus carapo	-
	-	*Odontesthes bonariensis*
Peixes Onívoros		
	Astyanax sp. e	*Astyanax* sp. e
	Astyanax sp. g	*Astyanax* sp. g
	Geophagus cf *brasiliensis*	*Geophagus* cf *brasiliensis*
	Pimelodus sp.	-
Peixes Insetívoros		
	Psalidodon gymnodontus	*Psalidodon gymnodontus*
	-	*Pimelodus* sp.
Peixes Detritívoros		
	Apareiodon vittatus	*Apareiodon vittatus*
	Ancistrus sp.	-
	Hypostomus commersonni	*Hypostomus commersonni*
	Hypostomus derbyi	*Hypostomus derbyi*
	Hypostomus myersi	*Hypostomus myersi*
Peixes Herbívoros		
	Astyanax sp. b	*Astyanax* sp. b
	Astyanax sp. c	*Astyanax* sp. c
	Astyanax sp. f	*Astyanax* sp. f
	Psalidodon sp.	*Psalidodon* sp.

A biomassa dos demais compartimentos dos modelos foi estimada a partir de valores de eficiência ecotrófica, com base em informações publicadas em Christensen & Pauly (1993) e Pitcher & Cochrane (2002).

3.2. Produção por biomassa (P/B)

Nos modelos Ecopath podem ser utilizados tanto os valores de produção por biomassa (P/B) como os de mortalidade total (Z) (Christensen et al., 2000). O cálculo é feito de acordo com a fórmula:

P/B = Z = M + F

onde:
P/B = Produção por biomassa (/ano)
Z = Mortalidade total (/ano)
M = Mortalidade natural (/ano)
F = Mortalidade por pesca (/ano)

A mortalidade por pesca pode ser predita diretamente a partir da captura, em condições de equilíbrio, expressa em peso. Entretanto, nesse estudo a mortalidade por pesca não foi calculada, pois no rio Iratim a pesca é considerada mínima.

Para algumas espécies de peixes, foi calculada a mortalidade total (Z), sendo essa taxa utilizada como entrada para P/B. Os valores obtidos de Z para cada espécie de peixe representou o valor de P/B para o grupo trófico respectivo, devido a insuficiência de informações. Entretanto, para o grupo dos piscívoros, a mortalidade total (Z) foi ponderada por biomassa e somados a fim de se obter o valor médio para o compartimento.

Para os invertebrados e produtores primários, foram utilizados predições de P/B obtidas da literatura (Mathews, 1993; Palomares et al. 1993a).

3.3. Consumo por biomassa (Q/B)

A taxa de consumo por biomassa (Q/B), expressa em ano^{-1}, é um parâmetro de entrada requerido pelo programa Ecopath. Um modelo que prediz Q/B para espécies de peixes, de águas continentais e marinhas, foi descrito por Palomares e Pauly (1998).

Dentre outros parâmetros, esse modelo de regressão múltipla utiliza a morfologia da nadadeira caudal que está relacionada com o nível de atividade do peixe e a energia requerida para tal, podendo ser usado somente para grupos de peixes que utilizam sua nadadeira caudal como o principal órgão de propulsão. O Q/B é uma medida indireta do consumo por biomassa calculada através da equação:

$$\mathbf{Q/B = 3,06 * (W\infty)^{-0,20128} * (Tc)^{0,6121} * A^{0,5156} * 3,53^{Hd}}$$

onde:

Q/B = taxa de consumo por biomassa (/ano)

W∞ = peso assintótico da função de crescimento de von Bertallanfy (peso úmido em gramas)

Tc = temperatura média anual da água (^oC)

A = relação entre a altura do pedúnculo ao quadrado (h^2) e a área da nadadeira caudal (s) ou "aspect ratio" ($A = h^2/s$)

Hd = tipo de alimento (0 para carnívoros e onívoros, 1 para herbívoros e detritívoros).

Para os invertebrados, foram utilizadas predições de Q/B, a partir de estudos realizados por Mathews (1993) e Palomares et al. (1993a).

3.4. Composição da dieta

As informações da composição da dieta dos grupos dos peixes foram obtidas a partir de estudos realizados por Loureiro & Hahn (1996), Hahn et al. (1997), Agostinho et al. (1997a), Fugi (1998), Gealh & Hahn (1998) e Abujanra et al. (1999). Com base nessas informações, foi feita a tabela de composição da dieta dos peixes para cada modelo, sendo que a contribuição de cada item presa em relação à dieta total foi expressa em volume (mililitros).

A composição da dieta dos invertebrados fundamentou-se, principalmente, em informações obtidas na literatura específica (Chávez et al., 1993; Christensen & Pauly, 1993; Mathews, 1993; Palomares et al., 1993a,b,c; Rocha, 1998, Rocha et al., 1998; Abes, 1998).

RESULTADOS

Os parâmetros básicos (Tabelas 2 e 3), bem como as composições das dietas originais para o rio Iratim montante no 2º e 3º períodos (Tabelas 4 e 5), proporcionaram valores de eficiências ecotróficas (EE) menores que 1 para os grupos dos modelos tróficos.

Os grupos que compuseram os modelos do rio Iratim montante foram basicamente os mesmos dos modelos do reservatório de Segredo (Abes, em preparação), sendo evidente a ausência dos compartimentos dos carcinófagos, dos malacófagos, dos crustáceos (*Aegla* sp.) e dos moluscos em ambos os períodos (Figuras 2 A e B). *Astyanax* sp. c, considerada detritívora no 2º período nos modelos do reservatório (Abes, em preparação), foi identificada como herbívora em ambos os períodos.

Os grupos de consumidores na base das teias tróficas (invertebrados, peixes detritívoros e herbívoros) apresentaram níveis tróficos fracionais baixos, variando de 2,0 e 2,4. Para os peixes carnívoros (peixes insetívoros, bentófagos e piscívoros de topo), os níveis tróficos fracionais mostraram um incremento (3,1 a 3,3). Os peixes onívoros mostraram um consumo alimentar amplo, utilizando vários níveis tróficos, com um nível trófico fracional intermediário (2,6).

Os valores de entrada da produção por biomassa (P/B), para os grupos dos peixes, mostraram pequenas diferenças entre os períodos. Os valores de P/B para os peixes bentófagos, onívoros, insetívoros, detritívoros e herbívoros utilizados nos modelos do Iratim foram extraídos dos modelos do reservatório de Segredo (Abes, em preparação). Para o grupo dos piscívoros os valores médios de P/B ponderados por biomassa foram iguais em ambos os períodos.

Os grupos dos peixes apresentaram valores de Q/B com pequenas variações entre os períodos. Para o grupo dos peixes bentófagos, o valor de Q/B de entrada foi igual ao dos 2º e 3º períodos do modelo do reservatório de Segredo, respectivamente (Abes, em preparação). Para os invertebrados, foram utilizados os mesmos valores de P/B e Q/B em ambos os modelos, extraídos da literatura. As tabelas referentes a esses cálculos encontram-se em anexo.

Tabela 2: Parâmetros de entrada e estimados pelo programa Ecopath II para o modelo do rio Iratim montante, bacia do rio Iguaçu, no segundo período. Os parâmetros estimados são apresentados entre parênteses.

Grupos	Nível Trófico Fracional	Biomassa (t/km²)	Produção/ Biomassa (/ano)	Consumo/ Biomassa (/ano)	Eficiência Ecotrófica	Produção/ Consumo
Peixes Piscívoros	(3,3)	(0,300)	0,698	5,093	0,365	(0,137)
Peixes Bentófagos	(3,1)	(0,145)	0,752*	5,781*	0,420	(0,130)
Peixes Onívoros	(2,6)	(0,500)	0,968*	7,205	0,032	(0,134)
Peixes Insetívoros	(3,2)	(0,100)	0,752*	9,044	0,020	(0,083)
Peixes Detritívoros	(2,1)	(0,489)	0,795*	24,874	0,959	(0,032)
Peixes Herbívoros	(2,2)	(1,117)	0,663*	30,343	0,999	(0,022)
Outros Invertebrados	(2,3)	(1,050)	3,500(1)	17,500(1)	0,643	(0,200)
Insetos	(2,4)	(0,399)	15,000(2)	45,000(2)	0,711	(0,333)
Bentos	(2,1)	(1,326)	5,000(1)	33,333(1)	0,832	(0,150)
Zooplâncton	(2,0)	(0,441)	37,400(1)	187,000(1)	0,878	(0,200)
Plantas Emergentes	(1,0)	(6,375)	7,900(1)	-	0,700	-
Fitoplâncton	(1,0)	(0,950)	95,350(1)	-	0,790	-
Detrito	(1,0)	-	-	-	(0,965)	-

Fonte: Produção por biomassa (P/B) e consumo por biomassa (Q/B)
(1) Mathews (1993)
(2) Palomares et al. (1993a)
*valores obtidos do modelo do reservatório de Segredo no 2º período (Abes, em preparação)

Tabela 3: Parâmetros de entrada e estimados pelo programa Ecopath II para o modelo do rio Iratim montante, bacia do rio Iguaçu, no terceiro período. Os parâmetros estimados são apresentados entre parênteses.

Grupos	Nível Trófico Fracional	Biomassa (t/km²)	Produção/ Biomassa (/ano)	Consumo/ Biomassa (/ano)	Eficiência Ecotrófica	Produção/ Consumo
Peixes Piscívoros	(3,3)	(0,289)	0,698	5,851	0,419	(0,119)
Peixes Bentófagos	(3,1)	(0,126)	0,752*	6,418*	0,357	(0,117)
Peixes Onívoros	(2,6)	(0,540)	1,048*	8,531	0,060	(0,123)
Peixes Insetívoros	(3,2)	(0,100)	0,752*	7,879	0,022	(0,095)
Peixes Detritívoros	(2,1)	(0,400)	0,860*	23,865	0,098	(0,036)
Peixes Herbívoros	(2,2)	(1,854)	0,663*	34,877	0,963	(0,019)
Outros Invertebrados	(2,3)	(1,273)	3,500(1)	17,500(1)	0,901	(0,200)
Insetos	(2,4)	(0,418)	15,000(2)	45,000(2)	0,950	(0,333)
Bentos	(2,1)	(1,391)	5,000(1)	33,333(1)	0,900	(0,150)
Zooplâncton	(2,0)	(0,508)	37,400(1)	187,000(1)	0,850	(0,200)
Plantas Emergentes	(1,0)	(8,752)	7,900(1)	-	0,900	-
Fitoplâncton	(1,0)	(1,101)	95,350(1)	-	0,785	-
Detrito	(1,0)	-	-	-	(0,980)	-

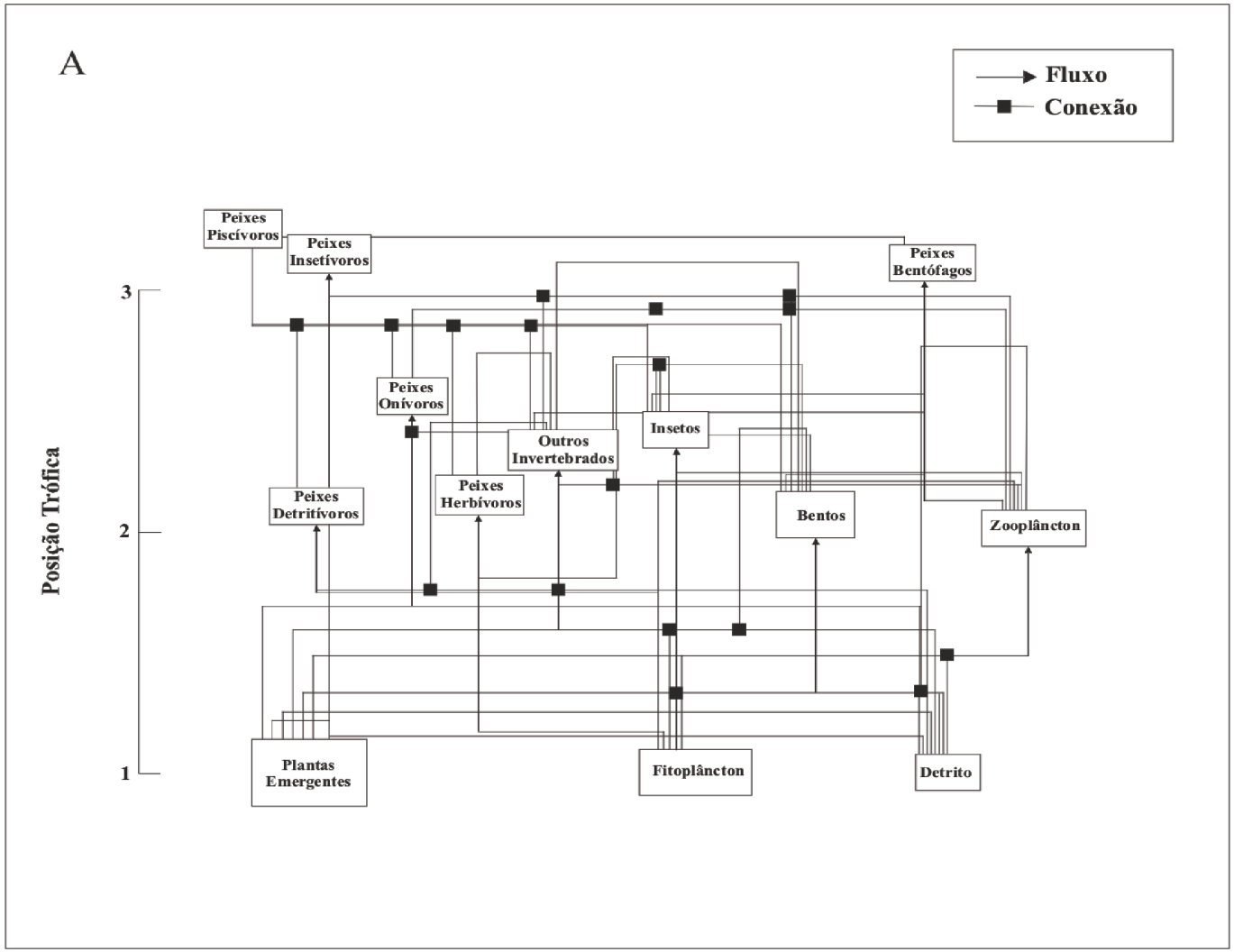
Fonte: Produção por biomassa (P/B) e consumo por biomassa (Q/B)
(1) Mathews (1993)
(2) Palomares et al. (1993a)
*valores obtidos do modelo do reservatório de Segredo no 3º período (Abes, em preparação)

Tabela 4: Composição da dieta (volume, ml) para os grupos do modelo do rio Iratim montante, bacia do rio Iguaçu, no segundo período.

	Presa/Predador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Peixes Piscívoros	0,050									
2	Peixes Bentófagos	0,030									
3	Peixes Onívoros	0,010									
4	Peixes Insetívoros	0,001									
5	Peixes Detritívoros	0,244									
6	Peixes Herbívoros	0,484									
7	Outros Invertebrados	0,050	0,105	0,050	0,020	0,010	0,050	0,010			
8	Insetos	0,081	0,053	0,200	0,650		0,050	0,010	0,050		
9	Bentos	0,050	0,789	0,150	0,100	0,050	0,020	0,010	0,100	0,020	
10	Zooplâncton		0,053	0,050	0,100	0,040		0,300	0,240	0,050	0,020
11	Plantas Emergentes			0,500	0,050		0,850	0,010	0,200		0,010
12	Fitoplâncton					0,100	0,020	0,010	0,010		0,840
13	Detrito			0,050	0,080	0,800	0,010	0,650	0,400	0,930	0,130

Tabela 5: Composição da dieta (volume, ml) para os grupos do modelo do rio Iratim montante, bacia do rio Iguaçu, no terceiro período.

	Presa/Predador	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1	Peixes Piscívoros	0,050									
2	Peixes Bentófagos	0,020									
3	Peixes Onívoros	0,020									
4	Peixes Insetívoros	0,001									
5	Peixes Detritívoros	0,020									
6	Peixes Herbívoros	0,700									
7	Outros Invertebrados	0,080	0,100	0,050	0,020	0,010	0,050	0,010			
8	Insetos	0,050	0,050	0,200	0,650		0,050	0,010	0,050		
9	Bentos	0,049	0,750	0,150	0,100	0,050	0,020	0,010	0,100	0,020	
10	Zooplâncton		0,050	0,050	0,100	0,040		0,300	0,240	0,050	0,020
11	Plantas Emergentes			0,500	0,050		0,850	0,010	0,200		0,010
12	Fitoplâncton					0,100	0,020	0,010	0,010		0,840
13	Detrito	0,010	0,050	0,050	0,080	0,800	0,010	0,650	0,400	0,930	0,130


A
Fluxo
Conexão
Posição Trófica
3
2
1
Peixes Piscívoros
Peixes Insetívoros
Peixes Bentófagos
Peixes Onívoros
Insetos
Outros Invertebrados
Peixes Herbívoros
Peixes Detritívoros
Bentos
Zooplâncton
Plantas Emergentes
Fitoplâncton
Detrito

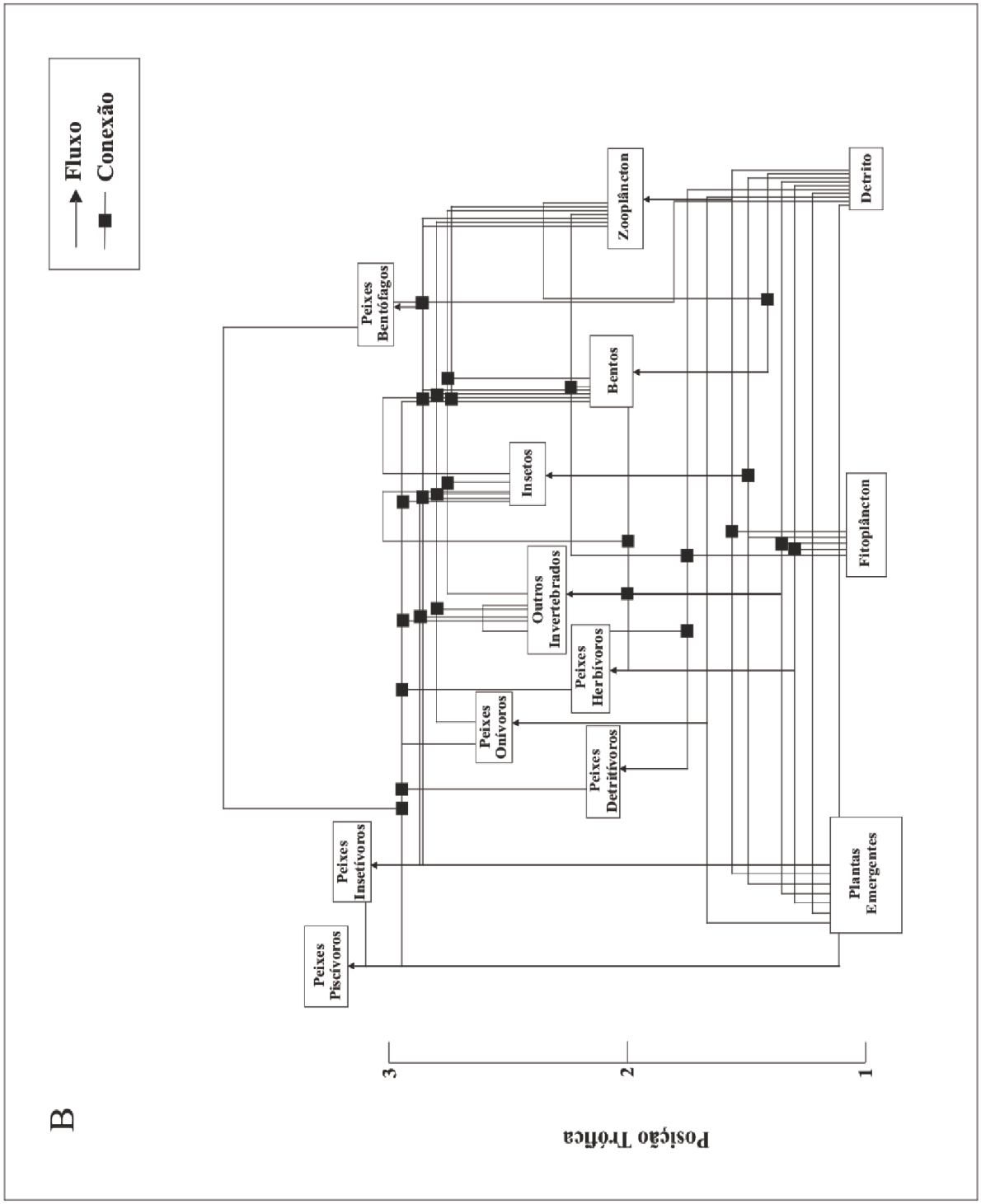


Figura 2: Diagramas tróficos para o rio Iratim montante. A. 2o período; B. 3o período. Os fluxos principais são mostrados.

As estimativas da eficiência ecotrófica (EE) mostraram valores consistentes (valores menores que 1) para os compartimentos em ambos os modelos tróficos.

Os impactos tróficos entre os compartimentos foram similares nos dois modelos (Figuras 3 e 4). O detrito foi o grupo com maior amplitude de impactos positivos em ambos os modelos. Amplo espectro de impactos negativos pode ser visto para o grupo de bentos, insetos, outros invertebrados, peixes herbívoros e peixes detritívoros. Os piscívoros também exerceram impactos negativos, sendo mais evidente sobre os demais grupos dos peixes.

As predições da produção primária requerida (PPR) e "custo ecológico" (PPR/Q) para os grupos tróficos mostraram variações relevantes entre os períodos (Tabelas 6 e 7). Os compartimentos de peixes que necessitam de percentuais maiores de PPR para sustentar o consumo potencial foram: piscívoros e herbívoros. Dentre os invertebrados, destacaram-se com maiores requisitos de PPR: o zooplâncton e bentos.

Os peixes piscívoros (98,1%) e herbívoros (71,0%) apresentaram os percentuais mais altos de PPR no 3^{o} período. Os peixes bentófagos (5,1% no 2^{o} período; 3,6% no 3^{o} período) e insetívoros (5,2% no 2^{o} período; 3,0% no 3^{o} período) mostraram os mais baixos valores de PPR, entre os períodos. Os invertebrados com percentuais maiores de PPR foram: zooplâncton (46,2% no 2^{o} período) e bentos (30,5% no 2^{o} período).

Os grupos tróficos que se alimentaram de produtores primários ou detritos, consumiram quase toda a PPR do compartimento, mostrando valores de PPR/Q pouco maiores que 1,0 em ambos os modelos. Esses grupos foram: os peixes detritívoros e bentos. O grupo do zooplâncton consumiu toda a PPR do compartimento, com valores de PPR/Q igual a 1,0. Os compartimentos com posição trófica mais alta nos dois modelos (piscívoros, bentófagos, insetívoros e onívoros) mostraram valores maiores de PPR/Q, sendo os valores mais elevados para o grupo dos piscívoros (118,1 no 3^{o} período e 101,7 no 2^{o} período).

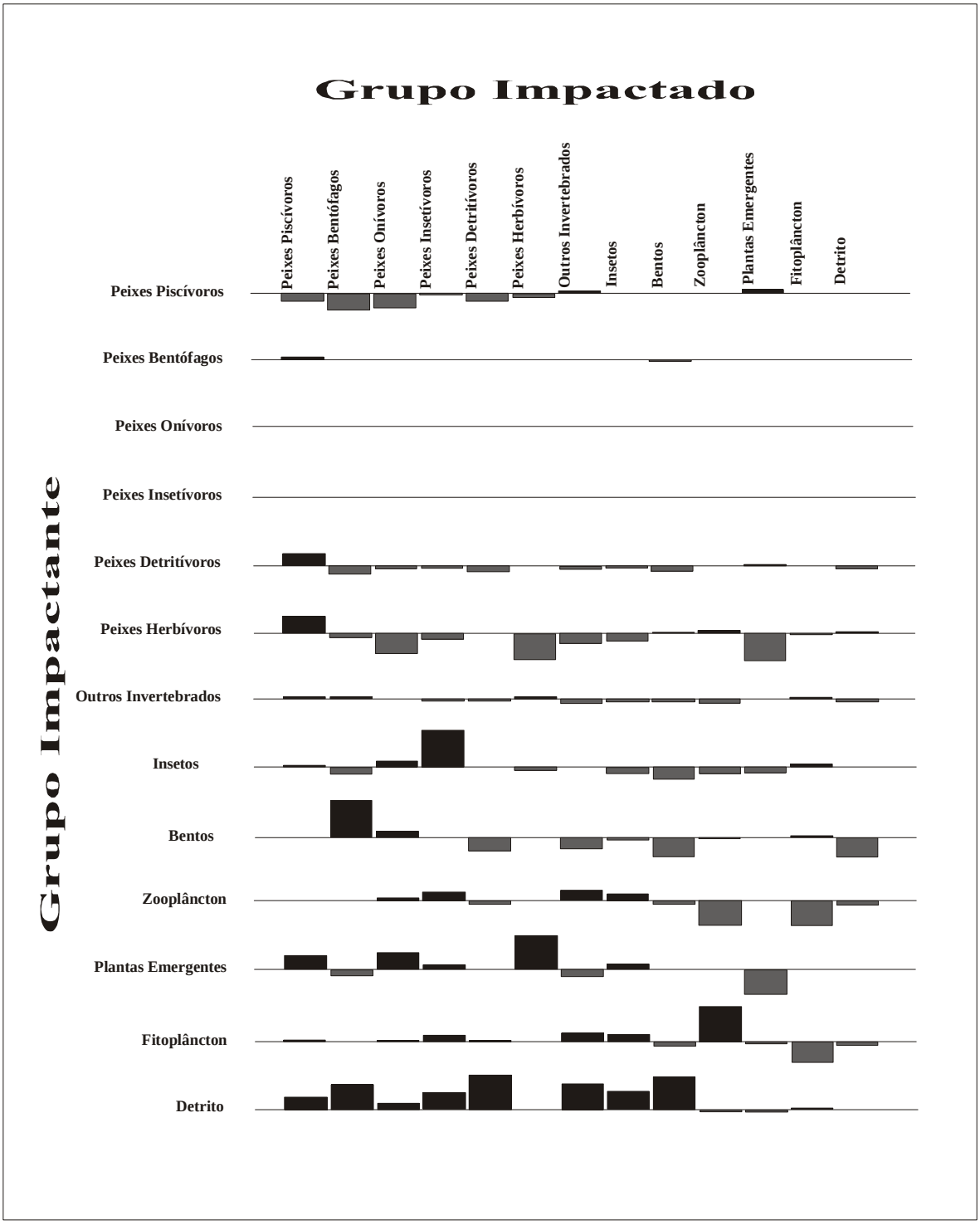


Figura 3: Matriz de impacto trófico para os compartimentos do modelo do rio Iratim montante no segundo período.

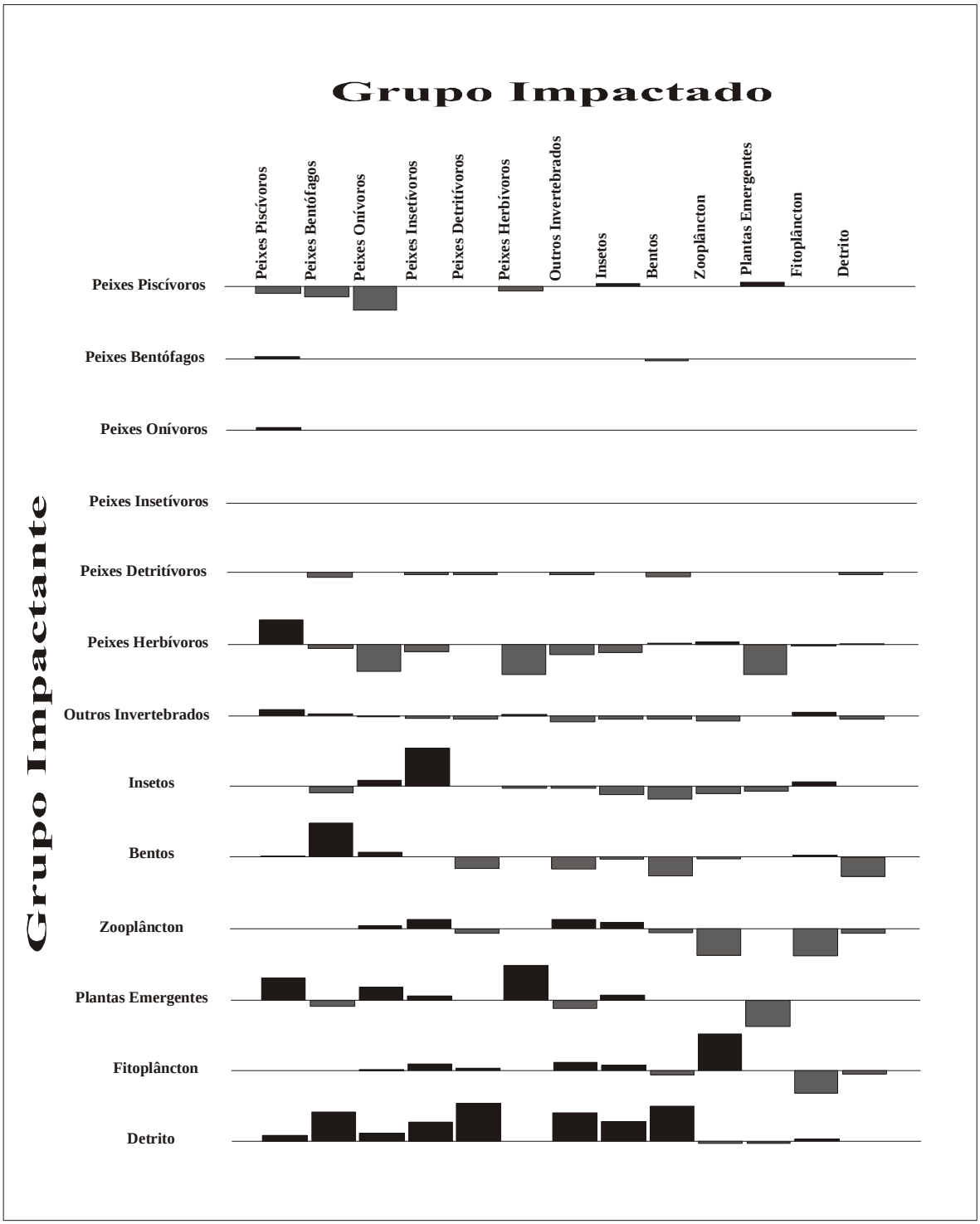


Figura 4: Matriz de impacto trófico para os compartimentos do modelo do rio Iratim montante no terceiro período.

Tabela 6: Predições da produção primária requerida (PPR) em t/km^2/ano e do "custo ecológico" (PPR/Q) para cada compartimento no modelo do rio Iratim montante, bacia do rio Iguaçu, no segundo período.

Grupos	Número de vias de fluxos	Nível trófico fracional	PPR	Q	PPR/Q	PPR (%)
Peixes Piscívoros	215	3,3	155,4	1,5	101,7	88,8
Peixes Bentófagos	37	3,1	9,0	0,8	10,7	5,1
Peixes Onívoros	39	2,6	20,7	3,6	5,7	11,8
Peixes Insetívoros	39	3,2	9,1	0,9	10,1	5,2
Peixes Detritívoros	29	2,1	22,0	12,2	1,8	12,6
Peixes Herbívoros	37	2,2	91,1	33,9	2,7	52,0
Outros Invertebrados	20	2,3	47,1	18,4	2,6	26,9
Insetos	10	2,4	52,4	18,0	2,9	29,9
Bentos	4	2,1	53,4	44,2	1,2	30,5
Zooplâncton	3	2,0	80,8	82,5	1,0	46,2

Tabela 7: Predições da produção primária requerida (PPR) em t/km^2/ano e do "custo ecológico" (PPR/Q) para cada compartimento no modelo do rio Iratim montante, bacia do rio Iguaçu, no terceiro período.

Grupos	Número de vias de fluxos	Nível trófico fracional	PPR	Q	PPR/Q	PPR (%)
Peixes Piscívoros	217	3,3	199,8	1,7	118,1	98,1
Peixes Bentófagos	38	3,1	7,3	0,8	9,0	3,6
Peixes Onívoros	39	2,6	21,8	4,6	4,7	10,7
Peixes Insetívoros	39	3,2	6,2	0,8	7,8	3,0
Peixes Detritívoros	29	2,1	16,5	9,6	1,7	8,1
Peixes Herbívoros	37	2,2	144,5	64,7	2,2	71,0
Outros Invertebrados	20	2,3	57,5	22,3	2,6	28,2
Insetos	10	2,4	54,5	18,8	2,9	26,8
Bentos	4	2,1	56,5	46,4	1,2	27,7
Zooplâncton	3	2,0	93,1	95,0	1,0	45,7

Com relação a eficiência de transferência em cada nível trófico, os valores foram similares para ambos os modelos (Figura 5). Para os grupos dos piscívoros, os valores são mais baixos, podendo ser explicado pela não inclusão do rendimento pesqueiro. A Figura 6 representa os resultados da agregação trófica dos fluxos de biomassa (pirâmide de Lindeman).

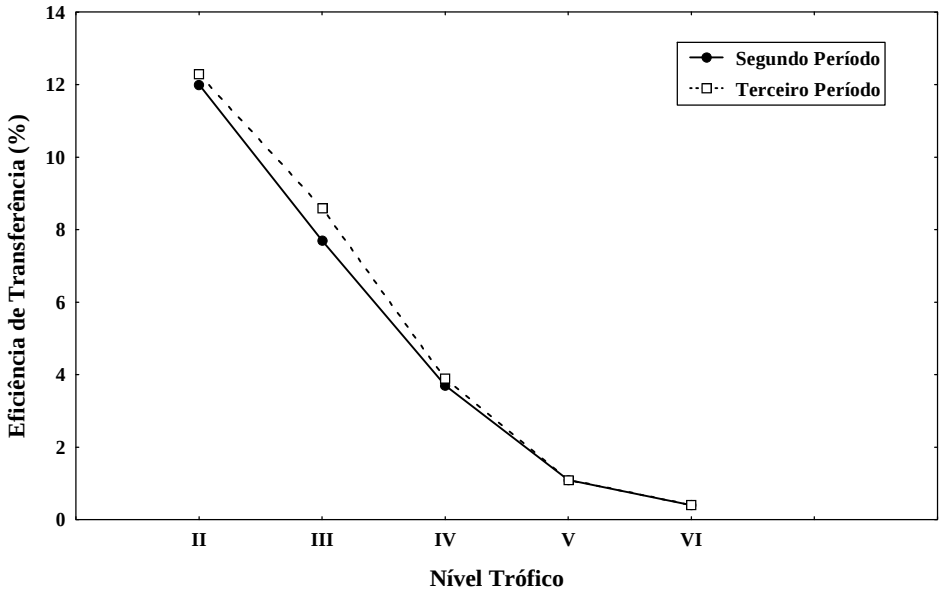


Figura 5: Eficiência de transferência (%) para os modelos do rio Iratim montante, 2º e 3º períodos.

Em termos gerais, as estatísticas preditas pelo programa Ecopath II mostraram pequenas diferenças entre os períodos (Tabela 8). A biomassa total foi um pouco maior no terceiro período, podendo ser explicado pelos altos valores estimados para a biomassa de plantas emergentes. Por outro lado, a soma das exportações foi maior no segundo período.

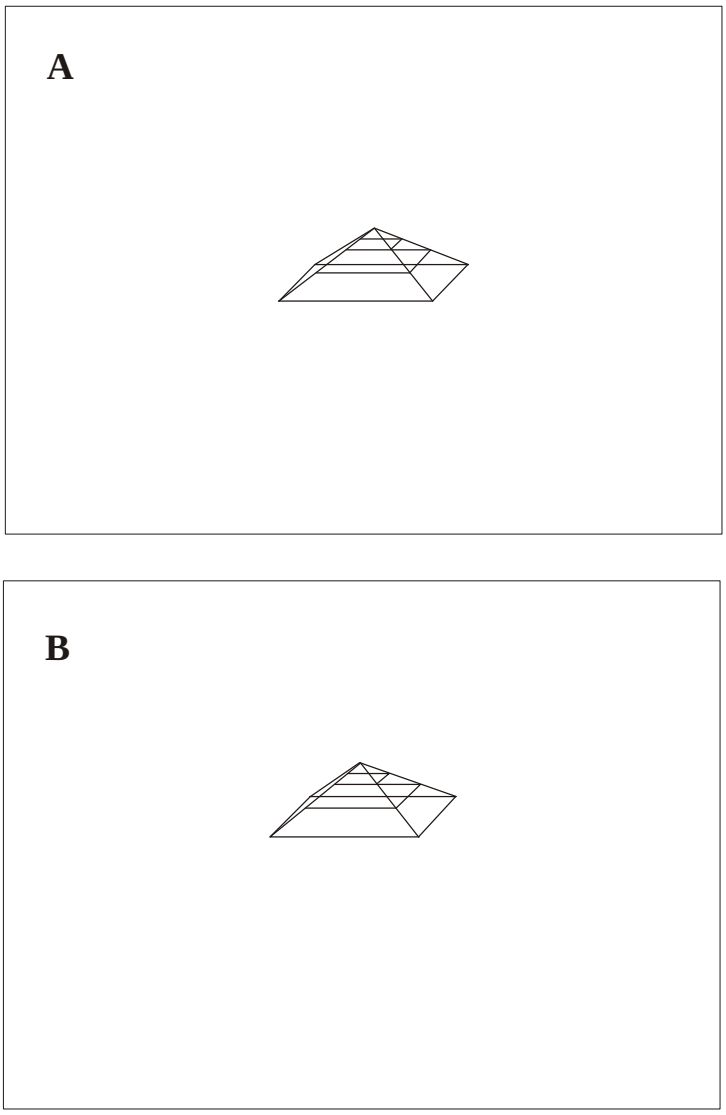


Figura 6: Pirâmide de biomassa (t peso úmido / km^2) por nível trófico para o rio Iratim montante. A - Modelo no segundo período; B - Modelo no terceiro período.

O índice de reciclagem de Finn também foi maior no segundo período. Ao contrário, o custo de funcionamento do sistema ("overhead"), a ascendência, conteúdo de informação, índice de conectividade e índice de onivoria apresentaram valores maiores no terceiro período.

A relação entre Produção Primária Total e Respiração Total (PPT/RT) próxima de 1,0 indica que o rio Iratim montante, em ambos os períodos, parece ser relativamente maduro *sensu* Odum (1969).

Tabela 8: Estatísticas dos modelos do rio Iratim montante, bacia do Iguaçu, no segundo e terceiro períodos. Valores em peso úmido (t/km^2/ano).

Estatísticas	Segundo Período	Terceiro Período
Soma dos consumos	215,926	264,552
Soma das exportações	2,994	1,670
Soma dos fluxos respiratórios	137,951	172,451
Soma dos fluxos para o detrito	84,269	87,779
Transferência total do sistema	441,140	526,452
Soma das produções	175,735	213,312
Produção primária líquida calculada	140,940	174,120
Produção primária total / Respiração total	1,022	1,010
Produção líquida do sistema	2,994	1,670
Produção primária total / Biomassa total	10,684	10,394
Biomassa total / Transferência total	0,030	0,032
Biomassa total (excluindo detrito)	13,192	16,752
Índice de Conectividade	0,389	0,403
Índice de Onivoria	0,157	0,160
Capacidade de desenvolvimento (bits)	1995,000	2322,900
Ascendência (%)	26,800	28,800
Custo de funcionamento (bits)	1459,900	1652,900
Conteúdo de informação (bits)	1,213	1,273
Índice de reciclagem de Finn %	8,800	7,800
Comprimento médio da cadeia	3,130	3,020

DISCUSSÃO

O rio Iguaçu, na região do reservatório de Segredo, corria em um “canyon” e apresentava locais com fortes corredeiras, cachoeiras de diversas alturas, remansos e poças profundas. Atualmente, esses ambientes estão restritos a tributários do reservatório, com menores dimensões (Suzuki et al., 1997). De acordo com Agostinho et al. (1997b) o rio Iratim é o maior tributário lateral do reservatório de Segredo que mantém em seu trecho livre um bom estado de conservação. Esses autores registraram os maiores índices de diversidade de peixes para a estação Iratim montante (trecho lótico) e no braço do reservatório em continuidade com esse rio (remanso).

A topologia das teias alimentares de ambos os modelos do rio Iratim montante foram similares, mas diferiram dos modelos do reservatório de Segredo (Abes, em preparação). Não há registro de peixes carcinófagos e malacófagos, sendo que esses compartimentos não constaram nos modelos. *Astyanax* sp. g (malacófaga para os modelos do reservatório de Segredo) faz parte do grupo dos peixes onívoros, cujo consumo alimentar ocorre em vários níveis tróficos. Essa guilda trófica parece ser comum em pequenos corpos de águas correntes tropicais, onde a contribuição de recursos alimentares alóctones (vegetais e insetos) é expressiva (Angermeier & Karr, 1983; Araújo Lima et al., 1995; Kramer & Bryant, 1995; Luiz et al., 1998; Abes, 1998). Lowe-McConnell (1987) relata a respeito da grande plasticidade trófica da maioria das espécies de peixes de sistemas tropicais.

Os níveis tróficos fracionais nos modelos foram comparáveis com modelos Ecopath publicados em Christensen & Pauly (1993) e Pitcher & Cochrane (2002). Os piscívoros apresentaram posições tróficas relativamente baixas, devido ao consumo de invertebrados aquáticos, além de peixes.

Os valores da eficiência de transferência foram mais próximos de 10%, isto é, de um valor médio global (Christensen, 1994; Pauly & Christensen, 1995), condizentes com outros modelos publicados em Christensen & Pauly (1993), Shannon & Jarre-Teichmann (1999) e Angelini (2002).

A biomassa sustentada por unidade de fluxo energético, predita pela relação entre biomassa total e transferência total (BT/TTS), aumenta com o amadurecimento do sistema (Christensen & Pauly, 1993a). A relação entre produção primária total e respiração total (PPT/RT) próxima de 1,0 indica que o sistema é maduro (Odum, 1969). As estatísticas demonstraram que o tributário pode ser classificado como um sistema relativamente maduro.

O comprimento médio da cadeia trófica (CMC) dos modelos esteve em torno de 3,1. Em geral, os valores médios encontrados em 41 modelos estáticos analisados por Christensen & Pauly (1993) não ultrapassaram 4,0.

Os valores referentes ao índice de reciclagem de Finn foram similares em ambos os modelos (cerca de 8,5 %), podendo indicar uma contribuição expressiva do detrito. Em sistemas desenvolvidos ou maduros supõe-se que a importância do detrito torna-se maior (Odum, 1969).

Para a maior parte dos 41 ecossistemas analisados, Christensen & Pauly (1993) obtiveram valores para o índice de Finn abaixo de 10%. Mathews (1993) sugere que o detrito é o compartimento com maior importância para o rio Thames (Inglaterra), se comparado aos produtores primários. O detrito alóctone proveniente da vegetação marginal deve exercer papel fundamental no fluxo de energia para as teias tróficas desse pequeno rio. Entretanto, estudos específicos futuros com o detrito autóctone e alóctone devem ser realizados, através do método de marcação com isótopos estáveis.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Informações a respeito do rio Iratim (Agostinho & Gomes,1997) foram sintetizadas nos modelos apresentados. Posteriormente, estudos podem ser realizados a partir desses modelos estáticos, abrangendo o papel do detrito autóctone e alóctone no fluxo de energia para teias alimentares desse pequeno rio.

A obtenção de parâmetros básicos, em campo e laboratório, para a elaboração de modelos de interações tróficas pode ser aperfeiçoada, abrangendo métodos de pesquisas específicos da ecologia de ecossistemas.

Simultaneamente, abordagens experimentais e comparativas podem ser incluídas nos projetos futuros para o estudo de tributários conectados às áreas impactadas, tais como, os reservatórios, visando evidenciar processos fundamentais mais comuns, bem como considerações a respeito de medidas manejo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABES, S. S. Padrões espaço-temporais na composição específica e estrutura trófica da taxocenose de peixes do riacho Água Nanci, bacia do alto rio Paraná. 1998. 55 p. Dissertação (Mestrado) - NUPELIA/PEA, Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá (UEM).

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). *Acta Scientiarum*, Maringá, v. 21, no. 2, p. 283-289, 1999.

AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. *Reservatório de Segredo:* bases ecológicas para o manejo. Maringá: EDUEM, 1997. 387 p.

AGOSTINHO, A. A.; FERRETTI, C. M. L.; GOMES, L. C.; HAHN, N. S.; SUZUKI, H. I.; FUGI, R.; ABUJANRA, F. *Ictiofauna de dois reservatórios do rio Iguaçu em diferentes fases de colonização:* Segredo e Foz do Areia. In: AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. (Ed.). *Reservatório de Segredo:* bases ecológicas para o manejo. Maringá: EDUEM, 1997a. Capítulo 15, p. 275-292.

AGOSTINHO, A. A.; BINI, L. M.; GOMES, L. C. Ecologia de comunidades de peixes da área de influência do reservatório de Segredo. In: AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. (Ed.). *Reservatório de Segredo:* bases ecológicas para o manejo. Maringá: EDUEM, 1997b. Capítulo 6, p. 97-111.

AGOSTINHO, A. A.; JÚLIO JR., H. F. Peixes da bacia do alto rio Paraná. In: LOWE-MCCONNELL, R. H. (Ed.). *Ecologia de comunidades de peixes tropicais.* VAZZOLER, A. E. A. M.; AGOSTINHO, A. A.; CUNNIGHAN, P. T. M. São Paulo: EDUSP, 1999. p. 374-400.

ANGELINI, R. Desenvolvimento de ecossistemas: a planície de inundação do alto rio Paraná e o reservatório de Itaipu. 2002. 140 p. Tese (Doutorado) - NUPELIA/PEA, Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá (UEM).

ANGERMEIER, P. L. Resource seasonality and fish diets in an Illinois stream. *Envir. Biol. Fishes,* v. 7, no. 3, p. 251-264, 1982.

ANGERMEIER, P. L.; KARR, J. R. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Envir. Biol. Fishes*, v. 9, no. 2, p. 117-135, 1983.

ARAUJO 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: ABC/SBL, 1995. p. 105-136.

BUIJSE, A. D.; EERDEN, M. R. V.; DEKKER, W.; DENSEN, W. L. T. V. Elements of a trophic model for IJsselmeer (The Netherlands), a shallow eutrophic lake. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993. p. 90-94.

CASSELMAN, J. M.; PENCZAK, T.; CARL, L.; MANN, R. H. K.; HOLCIK, J.; WOITOWICH, W. A. An evaluation of fish sampling methodologies for large river systems. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, v. 37, no. 4, p. 521-551, 1990.

CHÁVEZ, E. A.; GARDUÑO, M.; ARREGUÍN-SÁNCHEZ, F. Trophic dynamic structure of Celestun lagoon, southern gulf of México. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993. p. 186-192.

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

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

CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993. 374 p.

CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. Flow characteristics of aquatic ecosystems. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993a. p. 338-352.

CHRISTENSEN, V.; WALTERS, C. J.; PAULY, D. *Ecopath with Ecosim:* a user's guide. Vancouver: Fisheries Centre: University of British Columbia; Penang: ICLARM, 2000. 130 p.

COHEN, J. E.; BEAVER, R. A.; COUSINS, S. H.; DEANGELIS, D. L.; GOLDWASSER, L.; HEONG, K. L.; HOLT, R. D.; KOHN, A. J.; LAWTON, J. H.; MARTINEZ, N.; O'MALLEY, R.; PAGE, L. M.; PATTEN, B. C.; PIMM, S. L.; POLIS, G. A.; REJMÁNEK, M.; SCHOENER, T. W.; SCHOENLY, K.; SPRULES, W. G.; TEAL, J. M.; ULANOWICZ, R. E.; WARREN, P. H.; WILBUR, H. M.; YODZIS, P. Improving food webs. *Ecology*, Washington, v. 74, no. 1, p. 252-258, 1993.

COPEL. *Usina hidrelétrica Segredo, rio Iguaçu, Paraná, Brasil* - Relatório de Impacto Ambiental - RIMA. Curitiba, 1987. 188 p. + anexos.

COPEL/FUNPAR/UFPR. *Ensaios limnológicos do reservatório da usina hidrelétrica de Segredo:* parâmetros físicos, químicos e biológicos (período: março de 1995 a março de 1996). Curitiba, 1996. 103 p. (Relatório anual - Projeto de pesquisa - Convênio COPEL/FUNPAR/UFPR).

CUMMINS, K. W. *What is a river?* - a zoological description. In: OGLESBY, R. T.; CARLSON, C. A.; McCANN, J. A. (Ed.). *River ecology and man.* New York: Academic Press, 1973. p. 33-52.

ELETROSUL. *O impacto ambiental da ação do homem sobre a natureza - rio Iguaçu, Paraná, Brasil* - reconhecimento da ictiofauna, modificações ambientais e usos múltiplos dos reservatórios. Florianópolis, 1978. 33 p.

FUGI, R. Ecologia alimentar de espécies endêmicas de lambaris do trecho médio da bacia do rio Iguaçu. 1998. 88 p. Tese (Doutorado) - Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos (UFSCar).

GEALH, A. M.; HAHN, N. S. Alimentação de *Oligosarcus longirostris* Menezes & Gèry (Osteichthyes, Acestrorhynchinae) do reservatório de salto Segredo, Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Zool.*, Curitiba, v. 15, no. 4, p. 985-993, 1998.

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, 1997. Capítulo 8, p. 141-162.

HORWITZ, R. J. Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecol. Monogr.*, Tempe, v. 48, p. 307-321, 1978.

KNÖPPEL, H. A. *Food of central Amazonian fishes:* contribution to the nutrient-ecology of Amazonian rain-forest-streams. *Amazoniana*, v. 2, no. 3, p. 257-352, 1970.

KRAMER, D. L.; BRYANT, M. J. *Intestine length in the fishes of a tropical stream:* 2. Relationships to diet - the long and short of a convoluted issue. *Envir. Biol. Fishes*, v. 42, p. 129-141, 1995.

LIKEN, G. E. *The ecosystem approach:* its use and abuse. Excellence in Ecology. Germany: Ecology Institute, 1992. 165 p.

LIZAMA, M. A. P.; VAZZOLER, A. E. A. M. *Crescimento em peixes do Brasil:* uma síntese comentada. *Rev. Unimar*, Maringá, v. 15 (Suplemento), p. 141-173, 1993.

LOPES, R. M.; LANSAC-TÔHA, F. A.; VALE, R.; SERAFIM JR, M. Comunidade zooplanctônica do reservatório de Segredo. In: AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. (Ed.). *Reservatório de Segredo:* bases ecológicas para o manejo. Maringá: EDUEM, 1997. Capítulo 3, p. 39-60.

LOUREIRO, V. E.; HAHN, N. S. Dieta e atividade alimentar da traíra, *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrynidae), nos primeiros anos de formação do reservatório de Segredo-PR. *Acta Limnol. Brasil.*, v. 8, p. 195-205, 1996.

LOWE-MCCONNELL, R. H. *Ecological studies in tropical fish communities.* Cambridge: Cambridge University Press, 1987. 382 p.

LUIZ, E. A.; AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C.; HAHN, N. S. Ecologia trófica de peixes em dois riachos da bacia do rio Paraná. *Rev. Brasil. Biol.*, v. 58, no. 2, p. 273-285, 1998.

MATHEWS, C. P. *Productivity and energy flows at all trophic levels in the river Thames, England:* mark 2. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993. p. 161-171.

MICHALSKI, J.; ARDITI, R. Food web structure at equilibrium and far from it: is it the same? *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, London, v. 259, p. 217-222, 1995.

MOYLE, P. B.; SENANAYAKE, F. R. Resource partitioning among the fishes of rainforest streams in Sri Lanka. *Journal of Zoology*, v. 202, p. 195-223, 1984.

MULHOLLAND, P. J.; TANK, J. L., SANZONE, D. M.; WOLLHEIM, W. M.; PETERSON, B. J.; WEBSTER, J. R.; MEYER, J. L. Nitrogen cycling in a forest stream determined by a 15N tracer addition. *Ecol. Monogr.*, Tempe, v. 70, no. 3, p. 471-493, 2000.

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

PALOMARES, M. L.; HORTON, K.; MOREAU, J. An ecopath II model of the lake Chad system. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993a. p. 153-158.

PALOMARES, M. L.; YULIANTO, B.; PUY, L.; BENGEN, D.; BELAUD, A. A preliminary model of the Garonne river (Toulouse, France) ecosystem in spring. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993b. p. 172-179.

PALOMARES, M. L.; REYES-MARCHANT, P.; LAIR, N.; ZAINURE, M.; BARNABÉ, G.; LASSERRE, G. A trophic model of a Mediterranean lagoon, Etang de Thau, France. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Ed.). *Trophic models of aquatic ecosystems.* Philippines: ICLARM; Denmark: The International Council for the Exploration of the Sea; Denmark: Danish International Development Agency, 1993c. p. 224-229.

PALOMARES, M. L.; PAULY, D. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Mar. Freshwater Res.*, v. 49, p. 447-453, 1998.

PAULY, D.; CHRISTENSEN, V. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, London, v. 374, p. 255-257, 1995.

PETERS, R. H. Methods for the study of feeding, filtering and assimilation by zooplankton. In: DOWNING, J. A.; RIGLER, F. H. (Ed.). *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwater.* Oxford: Blackwell Scientific, 1984. p. 336-412.

PITCHER, T.; COCHRANE, K. *The use of ecosystem models to investigate multispecies management strategies for capture fisheries.* Vancouver: The Fisheries Centre: University of British Columbia, 2002. Volume 10, Número 2,156 p.

PIMM, S. L.; LAWTON, J. H.; COHEN, J. E. Food web patterns and their consequences. *Nature*, London, v. 350, p. 669-674, 1991.

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

ROCHA, G. R. A. Modelo quantitativo das interações tróficas da plataforma continental de Ubatuba (SP), Brasil. 1998. 80 p. + anexos. Tese (Doutorado) - Instituto Oceanográfico, Universidade de São Paulo (USP).

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*, Laguna, p. 25-32, 1998.

SABINO, J.; CASTRO, R. M. C. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da floresta Atlântica (sudeste do Brasil). *Rev. Brasil. Biol.*, v. 50, no. 1, p. 23-36, 1990.

SABINO, J.; ZUANON, J. *A stream fish assemblage in central Amazonia:* distribution, activity patterns and feeding behavior. *Ichthyol. Explor. Freshwat.*, v. 8, no. 3, p. 201-210, 1998.

SCHLOSSER, I. J. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecol. Monogr.*, Tempe, v. 52, no. 4, p. 395-414, 1982.

SHANNON, L. J.; JARRE-TEICHMANN, A. A model of trophic flows in the northern Benguela upwelling system during the 1980s. *S. Afr. J. mar. Sci.*, v. 21, p. 349-366, 1999.

SHELDON, A. L.; MEFFE, G. K. Multivariate analysis of feeding relationships of fishes in blackwater streams. *Envir. Biol. Fishes*, v. 37, p. 161-171, 1993.

SILVEIRA, R. M. L.; MOULTON, T. P. Modelling the food web of a stream in Atlantic forest. *Acta Limnol. Bras.*, v. 12, p. 63-71, 2000.

SOARES, M. G. M. Aspectos ecológicos (alimentação e reprodução) dos peixes do igarapé do Porto, Aripuanã, MT. *Acta Amazonica*, v. 9, no. 2, p. 325-352, 1979.

SUZUKI, H. I.; PAVANELLI, C. S.; FUGI, R.; BINI, L. M.; AGOSTINHO, A. A. Ictiofauna de quatro tributários do reservatório de Segredo. In: AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. (Ed.). *Reservatório de Segredo:* bases ecológicas para o manejo. Maringá: EDUEM, 1997. Capítulo 14, p. 259-273.

UIEDA, V. S. Comunidade de peixes de um riacho litorâneo: composição, habitat e hábitos. 1995. 229 p. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP).

ULANOWICZ, R. E. An hypothesis on the development of natural communities. *J. Theor. Biol.*, London, v. 85, p. 223-245, 1980.

ULANOWICZ, R. E. *Growth and development:* ecosystems phenomenology. New York: Springer-Verlag, 1986. 202 p.

WINEMILLER, K. O. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Monogr.*, Tempe, v. 60, no. 3, p. 331-367, 1990.

WINEMILLER, K. O.; JEPSEN, D. B. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *J. Fish Biol.*, London, v. 53, supplement A, p. 267-296, 1998.

YODZIS, P. Environment and trophodiversity. In: RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. (Ed.). *Species diversity in ecological communities:* historical and geographical perspectives. Chicago: The University of Chicago Press, 1993. Part 1, p. 26-38.

ANEXOS

Anexo 1: Mortalidade total (Z) das espécies de peixes no rio Iratim montante, bacia do rio Iguaçu, no segundo período. Z é dado por ano^{-1} e Temperatura média da água é 19,7 ^{o}C. Comprimentos máximo e assintótico (Lmáx e L∞, cm), Taxa de crescimento relacionada à velocidade de crescimento (K, /ano) e Mortalidade natural (M, /ano) são também apresentados. A Mortalidade por pesca (F, /ano) é considerada inexistente.

Espécie	K	Lmáx	L∞	M	F	Z	Observação
*H. derbyi**	0,4	31,0	32,5	0,8	0,0	0,8	
H. malabaricus(1)	0,4	50,0	40,5	0,8	0,0	0,8	Total
G. brasiliensis(1)	0,4	17,2	13,1	1,1	0,0	1,1	Fêmeas
	0,4		14,6	1,1	0,0	1,1	Machos
	0,4		19,8	0,9	0,0	0,9	Fêmeas
	0,3		22,2	0,8	0,0	0,8	Machos
*O. longirostris**	0,3	28,2	31,4	0,7	0,0	0,7	
*P. ortmanni**	0,2	34,5	38,7	0,5	0,0	0,5	
*R. branneri**	0,2	38,0	41,8	0,5	0,0	0,5	
*R. voulezi**	0,2	36,5	41,8	0,5	0,0	0,5	

Fonte: Comprimento Assintótico (L∞) e Taxa de crescimento (K)
(1) Lizama & Vazoller (1993)
(2) FishBase
*Abes, Ambrósio & Gomes, em preparação
**Lmáx = 95% L∞

Anexo 2: Mortalidade total (Z) das espécies de peixes no rio Iratim montante, bacia do rio Iguaçu, no terceiro período. Z é dado por ano^{-1} e Temperatura média da água é 23,4 ^{o}C. Comprimentos máximo e assintótico (Lmáx e L∞, cm), Taxa de crescimento relacionada à velocidade de crescimento (K, /ano) e Mortalidade natural (M, /ano) são também apresentados. A Mortalidade por pesca (F, /ano) é considerada inexistente.

Espécie	K	Lmáx	L∞	M	F	Z	Observação
G. brasiliensis(1)	0,4	17,2	13,1	1,1	0,0	1,1	Fêmeas
	0,4		14,6	1,2	0,0	1,2	Machos
	0,4		19,8	1,0	0,0	1,0	Fêmeas
	0,3		22,2	0,9	0,0	0,9	Machos
*H. derbyi**	0,4	31,0	32,5	0,9	0,0	0,9	
H. malabaricus(1)	0,4	50,0	40,5	0,9	0,0	0,9	Total
*O. longirostris**	0,3	28,2	31,4	0,8	0,0	0,8	
*P. ortmanni**	0,2	34,5	38,7	0,6	0,0	0,6	
*R. branneri**	0,2	38,0	41,8	0,5	0,0	0,5	
*R. voulezi**	0,2	36,5	41,8	0,5	0,0	0,5	

Fonte: Comprimento Assintótico (L∞) e Taxa de crescimento (K)
(1) Lizama & Vazoller (1993)
(2) FishBase
*Abes, Ambrósio & Gomes, em preparação
**Lmáx = 95% L∞

Anexo 3: Taxa de consumo por biomassa (Q/B) das espécies de peixes no rio Iratim montante, bacia do rio Iguaçu, no segundo período. Q/B é dado por ano^{-1} e Temperatura média da água é 19,7 ^{o}C. Os valores dos comprimentos máximo (Lmáx, cm) e assintótico (L∞, cm), peso assintótico (W∞, g), "aspect ratio" (A, cm), categoria alimentar (Hd) são apresentados.

Espécie	Lmáx	L∞	W∞	Área	Hd	Q/B	Observação
*A. bimaculatus***	9,1	9,6	28,5	1,5	0	11,7	
Ancistrus sp.**	13,7	14,4	106,9	1,2	1	28,2	
Astyanax sp. b**	15,0	15,8	89,4	1,4	1	32,4	
Astyanax sp. c**	16,0	16,8	81,4	1,3	1	31,5	
Astyanax sp. e**	15,5	16,3	130,6	1,5	0	8,7	
Astyanax sp. f**	17,3	18,2	162,2	1,5	1	29,0	
Astyanax sp. g**	20,5	21,6	227,6	1,6	0	8,2	
*A. vittatus***	14,4	15,2	50,7	1,3	1	34,8	
C. carpio[(2)]	64,0	85,1	14472,7	1,3	0	3,1	
*C. iguassuensis***	29,5	31,1	570,1	1,1	0	5,4	
Crenicichla sp.**	28,2	29,7	497,9	1,1	0	5,7	
G. brasiliensis[(1)]	17,2	13,1	89,0	1,2	0	8,2	Fêmeas
		14,6	122,7	1,2	0	7,7	Machos
		19,8	302,4	1,2	0	6,4	Fêmeas
		22,2	424,3	1,2	0	6,0	Machos
*G. ribeiroi***	31,0	32,6	766,2	1,2	0	5,5	
*H. commersoni***	32,7	34,4	1035,1	1,5	1	20,4	
*H. derbyi**	31,0	32,5	759,0	1,5	1	21,5	
H. malabaricus[(1)]	50,0	40,5	1501,6	1,1	0	4,6	Total
		38,8	1315,2	1,1	0	4,7	Fêmeas
		45,2	2112,4	1,1	0	4,2	Machos
*H. myersi***	24,5	25,8	400,8	1,4	1	23,3	
*O. bonariensis***	38,0	40,0	866,9	1,4	0	5,8	
*O. longirostris**	28,2	31,4	720,0	1,5	0	6,3	
Pariolius sp.**	32,0	33,7	311,9	1,3	0	6,8	
*P. gymnodontus***	16,5	17,4	114,3	1,5	0	9,0	
Pimelodus sp.**	30,0	31,6	432,1	1,5	0	7,0	
*P. ortmanni**	34,5	38,7	1274,2	1,6	0	5,8	
Psalidodon sp.**	17,2	18,1	150,6	1,5	1	30,0	
*R. branneri**	38,0	41,8	1443,7	1,2	0	4,9	
Rhamdia sp.**	25,5	26,8	395,7	1,3	0	6,4	
*R. voulezi**	36,5	41,8	1427,6	1,2	0	4,9	
T. rendalli[(2)]	18,5	26,3	898,7	1,1	0	5,0	

Fonte: Comprimento Assintótico (L∞)

(1) Lizama & Vazoller (1993)

(2) FishBase

*Abes, Ambrósio & Gomes, em preparação

**Lmáx = 95% L∞

Anexo 4: Taxa de consumo por biomassa (Q/B) das espécies de peixes no rio Iratim montante, bacia do rio Iguaçu, no terceiro período. Q/B é dado por ano^{-1} e Temperatura média da água é 23,4 ^{o}C. Os valores dos comprimentos máximo (Lmáx, cm) e assintótico (L∞, cm), peso assintótico (W∞, g), "aspect ratio" (A, cm), categoria alimentar (Hd) são apresentados.

Espécie	Lmáx	L∞	W∞	Área	Hd	Q/B	Observação
*A. bimaculatus***	9,1	9,6	28,5	1,5	0	13,0	
Ancistrus sp.**	13,7	14,4	106,9	1,2	0	8,9	
Astyanax sp. b**	15,0	15,8	89,4	1,4	1	36,0	
Astyanax sp. c**	16,0	16,8	81,4	1,3	1	35,0	
Astyanax sp. e**	15,5	16,3	130,6	1,5	0	9,6	
Astyanax sp. f**	17,3	18,2	162,2	1,5	1	32,2	
Astyanax sp. g**	20,5	21,6	227,6	1,6	0	9,1	
*A. vittatus***	14,4	15,2	50,7	1,3	1	38,7	
C. carpio[(2)]	64,0	85,1	14472,7	1,3	0	3,5	
*C. iguassuensis***	29,5	31,1	570,1	1,1	0	6,0	
Crenicichla sp.**	28,2	29,7	497,9	1,1	0	6,4	
G. brasiliensis[(1)]	17,2	13,1	89,0	1,2	0	9,1	Fêmeas
		14,6	122,7	1,2	0	8,6	Machos
		19,8	302,4	1,2	0	7,1	Fêmeas
		22,2	424,3	1,2	0	6,7	Machos
*G. ribeiroi***	31,0	32,6	766,2	1,2	0	6,2	
*H. commersoni***	32,7	34,4	1035,1	1,5	1	22,6	
*H. derbyi**	31,0	32,5	759,0	1,5	1	23,9	
H. malabaricus[(1)]	50,0	40,5	1501,6	1,1	0	5,1	Total
		38,8	1315,2	1,1	0	5,2	Fêmeas
		45,2	2112,4	1,1	0	4,7	Machos
*H. myersi***	24,5	25,8	400,8	1,4	1	25,9	
*O. bonariensis***	38,0	40,0	866,9	1,4	0	6,4	
*O. longirostris**	28,2	31,4	720,0	1,5	0	6,9	
Pariolius sp.**	32,0	33,7	311,9	1,3	0	7,5	
*P. gymnodontus***	16,5	17,4	114,3	1,5	0	10,0	
Pimelodus sp.**	30,0	31,6	432,1	1,5	0	7,7	
*P. ortmanni**	34,5	38,7	1274,2	1,6	0	6,4	
Psalidodon sp.**	17,2	18,1	150,6	1,5	1	33,3	
*R. branneri**	38,0	41,8	1443,7	1,2	0	5,4	
Rhamdia sp.**	25,5	26,8	395,7	1,3	0	7,1	
*R. voulezi**	36,5	41,8	1427,6	1,2	0	5,4	
T. rendalli[(2)]	18,5	26,3	898,7	1,1	0	5,6	

Fonte: Comprimento Assintótico (L∞)

(1) Lizama & Vazoller (1993)

(2) FishBase

*Abes, Ambrósio & Gomes, em preparação

**Lmáx = 95% L∞