



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS
BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO



Ronny José de Moraes

**ESTRUTURA E INTERAÇÕES TRÓFICAS EM TRÊS LAGOAS
MARGINAIS NO PANTANAL SUL**

Orientador: Prof. Dr. Ronaldo Angelini

Goiânia, 2010

UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO

Ronny José de Morais

**ESTRUTURA E INTERAÇÕES TRÓFICAS EM TRÊS LAGOAS
MARGINAIS NO PANTANAL SUL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação *stricto sensu* em Ecologia e Evolução do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Goiás como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução.

Orientador: Prof. Dr. Ronaldo Angelini

Goiânia, 2010

**ESTRUTURA E INTERAÇÕES TRÓFICAS EM TRÊS LAGOAS
MARGINAIS NO PANTANAL SUL**

Ronny José de Moraes

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação *stricto sensu* em Ecologia e Evolução do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Goiás como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução.

Dr. Ronaldo Angelini
(Orientador)

Dr^a. Adriana Rosa Carvalho

Dr. Agostinho Carlos Catella

Dr^a. Emiko Kawakami de Resende

Goiânia, 2010

*Aos meus pais,
José Duarte e Maria Célia.
Fontes de inspiração, de trabalho e dedicação.*

*Nunca o homem inventará nada mais simples nem mais
belo que uma manifestação da natureza.
Dada a causa, a natureza produz o efeito no modo mais
breve em que pode ser produzido.*

Antoine de Saint Exupéry

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer, não só aos que me ajudaram efetivamente na realização desta Dissertação, mas aos amigos, colegas e familiares que compartilharam idéias, experiências, afetos e permitiram a concretização de mais esta etapa na minha vida. Àqueles que me ajudaram, incentivaram-me e me ofereceram suporte emocional para superar os momentos delicados deste percurso.

Agradeço especialmente aos meus pais pelo apoio e incentivo constantes na vida pessoal e profissional. A vocês minha eterna admiração. Obrigado pelo carinho e estímulo presentes em todos os momentos.

Às minhas irmãs, Regina, Regislene, Regisléia e Taís, cunhados e sobrinhos pela confiança, apoio e sobretudo pela compreensão nos momentos de ausência.

À Lílian Cristina pela valiosa amizade e incentivo.

Ao Francisco José Pereira por seu inestimável apoio, companheirismo, paciência e motivação. Obrigado por estar sempre ao meu lado, por me apoiar em tudo e por nunca me deixar desistir.

Ao meu orientador Prof. Dr. Ronaldo Angelini, sobretudo amigo, pelo apoio, incentivo, disponibilidade e credibilidade a mim conferida. Jamais me esquecerei da maravilhosa oportunidade de trabalhar e conviver ao seu lado.

Aos pesquisadores Agostinho Carlos Catella e Emiko Kawakami de Resende que além de confiar a mim os dados dos ambientes analisados acolheram-me com hospitalidade e cordialidade. Agradeço pelo apoio, incentivo e pela oportunidade de trabalhar ao lado de exímios profissionais.

À Prof^a Dr^a Adriana Rosa Carvalho pelas valiosas sugestões, pela leitura crítica do texto e pelo exemplo constante de disciplina e dedicação.

Aos professores do Programa de Mestrado em Ecologia e Evolução por suas contribuições ao meu aprendizado.

À Prof^a Dr^a Edivani Franceschinelli pela confiança no meu trabalho, por sua humildade e compreensão. Sou grato pela oportunidade de tê-la conhecido e aprendido tanto sobre caráter e valorização humanos.

À secretária do Programa do Mestrado de Ecologia e Evolução, Gleizilene Braz, pelo empenho em atender a todas as solicitações. Muito obrigado por seu carinho e amizade.

À Embrapa Pantanal, na pessoa do Drº Thierry Ribeiro Tomich pela receptividade e apoio.

Aos pesquisadores da Embrapa Pantanal, pelas valiosas informações sobre os ambientes de estudo.

Ao Drº Luis Alberto Pellegrin pelas análises de sensoriamento remoto.

Ao Profº Drº Yzel Rondon Suárez pelo acolhimento, confiança e colaboração com o meu trabalho.

À Universidade Estadual de Goiás, que me acolheu durante todo período de redação deste trabalho.

Às funcionárias do Laboratório de Pesquisa Ecológica (LAB) da UEG, Neusa e Teresinha, pelos momentos de descontração, reflexo de seus apoios e amizade.

Aos colegas do LAB, pelo apoio, amizade e acolhimento.

À Natália e Caroliny pela digitação das planilhas de dados.

À Cecília Santiago pelas valiosas críticas e sugestões ao trabalho.

Às amigas Giuliana Brossi e Alcione Souza que gentilmente participaram da revisão do texto.

Às amigas Camila Leite e Elaine Euzébio pelos momentos de descontração, pelas preciosas dicas e troca de informações.

Às amigas Luciana Signorelli e Yessenia Paulina Gordon pelo maravilhoso exemplo de amizade e companheirismo. Lembrarei com carinho de cada momento que passamos juntos.

Aos colegas do Mestrado em Ecologia e Evolução pelos grupos de estudos e pelos momentos inesquecíveis. Foram tantas alegrias, angústias, estatísticas... Mas superamos juntos!

Ao colega Leonardo pela determinação e coragem em lutar sempre por seus e nossos ideais.

À Secretaria do Estado da Educação de Goiás e à Secretaria Municipal de Saúde do Município de Anápolis pelas licenças concedidas para a realização do curso de Mestrado.

À Helenice Lopes, Iara Aparecida Rocha e José Luiz Ribeiro pela amizade, incentivo e pela ajuda incondicional.

Aos colegas da Vigilância Sanitária de Anápolis pela amizade e estímulo durante a realização do Mestrado.

RESUMO

Neste trabalho, as interações tróficas e os fluxos de energia/matéria de três lagoas marginais do Pantanal (MS) submetidas ao pulso de inundação anual - Baía da Onça, Braço Morto Acima e Braço Morto Abaixo - foram analisados com modelos de balanço de massas elaborados no software Ecopath. Assim, os objetivos foram: (i) descrever os mecanismos que controlam a dinâmica das teias tróficas; (ii) identificar os principais grupos que atuam como espécie-chave; (iii) identificar as lacunas de informação para estes ambientes; (iv) quantificar a comunidade ecotrófica e avaliar o grau de desenvolvimento do ecossistema. Além dos diversos compartimentos peixes, foram inseridos outros grupos para compor os modelos, como fitoplâncton, macrófitas, zooplâncton, insetos aquáticos, insetos terrestres, aves, répteis e mamíferos. Os dados dos compartimentos peixes foram coletados em 1988-1990 e dos outros compartimentos foram retirados da literatura. Para identificar os grupos que atuam como espécie-chave foi utilizado um índice que se baseia na matriz de impacto trófico de cada modelo. Os resultados indicam que nos três modelos, a biomassa e o número de espécies concentrou-se entre os níveis tróficos 2 e 3, sugerindo que dentro destes níveis ocorre uma maior estabilidade, o que permite a coexistência de espécies. Nos três modelos a contribuição mais efetiva do fluxo de energia é observada do compartimento de detritos para o nível trófico II, evidenciando o papel da detritivoria nos sistemas. A matriz de impacto trófico obtida para os três modelos corrobora a participação dos detritos e de alguns compartimentos presentes em níveis tróficos inferiores (insetos aquáticos e zooplâncton) sobre a maioria dos grupos nos modelos, sugerindo um controle *bottom-up* no sistema. No entanto, a presença de predadores de topo e suas fortes relações com os demais grupos sugerem ainda a presença do efeito *top-down*. Isto é verificado pela análise do índice de espécie-chave, que nos três modelos é maior para detritos, *Hoplias malabaricus*, *Serrasalmus spp*, aves e mamíferos. Portanto, há nas três lagoas um controle combinado (*bottom-up* e *top-down*) com a atuação dos produtores primários e dos níveis tróficos superiores. A análise de alguns atributos ecossistêmicos, como PP/R, Ascendência, Overhead e Razão de Schödinger mostram que os três sistemas são maduros e possuem alta resiliência. Este estudo é considerado um passo inicial na síntese das interações ecológicas sobre as lagoas marginais do Pantanal (MS) haja vista que não há trabalhos com esta abordagem para este ecossistema.

Palavras-chave: Ecopath, teia trófica, nível trófico, espécie-chave, ecossistema

ABSTRACT

In this study trophic interactions and flows of energy/matter of three lagoons in the Pantanal (MS) submitted to the annual flood pulse - Baía da Onça, Braço Morto Acima and Braço Morto Abaixo - were analyzed with models of mass balance constructed using the Ecopath software. Thus, the objectives were: (i) to describe the mechanisms that control the dynamics of trophic webs, (ii) to identify the major groups that act as keystone, (iii) to identify information gaps for these environments, (iv) to quantify the ecotrophic community and assess the degree of development of the ecosystem. In addition to several fish compartments in other groups were inserted to compose the models, such as phytoplankton, macrophytes, zooplankton, aquatic insects, terrestrial insects, birds, reptiles and mammals. The data from fish compartments were collected in 1988-1990 and the other compartments were taken from literature. To identify the groups that act as keystone an index that is based on the trophic impact matrix of each model was used. The results indicate that in the three models, biomass and number of species concentrated between trophic levels 2 and 3, suggesting that within these levels there is greater stability, allowing the coexistence of species. In the three models, the most effective contribution of the energy flow is observed from the detritus compartment to the trophic level II, highlighting the role of detritivores in the systems. The trophic impact matrix obtained for the three models confirms the participation of detritus and some compartments found in lower trophic levels (aquatic insects and zooplankton) over most of the groups in the models, suggesting a bottom up control system. However, the presence of top predators and their strong relationships with other groups suggest the presence of *top-down* effect. This is verified by analysis of the index of keystone, which in the three models is greater for detritus, *Hoplias malabaricus*, *Serrasalmus spp*, birds and mammals. So, there are in the three lagoons a matched control (*bottom-up* and *top-down*) with the acting of primary producers and higher trophic levels. The analysis of some ecosystem attributes, such as PP/R, Ascendency, Overhead and Ratio Schödinger show that the three systems are mature and have high resilience. This study is considered an initial step in the synthesis of ecological interactions about the Pantanal lagoons (MS) for that there are no studies with this approach to this ecosystem.

Keywords: Ecopath, trophic web, trophic level, keystone, ecosystem.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. – Mapa da bacia hidrográfica do Rio Paraguai na região estudada. No detalhe, os respectivos ambientes: Baía da Onça (1), Braço Morto Acima (2) e Braço Morto Abaixo (3)18
- Figura 2. Relação entre Biomassa (t/km^2), P/B ($t/km^2/ano$) e NT dos grupos dos peixes para os modelos da (A) Baía da Onça, (B) Braço Morto Acima e (C) Braço Morto Abaixo41
- Figura 3. Diagrama de fluxo simplificado evidenciando os níveis tróficos discretos, para o modelo da Baía da Onça (A), Braço Morto Acima (B) e Braço Morto Abaixo (C). O compartimento detrito foi separado para seu papel como fonte de recurso nos modelos. Os valores em porcentagem (%) indicam a eficiência de transferência de energia por nível trófico. Os demais números indicam o fluxo de energia expresso em $t/km^2/ano$ 44
- Figura 4. Matriz de Impacto Trófico para o modelo da Baía da Onça (MS), mostrando as relações diretas e indiretas entre os componentes do ecossistema. O aumento da biomassa de um grupo no eixo Y resultará num impacto positivo (barra em negrito), um impacto negativo (barra em cinza) ou nenhum impacto sobre o grupo listado no eixo X .46
- Figura 5. Matriz de Impacto Trófico para o modelo Braço Morto Acima (MS), mostrando as relações diretas e indiretas entre os componentes do ecossistema. O aumento da biomassa de um grupo no eixo Y resultará num impacto positivo (barra em negrito), um impacto negativo (barra em cinza) ou nenhum impacto sobre o grupo listado no eixo X47
- Figura 6. Matriz de Impacto Trófico para o modelo Braço Morto Abaixo (MS), mostrando as relações diretas e indiretas entre os componentes do ecossistema. O aumento da biomassa de um grupo no eixo Y resultará num impacto positivo (barra em negrito), um impacto negativo (barra em cinza) ou nenhum impacto sobre o grupo listado no eixo X48

Figura 7. Índice de espécie-chave para o modelo da Baía da Onça (A), Braço Morto Acima (B) e Braço Morto Abaixo (C). Ksi- índice de espécie-chave; ei- efeito relativo em relação à biomassa total	50
Figura 8. Sobreposição de nicho entre as espécies do modelo da Baía da Onça (MS). Grupos no canto inferior esquerdo da figura apresentam baixa sobreposição como predadores e como presas. Grupos no canto superior direito da figura possuem alta sobreposição como predadores e como presas. Os números correspondem aos grupos apresentados na Tabela 4	52
Figura 9. Sobreposição de nicho entre as espécies do modelo Braço Morto Acima (MS). Grupos no canto inferior esquerdo da figura apresentam baixa sobreposição como predadores e como para presas. Grupos no canto superior direito da figura possuem alta sobreposição como predadores e como presas. Os números correspondem aos grupos apresentados na Tabela 5	53
Figura 10. Sobreposição de nicho entre as espécies do modelo Braço Morto Abaixo (MS). Grupos no canto inferior esquerdo da figura apresentam baixa sobreposição como predadores e como presas. Grupos no canto superior direito da figura possuem alta sobreposição como predadores e como presas. Os números correspondem aos grupos apresentados na Tabela 6	54

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Valores estimados e referências utilizadas para os compartimentos não-peixes nos três modelos analisados. Para o modelo da Baía da Onça o compartimento Macrófitas não foi inserido	22
Tabela 2. Valores de k (Constante de crescimento de Von Bertalanffy) para as espécies de peixes usadas nos três modelos	24
Tabela 3. Parâmetros utilizados para as espécies nos modelos. Lmax – Comprimento máximo da espécie; L_{∞} - Comprimento assintótico (cm); a – Coeficiente linear; b – Coeficiente angular; k – Constante de crescimento da espécie; W_{∞} - Peso assintótico (g) e HA – Hábito Alimentar	26
Tabela 4. Valores calibrados para o modelo da Baía da Onça. NT- Nível Trófico; B – Biomassa; PB – Produção/Biomassa; QB – Consumo/Biomassa; EE – Eficiência Ecotrófica; IO – Índice de Onivoria. Valores em negrito foram estimados pelo Ecopath .	34
Tabela 5. Valores calibrados para o modelo do Braço Morto Acima. NT- Nível Trófico; B – Biomassa; PB – Produção/Biomassa; QB – Consumo/Biomassa; EE – Eficiência Ecotrófica; IO – Índice de Onivoria; NC – Número de Caminhos. Valores em negrito foram estimados pelo Ecopath	35
Tabela 6. Valores calibrados para o modelo do Braço Morto Abaixo. NT- Nível Trófico; B – Biomassa; PB – Produção/Biomassa; QB – Consumo/Biomassa; EE – Eficiência Ecotrófica; IO – Índice de Onivoria; NC – Número de Caminhos. Valores em negrito foram estimados pelo Ecopath	36
Tabela 7. Matriz de composição da dieta para as espécies/compartimentos da Baía da Onça (MS). Soma das colunas (predadores) é igual a 1	38
Tabela 8. Matriz de composição da dieta para as espécies/compartimentos do Braço Morto Acima (MS). Soma das colunas (predadores) é igual a 1	39
Tabela 9. Matriz de composição da dieta para as espécies/compartimentos do Braço Morto Abaixo (MS). Soma das colunas (predadores) é igual a 1	40

Tabela 10. Distribuição relativa de biomassa (t/Km ²) entre os níveis tróficos (NT) das três lagoas marginais do Pantanal (MS)	42
Tabela 11. Número de espécies/compartimentos de peixes entre os níveis tróficos para as três lagoas marginais do Pantanal (MS)	43
Tabela 12. Quantificação geral dos fluxos energéticos para os modelos: Baía da Onça (1), Braço Morto Acima (2) e Braço Morto Abaixo (3)	55

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	vi
RESUMO	viii
ABSTRACT	ix
LISTA DE FIGURAS	x
LISTA DE TABELAS	xii
SUMÁRIO	xiv
1. INTRODUÇÃO	15
2. MATERIAIS E MÉTODOS	18
2.1 <i>Área de Estudo</i>	18
2.2 <i>Descrição do Modelo de Fluxo Trófico</i>	19
2.3 <i>Dados para construção dos Modelos</i>	21
2.3.1 <i>Compartimentos não – peixes</i>	21
2.3.2 <i>Peixes</i>	22
2.4 <i>Cálculos dos parâmetros utilizados</i>	23
2.4.1 <i>Cálculo da Biomassa</i>	23
2.4.2 <i>Cálculo de PB</i>	23
2.4.3 <i>Cálculo de QB</i>	25
2.4.4 <i>Matriz de composição da dieta</i>	26
2.5 <i>Balanço, calibração e validação dos modelos</i>	27
2.6 <i>Descrição das análises tróficas</i>	27
2.6.1 <i>Análises estruturais</i>	27
2.7 <i>Índice de espécie-chave (Ksi)</i>	29
2.8 <i>Sobreposição de nicho</i>	29
2.9 <i>Propriedades globais dos ecossistemas</i>	30
3. RESULTADOS	32
3.1 <i>Calibração e Validação do modelo</i>	32
3.2 <i>Análises tróficas</i>	32
3.3 <i>Índice de espécie-chave</i>	49
3.4 <i>Sobreposição de nicho</i>	50
3.5 <i>Propriedades globais do ecossistema</i>	55
4. DISCUSSÃO	56

<i>4.1 Validação e descrição dos modelos</i>	56
<i>4.2. Detritivoria</i>	57
<i>4.3 Controle do ecossistema</i>	59
<i>4.4 Atributos ecossistêmicos</i>	59
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	62
REFERÊNCIAS	63

1. INTRODUÇÃO

As regiões tropicais são caracterizadas por um grande número de áreas alagáveis com alta diversidade biológica e elevada produtividade primária (Junk, 1989; Power *et al.*, 1995; Jepsen & Winemiller, 2002). Dentre essas áreas, o Pantanal Mato-grossense destaca-se como uma das maiores planícies de inundação com cerca de 147.574 km² (Alho, 2008). A alta diversidade da flora e da fauna alia-se às diferentes características do sistema, como a presença de rios, lagoas, brejos, vazantes, corixos (curso d'água natural com fluxo que se alterna em função da sazonalidade climática e hidrológica, que interliga mananciais como baías, lagoas, córregos e rios na planície alagável) e outros potenciais habitats para as espécies (Mourão, 1989; Alho & Gonçalves, 2005; Brasil, 2008).

A área de abrangência e o tempo de permanência do pulso de inundação do Pantanal influenciam a estruturação dos ambientes e a ciclagem de nutrientes, determinando a disponibilidade de habitat e alimento para os peixes e condicionando a abundância de suas populações (Alho *et al.*, 1987; Catella, 1992; Resende, 2008), pois esse pulso permite a conectividade entre os corpos de água e conseqüentemente, a migração das espécies entre os habitats (Thomaz *et al.*, 2007). Dessa forma, o regime hidrológico é um dos fatores responsáveis pela estruturação das comunidades e funcionamento das planícies de inundação (Junk *et al.*, 1989; Jepsen & Winemiller, 2002; Alho, 2008).

Além dos fatores físicos, as relações bióticas podem controlar a abundância das espécies e o desenvolvimento das comunidades. Dentro de uma teia trófica este controle pode ocorrer de quatro maneiras: *top-down*, *bottom-up*, *wasp-waist* e controle combinado (Hunter & Price, 1992; Cury *et al.* 2000; Achá & Fontúrbel, 2003; Libralato *et al.*, 2006). No controle *top-down* (de cima para baixo) os níveis tróficos mais altos determinam o tamanho efetivo dos níveis tróficos inferiores, através de efeitos diretos e indiretos das interações entre consumidores e recursos. Assim, a presença de carnívoros pode aumentar a produção primária ao controlar as populações de herbívoros. Este efeito indireto dentro de uma teia alimentar é conhecido como cascata trófica (Carpenter *et al.*, 1985; Leibold *et al.*, 1997; Pace *et al.*, 1999; Persson 1999; Biggs *et al.*, 2000; Power *et al.*, 2000; Dyer & Letourneau, 2003; Moore *et al.*, 2004).

No controle *bottom-up* (de baixo para cima), é a base da teia alimentar (produtores ou detritos) que regula a produtividade e abundância dos níveis tróficos

superiores. Dessa forma, o tamanho do nível trófico é determinado pela taxa de produção de seu alimento (Bundy & Pauly, 2001; Nielsen, 2001, Hunter, 2001; Bundy, 2004).

Espécies de níveis tróficos intermediários podem desempenhar um controle denominado *wasp-waist*, em que alterações na sua abundância ocasionam efeitos em seus predadores e presas (Rice, 1995; Cury *et al.*, 2000; Shannon *et al.*, 2004; Hunt & McKinnell, 2006). Ainda, há comunidades que são determinadas por um controle combinado, ou seja, com influência tanto dos produtores como dos consumidores (Achá & Fontúrbel, 2003; Libralato *et al.*, 2006).

As espécies que determinam tais controles são consideradas espécies-chave e alterações em suas abundâncias modificam toda a comunidade, uma vez que possuem papel preponderante na estabilização dos ecossistemas independente do valor de sua biomassa (Paine, 1969; Mills *et al.*, 1993; Power *et al.*, 1996, Berlow, 1999) ou nível trófico (Power *et al.*, 1996, Paine, 1995; Bond, 2001; Davic, 2003).

Através das análises das interações tróficas, em especial das espécies-chave, é possível prever o comportamento dos componentes de um sistema, sua estabilidade ou os mecanismos que permitem a coexistência de espécies. Estas interações permitem que se compreenda a dinâmica de toda a comunidade e servem como ferramentas auxiliares na gestão de ambientes explorados pela pesca (Angelini *et al.*, 2006) e na investigação ecológica (MacCann, 2000; Arias-González *et al.*, 2004; Dunne, 2006).

A modelagem de ecossistemas permite o estabelecimento do fluxo trófico entre os componentes de uma teia (produtores primários, consumidores e predadores) e fornece informações fundamentais sobre a ciclagem, produção primária e seu grau de resiliência (Christensen, 1995b; Christensen *et al.*, 2005). Embora a maioria dos estudos realizados com esta abordagem em ecossistemas aquáticos refira-se a ambientes marinhos, é possível e conveniente sua aplicação em ambientes de água doce que são mais suscetíveis às mudanças ambientais e desempenham papel fundamental como fonte de alimento em muitos países (FAO, 2002).

Neste trabalho, as interações tróficas e os fluxos de energia/matéria de três lagoas do Pantanal (MS) submetidas ao pulso de inundação anual, foram analisados através do modelo de equilíbrio de massas elaborado no software Ecopath (Polovina, 1984; Pauly *et al.*, 2000; Christensen & Walters, 2004; Christensen *et al.*, 2005) com os objetivos de:

(i) descrever os mecanismos que controlam a dinâmica das teias tróficas dos três ambientes;

(ii) identificar os principais grupos que atuam como espécies-chave;

(iii) identificar as lacunas de informação para estes ambientes do Pantanal Sul;

(iv) quantificar a comunidade ecotrófica e avaliar o grau de desenvolvimento dos ecossistemas.

Dessa forma as hipóteses a serem testadas são:

(H₁) Algumas espécies/compartimentos determinam a direção e o controle da dinâmica do ecossistema;

Predição: Espera-se que alguns predadores (*top-down*) e detritos (*bottom-up*) sejam identificados como espécie-chave.

(H₂) Os lagos apresentam atributos ecossistêmicos semelhantes;

Predição: Os ambientes em estudo são semelhantes, pois estão sujeitos ao pulso de inundação, estão localizados na mesma microbacia e possuem composição de espécies semelhantes.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

Este estudo foi realizado em três lagoas localizadas às margens dos rios Aquidauana e Miranda, situados ao Sul no Pantanal Mato-Grossense (Figura 1) cujas bacias hidrográficas somam uma área de drenagem de 47.000 km² (Carvalho, 1986). Contudo, a área que realmente contribui com a descarga líquida para o sistema é de aproximadamente 35.570 km² (Brasil, 1974), pois a área restante corresponde à parte baixa e considera-se que sua contribuição seja mínima para esses dois rios principais (Resende & Palmeira, 1999).

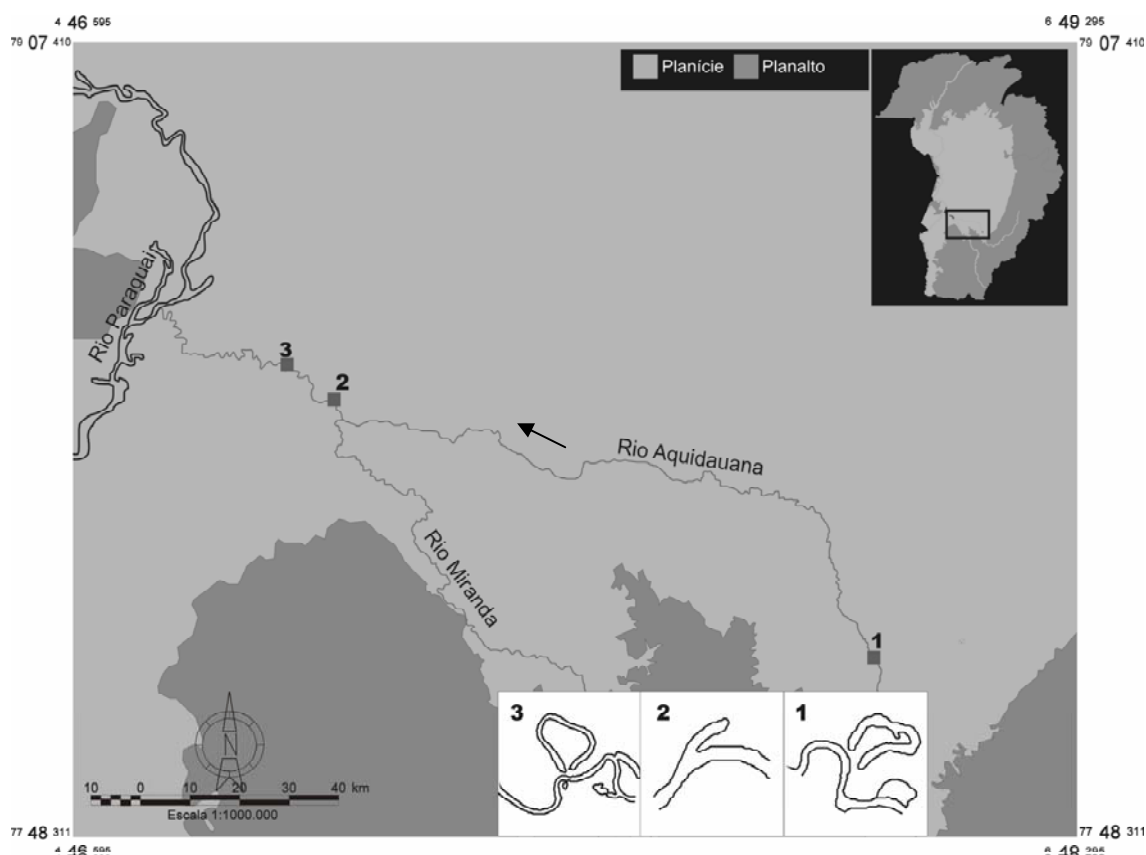


Figura 1 - Mapa da bacia hidrográfica do Rio Paraguai, na região estudada. No detalhe, os respectivos ambientes: Baía da Onça (1), Braço Morto Acima (2) e Braço Morto Abaixo (3).

O Rio Aquidauana tem uma extensão total de 653 km e uma área de drenagem de 15.700 Km². O rio nasce no Planalto de Maracajú - Campo Grande, a 700 m de altitude e ao atingir a planície passa a apresentar um curso sinuoso com a presença de

muitas lagoas marginais denominadas localmente como baías, ou ainda como lagos em formato de ferradura (*oxbow lakes*).

A Baía da Onça, primeiro sistema a ser modelado (ponto 1; Figura 1), está localizado no Rio Aquidauna entre as coordenadas 19° 33' 00 S e 57° 02' 16'' W e encontra-se na Fazenda Alegrete, município de Aquidauana à cerca de 60 km a jusante da cidade. A Baía da Onça é uma lagoa perene com área de 15,08 ha (0,1508 Km²) rodeada por mata ciliar e suas águas são desprovidas de macrófitas. Este ambiente une-se ao rio nos períodos de cheia ao final de dezembro e desconecta-se em meados de abril ou maio (Catella, 1992).

O Rio Miranda nasce também na serra do Maracajú, em Mato Grosso do Sul, e drena parcialmente áreas calcárias da serra do Bodoquena. Seu principal tributário pela margem direita é o Rio Aquidauana, que se une ao Rio Miranda na planície pantaneira (Embrapa, 1990).

O segundo sistema a ser modelado é um meandro abandonado, localizado no curso inferior do Rio Miranda, chamado de Braço Morto Acima, entre as coordenadas 19° 34' 29'' S e 57° 00' 19'' W (ponto 2; Figura 1). Trata-se de uma lagoa com área de 0,2875 Km² e com profundidade de 1 a 3 m entre os períodos de seca e cheia, que mantém ligação com o rio entre os meses de janeiro e setembro. Possui um estreitamento na sua parte mediana, desconectando-se do rio nos meses de secas pronunciadas, como novembro e dezembro. Nas margens próximas ao rio, há predomínio de mata ciliar e parte das suas águas são cobertas por macrófitas aquáticas (Resende, 2000c).

O terceiro sistema a ser modelado, Braço Morto Abaixo (ponto 3; Figura 1), localiza-se no rio Miranda (19° 30' 55'' S e 57° 05' 52'' W) e é também um meandro abandonado, com área de 0,3365 Km². A cobertura vegetal é semelhante à do Braço Morto Acima, com mata ciliar mais densa na margem direita. A profundidade desta lagoa varia de 0,5 a 3 m entre os períodos de cheia e seca e desconecta-se do rio normalmente em novembro (Resende, 2000c).

2.2 Descrição do Modelo de Fluxo Trófico

Para elaboração e quantificação dos modelos de teia trófica para as três áreas de estudo (Baía do Onça, Braço Morto Acima e Braço Morto Abaixo) foi utilizado o programa Ecopath 5.1. O programa ECOPATH da ICLARM (International Center of Living Aquatic Resources Management, Manila, Philipines) combina o trabalho

desenvolvido por Polovina (1984), para estimar a biomassa e o consumo de vários elementos de um ecossistema aquático, com a teoria de Ulanowicz (1986) para análises de fluxos entre os elementos do ecossistema. Essa união foi proposta por Pauly *et al.*, (1987) e permite a construção de modelos *steady-state* (estado estacionário) de ecossistemas (Christensen & Walters, 2004).

A equação básica do modelo ECOPATH é a de um sistema balanceado, em que o consumo de um predador (grupo) gera a mortalidade por predação de sua presa (grupo). Desta forma, as condições de equilíbrio num sistema existem quando a biomassa média anual para cada espécie (grupo) não varia de um ano para outro (Polovina, 1984; Christensen & Pauly, 1992b). Portanto, esta relação pode ser descrita da seguinte forma (Christensen & Pauly, 1992a):

Produção do grupo (i) = Mortalidade por predação sobre (i) + Outras mortalidades de (i) + Export de (i)

Que matematicamente é descrito no Ecopath por equações lineares simples:

$$B_i \times P_{Bi} \times E_{Ei} - \sum_j B_j \times Q_{Bj} \times DC_{ji} - EX_i = 0, \quad (1)$$

em que:

B_i – biomassa da presa (i)

P_{Bi} – produção / biomassa de (i)

E_{Ei} – eficiência ecotrófica de (i)

B_j – biomassa do predador (j)

Q_{Bj} – consumo / biomassa do predador (j)

DC_{ji} – fração da presa (i) na dieta do predador (j)

EX_i – export de (i), refere-se à biomassa pescada e/ou que migra para outros ecossistemas

Para cada um dos compartimentos inseridos no modelo há uma equação (1) e as interações tróficas entre os grupos são descritas pela matriz de dieta que apresenta quantitativamente as frações que cada grupo possui na dieta dos demais (Christensen & Pauly, 1992b). Portanto, para um ecossistema com n grupos (compartimentos) o sistema terá n equações diferenciais lineares, formando uma matriz.

Na elaboração do modelo é necessário pelo menos três dos quatro parâmetros populacionais de entrada para cada compartimento: biomassa (B), produção/biomassa (PB), consumo/biomassa (QB) ou eficiência ecotrófica (EE). Através da ligação da

produção de um grupo com os demais, é possível estimar o parâmetro que falta baseado no pressuposto de que a produção de um grupo finaliza-se num outro ponto do sistema (Christensen & Pauly, 1992a; Angelini & Gomes, 2008).

A eficiência ecotrófica (EE) exprime a proporção da produção de um dado grupo que é utilizado para a predação no sistema e apresenta uma escala que varia de 0 a 1, em que 1 é a completa utilização por outras espécies (Christensen *et al.*, 2000). O parâmetro EE é o principal instrumento utilizado para equilibrar o modelo, a fim de assegurar que nenhum grupo seja predado além do seu nível de produção (Christensen *et al.*, 2000; Kavanagh *et al.*, 2004).

Parâmetros populacionais adicionais aos mencionados acima, necessários para a entrada no modelo Ecopath, incluem a composição da dieta, a migração líquida, o acúmulo de biomassa e dados de pesca. Ao combinar todos esses dados forma-se um cenário em que as relações entre predadores e presas são descritas. Assim, através das estimativas destes parâmetros é possível quantificar os fluxos do sistema, suas propriedades holísticas (como produção primária/respiração, produção líquida do sistema, biomassa/ fluxos totais, índice de ciclagem de Finn, ascendência e overhead) e avaliar o impacto direto e indireto de um componente sobre outro através da matriz de impacto trófico (Leontief, 1951; Wulff *et al.*, 1989; Christensen & Pauly, 1992a; Vasconcellos *et al.*, 1997; Pauly *et al.*, 2000).

No presente trabalho, não foram inseridos dados de pesca e taxa de migração das espécies, uma vez que a maioria das espécies encontradas nestas lagoas marginais não é comercializada na região, nem realiza migrações reprodutivas.

2.3 Dados para construção dos Modelos

Os ambientes em estudo foram escolhidos em razão da existência de informações suficientes para a modelagem que foram coletadas e disponibilizadas pela EMBRAPA Pantanal na cidade de Corumbá (MS) no período de 1989 a 1990.

Para os compartimentos que agruparam várias espécies, as estimativas foram derivadas das propriedades da espécie dominante dentro do agrupamento. O principal critério de agrupamento foi a composição da dieta das espécies.

2.3.1 Compartimentos não - peixes

Os compartimentos não-peixes disponíveis para compor os modelos foram fitoplâncton, macrófitas aquáticas, zooplâncton, insetos aquáticos, insetos terrestres,

aves, répteis e mamíferos. No modelo da Baía da Onça não foi inserido o compartimento macrófitas, pois este grupo biológico não foi encontrado nesta área (Catella, 1992). Os valores de B, PB, e QB para estes grupos foram obtidos através da literatura e/ou estimados pelo programa Ecopath (Tabela 1).

Tabela 1. Valores estimados e referências bibliográficas utilizadas para os compartimentos não-peixes nos três modelos analisados. Para o modelo da Baía da Onça o compartimento Macrófitas não foi inserido.

Compartimentos	Referências utilizadas
Fitoplâncton	(B) Estimado pelo Ecopath e (PB) obtido de Angelini & Agostinho (2005b)
Macrófitas	(B) Estimado pelo Ecopath e (PB) obtido de Angelini & Agostinho (2005b)
Zooplâncton	(B) Estimado pelo Ecopath, (PB) e (QB) obtidos de Angelini & Agostinho (2005b)
Insetos Aquáticos	(B) Estimado pelo Ecopath e (PB) obtido de Angelini & Agostinho (2005b)
Insetos Terrestres	(B) Estimado pelo Ecopath e (PB) obtido de Angelini & Agostinho (2005b)
Aves	(B), (PB) e (QB) retirados de Villanueva <i>et al.</i> (2006a)
Répteis	(B), (PB) e (QB) retirados de Villanueva <i>et al.</i> (2006a)
Mamíferos	(B), (PB) e (QB) retirados de Villanueva <i>et al.</i> (2006a)

Todos os valores da Tabela 1 foram transformados em toneladas por km², através de tabelas de conversão (Optiz, 1991) e calibrados no próprio Ecopath.

2.3.2 Peixes

As informações ictiológicas usadas na elaboração do modelo da Baía da Onça foram descritas em Catella (1992) e se referem à 31 espécies de peixes em um modelo de 39 grupos biológicos. As amostragens da ictiofauna para a lagoa Baía da Onça (área 1) foram realizadas mensalmente no período de junho a dezembro/1988 e maio e junho/1989 utilizando redes de arrasto com malha de 13,3 mm entre nós opostos, com área amostral de 6726,2 m² (Catella, 1992). Para o presente trabalho foram consideradas as 31 espécies com maior biomassa por área, representando aproximadamente 98% da biomassa total.

Para os modelos das lagoas Braço Morto Acima e Braço Morto Abaixo, os dados foram coletados no mesmo período e descritos em Resende (1996, 1998a, 1998b, 2000a, 2000b). Um total de 38 compartimentos foi utilizado para compor estes dois modelos, com 29 espécies de peixes cada.

Para o Braço Morto Acima e Braço Morto Abaixo as amostragens da ictiofauna foram realizadas através de 11 coletas no período de setembro/1989 a novembro/1990, respectivamente nos meses de setembro a dezembro de 1989 e nos meses de janeiro, fevereiro, março, maio, setembro e novembro de 1990. As amostras foram coletadas com rede de arrasto de 30 m de comprimento, 6,6 m de altura e malha de 16 mm entre nós opostos. A área amostral para cada uma das localidades foi de 6530,3 m² (Resende, 1996, 1998a, 1998b, 2000a, 2000b). As espécies escolhidas para compor os modelos foram similares àquelas abordadas no modelo da Baía da Onça, exceto *C. kincaidi* e *H. edentatus* que não foram encontradas nestas localidades.

2.4 Cálculos dos parâmetros utilizados

2.4.1 Cálculo da Biomassa

Devido ao fato de que as coletas nos três ambientes modelados foram realizadas com rede de arrasto, o valor de Biomassa (B) foi então calculado pela soma dos pesos individuais dos peixes dividida pelas respectivas áreas de arrasto.

2.4.2 Cálculo de PB

Para estimar o valor de Produção/Biomassa (PB) para os compartimentos dos peixes foi calculada a mortalidade natural (M) pela relação empírica de Pauly (1980):

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

em que:

M – mortalidade natural (ano⁻¹);

K – constante de crescimento (ano⁻¹);

L_∞ - comprimento assintótico ou infinito (cm);

T – temperatura média anual da água do sistema em estudo (26° C);

Esta relação empírica representa PB, uma vez que PB=M (Allen, 1971). A mortalidade natural, em condições de equilíbrio é considerada como a quantidade total de tecido produzido por uma população durante um determinado período de tempo (Ivlev, 1945).

Dentre os parâmetros necessários para o cálculo de M, deve-se estimar a velocidade de crescimento K que pode ser obtida utilizando-se a rotina do programa Fisat da FAO (FAO – ICLARM, 1996). Esta rotina estima a aderência da Curva de Crescimento de Von Bertalanffy aos dados de frequência de comprimento durante o

período avaliado. Contudo, para sua utilização é necessário que haja no mínimo coletas bimensais. Portanto, para os referidos modelos, os valores de K foram obtidos através da literatura (Tabela 2) e/ou calculados a partir da relação empírica da literatura (Petreire & Angelini, 2009):

$$K = 0,665 - 0,0055 \times (L_{\infty})$$

O comprimento infinito (L_{∞}) foi estimado através do comprimento do maior peixe coletado (L_{max}), aplicando-se a equação:

$$L_{\infty} = L_{max} \times 1,05$$

Tabela 2. Valores de K (Constante de crescimento de Von Bertalanffy) para as espécies de peixes, usadas nos três modelos.

Nº	Espécies	K	Fonte
1	<i>Acestrorhynchus spp</i>	0,26	Vazzoler <i>et al.</i> , (1997)
2	<i>Astyanax altiparanae</i>	1,32	Froese & Pauly (2009)
3	<i>Auchenipterus nuchalis</i>	0,61	Vazzoler <i>et al.</i> , (1997)
4	<i>Chaetobranchopsis australis</i>	0,81	Froese & Pauly (2009)
5	<i>Curimatella dorsalis</i>	0,57	Froese & Pauly (2009)
6	<i>Cynopotamus kincaidi</i>	0,96	Froese & Pauly (2009)
7	<i>Gymnogeophagus balzanii</i>	0,81	Froese & Pauly (2009)
8	<i>Hemiodus orthonops</i>	0,61	Froese & Pauly (2009)
9	<i>Hemisorubim platyrhynchus</i>	0,26	Angelini & Agostinho (2005a)
10	<i>Hoplias malabaricus</i>	0,27	Vazzoler <i>et al.</i> , (1997)
11	<i>Hypophthalmus edentatus</i>	0,21	Froese & Pauly (2009)
12	<i>Hypostomus plecostomus</i>	0,44	Vazzoler <i>et al.</i> , (1997)
13	<i>Leporinus spp</i>	0,25	Froese & Pauly (2009)
14	<i>Loricaria spp</i>	0,52	Froese & Pauly (2009)
15	<i>Loricariichthys spp</i>	0,51	Angelini & Agostinho (2005a)
16	<i>Moenkhausia spp</i>	0,85	Cunha <i>et al.</i> , (2007)
17	<i>Pimelodella spp</i>	0,56	Petreire & Angelini (2009)
18	<i>Pimelodus spp</i>	0,35	Vazzoler <i>et al.</i> , (1997)
19	<i>Plagioscion ternetzi</i>	0,77	Froese & Pauly (2009)
20	<i>Potamorhina squamoralevis</i>	0,53	Petreire & Angelini (2009)
21	<i>Psectrogaster curviventris</i>	0,56	Petreire & Angelini (2009)
22	<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	0,11	Froese & Pauly (2009)
23	<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>	0,34	Froese & Pauly (2009)
24	<i>Roeboides spp</i>	0,77	Capistrano-Santana <i>et al.</i> , (2004)
25	<i>Schizodon borelli</i>	0,34	Froese & Pauly (2009)
26	<i>Serrasalmus spp</i>	0,74	Froese & Pauly (2009)
27	<i>Steindachnerina spp</i>	0,54	Petreire & Angelini (2009)
28	<i>Sturisoma robustum</i>	0,52	Petreire & Angelini (2009)
29	<i>Tetragonopterus argenteus</i>	1,62	Froese & Pauly (2009)
30	<i>Trachydoras paraguayensis</i>	1,02	Froese & Pauly (2009)
31	<i>Triportheus spp</i>	1,05	Froese & Pauly (2009)

2.4.3 Cálculo de QB

O consumo é definido como a ingestão de alimento por uma espécie num dado período de tempo. A razão Q/B (Consumo/Biomassa) é definida como o número de vezes que a população consome seu próprio peso ao ano (Pauly, 1986). Para calcular QB foi usada a equação empírica de Palomares & Pauly (1998):

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

em que:

QB - razão anual de Consumo/Biomassa;

W_{∞} - peso assintótico (gramas de peso úmido);

T' - inversa da temperatura média da água;

$$T' = [1000 / (26^{\circ} \text{ C} + 273,15)]$$

Para o cálculo do índice da forma da nadadeira caudal foi utilizada a seguinte equação:

$$\text{Ar} = h^2 / S$$

em que:

Ar – índice da forma da nadadeira caudal;

h – altura da nadadeira (mm);

S – superfície da nadadeira (mm²)

H e D – índice do tipo de alimento: H = 1 para herbívoros; D = 1 para detritívoros e iliófagos; H = D = 0 para carnívoros;

O peso assintótico foi calculado através da relação peso e comprimento:

$$W_{\infty} = a \times L_{\infty}^b$$

Os coeficientes (a e b) para cada espécie de peixe foram obtidos através do Fishbase (Tabela 3).

Tabela 3. Parâmetros utilizados para as espécies nos modelos. Lmax – Comprimento máximo da espécie; L ∞ - Comprimento assintótico (cm); a – Coeficiente linear; b – Coeficiente angular; k – Constante de crescimento da espécie; W ∞ - Peso assintótico (g) e HA – Hábito Alimentar.

Peixes	Lmax	L∞	Ar	a	b	W∞	HA
1 <i>Acestrorhynchus spp</i>	20,00	21,00	5,29	0,016	3,00	148,176	Piscívoro
2 <i>A. altiparanae</i>	17,50	18,30	2,91	0,038	2,88	166,249	Onívoro
3 <i>A. nuchalis</i>	18,00	18,90	2,94	0,033	2,99	216,339	Piscívoro
4 <i>C. australis</i>	13,00	13,60	1,86	0,023	2,97	54,084	Onívoro
5 <i>C. dorsalis</i>	14,40	15,10	2,72	0,016	3,00	55,306	Detritívoro
6 <i>C. kincaidi</i>	25,80	27,00	3,55	0,017	3,04	385,646	Onívoro
7 <i>G. balzanii</i>	12,00	12,60	2,21	0,023	2,97	42,641	Onívoro
8 <i>H. orthonops</i>	17,50	18,30	3,28	0,016	3,00	56,000	Herbívoro
9 <i>H. platyrhynchus</i>	37,30	39,10	2,59	0,013	3,02	840,419	Piscívoro
10 <i>H. malabaricus</i>	35,00	36,70	1,77	0,013	3,12	994,366	Piscívoro
11 <i>H. edentatus</i>	50,50	53,00	1,92	0,007	3,08	1433,833	Onívoro
12 <i>H. plecostomus</i>	24,40	25,60	2,19	0,010	3,00	168,166	Detritívoro
13 <i>Leporinus spp</i>	40,00	42,00	2,66	0,015	3,14	1875,401	Onívoro
14 <i>Loricaria spp</i>	24,60	25,80	1,16	0,018	2,88	209,986	Detritívoro
15 <i>Loricariichthys spp</i>	30,00	31,50	1,16	0,018	2,88	152,221	Detritívoro
16 <i>M. dichrourea</i>	10,00	10,50	3,48	0,017	3,04	21,620	Onívoro
17 <i>Pimelodella spp</i>	17,00	17,80	1,38	0,017	3,00	96,686	Onívoro
18 <i>Pimelodus spp</i>	30,00	31,50	3,11	0,015	3,01	1644,526	Onívoro
19 <i>P. ternetzi</i>	35,00	36,70	1,65	0,013	3,05	772,642	Piscívoro
20 <i>P. squamoralevis</i>	23,40	24,50	3,57	0,016	3,00	237,321	Detritívoro
21 <i>P. curviventris</i>	17,10	17,90	4,89	0,016	3,00	92,614	Detritívoro
22 <i>P. corruscans</i>	152,00	159,00	1,31	0,006	3,16	54005,240	Piscívoro
23 <i>P. fasciatum</i>	104,00	109,00	1,19	0,011	3,00	14993,370	Piscívoro
24 <i>Roeboides spp</i>	18,00	18,90	2,11	0,017	3,04	21,620	Piscívoro
25 <i>S. borelli</i>	27,80	29,10	4,41	0,016	3,05	471,068	Herbívoro
26 <i>Serrasalmus spp</i>	30,00	31,50	4,42	0,014	3,34	800,429	Piscívoro
27 <i>Steindachnerina spp</i>	20,50	21,60	3,59	0,016	3,00	159,569	Detritívoro
28 <i>S. robustum</i>	25,00	26,20	5,25	0,019	2,88	232,191	Detritívoro
29 <i>T. argenteus</i>	11,20	11,70	2,23	0,018	3,04	32,308	Onívoro
30 <i>T. paraguayensis</i>	10,40	10,90	3,45	0,017	2,99	21,614	Onívoro
31 <i>Triporthesus spp</i>	16,30	17,10	2,31	0,099	2,53	130,641	Onívoro

2.4.4 Matriz de composição da dieta

A matriz de composição da dieta foi determinada pela análise de conteúdo estomacal fornecidas por Catella (1992) e Resende (1996, 1998a, 1998b, 2000a, 2000b).

Embora a sazonalidade seja uma característica marcante na região do Pantanal Mato-grossense, não foram observadas diferenças temporais na composição da dieta (Tabela 3) das espécies o que determinou a elaboração de um modelo anual para cada ambiente.

2.5 Balanço, calibração e validação dos modelos

Os modelos foram equilibrados através da verificação dos valores da Eficiência Ecotrófica, que devem variar entre 0 e 1 e que são calculados pelo Ecopath (Christensen & Pauly, 1992a) e nos casos em que houve inconsistência destes valores, foram realizados ajustes nos dados de entrada, especialmente na matriz de composição da dieta ou através da rotina *Automatic Mass Balance*.

O índice de Pedigree foi calculado para quantificar a incerteza associada ao valor de entrada dos parâmetros B, PB, QB e dieta (Christensen *et al.*, 2005) através de uma descrição dos dados e de sua confiabilidade (alta ou baixa precisão) como por exemplo informações de outros modelos Ecopath, informações da literatura, estimativas de experts, entre outras. Deste modo, o Ecopath atribui um valor de qualidade à informação (0 a 1) e ao final calcula a média (Índice de Pedigree) de todos os parâmetros de grupos dos modelos, o que fornece uma estimativa geral da qualidade dos dados de entrada de cada modelo (Christensen *et al.*, 2005; Morissette, 2006).

A validação dos modelos foi feita pela rotina Ecoranger (Pauly & Christensen, 1996) que a partir do índice de Pedigree, modifica os dados de entrada com menores valores de índices de Pedigree, executa o Ecopath e compara os resultados das execuções destas modificações, com os do modelo original. Este procedimento é realizado 10.000 vezes das quais pelo menos 5% devem estar dentro da variação do modelo, isto é, tem que apresentar uma baixa Soma de Mínimos Quadrados (Christensen *et al.*, 2005). A modificação dos valores para a execução é feita conforme distribuições de frequência previamente selecionadas (uniforme, triangular ou normal) e neste estudo foi utilizada a distribuição normal com 10.000 execuções.

2.6. Descrição das análises tróficas

2.6.1 Análises estruturais

Nível trófico (NT)

O nível trófico é uma medida adimensional usada para quantificar os tipos de recursos alimentares de um organismo. Esta simplificação das relações tróficas determina a distribuição dos fluxos de entrada e saída que contribuem para o próximo nível (Christensen *et al.*, 2005).

O nível trófico fracionado foi estimado para cada grupo representando uma medida da média do nível trófico em que um grupo está recebendo energia (Odum & Heald, 1972). A rotina atribui o valor 1 ao nível trófico dos produtores primários e detritos e valor de $1 +$ (média ponderada das presas) para os consumidores, resultando em valores que correspondem ao nível trófico do grupo (Levine, 1980, Christensen *et al.*, 2005).

Transferência de energia

Os níveis tróficos de cada componente foram agrupados em níveis tróficos discretos (1, 2, 3, 4 e 5) o que facilita a compreensão da eficiência de transferência de energia no sistema (Lindeman, 1942). Esta eficiência é a fração do consumo total de um nível trófico transferida ao posterior (Ulanowicz, 1995, Christensen *et al.*, 2005).

Índice de onivoria (IO)

O Índice de onivoria agrega as variações dos diferentes níveis tróficos na dieta do consumidor. Os valores próximos de 0 referem-se a um consumidor especialista, enquanto valores próximos a 1 indicam grupos com alta plasticidade alimentar (Pauly *et al.*, 1993). O Ecopath calcula o IO para todo o sistema como uma média do índice de cada grupo ponderado pelo logaritmo do consumo da dieta de cada consumidor (Christensen *et al.*, 2000).

Matriz de impacto trófico misto (MTI)

A matriz de impacto trófico misto foi utilizada para avaliar as interações diretas e indiretas entre as espécies (Ulanowicz & Puccia, 1990; Christensen & Pauly, 1992a e 1992b; Christensen, 1995a). Os elementos i e j da matriz (MTI_{ij}) representam as interações entre o grupo impactante i e o grupo impactado j (Christensen *et al.*, 2005). Através deste procedimento é possível avaliar os impactos positivos e negativos entre as espécies, o que fornece evidências sobre o tipo de controle nos sistemas.

A matriz de impacto trófico misto simula o impacto do aumento de 10% da biomassa de um compartimento impactante (linha) sobre um compartimento impactado (coluna), indicado na matriz em um determinado tempo t para um tempo $t+1$ (Christensen *et al.*, 2005).

2.7 Índice de espécie-chave (K_{Si})

O índice de espécie-chave (Libralato *et al.*, 2006), foi utilizado para avaliar quais espécies apresentam maior impacto potencial na teia trófica. O método para identificação de espécies-chave (ou grupo de espécies) resulta da análise da matriz de impacto trófico misto. Por definição, espécies-chave são aquelas que mesmo apresentando baixa biomassa, possuem um importante papel na estrutura do ecossistema (Power *et al.*, 1996). Portanto, elas podem ser identificadas a partir da relação entre o efeito relativo total (ei), calculado a partir da matriz de impacto trófico e a contribuição da biomassa do grupo para a teia trófica (pi), como descrito abaixo:

$$K_{Si} = \log [ei (1 - pi)],$$

em que:

K_{Si} - Índice de espécie-chave;

ei - raiz de $\sum m^2_{ij}$, em que m_{ij} é calculado a partir da matriz de impacto trófico, i.e., são os impactos positivos ou negativos de um grupo sobre os demais, portanto ei é uma medida dos efeitos de cada grupo em todos os outros da cadeia alimentar (incluindo os indiretos). O efeito da mudança de biomassa do grupo em si mesmo (i.e, m_{ii}) não é incluído.

pi - é a contribuição do grupo funcional para a biomassa total da teia alimentar, $pi = B_i / \text{Total } B$, onde B_i – biomassa do grupo impactado dividida pela biomassa total (exceto detritos).

Este índice é elevado quando os grupos funcionais apresentam baixa biomassa no sistema e alto efeito sobre o conjunto de espécies na teia trófica, obedecendo à definição de espécie-chave. Através desta análise é possível inferir sobre o tipo de controle que rege o ecossistema (Libralato *et al.*, 2006).

2.8 Sobreposição de nicho

A sobreposição de nicho é medida através de um índice de simetria baseado no coeficiente de competição derivados da equação de Lotka-Volterra e obtidos a partir do índice de similaridade de Jaccard (Pianka, 1973). Este índice é usado para descrever o aspecto trófico da partição de nicho das espécies atuando tanto como presas ou predadoras. Os valores variam de 0 a 1, de forma que zero indica grupos que apresentam pouca semelhança na composição de dieta e valores próximos a 1 para grupos similares (Christensen *et al.*, 2005).

2.9 Propriedades globais dos ecossistemas

Algumas propriedades globais dos ecossistemas foram utilizadas para descrever o estado de desenvolvimento dos ambientes e auxiliar na comparação entre eles (Odum, 1969). Estas estimativas auxiliam no processo de comparação entre os ambientes estudados.

Fluxos totais do sistema (TF)

Esta estimativa representa o tamanho do sistema em termos de fluxo e é útil para comparações entre os ecossistemas. Os fluxos totais do sistema (TF) resulta da soma de quatro fluxos principais: (1) consumo total, (2) todas as exportações, (3) fluxos respirados e (4) todos os fluxos para detritos (Ulanowicz, 1986; Christensen *et al.*, 2005).

Produção primária total / Respiração (PP/R)

A Produção Primária líquida total (PP) é a soma da produção realizada pelos produtores (fitoplâncton e macrófitas) subtraindo-se a respiração. A razão PP/R descreve a maturidade dos sistemas que, quando maduros, atingem valores próximos de um. Nas fases iniciais de desenvolvimento a produção excede a respiração (Christensen *et al.*, 2005) pois o sistema precisa acumular biomassa para crescer.

Produção líquida do sistema (PL)

A Produção Líquida do Sistema (PL) é representada pela diferença entre a produção primária e secundária totais e a respiração total. Assim, a Produção Líquida (PL) do sistema deve ser próxima de zero em ambientes equilibrados (Odum, 1969), pois o uso de recursos torna-se mais eficiente com o aumento da taxa de ciclagem interna, conseqüentemente, com o aumento da complexidade (Margalef, 1963). Sistemas que recebem altas concentrações de material alóctone apresentam valores negativos para este atributo (Christensen *et al.*, 2005).

Biomassa / Fluxos totais (B/TF)

A razão B/TF no sistema é utilizada para avaliar se a biomassa total é mantida pela energia disponível no sistema e é esperado que esta razão aumente com a maturidade (Christensen, 1995b).

Índice de ciclagem de Finn e Comprimento do caminho (Finn %, CC)

O índice de ciclagem de Finn representa a proporção de fluxos reciclados no sistema (Finn, 1976) e é utilizado como uma medida de maturidade, resiliência e estabilidade do sistema (Angelini & Gomes, 2008). A ciclagem de nutrientes é mais representativa quanto maior for o comprimento médio dos caminhos que a energia faz para alcançar outro compartimento. O comprimento médio do caminho (CC) é calculado como o total de fluxos do sistema/(exportação total + respiração total). Desta maneira, estes atributos relacionam-se de forma positiva com a maturidade dos ecossistemas (Odum, 1969; Finn, 1980; Christensen & Pauly, 1993).

Índice de conectividade (IC)

O índice de conectividade é a relação entre o número de ligações reais entre os grupos e o número de ligações teoricamente possíveis $(N - 1)^2$, para N grupos (Christensen & Walters, 2004; Christensen *et al.*, 2005). Este índice está associado com a maturidade, pois se espera a mudança de uma estrutura linear para uma estrutura em teia, isto é, com um número maior de ligações, à medida que o sistema amadurece (Odum, 1969; Gardner & Ashby, 1970).

Razão de Schödinger (Schö)

A estabilidade dos sistemas pode ser verificada através da Razão de Schödinger, que é calculada pela razão entre o total de fluxos exportados do sistema dividido pelo total de fluxos respirados. Portanto, o aumento desta razão revela a capacidade do ecossistema em queimar energia, ou seja, sua aptidão para suportar distúrbios (Odum, 1969; Angelini & Gomes, 2008).

Ascendência e Overhead (A, O)

A Ascendência (A) e o Overhead (O) são propriedades complementares que derivam da Teoria da Informação e referem-se respectivamente à quantidade de informação ordenada e desordenada dentro dos sistemas. À medida que o ecossistema se desenvolve, o Overhead tende a aumentar e a Ascendência a diminuir (Christensen, 1995b; Müller, 1997; Angelini, 2002). Estas estimativas são realizadas pelo próprio programa Ecopath.

3. RESULTADOS

3.1 Calibração e Validação do modelo

Dentre os três modelos propostos, a Baía da Onça e o Braço Morto Acima tiveram uma calibração mais simples já que os valores originais inseridos nos modelos permitiram um equilíbrio mais rápido. A lagoa Braço Morto Abaixo, foi modelada com cinco componentes (*P. curviventris*, *Moenkhausia spp*, *T. paraguayensis*, *Curimatella spp*, *Pimelodella spp*) com eficiência ecotrófica (EE) maior que três e estes componentes foram equilibrados com a rotina *automatic mass balance*.

O índice de Pedigree foi de 0,707, 0,608 e 0,590 para os modelos Baía da Onça, Braço Morto Acima e Braço Morto Abaixo, respectivamente, indicando que esses valores encontram-se dentro da variação esperada de qualidade para os modelos Ecopath (Christensen *et al.*, 2000; Villanueva *et al.*, 2006b).

Através da rotina Ecoranger, o modelo da Baía da Onça apresentou o maior número de execuções aceitáveis (200/10.000) com mínimo de resíduos de 159,067, em relação ao Braço Morto Acima (85/10.000) com mínimo de resíduo de 172,382 e Braço Morto Abaixo com 27 execuções aceitas num total de 10.000 com o mínimo de resíduos de 202,463. Isto indica que os modelos são válidos, pois os valores médios calculados pelo Ecoranger para cada parâmetro são similares aos valores de entrada originais.

3.2 Análises tróficas

As estimativas e/ou os valores de entrada de B, PB, QB, EE, NT e IO e número de caminhos, obtidos para cada modelo, são apresentados nas Tabelas 4, 5 e 6. De maneira geral os valores de B, PB e QB para as espécies de peixes foram os mesmos nos três modelos, porém os valores de B para os compartimentos Fitoplâncton, Macrófitas, Mamíferos, Répteis, Aves, Insetos Aquáticos e Terrestres foram equilibrados pelo Ecopath. A matriz de composição da dieta para cada sistema está representada nas Tabelas 7, 8 e 9 que evidenciam a similaridade na dieta das espécies nos três ambientes.

No modelo da Baía da Onça, o maior NT dos grupos foi de 4,16 e entre os peixes os maiores valores observados foram para as espécies *H. malabaricus* (3,50), *P. corruscans* (3,50), e *P. fasciatum* (3,43). No Braço Morto Acima, o maior valor para o NT trófico foi de 4,31 (Mamíferos). Entre os peixes *Pseudoplatystoma fasciatum* (3,35), *P. ternetzi* (3,33) e *H. malabaricus* (3,32) foram as espécies que apresentaram os

maiores valores para o NT. O maior valor para o NT do Modelo Braço Morto Abaixo foi de 4,32 (Mamíferos). Neste modelo, quatro espécies de peixes (*H. malabaricus*=3,47; *P. ternetzi*=3,41; *Acestrorhynchus spp*=3,33 e *Serrasalmus spp*=3,3) apresentaram, respectivamente, os maiores valores para níveis tróficos entre os peixes. Os compartimentos Mamíferos, Aves e Répteis apresentaram os maiores valores de níveis tróficos nos três modelos.

Os valores obtidos do Índice de Onivoria (IO) para os modelos foram baixos quando comparados com outros modelos, o que possivelmente indica a especialização principalmente das espécies com baixos NTs. Assim, é interessante notar que nove grupos (entre os peixes) do modelo da Baía da Onça que ocupam níveis tróficos superiores (acima de 3) apresentaram IO superiores a 0,25, enquanto há seis grupos do Braço Morto Abaixo e apenas três grupos do Braço Morto Acima que apresentam IO superiores a 0,25 (Tabelas, 4, 5 e 6).

Nos três modelos (Tabelas 4, 5 e 6), as espécies *A. altiparanae*, *Triportheus spp*, *Pimelodus spp*, *Pimelodella spp*, *Roeboides spp* e *H. edentatus* situadas entre os níveis tróficos intermediários (entre 2 e 3) apresentaram Índice de Onivoria acima de 0,25 pois, possuem uma dieta diversificada incluindo itens como fitoplâncton, macrófitas aquáticas, zooplâncton, insetos terrestres, insetos aquáticos e materiais orgânicos (detritos e import).

A baixa EE dos compartimentos dos Répteis, Aves e Mamíferos (EE=0) para os três modelos (Tabela 4, 5 e 6) reflete a ausência da predação sobre estes grupos no sistema, embora a baixa EE seja uma característica dos predadores de topo, cuja mortalidade é explicada principalmente pela mortalidade natural nos modelos de ecossistemas (Christensen *et al.*, 2005). Nos três modelos, em geral, os valores de EE para os compartimentos são elevados, evidenciando a importância de todos eles como presa e/ou predador nos sistemas (Tabelas 4, 5 e 6).

Os valores de PB são mais elevados para os organismos de níveis tróficos inferiores nos três modelos, tais como zooplâncton, insetos aquáticos e insetos terrestres (Tabelas 4, 5 e 6). Isto se deve ao fato destes organismos apresentarem ciclo de vida curto e incluírem em sua dieta grandes quantidades de recursos como fitoplâncton, macrófitas e material em decomposição. Portanto, eles atuam como elos entre os principais produtores primários e os consumidores de níveis tróficos mais elevados.

A biomassa total dos peixes foi menor na Baía da Onça (30.42 t/km²) em relação ao Braço Morto Abaixo (35.47 t/km²) e Braço Morto Acima (46.31 t/km²). Nota-se que

nos três ambientes modelados a maior biomassa (B) e produção/biomassa (PB) para o grupo dos peixes, encontram-se entre os níveis tróficos 2 e 3 (Figura 2 e Tabela 10). Na Tabela 10 observa-se ainda que a biomassa do NT I é menor no modelo da Baía da Onça devido à ausência do compartimento Macrófitas.

Tabela 4. Valores calibrados para o modelo da Baía da Onça. NT- Nível Trófico; B – Biomassa; PB – Produção/Biomassa; QB – Consumo/Biomassa; EE – Eficiência Ecotrófica; IO – Índice de Onivoria; NC – Número de Caminhos. Valores em negrito foram estimados pelo Ecopath.

Compartimentos	NT	B	PB	QB	EE	IO	NC
1 Fitoplâncton	1,00	4,91	250,00	-	0,20	0,00	-
2 Mamíferos	4,08	0,43	1,50	3,65	0,00	0,31	2085
3 Répteis	4,16	0,10	0,25	0,80	0,00	0,25	2023
4 Aves	3,62	0,10	0,30	47,20	0,00	0,28	155
5 Zooplâncton	2,00	2,30	55,00	250,00	0,70	0,00	2
6 Insetos aquáticos	2,00	3,78	10,40	40,00	0,70	0,10	1
7 Insetos terrestres	2,00	2,15	25,00	250,00	0,70	0,13	1
8 <i>Schizodon borellii</i>	2,17	0,66	0,87	55,99	0,78	0,32	1
9 <i>Sturisoma robustum</i>	2,00	0,40	1,19	55,78	0,94	0,01	1
10 <i>Tetragonopterus argenteus</i>	2,94	0,11	3,11	18,73	1,00	0,06	5
11 <i>Chaetobranchopsis australis</i>	2,57	0,27	1,90	15,71	0,92	0,24	5
12 <i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>	3,43	0,93	0,61	4,39	0,86	0,45	798
13 <i>Hemiodus orthonops</i>	2,10	0,28	1,46	69,66	0,83	0,21	4
14 <i>Hypostomus plecostomus</i>	2,00	1,33	1,07	33,20	0,91	0,00	1
15 <i>Psectrogaster curviventris</i>	2,00	3,48	1,40	62,81	0,97	0,01	1
16 <i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	3,50	0,10	0,26	3,46	0,66	0,49	489
17 <i>Moenkhausia spp</i>	2,99	5,36	2,12	25,84	0,99	0,18	6
18 <i>Loricaria spp</i>	2,00	0,15	1,19	26,06	0,72	0,01	1
19 <i>Potamorhina squamoralevis</i>	2,00	1,02	1,23	40,28	0,94	0,00	1
20 <i>Auchenipterus nuchalis</i>	2,98	0,29	1,44	14,56	0,85	0,02	5
21 <i>Leporinus spp</i>	2,04	0,17	0,97	12,72	0,85	0,04	3
22 <i>Plagioscion ternetzi</i>	3,31	0,27	1,40	8,77	0,90	0,27	108
23 <i>Acestrorhynchus spp</i>	3,41	0,15	0,81	24,64	0,84	0,39	248
24 <i>Hemisorubim platyrhynchus</i>	3,34	0,11	0,68	10,32	0,85	0,19	108
25 <i>Hypophthalmus edentatus</i>	2,25	0,73	0,54	8,14	0,87	0,18	3
26 <i>Cynopotamus kincaidi</i>	3,14	0,26	1,75	14,54	0,92	0,29	66
27 <i>Trachydoras paraguayensis</i>	2,65	0,10	2,35	25,67	0,81	0,22	6
28 <i>Hoplias malabaricus</i>	3,50	1,32	0,71	8,53	0,92	0,39	358
29 <i>Serrasalmus spp</i>	3,30	0,58	1,57	14,64	1,00	0,41	68
30 <i>Gymnogeophagus balzanii</i>	2,56	0,12	1,94	17,63	0,95	0,24	6
31 <i>Pimelodus spp</i>	2,74	1,78	0,87	11,70	0,90	0,27	5
32 <i>Loricariichthys spp</i>	2,00	0,70	1,16	25,51	0,95	0,01	1
33 <i>Roeboides spp</i>	3,20	1,06	2,08	21,48	1,00	0,43	11
34 <i>Steindachnerina spp</i>	2,00	1,82	1,30	52,78	0,98	0,00	2
35 <i>Curimatella dorsalis</i>	2,00	5,54	1,47	18,43	0,95	0,00	1
36 <i>Triporthes spp</i>	2,72	0,79	2,11	14,30	1,00	0,33	6
37 <i>Pimelodella spp</i>	2,93	0,42	1,40	12,73	0,93	0,24	32
38 <i>Astyanax altiparanae</i>	2,59	0,12	2,40	15,27	0,86	0,31	4
39 Detritos	1,00	-	-	-	0,73	0,31	-

Tabela 5. Valores calibrados para o modelo do Braço Morto Acima. NT- Nível Trófico; B – Biomassa; PB – Produção/Biomassa; QB – Consumo/Biomassa; EE – Eficiência Ecotrófica; IO – Índice de Onivoria; NC – Número de Caminhos. Valores em negrito foram estimados pelo Ecopath.

Compartimentos	NT	B	PB	QB	EE	IO	NC
1 Fitoplâncton	1,00	3,94	250,00	-	0,40	-	-
2 Macrófitas	1,00	126,40	10,00	-	0,30	-	-
3 Mamíferos	4,31	0,43	1,50	3,65	0,00	0,01	1526
4 Répteis	4,16	0,10	0,25	0,80	0,00	0,16	1569
5 Aves	3,53	0,02	0,30	47,20	0,00	0,11	122
6 Zooplâncton	2,00	3,62	55,00	250,00	0,70	0,00	2
7 Insetos aquáticos	2,00	7,82	10,40	40,00	0,70	0,10	2
8 Insetos terrestres	2,00	3,05	25,00	250,00	0,70	0,15	1
9 <i>Schizodon borellii</i>	2,17	1,91	0,87	55,99	0,89	0,21	3
10 <i>Sturisoma robustum</i>	2,00	0,43	1,19	55,78	0,99	0,01	1
11 <i>Tetragonopterus argenteus</i>	2,93	0,21	3,11	18,73	0,96	0,06	7
12 <i>Chaetobranchopsis australis</i>	2,57	0,40	1,90	15,71	0,99	0,24	6
13 <i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>	3,35	2,82	0,61	4,39	0,36	0,34	490
14 <i>Hemiodus orthonops</i>	2,03	0,59	1,46	69,66	0,91	0,03	6
15 <i>Hypostomus plecostomus</i>	2,00	2,59	1,07	33,20	0,89	0,00	1
16 <i>Psectrogaster curviventris</i>	2,00	2,62	1,40	62,81	0,97	0,01	1
17 <i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	3,08	0,43	0,26	3,46	0,96	0,19	39
18 <i>Moenkhausia spp</i>	2,76	6,35	2,12	25,84	0,99	0,18	8
19 <i>Loricaria spp</i>	2,00	0,27	1,19	26,06	0,99	0,01	1
20 <i>Potamorhina squamoralevis</i>	2,00	2,06	1,23	40,28	0,93	0,00	1
21 <i>Auchenipterus nuchalis</i>	2,98	0,36	1,44	14,56	0,99	0,02	6
22 <i>Leporinus spp</i>	2,03	0,21	0,97	12,72	0,97	0,03	5
23 <i>Plagioscion ternetzi</i>	3,33	0,39	1,40	8,77	0,93	0,19	378
24 <i>Acestrorhynchus spp</i>	3,30	0,18	0,81	24,64	0,99	0,11	42
25 <i>Hemisorubim platyrhynchus</i>	3,25	0,29	0,68	10,32	0,99	0,12	345
26 <i>Trachydoras paraguayensis</i>	2,65	2,58	2,35	25,67	0,99	0,22	7
27 <i>Hoplias malabaricus</i>	3,32	3,04	0,71	8,53	0,38	0,30	590
28 <i>Serrasalmus spp</i>	3,23	0,43	1,57	14,64	0,94	0,36	407
29 <i>Gymnogeophagus balzanii</i>	2,56	0,48	1,94	17,63	0,89	0,24	7
30 <i>Pimelodus spp</i>	2,54	1,56	0,87	11,70	0,99	0,25	6
31 <i>Loricariichthys spp</i>	2,00	2,27	1,16	25,51	0,86	0,01	1
32 <i>Roeboides spp</i>	3,02	0,89	2,08	21,48	0,95	0,30	32
33 <i>Steindachnerina spp</i>	2,00	2,72	1,30	52,78	0,99	0,00	2
34 <i>Curimatella dorsalis</i>	2,00	6,04	1,47	18,43	0,99	0,00	2
35 <i>Triportheus spp</i>	2,73	1,46	2,11	14,30	0,83	0,21	7
36 <i>Pimelodella spp</i>	2,85	2,39	1,40	12,73	0,99	0,21	42
37 <i>Astyanax altiparanae</i>	2,62	0,35	2,40	15,27	0,90	0,27	6
38 Detritos	1,00	-	-	-	0,62	0,30	-

Tabela 6. Valores calibrados para o modelo do Braço Morto Abaixo. NT- Nível Trófico; B – Biomassa; PB – Produção/Biomassa; QB – Consumo/Biomassa; EE – Eficiência Ecotrófica; IO – Índice de Onivoria; NC – Número de Caminhos. Valores em negrito foram estimados pelo Ecopath.

Compartimentos	NT	B	PB	QB	EE	IO	NC
1 Fitoplâncton	1,00	2,44	250,00	-	0,40	-	-
2 Macrófitas	1,00	115,69	10,00	-	0,30	-	-
3 Mamíferos	4,32	0,09	1,50	3,65	0,00	0,02	2892
4 Répteis	3,82	0,02	0,25	0,80	0,00	0,39	2774
5 Aves	3,53	0,02	0,30	47,20	0,00	0,10	137
6 Zooplâncton	2,00	2,24	55,00	250,00	0,70	0,00	2
7 Insetos Aquáticos	2,00	11,09	10,40	40,00	0,70	0,10	2
8 Insetos terrestres	2,00	2,11	25,00	250,00	0,70	0,14	1
9 <i>Schizodon borellii</i>	2,17	0,83	0,87	55,99	0,78	0,21	3
10 <i>Sturisoma robustum</i>	2,00	0,22	1,19	55,78	0,91	0,00	1
11 <i>Tetragonopterus argenteus</i>	2,93	0,35	3,11	18,73	0,95	0,06	7
12 <i>Chaetobranchopsis australis</i>	2,54	0,40	1,90	15,71	0,89	0,24	6
13 <i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>	3,20	1,31	0,61	4,39	0,21	0,54	591
14 <i>Hemiodus orthonops</i>	2,03	0,36	1,46	69,66	0,95	0,03	6
15 <i>Hypostomus plecostomus</i>	2,00	0,43	1,07	33,20	0,01	0,00	1
16 <i>Psectrogaster curviventris</i>	2,00	4,35	1,40	62,81	0,90	0,00	1
17 <i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	3,14	0,04	0,26	3,46	0,97	0,45	119
18 <i>Moenkhausia spp</i>	2,76	2,41	2,12	25,84	0,90	0,18	8
19 <i>Loricaria spp</i>	2,00	0,50	1,19	26,06	0,99	0,00	1
20 <i>Potamorhina squamoralevis</i>	2,00	1,64	1,23	40,28	0,98	0,00	1
21 <i>Auchenipterus nuchalis</i>	2,98	1,38	1,44	14,56	0,90	0,02	6
22 <i>Leporinus spp</i>	2,03	0,79	0,97	12,72	0,99	0,03	5
23 <i>Plagioscion ternetzi</i>	3,41	0,39	1,40	8,77	0,99	0,29	465
24 <i>Acestrorhynchus spp</i>	3,33	0,14	0,81	24,64	0,88	0,20	1014
25 <i>Hemisorubim platyrhynchus</i>	3,20	0,32	0,68	10,32	0,99	0,10	428
26 <i>Trachydoras paraguayensis</i>	2,65	2,69	2,35	25,67	0,90	0,22	7
27 <i>Hoplias malabaricus</i>	3,47	1,17	0,71	8,53	0,97	0,50	1451
28 <i>Serrasalmus spp</i>	3,30	1,89	1,57	14,64	0,99	0,35	731
29 <i>Gymnogeophagus balzanii</i>	2,56	0,32	1,94	17,63	0,94	0,24	7
30 <i>Pimelodus spp</i>	2,48	1,57	0,87	11,70	0,99	0,24	6
31 <i>Loricariichthys spp</i>	2,00	2,06	1,16	25,51	0,99	0,01	1
32 <i>Roeboides spp</i>	2,75	0,90	2,08	21,48	0,99	0,26	32
33 <i>Steindachnerina spp</i>	2,00	0,85	1,30	52,78	0,99	0,00	2
34 <i>Curimatella spp</i>	2,00	2,03	1,47	18,43	0,90	0,00	2
35 <i>Triporthes spp</i>	2,59	1,65	2,11	14,30	0,99	0,24	7
36 <i>Pimelodella spp</i>	2,84	3,18	1,40	12,73	0,90	0,21	42
37 <i>Astyanax altiparanae</i>	2,52	1,31	2,40	15,27	0,90	0,25	6
38 Detritos	1,00	-	-	-	0,62	0,30	-

Tabela 7. Matriz de Composição da dieta para as espécies/compartimentos da Baía da Onça (MS). Somas das colunas (predadores) é igual a 1.

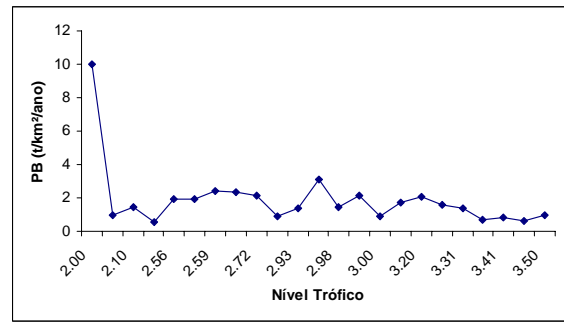
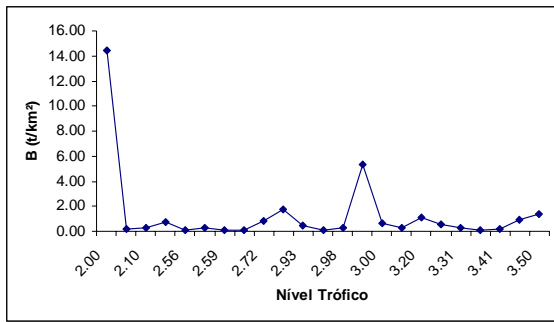
Presa/Predador	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
1 Fitoplâncton				0.4						0.04		0.26				0.003				0.002					0.065		0.014				0.092	0.039	0.06	0.1			
2 Mamíferos																																					
3 Répteis																																					
4 Aves																																					
5 Zooplâncton										0.08	0.5					0.564				0.026				0.241		0.532		0.243	0.054		0.08		0.135	0.01			
6 Insetos aquáticos							0.1		0.795	0.02		0.01				0.026				0.932	0.035				0.22	0.049		0.013	0.012	0.119		0.3		0.009	0.6	0.32	
7 Insetos terrestres									0.032			0.02				0.163				0.018			0.005		0.066	0.054	0.03	0.034	0.257	0.4			0.364	0.047	0.107		
8 <i>S. borellii</i>	0.001										0.06				0.09							0.04				0.002											
9 <i>S. robustum</i>			0.09												0.01					0.01																	
10 <i>T. argenteus</i>																									0.05										0.03		
11 <i>C. australis</i>			0.04																			0.01			0.02		0.001								0.03		
12 <i>P. fasciatum</i>	0.3	0.25																																			
13 <i>H. orthonops</i>																																				0.03	
14 <i>H. plecostomus</i>		0.05									0.2										0.2																
15 <i>P. curviventris</i>	0.1		0.05												0.1						0.2	0.124	0.19		0.14		0.113	0.125									
16 <i>P. corruscans</i>	0.01	0.02																																			
17 <i>Moenkhausia spp</i>		0.08	0.2								0.05				0.1						0.2	0.2	0.2			0.128	0.104		0.27					0.03			
18 <i>Loricaria spp</i>																					0.01		0.1														
19 <i>P. squamoralevis</i>											0.04				0.04							0.07	0.06			0.045	0.021										
20 <i>A. nuchalis</i>															0.03												0.03										
21 <i>Leporinus spp</i>			0.03																																		
22 <i>P. ternetzi</i>		0.05									0.05				0.03								0.01	0.01													
23 <i>Acestrorhynchus spp</i>	0.029	0.03									0.01																	0.001									
24 <i>H. platyrhynchus</i>																					0.01	0.01															
25 <i>H. edentatus</i>		0.16									0.01		0.03								0.01		0.02														
26 <i>C. kincaidi</i>			0.09																																		
27 <i>T. paraguayensis</i>			0.03																					0.01	0.01												
28 <i>H. malabaricus</i>		0.2	0.3								0.12				0.1																						
29 <i>Serrasalmus spp</i>		0.06	0.04								0.04										0.047						0.048										
30 <i>G. balzanii</i>			0.01																				0.02												0.02		
31 <i>Pimelodus spp</i>		0.04	0.1																				0.04	0.15	0.13		0.01										
32 <i>Loricariichthys spp</i>											0.04		0.02										0.08	0.13					0.02								
33 <i>Roeboides spp</i>		0.09	0.05	0.1																							0.101	0.052									
34 <i>Steindachnerina spp</i>				0.1											0.05									0.1	0.001			0.198									
35 <i>Curimatella dorsalis</i>		0.08									0.2		0.2								0.2	0.16			0.103		0.2	0.104			0.1						
36 <i>Triportheus spp</i>		0.01	0.03																						0.04		0.081	0.052									
37 <i>Pimelodella spp</i>		0.05	0.07																							0.01		0.02									
38 <i>A. altiparanae</i>			0.03																																	0.009	
39 Detritos		0.03	0.6	0.6	0.2		0.91	0.063	0.35	0.03	0.01	0.98	0.9	0.01	0.003	0.88	0.97	0.024	0.867					0.709	0.08	0.271		0.389	0.2	0.919	0.1	0.908	0.975	0.156	0.092	0.2	
40 Import				0.4	0.8	0.9	0.09	0.03	0.09	0.08	0.7	0.02	0.1	0.19	0.24	0.12	0.03		0.096	0.113	0.216	0.03	0.05	0.13	0.029	0.18	0.255	0.085	0.227	0.081	0.15		0.025	0.297	0.072	0.273	
SOMA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

Tabela 8. Matriz de composição da dieta para as espécies/compartimentos do Braço Morto Acima (MS). Somas das colunas (predadores) é igual a 1.

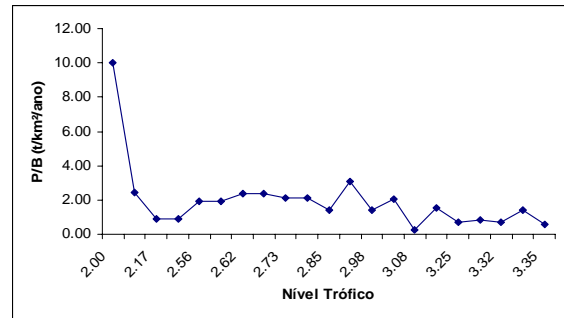
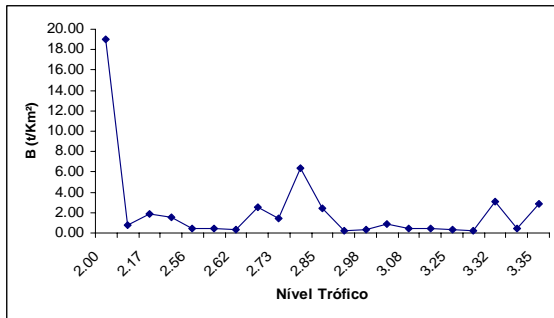
Presa/Predador	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37
1 Fitoplâncton				0.4					0.04		0.26				0.003			0.001					0.065		0.014			0.092		0.039	0.065	0.052			
2 Macrófitas					0.2	0.3	0.5		0.03		0.7				0.00058			0.068							0.02			0.076		0.025	0.022	0.057			
3 Mamíferos																																			
4 Répteis																																			
5 Aves																																			
6 Zooplâncton									0.08	0.5					0.564		0.026						0.532		0.243	0.054	0.087		0.135	0.011					
7 Insetos aquáticos							0.1	0.795	0.02		0.01				0.026		0.932	0.031					0.049		0.015	0.012	0.093	0.327		0.009	0.635	0.45			
8 Insetos terrestres								0.032			0.02				0.163		0.018						0.054	0.037	0.04	0.257	0.325		0.5	0.061	0.055				
9 <i>S. borellii</i>										0.034					0.09							0.08			0.02	0.012									
10 <i>S. robustum</i>			0.08												0.06							0.012	0.023		0.008										
11 <i>T. argenteus</i>											0.03																						0.009		
12 <i>C. australis</i>			0.041								0.01											0.034											0.015		
13 <i>P. fasciatum</i>	0.382	0.29																																	
14 <i>H. orthonops</i>																									0.03										
15 <i>H. plecostomus</i>		0.1								0.134											0.237														
16 <i>P. curviventris</i>			0.051							0.079					0.1						0.087	0.099	0.201		0.018	0.094									
17 <i>P. coruscans</i>	0.067	0.1																																	
18 <i>Moenkhausia spp</i>										0.057					0.1						0.237	0.229	0.212		0.16	0.124		0.218			0.032				
19 <i>Loricaria spp</i>																					0.024	0.083													
20 <i>P. squamoralevis</i>										0.045					0.04							0.092	0.085		0.035	0.025									
21 <i>A. nuchalis</i>																									0.02										
22 <i>Leporinus spp</i>			0.031												0.03											0.02									
23 <i>P. ternezi</i>										0.02													0.01		0.01										
24 <i>Acestrorhynchus spp</i>		0.03																							0.001	0.017									
25 <i>H. platyrhynchus</i>																					0.035					0.012									
26 <i>T. paraguayensis</i>			0.061							0.136					0.03						0.024	0.011		0.15			0.011								
27 <i>H. malabaricus</i>	0.494	0.4																								0.001									
28 <i>Serrasalmus spp</i>	0.056	0.08																			0.059				0.013										
29 <i>G. balzanii</i>			0.051												0.1							0.01						0.017				0.008			
30 <i>Pimelodus spp</i>			0.307																					0.099	0.124	0.011									
31 <i>Loricariichthys spp</i>										0.045					0.09								0.103	0.159	0.025										
32 <i>Roebooides spp</i>			0.102							0.045															0.028	0.062									
33 <i>Steindachenerina spp</i>			0.072							0.045					0.07							0.025	0.171	0.106	0.009	0.142		0.029							
34 <i>C. dorsalis</i>															0.2						0.237			0.186	0.124		0.109								
35 <i>Triporthus spp</i>			0.072																						0.087	0.036									
36 <i>Pimelodella spp</i>			0.123							0.227																0.062									
37 <i>A. altiparanae</i>			0.01																			0.024	0.039	0.011	0.01								0.007		
38 Detritos			0.6	0.4		0.91	0.035	0.35	0.091	0.01	0.98	0.92	0.09	0.24	0.91	0.97	0.024	0.85					0.271	0.076	0.06	0.389	0.4	0.919	0.084	0.908	0.975	0.2	0.113	0.2	
39 Import			0.4	0.7	0.4	0.09	0.028	0.09			0.02	0.08		0.003	0.09	0.03		0.05				0.021	0.029	0.066	0.135	0.085	0.128	0.081	0.043		0.117	0.023	0.186		
SOMA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

Tabela 9. Matriz de composição da dieta para as espécies/compartimentos do Braço Morto Abaixo (MS). Somas das colunas (predadores) é igual a 1.

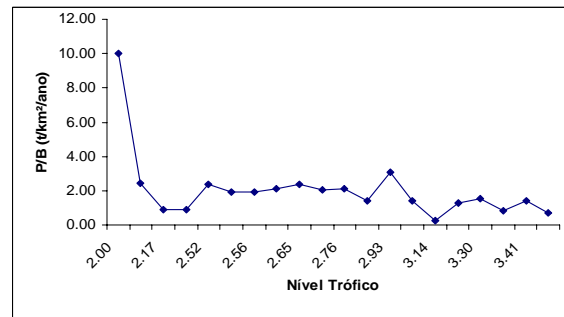
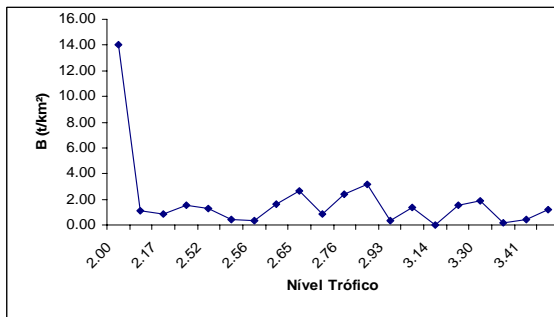
Prey \ Predador	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37		
1 Fitoplâncton				0.4						0.04		0.26				0.003				0.001				0.065		0.014				0.092		0.039	0.067	0.052			
2 Macrófitas					0.2	0.4	0.5			0.03		0.7				0.00058				0.065						0.038			0.093		0.025		0.022	0.057			
3 Mamíferos																																					
4 Répteis																																					
5 Aves																																					
6 Zooplâncton										0.08	0.5					0.564				0.026				0.532		0.243	0.06		0.217			0.135	0.011				
7 Insetos Aquáticos							0.1		0.795	0.02	0.026	0.01		0.026	0.026	0.932	0.03						0.049		0.057	0.012	0.093		0.362			0.02	0.655	0.45			
8 Insetos terrestres									0.032		0.013	0.02				0.163		0.018						0.054	0.068	0.048	0.257	0.3				0.41	0.053	0.055			
9 <i>Schizodon borellii</i>											0.013				0.013								0.016			0.03	0.005										
10 <i>S. robustum</i>				0.146											0.078							0.014	0.02														
11 <i>T. argenteus</i>				0.006							0.01												0.029		0.01	0.02							0.006				
12 <i>C. australis</i>				0.015																		0.014	0.032			0.001								0.012			
13 <i>P. fasciatum</i>	0.5	0.448																																			
14 <i>H. orthonops</i>																										0.05											
15 <i>H. plecostomus</i>		0.358																																			
16 <i>P. curviventris</i>			0.073												0.068								0.276	0.223	0.31	0.054	0.058										
17 <i>P. corruscans</i>	0.031																																				
18 <i>Moenkhausia spp</i>			0.292								0.064				0.065											0.027	0.071		0.021					0.034			
19 <i>Loricaria spp</i>																						0.052	0.069			0.007											
20 <i>P. squamoralevis</i>											0.041				0.041								0.095	0.114			0.037										
21 <i>A. nuchalis</i>																										0.041	0.05										
22 <i>Leporinus spp</i>			0.023												0.015									0.022	0.042	0.06	0.012	0.007									
23 <i>P. ternetzi</i>											0.022															0.037	0.008	0.015	0.004								
24 <i>Acestrorhynchus spp</i>																											0.01										
25 <i>H. platyrhynchus</i>																							0.01				0.007										
26 <i>T. paraguayensis</i>			0.088								0.153				0.039								0.028	0.15	0.162	0.07		0.03									
27 <i>H. malabaricus</i>	0.459	0.184																									0.024										
28 <i>Serrasalmus spp</i>	0.01	0.01																						0.207	0.055		0.207										
29 <i>G. balzanii</i>			0.048								0.021				0.073										0.033			0.008						0.004			
30 <i>Pimelodus spp</i>			0.024																																		
31 <i>Loricariichthys spp</i>											0.035				0.082									0.076	0.143	0.082		0.041									
32 <i>Roeboides spp</i>			0.119												0.006									0.099		0.006	0.047										
33 <i>Steindachnerina spp</i>			0.014									0.008			0.014										0.042	0.035	0.047	0.007	0.017		0.004						
34 <i>Curimatella spp</i>																										0.097		0.071		0.021							
35 <i>Triporthus spp</i>			0.046																								0.12	0.081									
36 <i>Pimelodella spp</i>			0.102												0.26										0.111		0.074										
37 <i>A. altiparanae</i>			0.004												0.014										0.025	0.039	0.057	0.019	0.07						0.007		
38 Detritos			0.6	0.4			0.96	0.035	0.4	0.228	0.01	0.98	0.97	0.206	0.24	0.95	0.97	0.024	0.874						0.271	0.122	0.071	0.389	0.5	0.919	0.186	0.908	0.975	0.346	0.106	0.36	
39 Import				0.4	0.6	0.4	0.04	0.028	0.04	0.01		0.02	0.03			0.003	0.05	0.03		0.03	0.04	0.03			0.029	0.037		0.085	0.047	0.081	0.057		0.05	0.023	0.026		
SOMA	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	



(A)



(B)



(C)

Figura 2. Relação entre Biomassa (t/km²), P/B (t/km²/ano) e NT dos grupos dos peixes para os modelos da (A) Baía da Onça, (B) Braço Morto Acima e (C) Braço Morto Abaixo.

Tabela 10. Distribuição relativa de biomassa (t/Km²) entre os níveis tróficos (NT) das três lagoas marginais do Pantanal (MS).

NT	Baía da Onça		Braço Morto Acima		Braço Morto Abaixo	
	B (t/km ²)	% / NT	B (t/km ²)	% / NT	B (t/km ²)	% / NT
V	0,19	0,44	0,27	0,14	0,19	0,11
IV	1,49	3,38	2,84	1,48	1,86	1,10
III	11,94	27,02	15,61	8,14	12,67	7,49
II	25,62	58,01	42,62	22,24	36,30	21,46
I	4,91	11,11	130,34	68,00	118,14	69,84
TOTAL	44,15	100	191,68	100	169,16	100

Dentre os 31 compartimentos de peixes do modelo da Baía da Onça (Tabela 4), 22 (70%) encontram-se entre os níveis tróficos 2 e 3 apresentando uma biomassa de 25,62 t/km². A maior contribuição para o aumento da biomassa nestes NTs foi das espécies *C. dorsalis* (21,58%), *Moenkhausia spp* (20,90%) e *Steindachnerina spp* (7,26%). As espécies *H. malabaricus* (24,24%) e *Roebooides spp* (19,46%) apresentaram maior biomassa entre os NTs 3 e 4.

No Braço Morto Acima (Tabela 5), 72% dos compartimentos de peixes perfazem uma biomassa total de 37,85 t/km² entre os níveis tróficos 2 e 3. As espécies *Moenkhausia spp* (16,78%), *C. dorsalis* (15,96%) e *Steindachnerina spp* (7,19%) apresentaram as maiores contribuições, respectivamente. Entre os níveis tróficos 3 e 4, as maiores contribuições foram das espécies *H. malabaricus* (35,98%) e *P. fasciatum* (33,29%).

A maior representatividade dos compartimentos de peixes (75%) também encontra-se entre os níveis tróficos 2 e 3 no modelo Braço Morto Abaixo (Tabela 6) com uma biomassa de 30,21 t/km². Neste modelo, *P. curviventris* (14,39%), *Pimelodella spp* (10,52%) e *T. paraguayensis* (8,89%) foram as espécies que mais contribuíram com o aumento da biomassa nesses níveis tróficos. *Hoplias malabaricus* (22,85%) e *Serrasalmus spp* (5,71%) foram as espécies com maiores contribuições entre os níveis tróficos 3 e 4.

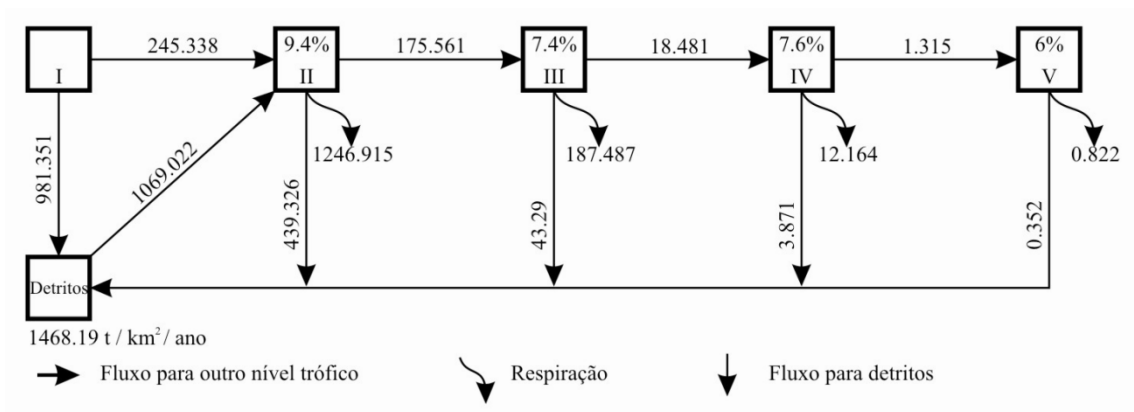
A proporção do número de espécies nos níveis tróficos considerados é similar nos três sistemas, bem como a maior riqueza entre os níveis tróficos 2 e 2,9 (Tabela 11).

Tabela 11. Número de espécies/compartimentos de peixes entre os níveis tróficos para as três lagoas marginais do Pantanal (MS).

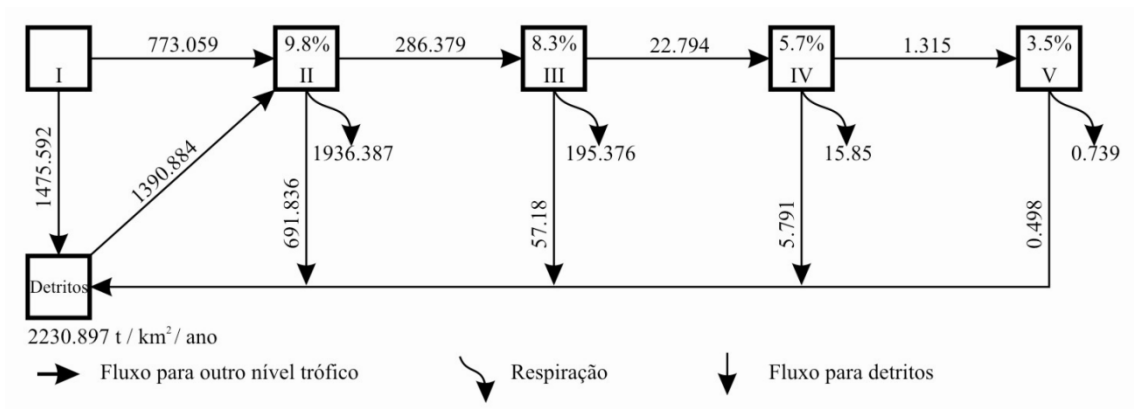
NT	Baía da Onça	Braço Morto Acima	Braço Morto Abaixo
2.0 – 2.9	21	21	22
3.0 – 4.0	10	8	7
TOTAL	31	29	29

Transferência de energia

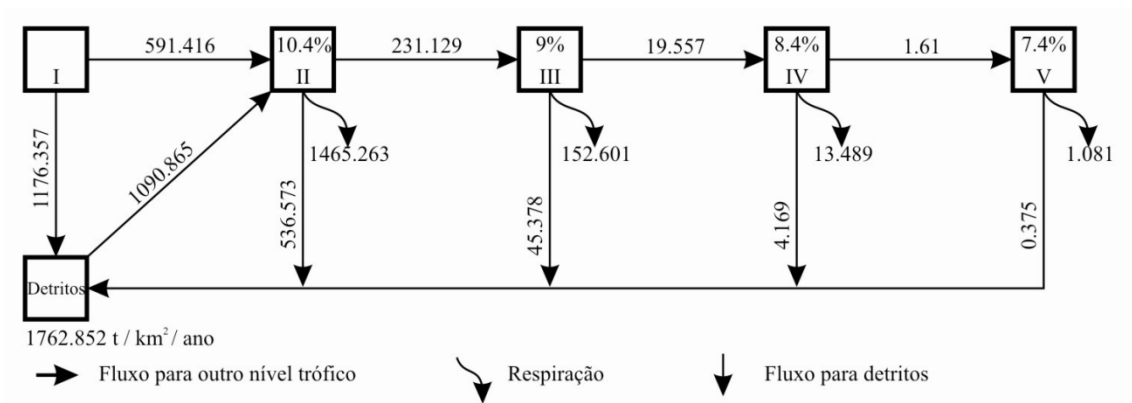
A transferência de energia declina à medida que alcança os níveis tróficos superiores nos três modelos (Figura 3) indicando que o comportamento de distribuição de fluxo de energia através dos NTs discretos nos três sistemas é similar.



(A)



(B)



(C)

Figura 3. Diagrama de fluxo simplificado evidenciando os níveis tróficos discretos, para o modelo da Baía da Onça (A), Braço Morto Acima (B) e Braço Morto Abaixo (C). O compartimento detrito foi separado para evidenciar seu papel como fonte de recurso nos modelos. Os valores em porcentagem (%) indicam a eficiência de transferência de energia por nível trófico. Os demais números indicam o fluxo de energia expresso em t/km²/ano.

A energia que chega ao NT II, oriunda dos produtores (245.338) e detritos (1069.022), soma na Baía da Onça um total de 1314.36 t/km² (Figura 3a). Deste total, apenas 18,7% vêm dos produtores e, portanto, é o compartimento detritos que colabora com mais de 80% de energia que flui para o NT II resultando em uma razão detritivoria:herbivoria de 4,2:1 (D:H; 1069,022/245,338).

No modelo Braço Morto Acima (Figura 3b), a transferência de energia dos produtores para o nível trófico II é de 35,7% (773.059 t/km²), enquanto que a transferência da energia oriunda de detritos para o nível trófico II é de 64,2% (1390.884 t/km²), promovendo uma razão entre detritivoria e herbivoria é de 1,8:1. Esta razão se mantém para o Braço Morto Abaixo (Figura 3c). A energia oriunda dos detritos para NT II é maior 64,9% (1090.865 t/km²) que a energia que flui dos produtores primários (591.416 t/km²). Os maiores fluxos destinados aos detritos foram observados a partir dos produtores primários nos três os modelos.

Apesar da média geométrica de transferência de energia ser maior no Braço Morto Abaixo (9,2%) do que na Baía da Onça (8,1%) e no Braço Morto Acima (7,8%), os valores são similares entre si e com outros ambientes (Christensen *et al.*, 2005; Villanueva *et al.*, 2006b).

Matriz de impacto trófico misto

Os resultados da matriz de impacto trófico misto ilustram a importância dos detritos no ecossistema do Pantanal (Figuras 4, 5 e 6), pois este compartimento possui uma das mais pronunciadas pressões positivas sobre outros grupos no sistema, desempenhando um importante papel na base das teias das três localidades, uma vez que é uma das principais fontes de recursos energéticos para o sistema. Dessa forma, um aumento na biomassa no compartimento Detritos leva ao acréscimo na biomassa de outros grupos, principalmente *H. plecostomus*, *P. curviventris*, *Loricaria spp*, *P. squamoralevis*, *Loricariichthys spp*, *C. dorsalis*, *Pimelodella spp* e *Steindachnerina spp* (Figuras 4, 5 e 6).

Alguns grupos observados nos três modelos (*S. borelli*, *S. robustum*, *T. argenteus*, *C. australis*, *H. orthonops*, *Loricaria spp*, *P. squamoralevis*, *Leporinus spp*, *G. balzanii*, *A. altiparanae*) apresentam pouco ou nenhum efeito sobre os demais, pois um aumento em sua biomassa não altera a biomassa de outras espécies nos modelos (Figuras 4, 5 e 6).

Entre os peixes para o modelo da Baía da Onça (Figura 4), *H. malabaricus*, *P. fasciatum* e *Moenkhausia spp*, apresentaram impactos positivos e negativos sobre o maior número de grupos, evidenciando relações importantes de predação e/ou competição. Nota-se ainda que Mamíferos, Aves, Zooplâncton e Insetos Aquáticos apresentaram pronunciado efeito sobre outros grupos. Neste modelo, dois predadores, *H. malabaricus* e Aves, exercem importante função na teia trófica atuando como reguladores *top down*.

No Braço Morto Acima (Figura 5), os grupos mais importantes foram *H. malabaricus*, *Serrasalmus spp*, *P. fasciatum*, Mamíferos, Zooplâncton e Insetos Aquáticos, por desempenharem impactos negativos e positivos sobre o maior número de grupos no modelo. Entre os predadores, destaca-se *H. malabaricus* e Mamíferos ao exercerem uma regulação *top down* no sistema.

No Braço Morto Abaixo (Figura 6), os grupos que exerceram o maior número de impactos positivos e negativos na teia trófica foram *Serrasalmus spp*, *H. malabaricus*, Zooplâncton e Insetos Aquáticos. Entre eles, *Serrasalmus spp* e *H. malabaricus* atuam como os principais reguladores de topo no sistema, exercendo um efeito *top down*.

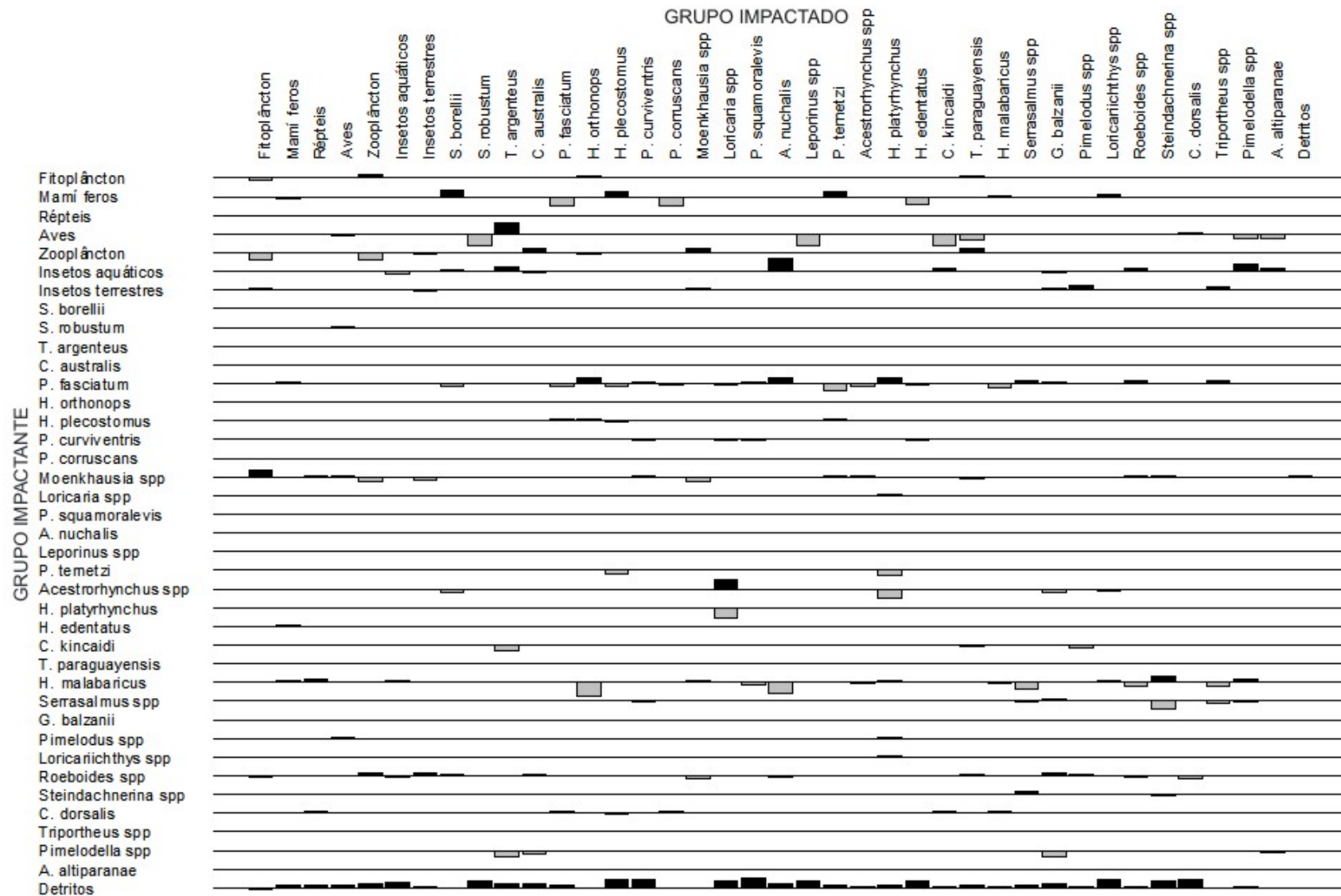


Figura 4. Matriz de impacto trófico para o modelo da Baía da Onça, mostrando as relações diretas e indiretas entre os componentes do ecossistema. O aumento da biomassa de um grupo no eixo Y resultará num impacto positivo (barra em negro), um impacto negativo (barra em cinza) ou nenhum impacto sobre o grupo listado no eixo X.

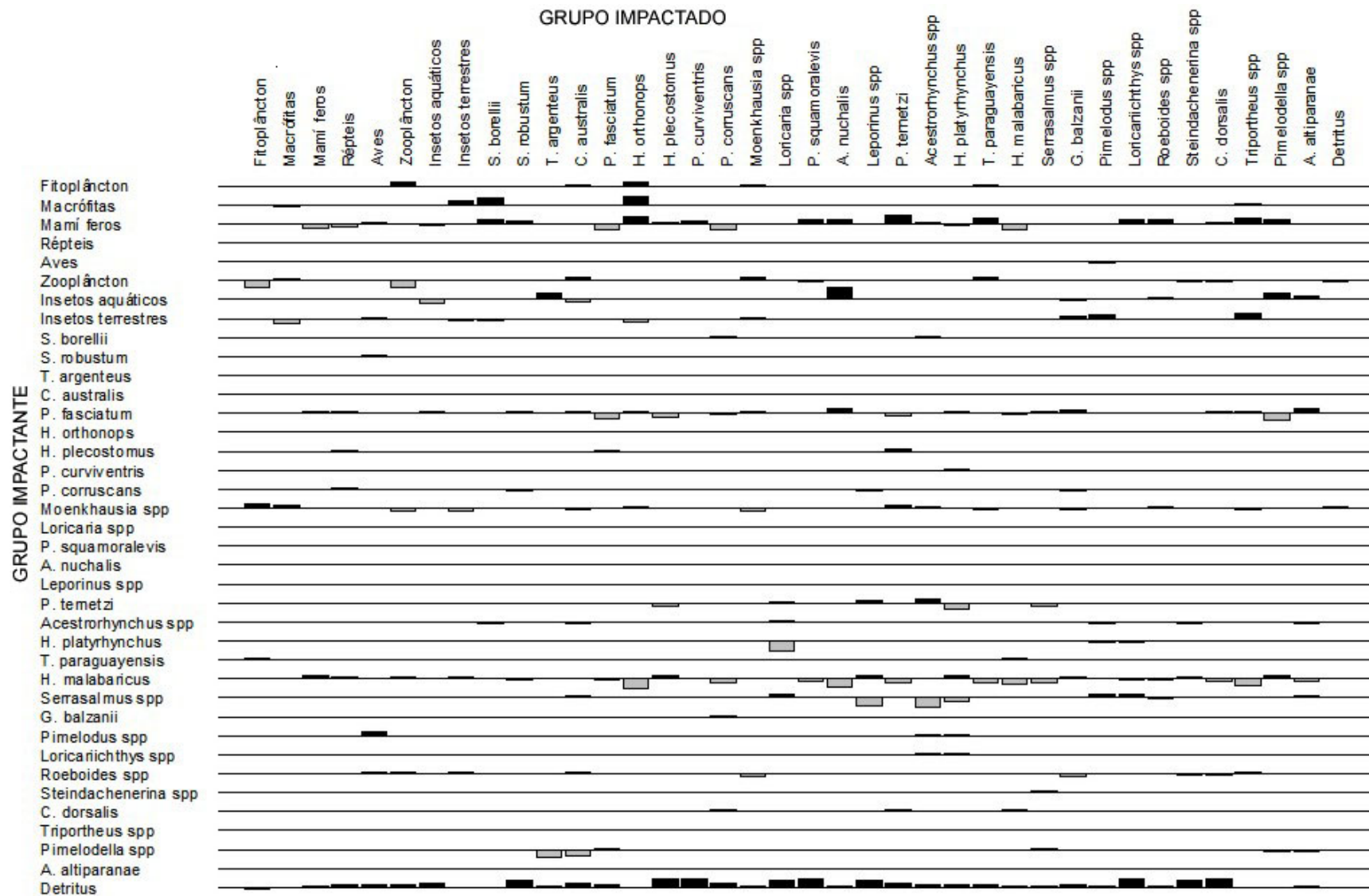


Figura 5. Matriz de impacto trófico para o modelo Braço Morto Acima, mostrando as relações diretas e indiretas entre os componentes do ecossistema. O aumento da biomassa de um grupo no eixo Y resultará num impacto positivo (barra em negrito), um impacto negativo (barra em cinza) ou nenhum impacto sobre o grupo listado no eixo X.

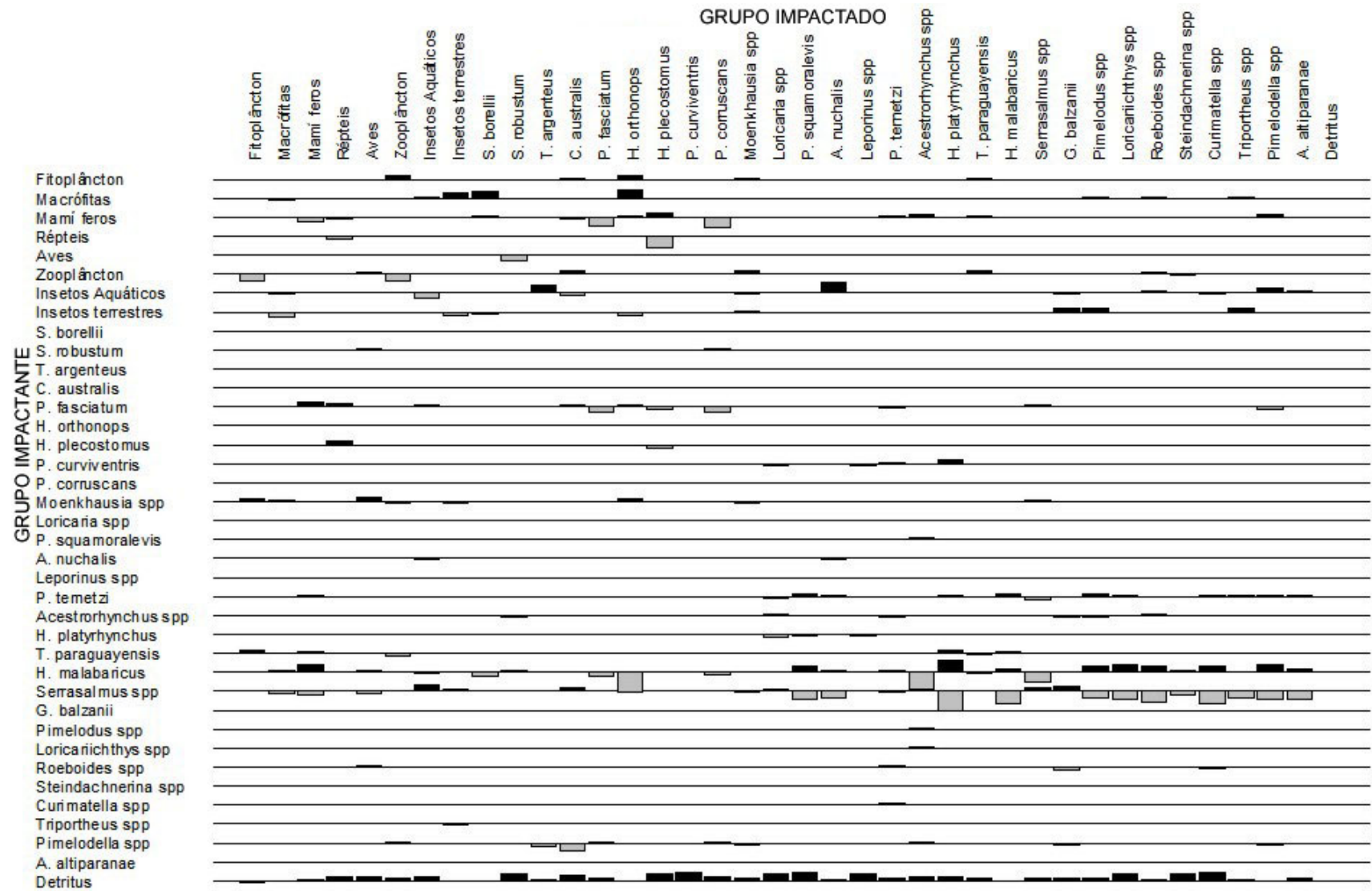
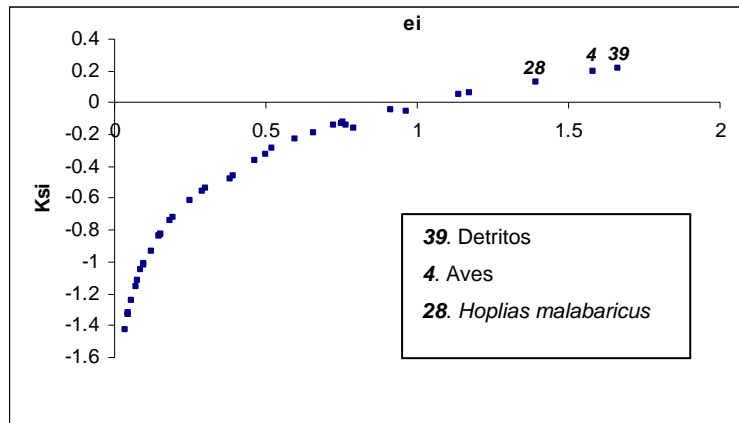


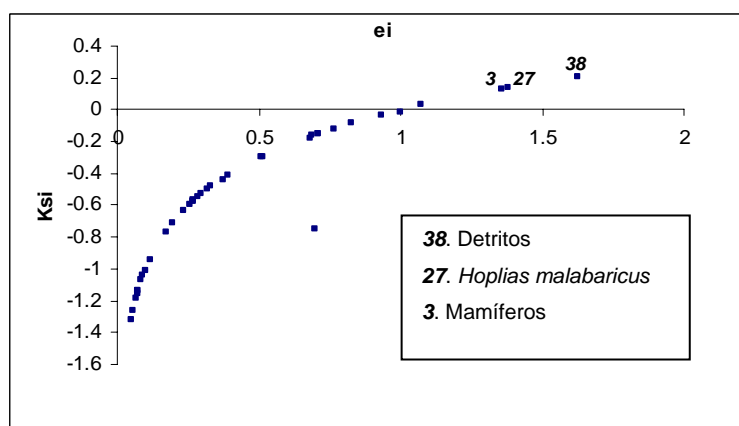
Figura 6. Matriz de impacto trófico para o modelo Braço Morto Abaixo, mostrando as relações diretas e indiretas entre os componentes do ecossistema. O aumento da biomassa de um grupo no eixo Y resultará num impacto positivo (barra em negro), um impacto negativo (barra em cinza) ou nenhum impacto sobre o grupo listado no eixo X.

3.3 Índice de espécie-chave

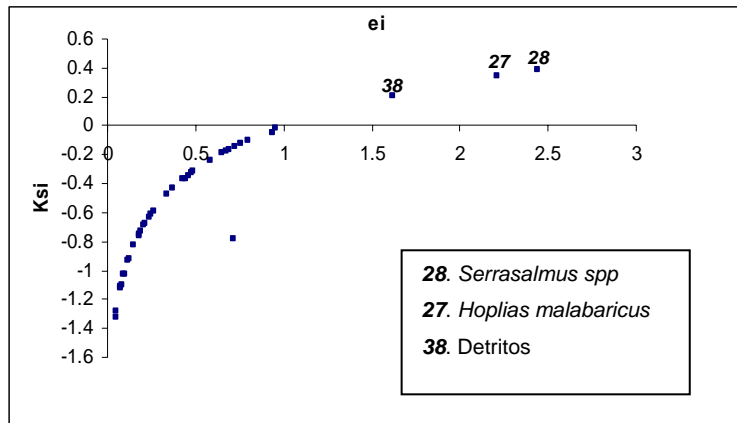
Como uma forma de síntese da importância de cada componente sobre os demais na matriz de impacto trófico foram calculados os índices de espécie-chave para cada sistema. No modelo da Baía da Onça (Figura 7a), os maiores valores do índice de espécie-chave corresponde a Detritos (KSi=0,22), Aves (KSi=0,19) e *H. malabaricus* (KSi=0,13), ao passo que no modelo Braço Morto Acima (Figura 7b), os maiores valores referem-se a Detritos (KSi=0,21), *H. malabaricus* (KSi=0,13) e Mamíferos (KSi=0,13). No Braço Morto Abaixo, *Serrasalmus spp* (KSi=0,38), *H. malabaricus* (KSi=0,34) e Detritos (KSi=0,21) apresentam os maiores valores para o índice de espécie-chave, respectivamente (Figura 7c).



(A)



(B)



(C)

Figura 7. Índice de espécie-chave para o modelo da Baía da Onça (A), Braço Morto Acima (B) e Braço Morto Abaixo (C). Ksi - índice de espécie-chave; ei - efeito relativo em relação à biomassa total.

3.4 Sobreposição de nicho

Uma outra forma de analisar as interações tróficas é através do índice de sobreposição de nicho. No modelo da Baía da Onça, a alta sobreposição corresponde aos grupos 9 (*S. robustum*) e 21 (*Leporinus spp*), pois estes grupos apresentam presas e predadores em comum no modelo enquanto os grupos 8 (*S. borelli*) e 31 (*Pimelodus spp*) são aqueles que possuem baixa sobreposição uma vez que não possuem presas e predadores similares no modelo (Figura 8).

No Braço Morto Acima, os grupos 20 (*P. squamoralevis*) e 31 (*Loricariichthys spp*) apresentam alta sobreposição, indicando que são predadores ou presas do mesmo grupo de espécies. Por outro lado, os grupos 18 (*Moenkhausia spp*) e 36 (*Pimelodella spp*) apresentam baixa sobreposição não apresentando presas nem predadores em comum (Figura 9).

No modelo Braço Morto Abaixo a maior sobreposição é observada nos grupos 20 (*P. squamoralevis*) e 31 (*Loricariichthys spp*), 31 (*Loricariichthys spp*) e 33 (*Steindachnerina spp*), pois estas espécies apresentam presas e predadores em comum. No entanto, os grupos 10 (*S. robustum*) e 28 (*T. paraguayensis*), 11 (*T. argenteus*) e 28 (*T. paraguayensis*) e 19 (*Loricaria spp*) e 28 (*T. paraguayensis*) possuem uma menor sobreposição de nicho evidenciando a ausência de predadores ou presas similares entre estas espécies no modelo (Figura 10).

De qualquer forma, a dispersão dos pontos na Figuras (8, 9 e 10) mostra a alta variabilidade deste tipo de relação nos modelos para as espécies que atuam tanto como presas e/ou como predadores nos ambientes

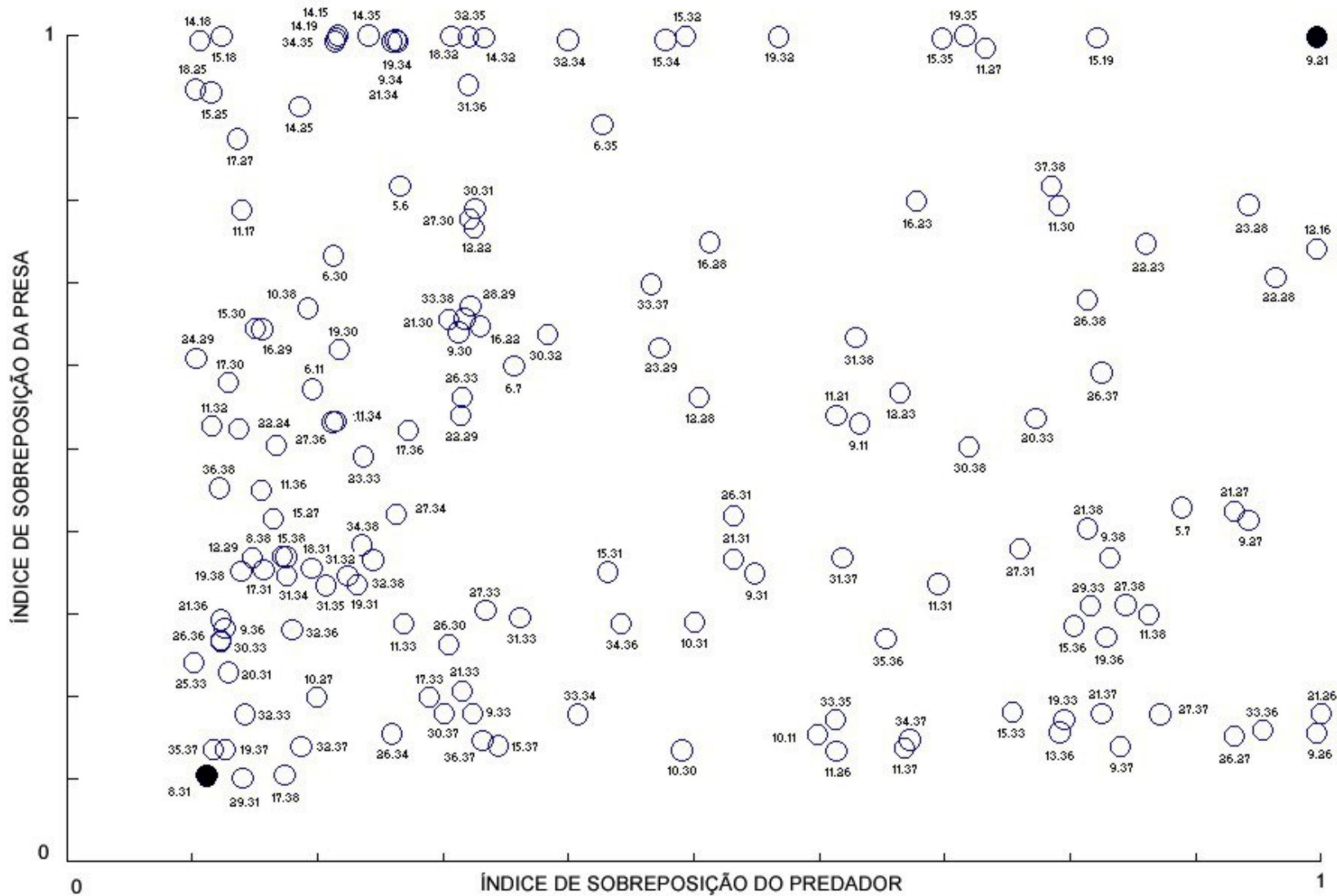


Figura 8. Sobreposição de nicho entre as espécies do modelo da Baía da Onça. Grupos no canto inferior esquerdo da figura apresentam baixa sobreposição como predadores e como presas. Grupos no canto superior direito da figura possuem alta sobreposição como predadores e como para presas. Os números correspondem aos grupos apresentados na Tabela 4.

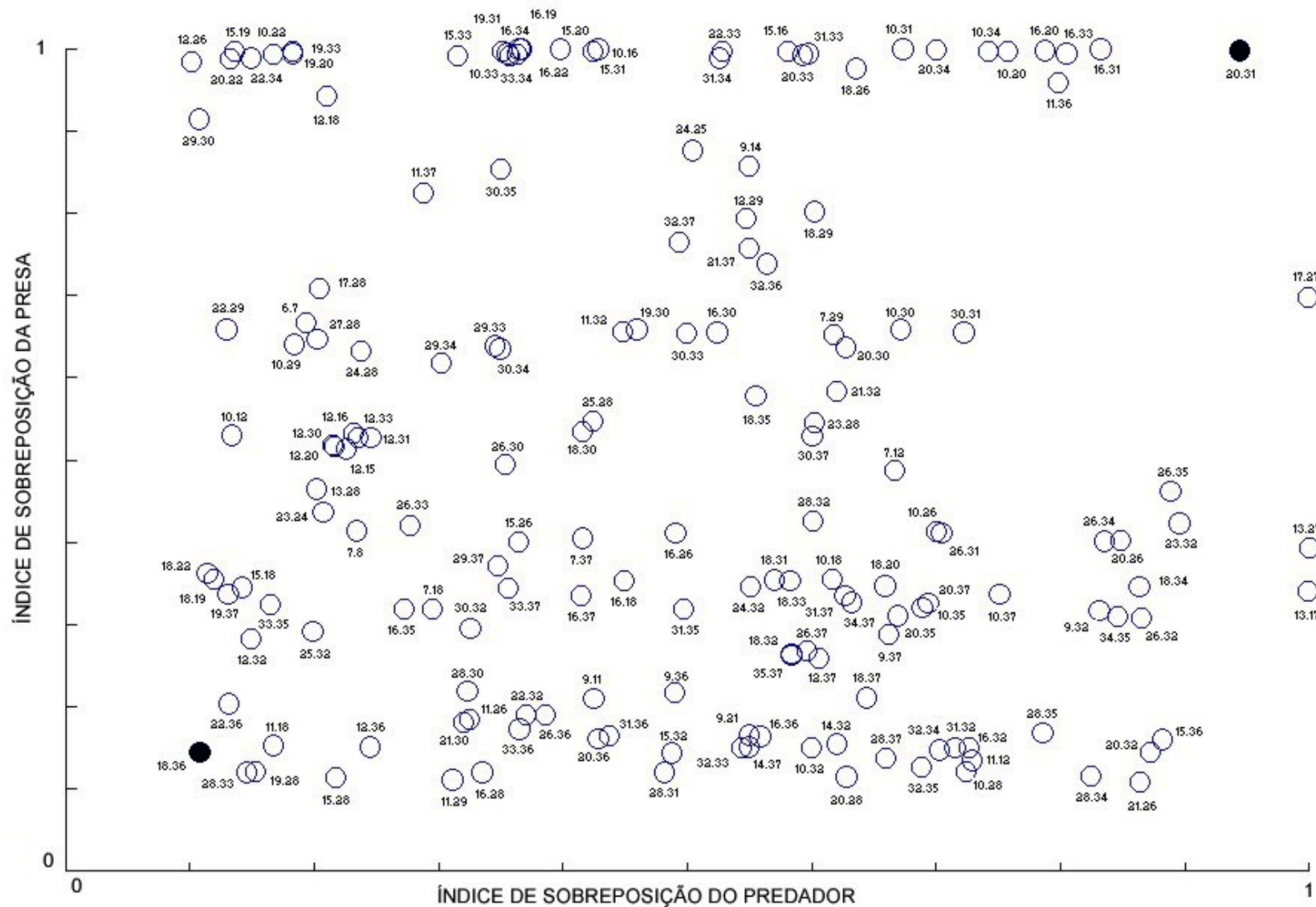


Figura 9. Sobreposição de nicho entre as espécies do modelo Braço Morto Acima. Grupos no canto inferior esquerdo da figura apresentam baixa sobreposição como predadores e como presas. Grupos no canto superior direito da figura possuem alta sobreposição como predadores e como para presas. Os números correspondem aos grupos apresentados na Tabela 5.

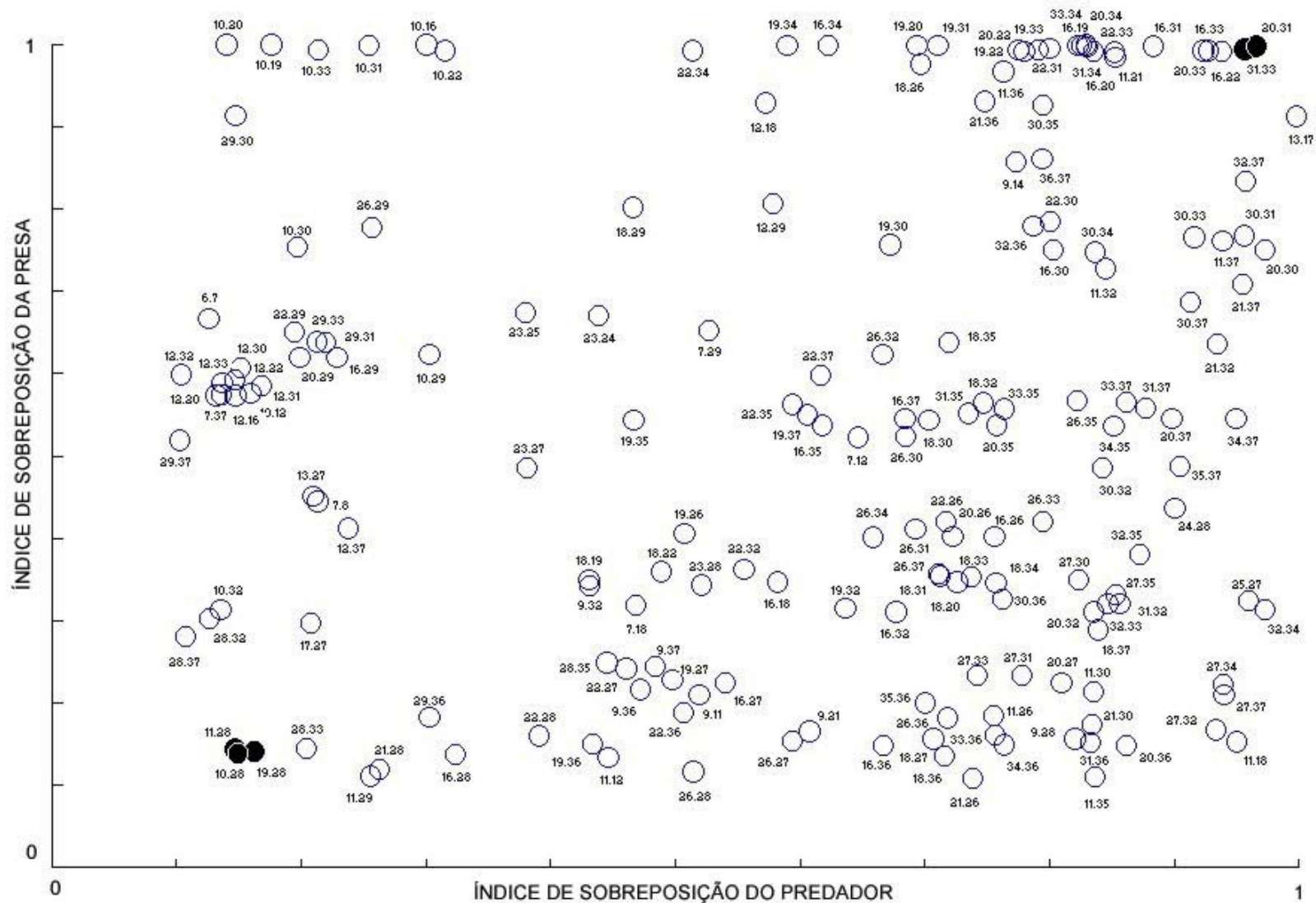


Figura 10. Sobreposição de nicho entre as espécies do modelo Braço Morto Abaixo. Grupos no canto inferior esquerdo da figura apresentam baixa sobreposição como predadores e como presas. Grupos no canto superior direito da figura possuem alta sobreposição como predadores e como para presas. Os números correspondem aos grupos apresentados na Tabela 6.

3.5 Propriedades globais do ecossistema

Baseado nos vários atributos ecossistêmicos analisados (Tabela 12) percebe-se que os sistemas são bastante similares para a maioria destes atributos.

Tabela 12. Quantificação geral dos fluxos energéticos para os modelos: Baía da Onça (1), Braço Morto Acima (2), Braço Morto Abaixo (3).

Compartimentos	1	2	3
Soma do consumo total (t/km ² /ano)	2129.73	3214.30	2471.90
Soma de todas as exportações (t/km ² /ano)	399.20	840.03	672.02
Soma de todos os fluxos respiratórios (t/km ² /ano)	1447.43	2148.40	1632.50
Soma de todos os fluxos para detritos (t/km ² /ano)	1468.22	2230.90	1762.90
Fluxos totais no sistema (t/km ² /ano)	5445	8434	6539
Soma da produção total (t/km ² /ano)	1488	2675	2112
Produção Primária Líquida total calculada (t/km ² /ano)	1226.69	2248.70	1767.80
Produção Primária Total/Respiração Total	0.847	1.047	1.083
Produção Líquida do sistema (t/km ² /ano)	- 220.736	100.280	135.250
Produção Primária Total/Biomassa Total	27.771	11.731	10.450
Biomassa Total/Fluxos totais	0.008	0.023	0.026
Biomassa Total (exceto detritos) t/km ²	44.172	191.690	169.170
Índice de conectividade	0.145	0.150	0.164
Índice de onivoria do sistema	0.169	0.124	0.141
Fluxos reciclados (exceto detritos) (t/km ² /ano)	342.400	446.270	345.400
Índice de ciclagem de Finn (%)	6.290	5.290	5.280
Ascendência (%)	28.853	27.767	27.144
Overhead (%)	71.147	72.233	72.856
Razão de Schödinger (TRe/TB)	32.769	11.208	9.650
Comprimento do Caminho [Tf/(TE _x +TRe)]	2.948	2.822	2.837
Número de Caminhos	6621	14769	25534

4. DISCUSSÃO

4.1 Validação e descrição dos modelos

A viabilidade dos três modelos foi confirmada pelos altos Índices de Pedigree e pela rotina Ecoranger que, ao serem comparados com os valores obtidos nos modelos de Villanueva *et al.* (2006b) e Pedersen *et al.* (2008), evidenciam que os modelos aqui elaborados são viáveis e descrevem com segurança os ambientes estudados.

As três lagoas modeladas apresentam praticamente a mesma composição de espécies, que pode ser ocasionada pela localização geográfica, uma vez que fazem parte da mesma bacia hidrográfica. Na Baía da Onça foram capturadas 75 espécies distribuídas em 20 famílias (Catella, 1992). No Braço Morto Acima e Braço Morto Abaixo a riqueza de espécies foi de 90 e 80 respectivamente, também distribuídas em 20 famílias (Resende & Palmeira, 1999).

Embora haja semelhança entre a composição de espécies, algumas ocupam diferentes níveis tróficos em cada ambiente (por exemplo, *P. corruscans* apresenta os seguintes NTs em cada modelo: 3,08 e 3,14, 3,50). Isto indica que apesar da similaridade entre os recursos, sua utilização depende da heterogeneidade de habitat e dos pulsos de inundação, pois estes favorecem a entrada de material alóctone e em especial as espécies de dieta mais generalista, adaptam-se momentaneamente a esta variação.

Grupos que ocupam um determinado nível trófico podem manter o funcionamento do ecossistema compensando a perda temporária de espécies do mesmo nível (Naeem & Li, 1997; Loreau, 2000; Berlow *et al.*, 2004). Assim, pode ocorrer um aumento na abundância de uma espécie quando há a redução de outras. Nos três modelos, a biomassa e o número de espécies, foram maiores entre os níveis tróficos 2 e 3, mostrando que dentro destes níveis pode ocorrer maior estabilidade, compensação de possíveis perdas de espécies e manutenção das relações tróficas realizadas por estas espécies.

Apesar dos dados dos compartimentos não-peixes serem de fontes indiretas, a introdução de mamíferos, aves piscívoras e répteis nos modelos foi importante, pois não se pode subestimar o papel destes componentes, uma vez que afetam direta ou indiretamente a teia trófica aquática. Os predadores nos ambientes tropicais e particularmente nos ambientes inundáveis (Resende & Palmeira, 1999) permitem a coexistência de muitas espécies de presas reduzindo sua abundância e,

consequentemente, a possível competição (Paine, 1966; Janzen, 1970; Oksanen *et al.*, 1981).

O aumento da amplitude da dieta das espécies também pode favorecer sua coexistência e aumentar a sua tolerância ao estresse ambiental (Mérona & Mérona, 2004; Pouilly *et al.*, 2006). Nas lagoas estudadas, os valores obtidos para o índice de onivoria de cada espécie foram baixos se comparados com outros sistemas (Angelini & Agostinho, 2005b). Esta não é uma situação usual nos ambientes tropicais, em que a maioria dos peixes é generalista (Hahn *et al.*, 2004). No entanto, isto ocorre porque o índice de onivoria é dependente da matriz de composição de dieta e o excesso de agrupamentos nesta, interfere no resultado. Por exemplo, nos modelos há poucos compartimentos de NT iguais a 1 e todas as espécies de zooplâncton foram inseridas num único compartimento. Portanto, é importante considerar que o processo de agrupamento na modelagem influenciou na diversidade das dietas e consequentemente no índice de onivoria.

Apesar da sobreposição de nicho entre os diversos pares de espécies, não significa que haja competição entre elas, pois a competição depende da disponibilidade restrita de recursos. Além disso, o excesso de agrupamento e simplificação na matriz de composição da dieta interfere nos resultados, pois uma maior quantidade espécies pode apresentar presas ou predadores similares. De qualquer forma, nota-se que há muitos pares de espécies com mesmo nicho como predadores e mesmo nicho como presas, o que evidencia a diversidade funcional dos níveis tróficos e suas interações.

No modelo Ecopath do lago Kivu (Villanueva *et al.*, 2008) houve uma nítida distinção na sobreposição das espécies, diferente dos resultados aqui apresentados. Isto se deve, em grande medida, à menor diversidade de espécies utilizadas na composição do modelo.

4.2. Detritivoria

Nas lagoas estudadas observa-se que há maior fluxo de energia proveniente dos detritos para os NTs superiores, provavelmente devido à sua maior abundância favorecida pelo aporte de nutrientes provenientes do pulso de inundação (Catella e Petrere, 1996). Este resultado é condizente com a teoria ecológica para lagos tropicais, em que a principal via de fluxo de energia em águas rasas é através de detritos (Bowen, 1983). Os detritos oriundos do pulso de inundação mantêm o fluxo de energia e consequentemente a dinâmica das populações de detritívoros, alteram a transferência de

energia e estabilizam a teia alimentar ao promover a modificação física do habitat como alteração da umidade, luz, temperatura e velocidade da água (Williamson *et al.*, 1999; Schindler, 1990), desempenhando papel fundamental na organização e manutenção dos ecossistemas (Cyr & Pace, 1993; Hairston & Hairston, 1993; Polis *et al.*, 1997; Moore *et al.*, 2003; Moore *et al.*, 2004).

A alta incidência da detritivoria nos lagos estudados pode indicar que há uma atenuação das limitações dos recursos ambientais causados pelas flutuações do regime hidrológico, pois um ecossistema baseado na detritivoria torna-se mais estável, tanto em termos de fluxo de energia como na dinâmica populacional de predadores (Moore *et al.*, 2004). A elevada produtividade dessas lagoas marginais possivelmente deve-se à intensa decomposição de matéria orgânica fornecida pela ação bacteriana (apesar de não ter sido colocada neste estudo) e à entrada de material alóctone via pulso de inundação.

A razão Detritivoria:Herbivoria (D:H) nos modelos corrobora o papel da detritivoria nos sistemas que supõe que ecossistemas maduros são mais dependentes da detritivoria que da herbivoria (Odum, 1969). A detritivoria é observada no sistema principalmente devido à alta presença de espécies de peixes que se alimentam diretamente deste recurso (*Loricaria spp*, *Loricariichthys spp*, *H. plecostomus*, *P. squamoralevis*, *P. curviventris*, *H. edentatus*, *Steindachnerina spp* e *S. robustum*) e/ou aquelas que passam a utilizá-lo quando outros recursos são escassos, ou mesmo quando há uma utilização indireta.

Os detritos são responsáveis pela manutenção da produção secundária tanto dos peixes como de insetos aquáticos. A alta biomassa do nível trófico I nos modelos (2 e 3) e seu suporte de energia indicam um controle *bottom-up* nestes sistemas. No modelo 1, a biomassa nível trófico I está representada apenas pelo fitoplâncton, pois a biomassa dos detritos não foi estimada e o compartimento macrófitas não foi inserido. No entanto, através da análise dos fluxos do sistema nota-se a alta transferência para o nível trófico II, sugerindo a expressiva contribuição dos detritos para o sistema o que evidencia o efeito *bottom-up* nesta área.

Nos modelos, zooplâncton e insetos aquáticos são os grupos que atuam como elos principais entre o nível trófico I e os demais consumidores, pois estes grupos perfazem mais que 65% do fluxo que sai do NT I e vai para o NT II.

Os três modelos apresentaram uma Eficiência Ecotrófica alta para detritos evidenciando ser um importante recurso explorado no sistema e que as teias alimentares

dessas localidades são mantidas principalmente pela detritivoria, quando comparada com a EE dos produtores primários.

A importância dos detritos é também evidenciada pela matriz de impacto trófico, cujas informações ratificam o papel do controle *bottom-up* na teia alimentar desses ambientes. Por outro lado, existe uma efetiva atuação de alguns peixes (*H. malabaricus* e *Serrasalmus spp*) ou grupos superiores (como aves e mamíferos) na dinâmica do ecossistema, sugerindo um controle *top-down*.

4.3 Controle do ecossistema

A análise do índice de espécie-chave evidencia a importante atuação de alguns predadores de topo (*H. malabaricus*, *Serrasalmus spp*, Aves e Mamíferos), além de identificar os detritos como recurso chave nos três ambientes. Dessa forma, nota-se a atuação de um controle combinado nos sistemas, começando nos detritos (fornecido principalmente pelos produtores primários) e terminando nos predadores topo. Na verdade, a separação dos controles *top-down* e *bottom-up* é quase impossível, especialmente num ambiente inundável. Isto não implica que não há predominância de um deles, mas sim, que é necessário considerar a atuação das duas forças para melhor compreender os sistemas em estudo (Achá & Fontúrbel, 2003).

Observações a campo efetuadas por Resende (com. pessoal) relatam uma quantidade impressionante de aves ictiófagas, como tuiuiús (*Jabiru micteria*), cabeçassecas (*Mycteria americana*), garças (*Casmerodius albus*) e biguás (*Phalacrocorax brasilianus*), particularmente no período de vazante/seca quando os peixes estão extremamente vulneráveis à predação, devido ao escoamento das lagoas associadas aos principais rios do Pantanal, como o Miranda e Aquidauana. Sabidamente, lontras (*Lutra longicaudis*), jacarés (*Caiman crocodilus*) e ariranhas (*Pteronura brasiliensis*) também utilizam os peixes como principal item na dieta.

4.4 Atributos ecossistêmicos

A média da transferência de eficiência (TE) para os sistemas em estudo é próxima de 10%, que é esperado pelo cálculo de Lindeman (1942) para os ecossistemas aquáticos (Pauly & Christensen, 1995). Assim, os sistemas são eficientes indicando alta estabilidade dos ambientes, tal qual observado para a razão PP/R que apresentou valores próximos de um para os três modelos.

Os valores elevados para a razão PP/BT nos três modelos são esperados, pois a produtividade primária excede os valores da biomassa total dos sistemas. Isto pode ser um indicativo de imaturidade nos sistemas, pois se espera que ecossistemas maduros apresentem alta biomassa e baixa produção. Porém, como os dados de biomassa de detritos não foram incorporados aos modelos, os resultados dessa relação devem ser vistos com reservas.

Os valores para a produção líquida do sistema foram elevados para os modelos 2 e 3, mas o modelo 1 apresentou valor negativo para este atributo. Isto significa que este sistema produz menos energia do que necessita para se manter e precisa de uma entrada de energia (*import* de matéria) para permitir seu funcionamento e estabilidade. Esta característica corrobora o esperado para sistemas suscetíveis ao pulso de inundação, devido à intensa entrada de material alóctone no sistema.

Os valores obtidos para os índices de conectância e onivoria (IC, IO) são valores intermediários, sugerindo certa simplificação das teias alimentares e que o ecossistema não está totalmente maduro ou estável. Isto ocorre por causa da simplificação da matriz de dieta e pelo excesso de agrupamento dos compartimentos não-peixes. Apesar disto, os ecossistemas baseados na detritivoria possuem teias tróficas mais curtas, o que possibilita a redução da perda de energia na transferência entre níveis tróficos, tornando-os mais produtivos (Catella, 1992). Portanto, os baixos valores obtidos para IO e IC são resultados de um sistema mais dependente dos detritos como fonte de energia (Heymans *et al.*, 2004). Isto é corroborado pela análise do comprimento médio do caminho que a energia faz para atingir um compartimento, pois os valores encontrados são baixos se comparados a sistemas menos dependentes de detritos (Christensen, 1995b; Vasconcellos *et al.*, 1997), pois um sistema baseado na detritivoria apresenta cadeias mais curtas, reduzindo a perda de energia de um nível trófico para o outro. Além disso, a grande quantidade do número de caminhos observada nos três modelos aumenta a redundância do sistema e conseqüentemente também sua resiliência.

O Índice de ciclagem de Finn apresentou valores intermediários para os modelos abordados, quando comparados com sistemas similares (Villanueva *et al.*, 2006b), sugerindo que a ciclagem interna é mascarada pela carga de material alóctone proveniente do pulso de inundação, o que contribui para a manutenção da estabilidade do ecossistema. Os valores baixos para este parâmetro podem também ocorrer, pois os organismos decompositores como bactérias e fungos foram omitidos dos modelos por falta de informação.

A razão de Schödinger (RT/BT) é uma medida de maturidade e estabilidade dos ecossistemas. Nos modelos, este atributo apresentou valores elevados indicando alta estabilidade e maturidade dos sistemas em estudo, quando comparado, por exemplo, com o modelo do alto rio Paraná que também está sujeito ao pulso de inundação (Angelini & Agostinho, 2005b), mas cuja área inundável encontra-se reduzida nos dias atuais devido aos inúmeros represamentos ao longo de seu curso.

Numa meta-análise de 41 ecossistemas, foi observada que a maturidade tem alta correlação com o overhead (Christensen, 1995b). Os valores de Overhead obtidos para os três modelos são de aproximadamente 70% o que sugere alto grau de resiliência e energia de reserva (Ulanowicz, 1986).

Os atributos ecossistêmicos obtidos para as três lagoas apresentam valores muito próximos evidenciando a semelhança entre os sistemas, de forma que, os valores podem ser considerados como um intervalo de confiança para as lagoas em forma de ferradura do Pantanal Sul.

De maneira geral, essas lagoas são consideradas como *celeiros* de espécies forrageiras, contribuindo como fonte de recursos para outros grupos, como aves, répteis, mamíferos e outros peixes que permanecem no leito principal do rio. A principal rota do fluxo de energia nestas áreas é através da cadeia de detritos, evidenciando a importância do pulso de inundação e das espécies detritívoras no sistema (Catella & Petrere, 1996).

As cheias no Pantanal apresentam um papel preponderante sobre a diversidade aquática, o estado dos nutrientes do solo e da água, a estrutura e mudança de habitats entre outros aspectos ecológicos importantes para a manutenção do ecossistema. Dessa forma, o regime de águas do Pantanal caracteriza-se por sua sazonalidade em alternância aos períodos plurianuais de seca ou cheia. Entre 1964 e 1973 o Pantanal passou por um período de seca pronunciada seguindo-se anos de cheias. As maiores cheias do Pantanal ocorreram no período de 1974 a 2004, mas nos anos de 1988 a 1990 o pico máximo dessa variação hidrológica atingiu 6,64 m. Portanto os resultados das nossas análises são um retrato da cheia no sistema (Junk, 1989; Galdino & Clarke, 1995; Resende & Palmeira, 1999; Junk & Silva, 1999; Galdino *et al.*, 2006; Resende, 2008).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo fornece informações para compreender o funcionamento e a estrutura trófica de três lagoas marginais do Pantanal. A maior parte dos dados (compartimento peixes) foi obtida através de trabalhos de campo realizados nestas localidades no período de 1989 a 1990 e disponibilizados por seus autores (Catella, 1992; Resende, 1996, 1998a, 1998b, 2000a, 2000b).

No entanto, para a construção e balanceamento do modelo foram necessários ajustes na tentativa de suplantando as lacunas da informação, principalmente em relação aos demais grupos funcionais utilizados no modelo. Desta forma, esperamos que este estudo incentive novas investigações nestas áreas através de análise quantitativas (através de estimativas de B, PB, QB e composição da dieta) de fitoplâncton e zooplâncton, insetos aquáticos e terrestres, répteis, aves, mamíferos e bactérias.

Os resultados indicam que o compartimento Detritos tem maior efeito na dinâmica trófica dos três ambientes, sugerindo uma regulação do tipo *bottom up*, ao passo que alguns predadores como, *H. malabaricus*, *Serrasalmus spp*, Aves e Mamíferos, desempenharam um controle *top down*. Portanto a atuação destes compartimentos exerce um controle bidirecional sobre as comunidades, ou seja, um controle combinado. Assim, nestes ambientes a dinâmica trófica das comunidades não está a cargo de um nível trófico específico, mas possivelmente de uma série de fatores e interações bióticas e abióticas que envolvem toda a comunidade.

Pelas análises dos atributos ecossistêmicos, é possível inferir que os três ambientes modelados apresentam alta maturidade (PP/R e Schödinger) e estabilidade (Overhead) podendo suportar distúrbios. É evidente que as mudanças que ocorrem num ecossistema causam uma reestruturação em suas comunidades locais que não podem ser preditas sem um claro entendimento dos mecanismos que permitem a manutenção e coexistência de espécies. Dessa forma estudos baseados nesta abordagem ecossistêmica, são importantes ferramentas não só para a ciência clássica, mas para o manejo de suas populações frente às perturbações ambientais como alterações na qualidade das águas, manejo pesqueiro e turismo.

REFERÊNCIAS

- Achá, D. C. & Fontúrbel, F. R. 2003. La diversidad de una comunidad, ¿está controlada por top-down, bottom-up o una combinación de estos? **La revista**, 13:1-15.
- Alho, C. J.; Campos, Z. M.; Gonçalves, H. C. 1987. Ecologia da capivara (*Hydrochaeris hydrochaeris*, Rodentia) do Pantanal: habitats, densidade e tamanho do grupo. **Revista Brasileira de Biologia**, 47(1/2):87-97.
- Alho, C. J. R. 2008. Biodiversity of the Pantanal: response to seasonal flooding regime and to environmental degradation. **Braz. J. Biol.**, 68(4, suppl.): 957-966.
- Alho, C. J. R. & Gonçalves, H. C. 2005. **Biodiversidade do Pantanal. Ecologia e Conservação**. Campo Grande-MS: Editora UNIDERP, 142 p. ISBN: 858739294-8.
- Allen, R. R. 1971. Relation between production and biomass. **Journal of the Fisheries Research Board of Canada**, 28:1573-1581.
- Angelini, R. & Agostinho, A. A. 2005a. Parameter estimates for fishes of the Upper Paraná River floodplain and Itaipu Reservoir (Brazil). **NAGA, The WorldFish Center Quarterly**, Manila, 28:53-57.
- Angelini, R. & Agostinho, A. A. 2005b. Food web model of the Upper River Foodplain: description and aggregation effects. **Ecological Modelling**, Amsterdam, 181:109-121.
- Angelini, R. & Gomes, L. C. 2008. **O artesão de ecossistemas: construindo modelos com dados**. Maringá: Eduem, 173 p.
- Angelini, R. 2002. Bases para a aplicação da teoria da informação em ecossistemas com ênfase à ascendência. **Acta Scientiarum**. Maringá (PR), 24(2):275-283.
- Angelini, R.; Fabré, N. N.; Silva, Jr. U. L. 2006. Trophic analysis and fishing simulation of the biggest Amazonian catfish. **African Journal of Agricultural Research**, 1:151-158.

Arias-González, J. E.; Nuñez-Lara, E.; González-Salas, C.; Galzin, R. 2004. Trophic models for investigation of fishing effect on coral reef ecosystems. **Ecological Modelling**, 172:197-212.

Berlow, E. L. 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. **Nature**, 399:330-334

Berlow, E. L.; Neutel, A. M.; Cohen, J. E.; De Ruiter, P. C.; Ebenman, B.; Emmerson, M.; Fox, J. W.; Jansen, V. A. A.; Jones, J. L.; Kojjoris, G. D.; Logofet, D. O.; Mckane, A. J.; Montoya, J. M.; Petchey, O. 2004. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. **J. Anim. Ecol.** 73:585-598.

Biggs, B. J. F.; Francoeur, S. N.; Huryn, A. D.; Roger, Y.; Arbuckle, C. J.; Townsend, C. R. 2000. Trophic cascades in streams: effects of nutrient enrichment on autotrophic and consumer benthic communities under two different fish predation regimes. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, 57:1380-1394.

Bond, W. 2001. Keystone species: hunting the snark? **Science**, 292:63-64.

Bowen, S. H. 1983. Detritivory in neotropical fish communities. **Environmental Biology of Fisheries**, 9:137-144.

BRASIL. 1974. Ministério do Interior. Departamento Nacional de Obras de Saneamento. Estudos hidrológicos da Bacia do Alto Paraguai. Relatório técnico. Rio de Janeiro, v1.

BRASIL. Lei Nº 8.830 de 21 de janeiro de 2008. Dispõe sobre a Política Estadual de Gestão e Proteção à Bacia do Alto Paraguai no Estado do Mato Grosso e dá outras providências.

Bundy, A. & Pauly, D. 2001. Selective harvesting by small scale fisheries: Ecosystem analysis or San Miguel Bay Philippines. **Fisheries Research**, 53(3):263-281.

Bundy, A. 2004. Mass balance models of the eastern Scotian Shelf before and after the cod collapse and other ecosystem. **Aquatic Science**, 106:110–127.

Capistrano – Santana, A.; Almeida, R. S.; Ávila, R. W.; Catella, A. C. 2004. Estimativa dos parâmetros de crescimento de *Roeboides paranensis*: diferentes respostas para uma

mesma pergunta. IV Simpósio sobre recursos naturais e socioeconômicos do Pantanal Corumbá/MS. CPAP – Pantanal, Corumbá – MS, 6 p.

Carvalho, N. O. 1986. Hidrologia da Bacia do Alto Rio Paraguai: In: Simpósio sobre recursos naturais e sócio-econômicos do Pantanal, Corumbá. Anais. Brasília: EMBRAPA, DDT, p. 43-49. (Documentos, 5)

Carpenter, S. R.; Kitchell, J. F.; Hodgson J. R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. **Bioscience** 35:634-639.

Catella, A. C. & Albuquerque, F. F. de. 2007. **Sistema de Controle da Pesca de Mato Grosso do Sul SCPESCA/MS – 10, 2003**. Corumbá, MS: Embrapa Pantanal/SEMACIMASUL, (Embrapa Pantanal. Boletim de Pesquisa, 75), 56 p.

Catella, A. C. 1992. Estrutura da comunidade e alimentação de peixes da Baía do Onça, uma Lagoa do Pantanal do Rio Aquidauana, MS. Dissertação de Mestrado, 228 p., Universidade Estadual de Campinas. UNICAMP – Campinas, SP.

Catella, A. C. & Petrere, M. Jr. 1996. Feeding patterns in a fish community of Baía da Onça, a floodplain lake of the Aquidauana River, Pantanal, Brazil. **Fisheries Management and Ecology**, 3:229-237.

Christensen, V. & Pauly, D. 1993. **Trophic models of aquatic ecosystems**. Metro Manila: ICLARM; Copenhagen: International Council for the Exploration of the Sea: Danish International Development Agency, 374 p., ill. (ICLARM Conference Proceedings, 26)

Christensen, V. & Pauly, D. 1992a. ECOPATH II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. **Ecological Modelling**, Amsterdam, 61:169-185.

Christensen, V. & Walters, C. J. 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. **Ecological Modelling**, Amsterdam, 172:109-139.

Christensen, V. 1995a. A model of trophic interactions in the North Sea in 1981, the Year of the Stomach. **Dana** 11:1-28.

Christensen, V. 1995b. Ecosystem maturity—towards quantification. **Ecological Modelling**. Amsterdam. 77:3-32.

Christensen, V.; Walters, C.; Pauly, D. 2005. **Ecopath with Ecosim: A User's Guide**. Fisheries Centre of University of British Columbia, Vancouver, Canada and available at: <http://www.ecopath.org>.

Christensen, V.; Walters, C. J.; Pauly, D. 2000. **Ecopath with Ecosim: a user's guide**. October 2000 edition. Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, Canada and ICLARM, Penang, Malaysia. 130 p.

Christensen, V. & Pauly, D. 1992b. **A Guide to the ECOPATH II Program** (Version 2.1) ICLARM Software 6, 72 p.

Cunha, N. L.; Catella, A. C.; Kinas, M. A. 2007. Growth parameters estimates for a small fish of the Pantanal, Brazil: *Moenkhausia dichroua* (Characiformes, Characidae). **Brazilian Journal Biology**, 67(2):631-637.

Cury, P., Bakun, A., Crawford, R. J. M.; Jarre, A.; Quinones, R. A. 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in “wasp-waist” ecosystems. **ICES Journal of Marine Science** 57(3):603

Cyr, H & Pace, M. L. 1993. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. **Nature**, 361:148-150.

Davic, R. D. 2003. Linking keystone species and functional groups: a new operational definition of the keystone species concept. **Conservation Ecology** 7(1): r11.

Dunne, J. A. 2006. The network structure of food webs. In: **Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs** (eds M. Pascual & J. A. Dunne), pp 27-86. New York, NY: Oxford University Press.

Dyer, L. A; Letourneau, D. 2003. Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. **Ecology Letters**, 6:60-68.

EMBRAPA. 1990. Centro de Pesquisa Agropecuária do Pantanal. **Avaliação da contaminação ambiental da Bacia Hidrográfica do rio Miranda**. Relatório final. Corumbá. 174 p.

FAO – ICLARM. 1996. **Stock Assessment Tools. User's Manual**. Ed: FAO – ICLARM, Roma, 123 p.

FAO. 2002. FAO Yearbook. Fishery Statistics. Capture Production. Vol. 94/1, Roma, 642 p.

Finn, J. T. 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. **J. Theor. Biol.** 56:363-380.

Finn, J. T. 1980. Flow analysis of models of the Hubbard Brook ecosystem. **Ecology**, 6: 562-571.

Froese, R. & D. Pauly. Editors. 2009. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (10/2009).

Galdino, S.; Clarke, R. T. 1995. **Levantamento e estatística descritiva dos níveis hidrométricos do Rio Paraguai em Ladário, MS-Pantanal. Período de 1900-1994**. Corumbá/MS: EMBRAPA-CPAP, 70 p (EMBRAPA-CPAP. Documentos, 14).

Galdino, S.; Vieira, L. M.; Pellegrin, L. A. 2006. **Impactos ambientais e socioeconômicos na Bacia do Rio Taquari – Pantanal**. Corumbá: EMBRAPA Pantanal, 356 p, il.

Gardner, M. R. & Ashby, W. R. 1970. Connectance of large, dynamical (cybernetic) systems. **Nature**, 228-784.

Hahn, N. S.; Fugi, R.; Andrian, I. F. 2004. Trophic ecology of the fish assemblages. Pp. 247-269. **In: Thomaz, S. M., A. A. Agostinho & N. S. Hahn. (Eds.). The Upper Paraná River and its Floodplain: physical aspects, ecology and conservation**. Leiden, Backhuys Publishers, 393 p.

Hairston, N. G. Jr. & Hairston, N. G. Sr. 1993. Cause effect relationships in energy flow, trophic structure, and interspecific interactions. **Am. Nat.**, 142:379-411.

Heymans, J. J.; Shannon, L. J.; Jarre, A., 2004. Changes in the northern Benguela ecosystem over three decades: 1970s, 1980s and 1990s. **Ecol. Model.** 172:175-195.

- Hunt, Jr. G. L.; McKinnell, S. 2006. Interplay between top-down, bottom-up and wasp-waist control in marine ecosystems. **Progress in Oceanography** 68:115-124.
- Hunter, M. D; Price, P. W. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. **Ecology**, 73:724–32
- Hunter, M. D. 2001. Multiple approaches to estimating the relative importance of top-down and bottom-up forces on insect populations: Experiments, life tables, and time-series analysis. **Basic Appl. Ecol.**, 2:295–309.
- Ivlev, V. S. 1945. [The biological productivity of waters]. **Uspekhi Sovremennoi Biologii**, 19:98-120. (In Russian; MS translation by W. E. Ricker).
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. **The American Naturalist**, 104:501-528.
- Jepsen, D. B; Winemiller, K. O., 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. **Oikos**, 96:46-55.
- Junk W. J; Bayley P. B; Sparks R. E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. **Canadian Special Publ. Fisheries and Aquatic Sciences**, 106:110-127.
- Junk, W. J.; Silva, C. J. 1999. O conceito do pulso de inundação e suas implicações para o Pantanal de Mato Grosso. **Anais do II Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal, Manejo e Conservação, de 18 a 22 de novembro de 1996**. Corumbá-MS. EMBRAPA Pantanal, 535 p.
- Kavanagh, P.; Newlands, N.; Christensen, V.; Pauly, D. 2004. Automated parameter optimization for Ecopath ecosystem models. **Ecological Modelling**, 172:141-149.
- Leibold, M. A; Chase, J. M.; Shurin, J. B.; Downing A. L. 1997. Species turnover and the regulation of trophic structure. **Annu. Rev. Ecol.** 28:467-94.
- Leontief, W. W. 1951. **The structure of the American economy**, 2 ed. Oxford University Press. New York, 264 p.

- Levine, S. 1980. Several measures of trophic structure applicable to complex food webs. **J. Theor. Biol.** 83:195-207.
- Libralato, S.; Christensen, V.; Pauly, D. 2006. A method for identifying keystone species in food web models. **Ecol. Model.** 195:153-171.
- Lindeman, R. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. **Ecology (Washington DC)**, 23:399-418.
- Loreau, M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. **Oikos** 91:3-17.
- Mackay, A. L. 1977. The generalized inverse and inverse structure. **Acta Crystallographica Section A**. Copenhagen, 33:212-215.
- Margalef, R. 1963. On a certain unifying principles in ecology. **American Naturalist**, 97:357-374.
- McCann, J. 2000. The diversity debate. **Nature**, 405:228-233.
- Mérona, B. & Mérona, J. R. 2004. Food resource partitioning in a fish community of central Amazon floodplain. **Neotropical Ichthyology**, 2(2):75-84.
- Mills, L. S.; Soulé, M. E.; Doak, D. F. 1993. The keystone-species concept in ecology and conservation. **Bioscience**, 43:219-224.
- Moore, J. C.; McCann, k.; Setälä, H.; de Ruiter, P. C. 2003. Top-down is bottom-up: does predation in the rhizosphere regulate above ground dynamics? **Ecology**, 84:846-857.
- Moore, J. C.; Berlow, E. L.; Coleman, D. C.; de Ruiter, P. C.; Dong, Q.; Hastings, A.; Collins Johnson, N.; Mc Cann, K. S.; Melville, K.; Morin, P. J.; Nadelhoffer, K.; Rosemond, A. D.; Post, D. M.; Sabo, J. L.; Scow, K. M.; Vanni, M. J.; Wall, D. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. **Ecol. Lett.** 7:584-600.
- Morrisette, L., Hammill, M. O., Savenkoff, C. 2006. The trophic role of marine mammals in the Northern Gulf of St Lawrence. **Mar. Mamm. Sci.** 22:74-103.

- Mourão, G. M., 1989. Limnologia comparativa de três lagoas (Duas “baías” e uma “salina”) do Pantanal da Nhecolândia, MS. 135p. (Dissertação de Mestrado) – Ciências Biológicas, Universidade Federal de São Carlos.
- Müller, F. 1997. State-of-the-art in ecosystem theory. **Ecological Modelling**. Amsterdam, 100:135-161.
- Naeem, S. & Li, S. 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. **Nature**, 390:507-509.
- Nielsen, K. J. 2001. Bottom-up and top-down forces in tide pools: Test of a food chain model in an intertidal community. **Ecol. Monogr.**, 71:187–217.
- Odum, E. P. 1969. The Strategy of ecosystem development. **Science (Washington DC)**, 164:262-270.
- Odum, W. E., Heald, E. J., 1975. The detritus-based food web of an estuarine mangrove community. **Estuar. Res.** 1:265-285.
- Oksanen L., Fretwell, S. D., Arruda J, Miemela P. 1981. Exploitation ecosystems along gradients of primary productivity. **Am. Nat.** 118:240-61.
- Optiz, S. 1991. Quantitative models of trophic interactions in Caribbean coral reefs. Dissertation (Doktorgrades der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen) – Fakultät der Christian-Albrechts, Univesität zu Kiel, Kiel, 285 f., ill.
- Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R.; Kitchell, J. F. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. **Trends Ecol. Evol.** 14:483-488.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. **Am. Nat.** 100:65-75.
- Paine, R. T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. **Am. Nat.** 103:91-93.
- Paine, R. T. 1995. A conversation on refining the concept of keystone species. **Conservation Biology**, 9:962-964.

Palomares, M. L. D.; & Pauly, D. 1998. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. **Marine and Freshwater Research**, Collingwood, 49(5):447-453.

Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. **Journal du Conseil International pur l'Exploration de la Mer**, Copenhagen, 39(3):175-192.

Pauly, D. 1986. A Simple Method for Estimating the food consumption of fish populations from growth data and food conversion experiments. **Fish. Bull.** 84(4):827-840.

Pauly, D., Christensen, V, Walters, C. 2000. Ecopath, Ecosim and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. **ICES J. Mar. Sci.** 57:697-706.

Pauly, D., & Christensen, V. 1995. Primary production required to sustain global fisheries. **Nature**, 374:255-257.

Pauly, D., Soriano, M. L., Palomares, M. L. 1993. Improved construction, parametrization and interpretation of steady-state ecosystem models. **In:** V. Christensen, D. Pauly, (Eds.), **Trophic Models of Aquatic Ecosystems**. ICLARM Conference Proceedings, 26:1-13.

Pauly, D.; Soriano, M.; Palomares, M. L. 1987. On improving the construction, parametrization and interpretation of "steady-state" multispecies models. MS, presented at the 9th Shrimp and Finfish Fisheries Management Workshop, 7-9 December 1987, Kuwait. **ICLARM Contributions**, Manila, no. 627, 27 p.

Pauly, D., & Christensen, V. 1996. Mass-balance models of north-eastern Pacific ecosystems. In: Proceedings of a workshops, Fisheries Centre, University of British Columbia, Vancouver, 6-10.

Pedersen, T.; Nilsen, M.; Nilssen, E. M.; Berg, E.; Reigstad, M. 2008. Trophic model of a lightly exploited cod-dominated ecosystem. **Ecological Modelling**, 214:95-111.

Persson, L. 1999. Trophic cascades: abiding heterogeneity and the trophic level concept at the end of the road. **Oikos**, 85:385-397.

- Petrere, M. Jr. & Angelini, R. 2009. Análise trófica de dois ambientes em lagos de várzea amazônicos. (*IN*: Fraxe, T. J. P.; Witkoski, A. C.; Silva, S. C. P (org). **A pesca na Amazônia Central – ecologia, conhecimento tradicional e formas de manejo**, p. 291-313.
- Pianka, E. R. 1973. The structure of lizard communities. **Annual Review and Systematics**, 4:53-74.
- Polis, G. A., Anderson W. B. & Holt R. D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 28:289-316.
- Polovina, J. J. 1984. Model of a coral reef ecosystem. Part I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. **Coral Reefs**, Berlin, 3:1-11.
- Pouilly, M.; Barrera, S.; Rosales, C. 2006. Changes of taxonomic and trophic structure of fish assemblages along an environmental gradient in the Upper Beni (Bolívia). **Journal of Fish Biology**, 68:137-156.
- Power, M. E.; Parker, G.; Dietrich, W. E.; Sun, A. 1995. How does floodplain width affect floodplain river ecology? A preliminary exploration using simulations. **Geomorphology**, 13:301-317.
- Power, M. E.; Tilman, D.; Estes, J. A.; Menge, B. A.; Bond, W. J.; Mills, S., Daily, G.; Castilla, J. C.; Lubchenco, J.; Paine, R. 1996. Challenges in the quest for keystones. **Bioscience**, 46(8):609-620.
- Power, M. E. 2000. What enables trophic cascades? Commentary on Polis *et al.* **Trends Ecol. Evol.**, 15:443-444.
- Resende, E. K. 2000c. Trophic structure of fish assemblages in the lower Miranda river, Pantanal, Mato Grosso do Sul State, Brazil. **Rev. Brasil. Biol.** 60(3):389-403.
- Resende, E. K. & Pereira, R. A. C. 1998b. **Peixes detritívoros da planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil**. Corumbá, MS: EMBRAPA-CPAP, 50 p. (EMBRAPA-CPAP. Boletim de Pesquisa, 12).

Resende, E. K.; Pereira, R. A. C.; Almeida, V. L. L.; Silva, A. G. 2000a. **Peixes insetívoros e zooplactófagos da planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil**. Corumbá, MS: EMBRAPA-CPAP, 40 p. (EMBRAPA-CPAP. Boletim de Pesquisa, 17).

Resende, E. K.; Pereira, R. A. C.; Almeida, V. L. L. de; Silva, A. G. 1996. **Alimentação de peixes carnívoros da planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil**. Corumbá, MS: EMBRAPA-CPAP, 36 p. (EMBRAPA-CPAP. Boletim de Pesquisa, 03).

Resende, E. K.; Pereira, R. A. C.; Almeida V. L. L. 1998a. **Peixes herbívoros da planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil**. Corumbá, MS: EMBRAPA-CPAP, 24 p. (EMBRAPA-CPAP. Boletim de Pesquisa, 10).

Resende, E. K.; Pereira, R. A. C; Almeida V. L. L. 2000b. **Peixes onívoros da planície inundável do rio Miranda, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil**. Corumbá, MS: EMBRAPA-CPAP, 44 p. (EMBRAPA-CPAP. Boletim de Pesquisa, 16).

Resende, E. K. & Palmeira, S. S., 1999. Estrutura e dinâmica das comunidades de peixes da planície inundável do rio Miranda, Pantanal de Mato Grosso do Sul. **Anais do II Simpósio sobre Recursos Naturais e Sócio-econômicos do Pantanal, Manejo e Conservação, de 18 a 22 de novembro de 1996**. Corumbá-MS. EMBRAPA Pantanal, 535 p.

Resende, E. K. 2008. **Pulso de inundação – processo ecológico essencial à vida no Pantanal**. Corumbá: EMBRAPA Pantanal, 16 p (EMBRAPA-CPAP, Documentos, 98).

Rice, J., 1995. Food web theory, marine food webs, and what climate change may do to northern marine fish populations. In: Beamish, R.J. (Ed.), *Climate Change and Northern Fish Populations*. **Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.** 121:561-568.

Schindler D. W. (1990). Experimental perturbations of whole lakes as test of hypotheses concertnig ecosystem structure and function. **Oikos**, 57:25-41.

Shannon, L. J.; Field, J. G.; Moloney, C. L. 2004. Simulating anchovy-sardine regime shifts in the southern Benguela ecosystem. **Ecological Modelling**, 172:269-281.

Thomaz S. M, Bini L. M, Bozelli R. L. 2007. Flood increase similarity among aquatic habitat in river-floodplain systems. **Hydrobiologia**, 579:1-13.

Ulanowicz, R. E. 1986. **Growth and Development: Ecosystem Phenomology**. Springer, New York, 203 p.

Ulanowicz, R. E., 1995. The part-whole relation in ecosystems. **In:**Patten, B.C., Jorgensen, S.E., Auerbach, S.I. (Eds.), **Complex Ecology**. Prentice Hall, New Jersey, pp. 549-560.

Ulanowicz, R.; Puccia, C. 1990. Mixed trophic impacts in ecosystems. **Coenoses**, 5:7-16.

Ulanowicz, R. E. 1986. **Growth and development: ecosystem phenomenology**. New York: Springer-Verlag, c1986. 203 p.

Vasconcellos, M. S.; Mackinson, K.; Sloman; Pauly D. 1997. The stability of trophic mass-balance models of marine ecosystems: a comparative analysis. **Ecological Modelling**, 100:125-134.

Vazzoler, A. E. S. M.; Agostinho, A. A.; Hahn, N. S. (Ed.). 1997. **A planície de inundação do Alto Rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos**. Ed. da Universidade Estadual de Maringá (Maringá/PR), 460 p.

Villanueva, M. C.; Laléye, P.; Albaret, J.-J.; Laë, R.; Tito de Moraes, L.; Moreau, J. 2006b. Comparative analysis of trophic structure and interactions of two tropical lagoons. **Ecological Modelling**, 197:1-17.

Villanueva, M. C.; Ouedraogo M.; Moreau J. 2006a. Trophic relationships in the recently impounded Bagré reservoir in Burkina Faso. **Ecological Modelling**, 191:243-259.

Villanueva, M. C. S.; Isumbisho, M.; Kaningini, B.; Moreau, J.; Micha, J. C. 2008. Modeling trophic interactions in Lake Kivu: What roles do exotic play? **Ecological Modelling**, 212:422-438.

Williamson, C. E.; Morris, D. P.; Pace, M. L.; Olson, A. G. 1999. Dissolved organic carbon and nutrients as regulators of lake ecosystems: Resurrection of a more integrated paradigm. **Limnol. Oceanogr.** 44:795-803.

Wulff, F.; Field, J. G.; Mann, K. H. 1989. **Network analysis in marine ecology.** Springer-Verlag, Berlin. 284 p.