

# BIOCENOSSES EM RESERVATÓRIOS

## PADRÕES ESPACIAIS E TEMPORAIS

**Liliana Rodrigues**  
**Sidinei Magela Thomaz**  
**Angelo Antonio Agostinho**  
**Luiz Carlos Gomes**  
(organizadores)

*RiMa*

2005

Copyright© 2005 dos autores

Direitos reservados desta edição:

**RiMa Editora**

Proibida a reprodução total ou parcial

Revisão, diagramação e fotolitos:

**RiMa Artes e Textos**

**Relação dos Referees**

Dr. Alex Prast (UFRJ)

Dra. Ana Luiza Burliga Miranda (Univali)

Dr. Antonio Carlos Beaumord (Univali)

Dr. Cristiano dos Santos Neto (UFSCar)

Dra. Gecely Rodrigues Alves Rocha (UESC)

Dr. Irineu Bianchini Junior (UFSCar)

Dr. Jansen Zuanon (INPA)

Dr. José Gonçalves Junior (UFMG)

Dr. José Luis Luque (UFRRJ)

Dr. Marcos Callisto (UFMG)

Dr. Marcos Nogueira (UNESP)

Dra. Maria do Carmo Calijuri (USP)

Dra. Maria José Tavares Ranzani de Paiva  
(Instituto de Pesca)

Dr. Miguel Petrere Jr. (UNESP)

Dr. Ricardo Pinto Coelho (UFMG)

Dr. Ronaldo Angelini (UFG)

Dr. Rosseval Galdino Leite (INPA)

Dra. Sirlei Terezinha Bennemann (UEL)

Dra. Valéria de Oliveira Fernandes (UFES)

Dr. Willian Severi (UFPE)

B615b

Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais/organizado por Liliana Rodrigues, Sidinei Magela Thomaz, Angelo Antonio Agostinho e Luiz Carlos Gomes – São Carlos: RiMa, 2005.

333 p.

ISBN – 85-7656-067-6

1. Ecologia. 2. Limnologia. I. Título.

CDD: 574.9

*RiMa*

**Editora**

www.rimaeditora.com.br

*DIRLENE RIBEIRO MARTINS*

*PAULO DE TARSO MARTINS*

Rua Oscar de Souza Geribelo, 232 – Santa Paula

13564-031 – São Carlos, SP

Fone: (0xx16) 3372-5269

Fax: (0xx16) 3372-3264

## Capítulo 25

# Análise Ecosistêmica de Reservatórios

Ronaldo Angelini  
Ângelo Antonio Agostinho  
Luiz Carlos Gomes  
Rodrigo Silva Costa  
João Dirço Latini

### Introdução

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

Hall & Raffaelli (1993) afirmam que uma das prioridades na pesquisa ecológica sempre foi a informação de “quem come o quê”, e nesse contexto a mais óbvia interação é a predação, que por vezes controla a herbivoria, otimizando a competição entre produtores, que por sua vez formam a base dos ecossistemas (Schoener, 1989; Hairston et al., 1960).

As teias alimentares descritas por modelos matemáticos podem ser úteis em decisões de manejo multiespecífico (Christensen & Pauly, 1993a, 1998; Moreau et al., 2001; Heymans et al., 2004) para analisar efeitos ligados à cascata trófica (Wolff, 1994; Polis et al., 2000) e conseqüentemente à própria estabilidade do ecossistema (Vasconcellos & Gasalla, 2001; Vasconcellos et al., 1997; Angelini, 2002a; Gasalla & Rossi-Wongtschowski, 2004).

Os modelos matemáticos das teias alimentares são baseados principalmente nos trabalhos de Lindeman (1942), que tratam o ecossistema sob a ótica da sucessão e da troca energética entre os níveis tróficos regida pela 2ª lei da termodinâmica (Kingsland, 1991), e no de Odum (1969), que descreveu 24 atributos para determinar o estágio de amadurecimento dos ecossistemas e demonstrou como esses atributos se desenvolvem até sua maturidade, quando

os ecossistemas têm maior capacidade de suportar distúrbios e/ou voltar ao equilíbrio se perturbados (resiliência). Mais recentemente, outras interpretações sobre ecossistemas e redes tróficas têm surgido (Ulanowicz, 1980, 1986c; Wulff et al., 1989; Higashi & Burns, 1991; Jørgensen, 1992), permitindo que a “saúde” de um ecossistema seja avaliada também por meio das propriedades emergentes, que, por serem macroscópicas, analisam o sistema como um “todo”, já que são dependentes das inter-relações e, portanto, conseqüências dos processos auto-reguladores (Müller, 1997).

Uma das propriedades emergentes, a ascendência, desenvolvida por Ulanowicz (1986c, 1997), permite mensurar a parte de informação ordenada de um sistema. Sua contraparte desordenada (todo sistema necessariamente a apresenta) é chamada *overhead* e representa uma energia de reserva e, portanto, uma medida de estabilidade (Angelini, 2002b).

Para descrever e avaliar as teias tróficas em seis reservatórios do Estado do Paraná foi construído um modelo de biomassa e fluxo de energia para cada reservatório, usando o software ECOPATH (Christensen & Pauly, 1993a). Esses modelos permitem interpretar o significado de alguns atributos ecossistêmicos (sensu Odum, 1969) relacionados às características dos reservatórios, como área, idade e produção primária, bem como a convergência e a integração dos diversos estudos realizados nesse projeto (descritos nos capítulos anteriores). Essa compilação facilita a compreensão ecossistêmica dos reservatórios, fornecendo importante subsídio para o manejo de suas populações (Hilborn et al., 2003).

## O Modelo

O programa *Ecopath* do WorldFish Center (antigo International Center of Living Aquatic Resources Management (ICLARM), Manila, Filipinas) combina o trabalho desenvolvido por Polovina (1984), que estima a biomassa e o consumo de vários elementos de um ecossistema aquático, com a teoria de Ulanowicz (1986c) sobre a análise de fluxos entre os elementos do ecossistema. Esse recurso dado pelo programa, conforme proposta de Pauly et al. (1987), permite a construção de modelos em estado de equilíbrio. Assim, a equação básica do modelo *Ecopath* é a de um sistema balanceado no qual o consumo de um predador (ou de um grupo de predadores) gera a mortalidade (por predação) de sua presa (ou de um grupo de presas), sendo descrita matematicamente pela expressão:

$$B_i * P_{Bi} * E_{Ei} - S_{ji} (B_j * Q_{Bj} * DC_{ji}) - EX_i = 0$$

em que:

$$B_i = \text{biomassa da presa (i);}$$



- $P_{Bi}$  = produção/biomassa da presa (i);  
 $E_{Ei}$  = eficiência ecotrófica da presa (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);  
 $EX_i$  = exportação da presa (i).

Assim, para um ecossistema com  $n$  grupos (compartimentos) haverá  $n$  equações diferenciais lineares, formando uma matriz. Na elaboração do modelo, não é necessária a determinação de todos os parâmetros de entrada para todos os componentes, pois o Ecopath liga a produção de um grupo à dos outros e usa essas ligações para estimar os parâmetros restantes, com base na suposição de que a produção de um grupo tem de finalizar em algum lugar do sistema. Esse programa já foi usado para comparar 41 ecossistemas em todo o mundo (Christensen & Pauly, 1993a, 1993b). No Brasil, seu uso vem crescendo em ecossistemas marinhos (Rocha et al., 1998; Vasconcellos & Gasalla, 2001; Gasalla & Rossi-Wongtschowski, 2004) e continentais (Angelini & Petreire Jr., 1996; Silva Júnior, 1998; Angelini, 2002c; Angelini & Agostinho, 2005).

O Ecopath permite livre acesso (<http://www.data.fisheries.ubc.ca/ecopath/index.php>) e já conta com novas rotinas (para simulação temporal e espacial) que não serão utilizadas neste estudo.

## A Base de Dados

Os reservatórios cujos modelos foram elaborados são: Capivari, Iraí, Mourão, Rosana, Salto do Vau e Segredo, cujas localizações estão descritas nos capítulos anteriores. A Tabela 1 mostra como as respectivas biomassas dos compartimentos foram obtidas. Os valores encontrados serviram de referência para as estimativas iniciais de biomassa para todos os compartimentos.

Para os compartimentos “não-peixes”, outros dois parâmetros da equação 1,  $Q/B$  (consumo/biomassa) e  $P/B$  (produção/biomassa, ou seja, o número de vezes que o componente se renova por ano), foram estimados com base na literatura (com destaque para Morin & Bourassa, 1992; Brey, 1999; Angelini, 2002c).

Para os compartimentos “peixes”, como mostrado por Allen (1971), a relação  $P/B$  é igual a  $M$  (mortalidade natural), calculada com a regressão empírica de Pauly (1980), apresentada a seguir:

$$\log(M) = -0,0066 - 0,279 \log(L_{\infty}) + 0,6543(K) + 0,4634 \log(T^{\circ})$$

Nessa equação, a constante de crescimento de von Bertalanffy ( $K$ ) foi estimada a partir de dados de frequência de comprimento, sendo que para as espécies comuns a todos os reservatórios optou-se pelas amostras obtidas nos de Caxias e Segredo,

visto que neles os dados têm maiores séries históricas.  $T^0$  é a temperatura da água do reservatório e  $L^\infty$  é o comprimento assintótico do peixe. A taxa  $Q/B$  foi calculada com a equação de Palomares & Pauly (1998).

Dados sobre a alimentação das espécies de peixes foram obtidos em cada reservatório (ver Capítulo 15). Nos casos em que o número de estômagos analisados de determinada espécie foi insuficiente ( $n < 5$ ), recorreu-se aos dados já publicados por Hahn et al. (1997), Agostinho et al. (1997) e Loureiro (1999).

Tabela 1 – Compartimentos dos modelos elaborados e modo de obtenção dos dados de biomassa na unidade gramas \*  $m^{-2}$ .

Compartimento	Medição em campo e/ou laboratório	Extrapolação (gramas * $m^{-2}$ )
Fitoplâncton	$mm^3 L^{-1}$	Área do reservatório e respectiva altura da lâmina d'água onde o compartimento está concentrado.
Zooplâncton	nº de indivíduos divididos em 3 grupos: rotíferos e cladóceros e copépodes: 1 rotífero = 0,0005 g peso úmido; 1 cladóceros ou copépode = 0,001 g peso úmido.	Área do reservatório e respectiva altura da lâmina d'água onde o compartimento está concentrado.
Bactéria	$\mu g$ Carbono * $L^{-1}$ 1 grama Carbono = 10 g peso úmido	Área do reservatório e todo o seu volume
Protozoário	$mg C * L^{-1}$ 1 grama Carbono = 10 g peso úmido	Área do reservatório e todo o seu volume
Bentos	nº de indivíduos * $m^{-2}$ 1 indivíduo = 0,001 g peso úmido	Área do reservatório
Peixes	Coletados em arrastão com área conhecida ( $g * m^{-2}$ )	Área do reservatório

## Componentes e Principais Fluxos

Os componentes comuns aos seis modelos desenvolvidos foram: Fitoplâncton, Rotíferos, Cladóceros, Copépodos, Bactérias, Protozoários, Bentos e Detritos. De maneira geral, os valores de entrada para biomassa, principalmente de peixes, nos seis modelos praticamente não foram alterados na equalização realizada pelo Ecopath, mostrando que o arrasto é a melhor (senão a única) maneira de estimar a biomassa de peixes. A incorporação das espécies dependeu de sua presença e da representatividade de suas biomassas.

Assim, o número total de componentes de cada modelo foi diferente: Iraí, 25; Mourão, 22; Segredo, 29; Capivari, 22; Rosana, 41; e Salto do Vau; 15. Este

último está representado na Figura 1 com apenas os fluxos mais importantes desenhados.

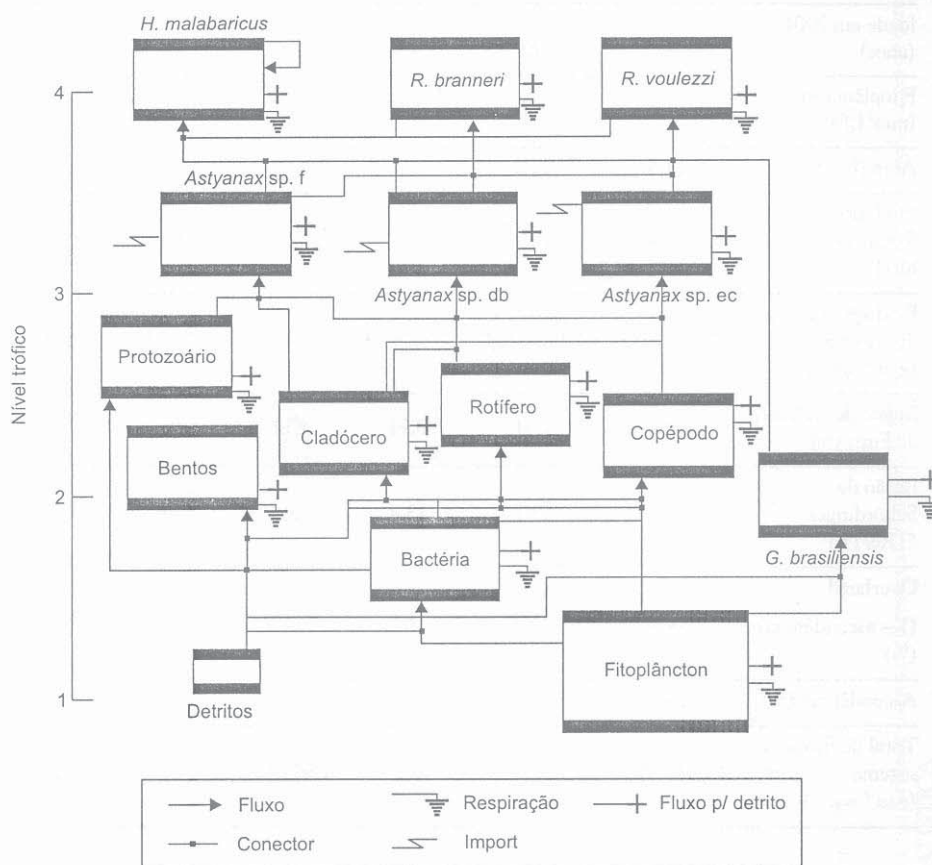


Figura 1 – Teia trófica do modelo Salto do Vau para o ano de 2002.

### Atributos Ecosistêmicos

Os reservatórios analisados apresentam áreas, idades e densidades de fitoplâncton (ver Capítulo 6) distintas entre si (Tabela 2), sendo o fitoplâncton utilizado como indicador do nível de produção primária. Alguns atributos ecosistêmicos, calculados com o modelo Ecopath, também se mostram variáveis. Nota-se, claramente, na Tabela 2, que a produção líquida e o total de fluxos dos sistemas têm relação direta com o nível de produção primária, porém é necessário saber se isso se ajusta às tendências esperadas de comportamento das propriedades macroscópicas.



Tabela 2 – Características dos reservatórios estudados.

Atributos <sup>u</sup>	Iraí	Mourão	Segredo	Capivari	Rosana	S. Vau
Idade em 2004 (anos)	5	20	12	34	17	45
Fitoplâncton (mm <sup>3</sup> L <sup>-1</sup> )	12,8	1,2	0,97	0,69	0,10	0,01
Área (km <sup>2</sup> )	14,6	11,2	80,6	12,8	220,0	2,0
Prod. primária Total/respiração total	68,9	18,5	18,3	8,3	6,9	2,1
Produção líquida do sistema (g m <sup>-2</sup> ano <sup>-1</sup> )	9.462.707,0	1.131.836,0	918.959,8	763.478,6	152.834,2	3.665,7
Índice de ciclagem de Finn (%)	0,61	1,51	0,94	4,14	7	8,2
Razão de Schördinger (TRe/TB)	3,6	13,1	13,4	26,5	31,6	85,8
Overhead (1 – ascendência) (%)	20,4	36,9	31	57,4	60	58,3
Ascendência (%)	79,6	63,1	69	42,6	40	41,7
Total de fluxos no sistema (g m <sup>-2</sup> ano <sup>-1</sup> )	19.631.384,0	2.553.892,0	2.040.119,0	2.050.041,0	450.522,0	19.947,0

A Figura 2 mostra as relações (e os modelos ajustados) entre alguns dos atributos que quantificam as propriedades de estabilidade e amadurecimento. Assim, o *overhead* indica a energia de reserva, enquanto a razão de Schördinger mostra a capacidade do sistema de queimar energia e, portanto, sua aptidão para suportar distúrbios. O índice de ciclagem de Finn (%) mede o total de fluxos reciclados no sistema.

Já a razão produção primária/respiração fornece indicações da maturidade do ecossistema conforme o valor tende à unidade, situação em que toda a produção seria usada na manutenção do sistema (respiração). Dessa forma, a relação do índice de Finn com o *overhead* (Figura 2a) é positiva, pois quanto maior a ciclagem, maior a estabilidade do sistema. Inversamente, esse índice tem relação negativa com a razão produção primária/respiração (Figura 2c), mostrando que em sistemas pouco maduros (altos valores na razão produção primária/respiração) a ciclagem é baixa.



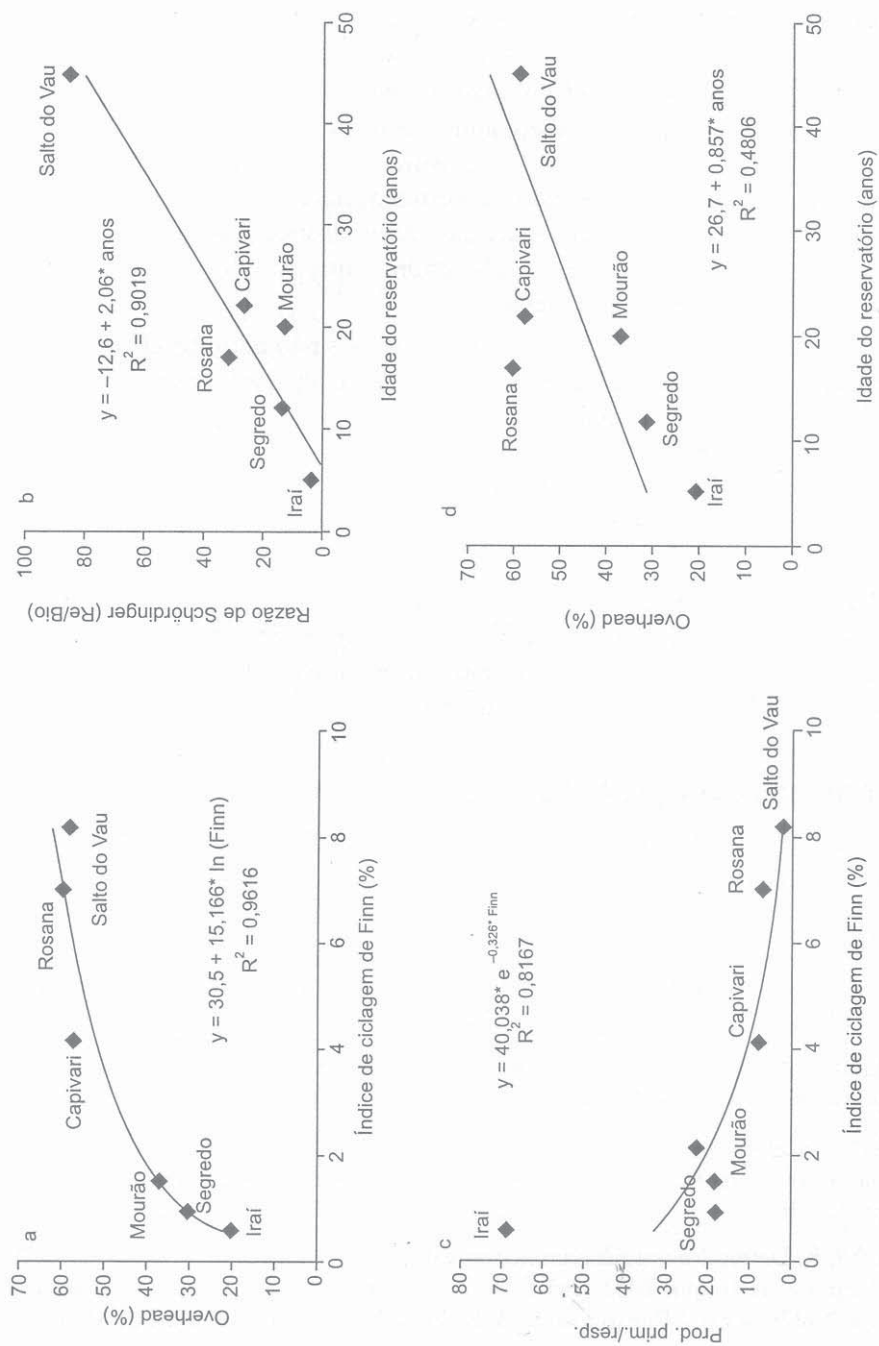


Figura 2 – Relação entre atributos de estabilidade e maturidade para os seis reservatórios estudados. Ajustes dos modelos e coeficientes de determinação foram calculados com o programa STATISTICA.

As Figuras 2b e 2d mostram, respectivamente, a relação entre a idade dos reservatórios e sua energia de reserva (*overhead*) e capacidade de suportar distúrbios (razão de Schörödinger). Como a relação é francamente positiva, nota-se que, quanto maior a idade do reservatório, mais maduro ele aparenta ser.

Apesar de esses resultados serem muito próximos daqueles apontados por Christensen & Pauly (1993b) para 41 ecossistemas de diferentes regiões, eles surpreendem, pois são esperados para ecossistemas naturais (como previsto por Odum, 1969), mas não necessariamente para reservatórios, que, além de serem ecossistemas recentes, são, em geral, submetidos a intensas flutuações de nível resultantes da operação das barragens.

A despeito do número reduzido de reservatórios não permitir afirmar com precisão que, independentemente das atividades de manipulação, os reservatórios mais antigos tendem a se estabilizar como ecossistemas naturais, há um indício bastante forte nesse sentido, sendo esse um tópico que requer maior investigação. Dessa maneira, a abordagem utilizada tem potencial para determinar quanto tempo os reservatórios, depois de formados, demoram para alcançar certa estabilidade abiótica e biótica.

Além disso, acreditamos que o modelo Ecopath, para esses reservatórios, torna exequíveis estudos interdisciplinares do ambiente, pois, apesar das generalizações, que diminuem o realismo e a precisão, consegue conectar as pesquisas realizadas em cada compartimento.

## Referências Bibliográficas

- AGOSTINHO, A. A. et al. Estrutura trófica. In: VAZZOLER, A. E. A. de M.; AGOSTINHO, A. A.; HAHN, N. S. (Eds.). *A planície de inundação do alto do rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Maringá: EDUEM: Nupélia, 1997. cap. II.6, p. 229-248.
- ALLEN, K. R. Relation between production and biomass. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, Ottawa, v. 28, n. 10, p. 1573-1581, Oct. 1971.
- ANGELINI, R. Avaliação da capacidade-suporte da represa do Broa para a colocação de tanques-rede. *Revista Saúde e Ambiente*, Joinville, SC, v. 3, n. 2, p. 42-48, 2002a.
- ANGELINI, R. Bases para a aplicação da teoria da informação em ecossistemas, com ênfase na ascendência. *Acta Scientiarum. Biological Science*, Maringá, v. 24, n. 2, p. 275-283, Apr. 2002b.
- ANGELINI, R. *Desenvolvimento de ecossistemas: a planície de inundação do alto rio Paraná e o reservatório de Itaipu*. 2002. 145 f. Tese (Doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) – Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, Maringá.

- ANGELINI, R.; AGOSTINHO, A. A. Food web model of the Upper Paraná river floodplain: description and aggregation effects. *Ecological Modelling*, Amsterdam, v. 181, n. 2-3, p. 109-121, Jan. 2005.
- ANGELINI, R.; PETRERE JR., M. The ecosystem of Broa reservoir, São Paulo State, Brazil, as described using ECOPATH. *Naga, The ICLARM Quarterly*, Makati City, v. 19, n. 2, p. 36-41, Apr. 1996.
- BREY, T. A collection of empirical relations for use in ecological modelling. *Naga, The ICLARM Quarterly*, Makati City, v. 22, n. 3, p.24-28, July-Sept. 1999.
- CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Eds.). Trophic models of aquatic ecosystems. *ICLARM Conference Proceedings*, Makati City, n. 26, 1993a. 390 p.
- CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. Changes in models of aquatic ecosystems approaching carrying capacity. *Ecological Applications*, Washington, D.C., v. 8, n. 1, p. S104-S109, Feb. 1998. Suplemento.
- CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. Flow characteristics of aquatic ecosystems. In: CHRISTENSEN, V.; PAULY, D. (Eds.). *Trophic models of aquatic ecosystems*. Makati City: ICLARM, 1993b. ch. 3, p. 338-355. (ICLARM Conference Proceedings, 26. ICLARM Contribution, n. 638).
- GASALLA, M. A.; ROSSI-WONGTSCHOWSKI, C. L. D. B. Contribution of ecosystem analysis to investigating the effects of changes in fishing strategies in the South Brazil Bight coastal ecosystem. *Ecological Modelling*, Amsterdam, v. 172, n. 2-4, p. 283-306, Mar. 2004.
- HAHN, N. S. et al. Dieta e atividade alimentar de peixes do reservatório de Segredo. In: AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C. (Eds.). *Reservatório de segredo: bases ecológicas para o manejo*. Maringá: EDUEM, 1997. cap. 8, p. 141-162.
- HAIRSTON, N. G.; SMITH, F. E.; SLOBODKIN, L. B. Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, Chicago, v. 94, n. 879, p. 421-425, 1960.
- HALL, S. J.; RAFFAELLI, D. G. Food webs: theory and reality. *Advances in Ecological Research*, London, v. 24, p. 187-239, 1993.
- HEYMANS, J. J.; SHANNON, L. J.; JARRE, A. Changes in the northern Benguela ecosystem over three decades: 1970s, 1980s and 1990s. *Ecological Modelling*, Amsterdam, v. 172, n. 2-4, p. 175-195, Mar. 2004.
- HIGASHI, M.; BURNS, T. P. (Eds.). *Theoretical studies of ecosystems: the network perspective*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. 364 p.
- HILBORN, R. et al. State of the world's fisheries. *Annual Review of Environment and Resources*, Palo Alto, Calif., v. 28, p. 359-399, Nov. 2003.
- JØRGENSEN, S. E. Parameters, ecological constraints and exergy. *Ecological Modelling*, Amsterdam, v. 62, n. 1-3, p. 163-170, July 1992.



- KINGSLAND, S. E. Defining ecology as a science. In: REAL, L. A.; BROWN, J. H. (Eds.). *Foundations of ecology: classic papers with commentaries*. Chicago; London: The University of Chicago Press, 1991. pt. 1: Foundational Papers, p. 1-13.
- LINDEMAN, R. L. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, Washington, D.C., v. 23, p. 399-418, 1942.
- LOUREIRO, V. E. *Categorias tróficas em peixes de águas continentais*. 1999. 44 f. Exame Geral de Qualificação (Monografia em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais) – Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- MOREAU, J.; VILLANUEVA, M. C.; AMARASINGHE, U. S.; SCHIEMER, F. Trophic relationships and possible evolution of the production under various fisheries management strategies in a Sri Lanka reservoir. In: DE SILVA, S. S. (Ed.). *Reservoir and culture-based fisheries: biology and management*. Proceedings of an International Workshop held in Bangkok, Thailand from 15-18 February 2000. Canberra: Australian Centre for International Agricultural Research, 2001. p. 201-214. (ACIAR Proceedings, n. 98).
- MORIN, A.; BOURASSA, N. Modèles empiriques de la production annuelle et du rapport P/B d'invertébrés benthiques d'eau courante. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Ottawa, v. 49, n. 3, p. 532-539, Mar. 1992.
- MÜLLER, F. State-of-the-art in ecosystem theory. *Ecological Modelling*, Amsterdam, v. 100, n. 1-3, p. 135-161, Dec. 1997.
- ODUM, E. P. The strategy of ecosystem development. *Science*, Washington, D.C., v. 164, n. 3877, p. 262-270, 1969.
- PALOMARES, M. L.; PAULY, D. Predicting food consumption of fish populations as functions of mortality, food type, morphometrics, temperature and salinity. *Marine and Freshwater Research*, Collingwood, v. 49, n. 5, p. 447-453, 1998.
- PAULY, D. On the inter-relationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, Copenhagen, v. 39, n. 3, p. 175-192, 1980.
- PAULY, D.; SORIANO, M.; PALOMARES, M. L. On improving the construction, parametrization and interpretation of "steady-state" multispecies models. In: SHRIMP AND FINFISH FISHERIES MANAGEMENT, 9<sup>th</sup>, 1987. *Workshop...* Kuwait: International Center for Living Aquatic Resources Management, 1987. (ICLARM Contribution, n. 627).
- POLIS, G. A.; SEARS, A. L. W.; HUXEL, G. R.; STRONG, D. R.; MARON, J. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution*, Cambridge, v. 15, n. 11, p. 473-475, Nov. 2000.
- POLIS, G. A.; WINEMILLER, K. O. (Ed.). *Food webs: integration of patterns & dynamics*. New York: Chapman & Hall, 1996c. 472 p.
- POLOVINA, J. J. Model of a coral-reef ecosystem. Part I. The ECOPATH model and its application to French Frigate Shoals. *Coral Reefs*, New York, v. 3, n. 1, p. 1-11, 1984.

- ROCHA, G. R. A. et al. Quantitative model of trophic interactions in the Ubatuba Shelf System (Southeastern Brazil). *Naga, The ICLARM Quarterly*, Makati City, v. 21, n. 4, p. 25-32, Oct.-Dec. 1998.
- SCHOENER, T. W. Food webs from the small to the large. *Ecology*, Washington, D.C., v. 70, n. 6, p. 1559-1589, Dec. 1989.
- SILVA JÚNIOR, U. L. *Análise da produção pesqueira de um lago de várzea do Baixo Amazonas por meio de um modelo de balanço de massas*. 1998. 73 f. Dissertação (Mestrado em Biologia de Água Doce) – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus.
- ULANOWICZ, R. E. An hypothesis on the development of natural communities. *Journal of Theoretical Biology*, London, v. 85, n. 2, p. 223-245, July 1980.
- ULANOWICZ, R. E. *Ecology, the ascendent perspective*. Columbia University Press, 1997. 201 p.
- ULANOWICZ, R. E. *Growth and development: ecosystems phenomenology*. New York: Springer-Verlag, 1986c. 203 p., ill.
- VASCONCELLOS, M.; GASALLA, M. A. Fisheries catches and the carrying capacity of marine ecosystems in southern Brazil. *Fisheries Research*, Amsterdam, v. 50, n. 3, p. 279-295, Mar. 2001.
- VASCONCELLOS, M. et al. The stability of trophic mass-balance models of marine ecosystems: a comparative analysis. *Ecological Modelling*, Amsterdam, v. 100, n. 1-3, p. 125-134, Dec. 1997.
- WARREN, P. H. Making connections in food webs. *Trends in Ecology and Evolution*, Cambridge, v. 9, n. 4, p. 136-141, Apr. 1994.
- WOLFF, M. A trophic model for Tongoy Bay – a system exposed to suspended scallop culture (Northern Chile). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Amsterdam, v. 182, n. 2, p. 149-168, Oct. 1994.
- WULFF, F.; FIELD, J. G.; MANN, K. H. (Eds.). *Coastal and estuarine studies. Network analysis in marine ecology – methods and applications*. New York: Springer-Verlag, 1989. 284 p.