

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE PESQUISAS HIDRÁULICAS

**CONTRIBUIÇÕES DA INCORPORAÇÃO DE MOVIMENTAÇÃO À MODELAGEM
ECOLÓGICA DA DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL DE GRUPOS FUNCIONAIS DE
PEIXES EM LAGO RASO SUBTROPICAL**

DANIELA SANTINI ADAMATTI

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental da Universidade Federal do Rio Grande do Sul como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental

Orientador: David da Motta Marques
Coorientadora: Lúcia Helena Ribeiro Rodrigues
Coorientador: Carlos Ruberto Fragozo Júnior

Banca Examinadora

Ronaldo Angelini
Juan Martin Bravo
Fernando Gertum Becker

Departamento de Engenharia Civil - UFRN
Instituto de Pesquisas Hidráulicas -UFRGS
Departamento de Ecologia - UFRGS

Porto Alegre, abril de 2016.

“...We all change, when you think about it. We’re all different people all through our lives. And that’s okay, that’s good, you’ve gotta keep moving, so long as you remember all the people that you used to be...”

11th Doctor Who

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental pela oportunidade de desenvolver o presente trabalho e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela concessão da bolsa de estudo.

Aos meus pais, Iêda Santini Adamatti e Rubens Roque Adamatti, pelo ensinamentos que me tornaram quem eu sou, pelo carinho, compreensão e apoio incondicional não só durante o mestrado, mas no decorrer da minha vida. À minha irmã, Carina Santini Adamatti, pelas distrações, conversas e por tornar minha vida sempre mais leve e divertida. Aos meus familiares, mesmo que distantes, pelo incentivo e preocupação, em especial ao meus tios Neusa Terezinha Amoretti e Rogério Amoretti, por terem me acolhido como uma filha, por me apresentarem a teoria fundamental da pós-graduação, do funil invertido, e finalmente, por terem me tornado uma exigente apreciadora de vinhos.

Aos amigos de longa data, Cássio Roberto de Almeida, Morgana Cristina Geraldo, Sílvia Carolina Sebben e Vinícius de Macedo, que muitas vezes mesmo geograficamente distantes estiveram por perto, seja me incentivando em momentos difíceis, seja compartilhando visões acerca tanto do mundo acadêmico quanto de questões existenciais inerentes à vida.

Ao Prof. David da Motta Marques, pela orientação, pelos ensinamentos e incentivo, e por acreditar no meu potencial apesar da minha inexperiência na área de modelagem ecológica. Aos Prof. Carlos Ruberto Fragoso Junior, Prof. Juan Martin Bravo e Prof. Lúcia Ribeiro Rodrigues, por se disponibilizarem a me auxiliar nas diversas etapas de desenvolvimento da pesquisa.

Aos colegas do grupo de pesquisa, em especial, Rafael Cavalcanti e Andres Maurício Munar, pela ajuda nas questões relacionadas à modelagem e por estarem presentes, me permitindo partilhar tanto as alegrias quanto as frustrações a cada simulação.

À Ada Liz Arancibia Samaniego, Bibiana Rodrigues Colossi, Carlos Henrique Pereira Assunção Galdino, Juan Carlos Ticona Gutierrez, Vinícius Teixeira Tambara que além de apenas colegas, se tornaram amigos.

RESUMO

A distribuição espacial dos peixes em ecossistemas aquáticos é dependente de diversos fatores físicos, químicos e biológicos. Os peixes jovens e adultos podem direcionar seu movimento seguindo condições favoráveis no que concerne às condições ambientais e de biomassa de presas e predadores. Dentro desse contexto, o presente trabalho visou analisar as contribuições da incorporação da movimentação à modelagem ecológica baseada em processos, quando estimada a distribuição espacial da biomassa de grupos funcionais de peixes em lago raso subtropical. O movimento é representado através do efeito combinado entre os movimentos passivo, em função da hidrodinâmica da lagoa, e comportamental, baseado na capacidade dos peixes de buscar ambiente mais adequado. A cada intervalo de tempo, a velocidade e a direção da corrente, calculadas no módulo hidrodinâmico do modelo IPH-ECO, são utilizadas juntamente com a velocidade e direção obtidos para o movimento comportamental de cada grupo funcional de peixes, para atualizar a biomassa íctica. O movimento comportamental é determinado através da utilização de um índice de adequabilidade do habitat (HSI), considerando as respostas funcionais a fatores tais como biomassa de presas, biomassa de predadores, luz, temperatura e oxigênio dissolvido. O modelo sem a rotina de movimentação dos peixes resultou na estimativa de biomassas homogêneas de todos os grupos funcionais ao longo da lagoa. Com a incorporação da movimentação observaram-se diferenças significativas na dinâmicas das biomassas dos grupos funcionais de peixes tanto entre regiões geográficas quanto entre regiões biológicas da lagoa. As biomassas de omnívoros e planctívoros adultos apresentaram forte relação com as biomassas de alimento, em especial com os zoobentos. A biomassa de piscívoros, além da biomassa de alimento, teve dependência de fatores físicos, tais como o coeficiente de atenuação da luz e temperatura. O modelo com movimentação beneficia o modelo ecológico ao representar a possibilidade dos peixes de escolher o habitat, no entanto, adiciona complexidade em função da inserção de parâmetros relacionados às respostas funcionais e aos pesos de cada resposta na formação do índice. Os movimentos comportamental e passivo podem ter importâncias relativas diferentes na definição da movimentação das biomassas dos grupos funcionais de peixes. O equacionamento e os parâmetros existentes no módulo de peixes no modelo IPH-ECO podem não estar representando de forma suficientemente adequada as comunidades de peixes de ecossistemas subtropicais.

Palavras-chave: índice de adequabilidade, habitat, processos, movimento passivo, movimento comportamental, biomassa, dinâmica

ABSTRACT

The spatial distribution of fish in aquatic ecosystems is dependent on various physical, chemical and biological factors. Unlike early life stages, young and adult fish can direct their movement following favorable environmental and biomass of prey and predators conditions. This study aimed to analyze the contribution of fish movement incorporation in a process-based ecological modeling, when estimating the spatial distribution of fish functional groups biomass in a subtropical shallow lake. Fish movement is represented by the combined effect of passive movement, due to lake hydrodynamics, and behavioral movement, based on the ability of fish to seek more suitable environments. At each time step, the flow speed and direction estimated on IPH-ECO's hydrodynamic module are used along with the speed and direction estimated for behavioral movement to update each fish's functional group biomass position. The behavioral movement is determined using a habitat suitability index (HSI) considering the functional responses to factors such as prey and predator biomass, light, temperature and dissolved oxygen. Process-based modeling, without fish movement, resulted in homogeneous biomass estimatives along the lake when analyzing all functional groups. Significant differences in fish biomass between geographical regions as well as between biological regions were observed when movement was incorporated. There is a strong relationship between adult omnivorous and planktivorous distribution and food biomass. Besides food biomass, piscivorous distribution did show dependence on physical factors such as the extinction coefficient of light and temperature. The opportunity of moving improves fish dynamics representation. Nonetheless, movement adds complexity to ecological modeling since there is the inclusion of parameters related to functional responses and the need of defining each ones weight when calculating the index. Behavioral and passive movements may have distinct relative importance to the biomass movement definition. Existing equations and parameters used to describe fish processes in the model might not be representing properly fish communities from subtropical ecosystems.

Keywords: suitability index, habitat, process, passive movement, behavioral movement, biomass, dynamics.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	14
1.1 Peixes nos ecossistemas aquáticos e fatores que controlam sua distribuição espacial... 14	14
1.2 Modelagem da distribuição espacial de peixes	17
1.2.1 Modelos baseados em indivíduos	18
1.2.2 Modelos baseados em advecção-difusão-reação	20
1.2.3 Regras de movimentação e índice de adequabilidade do habitat	22
2 QUESTÕES CIENTÍFICAS	24
3 OBJETIVO	25
4 METODOLOGIA.....	26
4.1 Área de estudo	26
4.2 Descrição do modelo ecológico.....	28
4.3 Dados de entrada	32
4.4 Condições de contorno	32
4.5 Movimentação dos peixes – Desenvolvimento do modelo de movimentação.....	33
4.6 Simulações e Calibração.....	34
4.7 Zoneamento da Lagoa Mangueira	34
4.8 Análises dos resultados.....	36
5 RESULTADOS	41
5.1 Modelo de movimentação de peixes	41
5.2 Respostas funcionais	46
5.2.1 Respostas funcionais às densidades de presas e predadores	47
5.2.2 Resposta funcional à temperatura.....	48
5.2.3 Resposta funcional à concentração de oxigênio dissolvido	50
5.2.4 Resposta funcional à luz.....	50
5.2.5 Respostas funcionais e HSI dos grupos funcionais de peixes	51
5.3 Escala temporal adequada considerando a movimentação dos peixes na modelagem ..	54
5.4 Comparação entre a modelagem com e sem movimentação.....	55

5.4.1 Peixes Omnívoros.....	55
5.4.2 Peixes Planctívoros.....	58
5.4.3 Peixes Piscívoros	61
5.5 Comparação entre as biomassas estimadas para as diferentes regiões da lagoa	63
5.6 Influência dos fatores ambientais sobre a distribuição da biomassa de peixes simuladas utilizando o modelo de movimentação	69
6 DISCUSSÃO.....	73
7 CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES	76
8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	78
APÊNDICE A	82

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Área de estudo: localização da Lagoa Mangueira, discretização das 16 bacias de contribuição e zoneamento nas regiões geográficas (norte, centro e sul) e biológicas (litorânea e pelágica) cuja separação pode ser observada através do contorno pontilhado.	27
Figura 2. Estrutura conceitual simplificada do modelo IPH-ECO.	29
Figura 3. Esquema dos processos envolvendo peixes nas fases adulta e jovem.	29
Figura 4. Zoneamento da Lagoa Mangueira em regiões geográficas e zonas biológicas. A zona pelágica se refere à área sombreada, interna à linha tracejada. A zona litorânea corresponde à área entre a linha tracejada e a margem da Lagoa Mangueira.	36
Figura 5. Janela de análise das células da vizinhança para o caso da diferença entre o índice da célula em análise e o índice da célula vizinha i . Os números existentes no canto inferior direito indicam o índice da célula.	43
Figura 6. Valores de a) HSI para a célula em análise e para as células vizinhas e b) Dh_i para as células vizinhas. Os números existentes no canto inferior direito indicam o índice da célula.	43
Figura 7. Valores de P_i para as células vizinhas. Os números existentes no canto inferior direito indicam o índice da célula.	44
Figura 8. Função de probabilidade acumulada utilizada para a definição da célula de destino.	45
Figura 9. Movimentação da biomassa de peixes entre as faces das células.	45
Figura 10. Fluxograma resumido das principais rotinas do modelo IPH-ECO com a adição do modelo de movimentação de peixes. Os componentes em azul fazem parte da formulação original do modelo. O componente em verde e tracejado corresponde a inserção do novo modelo (movimentação de peixes). Os componentes azuis tracejados sinalizam alterações realizadas na formulação original em função da inserção do novo modelo.	46
Figura 11. Respostas funcionais às biomassas a) de presas e b) de predadores.	48
Figura 12. Respostas funcionais à a) temperatura da água e b) oxigênio dissolvido.	50
Figura 13. Respostas funcionais a) dos predadores à luz, e b) das presas à luz.	51
Figura 14. Fatores e formatos de respostas funcionais considerados para cada grupo funcional de peixes.	52
Figura 15. Efeito da escala tempo: variabilidade da biomassa de piscívoros (médias diária, semanal e mensal). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).	54

Figura 16. Distribuição espacial da biomassa de peixes omnívoros adultos na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).	56
Figura 17. Distribuição espacial da biomassa de peixes omnívoros adultos na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos considerando movimentação. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).	56
Figura 18. Distribuição espacial da biomassa de peixes omnívoros jovens na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).	57
Figura 19. Distribuição espacial da biomassa de peixes omnívoros jovens na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos considerando movimentação. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).	58
Figura 20. Distribuição espacial da biomassa de peixes planctívoros adultos na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).	59
Figura 21. Distribuição espacial da biomassa de peixes planctívoros adultos na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos considerando movimentação. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).	59
Figura 22. Distribuição espacial da biomassa de peixes planctívoros jovens na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).	60
Figura 23. Distribuição espacial da biomassa de peixes planctívoros jovens na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos considerando movimentação. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).	61

Figura 24. Distribuição espacial da biomassa de peixes piscívoros na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).....	62
Figura 25. Distribuição espacial da biomassa de peixes piscívoros na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos considerando movimentação. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).....	62
Figura 26. Comparação múltipla das biomassas simuladas de planctívoros jovens, obtidas através da modelagem baseada em processos, entre as regiões da Lagoa Mangueira utilizando o teste de Tukey (nível de significância do teste: 0,05). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).	64
Figura 27. Comparação múltipla das biomassas simulada de piscívoros, obtidas através da modelagem baseada em processos, entre as regiões da Lagoa Mangueira utilizando o teste de Tukey (nível de significância do teste: 0,05). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).	65
Figura 28. Comparação múltipla entre as biomassas simuladas de omnívoros adultos nas regiões da Lagoa Mangueira, obtidas através da modelagem considerando movimentação, utilizando o teste de Tukey (nível de significância do teste: 0,05). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).....	66
Figura 29. Comparação múltipla entre as biomassas simuladas de omnívoros jovens nas regiões da Lagoa Mangueira, obtidas através da modelagem considerando movimentação, utilizando o teste de Tukey (nível de significância do teste: 0,05). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).	67
Figura 30. Comparação múltipla entre as biomassas simuladas de planctívoros adultos nas regiões da Lagoa Mangueira, obtidas através da modelagem considerando movimentação, utilizando o teste de Tukey (nível de significância do teste: 0,05). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).....	67

Figura 31. Comparação múltipla entre as biomassas simuladas de planctívoros jovens nas regiões da Lagoa Mangueira, obtidas através da modelagem considerando movimentação, utilizando o teste de Tukey (nível de significância do teste: 0,05). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).....	68
Figura 32. Comparação múltipla entre as biomassas simuladas de peixes piscívoros nas regiões da Lagoa Mangueira utilizando o teste de Tukey (nível de significância do teste: 0,05). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).....	69
Figura 33. Oxigênio dissolvido simulado para as diferentes regiões da Lagoa Mangueira. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).....	70
Figura 34. Temperatura simulada nas diferentes regiões da Lagoa Mangueira. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).....	70
Figura 35. Biomassas simuladas de zoobentos para as regiões da Lagoa Mangueira. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).....	70
Figura 36. Biomassas simuladas de zooplâncton para as regiões da Lagoa Mangueira. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).....	71
Figura 37. Coeficiente de atenuação simulado para as diferentes regiões da Lagoa Mangueira. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).....	71

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Controles mais utilizados para explicar a distribuição espacial de peixes em modelos conceituais.	17
Tabela 2. Equações diferenciais do módulo de peixes do modelo IPH-ECO.	30
Tabela 3. Principais equações referentes ao processo de assimilação.	31
Tabela 4. Principais equações referentes aos processos de mortalidade e respiração.	31
Tabela 5. Características Hidrológicas e cargas difusas estimadas para as sub-bacias da Lagoa Mangueira.	33
Tabela 6. Coeficiente de decaimento (k) e concentração inicial de (Co).	33
Tabela 7. Variáveis de resposta e preditoras utilizadas na geração dos modelos multiplicativos não paramétricos utilizando o software Hyperniche.	39
Tabela 8. Velocidade de algumas espécies de peixes tropicais.	42
Tabela 9. Índices de adequabilidade para cada grupo funcional.	53
Tabela 10. Parâmetros utilizados na definições dos formatos das respostas funcionais e na conformação do HSI dos grupos funcionais de peixes.	53
Tabela 11. Diferenças relativas entre as biomassas de omnívoros adultos, obtidas através da modelagem com e sem movimentação para as diferentes regiões da Lagoa Mangueira.	56
Tabela 12. Diferenças relativas entre as biomassas de omnívoros jovens, obtidas através da modelagem com e sem movimentação para as diferentes regiões da Lagoa Mangueira.	58
Tabela 13. Diferenças relativas entre as biomassas de planctívoros adultos, obtidas através da modelagem com e sem movimentação para as diferentes regiões da Lagoa Mangueira.	60
Tabela 14. Diferenças relativas entre as biomassas de planctívoros jovens, obtidas através da modelagem com e sem movimentação para as diferentes regiões da Lagoa Mangueira.	61
Tabela 15. Diferenças relativas entre as biomassas de piscívoros, obtidas através da modelagem com e sem movimentação para as diferentes regiões da Lagoa Mangueira.	63
Tabela 16. Resultados obtidos através da ANOVA na comparação entre todas as regiões da Lagoa Mangueira, para as biomassas simuladas dos grupos funcionais de peixes utilizando as abordagens com e sem movimentação.	63
Tabela 17. Fatores mais importantes nas distribuições das biomassas de grupos funcionais de peixes na Lagoa Mangueira. Os valores entre parênteses, ao lado das variáveis, correspondem à contribuição das mesmas no ajuste do modelo.	72

LISTA DE SÍMBOLOS

IBMs - Modelos baseados em indivíduos (do inglês, *Individual Based Models*)

ADR - Advecção-difusão-reação

SHT - Sistema Hidrológico do Taim

HSI- Índice de adequabilidade do habitat (do inglês *habitat suitability index*)

NPMR – Regressão multiplicativa não paramétrica (do inglês, *non-parametric multiplicative regression*)

N-Pel – Região Norte Pelágica

N-Lit – Região Norte Litorânea

C-Pel – Região Centro Pelágica

C-Lit – Região Centro Litorânea

S-Pel – Região Sul Pelágica

S-Lit – Região Sul Litorânea

1 INTRODUÇÃO

As atividades humanas têm promovido uma extensa variedade de perturbações nos ecossistemas através de mudanças no uso da terra, introdução e extinção de espécies e populações, e alterações nos ciclos biogeoquímicos (Vitousek *et al.*, 1997). As espécies de água doce e seus habitats têm sido as mais impactadas mundialmente em função da necessidade humana de se estabelecer próxima aos corpos d'água, fazendo uso destes para transporte e navegação, suprimento de água, disposição de efluentes e também como fonte de alimento (Abell *et al.*, 2009)

Atualmente, em decorrência do crescimento populacional, é observada uma maior demanda de água doce (Postel *et al.*, 1996), bem como a utilização mais intensa dos diversos serviços ecossistêmicos de provisão (alimento e água), de regulação (controle de cheias) e de suporte (ciclagem de nutrientes e manutenção dos balanços de energia) oferecidos pelos ecossistemas aquáticos. Tal pressão, aliada à resiliência finita desses ambientes, pode colocar ecossistemas inteiros em risco, com severas consequências para os seres humanos e para a biodiversidade (Abell *et al.*, 2009).

A realização de previsões relacionando as respostas dos ecossistemas às mudanças bióticas e abióticas, sob a influência de diversas alterações, tanto naturais quanto antropogênicas, é uma tarefa de extrema importância que contribui para uma melhor tomada de decisão e gestão dos recursos hídricos e das comunidades a eles atreladas (Carpenter, 2002; Pace, 2001). Dentro desse contexto, os modelos ecológicos constituem-se de uma ferramenta útil para a avaliação integrada de ecossistemas aquáticos, permitindo avaliar a dinâmica dos organismos e a sua influência nos aspectos físicos e químicos do ambiente, uma vez que incorporam em sua estrutura conceitual os processos relacionados à malha alimentar aquática (Fragoso Jr *et al.*, 2009). Tais modelos, que representam as interações existentes na malha trófica, incorporando as relações presa-predador, são estreitamente dependentes das distribuições subjacentes dos organismos (Scheuerell & Schindler, 2004), auxiliando dessa forma, na elucidação dos processos que regem a distribuição espacial e a abundância dos organismos (Bond & Jones, 2013), essenciais para a compreensão dos ecossistemas (Rosenzweig, 1991).

1.1 Peixes nos ecossistemas aquáticos e fatores que controlam sua distribuição espacial

Como parte integrante dos ecossistemas aquáticos, os peixes desempenham papel fundamental, tanto na dinâmica de funcionamento quanto na estrutura trófica. Sua influência se dá através de diversos mecanismos físico-químicos, tais como liberação de nutrientes e a

ressuspensão de sedimentos, e biológicos, dos quais se pode citar a predação e a competição (Gelós *et al.*, 2010).

Através dos efeitos da cascata trófica, os peixes são capazes de causar mudanças em outras comunidades e no ambiente. Os peixes planctívoros podem ocasionar o aumento na produção de biomassa de fitoplâncton e da turbidez da água, desencadeados pelo consumo de zooplâncton (Carpenter & Kitchell, 1993).

Os peixes bentívoros podem contribuir para a ressuspensão de sedimentos, uma vez que reduzem a resistência dos mesmos à erosão, causando o aumento das taxas de troca de nutrientes entre este compartimento e a coluna d'água, além da diminuição da transparência da água em lagos rasos (Scheffer *et al.* 2003).

Em função de sua mobilidade e plasticidade trófica, os peixes fazem a integração entre as teias alimentares das zonas litorânea, bentônica e pelágica dos lagos (Vander Zanden & Vadeboncoeur, 2002), afetando as interações presa-predador dos habitats e realizando transferência de nutrientes entre os mesmos (Schindler & Scheuerell, 2002).

Os peixes têm ainda influência sobre os padrões de uso do habitat dos níveis tróficos inferiores, através do processo similar a cascata trófica, mas denominado cascata comportamental. Nesse processo a resposta comportamental, induzida pela presença de um predador do topo da cadeia, é transmitida pela cadeia trófica, influenciando a distribuição espacial dos demais organismos (Romare & Hansson, 2003).

Além de afetarem o ecossistema aquático, sofrem influência dos fatores físicos do lago tais como a temperatura, que ocasiona mudanças nas taxas metabólicas, nas necessidades nutricionais e no movimento, e o pH, com efeitos nas taxas de mortalidade e crescimento, e o tamanho dos indivíduos (Linlokken, 2008). A transparência da água influencia as interações presa-predador, favorecendo, nas condições de baixa transparência, os peixes que localizam as presas através de órgãos sensoriais e prejudicando aqueles que utilizam a visão. As condições de elevada turbidez também tendem a favorecer os planctívoros, uma vez que se tornam menos vulneráveis à predação por piscívoros (De Robertis *et al.*, 2003).

A distribuição espacial de peixes é dependente de diversos fatores bióticos, resultantes das intrincadas relações da teia trófica, tais como predação e competição, e também dos fatores abióticos dos quais se pode citar o clima, a geomorfologia e as características químicas da água (Jackson *et al.*, 2001).

Estes fatores que controlam a distribuição da população de peixes podem ser agrupados basicamente em duas categorias, externos e internos. Os controles externos moldam a distribuição dos peixes principalmente através dos controles ambientais, independentes da

população em estudo, que compreendem as condições hidrológicas, a morfologia, e as variáveis físico-químicas, tais como a turbidez, a temperatura e a concentração de oxigênio dissolvido. As interações com outras espécies (predadores, presas e competidores) são normalmente tratadas como controles externos, embora não sejam estritamente independentes da população (Planqué *et al.*, 2011),

Os controles internos são aqueles ligados diretamente à dinâmica da população em estudo, incluindo tipicamente os controles relacionados à estrutura demográfica, ao tamanho da população, à diversidade e ao comportamento, que influenciam a distribuição espacial através dos mecanismos de dependência de densidade, de preferência de habitat em função do estágio de desenvolvimento, e da capacidade de migração, entre outros.

É geralmente aceito que os fatores ambientais são capazes de atuar em uma maior escala, enquanto que os fatores intrínsecos à população são mais relevantes em escalas locais (Van Moorter *et al.*, 2013).

As hipóteses de controle mais comumente utilizadas para explicar a distribuição espacial de peixes visando desenvolver modelos conceituais, podem ser divididas em sete categorias principais, que compreendem hipóteses de controle interno, externo e de histórico da população (Tabela 1) (Planqué *et al.*, 2011). Cada hipótese pode ser utilizada isoladamente, no entanto, a distribuição de peixes no ambiente natural é complexa e seus padrões são geralmente resultado da combinação de vários dos controles citados. Na elaboração de modelos visando a representação da distribuição espacial de peixes é necessária, portanto, a utilização conjunta de algumas das hipóteses, após a avaliação da confiabilidade e adequabilidade de cada uma delas.

Tabela 1. Controles mais utilizados para explicar a distribuição espacial de peixes em modelos conceituais.

TIPO DE CONTROLE	CONTROLE	DESCRIÇÃO
Externo	Dependência geográfica	A ausência ou abundância de peixes é somente determinada pela localização geográfica, sendo que nenhum processo explícito é proposto. É geralmente considerada como uma hipótese nula contraposta às demais hipóteses de controle.
	Condições ambientais	As condições ambientais (fatores físicos) são geralmente consideradas como o fator de maior importância nas distribuições espaciais das populações de peixes. Tal suposição constitui-se de uma extensão da ideia de nicho ecológico, que é definido como um hipervolume de n dimensões ambientais, cada uma representando um fator ambiental que pode restringir a sobrevivência, crescimento e reprodução das espécies. A identificação dos fatores ambientais mais relevantes bem como a relação entre os tais fatores e as necessidades dos peixes necessitam ser especificadas.
Interno	Dependência de densidade	As populações tendem a ocupar maiores áreas geográficas à medida que aumentam de tamanho, e se retraem para áreas de refúgio quando seu tamanho diminui, levando à uma relação entre abundância e área ocupada.
	Dependência espacial	A distribuição de peixes em oceanos é diretamente afetada pelas interações entre indivíduos da população e por interações interespecíficas que incluem a procura por presas e o comportamento de evitar predadores. Tais interações resultam em distribuições espaciais não aleatórias nas quais há a formação de grupos de peixes que tendem a se agregar em áreas específicas enquanto que ausentes em outras.
	Estrutura demográfica	As populações de peixes são demograficamente estruturadas, compostas de indivíduos em diferentes estágios de desenvolvimento, sexos e tamanhos. A ocupação de habitats específicos pode variar de acordo com tais características.
	Interações entre espécies	A localização espacial das populações de peixes é modulada pela disponibilidade de recursos (presas), competição por espaço e recursos alimentares (competidores) ou mortalidade (predadores). Os predadores tem papel importante ao moldar a distribuição espacial de presas em escala local e/ou regional através do processo direto de mortalidade ou indiretamente, através da influência sobre o padrão de uso do habitat das presas, em função dos efeitos do risco de predação. Os predadores tendem a se distribuírem em áreas que apresentam maior densidade de presa e por sua vez, as presas evitam áreas com elevada densidade de predadores. Há a possibilidade de imposição de restrições tal como a inacessibilidade dos predadores a ambientes considerados como refúgios.
Histórico da população	Memória	Os peixes são capazes de memorizar e aprender, permitindo que as novas gerações estejam cientes das migrações e habitats tradicionais.

Fonte: Planqué *et al.* (2011).

1.2 Modelagem da distribuição espacial de peixes

Os modelos dos níveis tróficos mais elevados, tais como os que representam o ciclo completo da vida dos peixes, bem como os que consideram apenas estágios específicos, são dependentes da dinâmica das comunidades de níveis tróficos inferiores e das características físicas e químicas do ambiente. Assim, a modelagem da distribuição espacial de peixes é geralmente realizada dentro de um modelo ecológico, que representa os processos hidrodinâmicos, químicos e biológicos que ocorrem dentro de um ecossistema aquático, ou acoplado a modelos hidrodinâmicos e biogeoquímicos independentes.

Os modelos matemáticos utilizados para descrever a distribuição espacial de animais podem ser classificados em duas categorias principais, seguindo a abordagem Lagrangeana ou a abordagem Euleriana (Grünbaum & Okubo, 1994).

Nos modelos Lagrangeanos, os indivíduos são acompanhados ao se movimentarem, sendo sua posição determinada em função da equação do movimento (Grünbaum & Okubo, 1994). Em um típico modelo Lagrangeano, os movimentos espaciais (ou forças exercidas sobre o animal que resultam em movimento) são selecionadas de acordo com um algoritmo de comportamento que pode combinar componentes ambientais, sociais e aleatórias.

Ao contrário dos modelos Lagrangeanos, que lidam com a posição dos indivíduos, os modelos Eulerianos descrevem o fluxo de uma propriedade contínua, que no caso de animais pode ser a concentração ou densidade da população, com base em equações parciais diferenciais. A equação básica dos modelos Eulerianos corresponde à equação de advecção-difusão-reação, onde a advecção e a difusão ocorrem como resultado conjunto do comportamento individual e das influências ambientais, e a dinâmica populacional é modelada através do termo de reação (Grünbaum & Okubo, 1994). Mudanças na distribuição de densidade $\rho(x,t)$, em uma dimensão, são descritos através da equação 1.

$$\frac{\partial \rho}{\partial t} = -\frac{\partial J}{\partial x} + r = -\frac{\partial(\rho U)}{\partial x} + r \quad (\text{Eq. 1})$$

onde:

J representa o fluxo de indivíduos;

U representa a velocidade média como função de x e t ;

r é a contribuição referente à dinâmica populacional.

1.2.1 Modelos baseados em indivíduos

Os modelos baseados em indivíduos (*Individual-Based Models* - IBMs), amplamente utilizados na modelagem de peixes, são tipicamente descritos pela abordagem Lagrangeana, sendo capazes de descrever o movimento, fisiologia e comportamento dos indivíduos por meio de mecanismos determinísticos muito detalhados, mas geralmente a um custo computacional elevado, tornando difícil a aplicação a múltiplas espécies (Lehodey *et al.*, 2008). Em alguns casos, é conveniente a aproximação do IBM por um modelo de advecção-difusão, no qual não é utilizado o indivíduo, mas o fluxo de densidade da população modelada (Faugeras & Maury, 2007).

Um modelo baseado em indivíduos, bidimensional, foi utilizado para simular a migração e crescimento da sardinha japonesa (*Sardinops melanostictus*) na região ocidental do Pacífico Norte (20-60°N e 120-180° E) e avaliar o impacto da mudança climática na sua produção e distribuição espacial (Okunishi *et al.*, 2009). O IBM é composto de um modelo bioenergético, de um modelo de transporte Lagrangeano e de um sistema de redes neurais artificiais. O modelo bioenergético estima o crescimento e é utilizado na decisão da direção na migração em busca de alimento. Tal modelo baseia-se no modelo *North Pacific Ecosystem Model for Understanding Regional Oceanography For Including Saury and Herring* (NEMURO.FISH), composto por um módulo que contempla os níveis tróficos inferiores do ecossistema e pelo módulo de bioenergética dos peixes. O modelo de transporte simula a posição da sardinha com base na direção da corrente oceânica e na direção preferencial estipulada através do modelo bioenergético ou pela rede neural, quando da migração para desova. No caso de migração para desova, o sistema de rede neural decide a direção de migração com base nas informações ambientais, tais como temperatura da água, diferença de temperatura entre o dia anterior e no dia examinado, velocidade da corrente, duração do dia e distância do território continental. Quando há a migração em busca de alimento, é utilizado um índice de habitat, similar à equação bioenergética, no qual a vizinhança tem sua taxa de crescimento avaliada e a direção definida é aquela que apresenta máximo valor do índice.

O modelo hidrodinâmico e ecológico *Dynamic Reservoir Simulation Model – Computational Aquatic Ecosystem Dynamics Model* (DYRESM-CAEDYM) foi combinado a um modelo da população de peixes baseado em indivíduos, contemplando movimentação vertical, de forma a investigar o papel dos peixes nos principais processos relacionados à qualidade da água, tais como nutrientes e fitoplâncton, no Lago Kinneret, localizado em Israel (Makler Pick *et al.*, 2011). As simulações foram realizadas de 1997 a 2003, com o modelo hidrodinâmico e ecológico com discretização temporal de 1 hora e o modelo de peixes com discretização temporal de 1 dia. Os peixes foram simulados como superindivíduos, sendo que cada uma dessas entidades computacionais foi composta por 100.000 peixes. O modelo utiliza uma equação bioenergética para simular o crescimento e metabolismo dos peixes, e conta com um submodelo comportamental que distribui os peixes na coluna de água, levando-se em consideração a adequabilidade das condições ambientais tais como oxigênio, luz, temperatura e biomassa de alimento. Uma função de localização, resultante da multiplicação das funções referentes a cada um dos fatores ambientais, é utilizada para determinar a quantidade de peixes a ser distribuída em cada camada.

Os efeitos das mudanças climáticas interanuais de larga escala na distribuição temporal e espacial da anchova peruana (*Engraulis ringens*) foram analisadas através do acoplamento do modelo hidrodinâmico *Regional Ocean Model System* (ROMS) com o modelo biogeoquímico *Carbon Silicate Nitrogen Ecosystem* (CoSiNE), no período de 1991 a 2007, e posterior utilização de tais saídas pelo IBM de forma a simular a dinâmica da anchova durante todo seu ciclo de vida (Xu *et al.*, 2013). A área de estudo está compreendida entre as coordenadas 0-20°S e 70-80°W, e de 0 a 100 m de profundidade, sendo discretizada horizontalmente em uma grade de 166 por 120 células e verticalmente em 10 células. Foi utilizada a abordagem de superindivíduos, apresentada por Scheffer *et al.* (1995), a fim de simular com maior precisão os processos envolvidos e também para garantir que as limitações computacionais não fossem excedidas. Considerou-se o movimento passivo, dependente da velocidade da água, para os ovos e para o primeiro estágio larval, e uma combinação dos movimentos passivo e comportamental para os estágios restantes, que incluem um segundo estágio larval, jovens e adultos. O movimento comportamental baseou-se em cada indivíduo analisando as taxas de crescimento nas células vizinhas, dentro de uma distância máxima a ser percorrida em um dia, nas três dimensões. Os indivíduos são, então, movidos para o centro da célula com a melhor taxa de crescimento e é aplicado o transporte passivo, com base na velocidade da água na célula de origem. De acordo com os autores, a utilização da taxa de crescimento para a determinação do movimento comportamental funciona como um índice das condições relacionadas à temperatura e alimento. Tal abordagem constitui-se de uma simplificação de um complexo conjunto de fatores que guiam o comportamento, e não considera os controles de dependência espacial e de interação entre espécies.

O estudo dos padrões de migração de peixes na Baía de Biscaia (Politikos *et al.*, 2013) apresenta uma abordagem Lagrangeana de movimento, que permite aos peixes analisar as células da redondeza quanto à temperatura, oportunidade de crescimento e quantidade de presas, tendo como base a abordagem de gradiente (Xu *et al.*, 2013).

1.2.2 Modelos baseados em advecção-difusão-reação

Os modelos baseados em difusão e advecção-difusão-reação (ADR) estão incluídos na abordagem Euleriana, que considera o fluxo no tempo, de densidade ou de número de indivíduos em um determinado ponto do espaço. Baseiam-se em suposições menos detalhadas relacionadas ao comportamento e às necessidades energéticas, e utilizam uma menor quantidade de parâmetros em comparação aos IBMs. De acordo com Lehodey (2008), são ideais para descrever a dinâmica populacional, principalmente em grande escala espacial e temporal.

O efeito do movimento na distribuição do esturjão branco (*Huso huso*) em resposta à temperatura e oxigênio dissolvido, no reservatório de Brownlee, nos Estados Unidos, que apresenta fortes variações espaciais e temporais nessas duas variáveis foi estudado através da utilização de um modelo de advecção-difusão (Sullivan *et al.*, 2003). O modelo utiliza uma discretização espacial em células e assume que os peixes adultos se movem de células com habitats desfavoráveis ou com elevada densidade de peixes, para áreas com habitats mais favoráveis e menos densamente povoados. Em função do esturjão branco ser um peixe de fundo, os autores optaram por modelar apenas os últimos dois metros da coluna de água, com grade regular com discretização horizontal de 3,2 km. O habitat teve sua qualidade determinada através da utilização de um índice de qualidade da água, que leva em consideração as preferências referentes à oxigênio dissolvido e temperatura, e também através da combinação do índice de qualidade de água com um segundo índice que incorpora preferências por profundidade e locais de alimentação. O controle de dependência da densidade foi realizado em áreas onde a qualidade da água não era considerada letal, atuando de forma a distribuir os peixes e simulando o comportamento de movimento exploratório dos peixes em locais com qualidade da água não tão favoráveis. As mudanças na população são calculadas através da multiplicação da taxa de advecção, que consiste na diferença entre os índices de qualidade de água de duas células adjacentes, pela população existente em tal células no passo de tempo anterior. Dessa forma, não há movimentação devido à advecção entre células com mesmo índice. O movimento relacionado à dependência de densidade ocorre sempre que duas células vizinhas apresentam índice diferente de zero, utilizando um coeficiente de difusão para dispersar a população. Após o cálculo de cada componente do movimento, a mudança na população total em cada célula é determinada com base nos fluxos de entrada e saída.

Uma versão do *Spatial Ecosystem and Population Dynamics Model* (SEAPODYM) permite descrever a dinâmica espacial do atum (*Thunnus* sp.) ou de espécies similares em função da adição de índice de habitat, movimento e mortalidade natural baseada em evidências empíricas (Lehodey *et al.*, 2008). As simulações utilizando tal formulação do modelo foram realizadas com discretização temporal mensal e resolução espacial de 1°, no Oceano Pacífico, no período de 1948 a 2005. O modelo simula quatro estágios de desenvolvimento, sendo os dois estágios iniciais sujeitos apenas ao movimento passivo das correntes e aos dois estágios finais, além da advecção das correntes, atua a movimentação comportamental, na qual estes podem direcionar sua movimentação. A advecção corresponde a soma algébrica do movimento em função da corrente e do deslocamento direcionado em função do gradiente de habitat. O movimento por difusão é, principalmente, dependente do índice de habitat. Quando a taxa de

difusão é baixa, é representado o comportamento dos indivíduos tenderem a permanecer por mais tempo na presença de condições mais favoráveis, enquanto que uma taxa de difusão elevada representa a preferência dos peixes de se deslocarem rapidamente de locais com condições consideradas desfavoráveis.

O modelo *Apex-Predator-Ecosystem-Model-Estimation* (APECOSM-E) foi formulado e aplicado para a modelagem da dinâmica do atum (*Katsuwonus pelamis*) no Oceano Índico (Dueri *et al.*, 2012; Dueri *et al.*, 2014). Fatores ambientais tais como temperatura, oxigênio, alimento e correntes oceânicas determinam seu movimento e afetam suas taxas fisiológicas. As simulações realizadas por Dueri *et al.* (2014) compreendem os períodos de 1990-1999, 2006-2015, 2046-2055 e 2091-2100, e foram realizadas nos oceanos Atlântico, Índico e Pacífico, de 74° S até 70° N, com resolução espacial horizontal de 2° e discretização vertical em 20 camadas, atingindo 500 m de profundidade. A população é descrita através de uma função de densidade de biomassa. A mudança na densidade em função do tempo segue um balanço de massa considerando a difusão e advecção horizontais, a difusão e advecção verticais, o crescimento e a mortalidade natural ou ocasionada pela pesca. O modelo utiliza usa campos tridimensionais de temperatura da água, concentração de oxigênio, biomassa de mesozooplâncton e intensidade de luz, advindos do modelo de circulação global biofísico IPSL-CM5 para definir as respostas fisiológicas e comportamentais dos peixes. O atum é atraído para áreas onde as condições ambientais são mais favoráveis para o crescimento, para a reprodução e para a sobrevivência. Tais fatores são traduzidos através de um índice sintético, que gera um gradiente de habitat. O movimento horizontal é determinado pela soma dos processos de advecção e difusão, baseados no habitat, com o transporte passivo e dispersão, causado pelas correntes marinhas.

1.2.3 Regras de movimentação e índice de adequabilidade do habitat

Em função dos diversos fatores determinantes na distribuição dos peixes, os modelos são geralmente guiados por regras de movimentação, ou através de um índice sintético de adequabilidade do habitat, visando determinar os habitats que seriam mais favoráveis e aqueles com condições menos favoráveis.

As regras de movimentação incluem regras de partida, que determinam quando um peixe deixa sua posição atual, e de destinação, usadas para definir a nova posição. Tais regras são geralmente baseadas em uma medida de aptidão (como por exemplo, a taxa de crescimento) e como ela varia dentre as posições potenciais, de modo que os peixes se movam para habitats que proporcionem maximização desta medida (Railsback, 1999).

De forma análoga, o índice de adequabilidade do habitat (*HSI*) é expresso como o produto das respostas funcionais a cada fator determinante na distribuição dos peixes

(i.e. temperatura, oxigênio dissolvido, biomassa de alimento, biomassa de predadores), podendo cada um destes ter um peso de acordo com a maior ou menor relevância. O índice pode ter a forma multiplicativa (Dueri *et al.*, 2014) (Eq. 2), utilizada no modelo APECOSM-E, que consiste em um modelo numérico desenvolvido para representar a dinâmica da população de atum (*Katsuwonus pelamis*) sob efeitos das condições ambientais e de exploração. O APECOSM-E tem a movimentação dos peixes baseada na equação de advecção-difusão estruturada em três dimensões (x,y,z). No intuito de definir os habitats preferenciais, nos quais as condições são mais favoráveis ao crescimento, reprodução e sobrevivência, foram considerados quatro fatores como determinantes, quais sejam temperatura f_T , alimento f_F , oxigênio dissolvido f_O e a intensidade da luz na coluna d'água (f_{PAR}), com p_T, p_F, p_O e p_{PAR} sendo os respectivos pesos para cada fator. Assim, à medida em que há aumento no peso do fator, sua importância dentro do índice decresce.

$$HSI(x, y, z, t) = f_T((x, y, z, t))^{p_T} f_F((x, y, z, t))^{p_F} f_O((x, y, z, t))^{p_O} f_{PAR}((x, y, z, t))^{p_{PAR}} \quad (\mathbf{Eq. 2})$$

Cada fator deve ter associada uma resposta funcional variando entre 0 (ambiente altamente desfavorável) e 1 (ambiente altamente favorável), sendo tais respostas definidas em função das preferências dos peixes.

2 QUESTÕES CIENTÍFICAS

Em função do papel dos peixes nos ecossistemas aquáticos e dos diversos serviços ambientais nos quais estão envolvidos, faz-se necessária a compreensão da dinâmica das comunidades ícticas. O conhecimento de seus padrões espacial e temporal e dos fatores associados a tais padrões são requisitos fundamentais para a compreensão do funcionamento do ecossistema e para a avaliação do mesmo a fim de subsidiar sua gestão.

A utilização da capacidade de movimentação dos peixes, tanto utilizando equações de advecção-difusão, quanto modelos baseados em indivíduos, com o intuito de tornar as distribuições espacial e temporal dos peixes obtidas na modelagem mais precisas, é prioritariamente estudada em ambientes oceânicos, com resoluções espaciais de graus. Nesses estudos é observada a modelagem de um tipo ou espécie de peixe, contemplando todos os seus estágios de desenvolvimento, utilizando modelos bionergeticos para a descrição dos principais processos. Além disso, os principais controles adotados na elaboração dos modelos de movimentação são os ambientais e de dependência espacial.

A abordagem adotada neste trabalho, que consiste na incorporação da movimentação de peixes, baseada em um índice de adequabilidade do habitat, em um modelo ecológico pode contribuir para uma melhor representação das distribuições dos grupos funcionais de peixes quando da aplicação em um lago raso subtropical, respondendo as seguintes perguntas: (1) Há diferença significativa entre a modelagem ecológica baseada somente em processos e a modelagem ecológica considerando a movimentação dos peixes? (2) Considerando que a movimentação dos peixes está vinculada à busca por condições mais favoráveis, são observadas diferenças nas biomassas dos grupos funcionais entre as diferentes regiões da Lagoa Mangueira? (3) Quais fatores, dentre aqueles que compõem o índice, tem maior influência nas distribuições obtidas através da modelagem considerando a movimentação?

3 OBJETIVO

O presente trabalho visa analisar as contribuições da incorporação da movimentação à modelagem ecológica da distribuição espacial de grupos funcionais de peixes em lago raso subtropical. Para tal, foi elaborado um modelo de movimentação de grupos funcionais de peixes, e implementado em um modelo ecológico baseado em processos. Na formulação do modelo, além dos controles ambientais, que são amplamente utilizados nos modelos para a definição dos habitats mais favoráveis, foram considerados os controles entre espécies, de forma a representar as relações entre os grupos funcionais de peixes dominantes.

Dessa forma, os objetivos específicos contemplaram: a) elaborar um modelo que permita simular o deslocamento de três grupos funcionais de peixes: planctívoros, omnívoros e piscívoros; b) testar o modelo de movimentação elaborado, incorporado ao modelo ecológico IPH-ECO, utilizando dados ambientais simulados na Lagoa Mangueira; b) comparar estatisticamente os resultados de biomassas simuladas utilizando o modelo de movimentação implementado, com os obtidos utilizando o modelo IPH-ECO em sua formulação original, somente baseado em processos; c) analisar, através de testes estatísticos, o deslocamento das biomassas de grupos funcionais entre as regiões geográficas e biológicas da Lagoa Mangueira, ao utilizar o modelo de movimentação; d) verificar a relação entre os fatores ambientais, utilizados na formação do índice de adequabilidade de habitat, e as biomassas simuladas utilizando o modelo de movimentação.

4 METODOLOGIA

4.1 Área de estudo

A aplicação do modelo desenvolvido nesse estudo, bem como do modelo baseado em processos, foi realizada utilizando-se dados da Lagoa Mangueira, pertencente ao Sistema Hidrológico do Taim (SHT).

O SHT constitui-se de uma série de áreas alagáveis, caracterizadas por banhados e lagoas de água doce, localizado ao sul do Estado do Rio Grande do Sul, entre o Oceano Atlântico e a Lagoa Mirim (entre as coordenadas 32°20' e 33°00' S e 52°20' e 52°45' W) (Motta Marques *et al.*, 2002).

A região na qual o SHT está localizado apresenta clima subtropical (Cfa), sem período seco definido, de acordo com a classificação de Köppen (Peel *et al.*, 2007). De acordo com Villwock & Tomazelli (2007), a temperatura média anual oscila entre 16 e 20°C, enquanto que a média do mês mais quente fica entre 22 e 26°C e a média do mês mais frio entre 10 e 15°C. A precipitação pluviométrica anual na região varia entre 1.000 e 1.500 mm.

O SHT pode ser agrupado em três subsistemas com características distintas, quais sejam: a) Subsistema Norte, com área de 387 km², composto pelo banhado do Maçarico e pelas lagoas Caiubá e das Flores; b) Subsistema Banhado, caracterizado por ter grande parte de sua área total, de 270 km², com presença de densos estandes de macrófitas aquáticas e em consequência destas, fluxo com baixas velocidades superficiais. Fazem parte deste subsistema ainda as lagoas Nicola e Jacaré; e c) Subsistema Sul, compreende a Lagoa Mangueira e sua bacia de contribuição, totalizando uma área de 1.597 km² (Villanueva, 1997). A Lagoa teve sua formação após a diminuição do nível do oceano ocorrida após a última regressão marinha pós-glacial, no Holoceno (5000 A.P) (Tomazelli *et al.* 2000)

A Lagoa Mangueira (Figura 1) é uma lagoa rasa costeira, com 90 km de comprimento, de 3 a 10 km de largura, profundidade média de 3 m, e área aproximada de 820 km². O norte da lagoa faz interface com o Banhado do Taim, apresentando grandes extensões de área cobertas por macrófitas, formando o Sistema Hidrológico do Taim, uma área de conservação federal (Rodrigues *et al.*, 2014). Seu eixo principal está orientado no sentido nordeste-sudoeste, alinhado com a direção prevalecente dos ventos que ocorrem na região (Fragoso Jr *et al.*, 2008). A bacia de contribuição da Lagoa Mangueira é composta por 16 sub-bacias, totalizando uma área de 415 km², e a principal atividade que realiza extração de suas águas, é a produção de arroz (Fragoso Jr *et al.*, 2011).

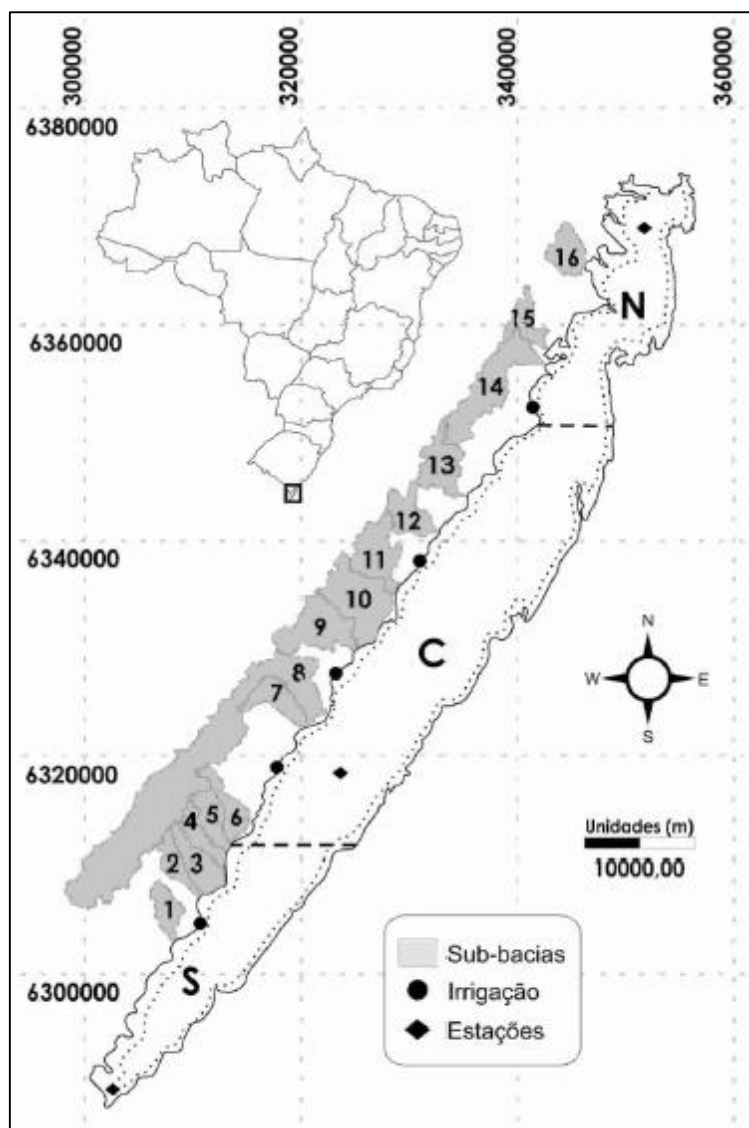


Figura 1. Área de estudo: localização da Lagoa Mangueira, discretização das 16 bacias de contribuição e zoneamento nas regiões geográficas (norte, centro e sul) e biológicas (litorânea e pelágica) cuja separação pode ser observada através do contorno pontilhado.
Fonte: Cavalcanti (2013).

Segundo o padrão térmico, a lagoa é continuamente quente polimítica, com mistura diária em função da intensa ação dos ventos (Crossetti *et al.* 2013). O estado trófico da lagoa oscila de oligotrófico a mesotrófico, em função do período. As condições mesotróficas ocorrem na primavera e no verão, quando há intenso consumo de água para irrigação da cultura de arroz, diminuição natural do nível da água em função dos baixos índices pluviométricos, bem como a entrada de cargas de nutrientes advindas da bacia de contribuição (Fragoso Jr *et al.*, 2008).

Ao realizar amostragens e classificar os peixes capturados nas regiões Norte e Sul da lagoa em guildas alimentares, Rodrigues (2009) observou que a lagoa apresenta diferenças importantes entre seus extremos, com maior riqueza e abundância de peixes na região Norte. Na região Norte observou-se maior porcentagem de peixes que se alimentam de invertebrados (38%), detritívoros (28%) e omnívoros (21%), enquanto que peixes piscívoros apresentaram

menor frequência (13%). Segundo a autora, na região Sul a estrutura trófica é similar, com frequências de peixes que se alimentam de invertebrados (41%) e de omnívoros (16%) semelhantes às da região Norte, porém com maior representatividade dos peixes piscívoros (25%) e um decréscimo de peixes detritívoros (16%). Os peixes planctívoros apresentaram-se pouco representativos, considerando o número de capturas, tanto nas amostragens na região Norte quanto na Sul.

4.2 Descrição do modelo ecológico

O modelo utilizado no presente trabalho é o modelo ecológico IPH-ECO, desenvolvido no Instituto de Pesquisas Hidráulicas (IPH) e voltado para a compreensão dos processos físicos, químicos e biológicos que ocorrem em corpos d'água tais como lagos, reservatórios e estuários (Fragoso Jr *et al.*, 2009). O modelo é composto pelo módulo hidrodinâmico, baseado no modelo TRIM (Casulli 1990; Cheng *et al.* 1993) que utiliza a abordagem Euleriana-Lagrangeana para a resolução das equações de momento e continuidade; e pelos módulos de qualidade de água e biológico, baseados em grande parte no modelo PC-Lake (Janse, 2005), capazes de descrever o ciclo completo de nutrientes e oxigênio dissolvido e as interações da cadeia alimentar aquática, dividindo o fitoplâncton e os peixes em três grupos funcionais e as macrófitas aquáticas em quatro categorias, além de descrever de forma simplificada os fluxos bentônicos e a diagênese no sedimento.

A estrutura do modelo é composta por diversos elementos e processos (Figura 2). Todos os elementos da biota são modelados como grandes grupos funcionais. Os blocos em linhas duplas são modelados por compartimentos compostos por peso seco e nutrientes (fósforo, nitrogênio e sílica). As setas sólidas representam os fluxos de massa e as setas tracejadas denotam relações empíricas (o sinal negativo indica uma influência negativa na transparência da água).

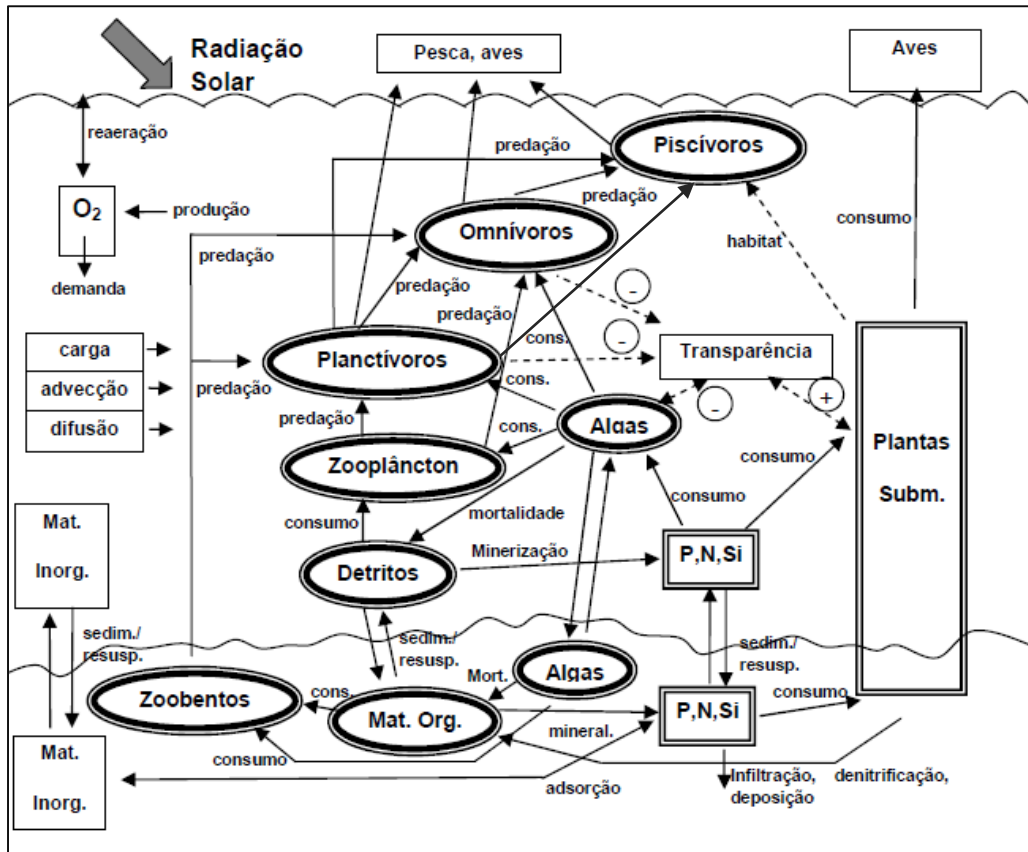


Figura 2. Estrutura conceitual simplificada do modelo IPH-ECO.
 Fonte: Frago Jr (2009) adaptado de Janse (2005).

O módulo de peixes inclui os três principais grupos funcionais: omnívoros, planctívoros e piscívoros. Os principais processos considerados na modelagem de peixes incluem a assimilação, predação, reprodução, maturação, mortalidade e respiração (Figura 3) havendo diferenças nos processos considerados significantes em decorrência do estágio de desenvolvimento modelado e do grupo funcional (Tabela 2).

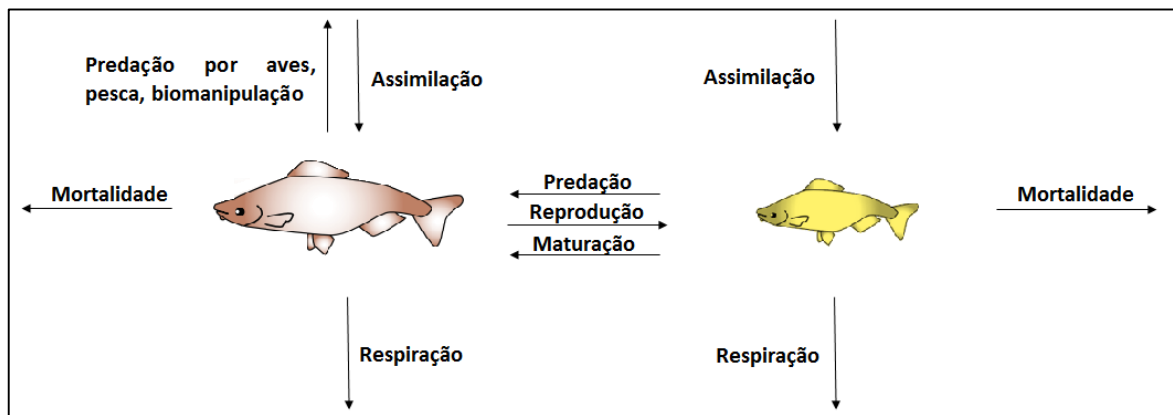


Figura 3. Esquema dos processos envolvendo peixes nas fases adulta e jovem.
 Fonte: adaptado de Frago Jr. *et al.*, 2009.

Tabela 2. Equações diferenciais do módulo de peixes do modelo IPH-ECO.

Equações diferenciais – Módulo de peixes	
Peixes Jovens – Omnívoros e Planctívoros	
$\frac{\partial F_{Jv}}{\partial t} = \underbrace{f_{F_{Jv}}^{AS}(Zoo, F_{Jv}, T)}_{\text{Assimilação}} + \underbrace{f_{F_{Jv}}^{REP}(F_{Ad})}_{\text{Reprodução}} - \underbrace{f_{F_{Jv}}^{AGE}(F_{Jv})}_{\text{Envelhecimento}} - \underbrace{f_{F_{Jv}}^{RES}(F_{Jv}, T)}_{\text{Respiração}} - \underbrace{f_{F_{Jv}}^{MORT}(F_{Jv})}_{\text{Mortalidade}} - \underbrace{f_{F_{Jv}}^{FP}(F_{Ad}, F_{Pisc}, T)}_{\text{Predação}}$	
Peixes Adultos – Omnívoros e Planctívoros	
$\frac{\partial F_{Ad}}{\partial t} = \underbrace{f_{F_{Ad}}^{AS}(Food, F_{Ad}, T)}_{\text{Assimilação}} - \underbrace{f_{F_{Ad}}^{REP}(F_{Ad})}_{\text{Reprodução}} + \underbrace{f_{F_{Ad}}^{AGE}(F_{Jv})}_{\text{Envelhecimento}} - \underbrace{f_{F_{Ad}}^{RES}(F_{Ad}, T)}_{\text{Respiração}} - \underbrace{f_{F_{Ad}}^{MORT}(F_{Ad})}_{\text{Mortalidade}} - \underbrace{f_{F_{Jv}}^{FP}(F_{Pisc}, T)}_{\text{Predação}}$	
Peixes Piscívoros	
$\frac{\partial F_{Pisc}}{\partial t} = \underbrace{f_{F_{Pisc}}^{FP}(F_{Jv}, F_{Ad}, F_{Pisc}, T)}_{\text{Assimilação}} - \underbrace{f_{F_{Pisc}}^{RES}(F_{Pisc}, T)}_{\text{Respiração}} - \underbrace{f_{F_{Pisc}}^{MORT}(F_{Pisc})}_{\text{Mortalidade}}$	

Fonte: Fragoso Jr. *et al.* (2009).

A assimilação (Tabela 3) é dependente da função limitação de alimento ($aSatFish$) e da eficiência de assimilação ($kAssFish$). A função de limitação de alimento é modelada através de uma função sigmoïdal que leva em consideração a biomassa de alimento disponível para a predação ($aFoodFish$) e da constante de meia saturação referente à predação ($hFish$). Do ponto de vista ecológico, a resposta de uma função sigmoïdal representa o comportamento do predador em função da concentração de presa, sendo que quando a densidade da população de presas é baixa, o efeito de predação é baixo, já quando a população de presas aumenta, a predação torna-se mais intensa (Rojas-Palma & González-Olivares, 2012). A taxa de predação pode ser ainda afetada pela presença de vegetação aquática, que reduz a eficiência de predação dos peixes.

No modelo, os peixes omnívoros na fase adulta, tendem a não ter preferência seletiva por suas presas, alimentando-se de algas, zoobentos e peixes jovens, dependendo da densidade instantânea da presa, de acordo com a função sigmoïdal. Os peixes plânctívoros na fase adulta alimentam-se de algas, zooplâncton e de zoobentos, utilizando regras semelhantes de seletividade atribuídas aos peixes omnívoros. Na fase jovem, os peixes omnívoros e planctívoros apenas se alimentam de zooplâncton (Fragoso *et al.* 2009). Os peixes piscívoros alimentam-se de peixes omnívoros e planctívoros, tanto jovens quanto adultos. As preferências por cada tipo de alimento integram o cálculo de alimento disponível para assimilação.

Tabela 3. Principais equações referentes ao processo de assimilação.

Assimilação	
$tAssFish = aSatFish \cdot kAssFish \cdot sFish$ $aSatFish = \frac{(aFunVeg \cdot aFoodFish)^2}{(hFish^2 + aFunVeg \cdot aFoodFish^2)}$	<p>onde:</p> <p>tAssFish: assimilação [g·m⁻²·d⁻¹] aSatFish: função de limitação de alimento [-]. kAssFish: taxa de assimilação [d⁻¹]. sFish: biomassa de peixes [g·m⁻²]. aFunVeg: dependência da vegetação [-]. aFoodFish: alimento disponível. hFish: constante de meia saturação. cRelVeg: redução da eficiência de predação [%]. aCovVeg: fração de área coberta por vegetação. hVegPisc: constante de meia saturação que inibe o crescimento de piscívoros. aSubVeg: biomassa de vegetação submersa.</p>
<p>Dependência da vegetação</p> <p>Jovens e Adultos</p> $aFunVeg = Max(0,1 - cRelVeg \cdot aCovVeg)$ <p>Piscívoros</p> $aFunVeg = \frac{aSubVeg}{(hVegPisc + aSubVeg)}$	

Fonte: Fragoso Jr. *et al.* (2009).

Os processos de mortalidade e respiração são modelados como processos de primeira ordem (Tabela 4). Além de ser dependente de uma taxa (*kResp*), a respiração é ainda dependente da função temperatura (*uFunT*).

A reprodução é simulada como a transferência de uma pequena fração de biomassa adulta para biomassa jovem. O processo de mudança de fase de desenvolvimento, de jovem para adulto, se dá no fim de cada ano, quando metade da biomassa jovem passa a ser biomassa adulta. A pesca predatória e o consumo por aves pode ser modelado por um processo de primeira ordem, através da utilização de uma taxa de pesca e/ou consumo de peixes.

Tabela 4. Principais equações referentes aos processos de mortalidade e respiração.

Mortalidade e Respiração	
<p>Mortalidade</p> $tMort = kMort \cdot sFish$	<p>onde:</p> <p>kMort: taxa de mortalidade[d⁻¹]. sFish: biomassa de peixes[g·m⁻²].</p>
<p>Respiração</p> $tResp = kResp \cdot uFunT \cdot sFish$ $uFunT = e^{\left(\frac{-0,5}{cSigT^2}(T - cTOpt)^2 - cTRef - cTOpt\right)}$	<p>kResp: taxa de respiração[d⁻¹]. cSigT: constante de temperatura[°C]. T: temperatura da água[°C]. cTOpt: temperatura ótima[°C]. cTRef: temperatura de referência[°C].</p>

Fonte: Fragoso Jr. *et al.* (2009).

4.3 Dados de entrada

Os dados de entrada do modelo são compostos por séries de precipitação, radiação, temperatura, umidade relativa, evaporação e velocidade dos ventos. As séries utilizadas são as mesmas utilizadas por Fragoso Jr *et al.* (2011). Tais séries foram coletadas no período compreendido entre 2001 e 2006, em três postos meteorológicos localizados na Lagoa Mangueira (ao norte, centro e sul da lagoa). As séries de radiação, temperatura e velocidade do vento apresentam dados horários enquanto que as de precipitação, umidade e evaporação apresentam dados diários.

4.4 Condições de contorno

As condições de contorno incluem as vazões de entrada, advindas da bacia de contribuição, as vazões de saída, utilizadas na irrigação dos campos de arroz, e a carga de nutrientes, principalmente fósforo e nitrogênio total, originárias dos campos de arroz.

As vazões de entrada utilizadas foram obtidas por Fragoso Jr (2009) através da utilização do modelo precipitação-vazão IPH-II, no qual foram discretizadas 16 sub-bacias (Figura 1). As características hidrológicas das bacias, e as cargas difusas estimadas podem ser observadas na Tabela. 5.

As vazões de saída foram determinadas por Fragoso Jr *et al.* (2011), e correspondem a uma vazão diária de $1.170,84 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, no período de janeiro a fevereiro, reduzindo para a metade em março e chegando a zero no período de abril a novembro. No mês de dezembro é iniciada a irrigação, com o mesmo valor utilizado para o mês de março.

A estimativa da carga de nutrientes advinda das plantações de arroz foi realizada por Fragoso Jr *et al.* (2011), baseada em monitoramento realizado durante o cultivo do ano de 2005. Foi observado decaimento exponencial nas concentrações de nutrientes após os picos, concentração C_0 , que ocorreram quando as lavouras foram imersas (em outubro) ou após o período de cultivo de arroz (em novembro). Fragoso Jr *et al.* (2011) ajustaram coeficientes de decaimento a fim de representar a variabilidade anual de cada nutriente (Tabela. 6). Para a modelagem, foi assumido que esse padrão sazonal de concentrações ocorre em toda a bacia, anualmente.

Tabela. 5. Características Hidrológicas e cargas difusas estimadas para as sub-bacias da Lagoa Mangueira.

Bacia	Área (km ²)	Comprimento do Rio (km)	Declividade (m.km ⁻¹)	Tc ^a (min)	Ks ^b (min)	Vazão média (m ³ .s ⁻¹)	Carga P (ton.ano ⁻¹)	Carga N (ton.ano ⁻¹)
1	11,91	5,51	1,99	162,22	263,49	0,21	7,34	13,83
2	10,95	5,58	2,50	150,15	220,39	0,29	10,36	19,75
3	15,35	7,43	1,88	208,91	290,98	0,40	14,52	27,68
4	10,86	7,30	1,77	210,54	279,45	0,28	10,29	19,60
5	14,57	6,61	1,96	187,63	278,85	0,38	13,82	26,33
6	14,29	9,68	1,23	300,63	383,47	0,38	13,57	25,84
7	14,69	9,00	1,22	285,88	389,82	0,42	14,72	28,10
8	133,51	48,36	0,28	1815,65	1774,13	3,83	135,33	258,32
9	29,96	9,02	1,10	297,1	491,47	0,86	30,48	58,22
10	35,28	10,59	0,94	357,64	570,99	1,01	35,58	67,94
11	24,68	9,01	0,99	309,05	505,65	0,67	23,75	45,27
12	17,18	6,20	1,45	200,88	358,34	0,45	16,1	30,71
13	19,44	5,33	1,68	168,85	331,83	0,47	15,49	29,84
14	37,49	14,30	0,55	551,31	835,25	0,93	33,91	65,10
15	11,60	5,65	1,06	210,82	407,38	0,28	10,44	20,05
16	15,01	3,84	1,82	127,24	296,15	0,36	13,46	25,94
Total	416,78	-	-	-	-	11,22	399,16	762,52

^a tempo de concentração calculado através da equação de Kirpich.

^b coeficiente de armazenamento no reservatório linear calculado através da equação de Dooge.

Fonte: Fragoso Jr *et al.* (2011).

Tabela. 6. Coeficiente de decaimento (k) e concentração inicial de (C₀).

Nutriente	k (dia ⁻¹)	C ₀ (mg.L ⁻¹)	R ²
PO ₄	0,0097	0,264	0,562
NO ₃	0,0120	0,145	0,615
NH ₄	0,0165	0,127	0,528
Si	0,0144	0,035	0,498

Fonte: Fragoso Jr *et al.* (2011).

4.5 Movimentação dos peixes – Desenvolvimento do modelo de movimentação

A biomassa dos grupos funcionais de peixes no modelo IPH-ECO é unicamente dependente dos processos de assimilação, predação, reprodução, maturação, mortalidade e respiração, como descrito anteriormente, não havendo deslocamento da biomassa de forma a representar a escolha de habitat. No entanto, a movimentação é o principal meio pelo qual os peixes são capazes de alterar as características ambientais às quais estão expostos (Van Moorter *et al.*, 2013). Os peixes jovens e adultos, ao contrário dos peixes em estágios de

desenvolvimento iniciais, podem direcionar seu movimento seguindo condições favoráveis no que concerne às condições ambientais e de biomassa de presas (Politikos *et al.*, 2013). Assim, foi desenvolvido um modelo de movimentação na qual o movimento é representado através do efeito combinado entre os movimentos passivo, em função da hidrodinâmica da lagoa, e comportamental, pautado na capacidade dos peixes de buscar ambientes considerados mais adequados.

O desenvolvimento da rotina de movimentação é baseado na abordagem, considerando indivíduos, descrita por Faugeras & Maury (2007). Foram realizadas alterações em tal abordagem a fim de adaptá-la ao modelo IPH-ECO, que utiliza uma grade regular e calcula biomassa de indivíduos em cada uma das células. O movimento comportamental baseia-se num índice de qualidade do habitat, similar ao desenvolvido por Dueri *et al.* (2012).

4.6 Simulações e Calibração

Foram realizadas duas simulações, compreendendo o período de janeiro de 2001 a abril de 2006. A diferença entre as simulações esteve na forma de representação da distribuição da biomassa de peixes, primeiramente baseado em processos e posteriormente no modelo com movimentação aliada aos processos, o que permitiu a comparação entre ambos. As simulações foram realizadas utilizando uma discretização em grade estruturada, na qual cada célula possui dimensões de 500 x 500 m. Não foi levada em consideração a discretização vertical, sendo utilizada unicamente uma camada. O módulo hidrodinâmico utiliza os parâmetros da calibração realizada por Fragoso Jr *et al.* (2011), incluindo o passo de tempo de simulação, de 30 s. O módulo de qualidade não foi calibrado de forma a refletir as distribuições na lagoa, uma vez que o objetivo do trabalho é avaliar os efeitos da incorporação de um modelo de movimentação de peixes. Dessa forma, foram utilizados os mesmos parâmetros, no que concerne aos processos, em ambas as simulações. Os principais parâmetros que governam os processos dos peixes podem ser encontrados no Apêndice A.

4.7 Zoneamento da Lagoa Mangueira

Para a avaliação da distribuição espacial dos grupos funcionais de peixes, a Lagoa Mangueira foi dividida em regiões, considerando-se regiões geográficas (norte, centro e sul) e zonas biológicas (pelágica e litorânea). As separações geográfica e biológica foram as mesmas consideradas por Cavalcanti (2013), sendo a primeira baseada nas diferenças existentes entre as regiões, evidenciadas por observações realizadas em campo, e a segunda baseada na equação de Ji (2008), que relaciona a profundidade da zona eufótica do lago com a profundidade de Secchi (Eq. 3)

$$D = -\ln\left(\frac{I(D)}{I_S}\right) \cdot \frac{Z_S}{C} \quad (\text{Eq. 3})$$

onde:

$\frac{I(D)}{I_S} = 1$ é a porcentagem de energia luminosa que chega no limite da zona eufótica do lago;

C é uma constante com valores típicos variando entre 1,7 e 1,9;

Z_S é a profundidade de Secchi.

A profundidade de Secchi utilizada para o cálculo foi o valor médio encontrado para os três pontos de monitoramento existentes na lagoa, no período de 2001 a 2006. Assim, adotando um valor de C de 1,8, foi determinada a profundidade da zona eufótica para a Lagoa Mangueira, permitindo a separação em zonas pelágica e litorânea, à partir das informações de batimetria existentes.

Dessa forma, com vista a análise das diferenças espaciais, a lagoa foi dividida em seis regiões: norte pelágica (N-Pel), norte litorânea (N-Lit), centro pelágica (C-Pel), centro litorânea (C-Lit), sul pelágica (S-Pel) e sul litorânea (S-Lit). Na Figura 4 pode-se observar tal divisão, na qual a linha pontilhada demarca a separação estimada entre a zona pelágica e litorânea, e a linha tracejada separa a lagoa entre regiões Norte (N), Centro (C) e Sul (S).

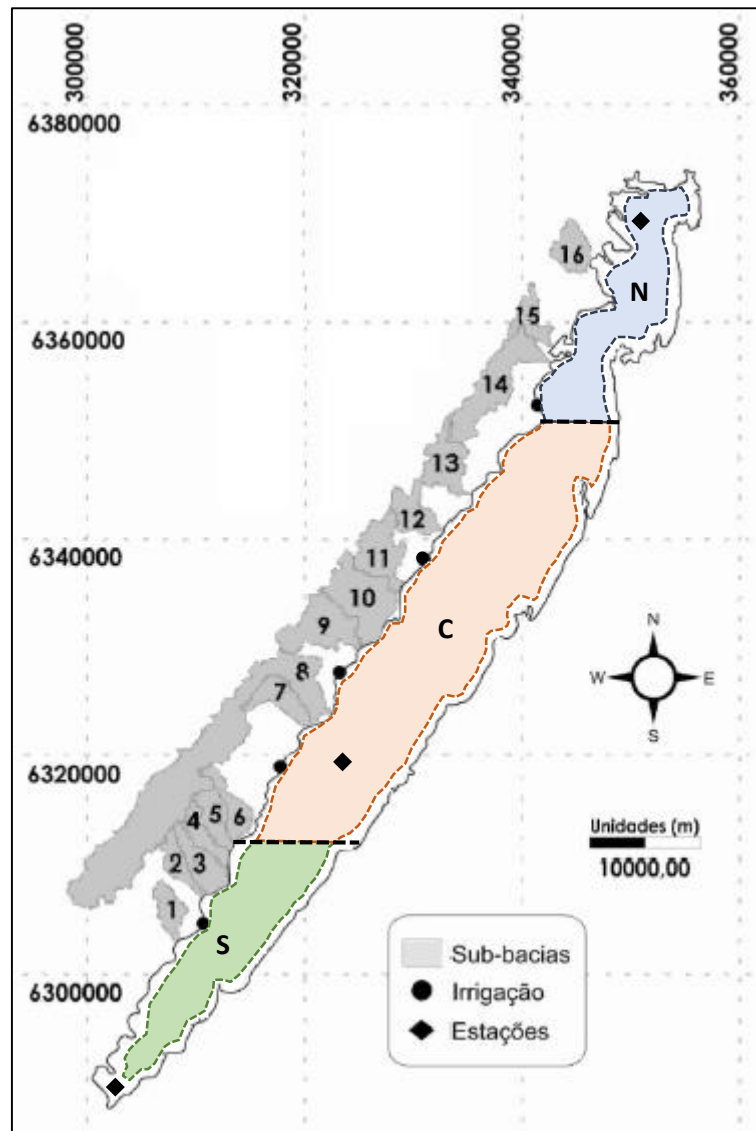


Figura 4. Zoneamento da Lagoa Mangueira em regiões geográficas e zonas biológicas. A zona pelágica se refere à área sombreada, interna à linha tracejada. A zona litorânea corresponde à área entre a linha tracejada e a margem da Lagoa Mangueira.

Fonte: adaptada de Cavalcanti (2013).

4.8 Análises dos resultados

Foram aplicados alguns testes estatísticos para verificar a ocorrência ou não de variações significativas nos valores de biomassa de peixes entre os modelos com e sem movimentação e entre as diferentes regiões geográficas e biológicas da lagoa. Apesar do modelo ter fornecido saídas de duas em duas horas, foram geradas séries de médias mensais, a fim de possibilitar uma melhor visualização do comportamento das variáveis analisadas. O primeiro ano de simulação não foi considerado na análise, pois corresponde a um período de estabilização do modelo ecológico.

A variação da biomassa de peixes entre os modelos com e sem movimentação foi analisada através do teste t aplicado sobre os valores médios nas zonas pelágica (P) e litorânea

(L) das regiões norte (N), centro (C) e sul (S) da lagoa. Por meio desse teste foi possível determinar a probabilidade dos valores médios de biomassa de peixes no modelo com movimentação serem diferentes da média dos valores de biomassa no modelo sem movimentação entre as seis regiões da lagoa (N-Pel, N-Lit, C-Pel, C-Lit, S-Pel e S-Lit). No teste t, foi adotado um nível de significância α de 0,05 e a hipótese nula de que a média da modelagem com movimentação (μ_{mov}) e da sem movimentação (μ_{smov}) eram iguais ($H_0: \mu_{sem} = \mu_{com}$). Foram analisadas ainda a média, os valores máximo e mínimo, e os valores referentes ao primeiro e terceiro quartil das diferenças relativas entre as séries simuladas utilizando as duas abordagens.

A ocorrência de diferenças significativas nas biomassas de peixes no modelo com movimentação determinadas pelas diferentes regiões geográficas e biológicas da lagoa foi avaliada pela Análise de Variância (ANOVA) em conjunto com o teste de Tukey. A ANOVA permite testar se há diferenças entre as médias dos tratamentos (nesse estudo referem-se às regiões geográficas e biológicas) rejeitando ou não a hipótese nula $H_0: \mu_1 = \mu_2 = \mu_3 = \dots$, através do teste F:

$$F = \frac{QMTrat}{QMRes} \quad (Eq. 4)$$

onde:

$QMTrat$ = Quadrado médio dos tratamentos (variância entre as regiões);

$QMRes$ = Quadrado médio dos resíduos (variância dentro das regiões).

O F calculado é então comparado com o valor de F tabelado obtido a partir de um nível de significância α ou de probabilidade *p-value*. Caso o valor de F calculado seja superior ao F tabelado, rejeita-se a hipótese de nulidade H_0 e, portanto, pode-se inferir que existem evidências de diferença significativa entre pelo menos um par de médias das regiões ao nível de significância pré-determinado. Uma vez verificado que existe diferença significativa entre regiões através do teste F, é possível avaliar a magnitude dessas diferenças utilizando um teste de comparações múltiplas. O teste de Tukey permite testar qualquer contraste entre duas médias de tratamentos (regiões) baseando-se na Diferença Mínima Significativa (DMS) Δ (Eq. 5).

$$\Delta(\alpha) = q \sqrt{\frac{QMRes}{r}} \quad (Eq. 5)$$

onde:

q = amplitude total studentizada (tabelada);

$QMRes$ = Quadrado médio do resíduo;

r = número de repetições ou, neste caso, o número de intervalos de tempo.

O valor de q depende do número de tratamentos e do número de graus de liberdade do resíduo. Como o teste de Tukey é, de certa forma, independente do teste F, é possível que, mesmo sendo significativo o valor de F calculado, não se encontrem diferenças significativas entre contrastes de médias. Se o contraste for maior do que Δ , então as médias entre as regiões diferem ao nível α de significância. Os resultados do teste de Tukey podem ser representados por letras ou através do uso de tabelas ou barras.

A influência dos fatores ambientais sobre a distribuição de biomassa de peixes foi analisada através da utilização do software *HyperNiche* (McCune & Mefford 2004) que aplica a regressão multiplicativa não-paramétrica (NPMR) (McCune, 2011) para prever as respostas funcionais das espécies e a modelagem de habitats, a partir de uma ou mais variáveis preditoras. A NPMR, ao invés de determinar coeficientes de uma equação matemática, procura otimizar o ajuste dos dados por meio de um modelo local e uma função de Kernel. O modelo local especifica a forma da função usada para ajustar um valor em um ponto específico do espaço definido pela variável preditora. A função Kernel atribui um peso para cada função local usada para estimar a variável resposta no espaço da variável independente. Algumas funções Kernel normalmente utilizadas são: uniforme, triangular, gaussiana e logística. A NPMR considera a interação dos fatores responsáveis pela variação da variável resposta na medida em que os pesos de cada preditor individual são combinados através da multiplicação deles. As variáveis preditoras utilizadas na geração dos modelos incluem fatores constituintes das respostas funcionais integrantes do índice de adequabilidade (Tabela 7).

Os parâmetros das regressões de cada uma das variáveis de resposta foram otimizados utilizando média local e uma função de ponderação Gaussiana. O tamanho mínimo da vizinhança de 5% do tamanho total da amostra foi especificado a fim de definir a quantidade mínima de informação, ou seja, pontos de dados, a serem utilizados na estimativa ponderada.

O ajuste dos modelos obtidos através da regressão multiplicativa não-paramétrica foi expresso através do xR^2 (Eq. 6) fornecido no modelo, que é equivalente ao coeficiente de eficiência de Nash-Sutcliffe.

$$xR^2 = 1 - \frac{RSS}{TSS} = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{\sum_{i=1}^n (y_i - \bar{y}_i)^2} \quad (\text{Eq. 6})$$

onde:

RSS é a soma dos quadrados dos resíduos;

TSS é a soma dos quadrados

y_i é o valor observado da variável de resposta;

\hat{y}_i é o valor estimado para a variável de resposta;

\bar{y}_i é a média dos valores observados da variável de resposta.

Dentre os modelos gerados através da regressão multiplicativa não-paramétrica, foram inicialmente selecionados os melhores modelos, que apresentavam maiores valores de xR^2 , para N preditores. Após, foi analisado o incremento no xR^2 da inserção de cada novo preditor, a partir do modelo de $N = 1$ preditores. Foi considerado que incrementos no xR^2 inferiores a 0,02 não justificavam a inserção de outra variável preditora na equação. Dessa forma, os modelos são formados apenas pelas variáveis preditoras principais que descrevem a variável de resposta.

Tabela 7. Variáveis de resposta e preditoras utilizadas na geração dos modelos multiplicativos não paramétricos utilizando o software Hyperniche.

Variável de resposta	Variáveis preditoras
Piscívoros (g.m ⁻²)	Coefficiente de atenuação da luz
	Temperatura (°C)
	Oxigênio dissolvido (mg.L ⁻¹)
	Planctívoros jovens (g.m ⁻²)
	Planctívoros adultos (g.m ⁻²)
	Omnívoros jovens (g.m ⁻²)
Omnívoros adultos (g.m ⁻²)	Omnívoros adultos (g.m ⁻²)
	Coefficiente de atenuação da luz
	Temperatura (°C)
	Oxigênio dissolvido (mg.L ⁻¹)
	Planctívoros jovens (g.m ⁻²)
	Omnívoros jovens (g.m ⁻²)
	Piscívoros (g.m ⁻²)
	Fitoplâncton (g.m ⁻²)
Zooplâncton (g.m ⁻²)	
Zoobentos (g.m ⁻²)	
Planctívoros adultos (g.m ⁻²)	Coefficiente de atenuação da luz
	Temperatura (°C)
	Oxigênio dissolvido (mg.L ⁻¹)
	Piscívoros (g.m ⁻²)
	Zooplâncton (g.m ⁻²)
	Zoobentos (g.m ⁻²)

A significância estatística dos modelos obtidos através da NPMR foi realizado através do teste de permutação de Monte Carlo, ao comparar-se a estimativa da variável de resposta do

modelo com a média da resposta obtida pela realização de P permutações dentre o conjunto de dados. Foram realizadas 1000 permutações após as quais foi obtido o valor de probabilidade *p-value* referente à proporção de permutações nas quais foi obtido um ajuste maior ou igual ao obtido no modelo analisado.

5 RESULTADOS

5.1 Modelo de movimentação de peixes

De forma geral, a cada intervalo de tempo, a velocidade e direção da corrente, calculados no módulo hidrodinâmico do IPH-ECO, são utilizadas juntamente com a velocidade e direção obtidos para o movimento comportamental de cada grupo funcional de peixes, determinados através da utilização de um índice de adequabilidade do habitat (*HSI*), para atualizar a posição da biomassa dos indivíduos. O modelo de movimentação foi aplicado apenas para os peixes na fase de desenvolvimento adulta,

Inicialmente é realizado o cálculo do *HSI*, considerando as saídas do IPH-ECO relacionadas à temperatura, oxigênio dissolvido, intensidade de luz na coluna d'água, biomassa de alimento e biomassa de predadores. O índice é calculado para cada célula e para cada grupo funcional, uma vez que algumas necessidades diferem entre estes. Assim como as respostas funcionais individuais, o índice pode assumir valores de 0 a 1. Através do índice é possível representar o comportamento desses organismos de avaliar o ambiente do entorno em busca de locais com melhores condições, levando-se em conta características físicas e interações entre espécies. O índice é multiplicativo, formado pelas respostas funcionais individuais a cada fator.

Em seguida é realizado o cálculo da velocidade e da direção de deslocamento da comunidade de peixes. No cálculo da velocidade é utilizada a equação proposta por Faugeras & Maury (2007) (Eq. 7) na qual é assumida uma relação linear entre a norma da velocidade e o índice da célula de partida. Assim, os peixes em regiões onde o índice é baixo apresentam maior velocidade do que aqueles situados em regiões com elevado *HSI*.

$$v = v_m(1 - HSI_0) \quad (\text{Eq. 7})$$

onde:

v_m é a velocidade máxima de deslocamento;

HSI_0 é o índice da célula de partida.

Para a aplicação do modelo de movimentação de peixes é necessário definir uma faixa de velocidades máximas de deslocamento dos peixes. Para a estimativa da velocidade foram levantadas, na bibliografia, velocidades de peixes tropicais de água doce, considerando a velocidade relacionada ao modo de natação prolongada (Tabela 8), que abrange o grupo das velocidades moderadas mantidas por períodos entre 20 segundos e 200 minutos (Beamish, 1978). As velocidades são descritas como função do comprimento dos indivíduos.

Tabela 8. Velocidade de algumas espécies de peixes tropicais.

Família	Espécie	V_{prol}	Referência
Pimelodidae	<i>Pimelodus maculatus</i> (mandi-amarelo)	5,0 – 6,2 comp. s^{-1}	Santos & Martinez (2012)
Anostomidae	<i>Prochilodus costatus</i> (curimba)	4,0 – 5,7 comp. s^{-1}	
Prochilodontidae	<i>Leporinus reinhardti</i> (piauí-três-pintas).	7,0 – 10,5 comp. s^{-1}	
Pimelodidae	<i>Pimelodus maculatus</i> (mandi-amarelo)	5,3 – 8,4 comp. s^{-1}	Vicentini & Martinez (2009)
Characidae	<i>Piabina argentea</i>	13,7 comp. s^{-1}	Sampaio <i>et al.</i> (2009)
	<i>Bryconamericus stramineus</i>	9,3 comp. s^{-1}	
	<i>Hemigrammus marginatus</i>	6,3 comp. s^{-1}	
	<i>Pselogrammus kennedyi</i>	4,0 comp. s^{-1}	
	<i>Stygichthys typhlops</i>	3,3 comp. s^{-1}	

Com base nos comprimentos de *Oligosarcus jenynsii* (7,8 a 22,5 cm), obtidos por Rodrigues *et al.* (2012) em quatro amostragens, foi estimada uma estimativa da velocidade máxima de deslocamento. Considerando uma velocidade de cerca de 5 comprimentos por segundo e um comprimento médio de cerca de 15 cm, obteve-se uma velocidade de $0,76 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, que foi utilizada no modelo como a velocidade máxima de deslocamento para os três grupos funcionais. A velocidade máxima de deslocamento, o passo de tempo de movimentação e a discretização espacial das células devem ser definidos de forma que a cada passo de tempo o deslocamento máximo não exceda a dimensão de uma célula. Tal limitação se deve ao fato de que a janela de análise inclui apenas as quatro células vizinhas a cada uma das faces da célula em análise.

A direção de deslocamento é estimada em função do índice de adequabilidade e da incorporação da aleatoriedade ao processo de escolha. Primeiramente é calculada a diferença (Dh_i) entre o índice da célula central e cada uma das quatro células da vizinhança (Eq. 8 e Figura 5). Nos casos do contorno, cujas vizinhas da célula de análise compreendem a margem, a diferença Dh_i foi assumida como zero.

$$Dh_i = HSI_i - HSI_0 \quad (\text{Eq. 8})$$

onde:

Dh_i é a diferença entre o índice da célula em análise e o índice da célula vizinha i ;

HSI_0 é o índice da célula de partida (em análise);

Iah_i é o índice da célula vizinha i , para $i = 1, 2, 3$ e 4 .

	Dh_1 1	
Dh_4 2	0	Dh_2 4
	Dh_3 3	

Figura 5. Janela de análise das células da vizinhança para o caso da diferença entre o índice da célula em análise e o índice da célula vizinha i . Os números existentes no canto inferior direito indicam o índice da célula.

Como exemplo, adotando-se os valores de HSI apresentados na Figura 6 a), obtêm-se as diferenças, utilizando a Equação 8, apresentadas na Figura 6 b). Observa-se que a célula vizinha $i = 4$, apresenta HSI inferior à célula em análise ($i = 0$) resultando em uma diferença $Dh_4 = -0,1$. No entanto, no cálculo da etapa seguinte, células com valor de Dh_i inferior a zero, passam a assumir o valor zero, não tendo assim probabilidade de serem escolhidas como células de destino.

a)			b)		
	0,4 1			0,2 1	
0,3 2	0,2 0	0,1 4	0,1 2	0 0	4
	0,6 3			0,4 3	

Figura 6. Valores de a) HSI para a célula em análise e para as células vizinhas e b) Dh_i para as células vizinhas. Os números existentes no canto inferior direito indicam o índice da célula.

Após o cálculo da diferença entre a célula em análise e as células vizinhas, é atrelada uma probabilidade de preferência (P_i) à cada célula, através da divisão do valor de Dh_i correspondente à cada uma delas, pelo somatório de todos os valores obtidos para tal variável nas células da vizinhança (Eq. 9).

$$P_i = \frac{Dh_i}{\sum_{i=1}^4 Dh_i} \quad (\text{Eq. 9})$$

onde:

P_i é a probabilidade de escolha da direção i .

Dh_i é a diferença entre o índice da célula em análise e o índice da célula vizinha i ;

Acumulando-se os valores das probabilidades de escolha para cada uma das quatro direções (Figura 7), calculadas através da Equação 9, é gerada uma função cumulativa de probabilidades (Figura 8), que visa garantir que as direções com maior índice tenham maior chance de serem escolhidas quando da geração de um número aleatório com distribuição uniforme, entre 0 e 1, na etapa subsequente. É possível observar que a célula com $i = 3$ que apresenta o maior valor de HSI entre as células vizinhas, é aquela que tem maior probabilidade de ser escolhida. Enquanto isso, a célula $i = 4$, que apresenta valor de HSI inferior ao da célula em análise, não faz parte das possibilidades de células a serem escolhidas uma vez que a probabilidade a ela atrelada é nula.

	0,3 1	
0,1 2	0	4
	0,6 3	

Figura 7. Valores de P_i para as células vizinhas. Os números existentes no canto inferior direito indicam o índice da célula.

Com a velocidade e direção comportamentais calculadas, é realizada a soma vetorial com a velocidade e direção hidrodinâmicas, obtendo-se a velocidade do deslocamento e a direção para qual a biomassa de peixes será transferida no intervalo de tempo seguinte. A biomassa de peixes é considerada como sendo uniformemente distribuída em cada célula. Dessa forma, é possível realizar o cálculo da biomassa transferida baseando-se na distância máxima percorrida, considerando a velocidade calculada e o intervalo de tempo. Assim, uma fração de peixes, mais próxima à célula de destino, é capaz de se mover para esta. Caso a distância máxima correspondesse a 1/5 da largura da célula, 1/5 da biomassa da célula de partida seria transferida para a célula de destinação (Figura 9).

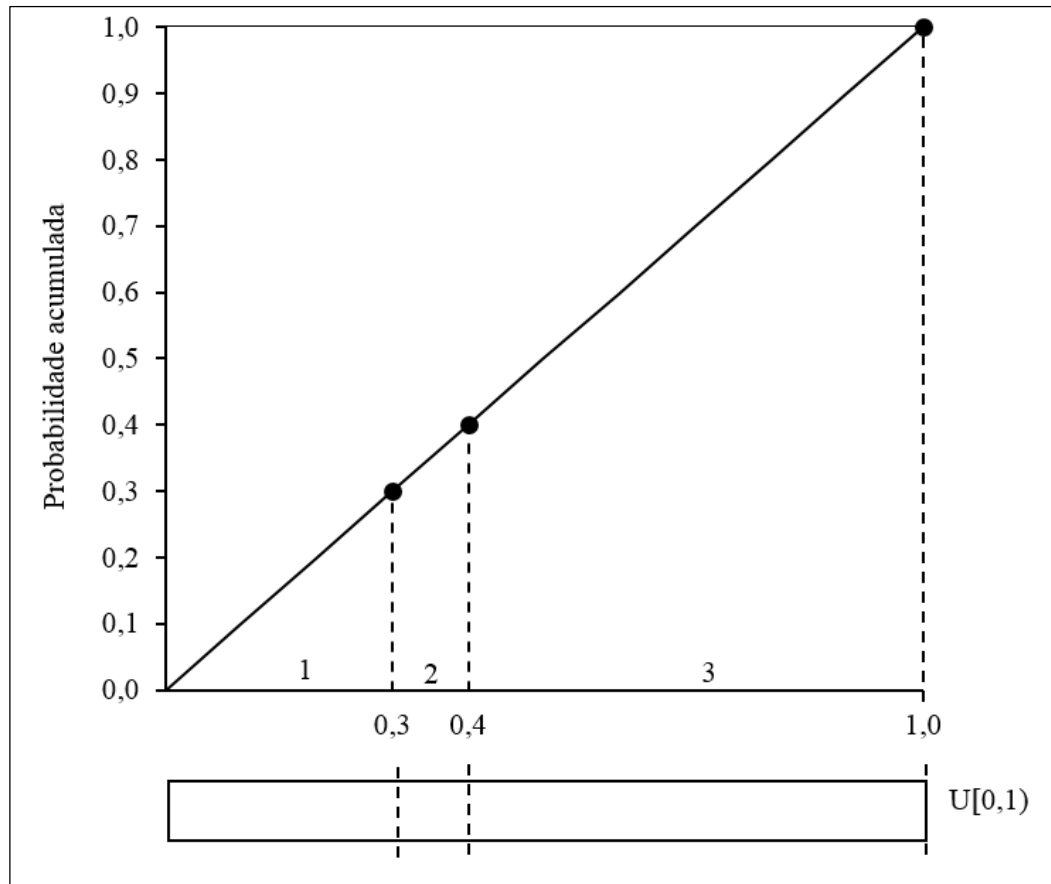


Figura 8. Função de probabilidade acumulada utilizada para a definição da célula de destino.

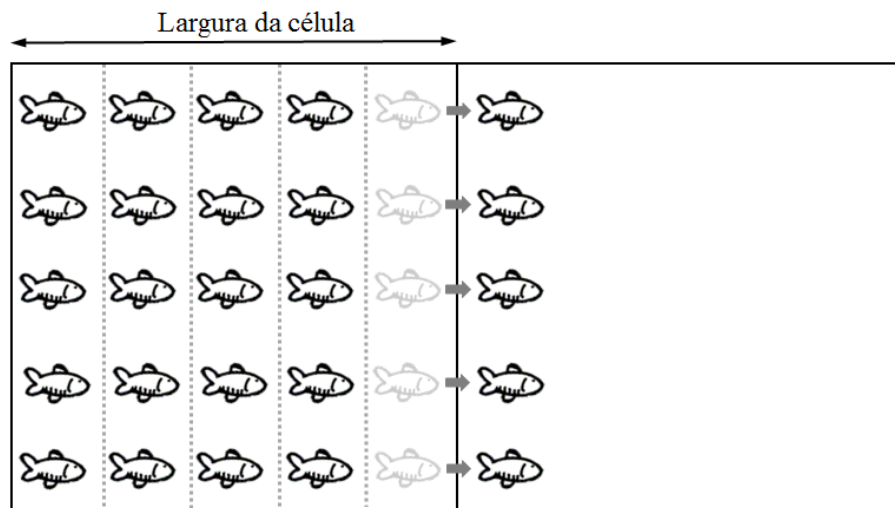


Figura 9. Movimentação da biomassa de peixes entre as faces das células.

Por fim, cada célula deve ter a biomassa ($Biom(x, y, t + \Delta t)$) atualizada, através de um balanço de massa (Eq. 10) considerando a biomassa no tempo anterior e a biomassa entrando e saindo no tempo atual.

$$Biom(x, y, t + \Delta t) = Biom(x, y, t) - Biom_{saindo}(x, y, t + \Delta t) + Biom_{entrando}(x, y, t + \Delta t) \quad (\text{Eq. 10})$$

No modelo IPH-ECO, a movimentação dos peixes é realizada antes do cálculo dos fluxos e variáveis de estado dos elementos integrantes da rotina Limnologia (Figura 10).

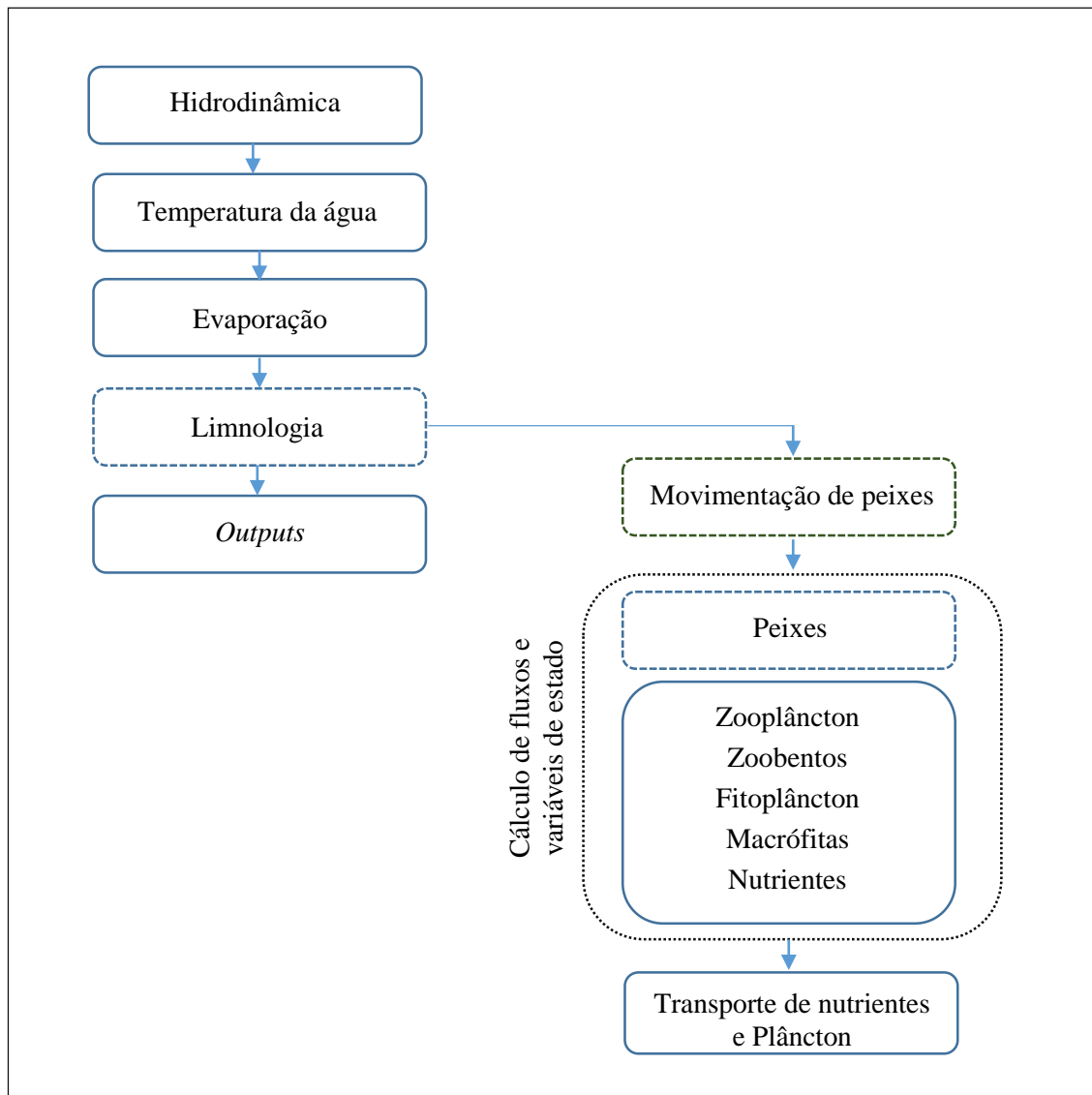


Figura 10. Fluxograma resumido das principais rotinas do modelo IPH-ECO com a adição do modelo de movimentação de peixes. Os componentes em azul fazem parte da formulação original do modelo.

O componente em verde e tracejado corresponde a inserção do novo modelo (movimentação de peixes). Os componentes azuis tracejados sinalizam alterações realizadas na formulação original em função da inserção do novo modelo.

5.2 Respostas funcionais

O índice de adequabilidade do habitat é uma das formas de direcionar a movimentação dos peixes, sendo capaz de unir os diversos fatores considerados importantes na definição de habitats preferenciais dos peixes, nos quais há condições favoráveis ao crescimento, reprodução e sobrevivência.

Para o cálculo do índice foram definidos alguns formatos de respostas funcionais para cada fator selecionado (densidade de presas, densidade de predadores, temperatura, oxigênio dissolvido e intensidade da luz). As respostas foram baseadas nas equações apresentadas por Dueri *et al.* (2012) para o atum (*Katsuwonus pelamis*) no Oceano Índico, com exceção da densidade de predadores que corresponde a uma resposta inversa à da densidade de presas. As respostas funcionais apresentadas tiveram os valores de seus parâmetros ajustados de forma a representar da maneira mais adequada as necessidades dos peixes da Lagoa Mangueira.

5.2.1 Respostas funcionais às densidades de presas e predadores

A afinidade biótica pelos fatores ambientais relacionadas à densidade de presas (Eq. 11) e de predadores (Eq. 12) é representada através da resposta funcional *Holling* tipo II (Figura 11). *Presas* (x,y,t) e *Predadores* (x,y,t) são as biomassas de presas e predadores, respectivamente, e k_{Presas} e $k_{Predadores}$ são constantes de meia saturação.

$$f_{presas} = \frac{Presas(x, y, t)}{k_{presas} + Presas(x, y, t)} \quad (Eq. 11)$$

$$f_{predadores} = 1 - \frac{Predadores(x, y, t)}{k_{predadores} + Predadores(x, y, t)} \quad (Eq. 12)$$

Os valores de resposta funcional mais favoráveis para o caso da densidade de presas correspondem aos locais que apresentam maior biomassa, sendo, portanto, locais preferenciais. De maneira análoga, a resposta funcional referente à densidade de predadores apresenta os valores mais favoráveis para as células nas quais forem encontradas as menores densidade de predadores. Dessa forma, é representada a procura por alimento e o comportamento de evitar predadores.

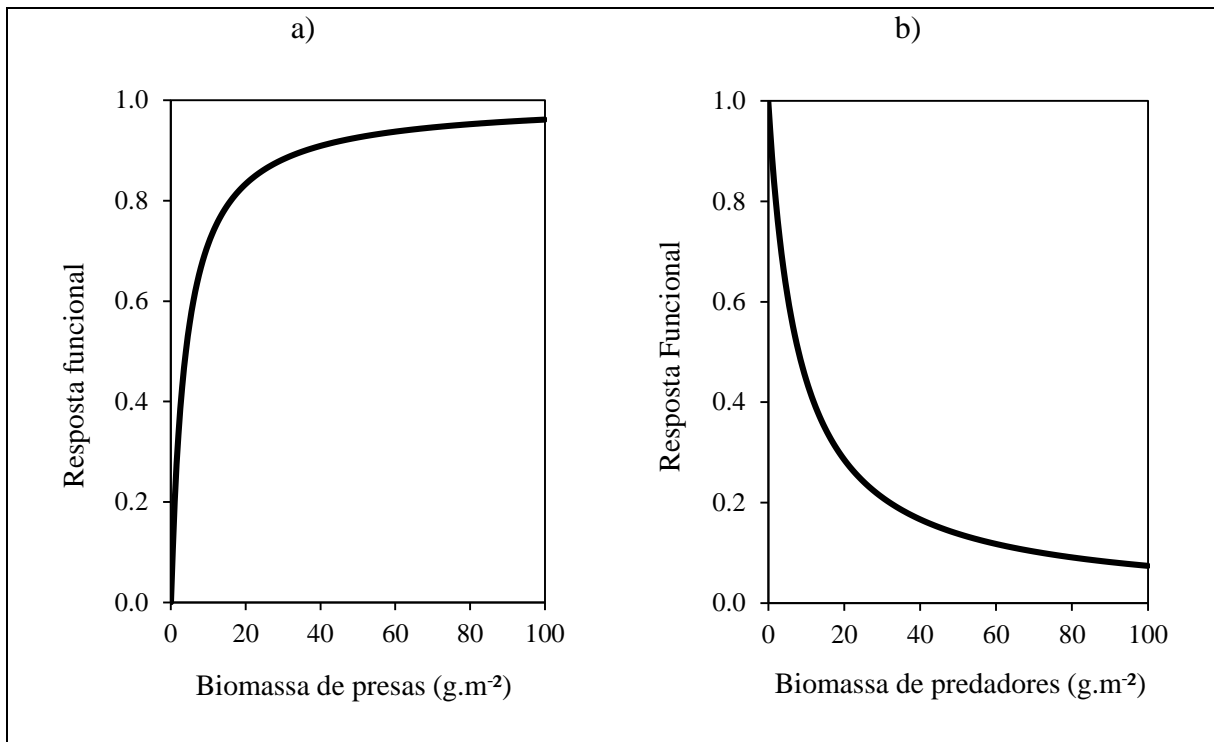


Figura 11. Respostas funcionais às biomassas a) de presas e b) de predadores.

5.2.2 Resposta funcional à temperatura

Em função de serem organismos termodependentes, as variações de temperatura influenciam os processos fisiológicos e comportamentais dos peixes. A taxa metabólica, as necessidades nutricionais e a movimentação são dependentes da temperatura, e tendem a sofrer acréscimo na medida em que há aumento dessa variável (Linlokken & Haugen, 2006; Clarke & Johnston, 1999).

A distribuição dos peixes em lagos é dependente dos gradientes de temperatura, influenciando na seleção de habitats de uma maneira similar àquela observada quando considerados recursos ecológicos mais tradicionais, como a concentração de alimento (Magnuson *et al.*, 1979).

O formato da resposta funcional foi elaborado com base nas funções de Arrhenius descritas por Kooijman (2000) e utilizadas por Dueri *et al.* (2012) na definição da resposta funcional à temperatura para a modelagem da distribuição espacial do atum (*Katsuwonus pelamis*).

Os efeitos da temperatura corporal na fisiologia podem ser representados como produto de diversas funções de Arrhenius (Eq. 13), onde a_T descreve as mudanças de alguma taxa fisiológica de acordo com a temperatura (Eq. 14) e r_T descreve a redução da taxa fisiológica

devido a baixas e elevadas temperaturas (Eq. 15). A resposta à temperatura é então normalizada (Eq. 16).

$$\hat{f}_T = a_T(T_b)r_T(T_b) \quad (\text{Eq. 13})$$

$$a_T(T_b) = \exp\left(\frac{T_a}{T_r} - \frac{T_a}{T_b}\right) \quad (\text{Eq. 14})$$

$$r_T(T_b) = \left(1 + \exp\left(\frac{T_{al}}{T_b} - \frac{T_{al}}{T_l}\right) + \exp\left(\frac{T_{ah}}{T_h} - \frac{T_{ah}}{T_b}\right)\right)^{-1} \quad (\text{Eq. 15})$$

$$f_T = \frac{\hat{f}_T(T_b)}{\hat{f}_{T_{max}}} \quad (\text{Eq. 16})$$

onde:

T_b = temperatura.

T_a = temperatura de Arrhenius.

T_r = temperatura de referência.

T_{al} = limite inferior da temperatura de Arrhenius.

T_{ah} = limite superior da temperatura de Arrhenius.

T_l = limite inferior da faixa de tolerância.

T_h = limite superior da faixa de tolerância.

Os valores de T_a , T_r , T_{al} , T_{ah} , T_l e T_h foram definidos de forma a ajustar a curva de resposta funcional para que os melhores valores correspondam a uma faixa ótima de temperatura e que estes decresçam no sentido dos limites inferior e superior.

Em estudo conduzido por Alves (2015) no Lago Guaíba, foi observada relação significativa entre a presença dos peixes da espécie *Oligosarcus jenynsii* e a temperatura da água, com maiores biomassas em regiões com temperaturas da água entre 13°C e 21°C. Dessa forma, em função da espécie ser abundante na Lagoa Mangueira, foi adotado um ajuste no qual os valores ótimos se situassem próximos a tais valores (Figura 12 a)).

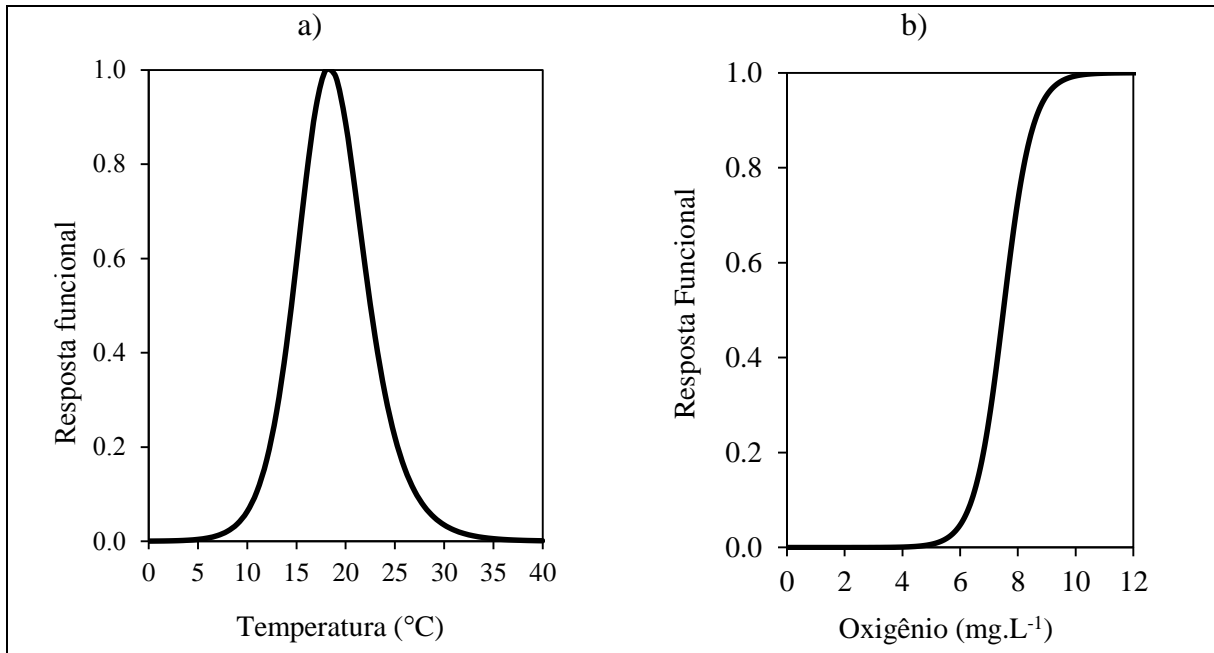


Figura 12. Respostas funcionais à a) temperatura da água e b) oxigênio dissolvido.

5.2.3 Resposta funcional à concentração de oxigênio dissolvido

A resposta à concentração de oxigênio dissolvido segue uma curva sigmoideal (Eq. 17 e Figura 12 b)) na qual a_o é a inclinação da curva e O_o é o coeficiente de meia saturação para limitação de oxigênio. Os valores de a_o e O_o são determinados em função das necessidades mínima e ótima de oxigênio.

$$f_o = \frac{1}{1 + e^{(a_o(O - O_o))}} \quad (\text{Eq. 17})$$

Foi considerado que a concentração mínima de oxigênio dissolvido necessário para os peixes é de 5 mg L^{-1} , com valores de resposta funcional aumentando à medida que há aumento na concentração.

5.2.4 Resposta funcional à luz

As respostas funcionais à luz, assim como as respostas funcionais referentes à biomassa de presas e predadores, são representadas através da resposta funcional *Holling* tipo II. Foram definidos dois tipos de resposta funcional, de forma a favorecer os peixes predadores, piscívoros, em condições de maior intensidade de luz e menor turbidez (Eq. 16 e Figura 13 a)), e desfavorecer os peixes planctívoros e omnívoros que acabam ficando mais suscetíveis à predação sob tais condições (Eq. 17 e Figura 13 b)).

$$f_{Luz\ Predador} = \frac{Luz(x, y, t)}{k_{Luz} + Luz(x, y, t)} \quad (Eq. 18)$$

$$f_{Luz\ Presa} = 1 - \frac{Luz(x, y, t)}{k_{Lux} + Luz(x, y, t)} \quad (Eq. 19)$$

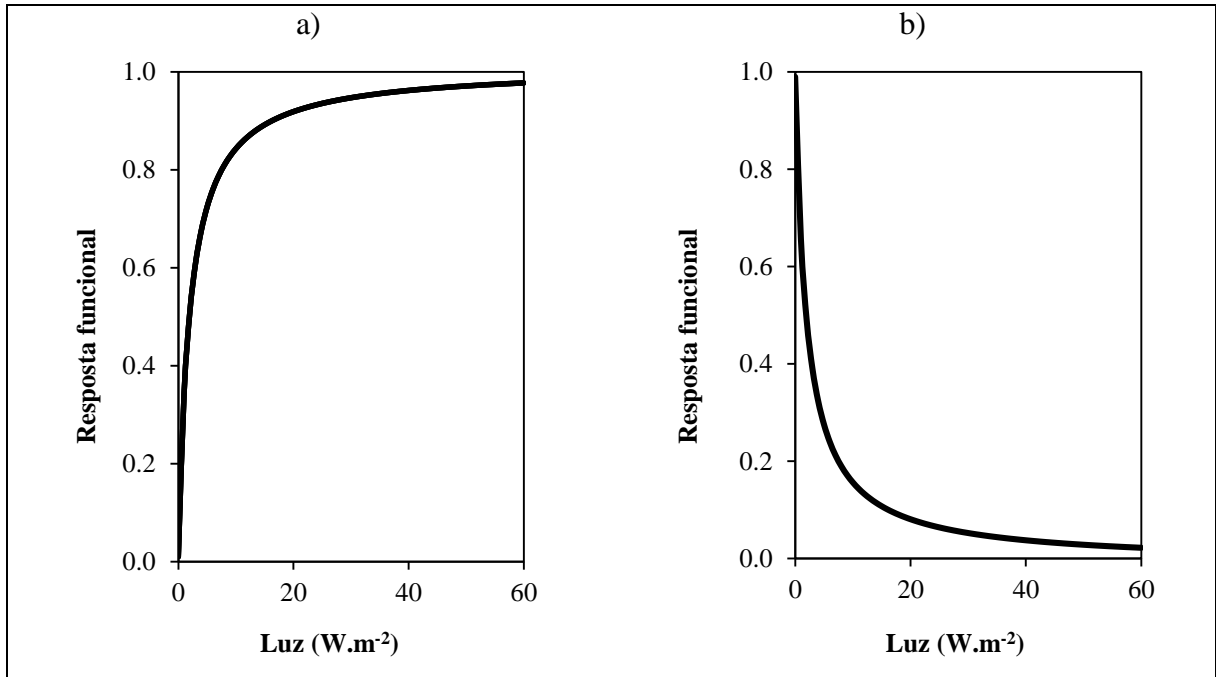


Figura 13. Respostas funcionais a) dos predadores à luz, e b) das presas à luz.

5.2.5 Respostas funcionais e HSI dos grupos funcionais de peixes

Os três grupos funcionais de peixes compartilham as respostas funcionais referentes à temperatura, concentração de oxigênio dissolvido e biomassa de presas. As respostas referentes à temperatura e oxigênio foram compartilhadas uma vez que não foi possível fazer tal diferenciação com base na bibliografia disponível.

Os peixes omnívoros e planctívoros respondem à biomassa de predadores, enquanto que tal fator não é considerado no caso dos piscívoros. Como descrito anteriormente, há ainda diferença com relação às preferências por locais mais ou menos iluminados (Figura 14). Apesar das equações de omnívoros e planctívoros considerarem os mesmos fatores, vale ressaltar que há diferença com relação às preferências alimentares destes grupos.

As equações do índice do grupo dos piscívoros difere das demais uma vez que não possui o termo referente à predação (Tabela 9).

Os principais parâmetros referentes às respostas funcionais e ao índice de adequabilidade do habitat podem ser observados na Tabela 10. Nas simulações foram utilizados os mesmos pesos para todos os fatores, no cálculo do *HSI* dos três grupos funcionais.

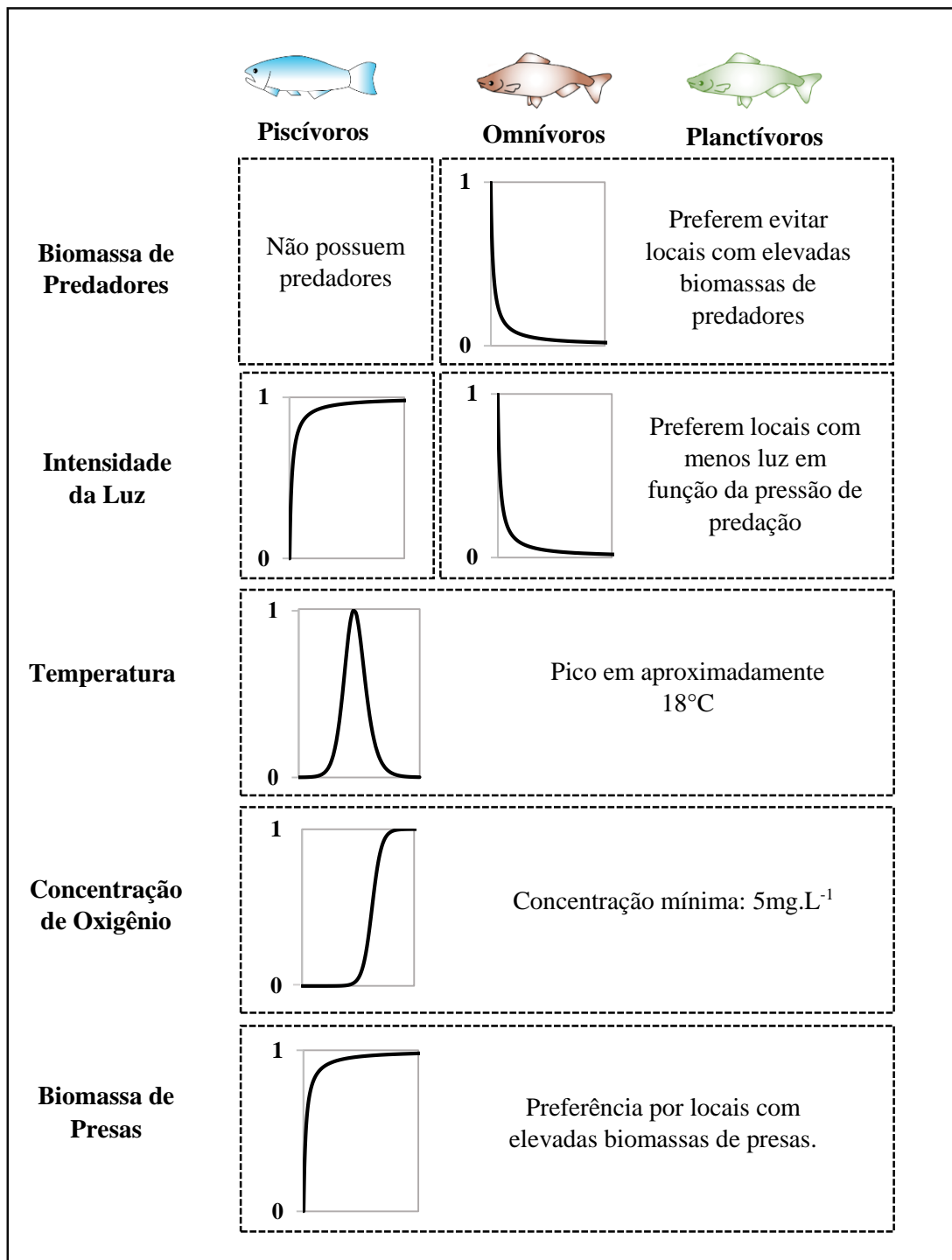


Figura 14. Fatores e formatos de respostas funcionais considerados para cada grupo funcional de peixes.

Tabela 9. Índices de adequabilidade para cada grupo funcional.

Índices de adequabilidade de cada grupo funcional	
Peixes Piscívoros	onde:
$HSI_{Pisc} = f_{Temp}^{p_{Temp}} f_{O_2}^{p_{O_2}} f_{Luz}^{p_{Luz}} f_{Food}^{p_{Food}}$	f_{Temp} : resposta funcional à temperatura;
Peixes Omnívoros adultos	f_{O_2} : resposta funcional ao oxigênio;
$HSI_{Omni} = f_{Temp}^{p_{Temp}} f_{O_2}^{p_{O_2}} f_{Luz}^{p_{Luz}} f_{Pred}^{p_{Pred}} f_{Food}^{p_{Food}}$	f_{Luz} : resposta funcional à luz;
Peixes Planctívoros adultos	f_{Food} : resposta funcional ao alimento;
$HSI_{Planc} = f_{Temp}^{p_{Temp}} f_{O_2}^{p_{O_2}} f_{Luz}^{p_{Luz}} f_{Pred}^{p_{Pred}} f_{Food}^{p_{Food}}$	f_{Pred} : resposta funcional à predadores;
	p_{Temp} : peso atribuído à temperatura;
	p_{O_2} : peso atribuído ao oxigênio;
	p_{Luz} : peso atribuído à luz;
	p_{Food} : peso atribuído ao alimento;
	p_{Pred} : peso atribuído à predadores;

Tabela 10. Parâmetros utilizados na definições dos formatos das respostas funcionais e na conformação do *HSI* dos grupos funcionais de peixes.

Descrição	Parâmetro	Valor	Unidade
Respostas funcionais às densidades de presas e predadores			
Constante de meia saturação - Presas	K_{Presas}	0,3	-
Constante de meia saturação - Predadores	$k_{Predadores}$	0,3	-
Resposta funcional à temperatura			
Temperatura de Arrhenius	T_a	5000	K
Temperatura de referência	T_r	298,65	K
Limite inferior da temperatura de Arrhenius	T_{al}	28000	K
Limite superior da temperatura de Arrhenius	T_{ah}	40000	K
Limite inferior da faixa de tolerância	T_l	296	K
Limite superior da faixa de tolerância	T_h	297	K
Resposta funcional à concentração de oxigênio dissolvido			
Inclinação da curva	a_o	5,7	-
Constante de meia saturação - Oxigênio	O_o	3,15	-
Resposta funcional à luz			
Constante de meia saturação - Luz	k_{Luz}	2,0	-
Pesos utilizados no <i>HSI</i> para todos os grupos funcionais			
Peso atribuído à temperatura	p_{Temp}	1,0	-
Peso atribuído ao oxigênio	p_{O_2}	1,0	-
Peso atribuído à luz	p_{Luz}	1,0	-
Peso atribuído ao alimento	p_{Food}	1,0	-
Peso atribuído à predadores	p_{Pred}	1,0	-

5.3 Escala temporal adequada considerando a movimentação dos peixes na modelagem

Os resultados obtidos para as biomassas de grupos funcionais de peixes considerando a movimentação apresentaram variações muito grandes, quando considerada uma escala de tempo diária (Figura 15) tornando difícil a visualização de diferenças entre as regiões da lagoa.

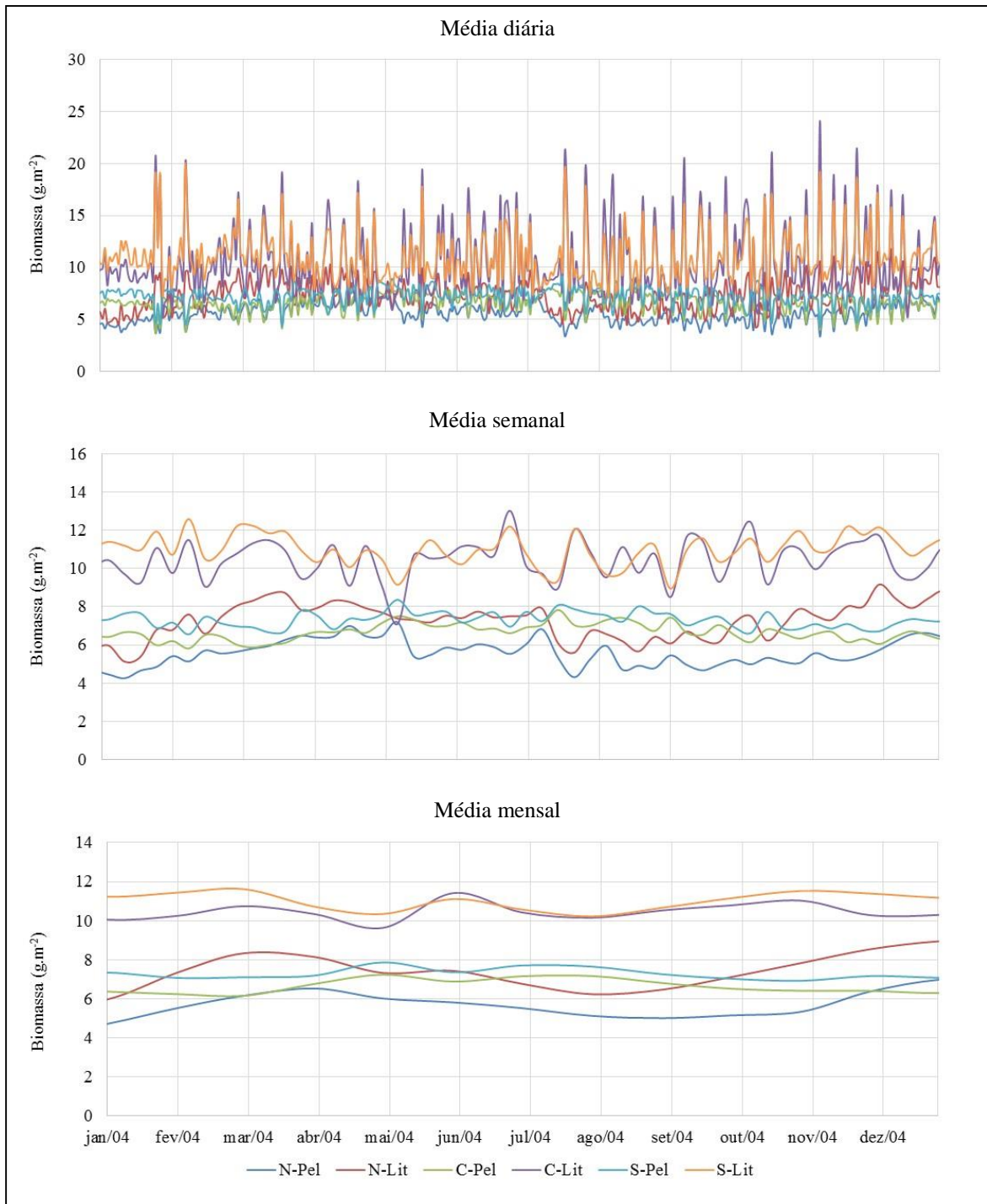


Figura 15. Efeito da escala tempo: variabilidade da biomassa de piscívoros (médias diária, semanal e mensal). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

Ao utilizar as médias semanal e mensal já é possível observar o comportamento das biomassas dos piscívoros, por exemplo, ao longo do tempo e ao longo da lagoa, de forma mais clara.

Para a análise de preferências de habitat e de possível sazonalidade das distribuições, a utilização das médias mensais pode ser suficientemente adequada, pois permite visualizar as tendências das distribuições. Além disso, o movimento observado em escalas de tempo muito pequenas pode não refletir de forma adequada as mudanças de biomassa relacionada ao habitat, uma vez que a movimentação pode estar associada a variações muito pequenas na qualidade de habitat entre as células.

5.4 Comparação entre a modelagem com e sem movimentação

5.4.1 Peixes Omnívoros

Os resultados obtidos para os peixes omnívoros adultos, tanto através da modelagem baseada apenas em processos, (Figura 16) quanto na que alia a movimentação à modelagem baseada em processos (Figura 17), apresentam picos característicos que ocorrem anualmente no mês de maio devido ao processo de mudança de fase de jovens para adultos, que corresponde à uma fração de 50% da biomassa de omnívoros jovens. A reprodução, representada pela passagem de biomassa de adultos para jovens, acontece no mês de maio, mas o efeito não é observado nas biomassas de omnívoros adultos, uma vez que corresponde a uma redução de apenas 2%, concomitante à mudança de fase de desenvolvimento. No entanto, o processo de mudança de fase é visível na biomassa de omnívoros jovens, que apresentam uma queda significativa na biomassa (Figura 18 e Figura 19).

Observa-se que a distribuição das biomassas de peixes omnívoros adultos, sem considerar a movimentação, apresenta pouca variação entre as regiões analisadas, enquanto que uma variabilidade maior é observada quando considerada a movimentação.

As diferenças relativas entre as duas abordagens (Tabela 11) variam de acordo com a região analisada. As regiões centro pelágica e sul pelágica são as que apresentam maiores diferenças relativas variando, entre 61% e 90% e entre 43% e 98%, respectivamente. Essas duas regiões foram as que apresentaram maiores diferenças relativas médias (C-Pel: 88% e S-Pel: 84%), seguidas das regiões centro litorânea, com diferença relativa média de 80%, e sul litorânea, com diferença relativa média de 74%.

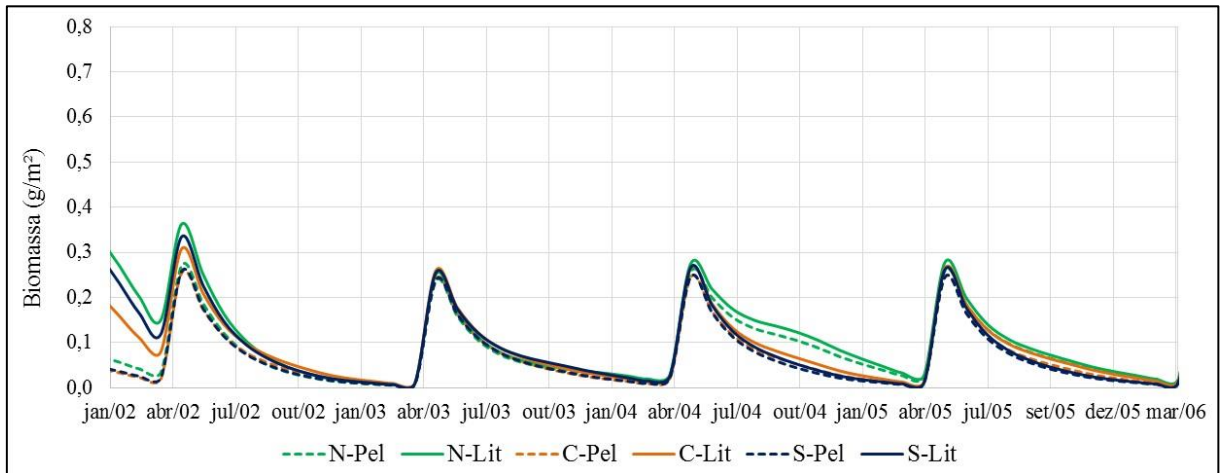


Figura 16. Distribuição espacial da biomassa de peixes omnívoros adultos na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

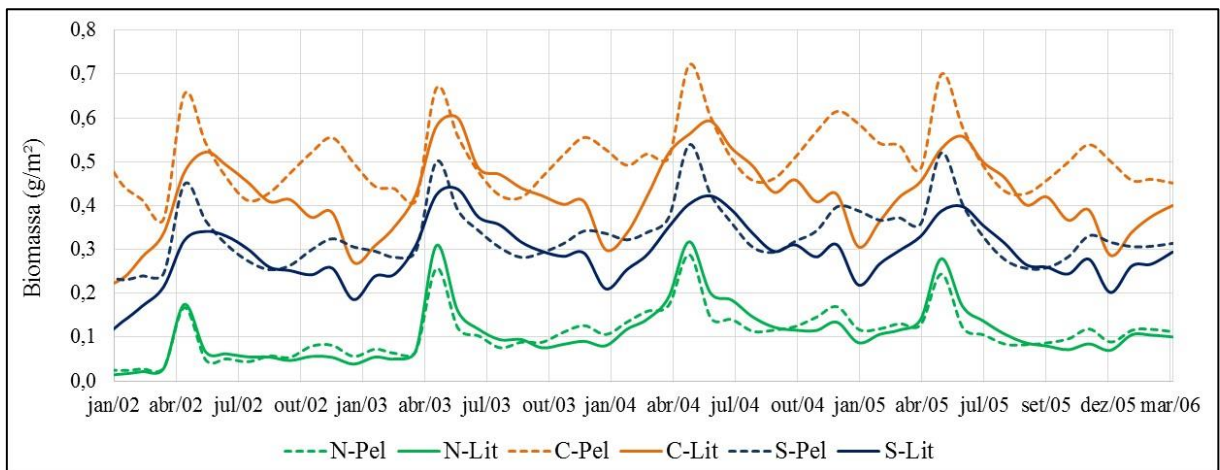


Figura 17. Distribuição espacial da biomassa de peixes omnívoros adultos na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos considerando movimentação. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

Tabela 11. Diferenças relativas entre as biomassas de omnívoros adultos, obtidas através da modelagem com e sem movimentação para as diferentes regiões da Lagoa Mangueira.

	Diferença relativa (%)					
	N-Pel	N-Lit	C-Pel	C-Lit	S-Pel	S-Lit
Mínima	0,5	0,2	61	5	43	3
Q₁	18	10	81	75	73	66
Média	49	44	88	80	82	74
Q₃	76	76	96	93	95	92
Máxima	92	95	98	97	98	97
p_{teste t}*	0,019	0,862	2,64.10⁻⁵³	4,84.10⁻³⁷	1,10.10⁻³⁶	2,91.10⁻²³

Regiões: Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit). *Nível de Significância do teste t: 0,05.

A região norte foi a que apresentou menores diferenças relativas médias entre as abordagens com e sem movimentação, com valores de 49% na região norte pelágica e 44% na região norte litorânea.

Comparando as séries mensais de biomassa de peixes omnívoros adultos, com e sem movimentação, para todas as regiões, com exceção da região norte litorânea, verifica-se que existem diferenças significativas entre as duas aproximações, tal como pode ser observado nas regiões norte pelágica ($p = 0,019$) e sul pelágica ($p = 1,10 \cdot 10^{-36}$).

Apesar de não ter sido incorporada a movimentação aos peixes jovens, os resultados de biomassa obtidos para os mesmos (Figura 19), ao considerar movimentação nos peixes adultos, mostraram uma variação maior entre regiões ao comparar-se com os resultados obtidos sem a movimentação dos omnívoros adultos (Figura 18). As diferenças relativas entre as biomassas de omnívoros jovens foram maiores nas regiões centro litorânea e sul litorânea, com médias de 39% e 37%, respectivamente, enquanto que as menores ocorrem nas zonas pelágicas dessas mesmas regiões geográficas (Tabela 12).

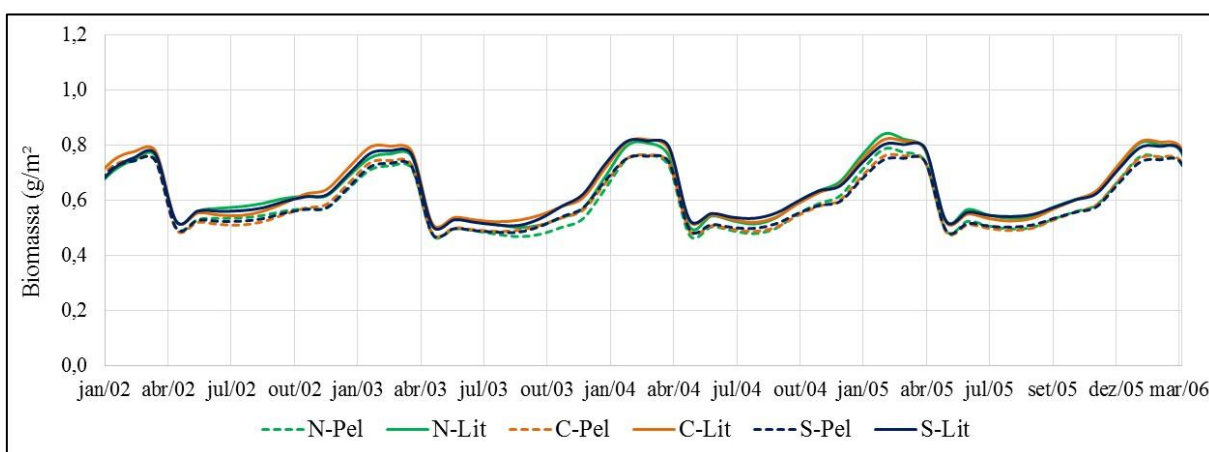


Figura 18. Distribuição espacial da biomassa de peixes omnívoros jovens na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

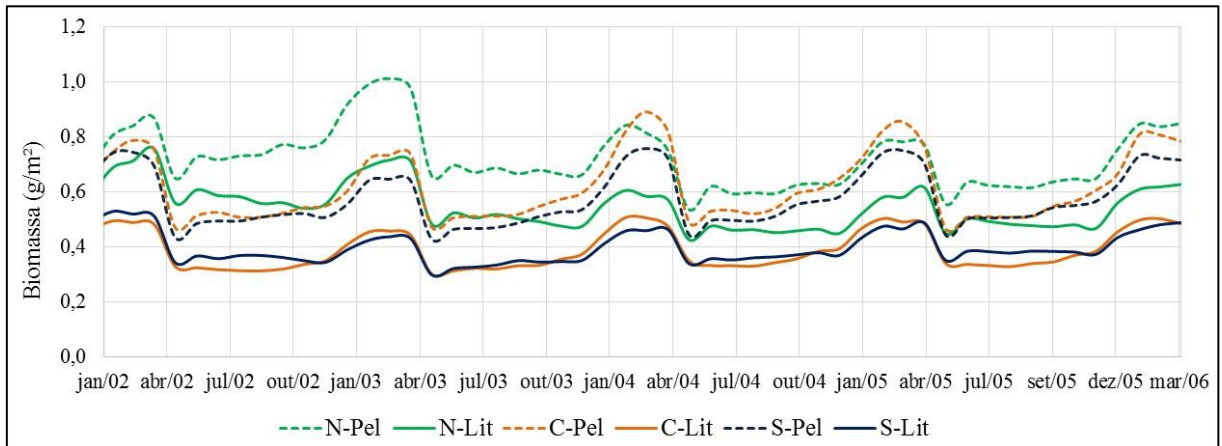


Figura 19. Distribuição espacial da biomassa de peixes omnívoros jovens na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos considerando movimentação. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

Tabela 12. Diferenças relativas entre as biomassas de omnívoros jovens, obtidas através da modelagem com e sem movimentação para as diferentes regiões da Lagoa Mangueira.

	Diferença relativa (%)					
	N-Pel	N-Lit	C-Pel	C-Lit	S-Pel	S-Lit
Mínima	0,4	0,4	0,4	31	0,0	22
Q₁	11	6	2	37	1	34
Média	17	13	5	39	4	37
Q₃	27	21	6	40	6	41
Máxima	31	33	14	46	14	45
p_{teste t}*	4,25.10⁻⁸	2,03.10⁻⁵	0,3778	6,81.10⁻²³	0,2757	1,67.10⁻²³

Regiões: Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit). *Nível de Significância do teste t: 0,05.

5.4.2 Peixes Planctívoros

As biomassas de peixes planctívoros adultos obtidas tanto sem movimentação (Figura 20) quanto com movimentação, (Figura 21) têm comportamento similar, com picos característicos, resultantes do processo de mudança de fase de desenvolvimento, que ocorre no fim de cada ano. Os resultados utilizando a rotina de movimentação permitem visualizar uma diferenciação entre as regiões, quando as biomassas atingem o pico. À medida em que ocorre decaimento, as biomassas das regiões centro e sul, tanto pelágica quanto litorânea, tornam-se similares. A região norte é a única que difere desse comportamento, apresentando sempre biomassas inferiores às demais, e pouca diferença entre as regiões biológicas.

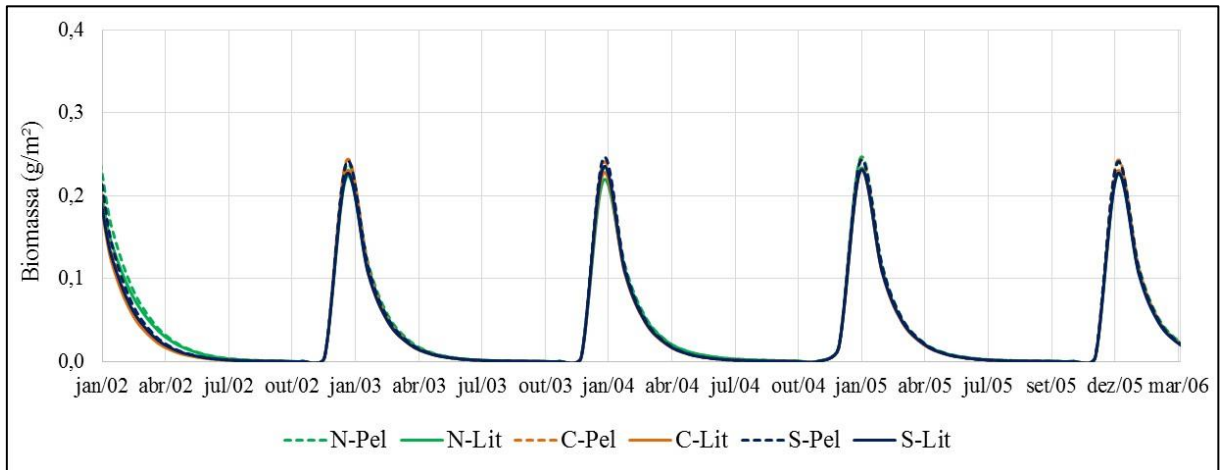


Figura 20. Distribuição espacial da biomassa de peixes planctívoros adultos na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

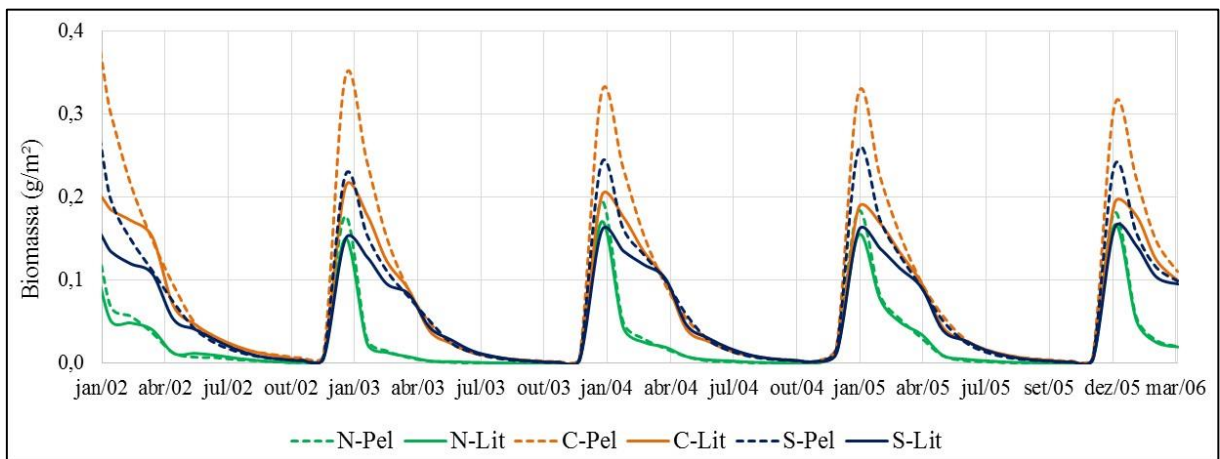


Figura 21. Distribuição espacial da biomassa de peixes planctívoros adultos na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos considerando movimentação. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

As diferenças percentuais médias foram menores nas regiões norte pelágica e norte litorânea, com valores de 37% e 35%, respectivamente (Tabela 13). As regiões centro e sul, tanto pelágica quanto litorânea, apresentaram diferenças relativas médias da ordem de 67%.

Apesar das diferenças relativas terem atingido valores máximos de cerca de 90%, verificou-se, que houve diferenças significativas apenas nas regiões centro pelágica ($p = 0,009$) e centro litorânea ($p = 0,044$), ao comparar-se as abordagens com movimentação e sem movimentação. As demais regiões apresentaram comportamentos similares em ambos os casos.

Tabela 13. Diferenças relativas entre as biomassas de plactívoros adultos, obtidas através da modelagem com e sem movimentação para as diferentes regiões da Lagoa Mangueira.

Diferença relativa (%)						
	N-Pel	N-Lit	C-Pel	C-Lit	S-Pel	S-Lit
Mínima	0,3	2	15	1	0,3	3
Q₁	20	17	55	40	33	33
Média	37	35	72	68	65	66
Q₃	51	51	91	91	90	91
Máxima	88	84	98	98	97	97
p_{teste t}*	0,226	0,163	0,009	0,044	0,072	0,201

Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit). *Nível de Significância do teste t: 0,05

As biomassas de plactívoros jovens não apresentaram variação entre regiões ao utilizar somente a modelagem ecológica baseada em processos (Figura 22). Ao considerar a movimentação, puderam-se observar diferenças mais significativas entre as biomassas observadas em cada região da lagoa (Figura 23).

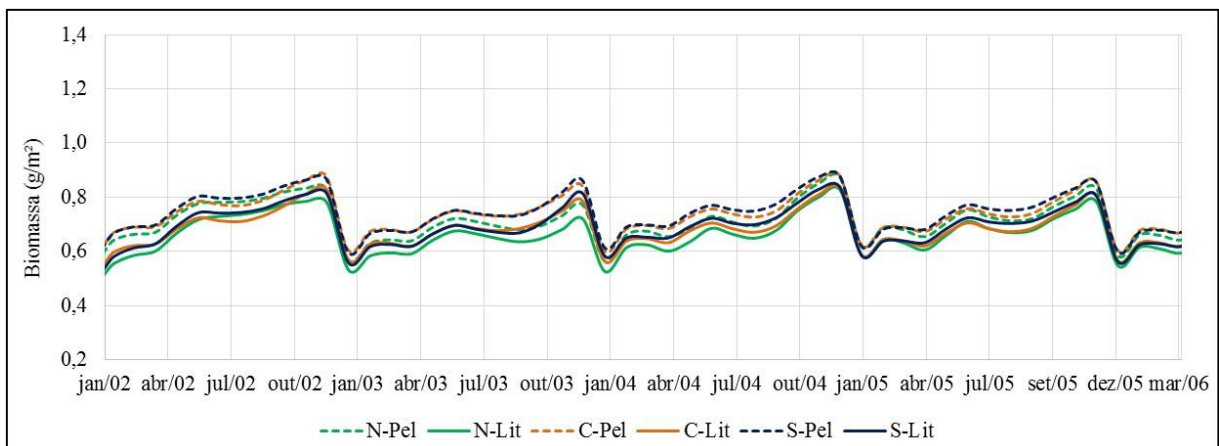


Figura 22. Distribuição espacial da biomassa de peixes plactívoros jovens na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

As diferenças relativas entre as abordagens (Tabela 14) apresentaram médias variando de um valor mínimo de 4% na região sul pelágica a um valor máximo de 30% na região centro litorânea. A região com menores diferenças relativas foi a sul pelágica, na qual a diferença relativa máxima observada foi de 12%. Apesar das diferenças relativas terem apresentado valores inferiores àqueles obtidos para os plactívoros adultos, a única região para a qual o teste-t não permitiu rejeitar a hipótese de igualdade das médias entre as duas abordagens, foi a

sul pelágica. Nessa região as biomassas apresentaram uma média de cerca de $0,7 \text{ g.m}^{-2}$, muito similar a média obtida em todas as regiões da lagoa, ao considerar a abordagem sem movimentação (Figura 22).

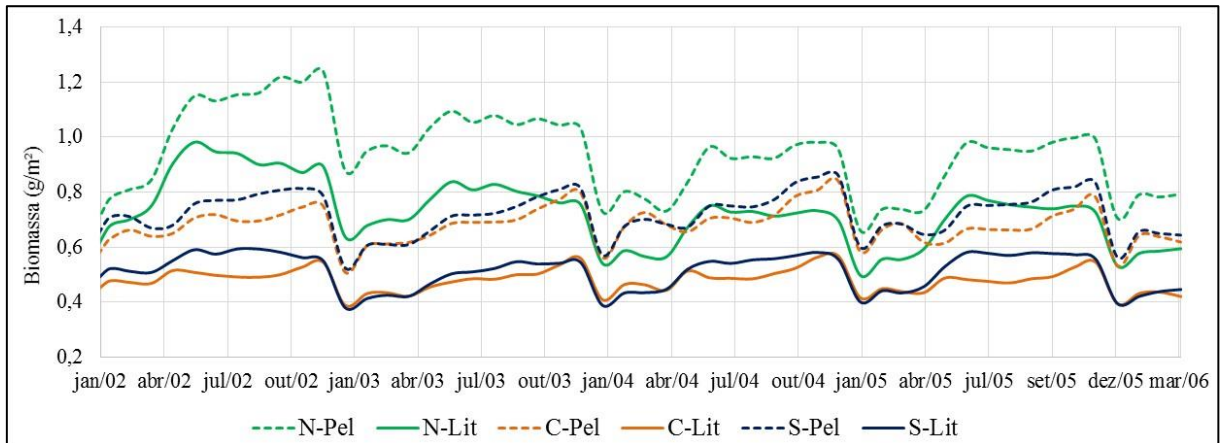


Figura 23. Distribuição espacial da biomassa de peixes planctívoros jovens na Lagoa Mangureira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos considerando movimentação. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

Tabela 14. Diferenças relativas entre as biomassas de planctívoros jovens, obtidas através da modelagem com e sem movimentação para as diferentes regiões da Lagoa Mangureira.

	Diferença relativa (%)					
	N-Pel	N-Lit	C-Pel	C-Lit	S-Pel	S-Lit
Mínima	6	0,1	0,4	17	0,1	6
Q₁	17	6	5	29	1	22
Média	23	12	8	30	4	26
Q₃	32	17	10	32	6	31
Máxima	36	27	16	35	12	34
pteste t*	$6,84 \cdot 10^{-15}$	0,0021	$1,28 \cdot 10^{-4}$	$7,00 \cdot 10^{-30}$	0,1654	$1,15 \cdot 10^{-22}$

Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit). *Nível de Significância do teste t: 0,05

5.4.3 Peixes Piscívoros

As biomassas de peixes piscívoros, utilizando a modelagem baseada em processos apresentam-se homogêneas (Figura 24), com biomassas em todas as regiões próximas de 7 g.m^{-2} . Com a inserção da movimentação (Figura 25) são observadas diferenças tanto na distribuição espacial dos peixes, quanto na distribuição temporal.

As diferenças relativas médias (Tabela 15) foram menores nas regiões centro pelágica, 5%, e sul pelágica, 3%, que visivelmente apresentaram comportamento muito semelhante ao observado na simulação sem movimentação. Enquanto isso, que as maiores diferenças

ocorreram nas regiões centro litorânea, 35%, e sul litorânea, 34%, que se distanciam do comportamento observado na simulação sem movimentação. A região norte, tanto nas zonas pelágica quanto litorânea, apresenta variação temporal relativamente grande, em comparação às demais, ao analisar-se a resposta obtida através da utilização da movimentação na modelagem.

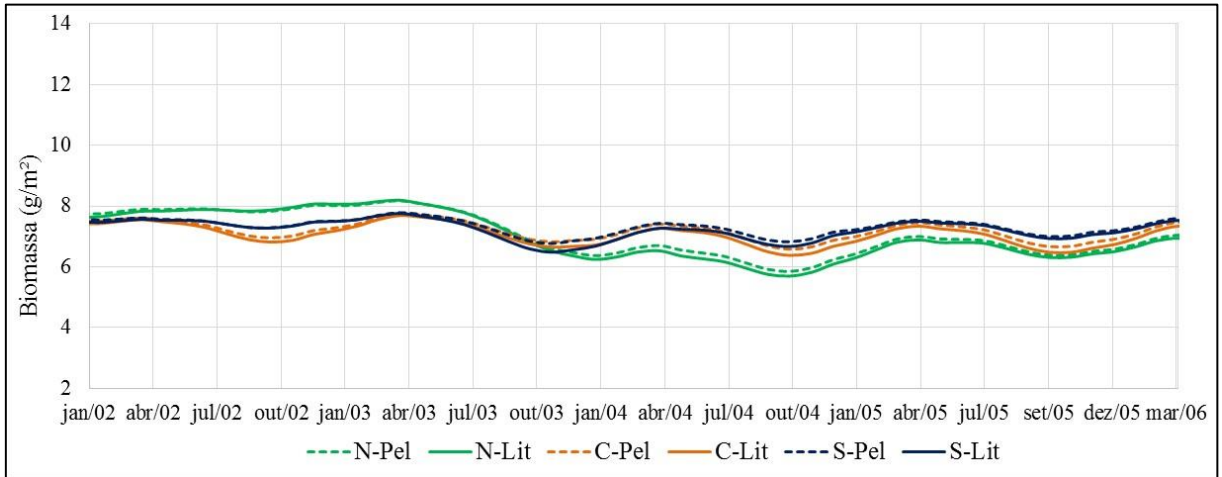


Figura 24. Distribuição espacial da biomassa de peixes piscívoros na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

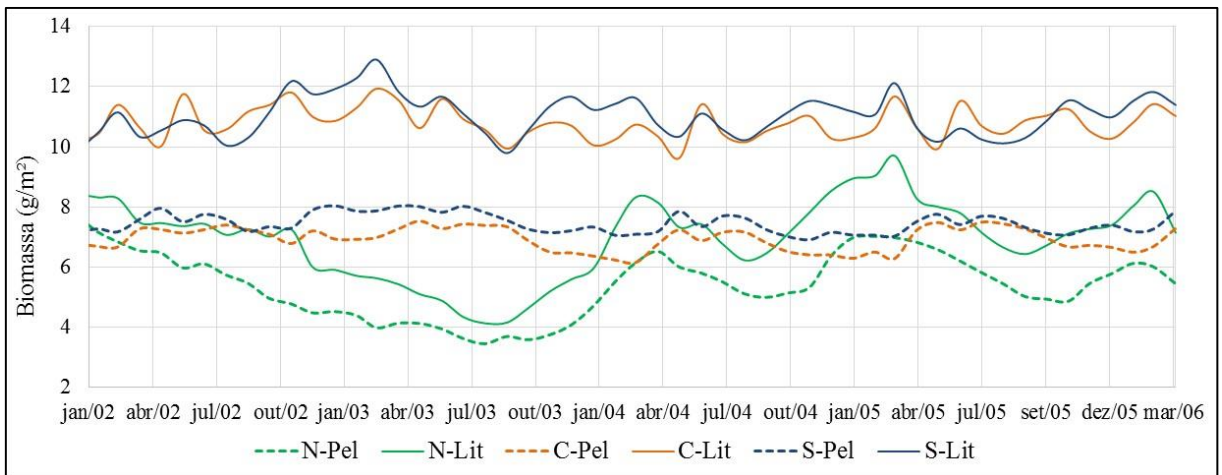


Figura 25. Distribuição espacial da biomassa de peixes piscívoros na Lagoa Mangueira, obtida através da modelagem ecológica baseada em processos considerando movimentação. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

Tabela 15. Diferenças relativas entre as biomassas de piscívoros, obtidas através da modelagem com e sem movimentação para as diferentes regiões da Lagoa Mangureira.

Diferenças relativas (%)						
	N-Pel	N-Lit	C-Pel	C-Lit	S-Pel	S-Lit
Mínima	1	0,3	0,1	25	0,1	25
Q₁	10	8	2	33	2	30
Média	23	17	5	35	3	34
Q₃	37	27	7	38	5	38
Máxima	54	45	15	42	8	44
p_{teste t}*	1,73.10⁻¹⁴	0,830	4,99.10⁻⁴	1,85.10⁻⁵⁹	0,0294	1,59.10⁻⁴⁸

Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit). *Nível de Significância do teste t: 0,05

5.5 Comparação entre as biomassas estimadas para as diferentes regiões da lagoa

Os resultados obtidos através da ANOVA (Tabela 16) demonstram que existe diferença significativa entre as regiões da lagoa para as biomassas estimadas de todos os grupos funcionais de peixes ao utilizar a movimentação, e, no caso da modelagem baseada em processos, para os peixes planctívoros adultos ($p = 0,040$), planctívoros jovens ($p = 4,98.10^{-8}$) e piscívoros ($p = 0,008$).

Tabela 16. Resultados obtidos através da ANOVA na comparação entre todas as regiões da Lagoa Mangureira, para as biomassas simuladas dos grupos funcionais de peixes utilizando as abordagens com e sem movimentação.

<i>p-value</i>		
Grupo funcional	Sem movimentação	Com movimentação
Omnívoros adultos	0,089	3,26.10 ⁻¹⁰⁹
Omnívoros jovens	0,057	2,18.10 ⁻⁶¹
Planctívoros adultos	0,040	1,37.10 ⁻⁵
Planctívoros jovens	4,98.10 ⁻⁸	4,19.10 ⁻⁸³
Piscívoros	0,008	2,38.10 ⁻¹³⁴

* nível de significância de 0,05.

Apesar da análise de variância ter indicado diferenças para as biomassas simuladas de planctívoros adultos entre as regiões analisadas, quando da modelagem sem movimentação, não se pode observar diferenças significativas ao utilizar o teste de Tukey.

O gráfico de barras, baseado nos resultados do teste de Tukey, permite visualizar as diferenças consideradas significativas obtidas nas diversas comparações.

Na modelagem sem movimentação foram observadas diferenças nas biomassas simuladas dos peixes planctívoros jovens (Figura 26) e piscívoros (Figura 27).

As biomassas simuladas de planctívoros jovens obtidas na modelagem baseada em processos apresenta distribuição homogênea em toda a lagoa, que depende da zona biológica e não da região geográfica (Figura 26). As biomassas simuladas de piscívoros não apresentaram diferenças significativas na distribuição espacial, sendo evidenciadas diferenças apenas quando realizadas comparações entre as regiões N-Lit x S-Pel e C-Lit x S-Pel (Figura 27).

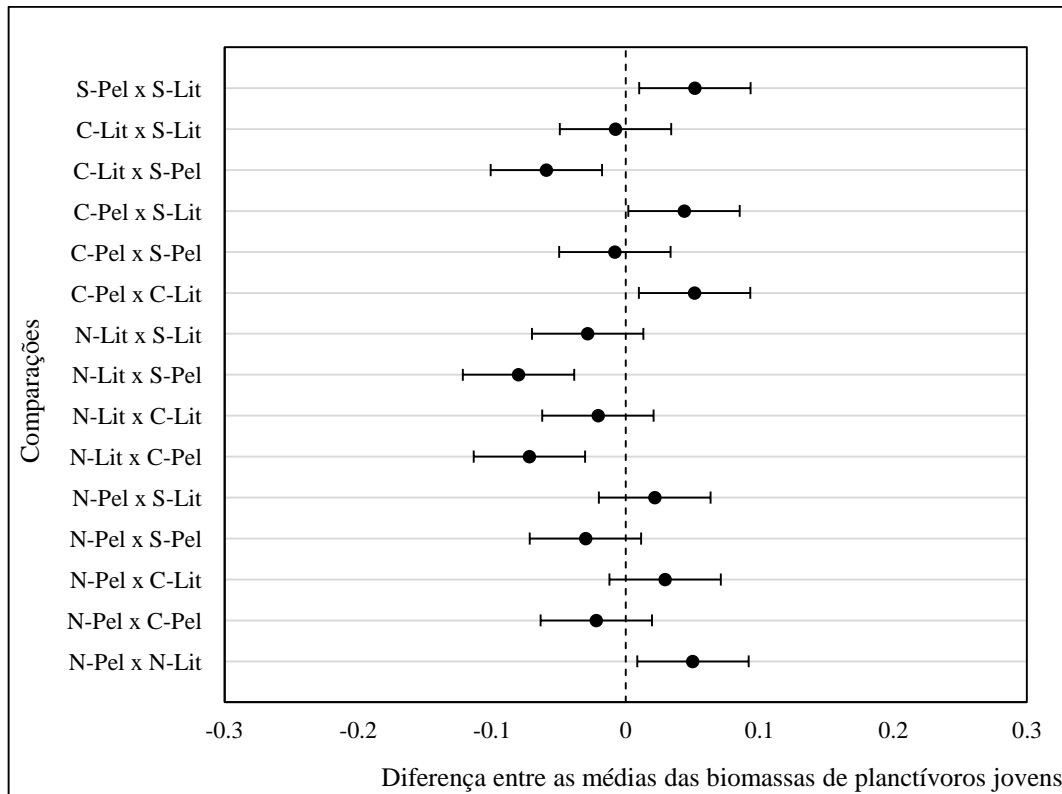


Figura 26. Comparação múltipla das biomassas simuladas de planctívoros jovens, obtidas através da modelagem baseada em processos, entre as regiões da Lagoa Mangueira utilizando o teste de Tukey (nível de significância do teste: 0,05). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

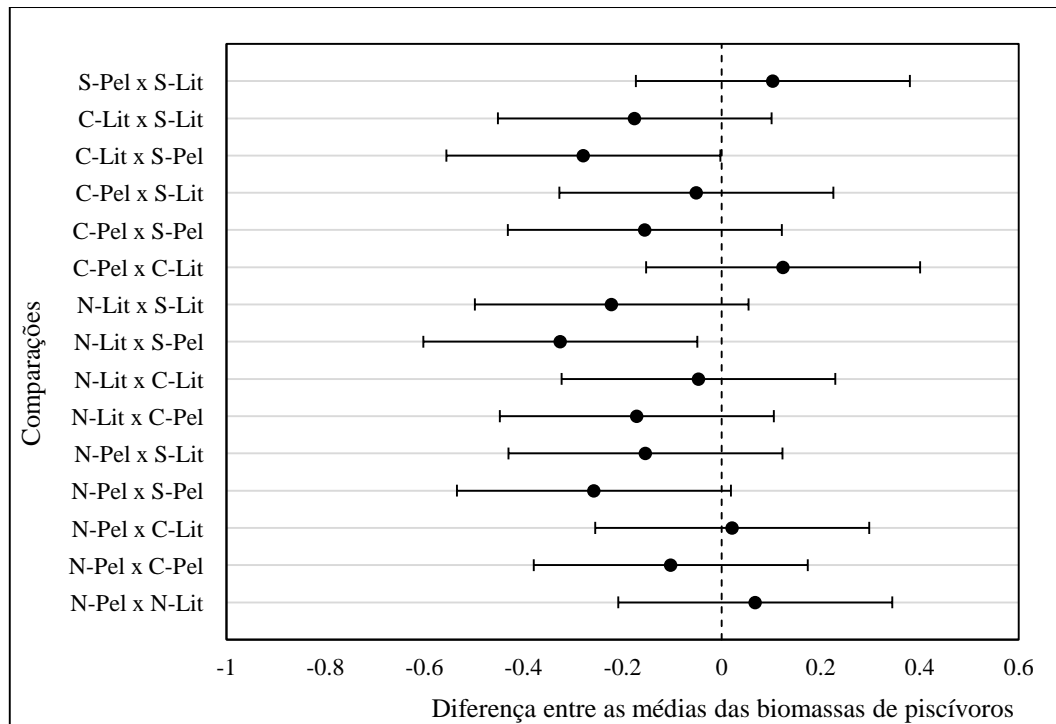


Figura 27. Comparação múltipla das biomassas simulada de piscívoros, obtidas através da modelagem baseada em processos, entre as regiões da Lagoa Mangureira utilizando o teste de Tukey (nível de significância do teste: 0,05). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

A modelagem aliando movimentação aos processos apresentou estimativas com maiores diferenças entre as distribuições espaciais das biomassas. As biomassas de omnívoros adultos apresentaram diferenças em quase todas as comparações realizadas, com exceção daquelas realizadas entre as regiões S-Pel x S-Lit e entre as regiões N-Pel e N-Lit (Figura 28). A única região geográfica na qual são verificadas diferenças significativas nas biomassas das zonas pelágica e litorânea é a região centro.

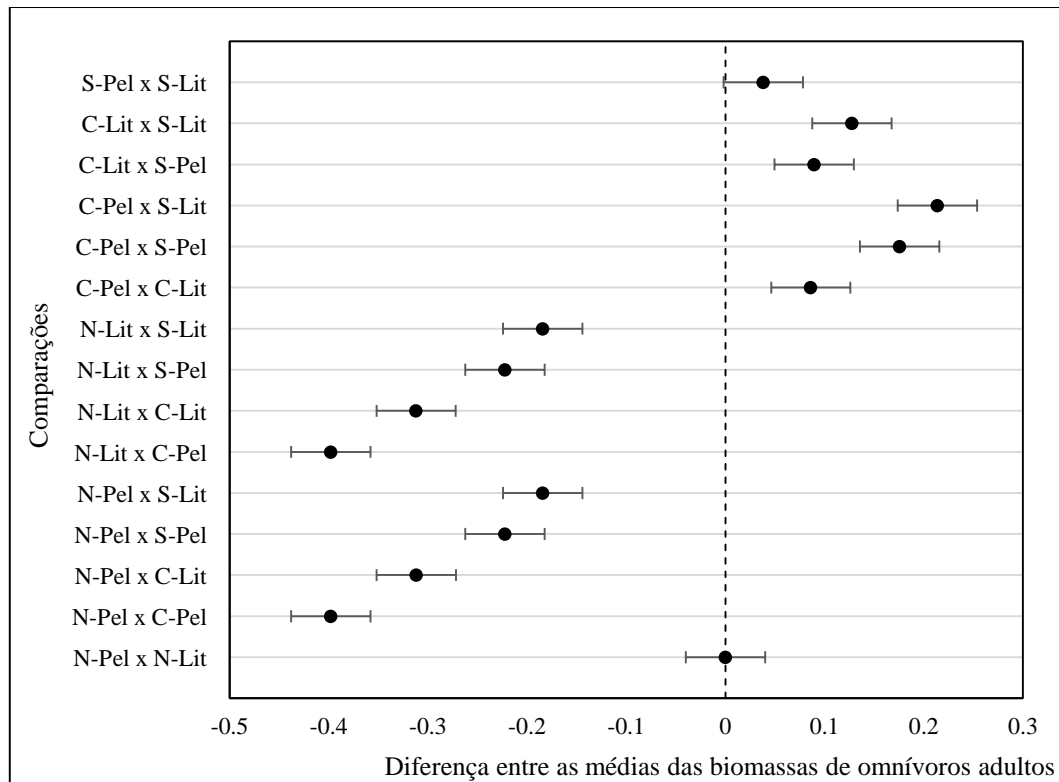


Figura 28. Comparação múltipla entre as biomassas simuladas de omnívoros adultos nas regiões da Lagoa Mangueira, obtidas através da modelagem considerando movimentação, utilizando o teste de Tukey (nível de significância do teste: 0,05). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

As biomassas de omnívoros jovens também apresentaram diferenças na maior parte das comparações realizadas (Figura 29). No entanto, há similaridades entre as regiões C-Lit x S-Lit, C-Pel x S-Pel e N-Lit x S-Pel.

As biomassas simuladas de planctívoros adultos apresentaram distribuição espacial sem diferenciação entre as regiões, que pode ser observado no gráfico temporal, mas fica evidenciada no diagrama elaborado, a partir dos resultados do teste de Tukey (Figura 30). Diferenças foram observadas quando comparadas as biomassas das regiões norte pelágica e norte litorânea com as regiões centro pelágica, sul pelágica e sul litorânea. É difícil observar tais diferenças entre as regiões na série temporal (Figura 21), uma vez que as biomassas são pequenas e sofrem declínio, chegando quase a uma biomassa nula.

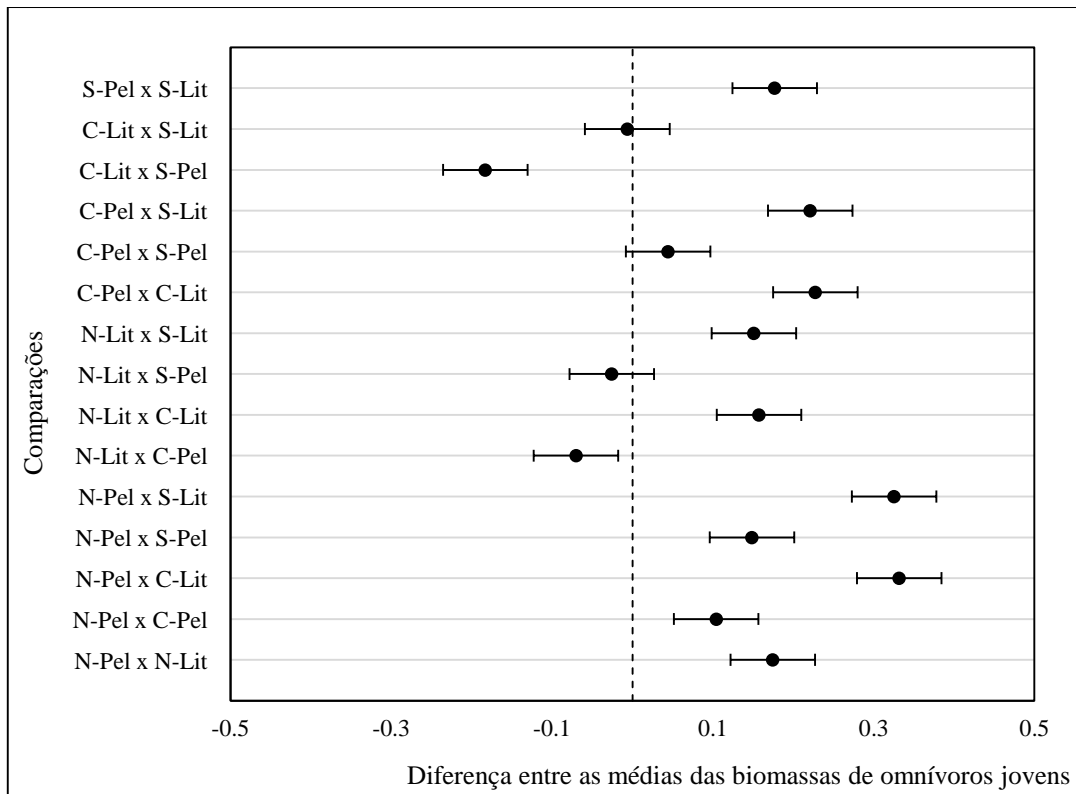


Figura 29. Comparação múltipla entre as biomassas simuladas de omnívoros jovens nas regiões da Lagoa Mangureira, obtidas através da modelagem considerando movimentação, utilizando o teste de Tukey (nível de significância do teste: 0,05). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

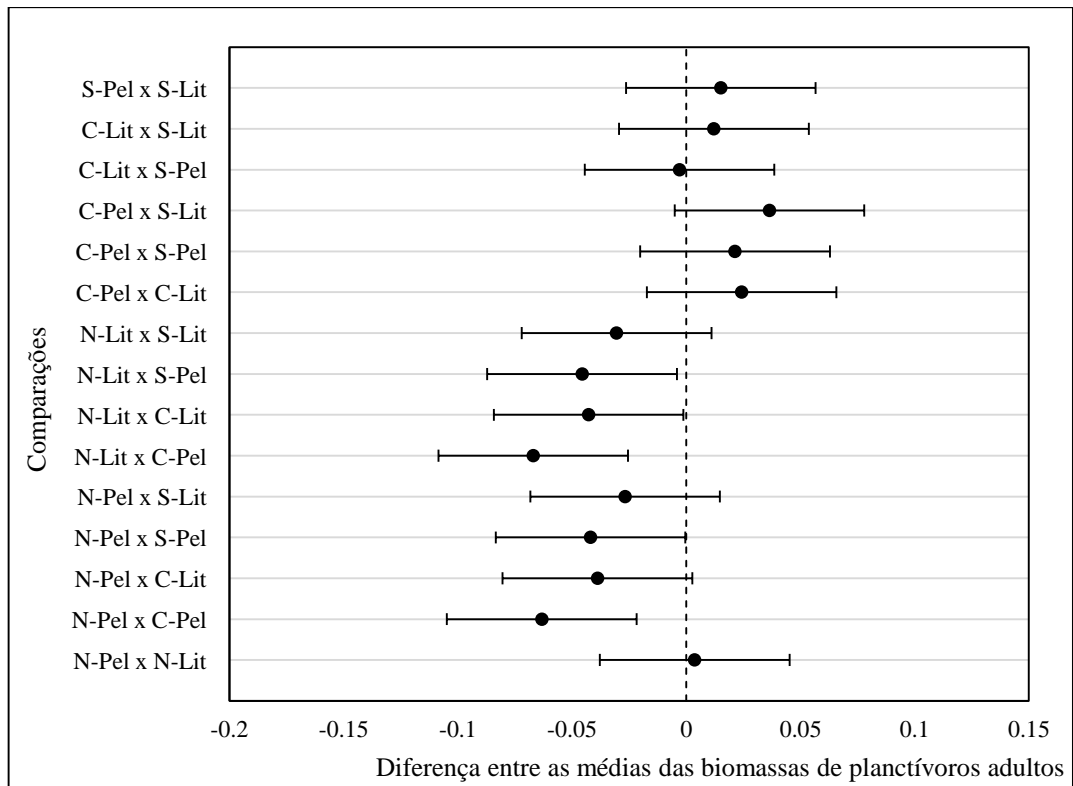


Figura 30. Comparação múltipla entre as biomassas simuladas de planctívoros adultos nas regiões da Lagoa Mangureira, obtidas através da modelagem considerando movimentação, utilizando o teste de Tukey (nível de significância do teste: 0,05). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

A comparação múltipla das biomassas simuladas de planctívoros jovens (Figura 31) indicou diferenças entre a maior parte das regiões analisadas. As biomassas mostraram comportamentos similares nas zonas pelágicas das regiões centro e sul. As zonas pelágicas dessas mesmas regiões apresentaram médias muito próximas, não havendo diferença considerada significativa. As comparações N-Lit x S-Pel e N-Lit x C-Pel também não tiveram diferenças significativas.

A comparação múltipla quando aplicada às biomassas simuladas de piscívoros (Figura 32) indicou as mesmas similaridades entre regiões obtidas para os omnívoros jovens e planctívoros jovens. A distribuição dos peixes jovens, tanto omnívoros quanto planctívoros está atrelada à distribuição dos peixes piscívoros. As regiões com maiores biomassas de piscívoros (Figura 25) são aquelas onde são observadas menores biomassas de peixes jovens (Figura 19 e Figura 23). Dessa forma, apesar de não ter sido aplicada movimentação aos jovens, o impacto da movimentação dos piscívoros e consequente predação sobre os jovens, acabou por imprimir uma diferenciação maior do que a obtida na modelagem baseada em processos.

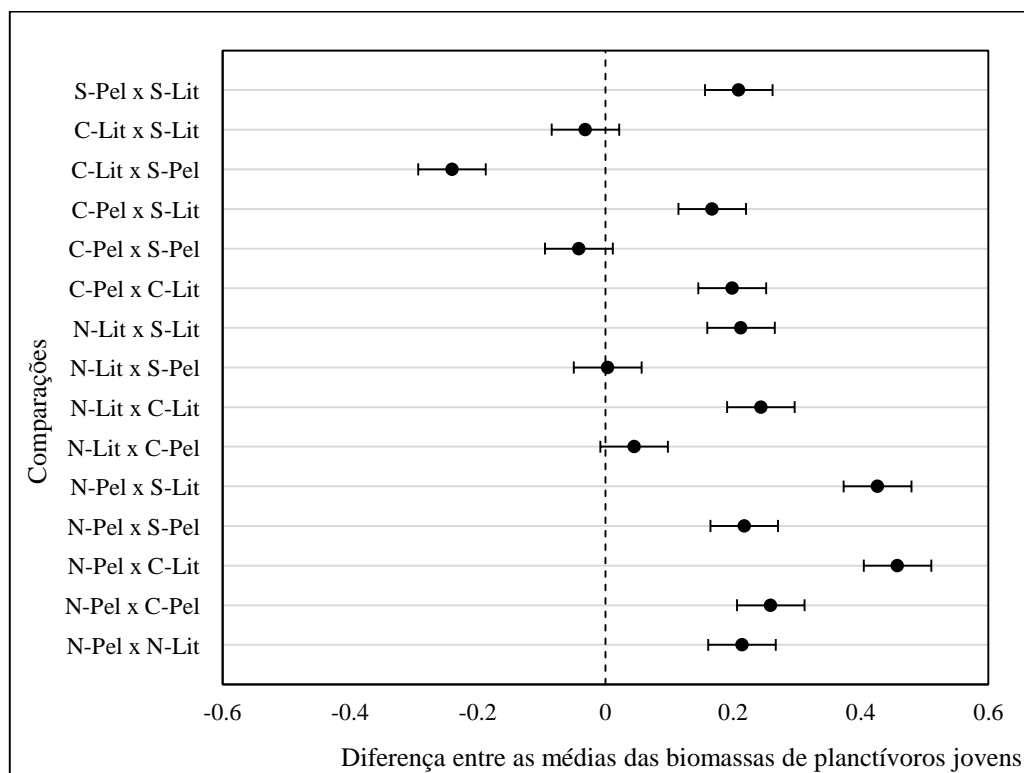


Figura 31. Comparação múltipla entre as biomassas simuladas de planctívoros jovens nas regiões da Lagoa Mangueira, obtidas através da modelagem considerando movimentação, utilizando o teste de Tukey (nível de significância do teste: 0,05). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

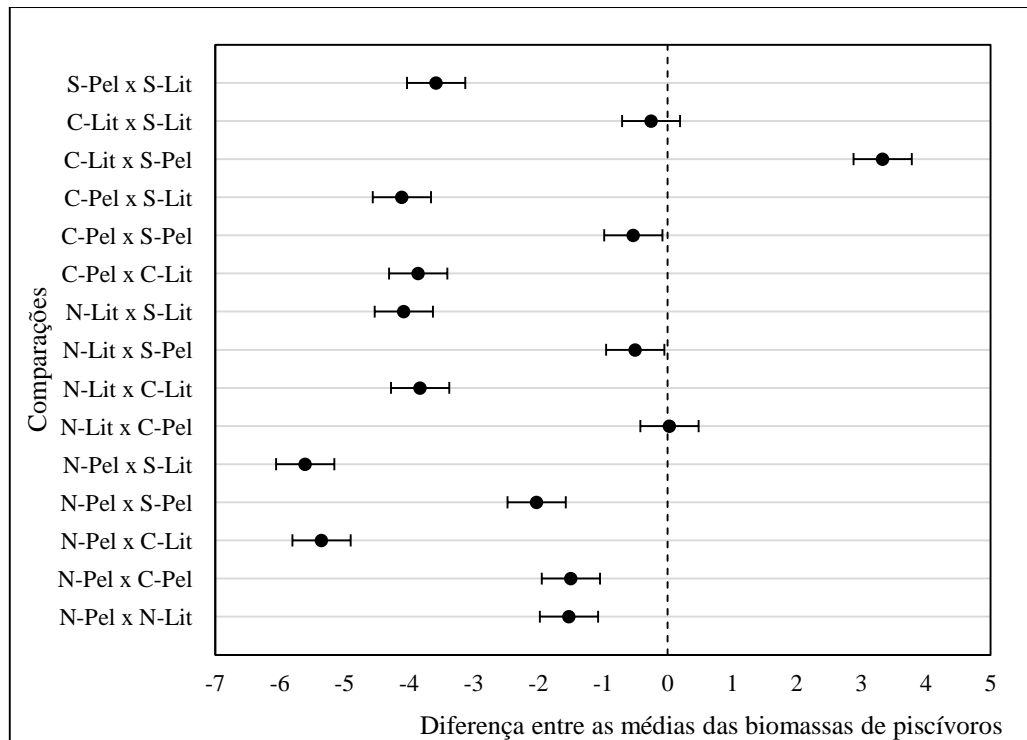


Figura 32. Comparação múltipla entre as biomassas simuladas de peixes piscívoros nas regiões da Lagoa Mangueira utilizando o teste de Tukey (nível de significância do teste: 0,05). Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

5.6 Influência dos fatores ambientais sobre a distribuição da biomassa de peixes simuladas utilizando o modelo de movimentação

A regressão multiplicativa não paramétrica (

Tabela 17) relaciona as distribuições dos peixes obtidas aos fatores considerados na elaboração do índice de adequabilidade do habitat, de forma a indicar quais deles são mais relevantes para descrever as distribuições dos grupos funcionais de peixes.

Os modelos obtidos através da regressão multiplicativa não paramétrica indicam que as distribuições simuladas de omnívoros adultos estão relacionadas ao oxigênio dissolvido (Figura 33), temperatura (Figura 34) e às biomassas de alimento, que incluem zoobentos (Figura 35), zooplâncton (Figura 36), omnívoros jovens (Figura 19) e planctívoros jovens (Figura 23). A biomassa de alimento, em especial dos zoobentos, é o fator de maior importância ao considerar a contribuição da inserção de cada fator para o ajuste dos modelos.

As biomassas de planctívoros adultos podem ser explicadas por modelos incluindo os fatores: biomassa de zooplâncton (Figura 36), biomassa de zoobentos (Figura 35), coeficiente de atenuação de luz (Figura 37), oxigênio dissolvido (Figura 33) e biomassa de piscívoros (Figura 25). Os fatores que mais contribuíram para os ajustes dos modelos às distribuições

observadas foram as biomassas de zoobentos e zooplâncton, que constituem as fontes de alimento do grupo funcional, o coeficiente de atenuação de luz e a biomassa de piscívoros.

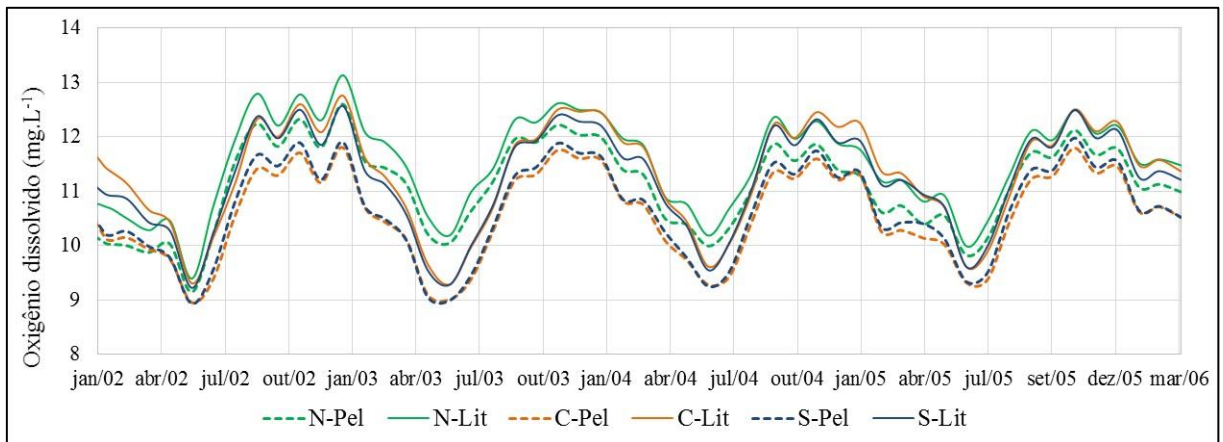


Figura 33. Oxigênio dissolvido simulado para as diferentes regiões da Lagoa Mangureira. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

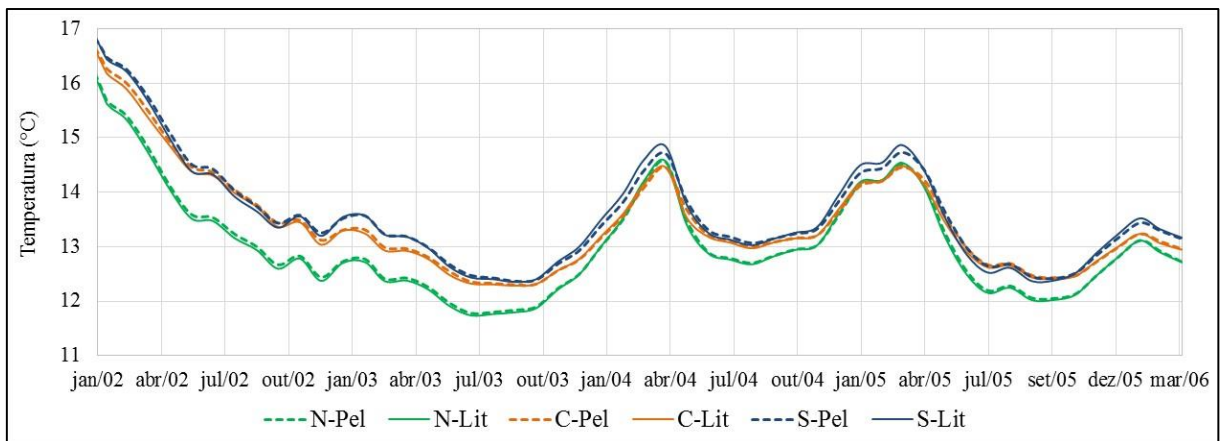


Figura 34. Temperatura simulada nas diferentes regiões da Lagoa Mangureira. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

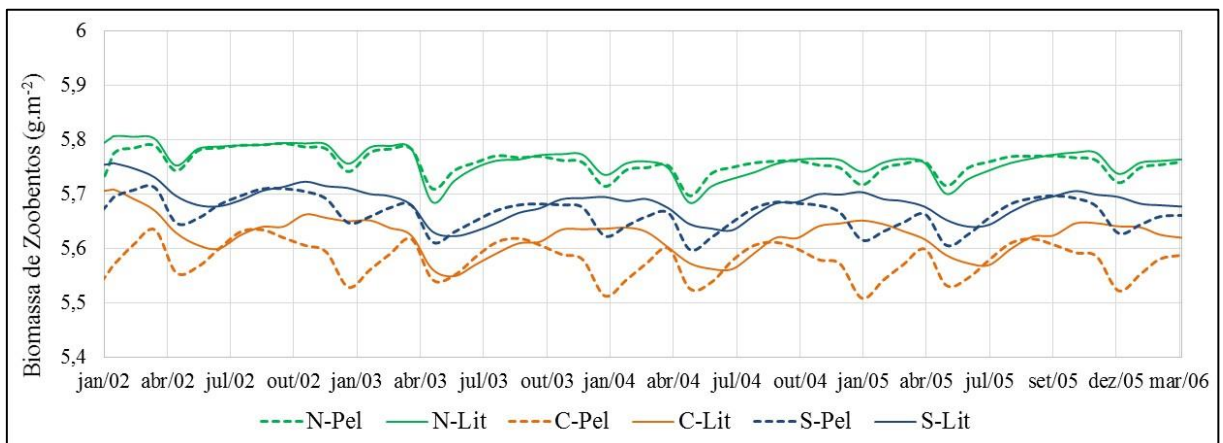


Figura 35. Biomassas simuladas de zoobentos para as regiões da Lagoa Mangureira. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

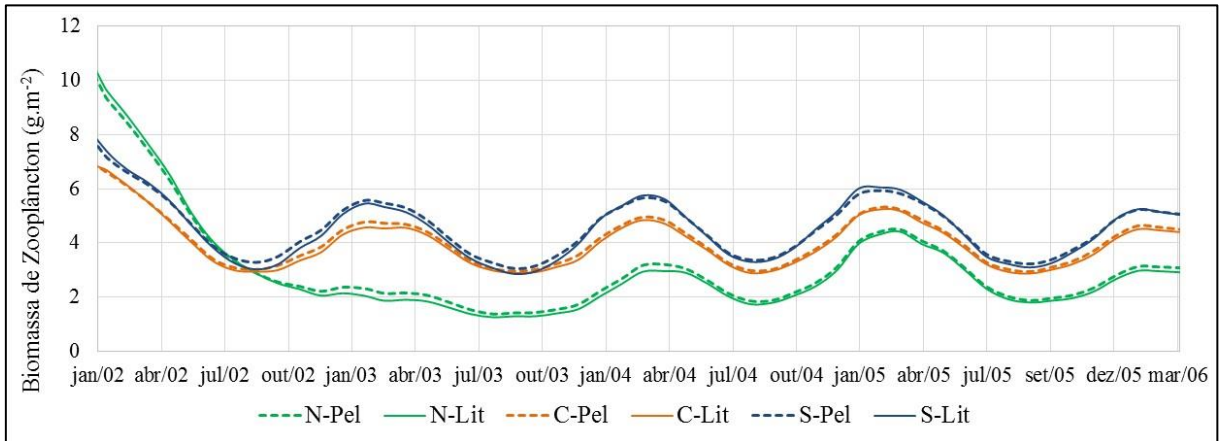


Figura 36. Biomassas simuladas de zooplâncton para as regiões da Lagoa Mangureira. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

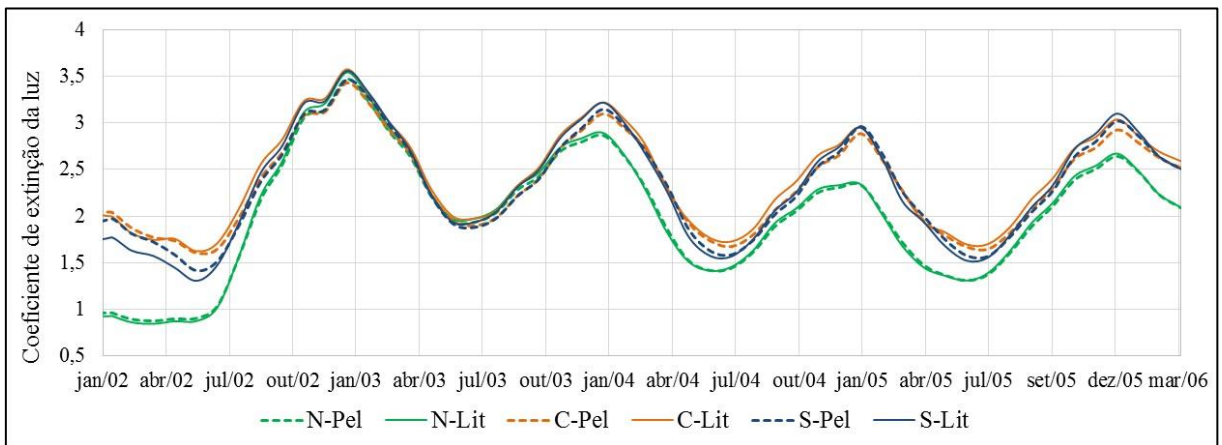


Figura 37. Coeficiente de atenuação simulado para as diferentes regiões da Lagoa Mangureira. Norte Pelágica (N-Pel), Norte Litorânea (N-Lit), Centro Pelágica (C-Pel), Centro Litorânea (C-Lit), Sul Pelágica (S-Pel) e Sul Litorânea (S-Lit).

Para os piscívoros, os modelos obtidos indicam que os fatores mais relevantes para explicar as distribuições deste grupo foram o coeficiente de atenuação da luz (Figura 37), a temperatura (Figura 34), o oxigênio dissolvido (Figura 33) e as biomassas de planctívoros e omnívoros jovens (Figura 23 e Figura 19, respectivamente) e de planctívoros adultos (Figura 21). Os fatores apontados como relevantes nos modelos incluem quase todos aqueles considerados na elaboração do índice, excluindo apenas a biomassa de omnívoros adultos. No entanto, é possível observar que alguns fatores contribuíram de forma mais significativa para os ajustes dos modelos, entre os quais pode-se apontar o coeficiente de atenuação da luz, a temperatura e a biomassa de omnívoros jovens

Tabela 17. Fatores mais importantes nas distribuições das biomassas de grupos funcionais de peixes na Lagoa Mangueira. Os valores entre parênteses, ao lado das variáveis, correspondem à contribuição das mesmas no ajuste do modelo.

		Piscívoros			Omnívoros Adultos			Planctívoros Adultos		
		XR ²	p	Variáveis	XR ²	p	Variáveis	XR ²	p	Variáveis
Norte	Pelágica	0,7992	0,0009	Coeficiente de atenuação (0,125) Temperatura (0,656) Planctívoros Jovens	0,8404	0,0009	Oxigênio Temperatura Zoobentos	0,8616	0,0009	Zoobentos (0,174) Coeficiente de atenuação (0,439) Zooplâncton (0,207) Oxigênio
	Litorânea	0,6630	0,0009	Coeficiente de atenuação Temperatura (0,579)	0,9026	0,0009	Oxigênio Zoobentos (0,824)	0,3133	0,0509	Coeficiente de atenuação (0,131) Piscívoros (0,129) Zoobentos
Centro	Pelágica	0,8003	0,0009	Planctívoros Adultos Omnívoros Jovens (0,607)	0,9056	0,0009	Temperatura Zooplâncton Zoobentos (0,368) Omnívoros Jovens (0,469)	0,9326	0,0009	Coeficiente de atenuação (0,149) Zooplâncton (0,554) Zoobentos (0,229)
	Litorânea	0,4218	0,0039	Oxigênio (0,146) Temperatura Planctívoros Adultos Omnívoros Jovens (0,210)	0,8783	0,0009	Oxigênio Zoobentos (0,770) Planctívoros Jovens	0,8082	0,0009	Coeficiente de atenuação (0,192) Zooplâncton (0,616)
Sul	Pelágica	0,6930	0,0009	Planctívoros Adultos Omnívoros Jovens (0,345)	0,8871	0,0009	Zooplâncton Zoobentos (0,646) Omnívoros Jovens (0,174)	0,9441	0,0009	Coeficiente de atenuação (0,170) Oxigênio Zooplâncton (0,601) Zoobentos (0,147)
	Litorânea	0,5527	0,0009	Coeficiente de atenuação (0,408) Oxigênio Planctívoros Jovens Omnívoros Adultos	0,8867	0,0009	Coeficiente de atenuação Zoobentos (0,807) Planctívoros Jovens	0,8411	0,0009	Coeficiente de atenuação (0,168) Zooplâncton (0,673)

6 DISCUSSÃO

O modelo baseado em processos resultou na estimativa de biomassas homogêneas de todos os grupos funcionais ao longo da lagoa. Com a incorporação da movimentação observam-se diferenças significativas nas biomassas dos grupos funcionais de peixes, tanto entre regiões geográficas quanto entre regiões biológicas. A Lagoa Mangueira apresenta um gradiente longitudinal, com diferenças espacial e temporal tanto nos fatores bióticos quanto abióticos para os grupos funcionais de fitoplâncton (Crossetti *et al.*, 2013) e para a comunidade de peixes (Rodrigues *et al.*, 2015). Assim, apesar de não representar de forma suficientemente adequada as distribuições, nem as proporções entre grupos funcionais observadas na Lagoa Mangueira, em função de não ter sido realizada a calibração do módulo biológico, o modelo mostra um ecossistema mais heterogêneo, principalmente no que concerne às diferenças espaciais, refletindo nas biomassas, tanto diferenças físicas quanto biológicas do habitat. No entanto, o fato de não terem sido representadas as características da comunidade de peixes na Lagoa Mangueira, com predominância de omnívoros (Rodrigues *et al.*, 2015), característico de lagos de climas tropicais e subtropicais (Yafe *et al.*, 2002; Iglesias *et al.* 2007; Teixeira de Mello *et al.* 2009; Rodrigues *et al.*, 2015), torna mais complexa a análise da significância biológica dos fatores apontados mais relevantes para as distribuições obtidas.

Os resultados da comparação múltipla tornam mais claras as diferenças espaciais observadas nas séries temporais, permitindo verificar que cada grupo funcional apresenta um comportamento particular, associado às hipóteses utilizadas na elaboração do modelo de movimentação. A regressão multiplicativa não paramétrica foi capaz de dar indicativos dos principais fatores determinantes nas distribuições espaciais dos grupos funcionais de peixes.

Os omnívoros adultos apresentam comportamento que difere principalmente nas regiões geográficas, não havendo semelhanças entre elas. Tais distribuições parecem estar relacionadas, principalmente às biomassas de alimento, como evidenciado pela regressão multiplicativa não paramétrica. Apesar dos planctívoros adultos compartilharem as mesmas respostas funcionais dos omnívoros adultos, suas distribuições ao longo da lagoa não foram semelhantes. Há uma distinção mais marcante entre as biomassas de planctívoros adultos da região Norte e as observadas ao longo das demais regiões. A biomassa de zooplâncton e o coeficiente de atenuação da luz também apresentam um comportamento similar e constituem-se de dois dos fatores mais importantes para explicar as biomassas de planctívoros adultos. A disponibilidade de alimento, e o risco de predação, no caso do estudo desenvolvido no Lago Blanca, por pássaros, são os fatores determinantes na escolha do habitat pelo peixe omnívoro-planctívoro *Jenynsia multidentata*, em lago raso subtropical na ausência de piscívoros (Iglesias *et al.*, 2007).

As biomassas de piscívoros mostraram-se similares nas regiões Sul e Centro, sendo visível que as diferenças entre zonas biológicas são determinantes na distribuição da biomassa. Na região Norte, principalmente na zona pelágica, a biomassa de piscívoros apresentou comportamento singular, sem similaridade com nenhuma das demais regiões ou zonas biológicas. Tanto a comparação múltipla, quanto a regressão multiplicativa não paramétrica demonstram a relação entre as distribuições de alimento, em especial a biomassa de omnívoros jovens, e a distribuição de piscívoros. Tal relação também é observada nas séries temporais, com menores biomassas de planctívoros e omnívoros jovens nas regiões mais densamente povoadas por piscívoros. O indicativo de que o coeficiente de atenuação da luz é relevante tanto para os piscívoros quanto para os planctívoros adultos são consistentes com o estudo realizado por De Robertis *et al.* (2003), no qual foi observado que os peixes piscívoros são sensíveis à elevação da turbidez. Dessa forma, ambientes com maior turbidez podem ser menos vantajosos para os piscívoros, pois há diminuição da taxa de ingestão devido ao comprometimento da visualização das presas e mais vantajoso para os planctívoros que passam a ficar menor vulneráveis a predação e em um ambiente que não compromete substancialmente a habilidade de captura de zooplâncton (De Robertis *et al.*, 2003).

A temperatura e o oxigênio dissolvido apareceram entre os fatores significativos em alguns dos modelos gerados através da regressão multiplicativa não paramétrica gerados para explicar as biomassas de piscívoros e omnívoros adultos. Em lagos rasos, a turbulência causada pela ação do vento é geralmente suficiente para misturar toda a extensão da coluna de água, não havendo a formação de gradientes pronunciados de temperatura e oxigênio (Wootton, 1992). Em lagos profundos tais variáveis estão relacionadas à distribuição espacial, tanto vertical quanto horizontal dos peixes (Imbrock *et al.*, 1996) em função da estratificação sazonal de tais ecossistemas. Diferenças nas características físicas e químicas podem ter um papel secundário na distribuição dos peixes, não apenas em função da característica do regime de mistura dos lagos rasos, mas também, em função da ampla tolerância de algumas espécies às diferentes condições ambientais a que são expostas (Iglesias *et al.*, 2007).

As distribuições dos grupos funcionais estimadas foram geradas através da utilização de um modelo que além do movimento comportamental, definido pelo índice de adequabilidade do habitat, contempla o movimento passivo resultante da hidrodinâmica. Lagos rasos extensos, como a Lagoa Mangueira, são fortemente influenciados pela hidrodinâmica, principalmente resultante da incidência dos ventos, que imprimem heterogeneidade espacial nos ecossistemas (Cardoso & Motta-Marques, 2009; Henneman & Petrucio, 2011; Rodrigues *et al.*, 2015).

Apesar da influência da hidrodinâmica não ter sido analisada, é possível que seu papel tenha influenciado o comportamento e padrões mostrados para os grupos funcionais de peixes.

7 CONCLUSÕES E RECOMENDAÇÕES

O modelo utilizando movimentação dos peixes mostra mais claramente a dinâmica dos grupos funcionais de peixes em comparação ao modelo baseado apenas em processos.

A incorporação da movimentação dos peixes resulta em estimativas de biomassas com diferenças significativas na maior parte das comparações entre regiões. As diferenças espaciais observadas nas biomassas de grupos funcionais de peixes simuladas estão relacionadas à possibilidade de escolha do habitat em função das características bióticas e abióticas existentes entre as diferentes regiões da lagoa.

No que concerne aos fatores de maior influência nas distribuições dos grupos funcionais ícticos, a utilização de um índice multiplicativo composto de muitos fatores torna a análise da representatividade de cada um deles complexa, não podendo ser, na maioria dos casos, observadas relações diretas entre as biomassas e os fatores considerados.

Ao utilizar a regressão multiplicativa não paramétrica, foi possível relacionar as biomassas obtidas aos fatores preponderantes para os diferentes grupos funcionais de peixes. Os modelos indicaram uma forte relação das biomassas de omnívoros e planctívoros adultos com as biomassas de alimento, em especial com os zoobentos. A biomassa de piscívoros parece ter mais dependência do coeficiente de atenuação da luz, da temperatura e da biomassa de omnívoros jovens. No entanto, deve-se considerar que a hidrodinâmica, cuja influência não foi analisada, pode ser um fator fundamental e, em muitos casos, preponderante nas distribuições, uma vez que a direção e o sentido da movimentação dos peixes são determinados considerando os movimentos comportamental e passivo. Faz-se necessário que a importância relativa de cada um dos movimentos, comportamental e passivo, seja determinada.

A definição do passo de tempo de movimentação deve ser realizada levando-se em consideração a escala temporal de mudanças nos fatores integrantes do índice e o custo computacional associado. Além disso, deve-se levar em consideração a discretização espacial e a velocidade máxima de transferência, de forma a não exceder a janela de análise.

O modelo de movimentação adiciona mais complexidade em função da inserção de diversos parâmetros, cujos valores não são fáceis de definir, entre os quais pode-se citar os formatos e faixas ótimas das respostas funcionais e os pesos de cada resposta na formação do índice. A definição de tais parâmetros certamente é primordial quando da calibração do modelo, devendo-se garantir que seus valores tenham significado biológico. Dessa forma, pode-se testar diferentes formatos de respostas funcionais bem como pesos associados às mesmas na formação do índice.

Foram encontradas dificuldades na calibração do módulo de peixes, mesmo antes da incorporação da movimentação, não tendo sido possível obter as proporções entre grupos funcionais observadas em campo. É possível, que em função do modelo IPH-ECO ter sido baseado em um modelo formulado para lagos temperados, sejam necessárias mudanças no equacionamento e parâmetros para adequar o módulo de peixes para que as comunidades de peixes de ecossistemas subtropicais e tropicais sejam representadas de forma realista.

8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abell, R.; Blanch, S.; Revenga, C.; Thieme, M. 2009. Conservation of Aquatic Ecosystems. In: Likens, G. E., editor. *Lake Ecosystem Ecology: A Global Perspective*. Elsevier Academic Press. p. 412-421.
- Alves, T. P. 2015. Padrão de ocupação de hábitat das espécies dominantes de characiformes do lago guaíba (Rio Grande do Sul, Brasil) em função de parâmetros ambientais naturais. Tese de Doutorado. Faculdade de Biociências. Porto Alegre.
- Artioli, L. G. S.; Vieira, J. P. Garcia, A. M.; Bemvenuti, M. de A. 2009. Distribuição, dominância e estrutura de tamanhos da assembleia de peixes da lagoa Mangueira, sul do Brasil. *Iheringia, Série Zoológica*, v. 99, n. 4, p. 409-418
- Beamish, F. W. H. Swimming Capacity. In: Hoar, W. S.; Randall D. J. 1978. *Fish Physiology*, 1. ed. Londres: Academic Press, v. 7, p. 101-187.
- Bond, M. J.; Jones, E. 2013. Spatial distribution of fishes in hydropeaking tributaries of Lake Superior. *River Research and Applications*.
- Cardoso, L. S. & D. M. L. Motta-Marques. 2009. Hydrodynamics-driven plankton community in a shallow lake. *Aquatic Ecology*, 43: 73–84.
- Carpenter, S.R. 2002. Ecological futures: building an ecology of the long now. *Ecology*. n. 83, 2069-2083.
- Carpenter, S. R.; Kitchell, K. L. 1993. *The Trophic Cascade in Lakes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Casulli, V. Semi-implicit finite difference methods for the two-dimensional shallow water equations. 1990. *Journal of Computational Physics*, Volume. 86, p.56-74.
- Cheng, R. T.; Casulli, V.; Gartner, J. W. 1993. Tidal, Residual, Intertidal Mudflat (TRIM) Model and its Applications to San Francisco Bay, California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, v. 36, p. 235-280.
- Clarke, A.; Johnston, N. M. 1999. Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *Journal of Animal Ecology*, v. 68, n. 5, p. 893-905.
- Crossetti, L. O.; Becker, V.; Cardoso, L. S.; Rodrigues, L. R.; Costa, L.S.; Motta-Marques, D. 2013. Is phytoplankton functional classification a suitable tool to investigate spatial heterogeneity in a subtropical shallow lake? *Limnologia*, v. 43, p. 157-163.
- De Robertis, A.; Ryer, C. H.; Veloza, A. Brodeur, R. D. 2003. Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 60, p. 1517-1526.
- Dueri, S.; Faugeras, B.; Maury, O. 2012. Modelling the skipjack tuna dynamics in the Indian Ocean with APECOSM-E: Part 1. Model formulation. *Ecological Modelling*, v. 245, p. 41-54.
- Dueri, S.; Bopp, L.; Maury, O. 2014. Projecting the impacts of climate change on skipjack tuna abundance and spatial distribution. *Global Change Biology*, v. 20, p. 742-753.
- Fragoso Jr., C. R. 2009. Modelagem tridimensional da estrutura trófica em ecossistemas aquáticos continentais rasos. Tese de Doutorado. Universidade do Rio Grande do Sul: Instituto de Pesquisas Hidráulicas, Porto Alegre.
- Fragoso Jr. C. R.; Ferreira, T. F.; Motta Marques, D. 2009. Modelagem Ecológica em ecossistemas aquáticos. Editora: Oficina de Textos. São Paulo.
- Fragoso Jr., C.R.; Motta Marques, D.M.L.; Collischonn, W.; Tucci, C.E.M.; Van Nes, E.H. 2008. Modelling spatial heterogeneity of phytoplankton in Lake Mangueira, a large shallow subtropical lake in South Brazil. *Ecological Modelling*, v. 219, p. 125-137.
- Fragoso Jr., C.R.; Motta Marques, D.M.L.; Ferreira, T. F.; Janse, J. H.; Van Nes, E. H. 2011. Potential effects of climate change and eutrophication on a large subtropical shallow lake. *Environmental Modelling and Software*. v. 26, p. 1337-1348.

- Garcia, L. de O.; Copatti, C. E.; Wachholz, F.; Pereira Filho, W.; Baldisseroto, B. 2008. Freshwater temperature in the state of Rio Grande do Sul, Southern Brazil, and its implication for fish culture. *Neotropical Ichthyology*, v. 6, n. 2, p. 275-281.
- Gelós, M.; Mello, F. T.; Goyenola, G.; Iglesias, C.; Fosalba, C.; García-Rodríguez, F.; Pacheco, J. P.; García, S.; Meerhoff, M. 2010. Seasonal and diel changes in fish activity and potential cascading effects in subtropical shallow lakes with different water transparency. *Hidrobiologia*. v. 646, p. 173-185.
- Grunbaum, D.; Okubo, A. 1994. "Modeling social animal aggregations". In *Frontiers in Theoretical Biology*. New York: Springer-Verlag, 100 of Lecture Notes in Biomathematics, p. 296–325.
- Hennemann, M. C. & M. M. Petrucio. 2011. Spatial and temporal dynamic of trophic relevant parameters in a subtropical coastal lagoon in Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment*, 181(1-4): 347–361.
- Iglesias, C.; Goyenola, G.; Mazzeo, N.; Meerhoff, M.; Rodó, E.; Jeppesen, E. 2007. Horizontal dynamics of zooplankton in subtropical Lake Blanca (Uruguay) hosting multiple zooplankton predators and aquatic plant refuges. *Hydrobiologia*. V. 584, p. 179-189.
- Imbrock, F.; Appenzeller, A.; Eckmann, R. 1996. Diel and seasonal distribution of perch in Lake Constance: a hydroacoustic study and in situ observations. *Journal of Fish Biology*. v. 49, p. 1–13.
- Jackson, D.N.; Peres-Neto, P.R.; Olden, J.D. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, biotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. v. 58, p. 157-170.
- Janse, J.H. Model studies on the eutrophication of shallow lakes and ditches. 2005. Wageningen University. Wageningen, 376 p.
- Kooijman, S.A.L.M. 2000. *Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems*. Cambridge University Press.
- Lehodey, P.; Senina, I.; Murtugudde, R. 2008. A spatial ecosystem and population dynamics model SEAPODYM – Modeling of tuna and tuna-like populations. *Progress in Oceanography*, v. 78, p. 304-318.
- Linlokken, A. N. 2008. Population ecology of perch *Perca fluviatilis* in boreal lakes. Tese de Doutorado, Kaslstad University, Karlstad.
- Linlokken, A.; Haugen, T. O. 2006. Density and temperature dependence of gill net catch per unit effort for perch, *Perca fluviatilis*, and roach, *Rutilus rutilus*. *Fisheries Management and Ecology*, v. 13, p. 261-269.
- Magnuson, J. J.; Crowder, L. B.; Medvick, P. A. 1979. Temperature as an ecological resource. *American Zoologist*, v. 19, p. 331-343.
- Makler-Pick, V. Gal, G. Shapiro, J. Hipsey, M. R. 2011. Exploring the role of fish in a lake ecosystem (Lake Kinneret, Israel) by coupling an individual-based fish population model to a dynamic ecosystem model. *Ca. J. Fish. Aquat. Sci.*, v.68, p. 1265-1284.
- McCune, B. 2011. Nonparametric Multiplicative Regression for Habitat Modeling. Disponível em: <<http://www.pcord.com/NPMRintro.pdf>>.
- McCune, B. and M. J. Mefford. 2004. *HyperNiche. Multiplicative Habitat Modeling*. Version 1. MjM Software. Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- Motta Marques, D.; Tucci, C., Calazans, D.; Callegaro, V. L. M.; Villanueva, A. 2002. O Sistema Hidrológico do Taim, Site 7. In: Seeliger, U., Cordazzo, C., Barbosa, F. Eds. *Os Sites e o Programa Brasileiro de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração*. BeloHorizonte: FURG/UFMG, p. 125–144.
- Okunishi, T.; Yamanaka, Y. Ito, S. 2009. A simulation model for Japanese sardine *Sardinops melanostictus* migrations in the western North Pacific. *Ecological Modelling*, v. 220, p. 462-479.

- Pace ML. 2001. Prediction and the aquatic sciences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, v. 58, p. 63-72.
- Peel, M. C.; Finlayson, B. L.; McMahon T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, v. 11, p.1633-1644.
- Planqué, B.; Loots, C.; Petitgas, P.; Lindstrom, U.; Vaz, S. 2011. Understanding what controls the spatial distribution of fish population using a multi-model approach. *Fisheries Oceanography*, v. 20, p. 1-17.
- Politikos, D.; Martin, H. Petitgas, P. 2013. A behavioral fish movement approach within an anchovy IBM model to study fish migration patterns in the Bay of Biscay. *ICES Annual Science Conference 2013*.
- Postel, S. L.; Daily, G. C.; Ehrlich, P. R. 1996. Human Appropriation of Renewable Fresh Water. *Science*, 271: 785-788.
- Railsback, S. F.; Lamberson, R. H. Harvey, B. C.; Duffy, W. E. 1999. Movement rules for individual-based models of stream fish. *Ecological Modelling*, v. 123, p. 73-89.
- Rodrigues, L. H. R. 2009. Reguladores da dinâmica das comunidades planctônicas e íctica em ecossistemas límnicos subtropicais. Tese de Doutorado. Universidade do Rio Grande do Sul: Instituto de Pesquisas Hidráulicas, Porto Alegre.
- Rodrigues, L. H. R.; Fontoura, N. F.; Motta Marques, D. 2012. Feeding dynamics of oligosarcus jenynsii in a subtropical coastal lake assessed by gut-content analysis and stable isotopes. *International Journal of Plant, Animal and Environmental Sciences*, v. 2, p. 126-134.
- Rodrigues, L. R.; Fontoura, N. F.; Motta-Marques, D. 2014. Food-web structure in a subtropical coastal lake: how phylogenetic constraints may affect species linkages. *Marine and Freshwater Research*, 65: 453-465.
- Rodrigues, L. R.; Motta-Marques, D.; Fontoura, N. F. 2015. Fish community in a large coastal subtropical lake: how an environmental gradient may affect the structure of trophic guilds. *Limnetica*. V. 32, p. 495-506.
- Rojas-Palmas, A. González-Olivares, E. 2012. Optimal harvesting in a predator-prey model with Allee effect and sigmoid functional response. *Applied Mathematical Modelling*, v. 36, 1864-1874.
- Romare, P.; Hansson, L. A. 2003. A behavioral cascade: Top-predator induced behavioral shifts in planktivorous fish and zooplankton. *Limnology and Oceanography*, v. 48, p.1956-1964.
- Rosenzweig, M. L. 1991 Habitat selection and population interactions: the search for mechanisms. *American Naturalist*, v. 137, 5-28.
- Sampaio, F. A. C.; Ferreira, R. L.; Pompeu, P. S.; Santos, H. A.; Castro, M. A. 2009. Comparação da capacidade natatória de peixes epígeos e hipógeos (characidae). In: III Congresso Latino Americano de Ecologia, São Lourenço – MG.
- Santos, H. A.; Martinez, C. B. 2012. Estudo da capacidade natatória de peixe neotropicais. In: Lopes, J de M; Silva, F de O (Org.). *Transposição de peixes*. 1ed. Belo Horizonte: CEMIG, p. 135-170.
- Scheffer, M.; Baveco, J. M.; DeAngelis, D. L.; Rose, K. A.; van Ness, E. H. 1995. Superindividuals a simple solution for modeling large populations on an individual basis. *Ecological Modelling*, v. 80, p. 161-170.
- Scheffer, M.; Portielje, R.; Zambrano, L. 2003. Fish facilitate wave resuspension of sediment. *Limnology and Oceanography*, v. 48, p. 1920 -1926.
- Scheuerell, M. D.; Schindler, D. E. 2004. Changes in the spatial distribution of fishes in lakes along residential development Gradient. *Ecosystems*, v. 7, p. 98 -106.
- Schindler, D. E.; Scheuerell, M. D. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos*, v. 98, 177-189.

- Specziár, A.; György, Á. I.; Erős, T. 2013. Within-lake distribution patterns of fish assemblages: the relative roles of spatial, temporal and random environmental factors in assessing fish assemblages using gillnets in a large and shallow temperate lake. *Journal of Fish Biology*, v. 82, p. 840-855.
- Sullivan, A. B.; Jager, H. I.; Myers, R. 2003. Modeling white sturgeon movement in a reservoir: the effect of water quality and sturgeon density. *Ecological Modelling*. v. 167, p. 97-114.
- Teixeira de Mello, F.; Meerhoff, M. Pekcan-Hekim, Z.; Jeppesen, E. 2009. Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology*, v. 54, p. 1202-1215.
- Tomazelli, L. J., Dillenburg, S. R., Villwock, J. A. 2000. Late Quaternary geological history of Rio Grande do Sul coastal plain, southern Brazil. *Revista Brasileira de Geociencias* 30, 474-476.
- Vander Zanden, M. J.; Vadeboncoeur, Y. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic Food Webs in lakes. *Ecology*. v. 83, p. 2152-2161.
- Van Moorter, B.; Bunnefeld, N.; Panzacchi, M.; Rolandsen, C.M.; Solberg, E.J.; Saether, B.E. 2013. Understanding scales of movement: animals ride waves and ripples of environmental change. *Journal of Animal Ecology*, v. 82, p. 770-780.
- Vicentini, G. C.; Martinez, C. B. 2009. Levantamento da velocidade prolongada de peixes – Um estudo de caso com o Mandi (*Pimelodus Maculatus*). *Revista Brasileira de Recursos Hídricos*, v. 14, n. 2, p. 05-17.
- Villanueva, A. O. N. 1997. Simulação de áreas de inundação dinâmicas, canais compostos e wetlands. Tese de doutorado. Universidade do Rio Grande do Sul: Instituto de Pesquisas Hidráulicas – Porto Alegre. 125p.
- Villwock, J. A.; Tomazelli, L. J. 2007. Planície Costeira do Rio Grande do Sul: gênese e paisagem atual. In: Becker, F.G.; Ramos, RA; Moura, A. Org..Biodiversidade. Regiões da Lagoa do Casamento e dos Butiazais de Tapes, planície costeira do Rio Grande do Sul. 1ªed. Brasília: Ministério do Meio Ambiente/SBF, p. 1-388.
- Vitousek, P. M.; Mooney, H.A.; Lubchenco, J.; Melillo, J. M. 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science*, v. 277, p. 494-499.
- Xu, Y.; Chai, F.; Rose, K. A.; Niquen, M. C.; Chavez, F. P. 2011. Environmental influences on the interannual variation and spatial distribution of Peruvian anchovy *Engraulisringens* population dynamics from 1991 to 2007: A three-dimensional modeling study. *Ecological Modelling*, v. 264, 64-82.
- Yafe, A.; Loureiro, M.; Scasso, F.; Quintans, F. 2002. Feeding of two cichlidae species (perciformes) in an hypertrophic urban lake. *Iheringia*. V. 92, n. 4, p. 73-79.
- Wootton, R. J. 1992. *Fish Ecology*. Ed. Chapman & Hall, New York, 212 p.
- Zucchini, W. *Applied Smoothing Techniques Part 1: Kernel Density Estimation*. 2015.

APÊNDICE A – Principais parâmetros governantes dos processos considerados na modelagem de peixes.

Descrição do parâmetro	Parâmetro	Valor
Redução da eficiência de predação em função de macrófitas - Omnívoros jovens	cRelVegOniJv	0
Redução da eficiência de predação em função de macrófitas - Planctívoros jovens	cRelVegPlankJv	0
Redução da eficiência de predação em função da existência de macrófitas - Piscívoros	cRelVegPisc	0.03
Constante de meia saturação da biomassa de zooplâncton - Predação de Omnívoros jovens	hDZooOniJv	1.25
Constante de meia saturação da biomassa de zooplâncton - Predação de Planctívoros jovens	hDZooPlankJv	1.25
Constante de meia saturação da biomassa de alimento - Predação de Omnívoros adultos	hDOniAd	5
Constante de meia saturação da biomassa de alimento - Predação de Piscívoros	hDPisc	5
Constante de meia saturação da biomassa de alimento - Predação de Planctívoros adultos	hDPlankAd	5
Redução da eficiência de predação em função de macrófitas - Omnívoros adultos	cRelVegOniAd	0.009
Redução da eficiência de predação em função de macrófitas - Planctívoros adultos	cRelVegPlankAd	0.009
Data de reprodução (dia juliano) - Omnívoros	cDayReprOni	120
Data de reprodução (dia juliano) - Planctívoros	cDayReprPlank	120
Fração anual - Reprodução Omnívoros adultos	fReprOni	0.02
Fração anual - Reprodução Planctívoros adultos	fReprPlank	0.02
Fração anual - Mudança de fase de jovem para adulto - Omnívoros	fAgeOni	0.5
Fração anual - Mudança de fase de jovem para adulto - Planctívoros	fAgePlank	0.5
Taxa de pesca - Omnívoros	kHarvOni	0
Taxa de pesca - Planctívoros	kHarvPlank	0
Taxa de pesca - Piscívoros	kHarvPisc	0
Taxa de respiração - Omnívoros jovens	kDRespOniJv	0.01
Taxa de respiração - Planctívoros jovens	kDRespPlankJv	0.01
Taxa de mortalidade - Omnívoros jovens	kDMortOniJv	0.00137
Taxa de mortalidade - Planctívoros jovens	kDMortPlankJv	0.00137
Taxa de assimilação - Omnívoros jovens	kDAssOniJv	0.12
Taxa de assimilação - Planctívoros jovens	kDAssPlankJv	0.12
Taxa de assimilação - Omnívoros adultos	kDAssOniAd	0.06
Taxa de assimilação - Planctívoros adultos	kDAssPlankAd	0.06
Taxa de assimilação - Piscívoros	kDAssPisc	0.175
Taxa de respiração - Omnívoros adultos	kDRespOniAd	0.004
Taxa de respiração - Planctívoros adultos	kDRespPlankAd	0.004
Taxa de respiração - Piscívoros	kDRespPisc	0.004
Taxa de mortalidade - Omnívoros adultos	kDMortOniAd	0.00027
Taxa de mortalidade - Planctívoros adultos	kDMortPlankAd	0.00027
Taxa de mortalidade - Piscívoros	kDMortPisc	0.005
Constante de temperatura - Omnívoros	cSigTmOni	10
Temperatura ótima de crescimento - Omnívoros	cTmOptOni	25
Constante de temperatura - Planctívoros	cSigTmPlank	10
Temperatura ótima de crescimento - Planctívoros	cTmOptPlank	25
Constante de temperatura - Piscívoros	cSigTmPisc	10
Temperatura ótima de crescimento - Piscívoros	cTmOptPisc	25
Fator de seletividade de assimilação de fitoplâncton por Omnívoros adultos	cOniAdPrefPhyt	0.1

Descrição do parâmetro	Parâmetro	Valor
Fator de seletividade de assimilação de zooplâncton por Omnívoros adultos	cOniAdPrefZoo	0.75
Fator de seletividade de assimilação de zoobentos por Omnívoros adultos	cOniAdPrefBent	0.75
Fator de seletividade de assimilação de Omnívoros jovens por Omnívoros adultos	cOniAdPrefOniJv	0.125
Fator de seletividade de assimilação de Planctívoros jovens por Omnívoros adultos	cOniAdPrefPlankJv	0.125
Fator de seletividade de assimilação de fitoplâncton por Planctívoros adultos	cPlankAdPrefPhyt	0
Fator de seletividade de assimilação de zooplâncton por Planctívoros adultos	cPlankAdPrefZoo	0.5
Fator de seletividade de assimilação de zoobentos por Planctívoros adultos	cPlankAdPrefBent	0.5
Fator de seletividade de assimilação de Omnívoros jovens por Piscívoros	cPiscPrefOniJv	0.75
Fator de seletividade de assimilação de Omnívoros adultos por Piscívoros	cPiscPrefOniAd	0.4
Fator de seletividade de assimilação de Planctívoros jovens por Piscívoros	cPiscPrefPlankJv	0.75
Fator de seletividade de assimilação de Planctívoros adultos por Piscívoros	cPiscPrefPlankAd	0.4
Eficiência de assimilação de C - Omnívoros jovens	fDAssOniJv	0.4
Eficiência de assimilação de C - Omnívoros adultos	fDAssOniAd	0.4
Eficiência de assimilação de C - Planctívoros jovens	fDAssPlankJv	0.4
Eficiência de assimilação de C - Planctívoros adultos	fDAssPlankAd	0.4
Eficiência de assimilação de C - Piscívoros	fDAssPisc	0.4
Fração solúvel de nutrientes - egestão de Omnívoros	fDissEgesOni	0.25
Fração solúvel de nutrientes - egestão de Planctívoros	fDissEgesPlank	0.25
Fração solúvel de nutrientes - egestão de Piscívoros	fDissEgesPisc	0.25
Fração solúvel de nutrientes - mortalidade de Omnívoros	fDissMortOni	0.1
Fração solúvel de nutrientes - mortalidade de Planctívoros	fDissMortPlank	0.1
Fração solúvel de nutrientes - mortalidade de Piscívoros	fDissMortPisc	0.1