



**TAMARA APARECIDA NOGUEIRA DOS ANJOS**

**COMPORTAMENTO DO MODELO SANTOS PARA A PESCA  
SELETIVA MEDIANTE MUDANÇAS DE PARÂMETROS  
BIOLÓGICOS E RELATIVOS À PESCA**

**LAVRAS – MG**

**2017**

**TAMARA APARECIDA NOGUEIRA DOS ANJOS**

**COMPORTAMENTO DO MODELO SANTOS PARA A PESCA SELETIVA  
MEDIANTE MUDANÇAS DE PARÂMETROS BIOLÓGICOS E RELATIVOS À  
PESCA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Estatística e Experimentação Agropecuária, área de concentração em Estatística e Experimentação Agropecuária, para a obtenção do título de Doutor.

Dra. Solange Gomes Faria Martins

Orientador

**LAVRAS – MG**

**2017**

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca  
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Anjos, Tamara Aparecia Nogueira dos.

Comportamento do modelo Santos para a pesca seletiva  
mediante mudança de parâmetros biológicos e relativos à pesca /  
Tamara Aparecia Nogueira dos Anjos. - 2017.

86 p. : il.

Orientador(a): Solange Gomes Faria Martins.

.  
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2017.  
Bibliografia.

1. Dinâmica de populações. 2. Modelos computacionais. 3.  
Pesca. I. Martins, Solange Gomes Faria. . II. Título.

**TAMARA APARECIDA NOGUEIRA DOS ANJOS**

**COMPORTAMENTO DO MODELO SANTOS PARA A PESCA SELETIVA  
MEDIANTE MUDANÇAS DE PARÂMETROS BIOLÓGICOS E RELATIVOS À  
PESCA**

Tese apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Estatística e Experimentação Agropecuária, área de concentração em Estatística e Experimentação Agropecuária, para a obtenção do título de Doutor.

APROVADA em 09 de Agosto de 2017.

Dra. Solange Gomes Faria Martins	UFLA
Dra. Thelma Sáfadi	UFLA
Dr. Paulo dos Santos Pompeu	UFLA
Dra. Angélica Sousa da Mata	UFLA
Dr. Thadeu Josino Pereira Penna	UFF

Dra. Solange Gomes Faria Martins  
Orientador

**LAVRAS – MG  
2017**

*Dedico este trabalho à minha avó, Antônia (in memoriam).*

## AGRADECIMENTOS

À Deus por ter me dado forças e iluminado meu caminho para que pudesse concluir mais uma etapa da minha vida.

À Universidade Federal de Lavras e ao Departamento de Estatística, juntamente com seus docentes e funcionários, pela oportunidade de crescimento e aprendizado.

À CAPES e ao CNPq pelo apoio financeiro que foi de grande importância para concretização deste trabalho.

À professora Dra. Solange Gomes Faria Martins, minha orientadora, faltam palavras para agradecer toda sua dedicação, amizade e paciência.

Aos meus pais, Sergimara e Tadeu, por todo amor, carinho e incentivo.

À minha irmã, Tamires, pela confiança e por me alegrar nos momentos difíceis.

Ao meu namorado Heberthy, pelo carinho, compreensão e companheirismo.

Ao professor Dr. Paulo Pompeu dos Santos, pela disposição em colaborar sempre e pela importante participação na realização deste trabalho.

Ao professor Dr. Daniel, pela sua disponibilidade e atenção.

Aos professores Dr. Thadeu, Dra. Thelma, Dra Angelica e Dr. Paulo por terem aceito o convite de participar da banca e pelas importantes contribuições feitas a este trabalho de tese.

Aos “irmãozinhos” Érica, Ricardo e Cristian por todos os momentos que passamos juntos, levo a amizade de vocês para a vida inteira.

Aos amigos do departamento Lais, Carol, Elayne, Allan, Rafael, Henrique, Thais, Michele, Jack, por sempre estarem prontos a me ajudar e pela amizade.

Por fim, agradeço a todos que me ajudaram direta ou indiretamente para o desenvolvimento deste trabalho de tese.

## RESUMO

A pesca é uma atividade de destaque no cenário mundial. Entretanto, o declínio dos estoques pesqueiros de determinadas espécies tem sido notado. A grande preocupação com o esgotamento das unidades populacionais tem gerado cada vez mais estudos relacionados com a conservação e recuperação dos estoques. Santos, Martins e Pompeu (2012) propuseram um modelo baseado no indivíduo, que leva em conta os efeitos evolutivos da pesca seletiva sobre a população explorada. Esse modelo é uma adaptação do modelo Penna, baseado na biologia do Pintado (*Pseudoplatystoma corruscans*). Um dos objetivos do trabalho foi o estudo do comportamento de tal modelo mediante alteração em parâmetros relacionados com a taxa de crescimento e comprimento assintótico dos peixes. Neste estudo comparou-se os resultados do modelo com dados empíricos/teóricos encontrados na literatura para espécies de peixes em geral, verificou-se assim a eficiência do modelo para descrever a dinâmica populacional de diferentes espécies. Outro objetivo deste trabalho foi analisar o efeito da pesca para espécies com diferentes histórias de vida, no que diz respeito a tamanho e taxa de crescimento. Verificou-se que a pesca atua mais fortemente sobre espécies maiores e de menor taxa de crescimento. Por fim, também foi objetivo do trabalho tratar a dinâmica populacional do Barbado (*Pinirampus pirinampu*) considerando diferentes esforços de pesca e verificar como diferentes equações para a fecundidade, basicamente considerando alto e baixo potencial reprodutivo, interferem nas previsões do modelo. Além disso, foi proposta uma adaptação ao modelo de Santos, Martins e Pompeu (2012) para aumentar o esforço de pesca e assim, estudar o efeito de altos níveis de mortalidade por pesca nas características da espécie Barbado.

**Palavras-chave:** Modelo Penna, modelo Santos, estoques pesqueiros, esforço de pesca, Barbado.

## ABSTRACT

Fishing is a prominent activity on the world stage. However, the decline in fish stocks of certain species has been noted. The great concern with the depletion of the stocks has been generating more and more studies related to the conservation and recovery of the stocks. Santos, Martins and Pompeu (2012) proposed an individual-based model that takes into account the evolutionary effects of selective fishing on the exploited population. This model is an adaptation of the Penna model, based on the biology of Pintado (*Pseudoplatystoma corruscans*). One of the objectives of the study was the study of the behavior of such a model by altering parameters related to the growth rate and asymptotic length of the fish. In this study we compared the results of the model with empirical / theoretical data found in the literature for fish species in general, thus verified the efficiency of the model to describe the population dynamics of different species. Another objective of this work was to analyze the effect of fishing for species with different life histories, with respect to size and growth rate. It was verified that the fishing acts more strongly on larger species and of lower rate of growth. Finally, it was also the objective of the study to treat the population dynamics of Barbado (*Pirirampus pirinampu*) considering different fishing efforts and to verify how different equations for fecundity, basically considering high and low reproductive potential, interfere in the predictions of the model. In addition, an adaptation to the Santos, Martins and Pompeu (2012) model was proposed to increase fishing effort and thus, to study the effect of high levels of fishing mortality on Barbado species characteristics.

**Keywords:** Penna Model, Santos Model, fish stocks, fishing effort, Barbado.



## LISTA DE FIGURAS

Figura 2.1 – Relação entre $\beta = \frac{L_{50}}{(kL_{inf})}$ e idade média de primeira maturação ( $\bar{I}_m$ ) para os dados do artigo He e Stewart (2001). . . . .	21
Figura 2.2 – Gráfico da solução da equação de Verhulst para $N_{max} = 1000$ , $r = 0,5$ e $N_0 = 100$ . . . . .	22
Figura 2.3 – Curva do crescimento logístico de Schaefer ( $B_\infty = 50000$ e $r = 0,2$ ) . . . . .	23
Figura 2.4 – Tamanho do estoque em equilíbrio ( $K = 50000$ , $r = 0,2$ e $q = 0,00005$ ) . . . . .	25
Figura 2.5 – Curva do rendimento sustentável ( $B_\infty = 50000$ , $r = 0,2$ e $q = 0,00005$ ) . . . . .	26
Figura 2.6 – Fluxograma do modelo para a pesca . . . . .	32
Figura 3.1 – Relação entre idade média de primeira maturação ( $\bar{I}_m$ ) e taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ). . . . .	37
Figura 3.2 – Relação entre o comprimento de primeira maturação ( $L_m$ ) e comprimento assintótico ( $L_\infty$ ). . . . .	38
Figura 3.3 – Relação entre $\beta$ e idade média de primeira maturação ( $\bar{I}_m$ ). . . . .	39
Figura 3.4 – Relação entre comprimento assintótico e taxa de crescimento $\bar{k}$ . . . . .	40
Figura 3.5 – Relação entre comprimento assintótico e razão $L_m/L_\infty$ . . . . .	40
Figura 3.6 – Relação entre longevidade e idade de maturação. . . . .	41
Figura 3.7 – Relação entre o logaritmo da longevidade e logaritmo da idade de maturação. . . . .	41
Figura 4.1 – Conjunto $L_\infty$ e $\beta$ em que a população extinguiu (região amarela), a população explodiu (região vermelha) e as populações possíveis (região laranja). . . . .	48
Figura 4.2 – Box-plot para a razão captura e biomassa $\bar{C}/\bar{B}$ . . . . .	50
Figura 4.3 – Box-plot para o efeito da pesca sobre as características comprimento de maturação, idade de maturação e taxa de crescimento em função do comprimento assintótico variando-se os $\beta$ 's. . . . .	51
Figura 4.4 – Box-plot para a variação relativa da taxa de crescimento $\left(\frac{\bar{K}_{cp}-\bar{K}_{sp}}{\bar{K}_{sp}}\right)$ em função de $\beta$ variando-se os comprimentos assintóticos ( $L_\infty$ ). . . . .	52
Figura 4.5 – Efeito da pesca sobre o comprimento de maturação para os diferentes $\beta XL_\infty$ . . . . .	53
Figura 4.6 – Efeito da pesca sobre a idade de maturação para os diferentes $\beta XL_\infty$ . . . . .	54
Figura 4.7 – Efeito da pesca sobre a taxa de crescimento para os diferentes $\beta XL_\infty$ . . . . .	54
Figura 5.1 – Evolução temporal da biomassa sem pesca. . . . .	62
Figura 5.2 – Histograma da idade de maturação ( $t = 50100$ ). . . . .	62
Figura 5.3 – Histograma do comprimento de maturação ( $t = 50100$ ). . . . .	62

Figura 5.4 – Distribuição fenotípica ( $t = 50100$ ). . . . .	63
Figura 5.5 – Histograma do número de indivíduos para cada idade. . . . .	63
Figura 5.6 – Razão entre o número de indivíduos da população gerada com equação de fertilidade $Quali = 0,7$ e $Quali = 2,0$ em função da idade. . . . .	64
Figura 5.7 – (a) Gráficos da fertilidade em função do peso para $Quali = 0,7$ e $Quali = 2,0$ e (b) Razão entre o número de filhos para $Quali = 0,7$ e $Quali = 2,0$ . . . . .	65
Figura 5.8 – (a) Comprimento em função da idade para $Quali = 0,7$ e $Quali = 2,0$ e (b) Peso em função da idade para $Quali = 0,7$ e $Quali = 2,0$ . . . . .	65
Figura 5.9 – Captura em função do $qE$ . . . . .	67
Figura 5.10 – Taxa de crescimento em função do $qE$ . . . . .	68
Figura 5.11 – Biomassa em função do $qE$ . . . . .	68
Figura 5.12 – Frequência relativa do número de bits setados em "1" no fenótipo . . . . .	71
Figura B.1 – Evolução temporal da biomassa sem pesca. . . . .	85
Figura B.2 – Histograma da idade de maturação ( $t = 150200$ ). . . . .	85
Figura B.3 – Histograma do comprimento de maturação ( $t = 150200$ ). . . . .	85
Figura B.4 – Distribuição fenotípica ( $t = 150200$ ). . . . .	86

## LISTA DE TABELAS

Tabela 2.1 – Estimativas dos parâmetros populacionais para o estoque de Barbado, Pintado, Jaú e Cachara (MATEUS; PENHA, 2007). . . . .	17
Tabela 2.2 – Operações binárias AND, OR E XOR. A primeira coluna representa os valores possíveis de dois bits, e nas demais colunas, após a respectiva operação lógica. . . . .	27
Tabela 3.1 – Estimativas dos parâmetros populacionais comprimento assintótico $L_{\infty}$ (cm), taxa de crescimento $k(\text{ano}^{-1})$ , comprimento de primeira maturação $L_m$ (cm) e idade de primeira maturação $I_m$ (ano) para algumas espécies de peixe e a respectiva referência. . . . .	41
Tabela 3.2 – Valores dos parâmetros $L_{\infty}$ (cm) e $\beta$ , valores médios da taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ( $\text{ano}^{-1}$ )), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$ (anos)), do tamanho em que o indivíduo tem 50% de probabilidade de tornar-se maduro ( $\bar{L}_{50}$ (cm)), do comprimento de primeira maturação ( $\bar{L}_m$ (cm)), razão $\bar{L}_m/L_{\infty}$ e longevidade ( $V$ (anos)) com pesca. . . . .	42
Tabela 4.1 – Valores médios dos diferentes parâmetros avaliados em função dos valores de $\beta$ e $L_{\infty}$ para os cenários sem pesca (SP) e com pesca (CP): taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ), idade de maturação ( $\bar{I}_m$ ), comprimento de maturação ( $\bar{L}_m$ ), tamanho da população ( $\bar{N}$ ), biomassa ( $\bar{B}$ ), biomassa desovante ( $\bar{B}_d$ ), captura ( $\bar{C}$ ), razão entre biomassa desovante e biomassa total ( $\bar{B}_d/\bar{B}$ ), razão entre captura e biomassa ( $\bar{C}/\bar{B}$ ) e longevidade ( $L$ ). . . . .	49
Tabela 4.2 – Coeficiente e significância do teste para regressão linear múltipla para prever o efeito da pesca sobre o comprimento de maturação ( $R^2 = 50,69$ ) . . .	53
Tabela 4.3 – Coeficiente e significância do teste para regressão linear múltipla para prever o efeito da pesca sobre a idade de maturação ( $R^2 = 73,28$ ) . . . . .	53
Tabela 4.4 – Coeficiente e significância do teste para regressão linear múltipla para prever o efeito da pesca sobre a taxa de crescimento ( $R^2 = 38,93$ ) . . . . .	53
Tabela 5.1 – Valores médios do tamanho da população ( $\bar{N}$ ), da biomassa ( $\bar{B}$ ), da biomassa desovante ( $\bar{B}_d$ ), da taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ), do comprimento de maturação ( $\bar{L}_m$ ), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$ ), e longevidade, do estoque de Barbado. . . . .	64

Tabela 5.2 – Valores médios do $\overline{qE}$ , da captura ( $\overline{C}$ ), da biomassa ( $\overline{B}$ ), da taxa de crescimento ( $\overline{k}$ ) para diferentes probabilidade do peixe ser encontrado $\gamma$ e número de barcos do estoque de Barbado ( $Quali = 0,7$ ). . . . .	66
Tabela 5.3 – Valores médios do $\overline{qE}$ , da captura ( $\overline{C}$ ), da biomassa ( $\overline{B}$ ), da taxa de crescimento ( $\overline{k}$ ) para diferentes probabilidade do peixe ser encontrado $\gamma$ e número de barcos do estoque de Barbado ( $Quali = 2,0$ ). . . . .	67
Tabela 5.4 – Valores médios do tamanho da população ( $\overline{N}$ ), da biomassa ( $\overline{B}$ ), da biomassa desovante ( $\overline{B_d}$ ), da taxa de crescimento ( $\overline{k}$ ), do comprimento de maturação ( $\overline{L_m}$ ), da idade de maturação ( $\overline{I_m}$ ), e longevidade, do estoque de Barbado para $qE = 0,12$ . . . . .	69
Tabela 5.5 – Valores médios do tamanho da população ( $\overline{N}$ ), da biomassa ( $\overline{B}$ ), da biomassa desovante ( $\overline{B_d}$ ), da taxa de crescimento ( $\overline{k}$ ), do comprimento de maturação ( $\overline{L_m}$ ), da idade de maturação ( $\overline{I_m}$ ), e longevidade, do estoque de Barbado para $qE = 0,26$ . . . . .	69
Tabela 5.6 – Valores médios do tamanho da população ( $\overline{N}$ ), da biomassa ( $\overline{B}$ ), da biomassa desovante ( $\overline{B_d}$ ), da taxa de crescimento ( $\overline{k}$ ), do comprimento de maturação ( $\overline{L_m}$ ), da idade de maturação ( $\overline{I_m}$ ), e longevidade, do estoque de Barbado para $qE = 0,37$ . . . . .	69
Tabela 5.7 – Valores médios do tamanho da população ( $\overline{N}$ ), da biomassa ( $\overline{B}$ ), da biomassa desovante ( $\overline{B_d}$ ), da taxa de crescimento ( $\overline{k}$ ), do comprimento de maturação ( $\overline{L_m}$ ), da idade de maturação ( $\overline{I_m}$ ), e longevidade, do estoque de Barbado para $qE = 0,39$ . . . . .	70
Tabela 5.8 – Valores médios do tamanho da população ( $\overline{N}$ ), da biomassa ( $\overline{B}$ ), da biomassa desovante ( $\overline{B_d}$ ), da taxa de crescimento ( $\overline{k}$ ), do comprimento de maturação ( $\overline{L_m}$ ), da idade de maturação ( $\overline{I_m}$ ), e longevidade, do estoque de Barbado para $qE = 0,40$ . . . . .	70
Tabela A.1 – Valores dos parâmetros $L_\infty$ (cm) e $\beta$ , valores médios da taxa de crescimento ( $\overline{k}$ ( $ano^{-1}$ )), da idade de maturação ( $\overline{I_m}$ (anos)), do tamanho em que o indivíduo tem 50% de probabilidade de tornar-se maturo ( $\overline{L_{50}}$ (cm)), do comprimento de primeira maturação ( $\overline{L_m}$ (cm)), longevidade ( $V$ (anos)) e razão $\overline{L_m}/L_\infty$ sem pesca. . . . .	79

Tabela A.2 – Valores dos parâmetros  $L_{\infty}$  (cm) e  $\beta$ , valores médios da taxa de crescimento ( $\bar{k}$  (ano<sup>-1</sup>)), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$  (anos)), do tamanho em que o indivíduo tem 50% de probabilidade de tornar-se maturo ( $\bar{L}_{50}$  (cm)), do comprimento de primeira maturação ( $\bar{L}_m$  (cm)), razão  $\bar{L}_m/L_{\infty}$  e longevidade ( $V$  (anos)) com pesca. . . . . 81

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b>	<b>13</b>
<b>2</b>	<b>REFERENCIAL TEÓRICO</b>	<b>16</b>
<b>2.1</b>	<b>Peixes migradores da América do Sul</b>	<b>16</b>
<b>2.2</b>	<b>Pesca seletiva</b>	<b>18</b>
<b>2.3</b>	<b>Derivações do artigo de He e Stewart (2001)</b>	<b>19</b>
<b>2.4</b>	<b>Modelo de Verhulst</b>	<b>21</b>
<b>2.5</b>	<b>Modelos descritos por Anderson e Seijo (2010)</b>	<b>22</b>
<b>2.6</b>	<b>Modelo Penna</b>	<b>27</b>
<b>2.7</b>	<b>Modelo para Pesca</b>	<b>29</b>
<b>3</b>	<b>VALIDAÇÃO DO MODELO PARA A PESCA</b>	<b>33</b>
<b>3.1</b>	<b>Introdução</b>	<b>33</b>
<b>3.2</b>	<b>Metodologia</b>	<b>35</b>
<b>3.3</b>	<b>Resultados</b>	<b>36</b>
<b>3.4</b>	<b>Discussão</b>	<b>42</b>
<b>3.5</b>	<b>Conclusão</b>	<b>43</b>
<b>4</b>	<b>INFLUÊNCIA DO TAMANHO E TAXA DE CRESCIMENTO DO PEIXE NO IMPACTO DA PESCA SOBRE POPULAÇÕES DE MIGRADORES NA AMÉRICA DO SUL</b>	<b>45</b>
<b>4.1</b>	<b>Introdução</b>	<b>45</b>
<b>4.2</b>	<b>Metodologia</b>	<b>47</b>
<b>4.3</b>	<b>Resultados</b>	<b>49</b>
<b>4.4</b>	<b>Discussão</b>	<b>54</b>
<b>4.5</b>	<b>Conclusão</b>	<b>56</b>
<b>5</b>	<b>COMPORTAMENTO DO ESTOQUE DO BARBADO EM DIFERENTES NÍVEIS DE PESCA</b>	<b>57</b>
<b>5.1</b>	<b>Introdução</b>	<b>57</b>
<b>5.2</b>	<b>Metodologia</b>	<b>59</b>
<b>5.3</b>	<b>Resultados</b>	<b>61</b>
<b>5.3.1</b>	<b>Resultados sem pesca</b>	<b>61</b>
<b>5.3.2</b>	<b>Resultados com pesca</b>	<b>66</b>
<b>5.4</b>	<b>Discussão</b>	<b>70</b>

<b>5.5</b>	<b>Conclusão . . . . .</b>	<b>72</b>
<b>6</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS . . . . .</b>	<b>73</b>
	<b>REFERÊNCIAS . . . . .</b>	<b>74</b>
<b>A</b>	<b>APÊNDICE A . . . . .</b>	<b>79</b>
<b>B</b>	<b>APÊNDICE B . . . . .</b>	<b>85</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

O declínio mundial dos estoques pesqueiros levam a necessidade de se compreender melhor a dinâmica populacional das espécies de peixes. Dentre as diferentes causas para este declínio, podemos citar fatores ambientais tais como: a poluição da água, a construção e operação de usinas hidrelétricas, assim como outras atividades humanas que geram impactos ambientais. Além disso, ainda há a pesca que gera seleção, causando evolução que altera o rendimento sustentável (LAW, 2000). A avaliação de um estoque pesqueiro, tem como principal objetivo fornecer recomendações para a exploração adequada dos peixes, ou seja, aquela com a qual se obtenha uma captura considerável, sem prejudicar a dinâmica da população.

A grande preocupação com o esgotamento das unidades populacionais tem gerado cada vez mais estudos relacionados com a conservação e recuperação dos estoques. Alguns autores buscam, através de modelos de dinâmica populacional, revelar características detalhadas dos estoques de peixes e, assim, compreender o papel da evolução induzida pela pesca (ARLINGHAUS; MATSUMURA; DIECKMANN, 2009; ENBERG et al., 2009; SANTOS; MARTINS; POMPEU, 2012; SOUZA; MARTINS; POMPEU, 2012).

Santos, Martins e Pompeu (2012) propuseram um modelo baseado no indivíduo, que leva em conta os efeitos evolutivos da pesca seletiva sobre a população explorada. Esse modelo é uma adaptação do modelo Penna (PENNA, 1995), baseado na biologia do Pintado (*Pseudoplatystoma corruscans*), também conhecido como Surubim. Nessa mesma linha, Souza, Martins e Pompeu (2012) simularam a dinâmica dessa mesma espécie, considerando diferentes cenários de pesca. Souza, Martins e Pompeu (2012) ressaltaram a necessidade de, além do tamanho mínimo de captura, definir um limite máximo (janela de captura), no intuito de salvar os peixes de tamanho maior, preservando, assim, a variabilidade genética populacional das espécies exploradas. Anjos (2013) avaliou o impacto das mudanças nas resoluções e leis na regulamentação de pesca na bacia do rio Paraguai (Mato Grosso), utilizando o modelo proposto por Santos, Martins e Pompeu (2012). Os resultados obtidos ajudaram a compreender melhor as possíveis consequências das mudanças na regulamentação de pesca sobre o estoque da espécie Pintado. Gonzalez (2014) aplicou o modelo proposto por Santos, Martins e Pompeu (2012) a outras duas importantes espécies no Pantanal, o Barbado (*Pinirampus pinirampu*) e o Jaú (*Paulicea luetkeni*), com o objetivo de estudar os efeitos da pesca seletiva. Gonzalez (2014) reforçou a proposta de definir limites mínimo e máximo de captura (janela de captura) para as espécies Barbado e Jaú. Visando verificar o comportamento do modelo mediante variação



de parâmetros, Ribeiro (2012) estudou a dinâmica populacional do Pintado analisando o efeito dos parâmetros taxa de mutação para o fenótipo e esforço de pesca, isoladamente e conjuntamente. Nesse trabalho observou-se uma diminuição nos valores de características fenotípicas e populacionais quando é considerado o aumento na taxa de mutação e no esforço de pesca.

A maior parte dos trabalhos citados acima tinha como objetivo geral estudar os efeitos da pesca seletiva, sobre os parâmetros de crescimento das espécies de interesse. Nesses trabalhos a ênfase era dada às estratégias de pesca, visando o manejo sustentável. A primeira tentativa de estudo do comportamento do modelo mediante alteração de parâmetros, foi apresentada por Ribeiro (2012). Neste trabalho um dos objetivos foi o estudo do comportamento do modelo mediante alteração em parâmetros relacionados com a taxa de crescimento e o comprimento assintótico dos peixes. Foram comparados os resultados do modelo com dados empíricos/teóricos encontrados na literatura para espécies de peixes em geral, como por exemplo, os resultados teóricos apresentados por He e Stewart (2001). Outro objetivo deste trabalho foi analisar o efeito da pesca para espécies com diferentes histórias de vida, ou seja, diferentes pares de parâmetros relativos à taxa de crescimento e ao comprimento assintótico. Por fim, tratou-se da dinâmica populacional do Barbado (*Pinirampus pirinampu*) considerando diferentes esforços de pesca e verificou-se como diferentes equações para a fecundidade, basicamente considerando alto e baixo potencial reprodutivo, interferem nas previsões do modelo.

Assim, esta tese está estruturada em cinco capítulos. No Capítulo 2 é apresentado o referencial teórico, que visa apresentar conceitos necessários à compreensão do trabalho desenvolvido. No Capítulo 3 é apresentada uma proposta para validação do modelo Santos, Martins e Pompeu (2012) mediante comparações com resultados empíricos/teóricos encontrados na literatura. No Capítulo 4 analisa-se o efeito da pesca para diferentes histórias de vida das espécies. No Capítulo 5 é apresentada a proposta de modelagem computacional para estudo da dinâmica populacional do Barbado submetido a diferentes esforços de pesca, assim como diferentes potenciais reprodutivos.

## **Objetivos**

1. Estudar o comportamento do modelo proposto por Santos, Martins e Pompeu (2012) mediante alteração em parâmetros relacionados com a taxa de crescimento e o comprimento assintótico dos peixes.

2. Analisar o efeito da pesca para espécies com diferentes histórias de vida (variação de pares de parâmetros relativos à taxa de crescimento e comprimento assintótico).
3. Estudar a dinâmica populacional do Barbado considerando variação do esforço de pesca para duas equações de fecundidade com alto e baixo potencial reprodutivo.

## 2 REFERENCIAL TEÓRICO

*Neste capítulo é apresentado o referencial teórico, que visa abordar conceitos necessários para a compreensão do trabalho desenvolvido. São eles: peixes migradores da América do Sul, pesca seletiva, derivações do artigo de He e Stewart (2001), modelo de Verhulst, modelos descritos por Anderson e Seijo (2010), modelo Penna e modelo para a pesca.*

### 2.1 Peixes migradores da América do Sul

A ictiofauna neotropical apresenta uma grande diversidade de espécies, sendo que, nas bacias sul americanas predominam representantes das ordens Characiformes e Siluriformes (AGOSTINHO; GOMES; PELICICE, 2007). A ordem Characiformes inclui os peixes de escamas e abrangem uma variedade de tamanhos e hábitos alimentares (MOREIRA, 2007). A ordem Siluriformes inclui os chamados peixes de couro, que têm como principal característica a ausência de escamas sobre o corpo, e sendo muitos deles cobertos com placas ósseas (SANTOS, 1981).

Foi desenvolvido na década de 1960 por Robert MacArthur, o conceito de estrategistas  $r$  e  $k$  que, de uma forma geral, explica como as espécies conseguem sua perpetuação. Resumidamente temos que, espécies estrategistas  $r$  tem como principal objetivo a reprodução, já os estrategistas  $k$  alocam energia para o crescimento somático (AGOSTINHO; GOMES; PELICICE, 2007).

Winemiller (1989) analisou características da história de vida relacionadas a flutuação da densidade populacional, cuidado parental, fecundidade, duração do período reprodutivo, tamanho máximo, migração, entre outras, de 71 espécies de peixes de água doce, presentes em dois locais nas planícies venezuelanas. A partir daí, foi proposta uma nova categoria para os peixes neotropicais, baseada no conceito  $r$ - $k$  estrategistas. Esta categoria foi definida como sazonal (S), sendo um grupo intermediário entre  $r$ - $k$  estrategistas, onde os peixes apresentariam a reprodução estreitamente sazonal, longas migrações reprodutivas, alta fecundidade e ausência de cuidado parental (WINEMILLER, 1989). O grupo sazonal é composto essencialmente por Characiformes e Siluriformes (AGOSTINHO; GOMES; PELICICE, 2007).

Em ambientes tropicais ocorrem nos rios, variações ambientais regulares e previsíveis ao longo do tempo (período de cheias e seca). Portanto, a maioria das espécies pertencentes

a esses ambientes são estrategistas sazonais e, como tal, migradoras (WINEMILLER, 1992). Compreender a dinâmica populacional das espécies migradoras é de extrema importância. Essas espécies sofrem várias ameaças, tais como, poluição, desmatamento, obstrução dos fluxos dos rio e sobrepesca, além disso, elas possuem um comportamento mais abrangente o que as tornam mais vulneráveis.

Mateus e Penha (2007) estudaram a dinâmica populacional de quatro espécies de grandes bagres, Barbado, Cachara, Jaú e Pintado, todos da ordem Siluriformes, presentes no Pantanal. Nesse estudo foram estimados os seguintes parâmetros de crescimento para as quatro espécies:  $L_\infty$  (comprimento assintótico),  $k$  (taxa de crescimento),  $j_0$  (idade teórica em que o comprimento do indivíduo é zero),  $L_m$  (comprimento médio de primeira maturação) e  $I_m$  (idade média da primeira maturação). Esses parâmetros são apresentados na Tabela 2.1.

Tabela 2.1 – Estimativas dos parâmetros populacionais para o estoque de Barbado, Pintado, Jaú e Cachara (MATEUS; PENHA, 2007).

Espécies	$L_\infty$ (cm)	$k$ (ano <sup>-1</sup> )	$j_0$ (ano)	$L_m$ (cm)	$I_m$ (ano)
Barbado	90,6	0,30	-0,410	52,13	2,09
Pintado	149,7	0,127	-0,871	75,0	4,6
Jaú	172,0	0,128	-0,832	85,0	4,49
Cachara	122,4	0,131	-0,898	62,6	4,61

Além dos parâmetros de crescimento, Mateus e Penha (2007) estimaram as relações entre o peso e o comprimento para o Barbado, Cachara, Jaú e Pintado, dadas respectivamente, pelas seguintes equações:

$$P(L) = 14,0 \times 10^{-6} L^{2,945}, \quad (2.1)$$

$$P(L) = 6,0 \times 10^{-6} L^{3,126}, \quad (2.2)$$

$$P(L) = 5,0 \times 10^{-6} L^{3,228}, \quad (2.3)$$

$$P(L) = 5,0 \times 10^{-6} L^{3,172}, \quad (2.4)$$

sendo  $P(L)$  o peso, em kg e  $L$  o comprimento do indivíduo, em cm.

Godinho et al. (1997) também estimaram a relação entre peso e comprimento do Pintado através da seguinte equação:

$$P(L) = 1,734 \times 10^{-6} L^{3,335}, \quad (2.5)$$

sendo  $P(L)$  o peso, em kg e  $L$  o comprimento do indivíduo, em cm.

Ainda para o Pintado, Sato et al. (1997) verificaram uma relação linear entre a fertilidade e o peso corporal, expressa por

$$b(P) = -890137 + 191079P, \quad (2.6)$$

sendo  $P$  o peso do indivíduo em kg.

## 2.2 Pesca seletiva

A principal consequência da pesca é o aumento da mortalidade total, já que as remoções por pesca são adicionais às outras fontes de mortalidade (BEVERTON; HOLT, 1957). Segundo diversos estudos (CONOVER; MUNCH, 2002; LAW, 2000; BERKELEY et al., 2004) a pesca seletiva apresenta também como consequência as alterações em características dos peixes, resultando na redução da abundância populacional e da biomassa.

Conover e Munch (2002) realizaram um experimento nos estoques de *Menidia menidia* (espécie parente da sardinha, com certa importância nos desembarques comerciais), mantidos em tanques artificiais, tendo a pesca experimental sido realizada da seguinte maneira: retirada somente dos indivíduos menores, somente dos maiores e retirada ao acaso. Após quatro gerações, os mesmos autores detectaram alterações marcantes na estrutura populacional da espécie, quando somente os indivíduos maiores eram experimentalmente retirados. Esse tratamento experimental resultou em menores rendimentos, menor captura e crescimento mais lento dos indivíduos. Após a quarta geração, os indivíduos remanescentes tinham tamanho corporal muito menor, com crescimento substancialmente mais lento em relação aos demais tratamentos.

A remoção de indivíduos maiores e mais velhos, através da pesca seletiva, altera a composição demográfica de uma unidade populacional para um domínio de peixes mais novos e menores com uma estrutura truncada da idade e do tamanho (BERKELEY et al., 2004; LONGHURST, 2002). Segundo Agostinho, Gomes e Pelicice (2007), esse fenômeno tem ex-

plicação genética: os indivíduos maiores da população possuem aparato genético ligeiramente diferente que, de forma geral, lhes confere maior rapidez no crescimento. Como esses indivíduos foram subtraídos da população, a característica foi eliminada. Dessa forma, o rendimento diminuiu, pois a população remanescente era formada por indivíduos de crescimento mais lento, que precisavam de mais tempo para um incremento em peso.

Entende-se que a recuperação de um estoque é a inversão dos processos envolvidos na pesca de uma população que se tornou pouco abundante. Dessa forma, a atividade pesqueira merece extrema atenção, uma vez que a recuperação das características genéticas alteradas são difíceis de reverter e, algumas vezes, pode até ser impraticável (LAW, 2000; ENBERG et al., 2009).

### 2.3 Derivações do artigo de He e Stewart (2001)

He e Stewart (2001) propuseram que, a forma de ligação geral entre o crescimento do corpo e a primeira reprodução pode ser derivada de funções gerais de crescimento.

A equação de Von Bertalanffy (BERTALANFFY, 1938) é bastante utilizada para o estudo do crescimento do peixe, é dada por:

$$L(t) = L_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0)}] \quad (2.7)$$

sendo  $L_{\infty}$  o comprimento assintótico,  $k$  a taxa de crescimento do indivíduo,  $t$  a idade em anos e  $t_0$  a idade teórica em que o comprimento do indivíduo é zero.

Considerando  $L_{\infty}$  e  $k$  constantes e derivando (2.7) em relação a  $t$  obtém-se:

$$\frac{dL}{dt} = kL_{\infty} e^{-k(t-t_0)}.$$

Como  $L - L_{\infty} = -L_{\infty} e^{-k(t-t_0)}$ , podemos reescrever:

$$\frac{1}{L} \frac{dL}{dt} = \frac{k(L_{\infty} - L)}{L}. \quad (2.8)$$

Chamando de  $G$  a taxa de crescimento específica, ou seja,  $G = \frac{k(L_{\infty} - L)}{L}$  e derivando  $G$  em relação a  $L$ , considerando  $L_{\infty}$  e  $k$  constantes, obtém-se:

$$G' = -kL_{\infty}L^{-2}, \quad (2.9)$$

ou, analogamente,

$$L^2 = \frac{-kL_{\infty}}{G'}, \quad (2.10)$$

sendo  $G'$  a taxa de variação em  $G$  em relação ao comprimento.

Quando 50% dos indivíduos alcançam a primeira reprodução,  $G'$  pode ser expresso como  $G'_{50}$  e  $L$  como  $L_{50}$ . Se a trajetória de crescimento mudar, a idade e o tamanho na primeira reprodução também podem mudar. Para prever como as mudanças podem ocorrer, notamos que

$$\begin{aligned} [G'_{50}] &= [k][L_{\infty}][L_{50}^{-2}] \\ &= [\text{ano}^{-1}][m][m^{-2}] \\ &= [\text{ano}^{-1}m^{-1}], \end{aligned}$$

ou seja,  $\frac{1}{G'_{50}}$  tem dimensão  $[\text{ano} \times m]$ . Para compreender essa característica, He e Stewart (2001) resumiram que  $\frac{1}{G'_{50}} = -(a + bt_{50})L_{50}$ , na qual  $t_{50}$  representa a idade em que 50% dos indivíduos alcançam a primeira reprodução,  $a$  é um parâmetro com a dimensão de tempo (em anos) e  $b$  é um parâmetro positivo adimensional. O sinal negativo é necessário porque  $G$  diminui à medida que o comprimento do corpo aumenta e  $G'_{50}$  tem valores negativos. Se a hipótese descrita é válida, a partir da equação 2.10, devemos ter a equação linear que segue:

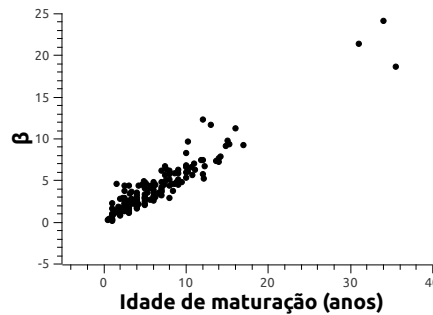
$$\frac{L_{50}}{kL_{\infty}} = (a + bt_{50}) \quad (2.11)$$

He e Stewart (2001) propuseram o modelo (2.11) baseados em três hipóteses:

- a primeira reprodução deve ocorrer em um determinado ponto da trajetória de crescimento;
- nesse ponto, há uma relação linear geral entre a idade e o tamanho, independentemente das alterações no padrão ou parâmetros de crescimento;
- sempre é possível encontrar esse tipo de função linear, independentemente da forma do modelo de crescimento.

He e Stewart (2001) verificaram a hipótese utilizando dados empíricos de 235 espécies. O gráfico de  $\frac{L_{50}}{(kLin.f)}$  em função de  $t_{50}$  apresentou um padrão linear claro. A razão  $\frac{L_{50}}{(kLin.f)}$  aparece nas próximas seções e capítulos e a denominamos com a letra grega  $\beta$  (Figura 2.1).

Figura 2.1 – Relação entre  $\beta = \frac{L_{50}}{(kLin.f)}$  e idade média de primeira maturação ( $\bar{I}_m$ ) para os dados do artigo He e Stewart (2001).



## 2.4 Modelo de Verhulst

O modelo de Verhulst, um dos modelos clássicos de dinâmica populacional, foi proposto pelo sociólogo belga P.F. Verhulst (VERHULST, 1838). Tal modelo prevê fatores inibidores no crescimento da população e, dessa maneira, quando o tempo aumenta a população tende a um valor limite.

A equação de Verhulst, em sua versão contínua, é dada por:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left( 1 - \frac{N(t)}{N_{max}} \right), \quad (2.12)$$

sendo  $N(t)$  o número de indivíduos em uma determinada etapa temporal  $t$ ,  $r$  a taxa de crescimento intrínseca e  $N_{max}$  é a capacidade de carga do ambiente.

A equação (2.12) pode ser facilmente resolvida dada uma condição inicial  $N(0) = N_0$ . Desta forma, obtém-se:

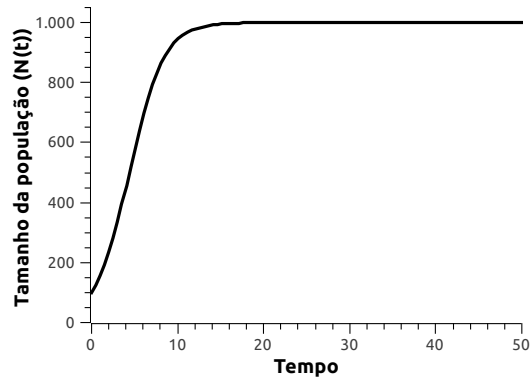
$$N(t) = \frac{N_{max}}{ce^{-rt} + 1}, \quad (2.13)$$

sendo  $c = \frac{N_{max} - N_0}{N_0}$ .

Na Figura 2.2 apresenta-se o gráfico da solução da equação de Verhulst para  $N_{max} = 1000$ ,  $r = 0,5$  e  $N_0 = 100$ .



Figura 2.2 – Gráfico da solução da equação de Verhulst para  $N_{max} = 1000$ ,  $r = 0,5$  e  $N_0 = 100$ .



A versão discreta do modelo pode ser obtida da equação (2.12), em que assumiremos  $\Delta t = 1$ . Assim, obtemos:

$$\frac{\Delta N(t)}{\Delta t} = N(t+1) - N(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{N_{max}}\right) \quad (2.14)$$

$$N(t+1) = N(t) + rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{N_{max}}\right) \quad (2.15)$$

## 2.5 Modelos descritos por Anderson e Seijo (2010)

A seguir serão apresentados alguns conceitos que são encontrados em Anderson e Seijo (2010).

### Modelo logístico de Schaefer

O tamanho de um estoque de peixes é, em geral, medido em biomassa. O crescimento do estoque, quando não há pesca, é o efeito líquido do peso de novos indivíduos que entram no estoque em resultado da última reprodução (recrutamento), o peso dos indivíduos que saem do estoque por mortalidade natural e o aumento do peso devido ao crescimento dos indivíduos. Tal relação pode ser descrita pela equação de Verhulst, que na gestão das pescas é atribuída a Schaefer (SCHAEFER, 1954), devido ao seu uso precoce na modelagem bioeconômica. Sendo assim, o crescimento da biomassa,  $B(t)$ , pode ser representado por:

$$\frac{dB(t)}{dt} = G(B(t)) = rB(t) \left(1 - \frac{B(t)}{B_{\infty}}\right), \quad (2.16)$$

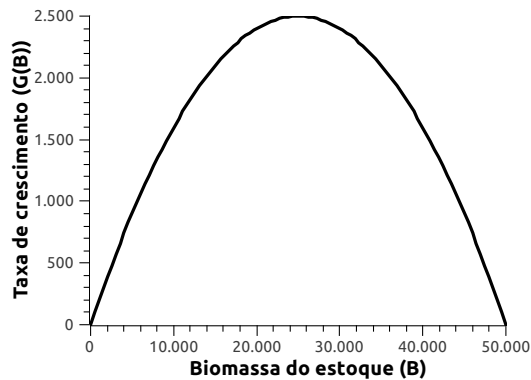
sendo  $r$  a taxa intrínseca de crescimento e  $B_\infty$  a capacidade de carga do ambiente.

A taxa de crescimento do estoque pode ser escrita como:

$$G(B) = rB - \frac{rB^2}{K}. \quad (2.17)$$

Esta curva possui um formato de parábola com concavidade para baixo. Inicialmente, a taxa de crescimento aumenta com o tamanho do estoque, atinge um valor máximo e logo após decresce e tende para zero. Derivando a equação 2.17 em relação a  $B$ , obtém-se que  $G'(B) = r - \frac{2rB}{K}$ . Igualando a derivada a zero encontra-se que a taxa de crescimento máxima ocorre em  $B = \frac{K}{2}$  e, conseqüentemente o valor máximo é  $G\left(\frac{K}{2}\right) = \frac{rK}{4}$ . Na Figura 2.3 encontra-se a curva do crescimento logístico de Schaefer para os parâmetros  $B_\infty = 50000$  e  $r = 0,2$ .

Figura 2.3 – Curva do crescimento logístico de Schaefer ( $B_\infty = 50000$  e  $r = 0,2$ )



O tamanho do estoque em biomassa, em cada ano, pode ser obtido resolvendo a equação (2.16). A solução é dada pela equação (2.13), trocando-se  $N(t)$  por  $B(t)$ .

Neste trabalho estamos interessados na versão discreta do modelo. A discretização do modelo de Schaefer pode ser obtida da equação (2.16), em que assumiremos  $\Delta t = 1$ . Assim, obtemos:

$$\begin{aligned} \frac{\Delta B_t}{\Delta t} &= G(B_t) \\ B_{t+1} - B_t &= G(B_t) \\ B_{t+1} &= B_t + G(B_t). \end{aligned}$$

Portanto, o tamanho do estoque no ano  $t + 1$  é a soma do tamanho do estoque no ano corrente mais o crescimento gerado pelo estoque durante este ano. O estoque alcançará o equilíbrio quando  $B_t = B_\infty$  pois,  $G(B_\infty) = 0$  e, conseqüentemente  $B_{t+1} = B_t$ .

A pesca é uma fonte de mortalidade adicional à mortalidade natural. Na versão discreta do modelo de Schaefer em que é considerado o efeito da pesca, o tamanho do estoque no ano  $t + 1$  é dado por:

$$B_{t+1} = B_t + G(B_t) - C_t, \quad (2.18)$$

sendo  $C_t$  a captura, ou seja, a biomassa retirada do estoque pela pesca. Nesta situação, o estoque alcançará um equilíbrio quando  $G(B_t) = C_t$ .

Na gestão da pesca, a questão fundamental é decidir quanto se retira do estoque para a produção e quanto se deixa no estoque para a população crescer.

### **Uma análise mais formal da pesca comercial**

A captura a curto prazo pode ser entendida como uma função do tamanho do estoque e da quantidade de esforço de pesca aplicado a ele, ou seja,

$$C_t = q_t B_t E_t, \quad (2.19)$$

sendo  $q_t$  o coeficiente de capturabilidade e  $E_t$  o esforço de pesca. O coeficiente de capturabilidade está relacionado à tecnologia que é utilizada para capturar os peixes. Observa-se que, se o esforço é alto o suficiente, a equação diz que a captura pode ser maior do que o tamanho real do estoque, o que não é realista. Porém, a equação (2.19) proporciona uma tratabilidade útil.

A equação (2.19) informa que a mesma quantidade de esforço produzirá mais captura quando o tamanho do estoque for maior. A representação a curto prazo da equação (2.19) é perfeitamente aplicável já que os gestores da pesca tomam decisões no contexto do estoque atual, que pode ou não ser um tamanho de estoque de equilíbrio.

No entanto, enquanto a captura de um dado tamanho de estoque para diferentes níveis de esforço é importante para compreender o funcionamento atual da pesca, o conceito de rendimento sustentável também é útil para a análise a longo prazo, podendo ser utilizado como uma referência para a gestão da pesca. A curva de rendimento sustentável mostra a relação entre o nível de esforço de pesca e o nível de rendimento sustentável. Um rendimento sustentável

é aquele que é mantido indefinidamente ( $B_t = B_{t+1}$ ), pois a captura é sempre igual ao crescimento do estoque. Para conseguir uma captura sustentável, o crescimento deve ser igual a um rendimento de curto prazo (a partir deste momento iremos considerar  $q_t$  e  $E_t$  constantes):

$$rB_t \left(1 - \frac{B_t}{B_\infty}\right) = qEB_t. \quad (2.20)$$

Manipulando a equação e isolando  $B_t$ , temos:

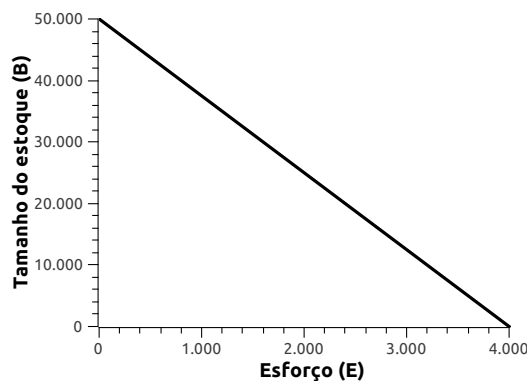
$$\begin{aligned} rB_t - \frac{rB_t^2}{B_\infty} &= qEB_t \\ r - \frac{rB_t}{B_\infty} &= qE \\ \frac{rB_t}{B_\infty} &= r - qE \\ rB_t &= rB_\infty - qB_\infty E. \end{aligned}$$

Por fim,

$$B_t = B_\infty - \left(\frac{qB_\infty}{r}\right) E. \quad (2.21)$$

O tamanho do estoque em equilíbrio irá variar inversamente proporcional ao esforço. Observa-se também que, se  $E = 0$ , ou seja, não há pesca  $B = B_\infty$  (tamanho do estoque em equilíbrio na situação sem pesca). Se  $E = \frac{r}{q}$ , obtém-se  $B_t = 0$ . Na Figura 2.4 é apresentada a curva do tamanho do estoque em função do esforço para os parâmetros  $B_\infty = 50000$ ,  $r = 0,2$  e  $q = 0,00005$ .

Figura 2.4 – Tamanho do estoque em equilíbrio ( $K = 50000$ ,  $r = 0,2$  e  $q = 0,00005$ )



Substituindo a equação da população em equilíbrio (2.21) na equação de rendimento de curto prazo (2.19) obtém-se uma equação para a captura sustentável em função do  $E$ .

$$C_t = qE \left( B_\infty - \left( \frac{qB_\infty}{r} E \right) \right)$$

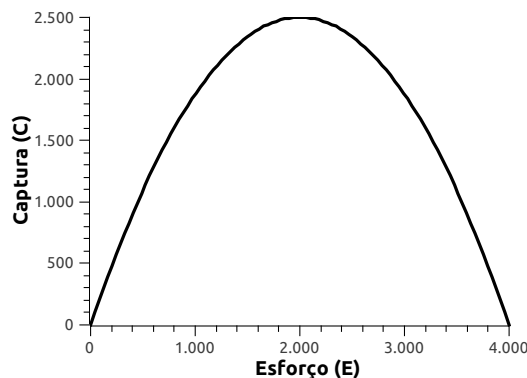
$$C_t = qB_\infty E - \frac{q^2 B_\infty}{r} E^2.$$

Fazendo  $a = qB_\infty$  e  $b = \frac{q^2 B_\infty}{r}$ , obtém-se

$$C_t = aE - bE^2 \quad (2.22)$$

Na Figura 2.5 é apresentada a curva do rendimento sustentável para os parâmetros  $K = 50000$ ,  $r = 0,2$  e  $q = 0,00005$ . Nota-se que, para esforços menores há um aumento no rendimento sustentável, até atingir um limite. Após este limite, aumentos no esforço diminuem o rendimento sustentável, que tende para zero. Derivando a equação (2.22), em relação ao esforço, obtém-se  $C'_t = a - 2bE$  e igualando a zero, encontra-se  $E = \frac{a}{2b}$  que é o esforço no qual se obtém o rendimento sustentável máximo.

Figura 2.5 – Curva do rendimento sustentável ( $B_\infty = 50000$ ,  $r = 0,2$  e  $q = 0,00005$ )



Deve-se ter cuidado na interpretação da curva 2.22. Tanto o esforço quanto o estoque estão mudando quando se move ao longo da curva. Note-se que no lado direito da curva, uma interpretação literal da curva diz que uma diminuição do esforço vai aumentar a captura. No entanto, uma diminuição no esforço irá sempre diminuir a captura no curto prazo. A interpretação correta é que, como o esforço é reduzido, a captura inicialmente irá cair, mas acabará aumentando pois o tamanho do estoque aumenta, como pode ser observado na Figura 2.4.

## 2.6 Modelo Penna

O modelo Penna (PENNA, 1995), também conhecido como modelo de "Bit-String", é baseado na teoria da seleção natural de Darwin para a evolução das espécies e na teoria do acúmulo de mutações deletérias para explicar o envelhecimento biológico. A implementação em computadores é relativamente fácil e eficiente, o que permite modificações de forma a simular diferentes características e interações entre os indivíduos.

Encontra-se na literatura especializada grande quantidade de trabalhos baseados nesse modelo, tais como senescência catastrófica do salmão-do-pacífico (PENNA; OLIVEIRA; STAUFFER, 1995), desaparecimento do bacalhau-do-norte devido à sobrepesca (OLIVEIRA; PENNA; STAUFFER, 1995), simulação da reprodução cíclica assexuada-sexuada (MARTINS; RACCO, 2001), regulamentação da pesca da lagosta (PENNA; RACCO; SOUSA, 2001), estudo de microevolução na população de cabras das Ram Mountain (BRIGATTI; MARTINS; RODITI, 2005), dinâmica populacional de praga (GIAROLA; MARTINS; COSTA, 2006; OLIVEIRA; MARTINS; ZACARIAS, 2008), dinâmica populacional de praga e sua interação com o inimigo natural (SOUZA; MARTINS; ZACARIAS, 2009) e dinâmica populacional da espécie Pintado e os efeitos da pesca seletiva (SANTOS; MARTINS; POMPEU, 2012; SOUZA; MARTINS; POMPEU, 2012). Também são encontrados na literatura estudos analíticos do modelo Penna, embora ele tenha sido idealizado para implementação em computadores (BRIGATTI; MARTINS; RODITI, 2004; COE; MAO, 2004; PIZA, 1997).

Por ser um modelo "Bit-String", a manipulação é realizada bit a bit, por meio de operações lógicas (AND, OR E XOR), como ilustrado na Tabela 2.2. Dessa forma, é possível simular populações com milhões de indivíduos, de forma simples e rápida, cujos tamanhos podem ser comparados aos de populações reais.

Tabela 2.2 – Operações binárias AND, OR E XOR. A primeira coluna representa os valores possíveis de dois bits, e nas demais colunas, após a respectiva operação lógica.

bit	AND	OR	XOR
00	0	0	0
01	0	1	1
10	0	1	1
11	1	1	0

Na versão assexuada do modelo Penna, cada indivíduo de uma população de tamanho  $N(t)$ , sendo  $t$  uma etapa temporal, é representado por uma palavra computacional de  $A$  bits,

a qual é interpretada como seu "genótipo". O "genótipo" registra as idades a partir das quais o indivíduo sofrerá os efeitos de mutações deletérias, ou seja, bit setado em 1 indica presença de mutação deletéria e bit setado em 0 indica que não há presença de mutação deletéria. É assumido que cada bit corresponde a uma idade (hora, dia, mês, ano, etc) do indivíduo. Dessa maneira, se, na idade  $i$ , o  $i$ -ésimo bit do "genótipo" for setado em 1, o indivíduo sofrerá o efeito da mutação deletéria naquela e nas demais idades de sua vida. O indivíduo certamente morrerá se o número de mutações deletérias na sua idade atual for superior que um limiar  $T$ , que é um parâmetro desse modelo.

Quando o indivíduo (todos considerados fêmeas) atinge a idade mínima de reprodução ( $R$ ), ele torna-se maturo e irá gerar  $b$  descendentes em cada etapa temporal  $t$ . Para cada descendente, inicialmente, é feita cópia do "genótipo" da mãe. Então, são escolhidos  $M$  bits, nos quais é feita a seguinte alteração: se o bit da mãe for setado em 0, o bit do descendente passa a ser 1 ou se o bit da mãe for setado em 1 o do descendente permanecerá 1, ou seja, na melhor das hipóteses, o "genótipo" do descendente será igual ao da mãe.

Mesmo permitindo apenas mutações deletérias, a população que se obtém com a dinâmica até aqui descrita cresce exponencialmente, pois não existe competição entre os indivíduos. Diante dessa situação, é inserido no modelo o fator de Verhulst,  $N(t)/N_{max}$ , sendo  $N(t)$  o número de indivíduos em determinada etapa temporal e  $N_{max}$  a capacidade de carga do ambiente. Como em dinâmica de populações, é comum o indivíduo morrer por falta de comida ou espaço, entre outros fatores, o fator de Verhulst define a probabilidade de morte devido à competição entre indivíduos da população.

No final de cada etapa temporal, se o indivíduo não morrer, ele terá sua idade acrescida de uma unidade.

Pode-se resumir o modelo Penna nas seguintes etapas:

1. reprodução, se já tiver atingido a maturidade sexual (idade  $\geq R$ );
2. teste de morte por fatores genéticos (depende da idade);
3. teste de morte por competição (independe da idade);
4. envelhecimento.

Depois de todos os indivíduos serem testados por estas etapas, conclui-se uma etapa temporal.

Então, o modelo Penna (PENNA, 1995) trabalha com os seguintes parâmetros:

$N_{max}$ : capacidade de carga do ambiente;

$M$ : número de mutações deletérias;

$T$ : limite de mutações deletérias;

$R$ : idade mínima para reprodução;

$b$ : número de descendentes, por indivíduo, a cada reprodução.

## 2.7 Modelo para Pesca

A seguir, serão apresentadas as adaptações feitas por Santos, Martins e Pompeu (2012) ao modelo Penna, baseadas na biologia e nas características de pesca do Pintado, com o objetivo de estudar os efeitos da pesca seletiva sobre as características de crescimento desta espécie.

Cada indivíduo da população é representado por duas palavras computacionais de 64 bits, uma denominada "genótipo" e a outra denominada "fenótipo". O "genótipo" é responsável pelas características de envelhecimento do indivíduo e, portanto, relacionado à idade. É assumido que cada bit no genótipo corresponde a uma idade do indivíduo em anos. Dessa maneira, se, na idade  $i$ , o  $i$ -ésimo bit do genótipo for setado em 1, o indivíduo sofrerá o efeito da mutação deletéria naquela e nas demais idades de sua vida. O indivíduo certamente morrerá quando o número de mutações deletérias na idade atual for igual ao limiar  $T$ , que é um parâmetro desse modelo.

O comprimento de cada indivíduo em cada idade é obtido por meio da equação de Von Bertalanffy (BERTALANFFY, 1938),

$$L(j) = L_{\infty}[1 - e^{-k_i(j-j_0)}], \quad (2.23)$$

sendo  $L(j)$  o comprimento do indivíduo,  $L_{\infty}$  o comprimento assintótico,  $j_0$  a idade teórica em que o comprimento é zero,  $j$  a idade atual do indivíduo e  $k_i$  a taxa de crescimento característica do indivíduo. Essa taxa de crescimento é definida pelo "fenótipo" de cada indivíduo como

$$k_i = \frac{1}{\beta} \times \frac{s}{128}, \quad (2.24)$$

sendo  $s$  a soma de bit setados em 1 no "fenótipo" e  $\frac{1}{\beta}$  um parâmetro que determina o valor máximo que a taxa de crescimento  $k_i$  pode alcançar. O valor de  $\frac{1}{\beta}$  é determinado por meio



de ajuste, no intuito de se obter os parâmetros de crescimento o mais próximo possível dos parâmetros obtidos experimentalmente.

Segundo Santos (1978), o tamanho em que cada indivíduo começa a reproduzir não é fixo e a frequência de indivíduos maduros aumenta de acordo com o comprimento do peixe. No modelo Penna, quando o indivíduo atinge uma idade  $R$ , certamente, ele se torna maduro. Aqui, o indivíduo matura em um dado tamanho, com uma probabilidade de maturação  $m_i(L)$ . Essa probabilidade é dada por

$$m_i(L) = \frac{1}{1 + e^{-\beta_m(L-L_{50i})}}, \quad (2.25)$$

sendo  $\beta_m$  o coeficiente de inclinação da curva de maturidade e  $L_{50i}$  o tamanho em que o indivíduo tem 50% de probabilidade de tornar-se maduro. O comprimento  $L_{50i}$  é proporcional à taxa de crescimento  $k_i$  e ao comprimento assintótico  $L_\infty$  (HE; STEWART, 2001), ou seja,

$$L_{50i} = \beta \times k_i \times L_\infty. \quad (2.26)$$

Como  $\frac{1}{\beta}$  define o valor máximo que a taxa de crescimento  $k_i$  pode assumir, a equação (2.26) garante que  $L_{50i} \leq L_\infty$ .

Quando o indivíduo se tornar maduro, ele irá gerar  $b$  filhos a cada reprodução. A equação (2.6) apresenta uma relação linear entre a fertilidade e o peso corporal do Pintado. Baseado nesta relação linear, Santos, Martins e Pompeu (2012) consideraram que a fertilidade depende do peso, de acordo com a seguinte equação:

$$b(P) = 1,0 + 2,0(P - P_m), \quad (2.27)$$

com  $P_m = 1.734 \times 10^{-6} L_m^{3,335}$ , sendo  $P_m$  e  $L_m$  o peso e o comprimento em que o indivíduo tornou-se maduro, respectivamente.

Para cada filho, no momento do nascimento, são feitas cópias do genótipo e do fenótipo da mãe. No caso do genótipo, procede-se da forma definida no modelo Penna. Já no fenótipo, os  $M$  bits sorteados são invertidos em relação aos bits correspondentes no fenótipo da mãe, com uma probabilidade de ocorrência de mutação de  $\omega = 0,5$ .

Além da morte por envelhecimento e por competição, como descritas no modelo Penna, o indivíduo poderá morrer também devido à pesca seletiva implementada da seguinte maneira:

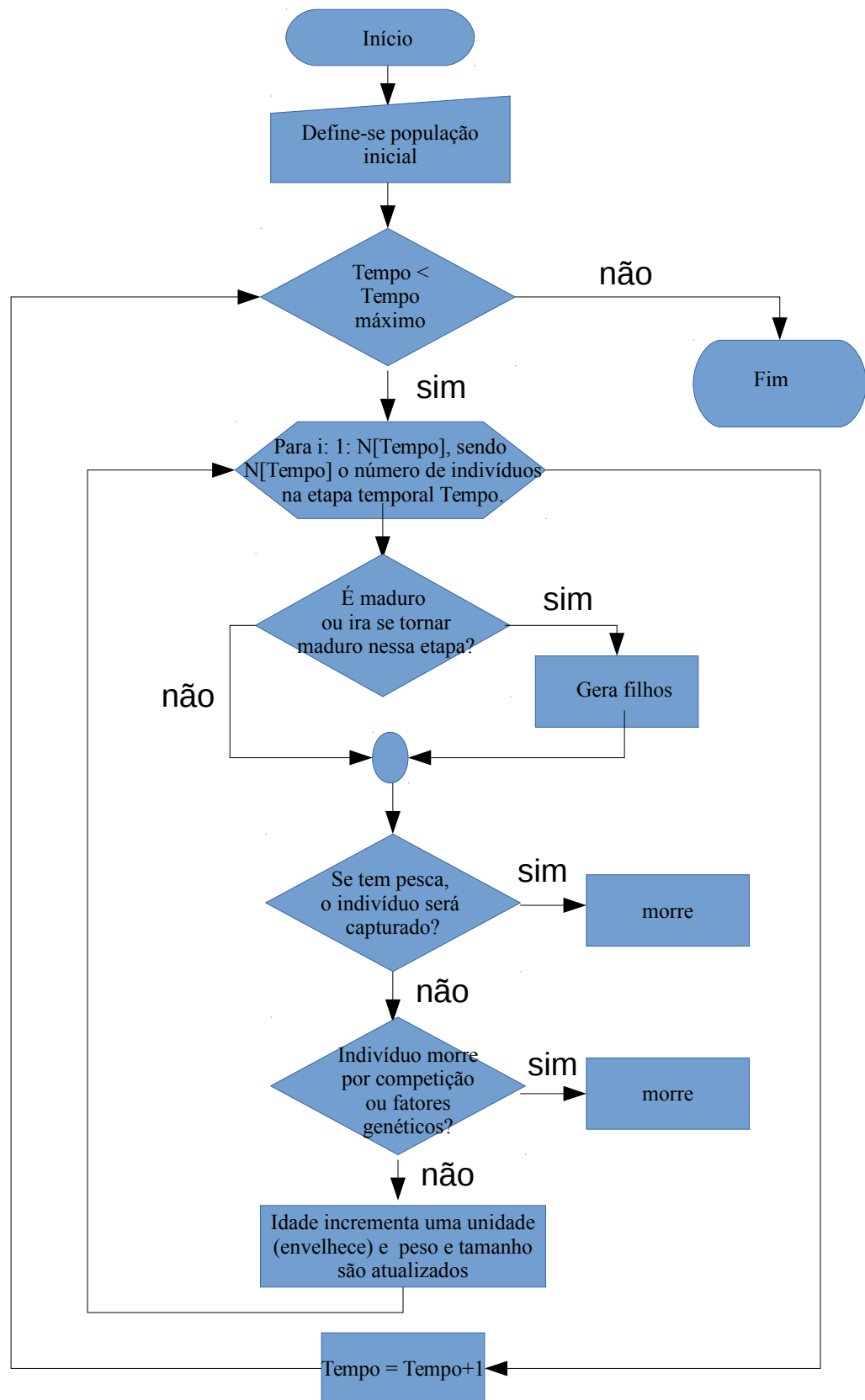
há uma probabilidade  $\gamma$  de o indivíduo ser encontrado e, se ele for encontrado, será capturado com uma probabilidade determinada por

$$S(L) = \frac{1}{1 + e^{-\beta_s(L-LC)}}. \quad (2.28)$$

Essa curva é denominada como curva de seletividade logística, sendo  $LC$  o tamanho mínimo de captura definido pela legislação local e  $\beta_s$  é o coeficiente da curva de seletividade.

No final de cada etapa temporal, se o indivíduo não morrer, ele terá sua idade acrescida de um ano, e seu tamanho e peso serão atualizados de acordo com as equações (2.23) e (2.5), respectivamente. Na Figura 2.6 temos o fluxograma do modelo para a pesca.

Figura 2.6 – Fluxograma do modelo para a pesca



### 3 VALIDAÇÃO DO MODELO PARA A PESCA

*Um ponto importante na gestão das pescas é conhecer a dinâmica populacional das espécies e, além disso, determinar características tais como idade de maturação, longevidade, taxa de crescimento, taxa de mortalidade, comprimento assintótico, etc. Essas informações não são encontradas para todas as espécies ou, algumas vezes, são incompletas. Neste capítulo utilizou-se o modelo Santos, Martins e Pompeu (2012) para simular diferentes espécies hipotéticas variando os parâmetros relacionados à taxa de crescimento e ao comprimento assintótico. Dessa forma, verificou-se que os padrões biológicos encontrados corroboram com os resultados empíricos/teóricos encontrados na literatura. Portanto, pode-se extrapolar a aplicação do modelo Santos, Martins e Pompeu (2012) para diferentes espécies.*

#### 3.1 Introdução

Para conhecer aspectos importantes da biologia populacional dos peixes é fundamental determinar características tais como longevidade, taxas de crescimento e mortalidade, idade de recrutamento e de primeira maturação sexual. Essas características são utilizadas na formulação dos principais modelos de dinâmica populacional, objetivando a avaliação e administração sustentável de um determinado estoque pesqueiro (LEITE; MARTINS; ARAÚJO, 2005).

Santos, Martins e Pompeu (2012) propuseram um modelo baseado no indivíduo, que leva em conta os efeitos evolutivos da pesca seletiva sobre a população explorada. Esse modelo é uma adaptação do modelo Penna (PENNA, 1995), baseado na biologia do Pintado (*P. corruscans*). No modelo proposto por Santos, Martins e Pompeu (2012), o peixe não é caracterizado apenas pelo seu "genótipo", mas também por um "fenótipo" que define a sua taxa de crescimento em comprimento.

O modelo já foi utilizado em outros trabalhos. Souza, Martins e Pompeu (2012) simularam a dinâmica populacional do Pintado (*P. corruscans*), considerando diferentes cenários de pesca. Considerando a mesma espécie, Anjos (2013) avaliou o impacto das mudanças nas resoluções e leis na regulamentação de pesca na bacia do rio Paraguai (Mato Grosso). Gonzalez (2014) empregou o modelo para estudo da dinâmica populacional de duas outras importantes espécies no Pantanal, o Barbado (*Pinirampus pinirampu*) e o Jaú (*Paulicea luetkeni*). Ambos trabalhos, aplicados em espécies diferentes, reforçaram a necessidade de, além do tamanho mínimo de captura, definir um limite máximo (janela de captura), no intuito de evitar a captura

dos peixes de tamanho maior, preservando, assim, a variabilidade fenotípica das espécies exploradas. Ribeiro (2012) estudou a dinâmica populacional do Pintado analisando o efeito dos parâmetros taxa de mutação para o fenótipo e esforço de pesca, isoladamente e conjuntamente. Nesse trabalho observou-se uma diminuição nos valores de características fenotípicas e populacionais quando é considerado o aumento na taxa de mutação e no esforço de pesca.

Na maior parte dos trabalhos citados no parágrafo anterior, os autores estavam interessados no estudo dos efeitos de estratégias de pesca sobre as espécies exploradas. A primeira iniciativa no sentido de fazer um estudo do comportamento do modelo sob mudança de parâmetros, foi o trabalho desenvolvido por Ribeiro (2012). Nesse momento entende-se que é necessário confrontar as previsões do modelo com resultados experimentais encontrados na literatura que se aplicam a diferentes espécies.

Um trabalho interessante que confronta resultados teóricos com empíricos foi desenvolvido por He e Stewart (2001). Nesse trabalho ressaltou-se que a idade e o tamanho na primeira reprodução têm amplas implicações no estudo da população e das comunidades ecológicas. Embora os valores dos parâmetros possam ser modificados de acordo com as condições ambientais ou características distintas de determinados grupos taxonômicos, He e Stewart (2001) propuseram que uma forma geral de ligação entre o crescimento do corpo e a primeira reprodução pode ser derivada de funções gerais de crescimento. A partir da função de crescimento de von Bertalanffy, encontraram que a primeira reprodução deve ocorrer em um determinado ponto da trajetória de crescimento e que, nesse ponto, há uma ligação linear geral entre a idade e o tamanho, independentemente das alterações no padrão de crescimento ou parâmetros de crescimento. Pode-se encontrar esse tipo de função linear, independentemente da forma do modelo de crescimento.

Para a proposição do manejo adequado da pesca e conservação das espécies é, de extrema importância conhecer a história de vida dos peixes, o que nem sempre é uma tarefa fácil. Neste trabalho, objetiva-se com o modelo proposto por Santos, Martins e Pompeu (2012), obter o comportamento dos parâmetros biológicos de diferentes espécies de peixes, e verificar se este corrobora com os resultados empíricos/teóricos encontrados na literatura.

### 3.2 Metodologia

Para caracterizar diferentes espécies foram realizadas simulações computacionais considerando diferentes valores para os parâmetros comprimento assintótico ( $L_\infty$ ) e  $\beta$  (sendo  $1/\beta$  o valor máximo para a taxa de crescimento da espécie) no modelo proposto por Santos, Martins e Pompeu (2012).

Neste trabalho, a dependência linear entre fecundidade ( $b$ ) e peso foi dada por uma equação diferente da proposta original do modelo, ou seja:

$$b(P) = 2 \times P, \quad (3.1)$$

sendo  $P$  o peso do indivíduo em  $kg$ . Note que, no momento em que o indivíduo maturar, a equação (2.27) fornecerá um número de filhos igual a 1, independente da idade em que o indivíduo maturou, pois, neste caso,  $P = P_{mat}$ , diferente da equação (3.1), em que o número de filhos irá variar de acordo com a idade de maturação do indivíduo.

Para determinar a fecundidade é necessário conhecer a relação entre peso e comprimento. Das relações obtidas na literatura para as espécies, Pintado, Barbado, Cachara e Jaú, verificamos que o peso é proporcional, em aproximação, a  $L^3$ . Observamos também que a constante de proporcionalidade entre peso e  $L^3$  pode variar bastante em relação a uma mesma espécie, como no caso do Pintado (MATEUS; PENHA, 2007; GODINHO et al., 1997). Assim, como não há uma relação única entre estas grandezas, dado que existe forte influência das condições ambientais para definição destas relações, optou-se por utilizar para todas as espécies a mesma equação para o peso, ou seja,  $P = 14 \times 10^{-6}L^3$  (relação obtida por Mateus e Penha (2007) para o Barbado). Além disto, para o cálculo do peso, o comprimento em função da idade para cada espécie foi obtido a partir da equação de von Bertalanffy com o respectivo valor do parâmetro ( $L_\infty$ ). O parâmetro  $j_0$  assumiu o valor de  $-0,410$  (idade teórica em que o comprimento do Barbado é zero), sem perda de generalidade.

Cada simulação foi composta de 100.000 etapas temporais. No cenário com pesca, ela foi inserida a partir de  $t = 50000$  (tempo suficiente para que a população atinja uma estrutura etária estável), por meio da curva de seletividade logística:

$$S(L) = \frac{1}{1 + e^{-0,6(L-LC)}}. \quad (3.2)$$

sendo  $LC$  o comprimento mínimo de captura. Para cada espécie o valor de  $LC$  coincidiu com o comprimento médio da primeira maturação na simulação sem pesca.

Os valores médios de diferentes parâmetros biológicos tais como, taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ), idade de maturação ( $\bar{I}_m$ ), tamanho em que o indivíduo tem 50% de probabilidade de tornar-se maturo ( $\bar{L}_{50}$ ), comprimento de primeira maturação ( $\bar{L}_m$ ), foram obtidos considerando-se as últimas 20.000 etapas temporais, em que cada etapa temporal corresponde a um ano. A longevidade foi obtida através das curvas de sobrevivência nas últimas 20.000 etapas temporais.

Os demais parâmetros do modelo assumiram os seguintes valores:

1.  $L_\infty$  variou de 10 *cm* a 190 *cm*;
2.  $T = 1$  (limite de mutações deletérias);
3.  $\omega = 0,5$  (probabilidade de mutação do fenótipo);
4.  $N_{max} = 100.000$  (capacidade de carga do ambiente);
5.  $M = 1$  (número de mutações);
6.  $\beta$  variou de 1 a 12 (1,5; 2,0; 4,0; 6,5; 9,0; 10,5; 12,0) (constante de proporcionalidade);
7.  $\beta_m = 0,5$  (coeficiente de inclinação da maturidade);
8.  $\gamma = 0,5$  (probabilidade de encontrar o indivíduo).

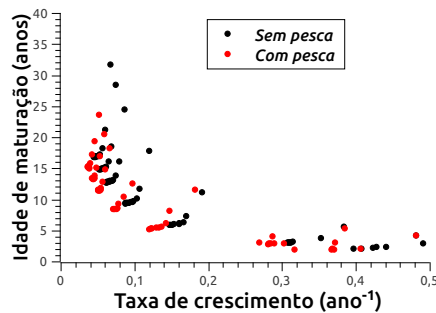
### 3.3 Resultados

Nas Tabelas A.1 e A.2 (Apêndice) são apresentados os valores médios da taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$ ), do tamanho em que o indivíduo tem 50% de probabilidade de tornar-se maturo ( $\bar{L}_{50}$ ), do comprimento de primeira maturação ( $\bar{L}_m$ ), da longevidade e da razão  $\bar{L}_m/L_\infty$ , para diferentes valores dos parâmetros comprimento assintótico ( $L_\infty$ ) e  $\beta$ , em cenários sem pesca e com pesca, respectivamente. Vale salientar que algumas combinações de  $L_\infty$  e  $\beta$  não foram possíveis, pelo fato de a população extinguir ou explodir. Para os comprimentos assintóticos de 10 *cm* a 30 *cm*, com todos os  $\beta$ 's, a população extinguiu, já que os indivíduos são muito pequenos e, desta forma, não geraram descendentes o suficiente para o crescimento da população. Os comprimentos assintóticos de 50 *cm* a 100 *cm* foram simulados com todos os  $\beta$ 's. Para o comprimento assintótico 40 *cm* foram simulados  $\beta = 1,5$  a 4,0, para 110 *cm* foram

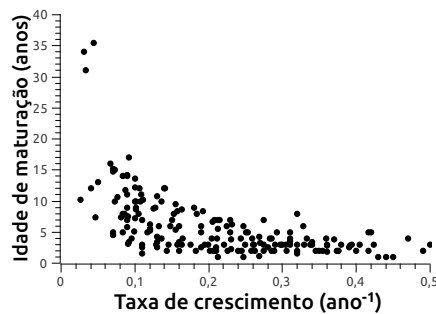
simulados  $\beta = 2,0$  a  $12,0$ , para  $120\text{ cm}$  a  $150\text{ cm}$  foram simulados  $\beta = 4,0$  a  $12,0$ ,  $160\text{ cm}$  e  $170\text{ cm}$  foram simulados  $\beta = 9,0$  a  $12,0$  e, por fim, para  $180\text{ cm}$  e  $190\text{ cm}$  foi simulado  $\beta = 12,0$ .

Na Figura 3.1 é apresentada a relação entre idade média de primeira maturação ( $\bar{I}_m$ ) e taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ) para os dados simulados (Figura 3.1 (a)), dados do artigo He e Stewart (2001) na mesma escala dos dados simulados (Figura 3.1 (b)) e todos os dados do artigo He e Stewart (2001) (Figura 3.1 (c)). Os dados do artigo de He e Stewart (2001) podem ser encontrados em: <<http://www.esapubs.org/Archive/ecol/E082/006/appendix-A.htm>>. Nota-se, mesmo com as variações, que há uma relação não linear negativa entre as duas variáveis, ou seja, maiores taxas de crescimento implicam em menores idades de maturação.

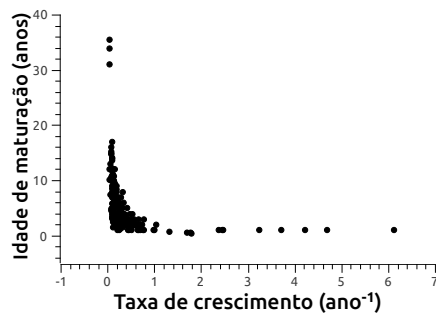
Figura 3.1 – Relação entre idade média de primeira maturação ( $\bar{I}_m$ ) e taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ).



(a) Dados simulados.



(b) Dados do artigo de He e Stewart (2001), na mesma escala dos dados simulados.

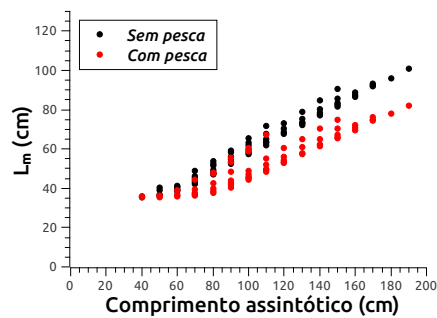


(c) Dados do artigo de He e Stewart (2001).

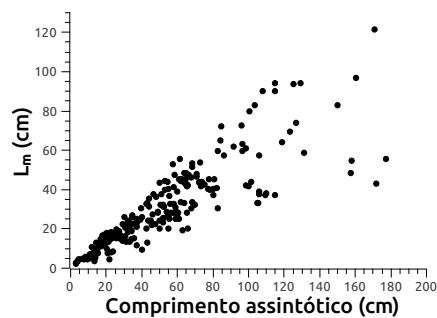


Intuitivamente sabemos que, quanto maior o comprimento assintótico, maior deverá ser o comprimento de maturação. Na Figura 3.2 é apresentado a relação entre o valor médio do comprimento de primeira maturação ( $\overline{L_m}$ ) e comprimento assintótico ( $L_\infty$ ), para as seguintes situações; dados simulados (Figura 3.2 (a)), dados do artigo He e Stewart (2001) na mesma escala dos dados simulados (Figura 3.2 (b)), todos os dados do artigo He e Stewart (2001) (Figura 3.2 (c)). Comparando-se os cenários com e sem pesca, observa-se que os valores médios do comprimento de maturação são mais distantes para maiores comprimentos assintóticos, indicando que a evolução induzida pela pesca atua mais fortemente sobre indivíduos maiores. No próximo capítulo será feito um estudo detalhado sobre a influência do tamanho e taxa de crescimento do peixe no impacto da pesca.

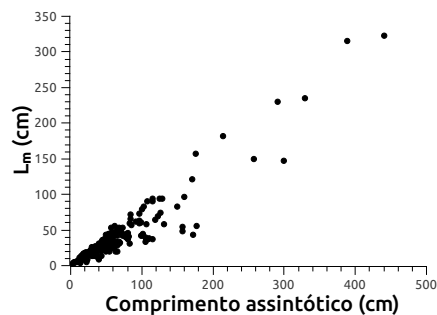
Figura 3.2 – Relação entre o comprimento de primeira maturação ( $L_m$ ) e comprimento assintótico ( $L_\infty$ ).



(a) Dados simulados.



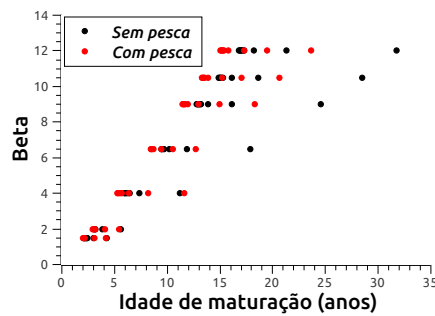
(b) Dados do artigo de He e Stewart (2001), na mesma escala dos dados simulados.



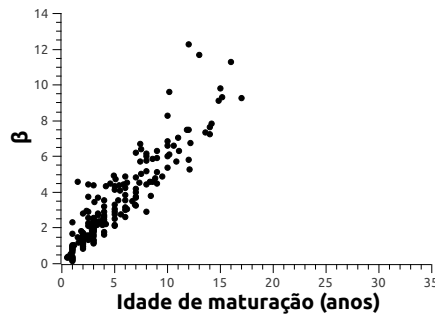
(b) Dados do artigo de He e Stewart (2001).

Na Figura 3.3 é apresentado a relação entre o parâmetro  $\beta = \frac{L_{50}}{L_{\infty} \times k}$  e a idade média de primeira maturação ( $\bar{I}_m$ ) para as seguintes situações; dados simulados (Figura 3.3 (a)), dados do artigo He e Stewart (2001) na mesma escala dos dados simulados (Figura 3.3 (b)), todos os dados do artigo He e Stewart (2001) (Figura 3.3). Observa-se na Figura 3.3 (a) que para o mesmo valor de  $\beta$  há diferentes idades de maturação, já que cada  $\beta$  foi simulado com diferentes comprimentos assintóticos e, portanto, representam diferentes histórias de vida.

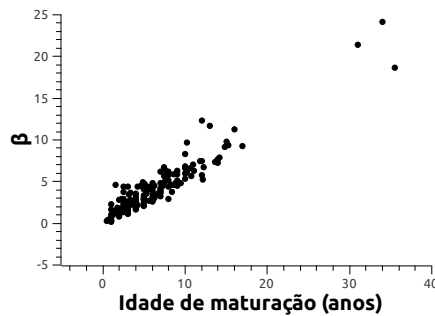
Figura 3.3 – Relação entre  $\beta$  e idade média de primeira maturação ( $\bar{I}_m$ ).



(a) Dados simulados.



(b) Dados do artigo de He e Stewart (2001), na mesma escala dos dados simulados.

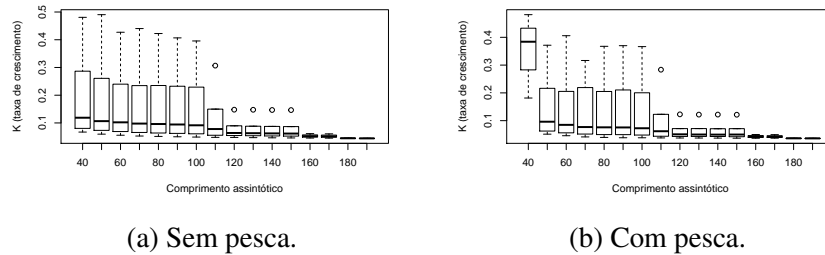


(b) Dados do artigo de He e Stewart (2001).

Analisando os valores de comprimento assintótico ( $L_{\infty}$ ) e os valores médios da taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ) nas Tabelas A.1 e A.2 (Apêndice) observamos que, em geral, maiores comprimentos assintóticos implicam em menores taxas de crescimento. Na Figura 3.4 é apresentada tal relação para as simulações sem pesca e com pesca, respectivamente. Observa-se para os di-

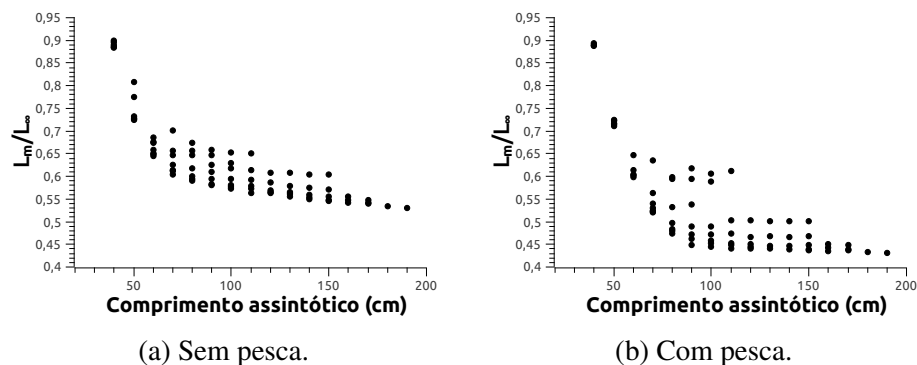
ferentes comprimentos assintóticos uma distribuição assimétrica da taxa de crescimento, além disso, quanto maior o comprimento assintótico menor a variabilidade da taxa de crescimento.

Figura 3.4 – Relação entre comprimento assintótico e taxa de crescimento  $\bar{k}$ .



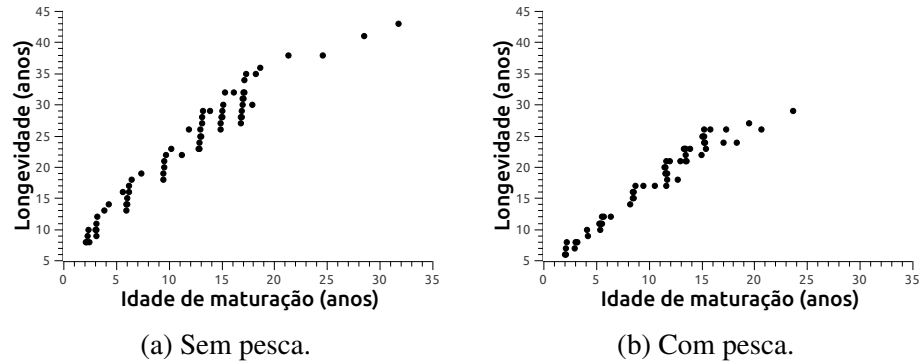
Nas Tabelas A.1 e A.2 (Apêndice) podemos verificar que, considerando o cenário sem pesca e o cenário com pesca, a razão  $\bar{L}_m/L_\infty$  ficou entre 0,43 e 0,90. Além disso, é possível observar na Figura 3.5 que a razão é em média, maior para peixes menores e menor para peixes maiores.

Figura 3.5 – Relação entre comprimento assintótico e razão  $L_m/L_\infty$ .



Observando os valores apresentados nas Tabelas A.1 e A.2 (Apêndice) nota-se, em geral, que quanto mais cedo o peixe matura menor a longevidade. O gráfico que mostra tal relação está apresentado na Figura 3.6. Tomando-se o logaritmo da idade de maturação e longevidade ajustou-se um modelo linear ( $\log_{10}(L) = a + b \log_{10}(I_m)$ ) para as situações com pesca e sem pesca (Figura 3.7).

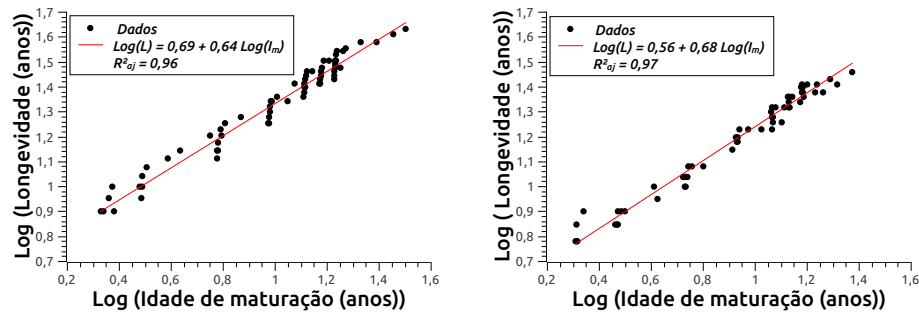
Figura 3.6 – Relação entre longevidade e idade de maturação.



(a) Sem pesca.

(b) Com pesca.

Figura 3.7 – Relação entre o logaritmo da longevidade e logaritmo da idade de maturação.



(a) Sem pesca.

(b) Com pesca.

Para o conjunto de parâmetros  $L_\infty$  e  $\beta$  utilizados para simular diferentes espécies, interessante seria poder identificar algumas espécies de peixes. Nota-se, que os parâmetros encontrados são muito próximos aos das espécies Curimatá, Barbado, Cachara e Pintado (Tabelas 3.1 e 3.2). O modelo proposto por Santos, Martins e Pompeu (2012) se mostra eficiente para simular a dinâmica de espécies do grupo sazonal, composto essencialmente pelas ordens Siluriformes e Characiformes (AGOSTINHO; GOMES; PELICICE, 2007), já que foram obtidos parâmetros próximos aos obtidos experimentalmente.

Tabela 3.1 – Estimativas dos parâmetros populacionais comprimento assintótico  $L_\infty$ (cm), taxa de crescimento  $k$ (ano<sup>-1</sup>), comprimento de primeira maturação  $L_m$ (cm) e idade de primeira maturação  $I_m$ (ano) para algumas espécies de peixe e a respectiva referência.

Espécies	$L_\infty$ (cm)	$k$ (ano <sup>-1</sup> )	$L_m$ (cm)	$I_m$ (ano)	Referência
Curimatá	55,68	0,46	28,2	2	Vicentin et al. (2013)
Barbado	90,6	0,30	52,13	2,09	Mateus e Penha (2007)
Cachara	122,4	0,131	62,6	4,61	Mateus e Penha (2007)
Pintado	149,7	0,127	75,0	4,6	Mateus e Penha (2007)

Tabela 3.2 – Valores dos parâmetros  $L_\infty$  (cm) e  $\beta$ , valores médios da taxa de crescimento ( $\bar{k}$  (ano<sup>-1</sup>)), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$  (anos)), do tamanho em que o indivíduo tem 50% de probabilidade de tornar-se maduro ( $\bar{L}_{50}$  (cm)), do comprimento de primeira maturação ( $\bar{L}_m$  (cm)), razão  $\bar{L}_m/L_\infty$  e longevidade ( $V$  (anos)) com pesca.

$L_\infty$	$\beta$	$\bar{k}$	$\bar{I}_m$	$\bar{L}_{50}$	$\bar{L}_m$	$\bar{L}_m/L_\infty$	$V$
60	1,5	0,4058	2,19	36,52	38,78	0,65	8
90	1,5	0,3699	2,05	49,93	53,49	0,59	6
120	4	0,1227	5,37	58,90	60,43	0,50	11
150	4	0,1214	5,38	72,83	75,04	0,50	10

### 3.4 Discussão

A relação negativa não linear entre taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ) e idade de primeira maturação ( $\bar{I}_m$ ) encontrada pelos dados simulados (Figura 3.1 (a)), também foi encontrada por He e Stewart (2001), que utilizou dados empíricos de 85 espécies de peixes marinhos e de água doce, com 235 populações ou grupos de sexo (Figura 3.1 (b) e 3.1 (c)). Tal relação também foi relatada por Gislason et al. (2010) e Charnov, Gislason e Pope (2013).

Embora seja intuitivo que maiores comprimentos assintóticos implicam em maiores comprimentos de maturação, He e Stewart (2001) verificaram que não houve uma relação geral entre tais variáveis, sendo que, a inclinação foi maior para comprimentos assintóticos maiores. Tal situação também foi observada para os dados simulados. Até o comprimento assintótico 80 cm a inclinação foi de 0,36 e 0,16, sem pesca e com pesca, respectivamente. A partir de 90 cm, a inclinação mudou para 0,46 e 0,36, sem pesca e com pesca, respectivamente (Figura 3.2).

He e Stewart (2001) além de mostrar teoricamente a existência de uma relação linear entre  $\beta = \frac{L_{50}}{L_\infty \times k}$  e a idade média de primeira maturação ( $\bar{I}_m$ ), traçaram o gráfico  $\frac{L_{50}}{L_\infty \times k}$  vs.  $I_m$  a partir dos dados empíricos e encontraram o padrão esperado. A inclinação encontrada por He e Stewart (2001) foi de 0,61 enquanto que, para os dados simulados foram 0,54 e 0,68, sem pesca e com pesca, respectivamente.

Froese e Binohlan (2003) relataram que um maior comprimento assintótico, em geral, está relacionado a uma taxa de crescimento mais baixa, conforme encontramos nos dados simulados (Figura 3.4).

O comprimento médio de primeira maturação de uma população é um importante parâmetro, pelo fato de informar se bastante jovens em um estoque explorado amadurecem e desovam (JENNINGS; REYNOLDS; MILLS, 1998). Além disso, a regulamentação da pesca,

em geral, baseia-se na adoção do tamanho mínimo de captura que é definido a partir do tamanho estimado na primeira maturação. Essa forma de regulamentação garante que o peixe tenha chance de reproduzir pelo menos uma vez (AGOSTINHO; GOMES; PELICICE, 2007). Uma observação feita por Longhurst e Pauly (1987) é que a razão  $\bar{L}_m/L_\infty$ , geralmente, varia entre 0,4 e 0,9 e é menor em peixes grandes e maior em peixes pequenos. Os resultados refletiram perfeitamente tal observação (Figura 3.5).

Segundo Mangel e Abrahams (2001) a maturação pode ser vista como início do envelhecimento, portanto, quanto mais cedo o peixe matura mais cedo ele morre (Figuras 3.6 e 3.7). No entanto, existem espécies com extrema longevidade, ou seja, maturam relativamente cedo e possuem vida longa (JARIC; GAČIĆ, 2012).

Froese e Binohlan (2000) apresentaram uma relação entre longevidade e idade de primeira maturação dada por:

$$\log_{10}(L) = 0,5496 + 0,957 \log_{10}(I_m); \quad (3.3)$$

sendo  $L$  a longevidade e  $I_m$  a idade de primeira maturação. Comparando a regressão linear em ambos os cenários na Figura 3.7, verificamos que os coeficientes lineares ficaram mais próximos que os coeficientes angulares em relação aos obtidos por Froese e Binohlan (2000). Os dados utilizados no artigo incluíram 267 espécies, dentre elas, apenas 5% são das ordens Characiformes e Siluriformes. Conforme esclarecido por Froese e Binohlan (2000), o conjunto de dados utilizado em seu estudo foi dominado por peixes ósseos perciformes, o que poderia reduzir a aplicabilidade a outros grupos de peixes. Isto pode explicar a diferença entre os valores dos coeficientes angulares obtidos com as simulações e com os dados experimentais utilizados por Froese e Binohlan (2000).

Embora existam espécies de longa vida que fogem da relação linear entre longevidade e idade de primeira maturação, a equação (3.3) é, sem dúvida uma ferramenta de avaliação útil para muitas espécies de peixes (JARIC; GAČIĆ, 2012). Os dados simulados seguiram o mesmo comportamento qualitativo que os apresentados por Froese e Binohlan (2000).

### 3.5 Conclusão

Os resultados encontrados seguiram o mesmo comportamento qualitativo dos resultados empíricos/teóricos descritos na literatura. Portanto, o modelo Santos, Martins e Pompeu

(2012) se mostra eficiente para descrever a dinâmica populacional de diferentes espécies cujo comprimento em função da idade se ajusta bem ao modelo de Von Bertalanffy e cuja dinâmica populacional segue as hipóteses apresentadas por He e Stewart (2001). No próximo capítulo é feito um estudo do efeito da pesca sobre a dinâmica populacional de espécies com diferentes histórias de vida.

## 4 INFLUÊNCIA DO TAMANHO E TAXA DE CRESCIMENTO DO PEIXE NO IMPACTO DA PESCA SOBRE POPULAÇÕES DE MIGRADORES NA AMÉRICA DO SUL

*O fato de a pesca causar evolução nas características dos peixes já não é mais colocada em dúvida. A questão crucial é compreender como essas mudanças ocorrem e quais serão as suas consequências. Neste capítulo testou-se a hipótese de que maiores tamanhos corporais e menores taxas de crescimento implicam em maiores efeitos da pesca sobre diferentes características populacionais. O modelo Santos, Martins e Pompeu (2012) foi utilizado para caracterizar as dinâmicas populacionais sem pesca e com pesca para espécies hipotéticas com diferentes tamanhos corporais e taxas de crescimento. Os resultados mostraram que, independente da espécie, nossa hipótese foi verificada, ou seja, espécies maiores e de menor taxa de crescimento foram as que apresentaram maiores efeitos da pesca sobre suas características populacionais.*

### 4.1 Introdução

Os vertebrados são representados por cerca de 55.000 espécies, e entre elas, mais de 31.000 são peixes (ESCHMEYER; FONG, 2010). Uma grande parte desta diversidade é encontrada nas águas doces da América do Sul, habitadas por mais de 4.000 espécies descritas (REIS; KULLANDER; FERRARIS, 2003). Portanto, esta região é considerada a mais diversa em relação à fauna de peixes de água doce (JUNK, 2007). Um modelo atual de história de vida para peixes (WINEMILLER, 1989) descreve as espécies como estrategistas “equilíbrio”, “oportunista” ou “sazonal”, sendo este último o que engloba as espécies migratórias.

Embora poucas espécies sul-americanas migrem longas distâncias (CAROLSFELD et al., 2003), elas são as espécies mais importantes para pescarias comerciais (GODINHO, 1993) e artesanais devido ao seu maior tamanho, abundância e valor de mercado (HOEINGHAUS et al., 2009). A migração ocorre em uma ampla gama de táxons sul-americanos, embora as migrações mais visíveis sejam principalmente associadas com Characiformes e Siluriformes.

As espécies migratórias sofrem várias ameaças na América do Sul, dentre elas destacam-se a perda de habitat e barreiras à migração em função da construção de reservatórios (PELICICE; POMPEU; AGOSTINHO, 2015), práticas agropecuárias inadequadas, poluição industrial, doméstica e agrícola, desmatamento, alteração e obstrução dos fluxos de rios, introdução



de espécies e sobrepesca (AGOSTINHO; GOMES; JR, 2003). Embora a energia hidrelétrica, o desvio de água, a mineração e a agricultura/aquicultura sejam mais impactantes, a pesca tem sido uma pressão constante sobre alguns estoques (PELICICE et al., in press) (Pelicice et al., in press), contribuindo para o esgotamento das unidades populacionais em diferentes bacias sul-americanas (CASTELLO et al., 2015; MATEUS et al., 2004).

As alterações causadas pela pesca em características de populações de peixes são comuns (LAW, 2000; CONOVER; MUNCH, 2002; ALLENDORF et al., 2008), e a sobrepesca de tamanho foi detectada para grandes migradores Characiformes e Siluriformes (CORRÊA et al., 2015; COSTA-PEREIRA; GALETTI, 2015). Uma expressão comum para tratar tais alterações é a evolução induzida pela pesca (FIE) (JORGENSEN et al., 2007). As mudanças genéticas causadas pela FIE são difíceis de reverter, se não irreversíveis, tornando a avaliação dos estoques de extrema importância (SWAIN; SINCLAIR; HANSON, 2007). Alguns autores, buscam através de modelos de dinâmica populacional, revelar características detalhadas dos estoques de peixes e, assim, compreender o papel da evolução induzida pela pesca (ARLINGHAUS; MATSUMURA; DIECKMANN, 2009; ENBERG et al., 2009; SANTOS; MARTINS; POMPEU, 2012; SOUZA; MARTINS; POMPEU, 2012).

Santos, Martins e Pompeu (2012) propuseram um modelo baseado no indivíduo, que leva em conta os efeitos evolutivos da pesca seletiva sobre a população explorada. Esse modelo é uma adaptação do modelo Penna (PENNA, 1995), baseado na biologia do Siluriforme *Pseudoplatystoma corruscans* um dos principais alvos nas capturas de peixes das bacias dos rios São Francisco e da Prata. Santos, Martins e Pompeu (2012) observaram que o modelo reproduziu as características da dinâmica da população, além de ajudar na compreensão dos efeitos da pesca seletiva. Para a mesma espécie, Souza, Martins e Pompeu (2012) simularam a dinâmica considerando diferentes cenários de pesca e ressaltaram a necessidade de, além do tamanho mínimo de captura, definir um limite máximo (janela de captura), no intuito de salvar os peixes de tamanho maior, preservando, assim, a variabilidade genética populacional das espécies exploradas.

Considerando que as espécies migradoras tem sido as mais afetadas pela pesca, neste trabalho o modelo proposto por Santos, Martins e Pompeu (2012), foi utilizado para caracterizar as dinâmicas populacionais sem pesca e com pesca para espécies hipotéticas com diferentes tamanhos corporais e taxas de crescimento. Testaremos então a hipótese de que para os peixes

de maiores tamanhos corporais e menores taxas de crescimento, maiores serão os efeitos da pesca sobre diferentes características populacionais.

## 4.2 Metodologia

O modelo proposto por Santos, Martins e Pompeu (2012) foi utilizado para caracterizar diferentes espécies. No modelo Penna (PENNA, 1995), quando o indivíduo atinge uma idade  $R$ , certamente, ele se torna maduro. Aqui, o indivíduo matura em um dado tamanho, com uma probabilidade de maturação  $m_i(L)$ . Essa probabilidade é dada por  $m_i(L) = \frac{1}{1+e^{-\beta_m(L-L_{im})}}$ , sendo  $\beta_m$  o coeficiente de inclinação da curva de maturidade e  $L_{im}$  o tamanho em que o indivíduo tem 50% de probabilidade de tornar-se maduro. O comprimento  $L_{im}$  é proporcional à taxa de crescimento  $k_i$  e ao comprimento assintótico  $L_\infty$  (HE; STEWART, 2001), ou seja,  $L_{im} = \beta \times k_i \times L_\infty$ . Como  $1/\beta$  define o valor máximo que a taxa de crescimento  $k_i$  pode assumir, a equação  $L_{im} = \beta \times k_i \times L_\infty$  garante que  $L_{im} < L_\infty$ . Dessa forma, foram realizadas simulações computacionais considerando diferentes valores para os parâmetros comprimento assintótico ( $L_\infty$ ) e  $\beta$ .

A dependência linear entre fecundidade ( $b$ ) e peso foi dada por uma equação diferente da proposta original do modelo Santos, Martins e Pompeu (2012), ou seja:  $b(P) = 2 \times P$ , sendo  $P$  o peso do indivíduo em  $kg$ . Note que, no momento em que o indivíduo matura, a equação  $b(P) = 1,0 + 2,0(P - P_{mat})$  fornecerá um número de filhos igual a 1, independente da idade em que o indivíduo maturou, pois, neste caso,  $P = P_{mat}$ , diferente da equação  $b(P) = 2 \times P$ , em que o número de filhos irá variar de acordo com a idade de maturação do indivíduo.

Para determinar a fecundidade é necessário conhecer a relação entre peso e comprimento. Das relações obtidas na literatura para várias espécies, verificamos que o peso é proporcional, em aproximação, a  $L^3$ . Observamos também que a constante de proporcionalidade entre peso e  $L^3$  podem variar bastante em relação a uma mesma espécie, como no caso do Pintado (MATEUS; PENHA, 2007; GODINHO et al., 1997). Assim, como não há uma relação única entre estas grandezas, dado que existe forte influência das condições ambientais para definição destas relações, optou-se por utilizar para todas as espécies a mesma equação para o peso, ou seja,  $P = 14 \times 10^{-6}L^3$  (relação obtida por Mateus e Penha (2007)). Além disto, para o cálculo do peso, o comprimento em função da idade para cada espécie foi obtido a partir da equação de

von Bertalanffy com o respectivo valor do parâmetro ( $L_\infty$ ). O parâmetro  $j_0$  assumiu o valor de  $-0,410$  (idade teórica em que o comprimento do Barbado é zero), sem perda de generalidade.

Cada simulação foi composta de 100.000 etapas temporais. No cenário com pesca, ela foi inserida a partir de  $t = 50000$  (tempo suficiente para que a população atinja uma estrutura etária estável), por meio da curva de seletividade logística  $S(L) = \frac{1}{1+e^{-0,6(L-LC)}}$ , sendo  $LC$  o comprimento mínimo de captura. Para cada espécie o valor de  $LC$  coincidiu com o comprimento médio da primeira maturação na simulação sem pesca.

Os demais parâmetros do modelo assumiram os seguintes valores:

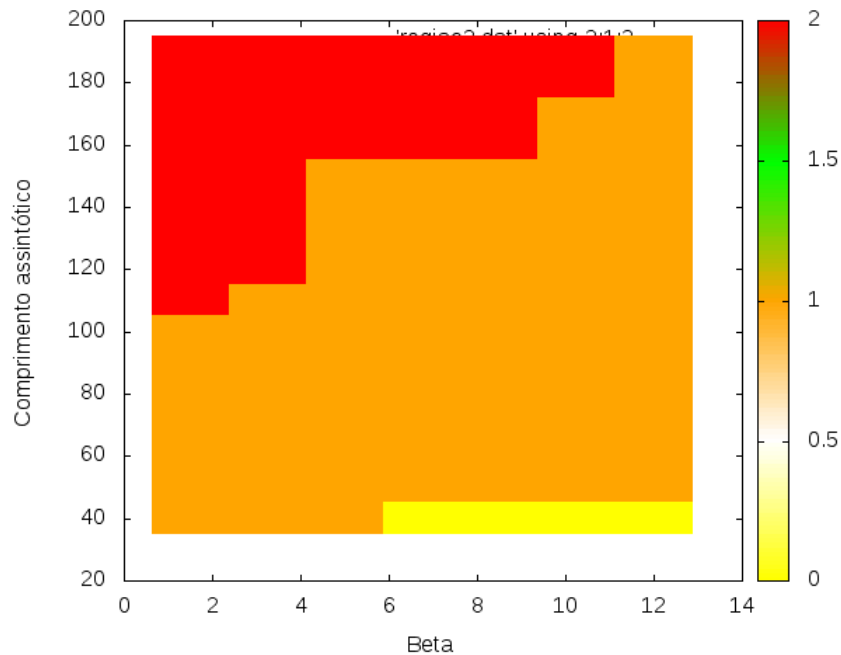
1.  $L_\infty$  variou de 40 *cm* a 190 *cm* (10 em 10);
2.  $T = 1$  (limite de mutações deletérias);
3.  $\omega = 0,5$  (probabilidade de mutação do fenótipo);
4.  $N_{max} = 100.000$  (capacidade de carga do ambiente);
5.  $M = 1$  (número de mutações);
6.  $\beta$  variou de 1 a 12 (1,5; 2,0; 4,0; 6,5; 9,0; 10,5; 12,0) (constante de proporcionalidade);
7.  $\beta_m = 0,5$  (coeficiente de inclinação da maturidade);
8.  $\gamma = 0,5$  (probabilidade de encontrar o indivíduo).

Na Figura 4.1 pode-se observar o conjunto  $L_\infty$  e  $\beta$  em que, a população extinguiu (região amarela), a população explodiu (região vermelha) e as populações possíveis (região laranja).

Para cada simulação foram obtidos os valores médios das variáveis taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ), idade de maturação ( $\bar{I}_m$ ), comprimento de maturação ( $\bar{L}_m$ ), tamanho da população ( $\bar{N}$ ), biomassa ( $\bar{B}$ ), biomassa desovante ( $\bar{B}_d$ ) e captura ( $\bar{C}$ ), considerando-se as últimas 20.000 etapas temporais, em que cada etapa temporal corresponde a um ano. A longevidade foi obtida através das curvas de sobrevivência nas últimas 20.000 etapas temporais (Tabela 4.1).

A análise de regressão múltipla foi utilizada para avaliar a relação entre o efeito da pesca sobre comprimento de maturação, idade de maturação e taxa de crescimento (variáveis dependentes) e, comprimento assintótico e  $\beta$  (variáveis independentes). Por meio da análise de variância verificou-se a significância estatística da relação entre o efeito da pesca e as variáveis independentes. Para as análises foi utilizado o software estatístico R (R-PROJECT, 2017) e

Figura 4.1 – Conjunto  $L_\infty$  e  $\beta$  em que a população extinguiu (região amarela), a população explodiu (região vermelha) e as populações possíveis (região laranja).



para a construção dos gráficos foi utilizado o pacote chamado “scatterplot3d” (LIGGES; MÄCHLER, 2002).

### 4.3 Resultados

Independentemente dos valores de  $\beta$  e  $L_\infty$ , os modelos com pesca apresentaram em geral importante redução nos valores médios do tamanho da população ( $\bar{N}$ ), biomassa ( $\bar{B}$ ) e biomassa desovante ( $\bar{B}_d$ ) das populações simuladas, além de decréscimo na longevidade ( $L$ ) e tamanho médio de maturação ( $\bar{L}_m$ ) (Tabela 4.1).

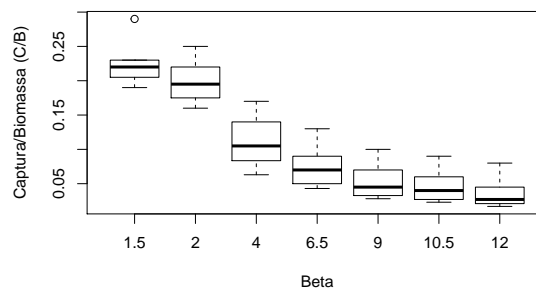
Quando comparada para diferentes valores de  $\beta$  e comprimento assintótico, observou-se que a porcentagem da população removida pela pesca (captura/biomassa) é menor em populações com menores taxas de crescimento (maior  $\beta$ ) e maiores tamanhos dos indivíduos. A variabilidade da razão captura/biomassa é mais homogênea para os diferentes  $\beta$ 's do que para os diferentes comprimentos assintóticos (Figura 4.2). No entanto, mesmo apresentando uma menor porção da população removida pela pesca, os efeitos desta atividade sobre o tamanho e idade de primeira maturação dos indivíduos foram bem mais acentuados nas populações com maiores tamanhos corporais (Figuras 4.3 (a) e 4.3 (b)). Mesmo efeito foi observado para a taxa de crescimento, embora para este fator, mesmo para valores inferiores de comprimento assintó-

Tabela 4.1 – Valores médios dos diferentes parâmetros avaliados em função dos valores de  $\beta$  e  $L_\infty$  para os cenários sem pesca (SP) e com pesca (CP): taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ), idade de maturação ( $\bar{I}_m$ ), comprimento de maturação ( $\bar{L}_m$ ), tamanho da população ( $\bar{N}$ ), biomassa ( $\bar{B}$ ), biomassa desovante ( $\bar{B}_d$ ), captura ( $\bar{C}$ ), razão entre biomassa desovante e biomassa total ( $\bar{B}_d/\bar{B}$ ), razão entre captura e biomassa ( $\bar{C}/\bar{B}$ ) e longevidade ( $L$ ).

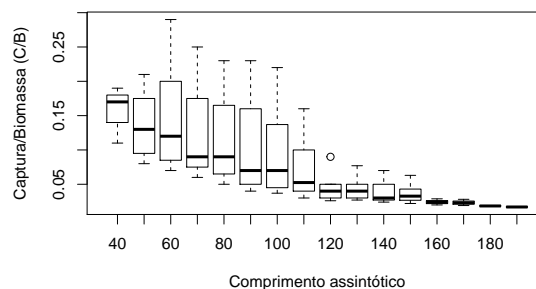
$\beta$ $L_\infty$	1,5				12,0			
	40		100		50		190	
Valores médios	SP	CP	SP	CP	SP	CP	SP	CP
$\bar{k}$ (ano <sup>-1</sup> )	0,4808	0,4815	0,3956	0,3665	0,0596	0,0514	0,04444	0,0362
$\bar{I}_m$ (ano)	4,30	4,20	2,13	2,03	21,27	23,67	16,81	15,37
$\bar{L}_m$ (cm)	35,79	35,61	63,00	58,87	36,26	35,54	100,91	82,04
$\bar{N}$	21950,6	12358,3	55295,2	50595,8	8325,5	1427,9	22486,0	20992,8
$\bar{B}$ (ton)	6,57	3,43	54,95	42,93	1,39	0,24	19,94	12,76
$\bar{B}_d$ (ton)	3,27	1,10	22,24	15,51	0,54	0,03	2,74	2,35
$\bar{B}_d/\bar{B}$ (ton)	0,50	0,32	0,40	0,36	0,39	0,13	0,14	0,18
$\bar{C}$ (ton)	–	0,65	–	9,38	–	0,02	–	0,2
$\bar{C}/\bar{B}$ (ton)	–	0,19	–	0,21	–	0,08	–	0,02
$L$ (anos)	14	9	8	6	38	29	27	23

tico forte influência da pesca já pode ser sentido (Figura 4.3 (c)). Vale salientar, como foi visto no capítulo anterior que, maiores comprimentos assintóticos, em geral, implicam em menores taxas de crescimento.

Figura 4.2 – Box-plot para a razão captura e biomassa  $\bar{C}/\bar{B}$ .



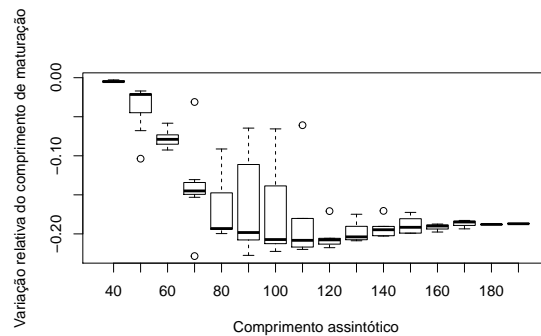
(a) Box-plot para a razão captura e biomassa  $\bar{C}/\bar{B}$  em função de  $\beta$  variando-se os  $L_\infty$ 's.



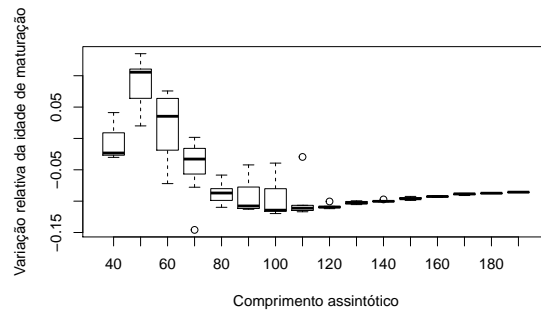
(b) Box-plot para a razão captura e biomassa  $\bar{C}/\bar{B}$  em função de  $L_\infty$  variando-se os  $\beta$ 's.

Para o efeito da pesca sobre o tamanho de primeira maturação, idade de primeira maturação e taxa de crescimento observa-se para diferentes comprimentos assintóticos diferentes distribuições dos dados. Sendo que, para o comprimento assintótico maior que 120 todas as situações apresentam uma variabilidade pequena que pode ser explicada pelo menor número de dados (Figura 4.3).

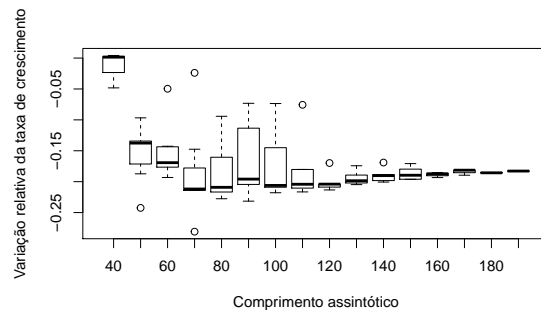
Figura 4.3 – Box-plot para o efeito da pesca sobre as características comprimento de maturação, idade de maturação e taxa de crescimento em função do comprimento assintótico variando-se os  $\beta$ 's.



(a) Box-plot para a variação relativa do comprimento de maturação  $\left(\frac{L_{mcp} - L_{msp}}{L_{msp}}\right)$ .



(b) Box-plot para a variação relativa da idade de maturação  $\left(\frac{I_{mcp} - I_{msp}}{I_{msp}}\right)$ .

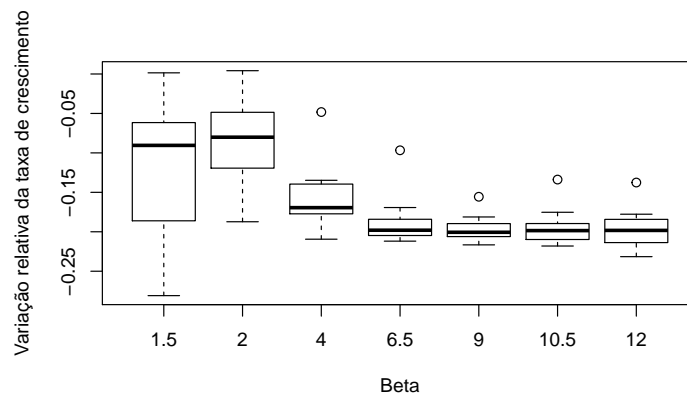


(c) Box-plot para a variação relativa da taxa de crescimento  $\left(\frac{K_{cp} - K_{sp}}{K_{sp}}\right)$ .

Quando comparados os efeitos da pesca sobre populações com diferentes valores de  $\beta$ , observou-se que, quanto menor a taxa de crescimento (maior  $\beta$ ), maior e mais previsível é o

efeito da pesca (Figura 4.4). Adicionalmente, quanto mais lentamente o peixe cresce, menos variável é o efeito da pesca. Neste caso, os outliers para os betas 4,0; 6,5; 9,0; 10,5 e 12 correspondem aos menores comprimentos assintóticos simulados (40 cm, 50 cm, 50 cm, 50 cm, 50 cm, respectivamente).

Figura 4.4 – Box-plot para a variação relativa da taxa de crescimento  $\left(\frac{\overline{K_{cp}} - \overline{K_{sp}}}{\overline{K_{sp}}}\right)$  em função de  $\beta$  variando-se os comprimentos assintóticos ( $L_\infty$ ).



Para uma melhor compreensão da relação entre o efeito da pesca sobre características populacionais e os parâmetros, comprimento assintótico ( $L_\infty$ ) e  $\beta$ , procedeu-se a análise de regressão linear múltipla. Considerando o efeito da pesca sobre o comprimento de maturação através da razão  $\frac{\overline{L_{mcp}} - \overline{L_{msp}}}{\overline{L_{msp}}}$ , obteve-se que a regressão explicou 50% da variação nos dados. As variáveis predictoras,  $L_\infty$  e  $\beta$ , foram significativas a  $\alpha = 0,001$  e  $= 0,01$ , respectivamente (Tabela 4.2). Para o efeito da pesca sobre a idade de maturação considerou-se a razão  $\frac{\overline{I_{mcp}} - \overline{I_{msp}}}{\overline{I_{msp}}}$ , em que a regressão explicou 73% da variação nos dados. As variáveis predictoras,  $L_\infty$ ,  $L_\infty^3$ ,  $\beta$  e  $L_\infty \times \beta$  foram significativas a  $\alpha = 0,001$  (Tabela 4.3). Para o efeito da pesca sobre a taxa de crescimento através da razão  $\frac{\overline{K_{cp}} - \overline{K_{sp}}}{\overline{K_{sp}}}$ , a regressão explicou 39% da variação nos dados. As variáveis predictoras,  $L_\infty$ ,  $\beta$  e  $L_\infty \times \beta$  foram significativas a  $\alpha = 0,05; 0,001$  e  $0,05$ , respectivamente (Tabela 4.4). O  $R^2$  mais baixo foi obtido para o efeito da pesca sobre a taxa de crescimento que sabe-se, mesmo para valores inferiores de comprimento assintótico sofre forte influência da pesca e daí, a dificuldade de se ajustar um bom modelo. Mesmo obtendo  $R^2$  relativamente baixos foi possível verificar que as variáveis predictoras  $L_\infty$  e  $\beta$  afetam o efeito da pesca sobre as características comprimento de maturação, idade de maturação e taxa de crescimento.

A normalidade dos resíduos foi verificada pelo teste de Shapiro-Wilk para o efeito da pesca sobre o comprimento de maturação e idade de maturação,  $W = 0.97834$ ,  $p\text{-value} = 0.1988$

Tabela 4.2 – Coeficiente e significância do teste para regressão linear múltipla para prever o efeito da pesca sobre o comprimento de maturação ( $R^2 = 50,69$ )

	Estimate	Std. Error
(Intercept)	-0.0123622	0.0164608
$I(L_\infty)$	-0.0009904 ***	0.0001563
$I(\beta)$	-0.0050335 **	0.0016108

Tabela 4.3 – Coeficiente e significância do teste para regressão linear múltipla para prever o efeito da pesca sobre a idade de maturação ( $R^2 = 73,28$ )

	Estimate	Std. Error
(Intercept)	1.130e-01***	2.596e-02
$I(L_\infty)$	-2.977e-03***	3.334e-04
$I(L_\infty^3)$	9.098e-08***	9.944e-09
$I(\beta)$	1.937e-02***	3.571e-03
$I(L_\infty * \beta)$	-1.903e-04***	3.803e-05

Tabela 4.4 – Coeficiente e significância do teste para regressão linear múltipla para prever o efeito da pesca sobre a taxa de crescimento ( $R^2 = 38,93$ )

	Estimate	Std. Error
(Intercept)	-3.578e-02	3.158e-02
$I(L_\infty)$	-8.786e-04*	3.561e-04
$I(\beta)$	-1.524e-02***	3.794e-03
$I(L_\infty * \beta)$	8.140e-05*	3.865e-05

e  $W = 0,99017$ ,  $p\text{-value} = 0,8114$ ; respectivamente. Para o efeito da pesca sobre a taxa de crescimento não verificou-se a normalidade dos resíduos, porém sabe-se que o teste F é robusto a não normalidade dos resíduos (BOX; WATSON, 1962).

Nas Figuras 4.5, 4.6 e 4.7 são apresentadas o efeito da pesca para o comprimento de maturação idade de maturação e taxa de crescimento.

#### 4.4 Discussão

No presente trabalho, observou-se forte efeito da taxa de crescimento (a partir do  $\beta$ ) e do comprimento assintótico ( $L_\infty$ ) nos efeitos da pesca sobre as populações. Em geral, populações de espécies simuladas de maior tamanho e de crescimento mais lento, apesar de apresentarem menor proporção da população removida pela pesca, foram mais susceptíveis às alterações impostas por esta atividade, apresentando diminuição mais acentuada dos tamanhos de maturação ( $L_m$ ), idade de maturação ( $I_m$ ) e taxas de crescimento ( $k$ ).

A principal consequência da pesca é o aumento da mortalidade total, já que as remoções por pesca são adicionais às outras fontes de mortalidade (BEVERTON; HOLT, 1957). Além



Figura 4.5 – Efeito da pesca sobre o comprimento de maturação para os diferentes  $\beta XL_{\infty}$ .

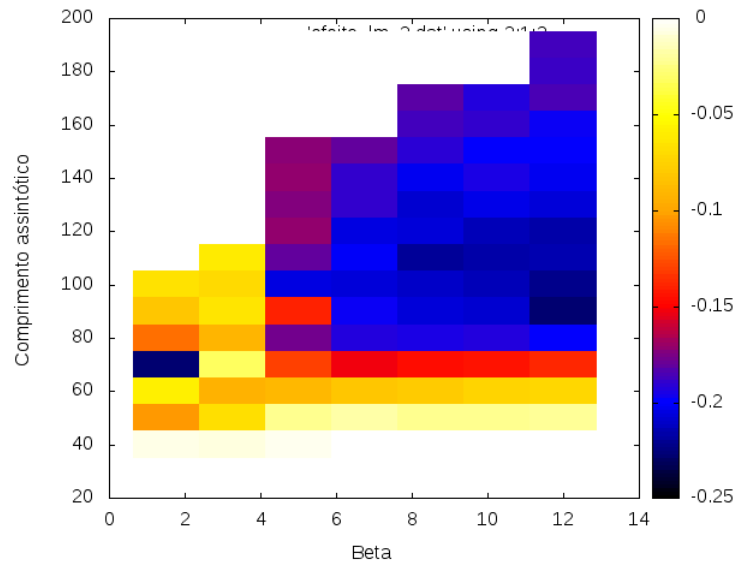
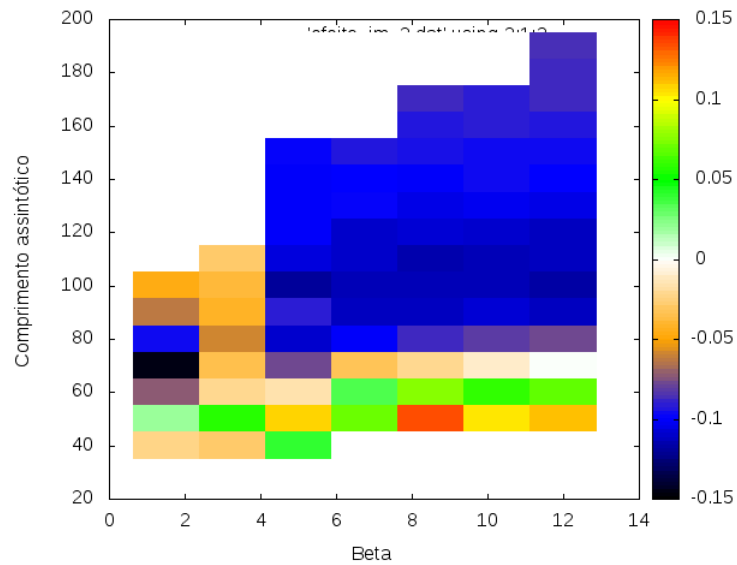
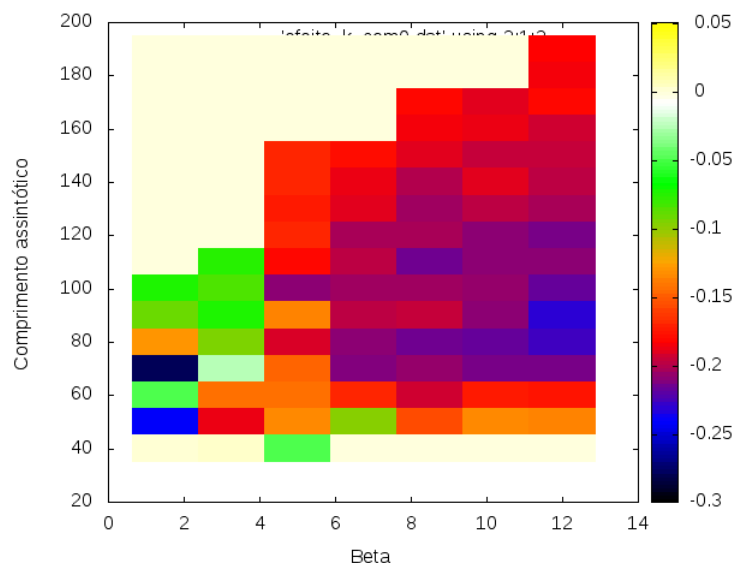


Figura 4.6 – Efeito da pesca sobre a idade de maturação para os diferentes  $\beta XL_{\infty}$ .



disso, a remoção de indivíduos maiores e conseqüentemente mais velhos, através da pesca seletiva, altera a composição demográfica de uma unidade populacional para um domínio de peixes mais novos e menores com uma estrutura truncada da idade e do tamanho (JORGENSEN et al., 2007; BERKELEY et al., 2004; LONGHURST, 2002). As mudanças em características de populações de peixes causadas pela pesca (evolução induzida pela pesca) são inevitáveis (LAW, 2000; JORGENSEN et al., 2007; ALLENDORF et al., 2008) e tornam mais difícil propor um manejo adequado (ALLENDORF et al., 2008). Portanto, é de extrema importância compreender como as mudanças evolutivas ocorrerão e quais suas conseqüências (JORGENSEN et al., 2007). A relação entre a intensidade do efeito da pesca e a história de vida de cada espécie, ob-

Figura 4.7 – Efeito da pesca sobre a taxa de crescimento para os diferentes  $\beta XL_{\infty}$ .



servada neste estudo, também é relatada por Heino e Godø (2002), sendo que, espécies grandes e com maturação tardia, em geral, estão mais predispostas a declínios do que espécies menores e maturação precoce.

De forma geral, há uma relação negativa não linear entre taxa de crescimento e idade de maturação, ou seja, menores taxas de crescimento implicam em idades de maturação mais avançada (HE; STEWART, 2001). Em relação a idade de maturação, quando esta ocorre mais tarde, a longevidade aumenta, mas a população se estabiliza em tamanhos menores (PENNA, 1995). O aumento da mortalidade, em geral, favorece a evolução em direção a maturação mais precoce, e em um tamanho menor (JORGENSEN et al., 2007; ZIMMERMANN; JØRGENSEN, 2015). Neste estudo, embora o comprimento de maturação tenha diminuído para todas as histórias de vida testadas, a idade de maturação aumentou para pequenos comprimentos assintóticos, aspecto que também havia sido descrito em literatura (ZIMMERMANN; JØRGENSEN, 2015).

Uma característica que também sofre o efeito da evolução induzida pela pesca seletiva é a taxa de crescimento, na direção de tornar o crescimento dos peixes mais lento (CONOVER; MUNCH, 2002; HEINO; GODØ, 2002). Segundo Agostinho, Gomes e Pelicice (2007), esse fenômeno tem explicação genética: os indivíduos maiores da população possuem aparato genético ligeiramente diferente que, de forma geral, lhes confere maior rapidez no crescimento. Como esses indivíduos foram subtraídos da população, a característica foi eliminada.

Apesar de corresponderem às espécies que tiveram maiores alterações nos parâmetros populacionais com a pesca, nos maiores comprimentos assintóticos a biomassa desovante foi a menos afetada (Tabela 4.1). Neste cenário, a evolução da pesca induziu os peixes a uma maturação mais precoce. Assim, uma maior proporção da biomassa de peixes maduros passa a não ser afetada pela pesca, conduzindo a uma captura menor (ZIMMERMANN; JØRGENSEN, 2015). Por outro lado, quando os peixes crescem mais rápido, eles se tornam maduros mais precocemente, e suas populações acabam por apresentar uma maior biomassa desovante.

#### **4.5 Conclusão**

Neste capítulo, medimos a intensidade do efeito de pesca para espécies com diferentes histórias de vida. Independente da espécie, observamos que a pesca causa alterações na dinâmica populacional, mas, corroborando nossa hipótese, espécies maiores e de menor taxa de crescimento foram as com maiores efeitos observados sobre suas características populacionais. Assim, ressaltamos a importância de que migradores de maior porte tenham sua pesca avaliada e acompanhada com maior cuidado, pois além de serem as mais susceptíveis às modificações hidrológicas nas bacias de drenagem (POMPEU; AGOSTINHO; PELICICE, 2012), também são as mais sensíveis aos efeitos da pesca.

## 5 COMPORTAMENTO DO ESTOQUE DO BARBADO EM DIFERENTES NÍVEIS DE PESCA

*Dentre as espécies que sofrem o efeito da pesca seletiva, destaca-se o Barbado (*P. Pirinampu*) que é um dos principais alvos nas capturas de peixes de água doce na América do Sul. Neste capítulo estudou-se a dinâmica populacional de tal espécie sem pesca e sob diferentes níveis de pesca, utilizando o modelo proposto por Santos, Martins e Pompeu (2012). Nos capítulos anteriores a constante de proporcionalidade entre fecundidade e peso se manteve a mesma. Neste capítulo foram considerados dois valores para esta constante de proporcionalidade, a qual foi denominada *Quali* ( $Quali = 0,7$  e  $Quali = 2,0$ ). O objetivo foi de verificar quais são os efeitos da pesca do peixe submetido a mesma capacidade de carga porém, com diferentes respostas fisiológicas no que diz respeito a fecundidade. Nos cenários sem pesca e com níveis de pesca mais baixo, verificou-se que as diferentes equações para a fecundidade provocaram alterações maiores nos parâmetros populacionais (biomassa, biomassa desovante, tamanho populacional) do que nos parâmetros biológicos (taxa de crescimento, comprimento de maturação e idade de maturação). Entretanto, com uma pesca mais intensa notou-se uma queda mais acentuada nos parâmetros biológicos para  $Quali = 2,0$ .*

### 5.1 Introdução

A pesca, atividade de destaque no cenário mundial, tem como principal consequência sobre um estoque o aumento da mortalidade total, já que as remoções por pesca são adicionais à outras fontes de mortalidade (BEVERTON; HOLT, 1957). Além disso, a seleção de indivíduos maiores causa uma redução ou remoção das classes de idade mais velhas, removendo os peixes que são geneticamente predispostos ao crescimento rápido e favorecendo aqueles com crescimento mais lento (BERKELEY et al., 2004).

O declínio dos estoques pesqueiros de espécies comerciais tem sido documentado em diversas regiões do mundo (GARCIA, 2006). Estudos mostram que a pesca pode explicar as possíveis alterações em algumas características dos peixes, além de diminuir a produtividade da população (CONOVER; MUNCH, 2002; LAW, 2000; BERKELEY et al., 2004).

No Brasil, o grande número de reservatórios artificiais tornam ainda mais delicada a gestão dos estoques, já que essas obras modificam a dinâmica natural dos recursos pesqueiros (AGOSTINHO; GOMES; PELICICE, 2007). Além disso, outros fatores que também compro-

metem os estoques são desmatamentos, práticas agropecuárias inadequadas, variações naturais (períodos de pequena cheia), dentre outros (CATELLA, 2003).

Dentre os peixes que vêm sofrendo o efeito da pesca seletiva, destaca-se o Barbado (*Pinirampus pirinampu*) que, segundo Mateus e Penha (2007), é um dos principais alvos nas capturas de peixes de água doce da América do Sul e apresenta alto valor comercial (ALHO; REIS, 2017). O Barbado é nativo nesta região e possui destaque nas bacias hidrográficas da Amazônia, Essequibo, Orinoco e do Paraná. Na bacia do Paraná, principalmente na região do reservatório de Itaipu, o Barbado é uma das espécies mais capturadas (AGOSTINHO; OKADA; GREGORIS, 1999).

Modelos de dinâmica populacional ajudam a compreender os efeitos evolutivos da pesca seletiva em traços da história de vida e, por esse motivo, são bastante utilizados (ARLINGHAUS; MATSUMURA; DIECKMANN, 2009; ENBERG et al., 2009; MATSUMURA; ARLINGHAUS; DIECKMANN, 2011; SANTOS; MARTINS; POMPEU, 2012). O modelo proposto por Santos, Martins e Pompeu (2012) é uma adaptação do modelo Penna (PENNA, 1995), inicialmente baseado na biologia do Pintado (*P. corruscans*). Tal modelo, se mostrou eficiente para estudar os efeitos evolutivos da pesca seletiva sobre a população explorada.

No trabalho de Santos, Martins e Pompeu (2012), foram considerados fixas duas probabilidades, a de ocorrência de mutação para o fenótipo ( $\omega = 0,5$ ) e a do peixe ser encontrado ( $\gamma = 0,52$ ). Dando continuidade, Ribeiro (2012) estudou a dinâmica populacional do Pintado, analisando os efeitos da variação na probabilidade de mutação para o fenótipo ( $\omega$ ) e a do peixe ser encontrado ( $\gamma$ ), isoladamente e conjuntamente. Ribeiro (2012) notou que há uma diminuição nas características fenotípicas e populacionais (exceto captura) quando é considerado o aumento na taxa de mutação e esforço de pesca. Ribeiro (2012) também observou que para as taxas de mutação  $\omega = 0,1; 0,3$  e  $0,5$ , aumentando a probabilidade do peixe ser encontrado, houve uma estabilização da captura e não uma redução, conforme era esperado (ANDERSON; SEIJO, 2010). A redução na captura foi observada apenas para taxa de mutação ( $\omega = 0,001$ ).

Até o momento não existem dados experimentais a respeito da fertilidade em função do peso para a espécie Barbado (GONZALEZ, 2014). Neste trabalho avaliou-se a importância de conhecer tal função e, para isso, foram utilizadas duas equações lineares com diferentes coeficientes angulares para a função fertilidade. Além disso, foi proposta uma adaptação ao modelo Santos, Martins e Pompeu (2012) para aumentar o esforço de pesca e assim, estudar o efeito de altos níveis de mortalidade por pesca nas características da espécie Barbado.

## 5.2 Metodologia

O modelo proposto por Santos, Martins e Pompeu (2012) foi utilizado para simular a dinâmica populacional do Barbado submetido a diferentes esforços de pesca. Para isto, foram utilizados os dados biológicos da espécie, no que se refere aos parâmetros  $L_\infty$  (comprimento assintótico) e  $j_0$  (idade teórica em que o comprimento é zero), como apresentados na tabela 2.1 assim como a relação entre peso e comprimento,  $P(L) = 14,0 \times 10^{-6} L^{2,945}$ , obtida por Mateus e Penha (2007).

Sabe-se que a fecundidade nos peixes está altamente correlacionada com o peso (FROESE; BINOHLAN, 2000). Na ausência de dados experimentais para o Barbado, Gonzalez (2014) adotou a seguinte relação para a fertilidade ( $b$ ):

$$b(P) = 2,0P, \quad (5.1)$$

sendo  $P$  o peso em  $kg$  do indivíduo. Neste trabalho, assumimos que a fertilidade do Barbado é uma função linear do peso, dada por:

$$b(P) = (Quali)P \quad (5.2)$$

sendo  $Quali$  um novo parâmetro do modelo. Foram considerados aqui dois valores para o parâmetro  $Quali$ , 0,7 e 2,0.

Ribeiro (2012) estudou o comportamento da captura para diferentes esforços e observou que para as taxas de mutação  $\omega = 0,1; 0,3$  e  $0,5$  houve uma estabilização na captura e não uma redução com o aumento do esforço, conforme era esperado (ANDERSON; SEIJO, 2010). Como a probabilidade de encontrar o indivíduo ( $\gamma$ ) (parâmetro associado ao esforço de pesca) é, pela própria definição, no máximo 1, a forma como a pesca é implementada no modelo proposto por Santos, Martins e Pompeu (2012) não permite maiores valores para o esforço de pesca. Neste trabalho propõe-se a implementação do número de barcos ( $NB$ ). Desta forma, o peixe será testado para pesca  $NB$  vezes e, para cada um dos barcos, será encontrado com uma probabilidade  $\gamma$ , aumentando portanto, a pressão de pesca.

Duas características importantes da população para avaliação dos níveis dos estoques pesqueiros são a biomassa (peso do número total de peixes) e a biomassa desovante (biomassa

dos indivíduos em idades reprodutivas). Dessa forma, para cada etapa temporal  $t$ , foram calculadas as biomassas, de acordo com as funções

$$B(t) = \sum_{j=1}^{j=N(t)} P_j, \quad (5.3)$$

$$B_d(t) = \sum_{j=1}^{j=N_d(t)} P_{d,j}, \quad (5.4)$$

em que  $B(t)$  é a biomassa da população,  $N(t)$  é o tamanho da população na etapa temporal  $t$ ,  $P_j$  é o peso do indivíduo  $j$ ,  $B_d(t)$  é a biomassa desovante,  $N_d(t)$  é o número de indivíduos maduros na etapa temporal  $t$  e  $P_{d,j}$  é o peso do indivíduo maduro  $j$ .

Para compreender a evolução temporal do estoque (tamanho populacional e biomassa) no cenário sem pesca foram realizadas simulações com 50000 etapas temporais, tempo suficiente para que a população atinja uma estrutura etária e uma distribuição de fenótipos estáveis. Foram escolhidos aleatoriamente 500 indivíduos desta população, para constituírem a população inicial que será o objeto de estudo no cenário sem pesca. Esta população inicial foi observada num período de 150000 etapas temporais. Já no cenário com pesca, além das 50000 etapas temporais sem pesca, a população foi submetida à pesca por um período de 100000 etapas temporais. Desta população, foram escolhidos aleatoriamente 500 indivíduos para constituírem a população inicial que foi o objeto de estudo no cenário com pesca. Esta população inicial foi observada num período de 50000 etapas temporais.

No cenário sem pesca após a população atingir uma estrutura etária e distribuição de fenótipos estáveis ( $t = 50.000$ ), foram construídos os gráficos da evolução temporal da biomassa, variação da biomassa em função da biomassa, os histogramas da idade de maturação e comprimento de maturação e a distribuição fenotípica no período de crescimento do estoque ( $t = 50.000$  a  $t = 50100$ ).

No cenário com pesca foi adotada a curva de seletividade logística:

$$S(L) = \frac{1}{1 + e^{-0,6(L-60)}}, \quad (5.5)$$

que estabelece 60 cm como o comprimento mínimo de captura (Lei 9893/13-MT). A captura, ou seja, o peso total de peixes capturados, por se tratar de informação quantitativa relevante para os pescadores e gestores, foi calculada em cada etapa temporal pela expressão:

$$C(t) = \sum_{j=1}^{j=N_c(t)} P_{jc} \quad (5.6)$$

em que  $N_c(t)$  é o tamanho da população de pescado na etapa temporal  $t$  e  $P_{jc}$  é o peso do indivíduo capturado  $j$ .

Para cálculo dos valores médios das variáveis de interesse foram consideradas as últimas 20000 etapas temporais.

Os parâmetros do modelo assumiram os seguintes valores:

1.  $T = 1$  (limite de mutações deletérias);
2.  $M = 1$  (número de mutações);
3.  $\omega = 0,5$  (probabilidade de mutação do fenótipo);
4.  $N_{max} = 100.000$  (capacidade de carga do ambiente);
5.  $L_{\infty} = 90,6 \text{ cm}$  (comprimento assintótico);
6.  $j_0 = -0,410$  ano (idade teórica em que o comprimento é zero);
7.  $\beta = 2,0 \text{ ano}^{-1}$  (constante de proporcionalidade);
8.  $\beta_m = 0,5$  (coeficiente de inclinação da maturidade);
9.  $\gamma$  (probalidade do indivíduo ser encontrado) para  $Quali = 0,7$  foram 0,1; 0,2; 0,3; 0,4; 0,5; 0,6; 0,7; 0,8 e 0,9 e para  $Quali = 2,0$  foram 0,1; 0,2; 0,3; 0,4; 0,5; 0,6; 0,7; 0,8; 0,9 e 0,99;
10. NB (número de barcos) para  $quali = 0,7$  foram 1, 2, 3, 8, 60 e 160 e para  $quali = 2,0$  foram 1, 2, 3, 8, 60, 160, 500 e 1000.

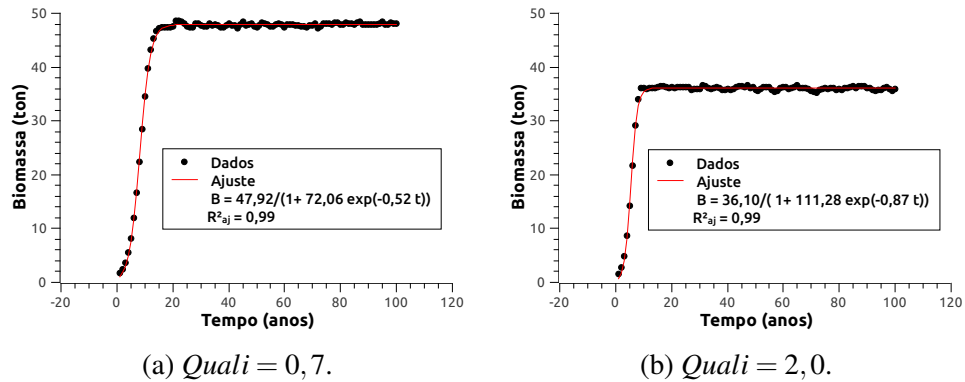
## 5.3 Resultados

### 5.3.1 Resultados sem pesca

A evolução temporal da biomassa para  $Quali = 0,7$  e  $Quali = 2,0$  seguem o modelo de Verhulst. A população gerada com a equação de fecundidade  $Quali = 0,7$  estabiliza em uma biomassa assintótica maior porém, com uma taxa intrínseca de crescimento menor (Figura 5.1).



Figura 5.1 – Evolução temporal da biomassa sem pesca.



As equações de fecundidade geram diferenças nas distribuições da idade de maturação, comprimento de maturação e fenotípica (Figuras 5.2, 5.3 e 5.4). Observa-se que a distribuição fenotípica com  $Quali$  maior ( $Quali = 2,0$ ) possui menor variabilidade (Figuras 5.4). Na próxima seção, veremos que para altos níveis de pesca a taxa de crescimento sofrerá um decréscimo maior para o  $Quali = 2,0$ . Tal situação pode ser explicada pela menor diversidade genética.

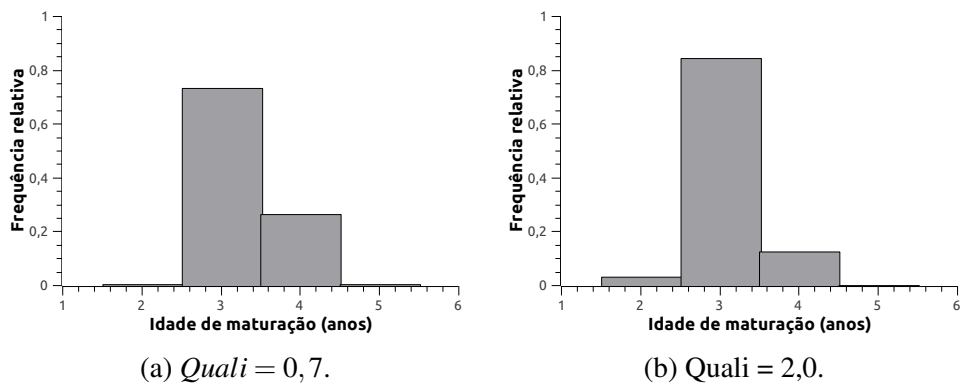
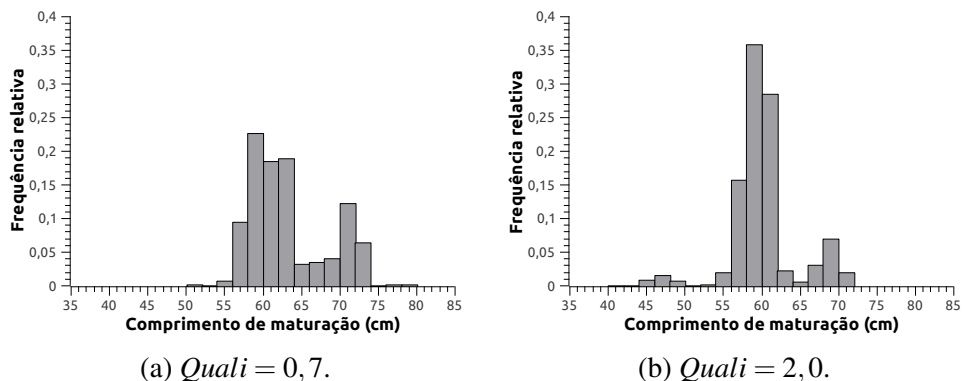
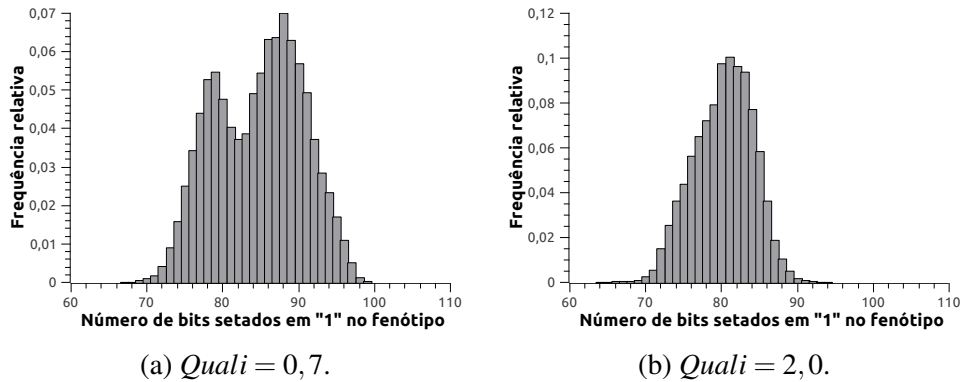
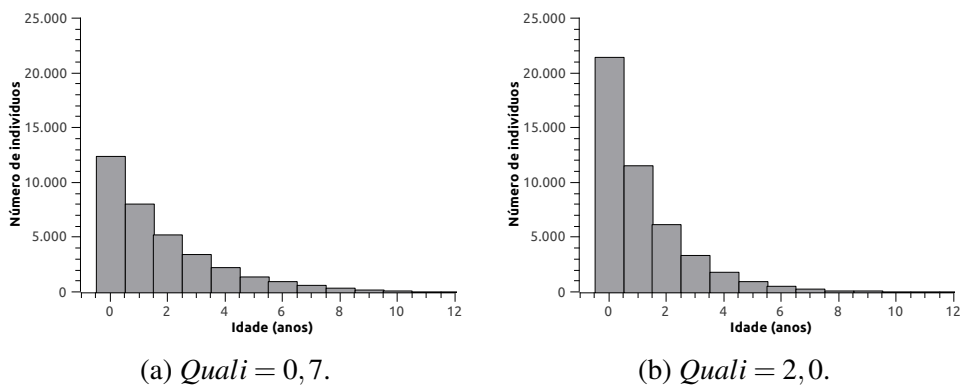
Figura 5.2 – Histograma da idade de maturação ( $t = 50100$ ).Figura 5.3 – Histograma do comprimento de maturação ( $t = 50100$ ).

Figura 5.4 – Distribuição fenotípica ( $t = 50100$ ).

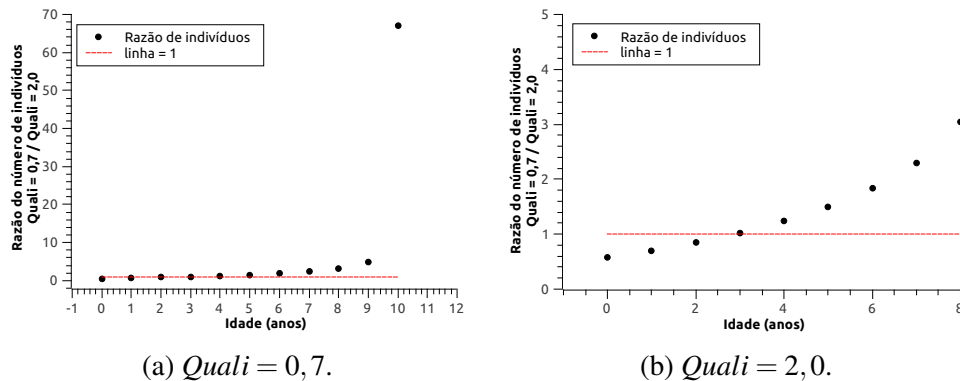
Como já dito, a taxa intrínseca de crescimento é maior para a equação de fertilidade  $Quali = 2,0$  (Figura 5.1), conforme esperado. No entanto, o tamanho da população (em biomassa) atinge no equilíbrio um valor maior com  $Quali = 0,7$ . Vale salientar que, a capacidade de carga do ambiente ( $N_{max}$ ) adotada é dada em número de indivíduos e foi a mesma para ambas as situações, implicando em distribuições etárias diferentes. Em  $Quali = 2,0$  há mais indivíduos nas idades iniciais (com menor contribuição para a biomassa) e, menos indivíduos em idades mais avançadas (com maior contribuição para a biomassa) em comparação com  $Quali = 0,7$  (Figuras 5.5 e 5.6).

Figura 5.5 – Histograma do número de indivíduos para cada idade.



Na Tabela 5.1 encontram-se os valores médios do tamanho da população ( $\bar{N}$ ), da biomassa ( $\bar{B}$ ), da biomassa desovante ( $\bar{B}_d$ ), da taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ), do comprimento de maturação ( $\bar{L}_m$ ), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$ ), e longevidade, do estoque de Barbado para as duas equações de fertilidade utilizadas no trabalho. Os valores médios dos parâmetros populacionais simulados com base na equação linear da fertilidade em função do peso para  $Quali = 0,7$  são maiores que os de  $Quali = 2,0$ , exceto para o tamanho da população. Observa-se também que,

Figura 5.6 – Razão entre o número de indivíduos da população gerada com equação de fertilidade  $Quali = 0,7$  e  $Quali = 2,0$  em função da idade.



os parâmetros populacionais ( $\bar{N}$ ,  $\bar{B}$ ,  $\bar{B}_d$ ) se diferenciaram mais do que os parâmetros biológicos ( $\bar{k}$ ,  $\bar{L}_m$ ,  $\bar{I}_m$ ).

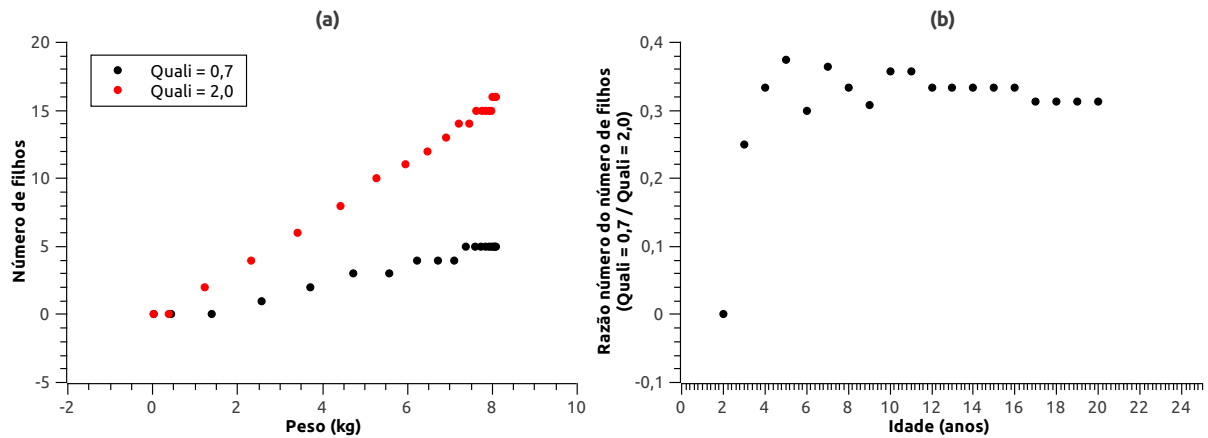
Tabela 5.1 – Valores médios do tamanho da população ( $\bar{N}$ ), da biomassa ( $\bar{B}$ ), da biomassa desovante ( $\bar{B}_d$ ), da taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ), do comprimento de maturação ( $\bar{L}_m$ ), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$ ), e longevidade, do estoque de Barbado.

Valores médios	$Quali = 0,7$	$Quali = 2,0$
$\bar{N}$	34692,8	46004,5
$\bar{B}(t)$	47,88	35,49
$\bar{B}_d$	24,86	14,13
$\bar{k}$ (ano <sup>-1</sup> )	0,33	0,31
$\bar{L}_m$ (cm)	63,21	59,71
$\bar{I}_m$ (anos)	3,27	3,08
Longevidade	11	10

Na Figura 5.7, encontra-se o gráfico das duas equações de fertilidade utilizadas ( $Quali = 0,7$  e  $2,0$ ). Para uma melhor visualização, apresenta-se também, a razão entre o número de filhos para  $Quali = 0,7$  e  $Quali = 2,0$ . Note que, na idade 2 anos a razão obtida é 0, já que número de filhos na idade 2 é 0 para a equação com coeficiente menor ( $Quali = 0,7$ ) e 2 para a outra equação.

A partir da taxa de crescimento média para cada cenário, foram construídos os gráficos do comprimento em função da idade (equação 2.23) e peso em função da idade (equação 2.1), respectivamente (Figura 5.8). Pode-se dizer que, para as duas equações de fertilidade, a maioria dos peixes maturam na idade de 3 anos (Figura 5.2). Nessa idade os peixes possuem um comprimento médio de 61, 2 cm e 59,1 cm (Figura 5.8 (a)), peso de 2,56 kg e 2,31 kg (Figura 5.8 (b)) e geram 1 e 4 filhos, para  $Quali = 0,7$  e  $Quali = 2$ , respectivamente. Vale ressaltar que,

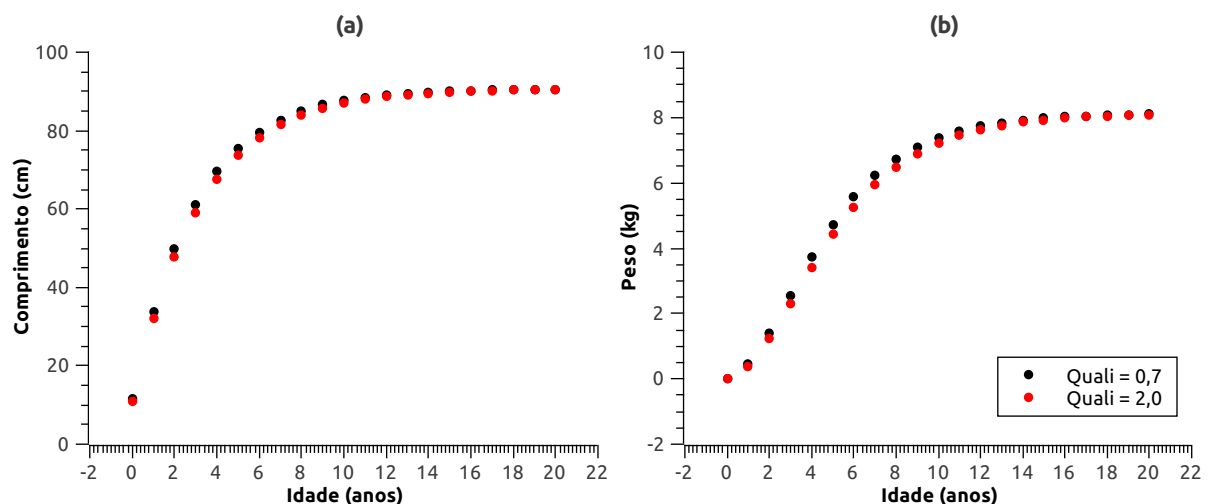
Figura 5.7 – (a) Gráficos da fertilidade em função do peso para  $Quali = 0,7$  e  $Quali = 2,0$  e (b) Razão entre o número de filhos para  $Quali = 0,7$  e  $Quali = 2,0$ .



apesar de, nos dois cenários a maioria dos peixes maturar na idade de 3 anos, a distribuição da idade de maturação não é a mesma (Figura 5.2) .

Na situação sem pesca, a única vantagem de se gerar mais descendentes ( $Quali = 2,0$ ) é aumentar o tamanho da população, no entanto o fator de Verhulst ( $\frac{N(t)}{N_{max}}$ ) vai aumentar gerando maior competição entre os indivíduos e consequentemente reduzindo a taxa de crescimento.

Figura 5.8 – (a) Comprimento em função da idade para  $Quali = 0,7$  e  $Quali = 2,0$  e (b) Peso em função da idade para  $Quali = 0,7$  e  $Quali = 2,0$ .



Na Figura 5.5 apresentam-se os histogramas do número de indivíduos em cada idade, para  $Quali = 0,7$  e  $Quali = 2,0$ . Observa-se que o número de indivíduos nas idades iniciais (0, 1, e 2) na população com  $Quali = 2,0$  é maior que na população com  $Quali = 0,7$ . Na Figura 5.6 apresenta-se a razão entre o número de indivíduos da população gerada com equa-

ção de fertilidade  $Quali = 0,7$  e  $Quali = 2,0$ . Nota-se que a partir da idade 3 a situação se inverte e o número de indivíduos com idades mais elevadas torna-se maior em  $Quali = 0,7$ , e consequentemente, essa população apresenta uma biomassa maior (Tabela 5.1), pois indivíduos mais velhos tem peso maior e, portanto, acrescentam mais em biomassa. Essa situação pode ser explicada pelo fator de Verhulst ( $\frac{N(t)}{N_{max}}$ ). Como a capacidade de carga é a mesma para ambas equações de fertilidade, na população em que são gerados mais descendentes ( $Quali = 2,0$ ), o fator de Verhulst é maior, aumentando a mortalidade por competição e fatores ambientais e, dessa forma, reduzindo o número de indivíduos. Lembra-se que, na idade 11 não há indivíduos na população com  $Quali = 2,0$ .

Na próxima seção faremos uma discussão da distribuição fenotípica juntamente com os resultados com pesca.

### 5.3.2 Resultados com pesca

Nas Tabelas 5.2 e 5.3 apresentam-se os valores médios do  $\overline{qE}$ , da captura ( $\overline{C}$ ), da biomassa ( $\overline{B}$ ), da taxa de crescimento ( $\overline{k}$ ) e razão captura por número de barcos  $\overline{C}/NB$  para diferentes probabilidades do peixe ser encontrado ( $\gamma$ ) e número de barcos (NB) do estoque de Barbado para  $Quali = 0,7$  e  $Quali = 2,0$ , respectivamente.

Tabela 5.2 – Valores médios do  $\overline{qE}$ , da captura ( $\overline{C}$ ), da biomassa ( $\overline{B}$ ), da taxa de crescimento ( $\overline{k}$ ) para diferentes probabilidade do peixe ser encontrado  $\gamma$  e número de barcos do estoque de Barbado ( $Quali = 0,7$ ).

$\gamma$	NB	$\overline{qE}$	$\overline{C}$	$\overline{B}$	$\overline{k}$	$\overline{C}/NB$
0,1	1	0,06	2,47	38,92	0,3000	2,47
0,2	1	0,12	4,15	34,56	0,2937	4,15
0,2	2	0,20	5,69	28,74	0,2847	2,85
0,3	2	0,26	6,42	24,81	0,2823	3,21
0,4	3	0,35	6,72	19,23	0,2811	2,24
0,5	3	0,37	6,61	17,62	0,2809	2,20
0,6	1	0,29	6,62	23,08	0,2819	6,62
0,6	3	0,39	6,50	16,56	0,2808	2,17
0,7	3	0,40	6,39	15,78	0,2807	2,13
0,8	8	0,45	5,26	11,74	0,2744	0,66
0,9	60	0,47	3,51	7,46	0,2455	0,06
0,9	160	0,51	2,29	4,51	0,2438	0,01

No Apêndice são apresentados os gráficos da evolução temporal da biomassa, os histogramas da idade de maturação e comprimento de maturação e a distribuição fenotípica em um período de crescimento do estoque ( $t = 150.000$  a  $150.200$ ), ou seja, em um período antes do tamanho da população atingir o equilíbrio para  $qE = 0,26$  (Figuras B.1, B.2, B.3 e B.4).

Tentou-se com  $Quali = 2,0$  alcançar o maior valor de  $\overline{qE}$  encontrado com  $Quali = 0,7$  mas, como  $\overline{C}/NB$  estava muito baixo quando aumenta-se muito NB interrompeu-se em  $\gamma = 0,99$  e  $NB = 1000$ .

Observa-se nas Tabelas 5.2 e 5.3 que à medida que o esforço de pesca ( $\overline{qE}$ ) aumenta, a captura ( $\overline{C}$ ) também aumenta porém, até um certo limite, depois disso ela decresce. Nota-se também um declínio tanto na taxa de crescimento ( $\overline{k}$ ) quanto na biomassa devido à intensificação do esforço de pesca. Nas Figuras 5.9, 5.10 e 5.11 são apresentadas captura ( $\overline{C}$ ), taxa de crescimento ( $\overline{k}$ ) e biomassa ( $\overline{B}$ ) em função do  $qE$ .

Tabela 5.3 – Valores médios do  $\overline{qE}$ , da captura ( $\overline{C}$ ), da biomassa ( $\overline{B}$ ), da taxa de crescimento ( $\overline{k}$ ) para diferentes probabilidade do peixe ser encontrado  $\gamma$  e número de barcos do estoque de Barbado ( $Quali = 2,0$ ).

$\gamma$	$NB$	$\overline{qE}$	$\overline{C}$	$\overline{B}$	$\overline{k}$	$\overline{C}/NB$
0,1	1	0,05	1,50	31,95	0,2969	1,50
0,1	3	0,12	3,35	28,99	0,2893	1,12
0,2	1	0,09	2,62	29,92	0,2907	2,62
0,2	2	0,15	4,09	28,04	0,2882	2,05
0,3	2	0,19	5,11	26,58	0,2868	2,56
0,4	3	0,26	6,37	24,13	0,2833	2,12
0,5	3	0,28	6,62	23,25	0,2810	2,21
0,6	1	0,21	5,52	26,81	0,2863	5,52
0,6	3	0,30	6,68	22,44	0,2773	2,23
0,7	3	0,31	6,65	21,77	0,2737	2,22
0,8	8	0,33	6,29	19,26	0,2578	0,79
0,9	60	0,373	5,99	16,03	0,2437	0,10
0,9	160	0,374	5,25	14,05	0,2255	0,03
0,99	500	0,39	4,83	12,32	0,2149	0,01
0,99	1000	0,40	4,64	11,45	0,2107	0,005

Figura 5.9 – Captura em função do  $qE$ .

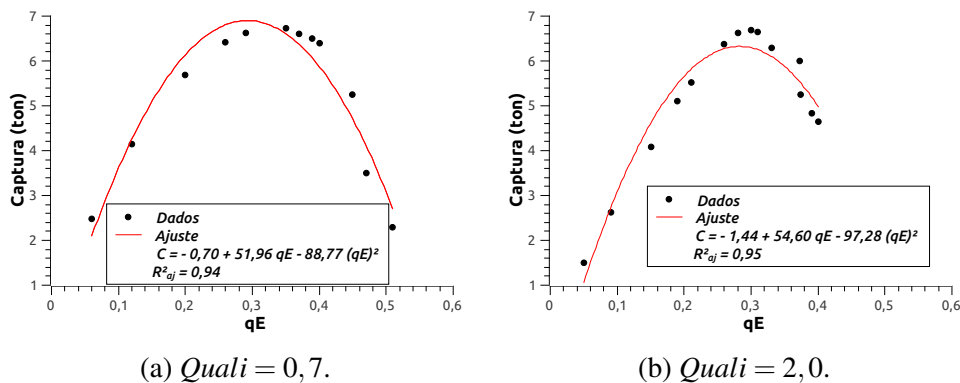
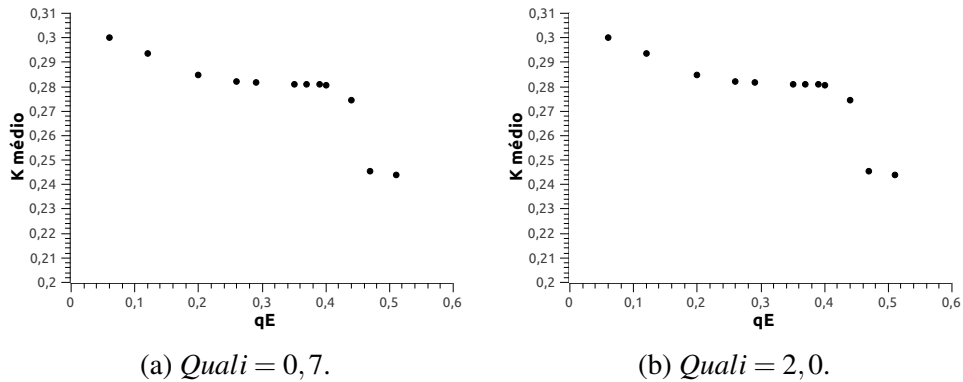
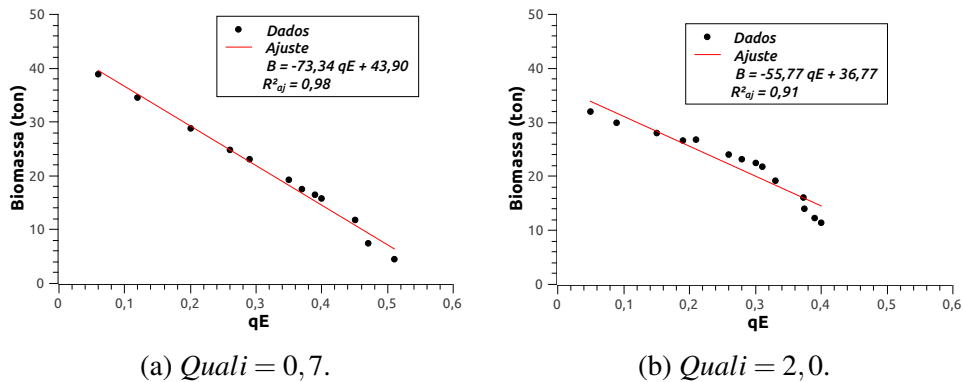


Figura 5.10 – Taxa de crescimento em função do  $qE$ .Figura 5.11 – Biomassa em função do  $qE$ .

Observa-se nas Tabelas 5.2 e 5.3 que em algumas combinações de probabilidade do peixe ser encontrado ( $\gamma$ ) e número de barcos ( $NB$ ) foram encontrados valores de  $qE$  iguais, são eles  $qE = 0,12; 0,26; 0,37; 0,39$  e  $0,40$ . Apresentaremos, com mais detalhes, os resultados dessas simulações. Nas Tabelas 5.4, 5.5, 5.6, 5.7 e 5.8 apresentam-se os valores médios do tamanho da população ( $\bar{N}$ ), da biomassa ( $\bar{B}$ ), da biomassa desovante ( $\bar{B}_d$ ), da taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ), do comprimento de maturação ( $\bar{L}_m$ ), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$ ), e longevidade para  $Quali = 0,7$  e  $Quali = 2,0$ , do estoque de Barbado para  $qE = 0,12; 0,26; 0,37; 0,39$  e  $0,40$ , respectivamente. Nota-se que os parâmetros biológicos ( $\bar{k}$ ,  $\bar{L}_m$  e  $\bar{I}_m$ ) são próximos, para as duas equações de fertilidade, quando a pesca é menos intensa ( $qE = 0,12$  e  $qE = 0,26$ ).

Na Figura 5.12 apresentam-se as distribuições fenotípicas para as situações sem pesca e com pesca ( $qE = 0,12; 0,26; 0,37; 0,39$  e  $0,40$ ) para  $Quali$  igual a  $0,7$  e  $2,0$ , respectivamente. Quando a pesca é menos intensa, as distribuições fenotípicas apresentam, aproximadamente, a mesma média (fato este, que pode ser comprovado pelos valores médios de  $\bar{k}$  apresentados nas

Tabela 5.4 – Valores médios do tamanho da população ( $\bar{N}$ ), da biomassa ( $\bar{B}$ ), da biomassa desovante ( $\bar{B}_d$ ), da taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ), do comprimento de maturação ( $\bar{L}_m$ ), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$ ), e longevidade, do estoque de Barbado para  $qE = 0,12$ .

Valores médios	<i>Quali</i> = 0,7 ( $\gamma = 0,2$ e NB = 1)	<i>Quali</i> = 2,0 ( $\gamma = 0,1$ e NB = 3)
$\bar{N}$	30145,9	42743,9
$\bar{B}(t)$	34,56	28,99
$\bar{B}_d$	18,65	10,99
$\bar{k}$ (ano <sup>-1</sup> )	0,2937	0,2893
$\bar{L}_m$ (cm)	57,79	56,26
$\bar{I}_m$ (anos)	3,07	2,97
L	10	8

Tabela 5.5 – Valores médios do tamanho da população ( $\bar{N}$ ), da biomassa ( $\bar{B}$ ), da biomassa desovante ( $\bar{B}_d$ ), da taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ), do comprimento de maturação ( $\bar{L}_m$ ), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$ ), e longevidade, do estoque de Barbado para  $qE = 0,26$ .

Valores médios	<i>Quali</i> = 0,7 ( $\gamma = 0,3$ e NB = 2)	<i>Quali</i> = 2,0 ( $\gamma = 0,4$ e NB = 3)
$\bar{N}$	24262,2	38031,0
$\bar{B}(t)$	24,81	24,13
$\bar{B}_d$	11,70	6,97
$\bar{k}$ (ano <sup>-1</sup> )	0,2811	0,2833
$\bar{L}_m$ (cm)	56,17	54,75
$\bar{I}_m$ (anos)	3,03	2,90
L	8	6

Tabela 5.6 – Valores médios do tamanho da população ( $\bar{N}$ ), da biomassa ( $\bar{B}$ ), da biomassa desovante ( $\bar{B}_d$ ), da taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ), do comprimento de maturação ( $\bar{L}_m$ ), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$ ), e longevidade, do estoque de Barbado para  $qE = 0,37$ .

Valores médios	<i>Quali</i> = 0,7 ( $\gamma = 0,5$ e NB = 3)	<i>Quali</i> = 2,0 ( $\gamma = 0,9$ e NB = 60)	<i>Quali</i> = 2,0 ( $\gamma = 0,9$ e NB = 160)
$\bar{N}$	18615,4	31438,4	30243,1
$\bar{B}(t)$	17,71	16,03	14,05
$\bar{B}_d$	6,47	4,83	5,16
$\bar{k}$ (ano <sup>-1</sup> )	0,2809	0,2437	0,2255
$\bar{L}_m$ (cm)	55,80	47,18	44,16
$\bar{I}_m$ (anos)	3,01	2,68	2,60
L	6	4	4

Tabelas 5.4 e 5.5). A medida que a pressão de pesca aumenta, é notável que o deslocamento para a esquerda da distribuição fenótica é maior para *Quali* = 2,0.



Tabela 5.7 – Valores médios do tamanho da população ( $\bar{N}$ ), da biomassa ( $\bar{B}$ ), da biomassa desovante ( $\bar{B}_d$ ), da taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ), do comprimento de maturação ( $\bar{L}_m$ ), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$ ), e longevidade, do estoque de Barbado para  $qE = 0,39$

Valores médios	<i>Quali</i> = 0,7 ( $\gamma = 0,6$ e NB = 3)	<i>Quali</i> = 2,0 ( $\gamma = 0,99$ e NB = 500)
$\bar{N}$	17701,8	28644,7
$\bar{B}(t)$	16,56	12,32
$\bar{B}_d$	5,79	4,59
$\bar{k}$ (ano <sup>-1</sup> )	0,2808	0,2149
$\bar{L}_m$ (cm)	55,75	42,58
$\bar{I}_m$ (anos)	3,00	2,58
L	5	4

Tabela 5.8 – Valores médios do tamanho da população ( $\bar{N}$ ), da biomassa ( $\bar{B}$ ), da biomassa desovante ( $\bar{B}_d$ ), da taxa de crescimento ( $\bar{k}$ ), do comprimento de maturação ( $\bar{L}_m$ ), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$ ), e longevidade, do estoque de Barbado para  $qE = 0,40$

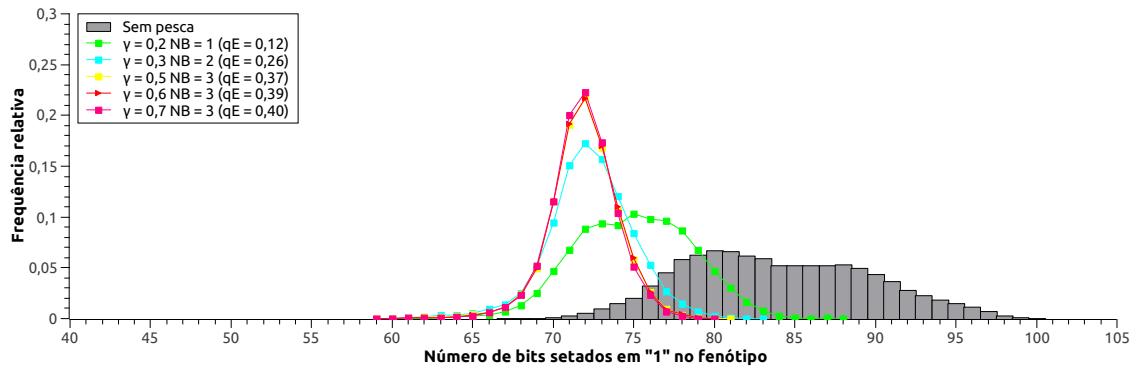
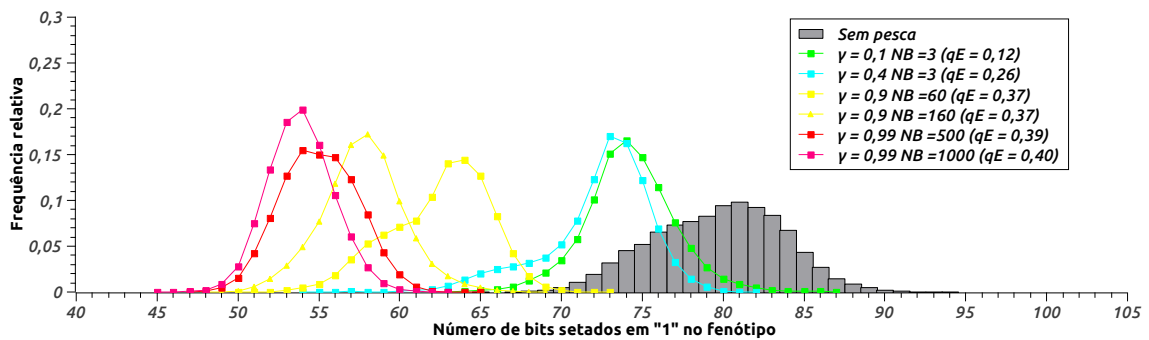
Valores médios	<i>Quali</i> = 0,7 ( $\gamma = 0,7$ e NB = 3)	<i>Quali</i> = 2,0 ( $\gamma = 0,99$ e NB = 1000)
$\bar{N}$	17006,4	27643,0
$\bar{B}(t)$	15,78	11,45
$\bar{B}_d$	5,30	4,14
$\bar{k}$ (ano <sup>-1</sup> )	0,2807	0,2107
$\bar{L}_m$ (cm)	55,72	42,18
$\bar{I}_m$ (anos)	3,00	2,59
L	5	4

## 5.4 Discussão

Anderson e Seijo (2010) mostraram matematicamente que o tamanho do estoque em equilíbrio (em biomassa) é inversamente proporcional ao esforço da pesca, ou seja, aumentos no esforço diminuem o tamanho do estoque em equilíbrio. Sendo assim, cada nível de esforço estará associado com um tamanho de estoque em equilíbrio. Observa-se na Figura 5.11 que, sendo o valor de  $qE = 0$ , ou seja, não existe pesca, pelas equações estimadas tem-se aproximadamente os valores das biomassas sem pesca para *Quali* = 0,7 (43,90 ton) e *Quali* = 2,0 (36,77 ton), ver na Tabela 5.1. Na Tabela 5.2 observou-se que com  $\gamma = 0,9$  e NB = 160 para *Quali* = 0,7 tivemos um esforço igual a 0,51 com uma biomassa média de 4,51 ton. Pela equação da Figura 5.11 (a) nota-se que fazendo  $B(qE) = 0$  tem-se um esforço de 0,60, ou seja, este esforço fará com que a biomassa tenda para zero. De maneira similar, para *Quali* = 2,0 basta um esforço de 0,66.

O comportamento da captura para diferentes esforços foi de aumento até um certo limite, depois disso, a captura decresceu. De acordo com Sparre e Venema (1997) isso mostra

Figura 5.12 – Frequência relativa do número de bits setados em "1" no fenótipo

(a)  $Quali = 0,7$ .(b)  $Quali = 2,0$ .

que até certo nível ganhamos aumentando o esforço de pesca, mas após esse nível, a renovação do recurso (a reprodução e crescimento do corpo) não pode acompanhar a remoção causada pela pesca e um aumento adicional no nível de exploração leva a uma redução no rendimento. Anderson e Seijo (2010) mostraram matematicamente o comportamento quadrático entre captura e esforço de pesca. Na Figura 5.9 é possível verificar tal comportamento. Pelo ajuste, tem-se que o rendimento máximo sustentável é 6,9 ton no nível de esforço de  $qE = 0,29$  para  $Quali = 0,7$ . De maneira semelhante, o rendimento sustentável é 6,2 ton no nível de esforço de  $qE = 0,28$  para  $Quali = 2,0$ .

Segundo Allendorf et al. (2008) a mortalidade intensa e prolongada causada pela exploração resultará inevitavelmente em mudanças genéticas. Em geral, o aumento da mortalidade favorece a evolução para uma maturação mais cedo em um tamanho menor (JORGENSEN et al., 2007) (Tabelas 5.4, 5.5, 5.6, 5.7 e 5.8). A pesca, que na maioria das vezes é seletiva em relação ao tamanho, tem diversos efeitos e o mais óbvio é o aumento da mortalidade, pelo menos

em algum estágio de vida, e como consequência há uma diminuição da longevidade (HEINO; GODØ, 2002) (Tabelas 5.4, 5.5, 5.6, 5.7 e 5.8 ).

A evolução induzida pela pesca sobre os traços de história de vida afetam a biomassa do estoque e conseqüentemente a captura (CONOVER; MUNCH, 2002). Como a pesca remove os indivíduos maiores e mais velhos, inadvertidamente remove os peixes que são geneticamente predispostos ao crescimento rápido e maturação tardia, criando uma pressão seletiva que deve, teoricamente, favorecer indivíduos com crescimento mais lento e maturação precoce (BERKELEY et al., 2004).

## 5.5 Conclusão

Para as duas equações de fertilidade utilizada foi possível verificar as implicações dos diferentes níveis de pesca sobre o estoque da espécie Barbado. Além disso, observa-se maiores diferenças para os parâmetros populacionais ( $k, L_m, I_m$ ) para as diferentes equações de fertilidade quando a pesca se torna mais intensa.

## 6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O efeito da pesca seletiva prejudica a dinâmica populacional de espécies do mundo inteiro. A utilização de modelos de dinâmica populacional é uma ferramenta importante na avaliação um estoque pesqueiro, já que está não é uma tarefa fácil. Neste sentido, foi verificado que o modelo proposto por Santos, Martins e Pompeu (2012) é eficiente para tratar a dinâmica populacional de diferentes espécies, pois reproduziu comportamento qualitativo dos resultados empíricos/teóricos encontrados na literatura.

A intensidade da evolução iduzida pela pesca em características populacionais, depende da história de vida de cada espécie. Neste trabalho concluiu-se que espécies com maiores tamanhos corporais e menores taxas de crescimento foram as que sofreram mais o efeito da pesca seletiva.

Foram utilizadas duas equações de fertilidade para o estudo do comportamento do estoque do Barbado em diferentes níveis de pesca. Não houve mudanças qualitativas no comportamento dos parâmetros para os diferentes níveis de pesca, considerando as duas equações.

Um trabalho futuro interessante seria estudar os impactos bioeconômicos da mudança evolutiva induzida pela pesca. Dessa forma, além de propor o manejo que gere o maior rendimento sustentável seria possível aliar ao maior rendimento econômico, o que levaria a satisfação de gestores e pescadores.

## REFERÊNCIAS

- AGOSTINHO, A.; GOMES, L. C.; JR, H. F. J. Relações entre macrófitas aquáticas e fauna de peixes. **Ecologia e manejo de macrófitas aquáticas**, p. 264–280, 2003.
- AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C.; PELICICE, F. M. **Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil**. [S.l.]: Marigá: EDUEM, 2007.
- AGOSTINHO, A. A.; OKADA, E. K.; GREGORIS, J. A pesca no reservatório de itaipu: aspectos sócioeconômicos e impactos do represamento. **Ecologia de Reservatório: Estrutura, Função e Aspectos Sociais. Instituto de Biociências, UNESP, Botucatu,** p. 279–320, 1999.
- ALHO, C.; REIS, R. Exposure of fishery resources to environmental and socioeconomic threats within the pantanal wetland of south america. **Int J Aquac Fish Sci**, v. 3, n. 2, p. 022–029, 2017.
- ALLENDORF, F. W. et al. Genetic effects of harvest on wild animal populations. **Trends in ecology & evolution**, Elsevier, v. 23, n. 6, p. 327–337, 2008.
- ANDERSON, L. G.; SEIJO, J. C. **Bioeconomics of fisheries management**. [S.l.]: John Wiley & Sons, 2010.
- ANJOS, T. A. N. d. Efeito das mudanças nas resoluções e leis sobre as características de crescimento do pintado. UNIVERSIDADE FEDERAL DE LAVRAS, 2013.
- ARLINGHAUS, R.; MATSUMURA, S.; DIECKMANN, U. Quantifying selection differentials caused by recreational fishing: development of modeling framework and application to reproductive investment in pike (esox lucius). **Evolutionary Applications**, Wiley Online Library, v. 2, n. 3, p. 335–355, 2009.
- BERKELEY, S. A. et al. Fisheries sustainability via protection of age structure and spatial distribution of fish populations. **Fisheries**, Taylor & Francis Group, v. 29, n. 8, p. 23–32, 2004.
- BERTALANFFY, L. V. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. ii). **Human biology**, JSTOR, v. 10, n. 2, p. 181–213, 1938.
- BEVERTON, R.; HOLT, S. **On the dynamics of exploited fish populations**. [S.l.]: London: Fishery Investigations, 1957.
- BOX, G. E.; WATSON, G. S. Robustness to non-normality of regression tests. **Biometrika**, Oxford University Press, v. 49, n. 1-2, p. 93–106, 1962.
- BRIGATTI, E.; MARTINS, J. S.; RODITI, I. Scaling properties of the penna model. **The European Physical Journal B-Condensed Matter and Complex Systems**, Springer, v. 42, n. 3, p. 431–434, 2004.
- BRIGATTI, E.; MARTINS, J. S.; RODITI, I. Sharp gene pool transition in a population affected by phenotype-based selective hunting. **The European Physical Journal B-Condensed Matter and Complex Systems**, Springer, v. 45, n. 4, p. 529–532, 2005.
- CAROLSFELD, J. et al. Cryopreservation of sperm in brazilian migratory fish conservation. **Journal of Fish Biology**, Wiley Online Library, v. 63, n. 2, p. 472–489, 2003.

- CASTELLO, L. et al. Understanding fishing-induced extinctions in the amazon. **Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems**, Wiley Online Library, v. 25, n. 5, p. 587–598, 2015.
- CATELLA, A. A pesca no pantanal sul: situação atual e perspectivas. **Embrapa Pantanal-Docmentos (INFOTECA-E)**, Corumbá: Embrapa Pantanal, 2003., 2003.
- CHARNOV, E. L.; GISLASON, H.; POPE, J. G. Evolutionary assembly rules for fish life histories. **Fish and Fisheries**, Wiley Online Library, v. 14, n. 2, p. 213–224, 2013.
- COE, J.; MAO, Y. Population dynamics in the penna model. **Physical Review E**, APS, v. 69, n. 4, p. 041907–41912, 2004.
- CONOVER, D. O.; MUNCH, S. B. Sustaining fisheries yields over evolutionary time scales. **Science**, American Association for the Advancement of Science, v. 297, n. 5578, p. 94–96, 2002.
- CORRÊA, F. et al. Ichthyofauna of the hydrographic basin of the chasqueiro stream (mirim lagoon system, southern brazil): generating subsidies for conservation and management. **Biota Neotropica**, SciELO Brasil, v. 15, n. 4, 2015.
- COSTA-PEREIRA, R.; GALETTI, M. Frugivore downsizing and the collapse of seed dispersal by fish. **Biological Conservation**, Elsevier, v. 191, p. 809–811, 2015.
- ENBERG, K. et al. Implications of fisheries-induced evolution for stock rebuilding and recovery. **Evolutionary Applications**, Wiley Online Library, v. 2, n. 3, p. 394–414, 2009.
- ESCHMEYER, W. N.; FONG, J. D. **Species by family/subfamily in the Catalog of Fishes**. [S.l.]: California Academy of Sciences, 2010.
- FROESE, R.; BINOHLAN, C. Empirical relationships to estimate asymptotic length, length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes, with a simple method to evaluate length frequency data. **Journal of Fish Biology**, Wiley Online Library, v. 56, n. 4, p. 758–773, 2000.
- FROESE, R.; BINOHLAN, C. Simple methods to obtain preliminary growth estimates for fishes. **Journal of Applied Ichthyology**, Wiley Online Library, v. 19, n. 6, p. 376–379, 2003.
- GARCIA, I. C. B. d. **Influência da pesca seletiva sobre o comprimento médio de maturação em populações de dourado (*Salminus brasiliensis*), piraputanga (*Brycon hilarii*) e curimbatá (*Prochilodus lineatus*) no Rio Miranda, Mato Grosso do Sul**. Dissertação (Mestrado), 2006.
- GIAROLA, L.; MARTINS, S.; COSTA, M. T. Computer simulation of aphid gossypii insects using penna aging model. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, Elsevier, v. 368, n. 1, p. 147–154, 2006.
- GISLASON, H. et al. Size, growth, temperature and the natural mortality of marine fish. **Fish and Fisheries**, Wiley Online Library, v. 11, n. 2, p. 149–158, 2010.
- GODINHO, A. L. E. E os peixes de minas em 2010? **Ciência Hoje**, v. 16, n. 91, p. 44–49, 1993.

GODINHO, H. P. et al. Pesca e biologia do surubim *pseudoplatystoma corruscans* no rio são francisco. **Miranda, MOT (Org) Surubim**, p. 27–42, 1997.

GONZALEZ, L. V. **Estudo dos efeitos de novas estratégias de pesca sobre os parâmetros populacionais dos grandes bagres Barbado (*Pinirampus pirinampu*) e Jaú (*Paulicea luetkeni*) em uma aproximação computacional**. Tese (Doutorado) — UNIVERSIDADE FEDERAL DE LAVRAS, 2014.

HE, J. X.; STEWART, D. J. Age and size at first reproduction of fishes: predictive models based only on growth trajectories. **Ecology**, Wiley Online Library, v. 82, n. 3, p. 784–791, 2001.

HEINO, M.; GODØ, O. R. Fisheries-induced selection pressures in the context of sustainable fisheries. **Bulletin of Marine Science**, University of Miami-Rosenstiel School of Marine and Atmospheric Science, v. 70, n. 2, p. 639–656, 2002.

HOEINGHAUS, D. J. et al. Effects of river impoundment on ecosystem services of large tropical rivers: embodied energy and market value of artisanal fisheries. **Conservation Biology**, Wiley Online Library, v. 23, n. 5, p. 1222–1231, 2009.

JARIĆ, I.; GAČIĆ, Z. Relationship between the longevity and the age at maturity in long-lived fish: Rikhter/efanov's and hoenig's methods. **Fisheries Research**, Elsevier, v. 129, p. 61–63, 2012.

JENNINGS, S.; REYNOLDS, J. D.; MILLS, S. C. Life history correlates of responses to fisheries exploitation. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, The Royal Society, v. 265, n. 1393, p. 333–339, 1998.

JORGENSEN, C. et al. Ecology-managing evolving fish stocks. **Science**, Science AAAS, v. 318, n. 5854, p. 1247–1248, 2007.

JUNK, W. J. Freshwater fishes of south america: Their biodiversity, fisheries, and habitats—a synthesis. **Aquatic Ecosystem Health & Management**, Taylor & Francis, v. 10, n. 2, p. 228–242, 2007.

LAW, R. Fishing, selection, and phenotypic evolution. **ICES Journal of Marine Science**, Oxford University Press, v. 57, n. 3, p. 659–668, 2000.

LEITE, N. O.; MARTINS, A.; ARAÚJO, J. Idade e crescimento de peixes recifais na região central da zona econômica exclusiva entre salvador - ba e o cabo de são tomé - rj. **Pesca e potenciais de exploração de recursos vivos na região central da Zona Econômica Exclusiva brasileira**. Rio de Janeiro: Museu Nacional, p. 203–216, 2005.

LIGGES, U.; MÄCHLER, M. **Scatterplot3d-an r package for visualizing multivariate data**. [S.l.], 2002.

LONGHURST, A. Murphy's law revisited: longevity as a factor in recruitment to fish populations. **Fisheries Research**, Elsevier, v. 56, n. 2, p. 125–131, 2002.

LONGHURST, A.; PAULY, D. **Ecology of tropical oceans**. [S.l.]: Academic Press, 1987.

MANGEL, M.; ABRAHAMS, M. V. Age and longevity in fish, with consideration of the ferox trout. **Experimental Gerontology**, Elsevier, v. 36, n. 4, p. 765–790, 2001.

- MARTINS, J. S.; RACCO, A. Simulated emergence of cyclic sexual–asexual reproduction. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, Elsevier, v. 297, n. 3, p. 485–494, 2001.
- MATEUS, L. et al. Fishing resources in the rio cuiabá basin, pantanal do mato grosso, brazil. **Neotropical Ichthyology**, SciELO Brasil, v. 2, n. 4, p. 217–227, 2004.
- MATEUS, L. A.; PENHA, J. M. Dinâmica populacional de quatro espécies de grandes bagres na bacia do rio cuiabá, pantanal norte, pantanal norte, brasil (siluriformes, pimelodidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 24, n. 1, p. 87–98, 2007.
- MATSUMURA, S.; ARLINGHAUS, R.; DIECKMANN, U. Assessing evolutionary consequences of size-selective recreational fishing on multiple life-history traits, with an application to northern pike (*esox lucius*). **Evolutionary Ecology**, Springer, v. 25, n. 3, p. 711–735, 2011.
- MOREIRA, C. L. R. **Relações filogenéticas na ordem Characiformes (Teleostei: Ostariophysii)**. Tese (Doutorado) — Universidade de São Paulo, 2007.
- OLIVEIRA, A. D.; MARTINS, S.; ZACARIAS, M. Computer simulation of the coffee leaf miner using sexual penna aging model. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, Elsevier, v. 387, n. 2, p. 476–484, 2008.
- OLIVEIRA, S. M. de; PENNA, T.; STAUFFER, D. Simulating the vanishing of northern cod fish. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, Elsevier, v. 215, n. 3, p. 298–304, 1995.
- PELICICE, F. M. et al. Neotropical freshwater fishes imperilled by unsustainable policies. **Fish and Fisheries**, in press.
- PELICICE, F. M.; POMPEU, P. S.; AGOSTINHO, A. A. Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of neotropical migratory fish. **Fish and Fisheries**, Wiley Online Library, v. 16, n. 4, p. 697–715, 2015.
- PENNA, T.; OLIVEIRA, S. M. D.; STAUFFER, D. Mutation accumulation and the catastrophic senescence of the pacific salmon. **Physical Review E**, APS, v. 52, n. 4, p. R3309–R3312, 1995.
- PENNA, T.; RACCO, A.; SOUSA, A. Can microscopic models for age-structured populations contribute to ecology? **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, Elsevier, v. 295, n. 1, p. 31–37, 2001.
- PENNA, T. J. A bit-string model for biological aging. **Journal of Statistical Physics**, Springer, v. 78, n. 5, p. 1629–1633, 1995.
- PIZA, A. de T. Dynamics of the bit-string model of age structured populations. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, Elsevier, v. 242, n. 1-2, p. 195–218, 1997.
- POMPEU, P. d. S.; AGOSTINHO, A. A.; PELICICE, F. M. Existing and future challenges: the concept of successful fish passage in south america. **River Research and Applications**, Wiley Online Library, v. 28, n. 4, p. 504–512, 2012.
- R-PROJECT. 2017. <<https://www.r-project.org/>>. Acessado em 24/04/2017.



- REIS, R. E.; KULLANDER, S. O.; FERRARIS, C. J. **Check list of the freshwater fishes of South and Central America**. [S.l.]: Edipucrs, 2003.
- RIBEIRO, M. C. Efeitos da variação do esforço de pesca e taxas de mutação sobre a dinâmica temporal do pintado. 2012.
- SANTOS, E. **Peixes de água doce: vida e costumes dos peixes do Brasil**. Belo Horizonte: Itatiaia, 1981.
- SANTOS, E. d. **Dinâmica de Populações aplicada à pesca e piscicultura**. São Paulo: Hucitec, 1978.
- SANTOS, R. dos; MARTINS, S.; POMPEU, P. An individual-based model for evolutionary effects of selective fishing applied to pseudoplatystoma corruscans. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, Elsevier, v. 391, n. 21, p. 5112–5120, 2012.
- SATO, Y. et al. Indução experimental da desova do surubim pseudoplatystoma corruscans. **Miranda, MOT (Org) Surubim**, p. 69–79, 1997.
- SCHAEFER, M. B. Some aspects of the dynamics of populations important to the management of the commercial marine fisheries. **Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin**, v. 1, n. 2, p. 23–56, 1954.
- SOUZA, A. de; MARTINS, S.; POMPEU, P. An individual-based model applied to the study of different fishing strategies of pintado pseudoplatystoma corruscans (agassiz, 1829). **Biosystems**, Elsevier, v. 110, n. 1, p. 51–59, 2012.
- SOUZA, A. de; MARTINS, S.; ZACARIAS, M. Computer simulation applied to the biological control of the insect aphis gossypii for the parasitoid lysiphlebus testaceipes. **Ecological Modelling**, Elsevier, v. 220, n. 6, p. 756–763, 2009.
- SPARRE, P.; VENEMA, S. **Introdução à avaliação de mananciais de peixes tropicais**. Brasília: FAO, 1997.
- SWAIN, D. P.; SINCLAIR, A. F.; HANSON, J. M. Evolutionary response to size-selective mortality in an exploited fish population. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, The Royal Society, v. 274, n. 1613, p. 1015–1022, 2007.
- VERHULST, P. Notice su la loe que la population poursuit dans son accroissement. **Correspondance Mathématique et Physique**, v. 10, n. 2, p. 113–121, 1838.
- VICENTIN, W. et al. Parâmetros populacionais, período reprodutivo e crescimento de prochilodus lineatus (characiformes, prochilodontidae) na cabeceira do rio miranda, alto rio paraguai. **Oecologia Australis**, v. 16, n. 4, p. 891–904, 2013.
- WINEMILLER, K. O. Patterns of variation in life history among south american fishes in seasonal environments. **Oecologia**, Springer, v. 81, n. 2, p. 225–241, 1989.
- WINEMILLER, K. O. Life-history strategies and the effectiveness of sexual selection. **Oikos**, JSTOR, p. 318–327, 1992.
- ZIMMERMANN, F.; JØRGENSEN, C. Bioeconomic consequences of fishing-induced evolution: a model predicts limited impact on net present value. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, NRC Research Press, v. 72, n. 4, p. 612–624, 2015.

## A APÊNDICE A

Tabela A.1 – Valores dos parâmetros  $L_\infty$  (cm) e  $\beta$ , valores médios da taxa de crescimento ( $\bar{k}$  (ano<sup>-1</sup>)), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$  (anos)), do tamanho em que o indivíduo tem 50% de probabilidade de tornar-se maturo ( $\bar{L}_{50}$  (cm)), do comprimento de primeira maturação ( $\bar{L}_m$  (cm)), longevidade ( $V$  (anos)) e razão  $\bar{L}_m/L_\infty$  sem pesca.

$L_\infty$	$\beta$	$\bar{k}$	$\bar{I}_m$	$\bar{L}_{50}$	$\bar{L}_m$	$V$	$\bar{L}_m/L_\infty$
40	1,5	0,4808	4,30	28,85	35,79	14	0,89
40	2	0,3825	5,63	30,59	35,99	16	0,90
40	4	0,1907	11,16	30,52	35,60	22	0,89
40	6,5	0,1188	17,87	30,90	35,46	30	0,89
40	9	0,0864	24,53	31,10	35,38	38	0,88
40	10,5	0,0744	28,47	28,47	35,36	41	0,88
40	12	0,0671	31,73	31,73	35,39	43	0,88
50	1,5	0,4904	3,00	36,78	40,40	10	0,81
50	2	0,3524	3,86	35,24	38,78	13	0,78
50	4	0,1692	7,38	33,85	36,57	19	0,73
50	6,5	0,1065	11,84	34,63	36,43	26	0,73
50	9	0,0784	16,13	35,32	36,33	32	0,73
50	10,5	0,0680	18,65	35,71	36,31	36	0,73
50	12	0,0596	21,27	35,78	36,26	38	0,73
60	1,5	0,4270	2,36	38,43	41,18	10	0,69
60	2	0,3143	3,21	37,72	40,61	12	0,68
60	4	0,1654	6,41	39,70	40,4	18	0,67
60	6,5	0,1022	10,19	39,87	39,52	23	0,66
60	9	0,0740	13,87	40,00	39,02	29	0,65
60	10,5	0,0639	16,10	40,28	38,97	32	0,65
60	12	0,0557	18,23	40,14	38,64	35	0,64
70	1,5	0,4403	2,40	46,23	49,03	8	0,70
70	2	0,3092	3,08	43,29	45,95	11	0,66
70	4	0,1600	6,17	44,81	45,29	17	0,65
70	6,5	0,0977	9,73	44,45	43,75	22	0,63
70	9	0,0706	13,23	44,42	42,99	29	0,61

$L_\infty$	$\beta$	$\bar{k}$	$\bar{I}_m$	$\bar{L}_{50}$	$\bar{L}_m$	$V$	$\bar{L}_m/L_\infty$
70	10,5	0,0607	15,32	44,62	42,83	32	0,61
70	12	0,0528	17,30	44,32	42,27	35	0,60
80	1,5	0,4224	2,28	50,69	53,86	9	0,67
80	2	0,3099	3,08	49,59	52,59	10	0,66
80	4	0,1600	6,19	51,17	51,76	16	0,65
80	6,5	0,0961	9,69	49,88	49,37	22	0,62
80	9	0,0687	13,10	49,47	48,08	28	0,60
80	10,5	0,0587	15,11	49,29	47,52	30	0,59
80	12	0,0514	17,16	49,37	47,29	34	0,59
90	1,5	0,4067	2,19	54,90	58,29	8	0,65
90	2	0,3115	3,08	56,07	59,34	10	0,66
90	4	0,1532	6,04	55,18	56,24	15	0,62
90	6,5	0,0944	9,65	55,25	54,88	22	0,61
90	9	0,0674	13,08	54,67	53,48	27	0,59
90	10,5	0,0572	15,04	54,07	52,48	28	0,58
90	12	0,0501	17,09	54,17	52,26	32	0,58
100	1,5	0,3956	2,13	59,34	63,00	8	0,63
100	2	0,3074	3,05	61,48	65,28	9	0,65
100	4	0,1509	6,01	60,38	61,70	15	0,62
100	6,5	0,0915	9,53	59,53	59,45	21	0,59
100	9	0,0655	12,97	59,01	58,07	26	0,58
100	10,5	0,0561	15,02	58,97	57,60	28	0,58
100	12	0,0491	17,06	58,94	57,23	32	0,57
110	2	0,3067	3,05	67,49	71,68	9	0,65
110	4	0,1498	6,00	65,93	67,53	14	0,61
110	6,5	0,0909	9,55	65,06	65,14	20	0,59
110	9	0,0651	13,00	64,46	63,67	25	0,58
110	10,5	0,0556	15,06	64,29	63,13	29	0,57
110	12	0,0480	16,97	63,37	61,89	31	0,56
120	4	0,1478	5,97	70,94	72,88	14	0,61
120	6,5	0,0897	9,51	70,03	70,35	20	0,59

$L_\infty$	$\beta$	$\bar{k}$	$\bar{I}_m$	$\bar{L}_{50}$	$\bar{L}_m$	$V$	$\bar{L}_m/L_\infty$
120	9	0,0638	12,93	68,94	68,38	25	0,57
120	10,5	0,0546	14,98	68,80	67,81	28	0,57
120	12	0,0478	17,06	68,9	67,58	31	0,56
130	4	0,1475	5,97	76,72	78,92	13	0,61
130	6,5	0,0882	9,45	74,6	75,14	19	0,58
130	9	0,0630	12,89	73,75	73,37	24	0,56
130	10,5	0,0539	14,96	73,63	72,86	28	0,56
130	12	0,0470	16,99	73,42	72,25	30	0,56
140	4	0,1467	5,97	82,16	84,67	13	0,60
140	6,5	0,0875	9,44	79,69	80,45	18	0,57
140	9	0,0623	12,86	78,5	78,29	23	0,56
140	10,5	0,0531	14,91	78,19	77,56	27	0,55
140	12	0,0464	16,95	78,01	77,02	30	0,55
150	4	0,1464	5,97	87,88	90,68	13	0,60
150	6,5	0,0868	9,41	84,7	85,62	18	0,57
150	9	0,0617	12,83	83,3	83,26	23	0,56
150	10,5	0,0525	14,86	82,72	82,26	27	0,55
150	12	0,0459	16,91	82,63	81,80	29	0,55
160	9	0,0615	12,86	88,68	88,78	23	0,55
160	10,5	0,0523	14,87	87,86	87,52	26	0,55
160	12	0,0455	16,89	87,29	86,63	29	0,54
170	9	0,0607	12,79	92,99	93,23	23	0,55
170	10,5	0,0517	14,83	92,41	92,27	26	0,54
170	12	0,0452	16,88	92,22	91,68	28	0,54
180	12	0,0447	16,83	96,61	96,13	28	0,53
190	12	0,0443	16,81	101,21	100,91	27	0,53

Tabela A.2 – Valores dos parâmetros  $L_\infty$  (cm) e  $\beta$ , valores médios da taxa de crescimento ( $\bar{k}$  (ano<sup>-1</sup>)), da idade de maturação ( $\bar{I}_m$  (anos)), do tamanho em que o indivíduo tem 50% de probabilidade de tornar-se maturo ( $\bar{L}_{50}$  (cm)), do comprimento de primeira maturação ( $\bar{L}_m$  (cm)), razão  $\bar{L}_m/L_\infty$  e longevidade ( $V$  (anos)) com pesca.

$L_\infty$	$\beta$	$\bar{k}$	$\bar{I}_m$	$\bar{L}_{50}$	$\bar{L}_m$	$\bar{L}_m/L_\infty$	$V$
------------	---------	-----------	-------------	----------------	-------------	----------------------	-----

$L_\infty$	$\beta$	$\bar{k}$	$\bar{I}_m$	$\bar{L}_{50}$	$\bar{L}_m$	$\bar{L}_m/L_\infty$	$V$
40	1,5	0,4815	4,20	28,89	35,61	0,89	9
40	2	0,3841	5,46	30,73	35,77	0,89	11
40	4	0,1815	11,62	29,03	35,50	0,89	17
40	6,5	extinguiu					
40	9	extinguiu					
40	10,5	extinguiu					
40	12	extinguiu					
50	1,5	0,3715	3,06	27,86	36,21	0,72	8
50	2	0,2864	4,08	28,64	36,15	0,72	10
50	4	0,1464	8,18	29,28	35,77	0,72	14
50	6,5	0,0962	12,68	31,26	35,81	0,72	18
50	9	0,0662	18,31	29,81	35,55	0,71	24
50	10,5	0,0589	20,62	30,92	35,53	0,71	26
50	12	0,0514	23,67	30,86	35,54	0,71	29
60	1,5	0,4058	2,19	36,52	38,78	0,65	8
60	2	0,2689	3,14	32,27	36,85	0,61	8
60	4	0,1418	6,31	34,02	36,81	0,61	12
60	6,5	0,0849	10,55	33,10	36,30	0,61	17
60	9	0,0597	14,92	32,23	35,94	0,60	22
60	10,5	0,0527	17,06	33,19	36,08	0,60	24
60	12	0,0458	19,47	32,98	35,85	0,60	27
70	1,5	0,3166	2,05	33,24	37,83	0,54	7
70	2	0,3018	2,97	42,26	44,52	0,64	8
70	4	0,1364	5,69	38,20	39,38	0,56	12
70	6,5	0,0770	9,41	35,03	37,05	0,53	17
70	9	0,0559	12,94	35,22	36,73	0,52	21
70	10,5	0,0477	15,17	35,06	36,62	0,52	24
70	12	0,0415	17,33	34,89	36,44	0,52	26
80	1,5	0,3676	2,06	44,12	47,56	0,59	6
80	2	0,2807	2,90	44,91	47,79	0,60	7

$L_\infty$	$\beta$	$\bar{k}$	$\bar{I}_m$	$\bar{L}_{50}$	$\bar{L}_m$	$\bar{L}_m/L_\infty$	$V$
80	4	0,1294	5,51	41,41	42,55	0,53	12
80	6,5	0,0760	8,71	39,57	39,80	0,50	17
80	9	0,0539	11,96	38,81	38,75	0,48	21
80	10,5	0,0459	13,87	38,60	38,34	0,48	23
80	12	0,0397	15,82	38,12	37,85	0,47	26
90	1,5	0,3699	2,05	49,93	53,49	0,59	6
90	2	0,2887	2,95	51,97	55,51	0,62	7
90	4	0,1323	5,49	47,65	48,37	0,54	11
90	6,5	0,0756	8,56	44,24	44,00	0,49	16
90	9	0,0542	11,62	43,38	42,43	0,47	21
90	10,5	0,0452	13,42	42,70	41,52	0,46	23
90	12	0,0385	15,18	41,62	40,37	0,45	26
100	1,5	0,3665	2,03	54,97	58,87	0,59	6
100	2	0,2814	2,93	56,28	60,67	0,61	7
100	4	0,1193	5,29	47,73	48,96	0,49	11
100	6,5	0,0727	8,44	47,31	47,13	0,47	16
100	9	0,0520	11,50	46,82	45,81	0,46	20
100	10,5	0,0444	13,30	46,62	45,28	0,45	23
100	12	0,0384	15,05	46,10	44,50	0,45	25
110	2	0,2835	2,96	62,37	67,32	0,61	7
110	4	0,1228	5,36	54,05	55,36	0,50	11
110	6,5	0,0729	8,49	52,12	52,06	0,47	15
110	9	0,0510	11,48	50,54	49,67	0,45	20
110	10,5	0,0439	13,33	50,73	49,44	0,45	23
110	12	0,0379	15,08	50,13	48,54	0,44	25
120	4	0,1227	5,37	58,90	60,43	0,50	11
120	6,5	0,0714	8,46	55,70	55,88	0,47	15
120	9	0,0508	11,53	54,90	54,18	0,45	20
120	10,5	0,0432	13,34	54,46	53,36	0,44	23
120	12	0,0376	15,15	54,26	52,87	0,44	25
130	4	0,1218	5,37	63,34	65,12	0,50	10

$L_\infty$	$\beta$	$\bar{k}$	$\bar{I}_m$	$\bar{L}_{50}$	$\bar{L}_m$	$\bar{L}_m/L_\infty$	$V$
130	6,5	0,0715	8,51	60,46	60,84	0,47	15
130	9	0,0501	11,53	58,60	58,05	0,45	20
130	10,5	0,0432	13,42	58,94	58,01	0,45	22
130	12	0,0375	15,22	58,56	57,26	0,44	25
140	4	0,1219	5,37	68,28	70,23	0,50	10
140	6,5	0,0710	8,50	64,61	65,13	0,47	15
140	9	0,0498	11,56	62,84	62,45	0,45	19
140	10,5	0,0430	13,46	63,24	62,46	0,45	21
140	12	0,0372	15,25	62,52	61,40	0,44	24
150	4	0,1214	5,38	72,83	75,04	0,50	10
150	6,5	0,0712	8,54	69,45	70,16	0,47	15
150	9	0,0500	11,62	67,56	67,31	0,45	19
150	10,5	0,0422	13,43	66,52	65,88	0,44	21
150	12	0,0369	15,28	66,48	65,52	0,44	24
160	9	0,0501	11,67	72,19	72,14	0,45	19
160	10,5	0,0425	13,51	71,37	70,90	0,44	21
160	12	0,0367	15,30	70,34	69,51	0,43	24
170	9	0,0497	11,66	76,11	76,19	0,45	18
170	10,5	0,0419	13,48	74,77	74,41	0,44	21
170	12	0,0370	15,40	75,43	74,74	0,44	23
180	12	0,0364	15,36	78,66	78,07	0,43	23
190	12	0,0362	15,37	82,47	82,04	0,43	23

## B APÊNDICE B

Com pesca ( $qE = 0,26$ )

Figura B.1 – Evolução temporal da biomassa sem pesca.

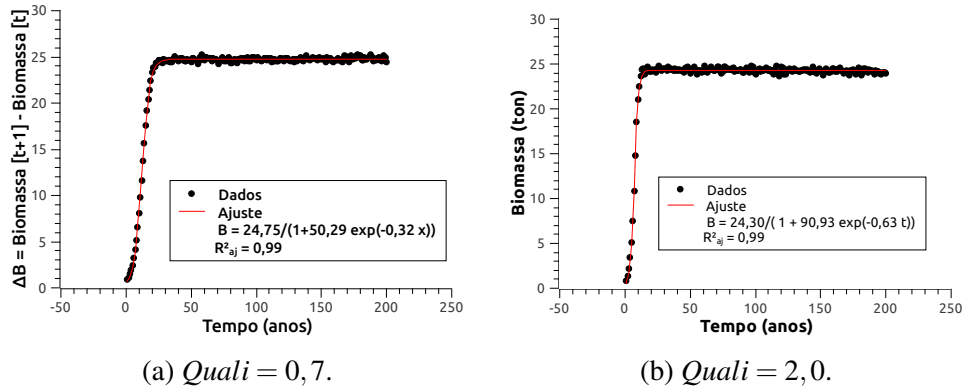


Figura B.2 – Histograma da idade de maturação ( $t = 150200$ ).

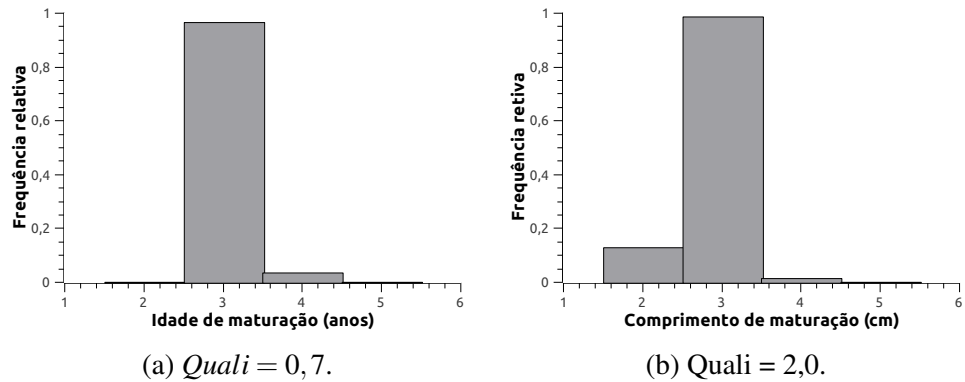


Figura B.3 – Histograma do comprimento de maturação ( $t = 150200$ ).

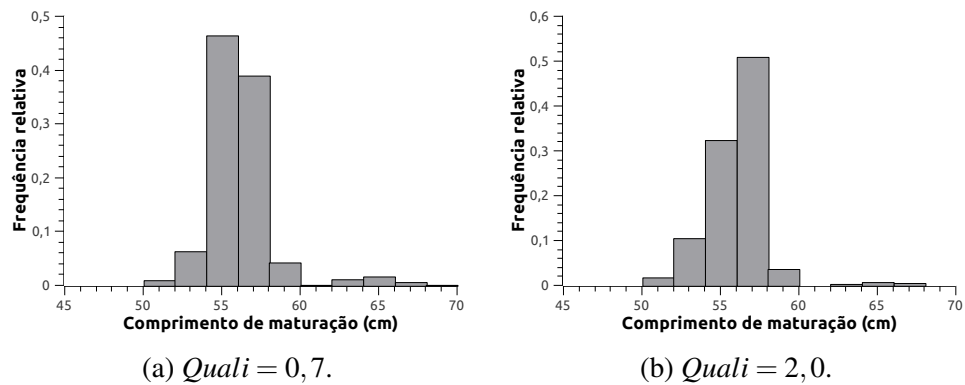
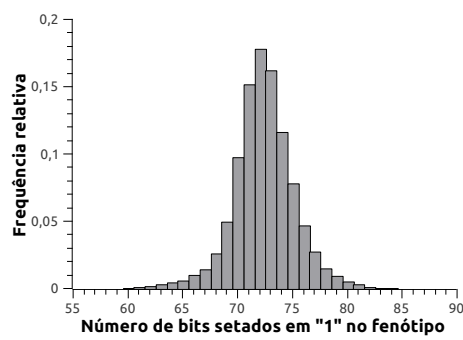
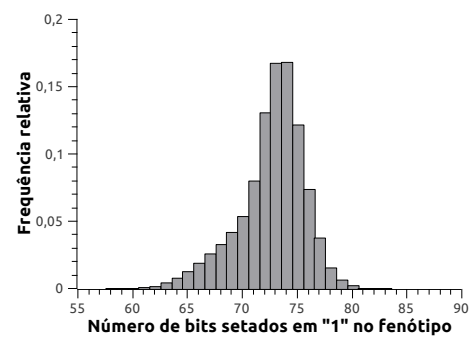




Figura B.4 – Distribuição fenotípica ( $t = 150200$ ).(a)  $Quali = 0,7$ .(b)  $Quali = 2,0$ .