

## 6 DISCUSSÃO DOS RESULTADOS

### 6.1. Modelo Bioenergético

#### 6.1.1. Metabolismo

No modelo bioenergético o cálculo das perdas metabólicas em repouso é feito a partir de uma função alométrica, (Kitchell et al., 1974). Esta é uma função exponencial do peso e descreve a variação do metabolismo de repouso ( $R_{\text{max}}$ ) com o peso.

Análises de sensibilidade tem demonstrado que um comportamento tendencioso da função alométrica (4.4.3) produz erros consideráveis nos parâmetros de saídas do modelo (Rice et al., 1983; Bartell et al., 1986).

O expoente do peso ( $b_1$ ) e o coeficiente ( $a_1$ ) geralmente são obtidos a partir de experimentos de laboratório, freqüentemente feitos com peixes em sua fase juvenil, o que facilita o trabalho no laboratório. Para espécimes em fases larval e adulta os parâmetros são obtidos por extrapolação. O uso de extrapolações não se justifica e pode introduzir erros substanciais no modelo, especialmente para peixes na fase de larva (Post 1990; Madon & Culver 1993).

Na modelagem bioenergética é usual, quando não se dispõe de alguns dos dados da espécie que se estuda, utilizar parâmetros de outra espécie no modelo, recomendando-se que sejam utilizadas espécies da mesma família do peixe em estudo (Ph D. Michell D. Rennie informação pessoal<sup>5</sup>).

Neste trabalho, os parâmetros da equação alométrica foram tomados de juvenis da espécie tilápia de Moçambique (*Oreochromis mossambicus*), pertencente à mesma família do tucunaré. Procedeu-se assim, pois não se conhece a existência de estudos de metabolismo para o tucunaré.

Primeiramente se calcularam estes parâmetros para o metabolismo basal ou de rotina a partir de dados de metabolismo e massa obtidos do FISHBASE. Em seguida se calculou o coeficiente do peso, "a" usando a relação  $R_{\text{rotina}} =$

---

<sup>5</sup> Ph D do Departamento de Zoologia da Universidade de Toronto. Canadá.

1,7. Repouso (Solomons & Brafield 1972). A temperatura de metabolismo ótima ( $T_o$ ) é 28 °C (Lovell 1998) e a temperatura máxima 42 °C (Froese & Pauly 2004). O valor de dependência do metabolismo com a temperatura (Q) foi obtido a partir de dados de metabolismo de rotina e temperatura publicados em (Caulton 1977).

As despesas metabólicas, produto da digestão do alimento (ações dinâmicas específicas ou *SDA*) são formuladas no modelo em função da quantidade de alimento assimilado, o que é comum na maioria dos estudos realizados em peixes.

Igualmente, não se tem conhecimento da existência de trabalhos feitos para o tucunaré relacionados com a determinação do consumo de energia, produto dos processos da digestão (*SDA*), nem do metabolismo ativo em condições de laboratório e de campo.

Beamish (1974) determinou que o valor da *SDA* correspondeu a um 17 % da energia assimilada (C-F) para peixes piscívoros, e que esta proporção seria relativamente independente da temperatura e do tamanho da refeição. Assim, o valor do coeficiente das ações dinâmicas (*sda*) empregado no presente estudo foi 0,17.

A componente ativa do metabolismo é muitas vezes expressa nos modelos bioenergéticos como um múltiplo fixo do metabolismo de repouso, o que foi proposto por Winberg (1960).

A hipótese de Winberg é uma aproximação, pois é conhecido que o metabolismo ativo do peixe é altamente variável, sendo considerado uma parte complexa e dinâmica da bioenergética do peixe (Boisclair & Sirois 1993; Lucas et al., 1993; Madon & Culver 1993).

Alguns esforços têm sido feitos para determinar as variáveis que influenciam o valor do metabolismo ativo. Na mais recente versão do modelo bioenergético de Wisconsin, por exemplo, o metabolismo ativo pode ser expresso em função da velocidade de nado, a qual é medida a partir da técnica de telemetria fisiológica ou por observações de laboratório (e.g., Breck 1993). Também se tem relacionado o gasto da atividade com o consumo de alimento. Este tipo de abordagem foi utilizada inicialmente em peixes gadídeos do Atlântico Norte (Ursin 1979; Majakowski & Maiwood 1981), e pode ser realista quando aplicado a espécies cujo sucesso alimentar está determinado pelo tamanho da área percorrida em busca do alimento.

Freqüentemente, para peixes de águas frias e cálidas como os salmonídeos e clupeídeos, o metabolismo ativo é incorporado no modelo

bioenergético em função do peso do animal e da temperatura (Stewart & Binkowsky 1986; Beauchamp et al., 1989).

A atividade do peixe e outros aspectos dos modelos bioenergéticos são difíceis de medir no campo, fazendo com que uma série de simplificações sejam necessárias ou quase obrigatórias. Os estudos de campo estão sujeitos às mudanças imprevistas e incontroláveis das condições locais, métodos inadequados de estimação de parâmetros e aos efeitos desconhecidos da heterogeneidade espacial e interações bióticas (Ney 1993).

Analogamente, nem sempre é possível decidir se a falta de concordância entre o modelo e as medidas de campo ou laboratório é devido ao próprio modelo, à determinações inadequadas das condições de campo ou a erros na amostragem (Ney 1993).

No empenho por obter uma maior exatidão na modelagem do metabolismo ativo surge uma complicação adicional no caso em que a espécie de interesse se caracterize por ter padrões de atividade altamente variáveis, como Boisclair & Leggett (1989a,b,c) reportaram para a perca amarela. Neste caso é preciso realizar um esforço para identificar os fatores que influenciam a atividade, bem como conhecer os padrões de comportamento dos peixes e incorporá-los ao componente do metabolismo ativo incluído no modelo bioenergético. Evidentemente, peixes com padrões de comportamento mais constantes serão mais simples de modelar em termos bioenergéticos.

Neste trabalho, o metabolismo ativo foi considerado como um múltiplo fixo do metabolismo em repouso. Na modelagem, geralmente, é observado que a concentração se mantém quase constante no tempo depois de um certo tempo o que parece estar relacionado com o fato de modelar o metabolismo ativo como um valor fixo (Trudel & Rasmussen 2001).

Como não se tem valores deste múltiplo nem para as populações de tucunaré estudadas, nem para outras populações desta espécie, não existe outra opção além de fazer uma escolha do múltiplo do metabolismo ativo baseada no padrão de comportamento no ambiente do tucunaré ou de outro peixe com comportamento similar.

Nesse sentido, como elemento importante, sabe-se que o tucunaré é uma espécie sedentária, ou seja, não realiza migrações, de modo que o gasto de energia para o metabolismo ativo não deve ser muito elevado. Por esta razão, o índice de 1,25 foi escolhido como múltiplo fixo da atividade. O mesmo é utilizado para descrever o metabolismo ativo em peixes adultos de hábitos sedentários, como a donzela do rio (*Lota lota*) (Pääkkönen et al. 2003).

### **6.1.2. Ejeção e Excreção**

Kitchell et al. (1974) supõe que as taxas de ejeção e excreção são uma porção fixa da taxa de consumo de alimento. Contudo, demonstrou-se que para a truta marrom (*Salmo trutta trutta*), ambos os termos mudavam com a taxa de alimentação e a temperatura (Elliot 1976). Bartell et al. (1986), a partir da utilização do método de perturbação individual de parâmetros e da técnica de análise de erros, sugeriu que considerar a excreção e ejeção dependentes da temperatura e do peso não era justificado, pois estes têm um efeito pequeno sobre os valores de saída do modelo. No presente estudo, a taxa de ejeção foi considerada um múltiplo fixo da taxa de consumo de alimento. A taxa de excreção, por sua vez, foi considerada como um múltiplo fixo da taxa de consumo de alimento excluindo-se a de ejeção.

Brett & Grove (1979), compilando diversos estudos sobre a utilização da energia por peixes carnívoros, constataram que estes peixes usam frações similares da energia total para o crescimento, para o metabolismo e para a eliminação dos produtos rejeitados. Recentemente, esta abordagem foi igualmente sugerida por Kitchell (2004).

Com base nestas pesquisas, não há conhecimento da existência de determinações de valores de taxas de excreção e ejeção para o tucunaré, nem de coeficientes de ejeção e excreção. No presente estudo foram empregados dados da literatura para outras espécies carnívoras, cujos valores são semelhantes entre si, e constam da Tabela 13 no Apêndice.

### **6.1.3. Parâmetros Externos**

O fato de desenvolver um modelo bioenergético não exime os usuários da necessidade de uma amostragem rigorosa, que torne os dados externos representativos. Dentre as variáveis externas, incluem-se as taxas de crescimento e de consumo de alimento obtidas no campo ou no laboratório, a temperatura da água, a composição da dieta e a densidade energética do predador e da presa. Estimativas exatas da taxa de crescimento *in situ* são, usualmente, mais fáceis de obter do que estimativas precisas da taxa de consumo do alimento as quais requerem uma amostragem intensiva (Ney 1990).

No presente estudo, o traçado do modelo bioenergético incluiu a estimativa da taxa de crescimento a partir da qual foi calculado o consumo de alimento.

Todas as variáveis externas estão sujeitas a erros que podem originar valores inexatos nos parâmetros de saída do modelo. Análises de sensibilidade tem mostrado que erros na determinação da composição da dieta podem ter a maior influência na estimativa do consumo de alimento (Lyons & Magnuson 1987).

O conteúdo energético pode variar com a estação do ano, o tamanho e o sexo em peixes de clima temperado (Adams et al., 1982; Soofiani & Hawkinks 1985). Contudo, freqüentemente, a densidade energética é considerada constante nos modelos bioenergéticos. No presente estudo, foi adotado o valor de 4185 J/g para o tucunaré (Norstrom e al., 1976).

A temperatura da água é um parâmetro de entrada crítico do modelo porque os processos fisiológicos dependem dela. A temperatura deve ser freqüentemente medida em ambientes termicamente heterogêneos. Em particular, a temperatura da água influencia a taxa de respiração, a taxa de consumo de alimento, e a digestão, assimilação e crescimento (Brett 1979 *apud* Turker et al., 2003).

Nos corpos de água doce em climas temperados a temperatura é muito mais variável do que nos de clima tropical. Temperaturas mais estáveis facilitam sua medição nestas últimas áreas com menor influencia de erro.

A temperatura da água usada no modelo foi de 30 °C. A mesma foi estabelecida a partir de valores de temperaturas determinadas para zonas de Aveiro, Alter do Chão e Itaituba, no rio Tapajós onde os valores oscilam entre 29 e 32 °C (HiBAm 2004).

O desafio de obter dados representativos também é exacerbado pela inerente variabilidade do comportamento e da fisiologia entre os peixes de uma mesma espécie (Hartman & Brandt 1993), e pelo fato da maioria técnicas de amostragem serem tendenciosas (Nielsen & Johnson 1993).

Os parâmetros fisiológicos do modelo bioenergético, cujos valores são determinados, usualmente, de forma empírica no laboratório, ignoram a verdadeira dinâmica das relações e as variações individuais dentro de uma população ou entre populações de uma mesma espécie, o que é considerado uma limitação (Boisclair & Leggett 1989a,b,c).

Hartman & Brandt (1993) no estudo da espécie *Morone saxatilis*, encontraram diferenças significativas entre os valores da taxa de consumo

máximo de alimento e do metabolismo de rotina, em comparação com os valores médios ou típicos de uma população.

Breck (1993) evidenciou variações substanciais no consumo de alimento por indivíduo para grandes piscívoros. Essas variações são provavelmente devidas à forte influência da taxa de encontros entre o predador e a presa na ração diária de alimento. A taxa de encontros é, por sua vez, afetada por vários fatores ambientais, como o contraste da presa com o ambiente, a claridade da água, a temperatura e a densidade populacional da presa.

## 6.2.

### Modelo de Balanço de Massa

O modelo de balanço de massa para o mercúrio (MMBM) usado neste trabalho foi validado por Trudel et al., (2000). Estes autores calcularam as taxas de consumo de alimento da truta arco-íris a partir de dados de concentração de mercúrio no peixe e no alimento, obtidos experimentalmente em laboratório por Rodgers & Beamish (1982). As taxas de consumo de alimento estimadas a partir do MMBM diferiram somente em 1 a 2 % das taxas efetivamente observadas, indicando que o modelo de balanço de massa para o mercúrio de Trudel oferece estimativas exatas e confiáveis de taxa de consumo de alimento.

Para uma adequada predição de concentrações de mercúrio em peixes através do MMBM é necessário também obter estimativas exatas de  $C_d$  (concentração de mercúrio no alimento),  $a$  (eficiência de assimilação de mercúrio a partir do alimento), e  $E_m$  (taxa de eliminação de mercúrio pelo peixe), devido à sensibilidade do modelo a estes parâmetros (Trudel & Rasmussen 2001).

A principal dificuldade em estimar a concentração de mercúrio no alimento ( $C_d$ ) com precisão, reside em uma descrição exata da dieta do peixe, principalmente tratando-se de peixes tropicais. A dieta dos peixes é tipicamente determinada pelo exame do conteúdo estomacal. No entanto, para conseguir uma boa descrição da dieta a partir do conteúdo estomacal é necessário coletar os peixes em várias épocas do ano, pois a dieta pode variar com a fase hidrológica que o sistema aquático esteja atravessando, i.e., com a disponibilidade de presas. Esta abordagem requer uma amostragem intensiva no campo.

A partir da revisão de estudos de vários autores (Jepsen et al., 1997, Winemiller et al., 1997), decidiu-se considerar, para o presente estudo que a dieta do tucunaré constitui-se do peixe jaraquí. Na sessão 2.11, discute-se com maior detalhe as variáveis que influenciam o hábito alimentar do tucunaré.

### **6.2.1. Eficiência de Assimilação**

No presente estudo foi suposto que o coeficiente de assimilação  $a$  é igual a 0,8, e que o mesmo não varia com a idade do peixe. Este é o valor mais freqüentemente usado na literatura para peixes piscívoros (Norstrom et al., 1976, Trudel & Rasmussen 2001, Trudel et al., 2000).

O mercúrio liga-se de forma covalente aos grupos sulfidril das proteínas. Assim, é razoável admitir que a eficiência de absorção do mercúrio relaciona-se diretamente com a eficiência de absorção das proteínas. O valor da eficiência com que são assimiladas as proteínas no estômago dos peixes piscívoros é de cerca de 0,8. Assim, o valor considerado neste estudo parece ser aceitável para a maioria dos peixes carnívoros (Trudel & Rasmussen op. cit.).

Como a maior parte do mercúrio nos peixes está na forma de metilmercúrio, o modelo admite que não há conversão entre do mercúrio inorgânico que pode existir no alimento ingerido a metilmercúrio no intestino do peixe. Foi reportada a ocorrência da metilação no intestino em experimentos *in vitro*, não obstante a fração de mercúrio inorgânico metilado foi muito pequena (0,005 - 0,4 %/dia) podendo ser considerada desprezível (Rudd et al., 1980).

### **6.2.2. Concentração de Mercúrio no Alimento**

A principal desvantagem do modelo de balanço de massa para o mercúrio é a sensibilidade à concentração de mercúrio no alimento. O modelo requer, portanto, uma descrição adequada da dieta do peixe e a determinação direta de mercúrio no conteúdo estomacal. Se o tipo de presa e o seu respectivo grau de contaminação variarem sazonalmente, pode ser necessária a realização de várias coletas durante o ano.

As concentrações de mercúrio no alimento (jaraquí), usadas no presente estudo, foram determinadas por Castilho et al., (1998). Esses autores mediram o

teor de mercúrio em várias espécies de peixes nos mesmos locais em que habitava o tucunaré no ano de 1992.

### **6.2.3. Eliminação de Mercúrio**

A taxa de eliminação de mercúrio foi determinada a partir do modelo empírico desenvolvido por Trudel & Rasmussen (1997). Este modelo pode explicar a maior parte das variações associadas com as taxas de eliminação de mercúrio, podendo ser aplicado para peixes com pesos entre 8 g e 18,5 kg (Trudel & Rasmussen 2001). A taxa de eliminação de mercúrio está relacionada ao peso e à temperatura, mas é considerada independente da carga de mercúrio no peixe, pois não foi encontrada nenhuma relação de dependência entre ambas variáveis.

Cabe destacar que, anteriormente ao modelo de Trudel & Rasmussen (op. cit.), dois outros modelos foram propostos para predizer taxas de eliminação de mercúrio em peixe, mas foram considerados menos acurados, e não foram utilizados no presente estudo. O modelo de Hendriks (1995) superestima sistematicamente as taxas de eliminação por um fator aproximadamente igual a dois. O modelo de Norstrom et al. (1976) superestima a taxa de eliminação de mercúrio para peixes com pesos menores que 300 g, e subestima as taxas de eliminação de mercúrio para peixes maiores que 300 g (Trudel & Rasmussen 2001).

Para o cálculo da taxa de eliminação de mercúrio pelas gônadas se tomou de Trudel et al., 2000 os valores de  $Q$  (razões entre a concentração de mercúrio nas gônadas e a concentração de mercúrio no peixe) e os valores dos índices gonadosomáticos ( $GSI$ ) para a espécie *Cichla monoculus* foram extraídos de Chellapa et al., (2003). Os valores das taxas de eliminação de mercúrio pelas gônadas são menores em comparação com as taxas de eliminação de mercúrio ( $E_n$ ) calculadas.

#### 6.2.4. Influência do Sexo nas Estimativas

Os cálculos realizados para estimar a taxa de eliminação de mercúrio pelas gônadas não consideraram o sexo dos exemplares uma vez que o mesmo não foi registrado quando da coleta. A média dos valores de GSI e Q para machos e fêmeas foi utilizado. Assim, as taxas de eliminação calculadas representam valores médios entre a taxa de eliminação pelas gônadas da fêmea e do macho.

Analisar conjuntamente fêmeas e machos pode levar a inexatidão no modelo. Quando as taxas de eliminação de mercúrio pelas gônadas foram calculadas separadamente para fêmeas e machos, determinou-se que a eliminação de mercúrio pelas gônadas das fêmeas é 1,4 vezes superior à dos machos.

A utilização dos mesmos parâmetros ( $k$  e  $CP_8$ ) da equação de von Bertalanffy para os dois sexos também pode levar a imprecisões na determinação da idade do peixe e, portanto, do tempo de exposição ao mercúrio, assim como de taxas de consumo de alimento.

Trudel et al., (2000) determinaram que as taxas de consumo de alimento, calculadas mediante o MMBM, para as fêmeas é superior à dos machos das espécies lúcio do norte (*Esox lucius*) e truta do lago (*Salvelinus namaycush*). Evidenciou-se também que esta diferença decorre do fato que as fêmeas investem mais energia para a produção das gônadas que os machos ( $GSI_f > GSI_m$ ) necessitando, assim, consumir mais energia. Logo, descartou-se a hipótese de que o valor médio das taxas de consumo de alimentos para fêmeas e machos eram similares e que a energia consumida no metabolismo pelas fêmeas era menor, restando mais energia que está envolvida com a produção do material gonádico.

De forma geral, as fêmeas consomem mais alimento que os machos pelas razões discutidas acima. Entretanto, a espécie perca negra (*Micropterus salmoides*) é uma das exceções, pois o macho tende a consumir uma maior quantidade de alimento nos meses de verão, outono e inverno o que pode estar relacionado com o comportamento durante o período de reprodução da perca. O macho da perca negra constrói o ninho e cuida da prole até que os jovens peixes abandonem o ninho. O intenso trabalho de proteção da prole o leva a consumir uma maior quantidade de alimento para obter energia suficiente para esta tarefa.

### 6.3. Considerações Finais sobre a Modelagem

Conforme visto nos resultados, a combinação dos modelos de balanço de massa e bioenergético, foi mais exata na estimativa (ou: predição) da bioacumulação de mercúrio nos tucunarés coletados em 1992, do que naqueles coletados em 2001. Ainda, para obter melhores estimativas da concentração de mercúrio nas coletas do ano 2001, foi necessário aumentar o fluxo de entrada de mercúrio.

De forma geral existem várias fontes de erros nas estimativas de nossos modelos acoplados. As principais são: utilização de valores de concentração de mercúrio no alimento pouco exatos, utilização de estimativas pouco exatas da taxa de consumo de alimento a partir do modelo bioenergético de Wisconsin, erros na estimativa da taxa de crescimento, ou na taxa de eliminação de mercúrio, ou erros na taxa de eliminação de mercúrio pelas gônadas.

A taxa de crescimento, que é um dos canais de “saída” do mercúrio, uma vez que o mercúrio se dilui com o aumento do tamanho do peixe, foi obtida, conforme já detalhado, pela equação de von Bertalanffy, e é igualmente considerada uma sólida estimativa. Assim sendo, é pouco provável que esta tenha sido uma fonte importante de erro.

A taxa de eliminação de mercúrio pelas gônadas é muito pequena em comparação com as outras taxas de saída, sendo quase desprezível sua contribuição à saída de mercúrio.

A taxa de eliminação de mercúrio foi calculada através de um modelo empírico (Trudel & Rasmussen 1997) que estima concentrações de mercúrio com boa precisão tenha sido, no entanto, eventuais superestimativas na taxa de eliminação de mercúrio não podem ser descartadas.

No caso das estimativas feitas para as duas coletas do 1992, parece ser que, em princípio, a principal fonte de erro radica na estimativa pouco exata das taxas de consumo de alimento através do modelo bioenergético de Wisconsin. A taxa de consumo de alimento é um dos parâmetros com maior sensibilidade no modelo de balanço de massa de Trudel. O modelo bioenergético de Wisconsin foi aplicado ao tucunaré com parâmetros bioenergéticos de outras espécies similares. Isto foi necessário devido à falta ou não existência de parâmetros bioenergéticos para o tucunaré, o que acontece de forma geral para os peixes de ambientes tropicais. Embora se utilizassem parâmetros de espécies parecida e com hábitos similares aos do tucunaré, é evidente que a utilização de estas

variáveis alheias são fonte de erro. Na medida que conheçam os valores de um número maior de parâmetros bioenergéticos para o tucunaré, o valor da taxa de consumo de alimento será mais exato e melhores estimativas de concentrações de mercúrio no tucunaré serão feitas utilizando os modelos bioenergéticos e de balanço de massa de Trudel acoplados.

Não entanto, comparando os valores dos erros médios calculados para as estimativas da concentração de mercúrio no tucunaré no ano 1992, quando a concentração de mercúrio no alimento foi a máxima observada se ubicam na mesma ordem que o valor das incertezas associadas com as estimativas das taxas de consumo de alimento para peixes, tipicamente de  $\pm 15-25\%$  (Trudel & Boisclair, 1993; Trudel et al., 2000). Isto sugere que, com os parâmetros usados no modelo bioenergético podem se obter estimativas relativamente exatas da taxa de consumo de alimento para o tucunaré e que podem se obter estimativas exatas da concentração de mercúrio em tucunarés em seu ambiente selvagem, sempre que sejam empregadas taxas de consumo de alimento bem estimadas.

Para as estimativas feitas das duas coletas no ano 2001 os valores do erro médio que se obtém para concentrações no alimento máxima observada são muito maiores. Neste caso, uma estimativa pouco exata da concentração de mercúrio no alimento parece ser a principal causa responsável pelas estimativas menos acuradas da concentração de mercúrio nos tucunarés coletados em 2001. De fato, para representar a entrada do mercúrio no tucunaré através do alimento, em ambos os anos, foi utilizado o valor da concentração de mercúrio na presa "jaraqui", coletada somente em 1992. Espera-se que a concentração de mercúrio no alimento tenha aumentado de 1992 para 2001, uma vez que o nível de contaminação com mercúrio no tucunaré aumentou e sabe-se que o alimento é a principal fonte de entrada de mercúrio em peixes. Este fato explicaria a menor concordância dos dados observados ao modelo, em 2001.

Assim sendo, o fato do modelo proposto ter apresentado um relativo bom ajuste para os dados de 1992, sugere que o mesmo é apropriado para estimar a concentração de mercúrio no predador, uma vez que alguns ajustes no valor da concentração de mercúrio no alimento para 2001, levou a resultados igualmente satisfatórios.