

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE AMBIENTES
AQUÁTICOS CONTINENTAIS

FATORES QUE DETERMINAM O COMPRIMENTO DA CADEIA
ALIMENTAR EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS: USO DOS
ISÓTOPOS ESTÁVES DE ^{13}C E ^{15}N

Alexandre Leandro Pereira

Maringá – PR
2005

ALEXANDRE LEANDRO PEREIRA

**FATORES QUE DETERMINAM O COMPRIMENTO DA CADEIA
ALIMENTAR EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS: USO
DOS ISÓTOPOS ESTÁVEIS DE ^{13}C E ^{15}N**

**Dissertação de mestrado
apresentada ao Programa de
Mestrado do Curso de Pós-
Graduação em Ecologia de
Ambientes Aquáticos Continentais
da Universidade Estadual de
Maringá, como parte dos requisitos
para a obtenção do título de
Mestre.**

ORIENTADORA: PROFA. DRA. EVANILDE BENEDITO-CECILIO

**Maringá – PR
2005**

AGRADECIMENTO ESPECIAL

Agradeço aos meus pais Aparecida Possidonio Pereira e João Leandro Pereira pelo incondicional amor, carinho, compreensão, dedicação e apoio, sem vocês nada seria possível;

Às minhas irmãs Leide Margarete e Lucinéia por todo carinho;

E a toda minha família, especialmente à Renata, por todos os exemplos que vocês me dão.

AGRADECIMENTOS

Meus sinceros agradecimentos,

À Professora Evaniilde Benedito-Cecilio pela orientação, paciência, amizade, confiança, dedicação desde a graduação;

Ao meu grande amor Cintia K. Bulla pelo carinho, compreensão e apoio nos momentos alegres e difíceis;

Aos meus tios Alcides e Marli, e primos Dal, Digo e Laís por me hospedarem em sua casa quando vim estudar em Maringá;

Aos amigos que fiz na graduação, Rodrigo Fernandes, Weferson da Graça, Almir Cunico, Fernanda Cassemiro, Thiago Maniglia, Patrícia Gomes e todos os outros;

Aos amigos do PEA, cuja nomeação poderia ocorrer na omissão injusta de algum, pela amizade e companheirismo, especialmente a Edson Fontes, Rodrigo Costa, Fernando Pelicice, Éder Gubiani, Elaine Dourado, Pitágoras Piana e a todos que injustamente não foram citados;

A todos os professores do Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais e do curso de Ciências Biológicas pelos ensinamentos e fundamental contribuição em minha formação;

Aos amigos do Laboratório de Ecologia Energética, Célia Lopes, Gislaine Manetta, Anna Christina Faria, Michelle Gimenes, Marília Hauser, Sara Rodrigues, Vanessa, Guilherme, Ana Rute, Yara, por todo apoio e amizade;

Às bibliotecárias Maria Salete R. Arita, Márcia Paiva e ao João Fabio Hildebrandt; às secretárias do PEA Aldenir e Cláudia por toda ajuda;

Ao pessoal da pesca Tato, Tuti, Tião, Francisco, Valdecir pela coleta dos peixes e auxílio em campo;

A todos do PEA, principalmente à Dra. Norma S. Hahn e Dr. Fábio A. Lansac-Tôha, pela oportunidade e recursos disponibilizados para a execução da dissertação;

Aos estagiários e funcionários do Centro de Isótopos Estáveis – Unesp/Botucatu, especialmente, Evandro T. da Silva, Cibele e ao professor Carlos Ducatti por todo auxílio técnico e intelectual na interpretação isotópica;

A meu amigo Emanuel Martinez, por me hospedar em sua casa durante o período em Botucatu;

Aos meus amigos de práticas esportivas Putus Esporte Clube, Tika, Jéber, Gaúcho, Pita, Rodrigo Mala, Bodinho, Cocão, Xandy e o torcedor fanático Celinho; a equipe de atletismo Marcorro, principalmente Fernando “o filho do Homem”;

Aos donos do Pilequinho, Kanarinhos e Padoca por deixarem a cerveja sempre gelada e proporcionando agradáveis recintos para toda a discussão sobre questões cósmicas “Quem eu sou? De onde vim? Pra onde vou?”;

E a todos que contribuíram direta e indiretamente para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

FATORES QUE DETERMINAM O COMPRIMENTO DA CADEIA ALIMENTAR EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS: USO DOS ISÓTOPOS ESTÁVES DE ^{13}C E ^{15}N

RESUMO	1
INTRODUÇÃO.....	2
MATERIAL E MÉTODOS	5
Área de estudo.....	5
Coleta de dados	6
Análise dos dados.....	9
RESULTADOS.....	11
DISCUSSÃO.....	17
CONCLUSÃO	25
AGRADECIMENTOS	25
REFERÊNCIAS	26

RESUMO

FATORES QUE DETERMINAM O COMPRIMENTO DA CADEIA ALIMENTAR EM RESERVATÓRIOS NEOTROPICAIS: USO DOS ISÓTOPOS ESTÁVEIS DE ^{13}C E ^{15}N .*

Estudos enfocando o fluxo de energia em ecossistemas tem sido a preocupação de vários ecólogos nas últimas décadas. Entre as questões mais amplamente discutidas destacam-se aquelas que buscam identificar os fatores que determinam o comprimento da cadeia alimentar em reservatórios neotropicais. Neste sentido, analisando a razão isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e carbono ($\delta^{13}\text{C}$), de peixes piscívoros e produtores primários, em seis reservatórios do Estado do Paraná, objetivou-se identificar os fatores que norteiam a variação no comprimento da cadeia alimentar. Associado a estes fatores indicadores, investigou-se ainda o efeito da estabilidade do ambiente sobre a onivoria e o seu potencial em ambientes menos produtivos. Para tanto, foram realizadas amostragens trimestrais de fevereiro a dezembro de 2002 nos reservatórios Governador Parigot de Souza, Iraí, Santo do Vau, Segredo, Mourão e Rosana. Nestes ambientes, o comprimento da cadeia alimentar não se correlacionou significativamente com a disponibilidade de recursos, área do reservatório e a integração produtividade-área. Porém, a estabilidade do ecossistema, medida através da sua capacidade de desenvolvimento (overhead)(%), apresentou correlação não linear ($R = 0,90$), sendo que ambientes com valores intermediários de capacidade de desenvolvimento tiveram os maiores comprimentos de cadeia. A espécie onívora, *G. brasiliensis*, apresentou menor posição trófica em ambientes mais estáveis, sendo que o grau de produtividade do reservatório não influenciou na diferenciação isotópica dos níveis tróficos.

Palavras-chave: cadeia alimentar; isótopos estáveis, ^{13}C , ^{15}N ; piscivoria; onivoria; reservatórios.

* Este trabalho é apresentado na forma de artigo, segundo as normas da Revista *Acta Oecologica*

INTRODUÇÃO

*“So, naturalists observe a flea
Hath smaller fleas that on him prey
And these have smaller fleas to bite'em
And so proceed ad infinitum” (Swift, 1772).*

O número de níveis tróficos de uma cadeia alimentar representa as transferências de energia ou nutrientes realizadas entre os organismos (Lindeman, 1942). Vários estudos têm analisado os fatores que restringem o comprimento da cadeia em ecossistemas naturais (Pimm e Lawton, 1977; Briand e Cohen, 1987; Schoener, 1989; Power et al., 1996; Spencer e Warren, 1996; Sterner et al., 1997; Kaunzinger e Morin, 1998; Vander Zanden et al., 1999; Post et al., 2000 ; Pimm, 2002; Post, 2002).

Contudo, não há consenso, entre os ecólogos, sobre quais as causas que determinam o tamanho da cadeia. Enquanto Pimm (2002) atribui a estabilidade dinâmica da teia alimentar ou a disponibilidade de recursos alimentares como fatores determinantes, outros autores propõem a diversidade específica e o tamanho do ambiente (Vander Zanden et al., 1999; Post et al., 2000) ou ainda a integração de diferentes processos, relacionados ao ecossistema (Jepsen e Winemiller, 2002).

Uma síntese dos principais fatores que podem influenciar o comprimento da cadeia alimentar foi sumarizada por Pimm (2002) e Post (2002): (a) o histórico da organização estrutural da comunidade, incluindo a colonização e a evolução *in situ*; (b) a disponibilidade de recursos, a qual prediz que o comprimento da cadeia alimentar deve aumentar com o acréscimo da eficiência energética dos organismos e com o incremento dos recursos disponíveis na base da cadeia; (c) o tamanho do ecossistema, sendo que grandes ecossistemas suportam maior comprimento de cadeia; (d) a produtividade-espaco, que considera a produtividade primária total e a área do ecossistema; (e) restrições dinâmicas do ambiente e distúrbios, supondo que longas cadeias são menos estáveis que cadeias curtas, principalmente

em ambientes sujeitos a distúrbios freqüentes ou extremos; (f) forrageamento ótimo, quando consumidores alimentam-se no nível trófico mais produtivo, pois existe mais energia disponível no nível trófico inferior que no superior, o que encurta a cadeia.

A despeito das dificuldades, a elucidação de mecanismos que regem a transferência de energia em cadeias alimentares tem atraído considerável atenção nas últimas décadas, devido aos fortes efeitos ecológicos promovidos pelas interações bióticas e abióticas sobre o ecossistema (Vander Zanden e Rasmussen, 1999; Pimm, 2002; Post, 2002). Por outro lado, a investigação dos fatores que influenciam a estrutura da cadeia alimentar foram realizados em ambientes naturais, com menor interferência humana, ou foram constatados através de experimentos em campo ou laboratório, existindo poucos esforços em interpretar o que ocorre em reservatórios, especialmente na região neotropical (Benedito-Cecilio et al., 2004; Pereira et al., em preparação).

Os reservatórios compõem atualmente um cenário modificado da maioria dos cursos de água brasileiros (Tundisi, 1981; Tundisi e Stratskraba, 1999). As severas mudanças impostas sobre os atributos físicos, químicos e biológicos promovem alterações nas interações bióticas dentro do ecossistema, particularmente entre as de natureza trófica (Agostinho e Zalewski, 1995; Benedito-Cecilio et al., 1997), sendo estas comumente diagnosticadas através de análises de conteúdos estomacais (Hahn et al., 1997; Abelha e Goulart, 2004). Diante disso, uma análise comparativa dos grupos tróficos de peixes, utilizando uma abordagem isotópica, poderia ser usada para identificar padrões em teias tróficas a qual não seria possível através de dados convencionais de conteúdo estomacal ou conhecimento geral de ecomorfologia de peixes (Jepsen e Winemiller, 2002).

Os isótopos estáveis são utilizados em estudos de teias alimentares, pois eles fornecem medidas, baseadas no fluxo de energia, da estrutura trófica do ecossistema. Os isótopos estáveis de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) exibem um enriquecimento de 2 a 4% da presa para o predador

(DeNiro e Epstein, 1981, Minagawa e Wada, 1984; Jepsen e Winemiller, 2002), sendo que, os valores de $\delta^{15}\text{N}$ de consumidores, quando comparados aos aqueles dos produtores da base da cadeia alimentar, fornecem uma medida quantitativa e confiável da posição trófica dos organismos (Vander Zanden e Rasmussen, 1999). Por outro lado, o $\delta^{13}\text{C}$ altera-se pouco na medida em que o carbono é mobilizado através da teia alimentar, podendo ser empregado para avaliar as principais fontes de energia de um organismo (Araújo-Lima et al., 1986; Peterson e Fry, 1987).

Diante disso, analisando a razão isotópica de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) e carbono ($\delta^{13}\text{C}$) de peixes e produtores primários de seis reservatórios do Estado do Paraná, com características distintas, buscou-se determinar a variação do comprimento da cadeia alimentar em relação a atributos ecossistêmicos desses ambientes recentes e perturbados, procurando responder qual a hipótese que melhor aplica-se em reservatórios para explicar o comprimento da cadeia alimentar.

H₁: O comprimento da cadeia alimentar é determinado por um ou mais fatores, sendo eles: a produtividade potencial; a área do reservatório; a integração da área e a produtividade do reservatório (produtividade-espaço) e a estabilidade do ambiente.

H₂: Se a onivoria é menos comum em ambientes estáveis, a estabilidade do reservatório diminui a posição trófica dos onívoros;

H₃: Os níveis tróficos são isotopicamente distintos em ambientes menos produtivos, devido ao baixo potencial de onivoria nesses sistemas.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

As amostragens foram realizadas, trimestralmente, entre fevereiro e dezembro de 2002, em seis reservatórios do Estado do Paraná (Figura 1), abrangendo os rios Capivari (reservatório Governador Parigot de Souza), Iguazu (reservatórios Iraí, Salto do Vau e Segredo), Ivaí (reservatório Mourão) e Paranapanema (Reservatório Rosana). A escolha dos seis reservatórios, contemplou não apenas ambientes pertencentes a diferentes bacias, mas também ecossistemas com áreas, morfometrias, idades e graus de ocupação antropogênica variáveis. As características dos reservatórios são apresentadas na Tabela I e suas localizações na Figura 1.

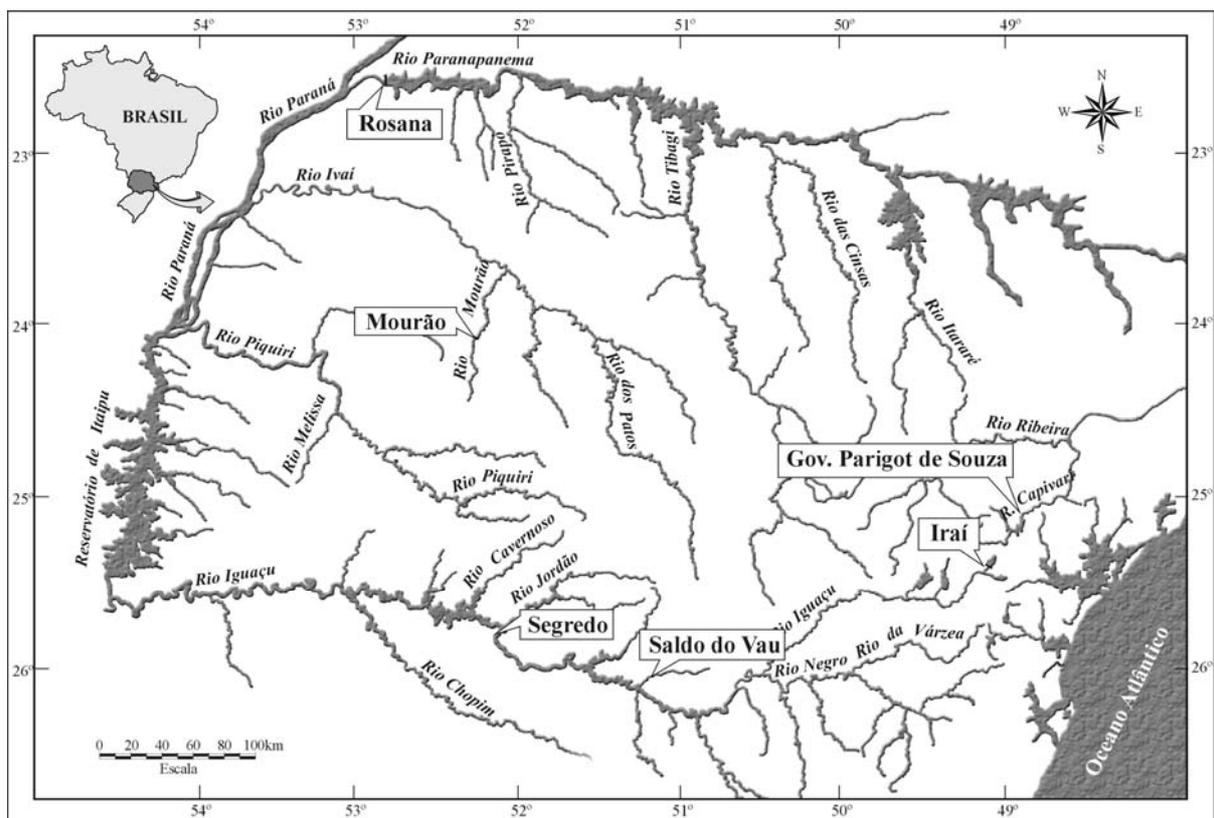


Figura 1. Localização dos reservatórios Paraná amostrados neste estudo.

Tabela I. Características físicas, químicas e biológicas dos reservatórios estudados.

Atributos	Iraí	Mourão	Segredo	GPS	Rosana	Svau
Bacia	Iguaçu	Ivaí	Iguaçu	Leste	Paranapanema	Iguaçu
Fósforo total ($\mu\text{g/l}$)*	43,3	14,0	14,1	20,8	13,0	13,6
Nitrogênio total ($\mu\text{g/l}$)*	691,4	271,4	598,8	470,9	380,4	326,4
Transparência do disco de Secchi ⁻¹ (m)*	1,4	1,1	0,6	0,7	0,6	0,7
(log) Produtividade primária total ($\text{ton}/\text{km}^2/\text{ano}$)**	6,98	6,08	5,99	5,94	5,25	3,85
Área (km^2)*	14,6	11,2	80,6	12,8	220,0	2,0
Área x produtividade primária total (log)	8,15	7,13	7,89	7,04	7,59	4,15
Ano de fechamento do reservatório*	1999	1964	1992	1970	1987	1959
Produtividade primária total / Respiração**	68,9	18,5	18,3	8,3	6,9	2,1
Capacidade de desenvolvimento (<i>overhead</i>) (%)**	20,4	36,9	31,0	57,4	60,0	58,3

GPS = Gov. Parigot de Souza; Svau = Salto do Vau

* Dados UEM/NUPELIA não publicados.

** Angelini et al. (2005).

Coleta de dados

As coletas dos produtores primários e peixes foram realizadas no corpo central dos reservatórios, incluindo as zonas lótica, lêntica e de transição. Os produtores primários corresponderam às plantas C_3 (vegetação ripária, macrófitas C_3 , perifíton e fitoplâncton) e plantas C_4 (macrófitas C_4 e gramíneas).

Para cada reservatório foram obtidas amostras de folhas da vegetação ripária, bem como de macrófitas aquáticas. Cada amostra foi constituída de no mínimo cinco folhas, provenientes de diferentes exemplares da mesma espécie e coletadas na mesma altura em cada espécime.

Amostras de perifíton foram obtidas através da raspagem de substratos (pedriscos, folhas ou caules de plantas), enquanto aquelas de fitoplâncton foram coletadas com auxílio de rede de fitoplâncton ($25\mu\text{m}$), e transferidas para descanso em proveta de vidro (1000ml). Da mesma forma, amostras correspondendo ao carbono orgânico particulado (COP), isto é, a mistura de fitoplâncton e microorganismos suspensos na coluna da água, foram obtidas com auxílio de redes de plâncton de $15\mu\text{m}$. As amostras de perifíton, fitoplâncton e COP foram

retidas em filtros de fibra de vidro (GFC-Whatman), os quais foram previamente submetidos à combustão (550°) durante 4 horas para a remoção de resíduos orgânicos e as amostras de produtores primários e COP foram enxaguadas em solução de HCl a 1N para a remoção de carbonatos.

Foram coletados exemplares de sete espécies de peixes, pertencentes a diferentes grupos tróficos (Tabela II). Para a captura utilizaram-se redes de espera de diferentes malhagens (2,4 a 16 cm entre nós opostos), sendo que de cada exemplar foi tomado o comprimento padrão, em cm, e extraídas amostras de músculos localizados abaixo da nadadeira dorsal. Para esse estudo, foram considerados apenas os indivíduos adultos, isto é, maiores que o tamanho da primeira maturação gonadal (Vazzoler, 1996).

Todas as amostras, devidamente identificadas, foram submetidas à secagem em estufa a 60°C e maceradas até a obtenção de um pó fino.

Posteriormente, as amostras foram analisadas no Centro de Isótopos Estáveis do Instituto de Biociências da Unesp, (Botucatu – SP), para a medida das razões isotópicas $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ e $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Cada amostra foi pesada dentro de cápsulas de estanho e, posteriormente, introduzidas por meio de amostrador automático no analisador elemental (EA 1108 – CHN – Fisons Instruments, Rodano, Itália). Em presença de oxigênio (O_2) e óxido de cobre (CuO), a amostra foi queimada, quantitativamente, para a obtenção de CO_2 e NO_x . Este último foi então reduzido a N_2 na presença de cobre. Os gases formados foram separados em coluna cromatográfica gasosa e analisados em espectrômetro de massa de razões isotópicas (Delta S – Finnigan MAT, Bremen, Alemanha).

Os valores das razões isotópicas foram expressos na terminologia delta em partes por mil ($\delta\%$) relativos aos padrões internacionais *PeeDee Belemnite* (PDB) para o ^{13}C e, nitrogênio do ar atmosférico para ^{15}N , de acordo com a seguinte equação geral:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ e } \delta^{15}\text{N} = [(R_{\text{amostra}} / R_{\text{padrão}}) - 1] \times 10^3 \quad (1)$$

onde R representa a razão entre o isótopo menos abundante e o mais abundante, em particular $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ e $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, para a amostra e o padrão, respectivamente.

Tabela II. Número de exemplares para cada espécie de peixe, suas respectivas categorias tróficas, nome vulgar e produtores primários amostrados em cada reservatório.

Espécie	Nome vulgar	Categoria trófica *	Iraí	GPS	Segredo	Rosana	Mourão	Svau
<i>Hoplias aff. malabaricus</i> (Bloch, 1974)	traíra	Piscívoro	7	7	2	7	7	6
<i>Oligosarcus longirostris</i> Menezes & Géry, 1983	saicanga	Piscívoro			6			
<i>Geophagus brasiliensis</i> (Quoy & Gaimard, 1824)	acará	Onívoro	7	7	7		7	6
<i>Hypostomus commersoni</i> Valenciennes, 1836	casculo	Detritívoro		7	7		4	
<i>Astyanax</i> sp. C	lambari	Detritívoro	7					7
<i>Loricariichthys platymetopon</i> Isbrücker & Nijssen, 1979	casculo chinelo	Detritívoro				7		
<i>Schizodon borellii</i> (Boulenger, 1900)	piau- bosteiro	Herbívoro				7		
Produtores primários			16	14	13	17	16	18
Total			37	35	35	38	34	37

* Abelha (2001).

O grau de produtividade dos reservatórios foi determinado analisando a concentração total de fósforo, nitrogênio e produtividade primária (Figura 2).

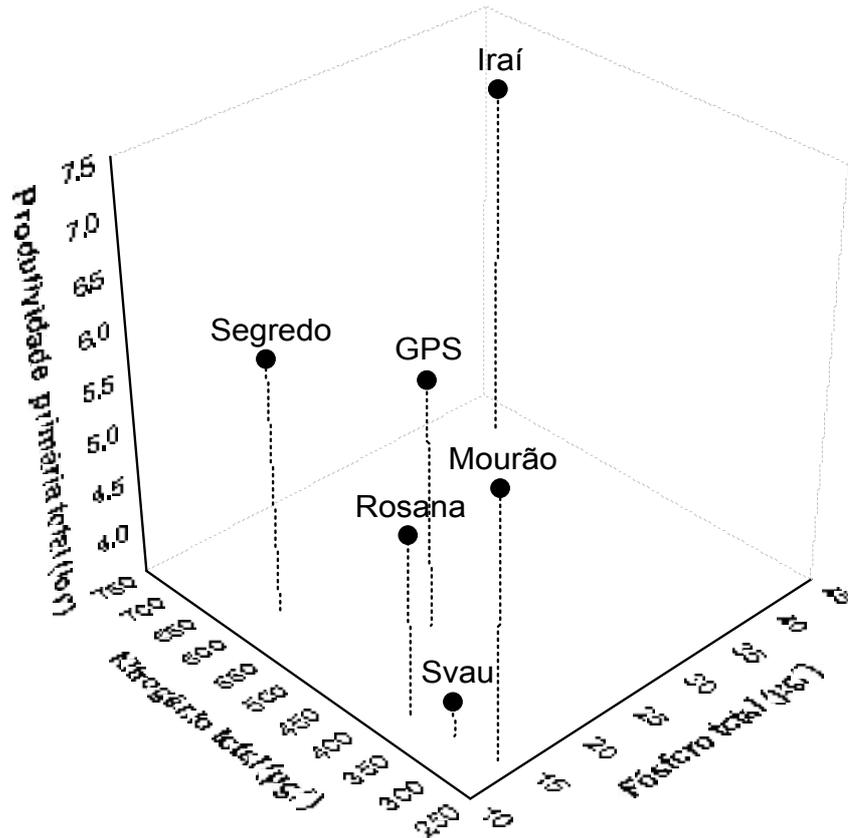


Figura 2. Classificação dos reservatórios com base na produtividade primária total, concentração de nitrogênio e fósforo.

Análise dos dados

Os valores médios de $\delta^{15}\text{N}$ de cada indivíduo foram usados para comparar a posição trófica (PT) das espécies, em cada reservatório, sendo que sua estimativa foi baseada na expressão proposta por Vander Zanden et al. (1997):

$$PT_{\text{peixe}} = \left[\left\{ \frac{(\delta^{15}\text{N}_{\text{peixe}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{fonte}})}{2,8} \right\} + 1 \right] \quad (2)$$

onde, $\delta^{15}\text{N}_{\text{peixe}}$ é o valor médio do $\delta^{15}\text{N}$ de cada peixe; $\delta^{15}\text{N}_{\text{fonte}}$ é o valor médio do $\delta^{15}\text{N}$ das fontes autóctones e alóctones para cada reservatório; 2,8‰ é o incremento assumido por nível trófico para $\delta^{15}\text{N}$ para peixes tropicais (Jepsen e Winemiller, 2002) e 1 é a posição trófica ocupada pelo organismo usado para estimar o $\delta^{15}\text{N}_{\text{fonte}}$.

Para estimar o $\delta^{15}\text{N}_{\text{fonte}}$ foram considerados os produtores primários (autóctones e alóctones) presentes nos reservatórios, sendo que os valores médios considerados para cada reservatório foram: 8,02 (Iraí); 7,17 (GPS); 5,53 (Segredo); 10,84 (Rosana); 7,06 (Mourão); e 6,85‰(Svau).

Para testar se ambientes mais produtivos possuem cadeia alimentar com maior comprimento, foi analisada a correlação entre a posição trófica de *H. aff. malabaricus* e fósforo total, nitrogênio total, inverso da transparência média anual do disco de Secchi e a produtividade primária total de cada ambiente. A transparência do disco de Secchi é um indicador indireto da biomassa algal e, portanto, da produtividade primária. Os valores expressos pelo inverso da transparência do disco de Secchi indicam que aumentos nesses valores refletem acréscimo da biomassa algal (Vander Zanden et al., 1999).

A hipótese de que o tamanho do ecossistema determina o comprimento da cadeia alimentar foi testada analisando a correlação da área dos reservatórios com a PT de *H. aff. malabaricus*.

Integrando a produtividade e o tamanho do ecossistema, testou-se a hipótese da produtividade-espaco, multiplicando-se a área do reservatório (km^2) pela produtividade primária total ($\text{ton}/\text{km}^2/\text{ano}$), sendo que o resultado dessa multiplicação foi logaritimizado e analisada a correlação com a PT de *H. aff. malabaricus*.

Como medidas de estabilidade do reservatório, foram correlacionados a idade do reservatório, a produtividade primária total/respiração total do sistema (PPT/R) e a capacidade de desenvolvimento, com a PT de *H. aff. malabaricus*. A capacidade de desenvolvimento age como um indicador de qualidade do ecossistema, constituindo uma das propriedades resultantes dos processos de auto-organização e que determina a direção do desenvolvimento (Ulanowicz, 1986).

Para verificar se a estabilidade do sistema pode influenciar na posição trófica de peixes onívoros, foi analisada a correlação da PT da espécie onívora, *G. brasiliensis*, com fatores que indicam a estabilidade do sistema, como a capacidade de desenvolvimento e a idade do reservatório.

Possíveis semelhanças nos valores de $\delta^{13}\text{C}$ dos peixes e, portanto, similaridades nas fontes de carbono, foram observadas comparando-se os valores de $\delta^{13}\text{C}$ das espécies, ordenadas por grupo trófico, em cada reservatório.

As diferenças na composição isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ e $\delta^{13}\text{C}$ para os grupos tróficos foram avaliadas utilizando-se o protocolo de Análise de Variância (ANOVA unifatorial), e no caso de diferenças significativas foi utilizado o teste *a posteriori* de Tukey na identificação das diferenças entre os níveis do tratamento (Zar, 1999).

RESULTADOS

Constataram-se diferenças significativas na posição trófica de *H. aff. malabaricus* ($F_{5,30} = 7,42$; $P < 0,001$) entre os reservatórios analisados, tendo sido registrada a menor posição trófica para o reservatório Rosana ($2,81 \pm 0,41$) e a maior para o reservatório Mourão ($4,43 \pm 1,06$), bem como a maior variabilidade nestes valores.

A posição trófica de *H. aff. malabaricus*, em Rosana, foi significativamente diferente daquela constatada para GPS, Segredo e Mourão, sendo que neste último reservatório, foi ainda significativamente diferente de Salto do Vau (teste *a posteriori* de Tukey, $P < 0,05$) (Figura 3a).

Do mesmo modo, também foram encontradas diferenças significativas entre os reservatórios quanto ao comprimento da cadeia alimentar, sendo que a diferença entre o maior e o menor comprimento de cadeia foi de 4,54%. O reservatório Rosana apresentou o menor

comprimento ($5,07\% \pm 1,28$), ao contrário do reservatório Mourão, que apresentou o maior tamanho ($9,61\% \pm 2,95$) (Figura 3b).

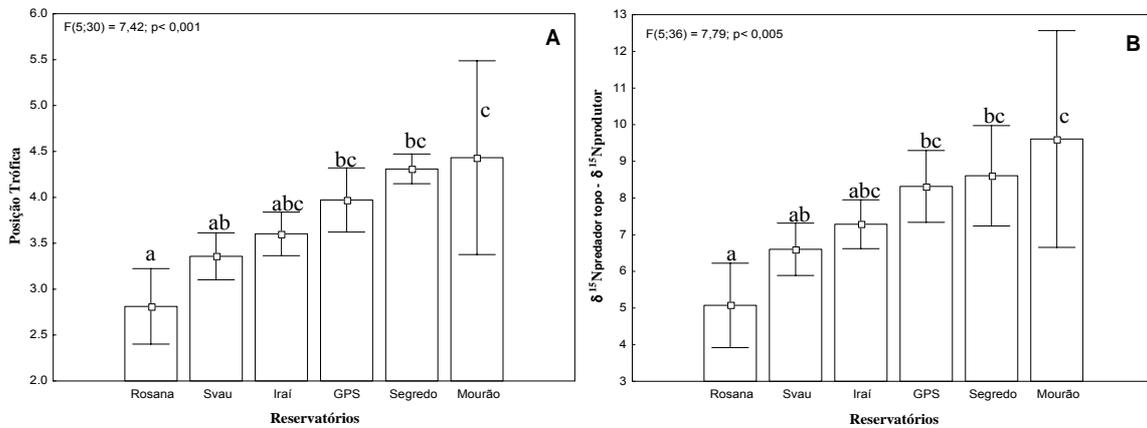


Figura 3. Posição trófica de *H. aff. malabaricus* (A) e comprimento da cadeia alimentar (B) nos reservatórios analisados. Letras diferentes indicam diferenças significativas (teste *a posteriori* de Tukey, $P < 0,05$).

Dentre os fatores analisados e que indicam produtividade primária do ecossistema, nenhum deles apresentou correlação significativa com a PT calculada para *H. aff. malabaricus* (Tabela III).

Tabela III: Resultados das correlações de Pearson entre as variáveis que indicam produtividade com a posição trófica de *H. aff. malabaricus* nos reservatórios amostrados.

Variável	R^2	P
Fósforo total ($\mu\text{g/l}$)	0,00	0,96
Nitrogênio total ($\mu\text{g/l}$)	0,01	0,83
Transparência do disco de Secchi ⁻¹ (m)	0,05	0,67
(log) Produtividade primária total ($\text{ton/km}^2/\text{ano}$)	0,21	0,35

Da mesma forma, não foi identificada correlação significativa entre a PT de *H.aff. malabaricus* e o tamanho do reservatório ($R^2 = 0,32$; $P > 0,05$). Assim, no reservatório Rosana,

que apresenta a maior área (200 Km²), a espécie *H. aff. malabaricus* apresentou a menor PT dentre os reservatórios analisados (Tabela I e IV; Figura 4e).

Tabela IV. Média e desvio padrão da posição trófica calculada para espécies de peixes, nos reservatórios estudados.

Espécie	Iraí	GPS	Segredo	Rosana	Mourão	Svau
<i>H. aff. malabaricus</i>	3,6±0,2	4,0±0,3	4,3±0,2	2,8±0,4	4,4±1,1	3,4±0,3
<i>O. longirostris</i>			4,0±0,5			
<i>G. brasiliensis</i>	3,2±0,3	3,2±0,4	3,6±0,2		3,2±0,4	2,7±0,4
<i>H. commersoni</i>		1,9±1,5	3,3±0,2		2,8±0,8	
<i>Astyanax</i> sp. C	3,2±0,1					2,9±0,2
<i>L. platymetopon</i>				2,0±0,4		
<i>S. borellii</i>				1,6±0,8		
Média	3,3±0,3	3,0±1,2	3,6±0,5	2,1±0,7	3,6±1,0	3,0±0,4

GPS = Gov. Parigot de Souza, Svau = Salto do Vau.

Integrando-se a área do reservatório (tamanho do ecossistema), com sua respectiva produtividade (produtividade-espaco), nenhuma correlação foi encontrada ($R^2 = 0,06$; $P > 0,05$) (Fig. 4f).

Ainda, a idade dos reservatórios e a PPT/R não foram correlacionadas significativamente com a PT de *H. aff. malabaricus*. Ao contrário da capacidade de desenvolvimento ($R = 0,90$) (Tabela V). Assim, o modelo descrito é uma função quadrática, onde $PT_{H. malabaricus} = (0,234 \text{ capacidade de desenvolvimento}) + (-0,003 \text{ capacidade de desenvolvimento}^2)$. Foi verificado um valor ótimo da capacidade de desenvolvimento, quando ocorrem as maiores médias de PT nos reservatórios de Segredo e Mourão (Tabela V).

Tabela V: Resultados da correlação de Pearson e regressão não-linear para as variáveis que indicam estabilidade com a posição trófica de *H. aff. malabaricus*, nos reservatórios estudados.

Variáveis	R	P
Ano do fechamento	0,1	0,83
PPT/R	0	Não-linear
Capacidade de desenvolvimento(%)	0,90	Não-linear

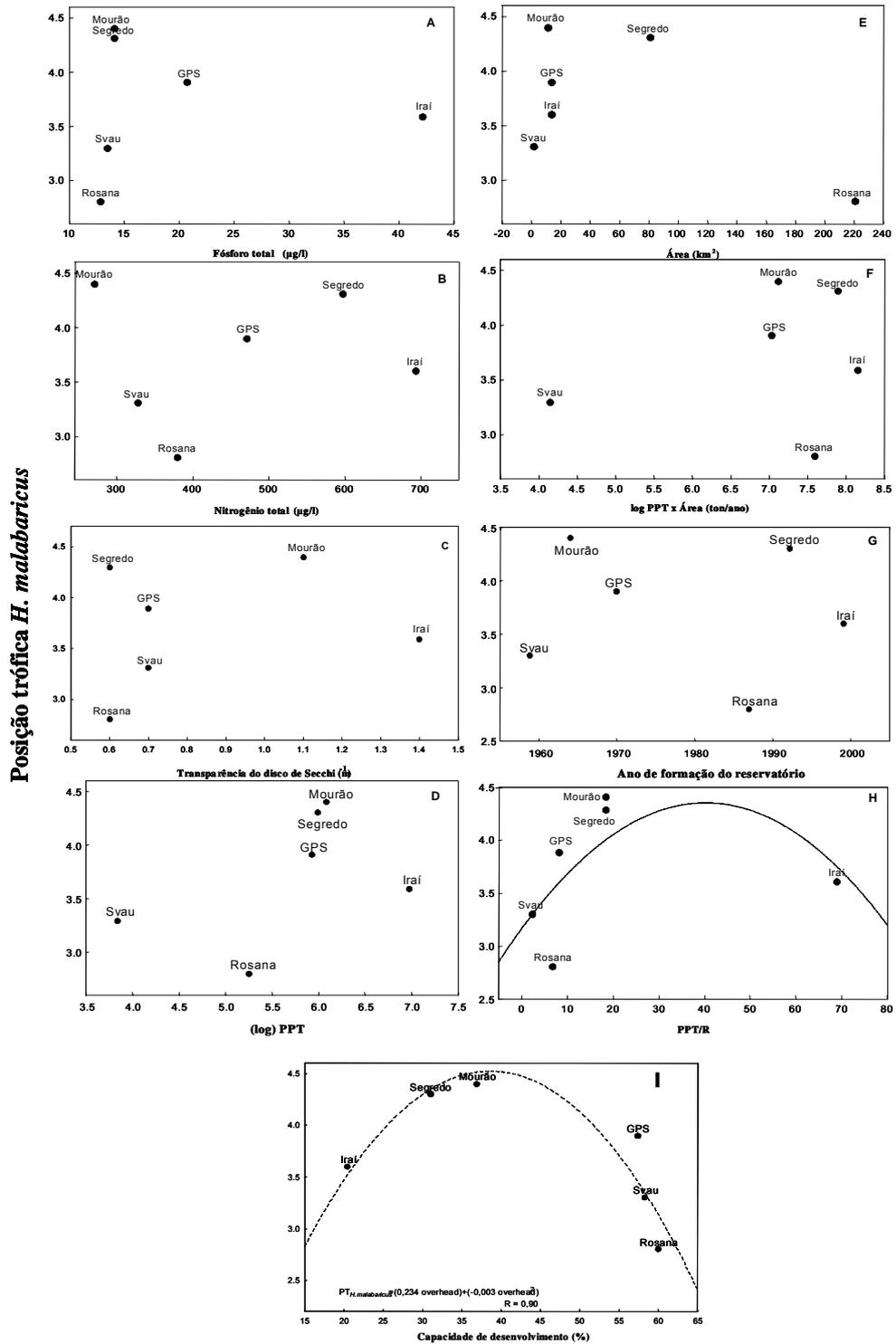


Figura 4. Posição trófica de *H. aff. malabaricus* em relação aos fatores que indicam produtividade (A, B, C e D), tamanho do ecossistema (E), produtividade total x área do ecossistema (F) e estabilidade (G, H e I). PPT/R=produtividade primária total do sistema pela respiração do sistema.

As medidas que refletem a estabilidade do ambiente (capacidade de desenvolvimento e idade do reservatório), não apresentaram correlação significativa com a PT de *G. brasiliensis* (capacidade de desenvolvimento: $R^2 = 0,25$; $P > 0,05$; idade: $R^2 = 0,31$; $P > 0,05$). A despeito da ausência de significância na correlação, observou-se tendência da espécie exibir PT menor em ambientes mais estáveis (Figura 5).

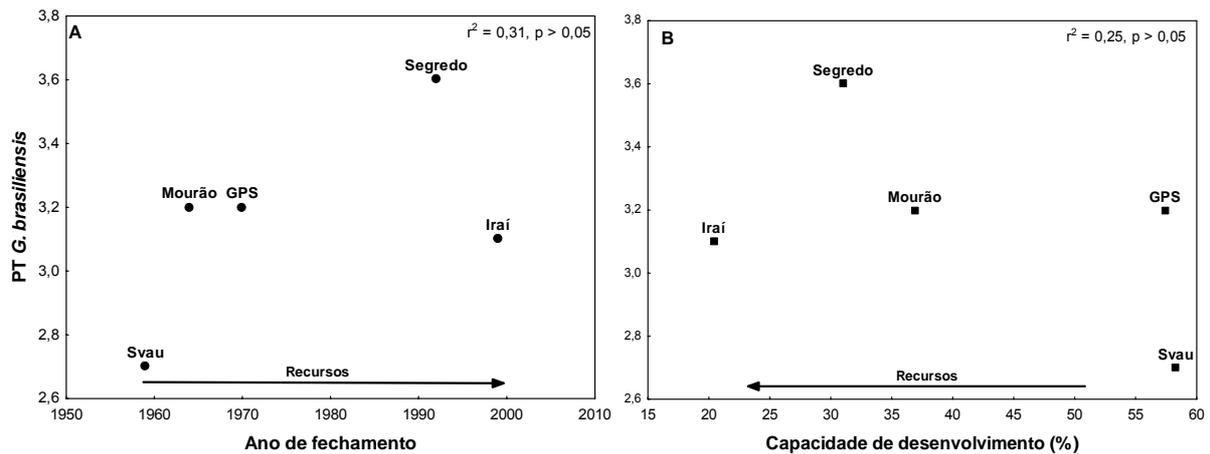


Figura 5. Posição trófica de *G. brasiliensis* em relação a idade do reservatório (A) e capacidade de desenvolvimento (B).

Em todos os reservatórios a espécie piscívora apresentou os maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$, sendo que a sua média foi significativamente diferente dos outros grupos tróficos nos reservatórios Iraí, Rosana, Mourão e Svau. Por outro lado, em GPS e Segredo não foi evidenciada diferença significativa entre as espécies piscívora e onívora (Tabela VI).

Os valores de $\delta^{15}\text{N}$ dos onívoros também não foram significativamente distintos dos outros grupos em nenhum reservatório. Em todos os reservatórios, com exceção de GPS, onívoros e detritívoros não mostraram diferenças significativas. Em Rosana as espécies onívora e herbívora também não se diferenciaram significativamente (Tabela VI).

A média do $\delta^{13}\text{C}$ entre os piscívoros, onívoros, detritívoros, e uma espécie herbívora no reservatório Rosana, não foi significativamente diferente nos reservatórios Iraí, GPS, Segredo e Rosana, indicando que essas espécies usam fontes de carbono similares nos seus

respectivos habitats. Entretanto, nos reservatórios de Mourão e Salto do Vau os grupos funcionais apresentaram diferenças significativas (teste *a posteriori* de Tukey) (Tabela VII).

No reservatório Mourão a espécie piscívora e onívora usam fontes de carbono similares, enquanto a espécie detritívora apresenta valores de $\delta^{13}\text{C}$ mais negativos, assimilando fontes deplecionadas em $\delta^{13}\text{C}$. Por outro lado, em Salto do Vau, as espécies piscívora e detritívora assimilam o carbono de fontes semelhantes, enquanto a onívora o faz a partir de uma origem distinta e mais empobrecida em ^{13}C (Tabela VII).

Tabela VI. Média e desvio padrão de $\delta^{15}\text{N}$ (em ‰) para os grupos funcionais analisados em cada reservatório.

	Iraí	GPS	Segredo	Rosana	Mourão	Svau
Piscívoro	15,31±0,66 a	15,49±0,98 a	14,80±0,45 a (13,92±1,53 a)	15,92±1,15 a	16,67±2,95 a	13,46±0,71 a
Onívoro	14,14±0,71 b	13,37±1,20 a	12,79±0,61 ab		13,13±1,04 b	11,72±1,00 b
Detritívoro	14,21±0,36 b	9,55±4,15 b	11,96±0,46 b	13,63±1,13 b	12,11±2,12 b	12,09±0,62 b
Herbívoro				12,67±2,12 b		

Valores entre parênteses indicam $\delta^{15}\text{N}$ de *O. longirostris*. GPS = Governador Parigot de Souza, Svau = Salto do Vau. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($P < 0,05$, teste *a posteriori* de Tukey).

Tabela VII. Média e desvio padrão de $\delta^{13}\text{C}$ (em ‰) para os grupos funcionais por reservatório analisados.

	Iraí	GPS	Segredo	Rosana	Mourão	Svau
Piscívoro	-25,20 ±0,66	-26,29 ±1,86	-24,82 ±0,21 (-25,51 ±1,71)	-24,13 ±1,01	-24,67 ±0,70 a	-24,72 ±1,04 a
Onívoro	-25,12 ±0,71	-26,36 ±2,32	-26,65 ±0,95		-24,27 ±1,23 a	-28,02 ±1,61b
Detritívoro	-26,47 ±0,36	-30,46 ±6,12	-24,55 ±2,60	-23,90 ±4,21	-27,60 ±3,21 b	-25,09 ±0,70 a
Herbívoro				-23,20 ±3,41		

Valores entre parênteses indicam $\delta^{13}\text{C}$ de *O. longirostris*. GPS = Governador Parigot de Souza, Svau = Salto do Vau. Letras diferentes indicam diferenças significativas ($P < 0,05$, teste *a posteriori* de Tukey).

DISCUSSÃO

Diferenças na posição trófica de *H. aff. malabaricus* e no comprimento da cadeia alimentar dos ambientes estudados, oferecem a oportunidade de examinar relações entre a estrutura trófica e as características físicas, químicas e biológicas dos reservatórios. Estudos ecológicos abordando o fluxo de energia em teias alimentares possibilitam inferências sobre a posição trófica dos organismos e o comprimento da cadeia. Post (2002) define a posição trófica e/ou o comprimento da cadeia alimentar como sendo o número de vezes que a energia ou matéria são transferidos na teia alimentar para o organismo, sendo que a energia e/ou recursos disponíveis são fatores importantes que podem limitar o comprimento da cadeia. Este pressuposto tem sido amplamente discutido em ecologia por diversos autores (Hutchinson, 1959; Briand e Cohen, 1987; Kaunzinger e Morin, 1998; Pimm, 2002; Post, 2002).

Neste sentido, o uso dos isótopos estáveis de nitrogênio ($\delta^{15}\text{N}$) tem se revelado como um indicador eficiente de posição trófica (Vander Zanden et al., 1997; Post, 2000). Assim, um predador de topo deverá apresentar maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$, principalmente em ambientes mais produtivos e, conseqüentemente, com maior número de níveis tróficos. Kaunzinger e Morin (1998), avaliando cadeias alimentares em micro-escala, verificaram que a produtividade determina o comprimento da cadeia alimentar e a densidade populacional de microorganismos.

No entanto, os resultados desse estudo não corroboram com a hipótese da produtividade, uma vez que nenhuma correlação foi observada entre a posição trófica da traíra e as variáveis que indicam a produtividade dos reservatórios. Os valores isotópicos deste estudo sugerem que o comprimento da cadeia foi maior em alguns reservatórios menos produtivos. Por exemplo, a traíra, no reservatório Mourão, apresentou valores de $\delta^{15}\text{N}$ com 9,6% acima dos produtores primários. Por outro lado, o reservatório Iraí, ambiente mais

produtivo, apresentou valores de $\delta^{15}\text{N}$ com 7,3‰ superior aos produtores primários. Contudo, essas diferenças não foram significativas, sendo que em Iraí a espécie está entre o 3º e 4º nível trófico, já em Mourão encontra-se no 4º nível. Neste último reservatório, a espécie apresenta, ainda, elevada variabilidade nos valores da posição trófica. Em ambos os ambientes, *H. aff. malabaricus* consome espécies forrageiras, principalmente do gênero *Astyanax*, que dominam nesse ambiente (Fugi et al., 2005). Em reservatórios com graus de produtividade tão distintos, como Iraí e Svau, a posição trófica da traíra também não apresentou diferenças significativas revelando que a produtividade não está restringindo o comprimento da cadeia.

Em Rosana, a traíra obteve menor posição trófica (2,8) e menor distância isotópica do $\delta^{15}\text{N}$ dos produtores primários (5,07‰). Nesse reservatório, espécies que são essencialmente piscívoras, como *Ageneiosus* sp. e *Plagioscion squamosissimus*, durante o período de estudo foram observadas consumindo crustáceos (Fugi et al., 2005). Este fato pode estar acontecendo com *H. aff. malabaricus*, que parece estar buscando recursos em níveis tróficos inferiores, os quais, potencialmente, possuem mais energia disponível, de acordo com a hipótese do forrageamento ótimo (Hutchinson, 1959). Desta forma, a cadeia encurta-se, uma vez que existe maior competição por energia, tornando-se vantajoso alimentar-se próximo à base da cadeia alimentar, onde há mais energia disponível (Pimm e Lawton, 1977; Pimm, 2002). Salienta-se ainda que em Rosana é encontrado o maior número de espécies piscívoras e, portanto, potenciais competidoras (Fugi et al., 2005).

Da mesma forma, Jepsen e Winemiller (2002) encontraram resultados semelhantes para *H. aff. malabaricus* em rios tropicais venezuelanos, sendo que a referida espécie ocupou posição trófica maior em rios oligotróficos que em ambientes considerados eutróficos. Por outro lado, estudos apontam diferentes fatores como determinantes para o comprimento da cadeia alimentar (Briand e Cohen, 1987; Vander Zanden et al., 1999; Post et al., 2000; Post, 2002). Lake et al. (2001), por sua vez, não encontraram relação entre o comprimento da

cadeia alimentar e o nitrogênio inorgânico dissolvido na água, em 17 ecossistemas de águas continentais americanos. Esses resultados, contrários aos de Kaunzinger e Morin (1998), podem ser derivados de uma combinação de diferenças na complexidade das teias alimentares analisadas. Em sistemas mais complexos, como reservatórios, as teias alimentares operam de maneira diferente das cadeias alimentares simples em microcosmos (Pimm, 2002), sendo que as mais longas são quase sempre encontradas em ambientes com disponibilidade de recursos intermediária, que aqueles em que estes recursos são mais abundantes (Post, 2002). Sendo assim, admite-se que recursos alimentares interferem no comprimento da cadeia alimentar somente em pequenos sistemas, os quais apresentam uma disponibilidade total de recursos muito reduzida (1 a 100 g.C.m⁻².ano⁻¹) (Post et al., 2000). O mesmo autor destaca que o tamanho do ecossistema (área e/ou volume) tem sido considerado como um dos principais determinantes para o comprimento da cadeia em lagos temperados, explicando 80% na variação da posição trófica de peixes predadores. Por outro lado, Briand e Cohen (1987) verificaram para ecossistemas naturais que a dimensionalidade ambiental influencia o comprimento da cadeia. Segundo estes autores, as cadeias são longas em ambientes com dimensão 3D que em 2D, isto é, são mais longas em florestas que em campos. Nos ambientes com menor complexidade espacialmente há maior probabilidade de encontro entre presa e predador, conseqüentemente, ocorre o encurtamento das cadeias. Segundo esses mesmos autores, a diversidade é maior em ecossistemas maiores, assim, a diversidade é determinante no comprimento da cadeia alimentar. Deste modo, a principal causa da variação no comprimento da cadeia são fatores que afetam a diversidade das espécies nas teias alimentares (Post, 2002).

Contudo, no presente estudo, não foi encontrada relação entre a posição trófica da traíra e a área dos reservatórios ($R^2=0,32$), demonstrando que o tamanho do ecossistema não foi um bom descritor do comprimento da cadeia alimentar para reservatórios. Em Rosana, o

de maior área dentre os ambientes estudados (220 km²), a espécie ocupou o menor nível trófico. Vander Zander et al. (1999) também não encontraram relação entre o comprimento da cadeia e a área de lagos. Porém, esses últimos autores encontraram que o comprimento da cadeia foi correlacionado com a riqueza de espécies ($R^2=0,69$).

Integrando a hipótese da produtividade e tamanho do ecossistema, alguns autores avaliaram o papel da produtividade do ecossistema e seu tamanho sob a hipótese produtividade-espaco, tomando o produto da área ou volume e sua produtividade. Essa hipótese inclui um componente espacial para estimar a disponibilidade total de recursos em níveis tróficos superiores (Schoener, 1989; Vander Zanden et al., 1999; Post et al., 2000) e prediz que o comprimento da cadeia alimentar aumenta em função da produtividade total do ecossistema. Entretanto, neste estudo nenhuma correlação foi encontrada entre a posição trófica da traíra e o produto da área pela produtividade primária total ($R^2=0,06$). Da mesma forma, Vander Zanden et al. (1999) e Post et al. (2000), ambos utilizando a técnica dos isótopos estáveis, não encontraram correlação entre comprimento da cadeia e a disponibilidade de recursos por área.

A ocorrência de distúrbios nos ecossistemas tem sido considerada um importante fator para explicar a variação do comprimento da cadeia alimentar. Assim, longas cadeias, que seriam menos estáveis (Pimm e Lawton, 1977), não serão dominantes em ecossistemas naturais, ocasionando um encurtamento da cadeia alimentar, principalmente nos ambientes sujeitos a distúrbios frequentes ou extremos (Pimm e Kitching, 1987; Pimm, 2002; Post, 2002). A construção de reservatórios é um dos impactos mais comuns sobre os rios brasileiros, sendo que os barramentos causam alterações abruptas nas comunidades aquáticas, pois afetam os regimes naturais de seca e cheia, e promovem modificação nas interações bióticas do ecossistema (Agostinho et al., 2004; Benedito-Cecilio et al., 1997).

A correlação, definida pela função quadrática $PT_{H. malabaricus} = (0,234 * \text{capacidade de desenvolvimento}) + (-0,003 * \text{capacidade de desenvolvimento}^2)$, mostrou que cadeias mais longas estão associadas a valores intermediários de capacidade de desenvolvimento. Desta forma, maiores valores de capacidade de desenvolvimento indicam ambientes mais maduros e mais estáveis (Ulanowicz, 1986; Christensen, 1994). Os reservatórios GPS, Svau e Rosana tiveram os maiores valores de capacidade de desenvolvimento, porém não mostraram maior comprimento de cadeia.

Briand e Cohen (1987) não encontraram diferenças significativas no comprimento da cadeia entre ambientes constantes e aqueles sujeitos a algum tipo de distúrbio. Power et al. (1996) através de observações empíricas, sugerem que cadeias alimentares podem se alongar em um nível de distúrbio intermediário. Entretanto, distúrbios drásticos ou freqüentes mantêm a cadeia alimentar curta, eliminando as espécies que são menos resistentes ao distúrbio, as quais quase sempre são aquelas que se encontram próximas à base da teia alimentar.

Os resultados do presente estudo corroboram com Power et al. (1996), uma vez que os reservatórios Mourão e Segredo possuem valores intermediários de capacidade de desenvolvimento, revelando-se ambientes com maturidade e estabilidade intermediárias, possuindo, portanto, os maiores comprimentos de cadeia alimentar.

A capacidade de desenvolvimento é uma medida de estabilidade e permite analisar o ecossistema como um todo (Rocha, 1998; Angelini, 2002), e neste estudo foi o fator que melhor se relacionou com o comprimento da cadeia alimentar ($R = 0,90$). Todavia, não se pode afirmar quais são os impactos ou distúrbios que afetam os reservatórios aqui estudados, pois, possivelmente, seja uma soma de todos, agindo em cada ambiente.

Em relação ao componente biótico, a abordagem mais aceita nestes estudos é a da teia alimentar, que mostra as espécies conectadas por fluxos de alimento (energia), permitindo a identificação de importantes processos na organização dos ecossistemas (Warren, 1994).

Dentre os principais impactos nesses ambientes, estão a eutrofização e a introdução de espécies exóticas (Agostinho e Gomes, 1997). Todos ambientes estudados sofrem algum tipo de distúrbio relacionado a eutrofização (Iraí), ocupação do seu entorno por atividades agropecuárias (Mourão e Rosana) ou introdução de espécies exóticas (Júlio Jr. et al., 2005).

Contudo, fatores como a produtividade pôde ter restringido o comprimento da cadeia tanto em Iraí, uma vez que para este reservatório foi constatado as maiores concentrações de fósforo, nitrogênio, além da maior produtividade primária total, como em Rosana, que é um ambiente com baixa produtividade. Neste último reservatório, como discutido anteriormente, espécies piscívoras podem alternar sua dieta com itens mais próximos à base da cadeia alimentar (Fugi et al., 2005). Mesmo *H. aff. malabaricus*, que raramente alimenta-se de outros itens que não sejam peixes, pode encurtar a cadeia alimentar, quando a espécie ingere presas que alimentaram-se diretamente de produtores. Este fato pode não ter ocorrido nos reservatórios da bacia do rio Iguaçu, como Segredo e Mourão, onde *H. aff. malabaricus* tem como principais presas espécies do gênero *Astyanax* (Fugi et al., 2005), as quais apresentam espectro alimentar amplo, variando de consumidores primários a carnívoros, dependendo da espécie (Hahn et al., 1997; Fugi et al, 2003). Assim, parece não existir simples determinantes para o comprimento da cadeia alimentar, já que muitos podem estar inter-relacionados.

Existe muita dificuldade em se comparar a estrutura trófica das comunidades de diferentes reservatórios, uma vez que sua estruturação, durante o processo de colonização, depende, além da população do rio que lhe deu origem, das características de cada reservatório, como local da bacia, morfologia e tempo de residência da água, procedimentos operacionais, entre outros (Agostinho et al., 1999).

Os onívoros podem ter papel estabilizante ou desestabilizante no ecossistema, dependendo de onde estão na cadeia alimentar (Pimm, 2002). Caso estejam em níveis tróficos superiores, podem influenciar o efeito *top-down* nos ambientes aquáticos. Além disso, a

especialização trófica é mais comum em teias alimentares constantes, comparadas àquelas sujeitas a freqüentes ou intensas flutuações ou distúrbios. Então, supõe-se que a onivoria é menos comum em ambientes estáveis (Jepsen e Winemiller, 2002). A onivoria e a detritivoria são estratégias de forrageamento comuns em peixes de ambientes tropicais, sendo que a onivoria é, provavelmente, uma resposta adaptativa às fortes flutuações sazonais nos níveis da água. Os peixes em ambientes mais estáveis tendem a se especializar, uma vez que a disponibilidade de recursos nesses sistemas é menor. Por outro lado, em ambientes recém-formados, onde a disponibilidade de recursos é maior, a onivoria torna-se mais evidente (Lowe-McConnell, 1999; Winemiller, 1990).

Entretanto, os reservatórios, nas mudanças que impõem à paisagem, regulam as flutuações no nível da água dos rios os quais represam. Neste sentido, *G. brasiliensis* mostra tendência de ter sua posição trófica menor em reservatórios mais estáveis. É esperado que reservatórios mais recentes, ou com menor valor da capacidade de desenvolvimento, correspondam a ambientes com maior disponibilidade de recursos alimentares. Nesses ambientes, os onívoros podem alimentar-se de uma variedade maior de itens ou ocupar nichos até então desocupados ou pouco explorados. Este fato é verificado para o reservatório de Salto do Vau, que é o mais antigo, com a comunidade melhor estabelecida, e onde a posição trófica de *G. brasiliensis* foi a menor, enquanto que o reservatório Segredo, que é um dos mais recentes, a espécie teve a maior posição trófica, representada por mais que uma unidade de PT acima do seu co-específico em Salto do Vau. Por outro lado, o mesmo fato não é verificado para o reservatório Iraí, que apesar de ser um reservatório recém-formado, com baixa porcentagem da capacidade de desenvolvimento, além de eutrofizado, a referida espécie teve sua posição trófica com valores intermediários.

Sabe-se que ambientes mais produtivos suportam maior biomassa de invertebrados, com os consumidores tendo um amplo espectro alimentar, refletindo maior variabilidade

isotópica, sendo os grupos funcionais isotopicamente distintos (Jepsen e Winemiller, 2002). Este fato não ocorreu nos ambientes estudados, uma vez que, independentemente da produtividade, os grupos funcionais apresentaram sobreposição nos valores de $\delta^{15}\text{N}$. Apesar dos piscívoros apresentarem os maiores valores de $\delta^{15}\text{N}$, como esperado, onívoros e detritívoros, em Iraí, Segredo, Mourão e Svau, tiveram sobreposição nestes valores isotópicos. Além disso, apenas no reservatório Svau piscívoros e onívoros assimilam $\delta^{13}\text{C}$ de fontes distintas.

É possível que no reservatório Segredo, a *G. brasiliensis* esteja assimilando o nitrogênio proveniente de níveis tróficos superiores, como invertebrados ou escamas de peixes, que possuem grande valor protéico, refletindo no $\delta^{15}\text{N}$ dos músculos e conseqüentemente na sua posição trófica.

A posição trófica dos comedores de detrito é algo difícil de determinar através de métodos convencionais. Para detritívoros, que consomem partículas finas ou grossas, não está claro se esses recursos são os mesmos ou têm diferentes origens. Deste modo, estimativas da posição trófica, baseadas nas análises de conteúdo estomacal, fornecem uma representação estática das relações tróficas de um ecossistema. Tanto a detritivoria quanto a onivoria correspondem a hábitos alimentares difíceis de definir por métodos convencionais, quase sempre resultando em uma inadequada representação da sua importância nas teias alimentares (Vander Zanden et al., 1997; Jepsen e Winemiller, 2002).

Assim, no presente estudo, através da interpretação dos valores de $\delta^{15}\text{N}$, os peixes detritívoros tiveram ampla variação na sua posição trófica, sendo que a mesma espécie (*H. commersoni*) teve sua posição trófica próxima à base, em GPS, e no 3º nível trófico, em Segredo. Além disso, esses valores isotópicos foram similares aos dos onívoros na maioria dos reservatórios e, possivelmente, parecem assimilar fontes de carbono distintas dos onívoros apenas em Mourão.

CONCLUSÃO

Em síntese, dentre as hipóteses testadas, a estabilidade do ecossistema foi a que melhor explicou a variabilidade no comprimento da cadeia e as relações de onivoria e detritivoria, sendo que a produtividade e tamanho do reservatório parece não afetar essa característica nos reservatórios.

Destaca-se ainda que os peixes tropicais respondem a variabilidade ambiental com mudanças comportamentais e fisiológicas, que induzem a variações no seu valor isotópico. Devido a alta diversidade de espécies, plasticidade alimentar e oportunismo no forrageamento, que são características marcantes em cadeias alimentares aquáticas tropicais, detalhar relações alimentares na comunidade é sem dúvida um desafio, sendo que o objetivo de se buscar explicações únicas deve ser revisto. É imprescindível levar em consideração como, onde e quando podem as diferentes restrições bióticas ou abióticas, operar na determinação do comprimento da cadeia alimentar.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao PEA e NUPELIA pelo apoio financeiro e logístico; ao Cnpq/CAPES e toda equipe do PRONEX, por tornar esse projeto possível. À Maria Salete Arita, João Fabio Hildebrandt e Márcia R. Paiva pelo auxílio com o material bibliográfico; ao Jaime pela edição das figuras; aos funcionários do Centro de Isótopos Estáveis, UNESP-Botucatu, Evandro T. da Silva e a Gislaine I. Manetta pelo auxílio nas determinações isotópicas; as Drs. Norma S. Hahn, Elizabeti Y. Muto, Sidinei M. Thomaz e Ronaldo Angelini e aos Biólogos Cintia Bulla e Rodrigo Fernandes pelas sugestões no manuscrito e a toda equipe do Laboratório de Ecologia Energética UEM/NUPELIA.

REFERÊNCIAS

- Abelha, M.C.F., 2001. Dieta e estrutura trófica da ictiofauna de pequenos reservatórios do Estado do Paraná. Dissertação de Mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais, Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, Maringá.
- Abelha, M.C.F., Goulart, E., 2004. Oportunismo trófico de *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) (Osteichthyes, Cichlidae) no reservatório de Capivari, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum* 26 (1), 37-45.
- Angelini, R., 2002. Bases para a aplicação da teoria da informação em ecossistemas, com ênfase na ascendência. *Acta Scientiarum* 24, 275-283.
- Angelini, R., Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Costa, R., Latini, J.D., 2005. Análise ecossistêmica de reservatórios. In: Rodrigues, L., Agostinho, A. A., Gomes, L. C. (Eds.), *Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais*. Rima, São Carlos, pp. 311-321 .
- Agostinho, A.A., Zalewski, M., 1995. The dependence of fish community structure and dynamics on floodplain and riparian ecotone zone in Paraná river, Brazil. *Hydrobiologia* 303, 141-148.
- Agostinho, A.A., Gomes, L.C., 1997. Manejo e monitoramento de recursos pesqueiros: perspectivas para o reservatório de Segredo. In: Agostinho, A.A; Gomes, L.C. (Eds.), *Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo*. EDUEM, Maringá, pp. 319-364.

- Agostinho, A.A., Miranda, L.E., Bini, L.M., Gomes, L.C., Thomaz, S.M., Suzuki, H.I., 1999. Patterns of colonization in neotropical reservoirs, and prognoses on aging. In: Tundisi, J.G., Stratskraba, M. (Eds.), *Theoretical reservoir ecology and its applications*. International Institute of Ecology – IEE, São Carlos; Backhuys Publishers, AH Leiden. pp. 227 – 265.
- Agostinho, A.A., Rodrigues, L., Gomes, L.C., Thomaz, S.M., Miranda, L.E. (Eds.), 2004. *Structure and functioning of the Paraná river and its floodplain: LTER – site 6 – (PELD – Sítio 6)*. EDUEM, Maringá.
- Araújo-Lima, C.A.R.M., Forsberg, B.R., Victoria, R.L., Martinelli, L.A., 1986. Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon. *Science*. 234 (4781), 1256-1258.
- Benedito-Cecilio, E., Agostinho, A.A., Júlio Jr., H.F., Pavanelli, C.S., 1997. Colonização ictiofaunística do reservatório de Itaipu e áreas adjacentes. *Rev. Bras. Zool.* 14 (1), 1-14.
- Benedito-Cecilio, E., Pereira, A.L., Sakuragui, C.M., 2004. Effect of size on the energy acquired in species of the fish from a neotropical reservoir, Brazil. *Environ. Biol. Fish.* 71, 313-320.
- Briand, F., Cohen, J.E. 1987. Environmental correlates of food chain length. *Science* 238, 956-960.
- Christensen, V., 1994. On the behavior of some proposed goal functions for ecosystem development. *Ecol. Model.* 75/76, 37-49.
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 45, 341-353.

- Fugi, R., Hahn, N.S., Loureiro-Crippa, V.E., Novakowski, G.C., 2005. Estrutura trófica da ictiofauna em reservatórios. In: Rodrigues, L., Agostinho, A.A., Gomes, L.C. (Eds.), Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais. Rima, São Carlos, pp. 185-195.
- Fugi, R., Hahn, N.S., Loureiro-Crippa, V., 2003. Padrões de alimentação do lambari *Astyanax altiparanae* em reservatórios do Estado do Paraná e bacias limítrofes. In: Anais do workshop: produtividade em reservatórios e bioindicadores – Pronex / CT-Hidro, Maringá, Brasil. pp. 227-233.
- Hahn, S.N., Fugi, R., Almeida, V.L.L., Loureiro, V.E., 1997. Dieta e atividade alimentar de peixes do reservatório de Segredo. In: Agostinho, A.A., Gomes, L.C. (Eds.), Reservatório de Segredo: bases ecológicas para o manejo. EDUEM, Maringá, pp. 141-162.
- Hutchinson, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia; or, why are there so many kinds of animals? Am. Nat. 93, 145-159.
- Jepsen, D.B., Winemiller, K.O., 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. Oikos 96 (46), 46-55.
- Júlio Jr., H. F., Thomaz, S. M., Agostinho, A. A., Latini, J. D., 2005. Distribuição e caracterização dos reservatórios. In: Rodrigues, L., Agostinho, A. A., Gomes, L. C. (Eds.), Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais. Rima, São Carlos, pp. 1-16.
- Kaunzinger, C.M.K., Morin, P.J., 1998. Productivity controls food-chain properties in microbial communities. Nature 395, 495-497.

- Lake, J.L., McKinney, R.A., Osterman, F.A., Pruell, R.J., Kiddon, J., Ryba, S.A., Libby, A.D., 2001. Stable nitrogen isotopes as indicators of anthropogenic activities in small freshwater systems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 870-878.
- Lindeman, R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399-418.
- Lowe-McConnell, R.H., 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais, EDUSP, São Paulo, pp. 536.
- Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence for the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta* 48, 1135-1140.
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 293-320.
- Pimm, S. L., 2002. *Food Webs*, The University of Chicago Press, Chicago, pp. 219.
- Pimm, S.L., Kitching R.L., 1987. The determinants of food chain lengths. *Oikos* 50 (3), 302-307.
- Pimm, S.L., Lawton, J.H., 1977. The number of trophic level in ecological communities. *Nature* 275, 542-544.
- Post, D.M., Pace, M.L., Hairston Jr., N.G., 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405, 1047-1049.
- Post, D.M., 2002. The long and short of food-chain length. *Trends Ecol. Evol.* 17 (6), 269-277.

- Power M.E., Parker, M.S., Wootton, J.T., 1996. Disturbance and food chain length in rivers. In: Polis, G.A., Winemiller, K.O. (Eds.), Food webs: integration of pattern and process. Chapman & Hall, New York, pp. 286-297.
- Schoener, T.W., 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology* 70, 1559-1589.
- Spencer, M., Warren, P.H., 1996. The effects of habitat size and productivity on food web structure in small aquatic microcosms. *Oikos* 75, 419-430.
- Sterner, R.W., Bajpai, A., Adams, T., 1997. The enigma of food chain length: absence of theoretical evidence for dynamic constraints. *Ecology* 78 (7), 2258-2262.
- Rocha, G.R.A., 1998. Modelo quantitativo das interações tróficas da plataforma continental de Ubatuba (SP), Brasil. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Instituto Oceanográfico. São Paulo, pp. 80.
- Tundisi, J.G., 1981. Typology of reservoirs in Southern Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21, 1031-1039.
- Tundisi, J.G., Stratskraba, M., 1999. Theoretical Reservoir Ecology and its applications, International Institute of Ecology, São Carlos, pp. 592.
- Ulanowicz, R.E., 1986. Growth and development: ecosystem phenomenology. Springer Verlag, New York, pp. 230.
- Vander Zanden, M.J., Cabana, G., Rasmussen, J.B., 1997. Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 1142-1158.

- Vander Zanden, M.J., Rasmussen, J.B., 1999. Primary consumer $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* 80, 1395-1404.
- Vander Zanden, M.J., Shuter, B.J., Lester, N., Rasmussen, J.B., 1999. Patterns of food chain length in lakes: a stable isotope study. *Am. Nat.* 154 (4), 406-416.
- Vazzoler, A.E.A. de M., 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*, EDUEM, Maringá, pp. 169.
- Warren, P.H., 1994. Making connections in food webs. *Trends Ecol. Evol.* 9, 136-141.
- Winemiller, K.O., 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecol. Monogr.* 60, 331-367.
- Zar, J. H, 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, New Jersey, pp. 663.